

河鲈锚首吸虫体壁的超微结构观察

高 谦 聂 品

(中国科学院水生生物研究所; 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072)

摘要: 寄生鳊鲤部的河鲈锚首吸虫的体壁由表皮合胞体、基板、环肌、纵肌和表皮细胞核周体所组成。合胞体顶部质膜起伏形成表皮的嵴纹, 基部质膜折叠形成指状突起伸入到合胞体中。合胞体表面覆盖着一层糖萼。河鲈锚首吸虫的表皮中含有四类分泌体, 即电子致密的分泌颗粒、中等电子致密的分泌颗粒、有膜包围的电子稀疏的分泌体和多囊体, 可见分泌体和合胞体基质通过胞吐作用排到体外, 未见吞饮小泡, 推测表皮的主要功能在于分泌和渗透压调节而非营养吸收。在外侧头瓣的乳突状结构所在处, 合胞层较薄, 基板平滑, 在实质组织中的一腔体样结构中可见囊状体、电子致密度各异的颗粒体、泡状体和电子致密的基质团, 神经突起分布于腔体周围, 这类乳突可能代表一类新的非纤毛感受器类型。

关键词: 体壁; 感觉乳突; 超微结构; 单殖吸虫; 河鲈锚首吸虫

中图分类号: S941.52 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2003)03-0221-06

单殖吸虫除少数种类寄生于鱼类或其他脊椎动物的输尿管、肠道和体腔之外, 绝大多数寄生鱼类的体表和鳃部, 是鱼类最常见的体外寄生虫, 也是许多养殖鱼类的主要病原^[1]。对于单殖吸虫体壁的研究大多为扫描电镜观察^[2], 透射电镜的观察不多^[3-8]。对其体壁功能的认识尚很肤浅, 已有的超微结构研究显示单殖吸虫的体壁在形态上与复殖吸虫的类似, 因而推测单殖吸虫的体壁与复殖吸虫的一样也具有吸收和分泌功能^[9]。另外, Lyons^[10]推测单殖吸虫的表皮参与气体交换和渗透压调节。

河鲈锚首吸虫 [*Ancyrocephalus mogurndae* (Gusev)] 是隶属锚首虫科 (Ancyrocephalidae) 的单后盘类单殖吸虫, 寄生鳊 [*Siniperca chuatsi* (Basilevsky)] 鳃部, 可引起鳊的鳃组织病变, 严重感染时会导致鳊的死亡^[11]。在高密度养殖条件下, 河鲈锚首吸虫全年都有很高的感染率, 从春末到初秋, 其感染强度都较高^[12]。因此, 寄生虫学工作者对这种寄生虫的虫卵孵化特性^[13]、食物组成和能量储存形式^[14]以及嗜血特性^[15]进行了研究。最近, 高谦等^[16]详细地描述了扫描电镜下河鲈锚首吸虫的表面形态以及一些在光学显微镜下没有观察到的结构, 如外侧头瓣上

的乳突状结构、分布于阴道口周围的微纤毛及虫体表面的饰纹等。研究这些细微结构的形态与功能对于认识这种寄生虫的寄生适应性以及探讨宿主-寄生虫的关系都有着重要的意义。本研究利用透射电镜对河鲈锚首吸虫的体壁及其相关结构进行了观察, 并探讨其可能具有的功能。

1 材料和方法

实验所用鳊来自武汉市江夏区一渔场的养殖网箱, 活体运回实验室, 参照聂品等^[14]的方法, 将鳊鳞片剪下, 在解剖镜下收集河鲈锚首吸虫, 用过滤的自来水洗涤虫体, 洗净后用 3% 的戊二醛固定, 置于冰箱中 (4℃) 保存一周。0.1mol/L 磷酸缓冲液配制的 1% 的锇酸作后固定 (4℃, 2h), 0.1mol/L 磷酸缓冲液洗涤样品 3 次后, 梯度酒精和丙酮脱水, 脱水后样品置于 1:1 的 EP812 和纯丙酮中 2h, 于包埋剂 EP812 中过夜, 次日以包埋剂包埋 (60℃, 48h)。半薄切片 (500nm) (LKB-11800 型半薄切片机) 贴片于载玻片上, 0.5% 的甲苯胺蓝染色, 于光学显微镜下观察, 定位。超薄切片 (60-70nm) (LKB-V 型超薄切片机), 收集在 200 目的铜网上, 用醋酸铀和柠檬酸

收稿日期: 2002-04-12; 修订日期: 2002-05-30

基金项目: 国家杰出青年科学基金项目 (30025035) 资助

作者简介: 高 谦 (1968—), 男, 湖北省武汉人; 博士; 从事鱼类寄生虫学研究。姚卫建高级实验师帮助收集虫体样品, 郭琼林副研究员拍摄图 4 的照片, 特此致谢

通讯作者: 聂 品, Email: pinnie@ihb.ac.cn

铅双染色,在透射电子显微镜(JEM-100CX II型)下观察并拍照。

2 结果

河鲈锚首吸虫体壁的最外层为表皮合胞体(图版 I:1)。合胞体由顶部质膜与基部质膜包围(图版 I:4)。顶部质膜大多上下起伏,形成表皮的嵴纹,嵴顶或尖或圆(图版 I:1,4)。顶部质膜表面覆盖着一层糖萼(图版 I:4)。基部质膜下衬纤维样基板,并随基板锯齿状起伏,可见基部质膜折叠所形成的指状突起伸入到合胞体中(图版 I:4)。基板下为肌肉层,环肌和纵肌均为平滑肌,由肌纤维膜包围而呈束状,肌纤维束之间为间质所分隔(图版 I:1,2)。合胞体的有核区或核周体位于体壁肌肉层下的实质组织中(图版 I:1,2),合胞体有核区和无核区之间以胞质通道相连,通道中可见平行排列的微管(图版 I:3)。阴道口附近的合胞体表面可见指状突起或微纤毛(图版 I:7)。

表皮合胞体中有四类分泌内含物或分泌体,分别为电子致密的分泌颗粒,这类分泌体呈球形或短棒状,大小不一;中等电子致密的分泌颗粒;有膜包围的电子稀疏的分泌体;围膜的多囊体。在一般的表皮合胞体中,电子致密的分泌颗粒在数量上占绝对多数,而电子稀疏的分泌体和多囊体较少(图版 I:1,4,5)。可见电子致密的分泌颗粒、多囊体及合胞体基质通过胞吐作用排到体外(图版 I:1,5,6)。合胞体中遍布中等电子致密的纤维样网状基质,线粒体是合胞体中主要的细胞器(图版 I:4,5)。

在河鲈锚首吸虫外侧头瓣的顶部有两个并排着的乳突状结构^[16],透射电镜观察发现这类突起区域的合胞层较薄,基板平滑,在实质组织中可见一腔体样结构,为电子致密的纤维样基板所包围,在腔体前部(位于突起内)有一大的囊状体,呈现细微波纹的囊膜电子致密,朝突起面的囊膜内陷呈凹槽状(图版 I:8)。许多形态和电子致密度各异的颗粒体、泡状体以及电子致密的基质团分布于囊状体后的腔体中(图版 I:9)。在与囊状体后端平齐的腔体壁外侧,电子致密的领襟样结构肋束着腔体(图版 I:9)。可见分布在腔体周围的神经突起(图版 I:9)。

3 讨论

与其他的单殖吸虫以及复殖吸虫和绦虫类似,河鲈锚首吸虫的表皮也是一层合胞体,合胞层的核周体在体壁肌肉层下的实质组织中^[6,9]。在已研究

过的单殖吸虫中,除指环虫科的 *Dactylogyrus amphibothrium* 和 *D. hemiamphibothrium*^[3] 及锚首虫科的黄颡四锚虫 (*Bychowskyella pseudobagri*)^[8] 的基部质膜形成平行于基板的折叠,大多数单殖吸虫的基部质膜形成指状突起伸入合胞体中^[9],河鲈锚首吸虫亦如此。

单殖吸虫的表皮是一种分泌性上皮,其中含有多分泌体,分泌体一般在核周体内合成,通过细胞质通道输送到合胞体中,但在有些种类的表皮合胞体中可见到与粗面内质网相关联的高尔基体,表明这类合胞体可能具有合成分泌体的功能^[3,17,18]。不同种类单殖吸虫表皮合胞层中分泌体的种类组成和形态有所差异,Ramasamy 和 Bhuvanewari^[6] 在 *Gyrodactylus bivaginalis* 的表皮合胞体中观察到四种分泌体,即电子致密的分泌体、中等电子致密的分泌体、电子稀疏的泡囊体以及多囊体。锚首虫科的 *Cichlidogyrus halli typicus*^[5] 和指环虫科的 *D. amphibothrium*^[3] 的表皮合胞体中有三种分泌体,即电子致密的分泌颗粒、中等电子致密的泡状体和类似于多囊体的分泌体。*D. hemiamphibothrium*^[3]、似鲶盘虫 (*Silurodiscoides* sp.) 和黄颡四锚虫 (*B. pseudobagri*)^[8] 以及 *Allodiscocotyla diacanthi*^[7] 的表皮合胞体中有两种分泌体,即电子致密的分泌体和电子稀疏的分泌体;而细锚三代虫 (*Gyrodactylus prostomae*) 和鱧指环虫 (*D. aristichthys*) 的表皮合胞体中主要只有一种椭圆形分泌体,其中含有细粒状内含物^[8]。与 *G. bivaginalis*^[6] 一样,河鲈锚首吸虫的表皮合胞体中含有四种分泌体,根据形态比较,作者推测电子致密的分泌体和中等电子致密的分泌体可能是处于不同发育阶段的同一类分泌体。同其他单殖吸虫一样,河鲈锚首吸虫通过胞吐作用将表皮合胞体中的分泌体排到体外,但目前对这些分泌体的化学组成几乎是一无所知,对其功能的推测,诸如构成表皮外糖萼,减轻宿主免疫成分、环境因子和机械作用对虫体表皮的损害以及调节渗透压^[6,8,9] 等,均缺乏确切的科学证据,因此,利用 X 射线微区分析技术和细胞化学方法深入研究这些分泌体的化学组成和功能是必要的。

许多单殖吸虫的体表都存在嵴纹,如 *Scomberomorus commerson*^[19]、*Pseudothoracocotyla indica*^[20] 和 *A. diacanthi*^[7] 等,平行排列的表皮嵴纹也存在于河鲈锚首吸虫体表的大部分区域^[16],本研究通过透射电镜观察发现嵴纹并不像虫体表面的皱褶一样是由于固定过程中虫体纵、环肌肉收缩所导致,而是源于

表皮合胞体顶部质膜的起伏。尽管大多数单殖吸虫没有复殖吸虫那样的遍布体表的微毛,但其体表的嵴纹也在总体上扩大了体表面积,有利于虫体与外界的物质交换。像许多复殖吸虫一样,河鲈锚首吸虫表皮细胞中所含有的线粒体以及基部质膜折叠所形成的指状突起为物质运输提供了基础,但在其表皮上仅发现胞吐过程,而未见吞饮小泡,因此推测,河鲈锚首吸虫表皮的主要功能可能在于分泌和渗透压调节而非营养吸收。

在合胞体的有核区,实质细胞和间质充满核周体周围的空间,间质纤维为表皮细胞核周体、实质细胞以及肌纤维束提供支持,推测实质组织可能在虫体各类细胞间的信号传递和物质运输过程中起作用,与表皮的分泌和渗透压调节功能相关联。

单殖吸虫目前已证实的非纤毛感受器主要是分布于后固着器上的所谓“后固着器乳突”,这些乳突被推测与虫体和宿主接触以及虫体间接触相关^[7]。另外,El Naggar 等^[5]在锚首虫科的 *C. halli typicus* 体表观察到两类感觉末梢在表皮外的非纤毛感受器,即具指状突起的球胞形感受器和具凹孔的球胞形感受器。本研究的结果支持有关河鲈锚首吸虫外侧头瓣上的乳突状结构是感觉乳突的推测^[6],在实质层中的腔体样结构可能是神经末端,腔体周围的神经突起以及突起区域较薄的体壁有利于其感受外界的刺激。这类感觉乳突位于前附着器囊附近,因此,可能作为触感器在虫体临时性附着过程中起作用。此外,这类感觉乳突与后固着器上的非纤毛感受器存在显著差异,也不同于在 *Gyrodactylus* sp.^[21]、细锚三代虫(*G. sprostonae*)^[22]和 *Acanthocotyle lobianchi*^[23]头瓣上所见的棘刺状的复合的单纤毛或多纤毛感受器,因此,它们可能代表一类新的非纤毛感受器类型。

参考文献:

[1] Schmidt G D, Roberts L S. Foundations of Parasitology [M]. St Louis: W. C. Brown Publishers, 1989

[2] Justine J L. Ultrastructure of the Monogenea: lists of investigated species and organs[J]. *Bull Fr Pêche Pis.*, 1993, **328**: 156—188

[3] El Naggar M M, Keam G C. The tegument of the monogenean gill parasites *Dactylogyrus amphibothrium* and *D. hemiamphibothrium* [J]. *Int J Parasitol.*, 1983, **13**: 579—592

[4] Ramasamy P, Hanna R E B, Threadgold L T. The surface topography and ultrastructure of the tegument and haptor of *Pricia multae* (Monogenea) [J]. *Int J Parasitol.*, 1986, **16**: 581—589

[5] El Naggar M M, Khidr A A, Kearn G C. Ultrastructural observations on the tegument and associated structures of the monogenean *Cididiogyrus halli typicus* (Price & Kirk, 1967) Paperna, 1979 [J]. *Int J*

Parasitol., 1991, **21**: 707—713

[6] Ramasamy P, Bhuvaneswari R. The ultrastructure of the tegument and clamp attachment organ of *Gotocotyla bivaginalis* (Monogenea, Polyopisthocotylea) [J]. *Int J Parasitol.*, 1993, **23**: 213—220

[7] Ramasamy P, Brennan G P, Halton D W. Ultrastructure of the surface topography of *Allodiscocotyla diacanthi* (Polyopisthocotylea: Monogenea) from the gills of the marine teleost fish, *Scomberoides tol* [J]. *Int J Parasitol.*, 1995, **25**: 43—54

[8] Yuan W J, Lang S. Ultrastructure of the body wall of some monogeneans [J]. *Acta Zool Sin.*, 1995, **41**: 113—120. [袁维佳, 郎所. 几种单殖吸虫体壁的超微结构研究. 动物学报, 1995, **41**: 113—120]

[9] Smyth J D, Halton D W. The Physiology of Trematodes [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1983

[10] Lyons K M. The epilemis and sense organs of the Monogenea and some related groups [J]. *Adv Parasitol.*, 1973, **11**: 193—232

[11] Zhang J Y, Qiu Z Z, Ding X J, et al. Parasites and Parasitic Diseases of Fishes [M]. Beijing: Science Press, 1999. [张剑英, 丘兆祉, 丁雪娟等. 鱼类寄生虫与寄生虫病. 北京: 科学出版社, 1999]

[12] Nie P. Co occurrence and microhabitat of *Ancyrocephalus moqundae* (Monogenea) and *Hemeguya weishanensis* (Myxosporea) on gills of the mandarin fish, *Siniperca chuatsi* [J]. *Folia Parasitol.*, 1996, **43**: 272—276

[13] Xia X Q, Nie P, Yao W J. Effects of light, temperature and host mucus on the egg hatching of *Ancyrocephalus moqundae* (Monogenea) [J]. *Acta Hydrobiol Sin.*, 1996, **20**: 195—196. [夏晓勤, 聂品, 姚卫建. 光照、温度及宿主黏液对河鲈锚首吸虫虫卵孵化的影响. 水生生物学报, 1996, **20**: 195—196]

[14] Nie P, Guo Q L, Yao W J. The nutrition of a monogenean, *Ancyrocephalus moqundae* Gusev parasitic on gills of the mandarin fish, *Siniperca chuatsi* Basilevsky [J]. *Acta Hydrobiol Sin.*, 1996, **20**: 297—301. [聂品, 郭琼林, 姚卫建. 寄生鳊鱼鳃部河鲈锚首吸虫的摄食特点. 水生生物学报, 1996, **20**: 297—301]

[15] Gao Q, Nie P, Yao W J. Evidence of host blood feeding by the monogenean, *Ancyrocephalus moqundae* (Monogenea: Ancyrocephalidae) from the gills of the mandarin fish, *Siniperca chuatsi* [J]. *Folia Parasitol.*, 1999, **46**: 107—110

[16] Gao Q, Nie P, Yao W J. Observation of *Ancyrocephalus moqundae* (Monogenea: Ancyrocephalidae) from the gills of the mandarin fish, *Siniperca chuatsi* by scanning electron microscopy [J]. *Acta Hydrobiol Sin.*, 2001, **25**: 597—604. [高谦, 聂品, 姚卫建. 鳊鱼鳃部寄生河鲈锚首吸虫的扫描电镜观察. 水生生物学报, 2001, **25**: 597—604]

[17] Morris G P, Halton D W. Electron microscope studies of *Diclidophora mearnsi* (Monogenea: Polyopisthocotylea). II. Ultrastructure of the tegument [J]. *J Parasitol.*, 1971, **57**: 49—61

[18] Shaw M K. The ultrastructure of the epilemis of *Diplectanum aequans* (Monogenea) [J]. *Parasitology.*, **80**: 9—21

[19] Rohde K. Monogenean gill parasites of *Scomberomorus commerson* Lacepe and other mackerel on the Australian East Coast [J]. *Z Parasitenkd.*, 1976, **51**: 49—69

[20] Ramasamy P, Hanna R E B. The surface topography of *Pseudothoracocotyla indica* (Unnikhan, 1956) (Monogenea) from the gills of *Scomberomorus commerson*[J]. *Z Parasitenkd*, 1985, **71**: 575—581

[21] Watson N A, Rohde K. Two new sensory receptors in *Gyrodactylus* sp. (Platyhelminthes, Monogenea, Monopisthocotylea) [J]. *Parasitol Res*, 1994, **80**: 442—445

[22] Yuan W J, Lang S. Ultrastructure of the anterior adhesive apparatus in the monogenean *Gyrodactylus prostonae*[J]. *Acta Zool Sin*, 1997, **43**: 209—210. [袁维佳, 郎所. 细锚三代虫前附着器超微结构的研究. *动物学报*, 1997, **43**: 209—210]

[23] Rees J A, Kearns G C. The anterior adhesive apparatus and an associated compound sense organ in the skin parasitic monogenean *Acanthocotyle lobianchi*[J]. *Z Parasitenkd*, 1984, **70**: 609—625

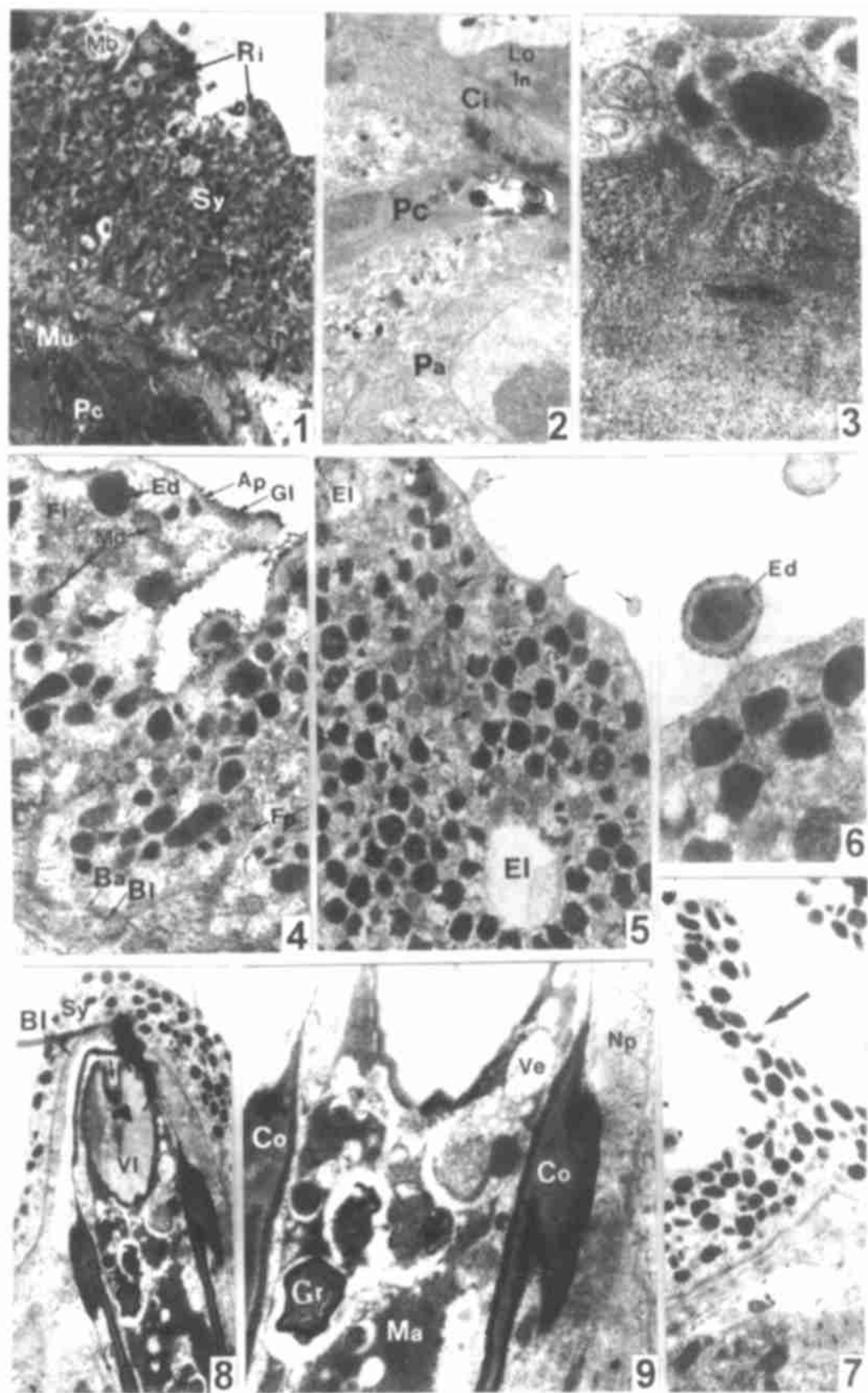
ULTRASTRUCTURE OF THE BODY WALL OF *ANCYROCEPHALUS MOGURNDÆ*
(MONOGENEA: ANCYROCEPHALIDÆ)

GAO Qian and NIE Pin

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences; State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Wuhan 430072)

Abstract: The body wall of the monogenean, *Ancyrocephalus mogurndæ*, parasitic on the mandarin fish, *Siniperca chuatsi*, consists of a syncytium, a basal lamina with circular and longitudinal muscles and pericaryon. The infolded apical plasma membrane forms tegumental ridges on both the ventral and dorsal surfaces. The infolded basal plasma membrane forms numerous finger-like projections through the syncytium. A thin coat of glycocalyx is present on the tegument surface. The syncytium contains four kinds of secretory bodies, i. e. the electron-dense granules, the moderately electron-dense granules, the electron-lucent vesicles and the multivesicular bodies. Exocytosis of the electron-dense granules, the multivesicular bodies and the syncytial cytoplasm apparently occurs in the syncytium of the general body surface. The absence of pinoc and phagocytotic vesicles from the tegument suggests that excretion or osmoregulation is the primary function of the tegument, but not nutrient uptake. The presumed non-ciliated sensory papilla on the lateral head lobe consists of an ellipse-shaped structure situated beneath the thin tegument with the smooth basal lamina. A large vesicular body, numerous granules and vesicles and the electron-dense cytoplasmic mass are observed in the ellipse-shaped structure. Nerve process is rich in the vicinity. It is suggested that this kind of papilla may play a role in attachment.

Key words: Body wall; Sensory papilla; Ultrastructure; Monogenean; *Ancyrocephalus mogurndæ*



图版 I

图版 I 说明

1. 河鲈锚首吸虫的体壁. 示表皮合胞体(Sy), 顶部质膜起伏形成的嵴(Ri), 外被肌纤维膜的肌肉束(Mu), 位于虫体实质层中的核周体(Pc), 表皮合胞体中即将胞吐到体外的多囊体(Mb), 以及合胞体和核周体之间的胞质通道(箭头), $\times 7\ 000$; 2. 肌肉层及其下实质组织的放大, 示纵肌(Lo)和环肌(Ci), 肌纤维束之间的间质(In), 核周体(Pc), 以及实质细胞(Pa), $\times 18\ 000$; 3. 合胞体有核区与无核区之间的胞质通道的放大, 示通道中平行排列的微管(箭头), $\times 50\ 000$; 4. 表皮合胞体的顶部质膜(Ap)与基部质膜(Ba)以及分泌颗粒, 示顶部质膜表面的糖萼(Gl), 支持基部质膜的纤维样基板(Bl), 表皮合胞体中电子致密的分泌颗粒(Ed)、中等电子致密的分泌颗粒(Md)、纤维样网状基质(Fi)以及基部质膜的指突状内折(Fp), $\times 25\ 000$; 5. 表皮合胞体中有膜包围的电子稀疏的分泌体(El), 线粒体(大箭头), 以及合胞体基质通过胞吐作用排到体外的过程(小箭头), $\times 12\ 000$; 6. 胞吐到体外的电子致密的分泌颗粒(Ed), $\times 30\ 000$; 7. 合胞体表面的微纤毛(箭头), $\times 10\ 000$; 8. 外侧头瓣顶部的乳突状结构的纵切面, 示突起区域较薄的表皮合胞层(Sy), 合胞层下平滑的基板(Bl), 实质组织中椭圆形的腔体样结构, 腔体中的囊状体(Vl), 电子致密的囊膜及凹槽状的囊膜内陷(箭头), $\times 7\ 000$; 9. 腔体中部放大, 示腔体基质中形态各异的颗粒体(Gr)、泡状体(Ve)及电子致密的基质团(Ma), 与囊状体后端平齐的肋束着腔体壁的领襟样结构(Co), 以及腔体周围的神经突(Np), $\times 15\ 000$

1. Low power transmission electron micrograph of the body wall of *Ancyrocephalus moquandae*. Note the tegumental syncytium (Sy) characterized by pointed or rounded tegumental ridges (Ri) as a result of infoldings of the apical plasma membrane, muscle bundle (Mu) delimited by a sarcolemma, pericaryon (Pc), the multivesicular body (Mb), and cytoplasmic connection (arrowhead) between the tegumental syncytium and the pericaryon $\times 7\ 000$; 2. Details of the tegumentary muscle layer and the parenchymal tissue. Note non striated longitudinal muscle fibres (Lo) and circular muscle fibres (Ci) separated from one another by interstitial material (In), pericaryon (Pc), and Parenchymal cell (Pa), $\times 18\ 000$; 3. Detail of cytoplasmic connection between the tegumental syncytium and the pericaryon. Note parallel microtubules (arrowhead) present in the connection $\times 50\ 000$; 4 The apical plasma membrane (Ap), the basal plasma membrane (Ba), and the secretory body in the tegumental syncytium. Gl: glycocalyx; Bl: basal lamina; Ed: electron dense body; Md: moderately electron dense body; Fi: fibrous matrix; Fp: finger-like projections formed by infoldings of the basal plasma membrane $\times 25\ 000$; 5 Membrane bound, electron lucent vesicles (El), mitochondria (large arrowhead), and exocytosis of the syncytial cytoplasm (small arrowhead), $\times 12\ 000$; 6. An electron dense body (Ed) having been eliminated from the tegumental syncytium by exocytosis $\times 30\ 000$; 7. Microvillus on the surface of tegument (arrowhead), $\times 10\ 000$; 8 Longitudinal section through the presumed sensory papilla on the lateral head lobe. Note on the protruding part the thinner tegumental syncytium (Sy) with the smooth basal lamina (Bl), an ellipse shape structure situated beneath the thin tegument, a large vesicular body (Vl) delimited by electron dense membrane with a hollow opposite to the protrusion (arrowhead), $\times 7\ 000$; 9. Detail of the middle region of the ellipse shape structure. Note numerous granular bodies (Gr) and vesicles (Ve) and electron dense cytoplasmic mass (Ma) in the ellipse shape structure flanked with the collar-like structure (Co), and nerve process (Np) in the vicinity of the ellipse shape structure $\times 15\ 000$