

УДК 576.895.121.5 : 591.461.1

© 1993

## ПРОТОНЕФРИДАЛЬНАЯ СИСТЕМА СКОЛЕКСА ЦИКЛОФИЛЛИДЕЙ

Н. А. Поспехова, Г. П. Краснощеков, В. В. Поспехов

Изучена ультраструктура протонефридальной системы 5 видов цестод сем. Hymenolepididae, Dilepididae, Taeniidae. Предполагается, что эпителий экскреторных каналов, как и тегумент, является полифункциональной структурой. Ведущей функцией экскреторной системы, наряду с осморегуляцией, признается «дренирование» тела цестод — обеспечение тока межклеточной жидкости от поверхности к внутренним отделам.

Протонефридальная система цестод разных отрядов имеет достаточно сходную организацию как на анатомическом, так и на ультраструктурном уровнях (Wilson, Webster, 1974; Swiderski e. a., 1975; Xylander, 1987; Rohde, Watson, 1988). Однако число исследованных видов, учитывая морфологическое и экологическое разнообразие цестод, невелико. Дальнейшие морфологические исследования выделительной системы, на наш взгляд, актуальны для выявления как филогенетических связей в пределах Platyhelminthes (Rohde, 1988), так и особенностей функционирования экскреторной системы. Последний аспект представляет особый интерес, поскольку предположения о роли выделительной системы в физиологии цестод противоречивы, а возможности изучения ее, помимо морфологических методик, ограничены.

В данной работе представлены сведения о строении протонефридальной системы сколекса цестод сем. Hymenolepididae — *Gastrotaenia dogieli* (Gyenezinskaja, 1944) Spassky, 1958; *Cloacotaenia megalops* (Nitzsch in Creplin, 1829) Wolffhügel, 1938; *Diorchis stefanskii* Czaplinski, 1956; Dilepididae — *Rauschiaenia ancora* (Mamaev, 1959) Bondarenko, Tomilovskaja, 1979 и сем. Taeniidae — *Taenia crassiceps* (Zeder, 1800) Rudolphi, 1810.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Половозрелые экземпляры гименолепидид получены от утиных (*C. dogieli* паразитирует под кутикулой мускульного желудка, *C. megalops* крепится к стенке клоаки, *D. stefanskii* является типичным кишечным паразитом). Цестоды *R. ancora* извлечены из кишечника бекаса [они фиксируются внедрением (заякориванием) в стенке кишки], личинки *T. crassiceps* — из печени и брюшной полости полевок. Все животные добыты в окрестностях Чаунского биологического стационара (Северо-Западная Чукотка). Сколексы цестод фиксировали и заключали в эпонаралдит в соответствии со стандартной электронно-микроскопической методикой. Срезы контрастировали цитратом свинца по Рейнольдсу и изучали в электронном микроскопе BS-500 фирмы «Tesla».

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Протонефридиальная система сколекса циклофиллидей содержит все основные элементы, за исключением магистральных продольных протоков: ресничные (пламенные, протонефридиальные) клетки, терминальные (Howells, 1969) или первичные экскреторные протоки (Maejima e. a., 1989) (проксимальная канальцевая клетка — по Xylander, 1987) и экскреторные сосуды разного диаметра. Распределение их имеет некоторые особенности: присоски и хоботок не содержат каких-либо структур выделительной системы, в хоботковом влагалище найдены только достаточно крупные транзиторные сосуды, проникающие через мышечную стенку влагалища (рис. 1, 3; см. вкл.). В остальных отделах сколекса выявляются все компоненты экскреторной системы, причем ресничные клетки локализуются чаще вблизи поверхности.

Терминальный отдел протонефридиальной системы образован ресничной клеткой и терминальным канальцем. Ресничные клетки каплевидной или конусовидной формы (рис. 1, 1). У *R. ancora* на уровне корешков ресничек выявляется перетяжка. Ядро занимает большую часть клетки, на обращенной к корешкам поверхности его обычно имеется глубокая инвагинация. Цитоплазма однородная, с немногочисленными органеллами и только у *R. ancora* она сильно вакуолизирована, содержит множество крупных митохондрий, локализующихся у корешков ресничек (рис. 1, 2). Реснички типичного строения, корешки поперечно исчерчены, более развиты у *R. ancora* и *D. stefanskii*. Между ресничной клеткой и воронкой терминального канальца располагается «верша». Она образована пальцевидными отростками ресничной клетки и воронки. В местах контакта боковых поверхностей отростков выявляется тонкий слой гомогенного материала, образующего своего рода тонкую мембрану между наружным и внутренним рядами отростков. Помимо этого, у *R. ancora* имеются септированные контакты (1—2 септы) между вершинами отростков и телом противоположащей клетки (рис. 1, 2а, стрелки; см. вкл.). В полости воронки снаружи от ресничек имеются лептотрихии.

Терминальные экскреторные канальцы — внутриклеточные образования. Нередко в одной клетке выявляются несколько канальцев близкого диаметра, представляющие, по крайней мере в части случаев, срезы одного канальца на разных уровнях. В случае расположения в непосредственной близости 2—3 ресничных клеток одна канальцевая клетка может образовывать несколько терминальных воронок (Rohde, Watson, 1988). Более крупные экскреторные сосуды представляют самостоятельные структуры. Стенка их образована синцитиальной цитоплазматической массой. Матрикс цитоплазматического синцития вокруг просвета каналов обычно повышенной электронной плотности, армирован фибриллами (рис. 1, 3а). В базальных отделах синцития встречаются мелкие митохондрии, микротрубочки, непостоянно — капли липидов и иные включения. Апикальная цитоплазматическая мембрана нередко образует многочисленные инвагинаты, количество их определяется, по-видимому, степенью растяжения стенки канала. Под базальной цитоплазматической мембраной крупных каналов имеется тонкий слой рыхло расположенных фибрилл соединительной ткани, представляющий собой базальную пластинку. Стенки каналов, как правило, имеют многочисленные наружные выросты. Исключение составляют лишь каналы хоботкового влагалища. Такие выросты могут крепиться 1—2 септами к базальной цитоплазматической мембране канала (рис. 1, 4; 2, 4, стрелки; см. вкл.). В некоторых случаях отростки, прикрепленные десмосомами, перекрывают небольшие отверстия в стенках, которые, возможно, являются резервными устьями еще не сформированных канальцев, либо такие отростки представляют собой элементы обеспечения функциональной целостности стенок каналов.

Клетки каналов амбовидной формы с крупным ядром неправильной формы,

перикарион развит слабо (рис. 1, 4). Цитоплазма умеренной плотности, основная масса ее сосредоточена в отростках, органеллы немногочисленные, расположены, как правило, вне перикариона. От клеток отходит множество отростков, часть из которых образует цитоплазматические связи со стенками каналов, большинство же, ветвясь и анастомозируя между собой, формирует разветвленную синцитиальную сеть.

В цитоплазматических отростках клеток нередко отмечаются секреторные включения различного вида. У *S. megalops* это достаточно крупные электронноплотные тельца, ограниченные мембраной (рис. 2, 1); у развивающихся личинок *T. crassiceps* они светлые, удлинённой формы, по размеру и организации сходны с тельцами, продуцируемыми цитонами тегумента; у *G. dogieli* в базальном отделе стенок экскреторных сосудов выявлены мелкие тельца с электронноплотным центром, поступающие, по-видимому, из клеток канальцев. Секреторные включения нередко выявляются в непосредственной близости от синцития стенки экскреторных каналов, но в последнем, как правило, не обнаруживаются. Из других включений в цитоплазматических отростках обычны капли липидов различной величины.

На внутренней поверхности протоков всех уровней, начиная с терминальных протоков, вблизи воронки (рис. 2, 2а) выявляются выросты, описываемые обычно как микроворсинки. Количество, форма и размер их могут варьировать, они более мелкие в терминальных канальцах (рис. 2, 4). Плотность расположения этих структур, по-видимому, связана со степенью растяжения стенки канала. В типичном случае они представляют собой сферические образования, ограниченные мембраной, с электронноплотным центральным ядром (рис. 1, 3а). При интенсивном развитии и сокращении стенки канала такие частицы могут образовывать компактный многослойный пласт на поверхности протока, как это наблюдается в хоботковом влагалище *G. dogieli* (рис. 1, 3). У *R. ancora* микроворсинки имеют гомогенный матрикс умеренной плотности без выраженного ядра. Наибольшее разнообразие микроворсинок найдено в крупных каналах у *D. stefanskii*: длинные и короткие, четкообразные, ветвящиеся, отходящие от единого основания, с булавовидными расширениями апикальных отделов и без них, с разной степенью уплотнения в центральных отделах апикальных расширений (рис. 2, 3). Такое разнообразие и наличие переходных форм не позволяет согласиться с мнением о наличии двух типов микроворсинок в протоках выделительной системы (Куперман, 1988). Помимо микроворсинок, на внутренней поверхности протоков цестод *D. stefanskii* найдены булавовидные выпячивания (рис. 2, 3), напоминающие бугорки (*tumulus*) на поверхности тегумента (Desko, Coggins, 1980).

В просвете каналов нередко выявляются везикулярные структуры и мембранные профили, являющиеся продуктом распада фрагментов микроворсинок. Кроме того, изредка встречаются крупные капли липидов (рис. 2, 5) и сферические тельца с зернистым содержимым, ограниченные цитоплазматической мембраной. Последние обнаружены в терминальных протоках развивающихся личинок *T. crassiceps* (рис. 2, 2) и в мелких канальцах *R. ancora*. Наиболее вероятно, что они представляют отделяющиеся от синцития стенок бульбовидные выпячивания, которые могут забрасываться в мелкие канальцы при изменении направления перистальтических сокращений.

Структура протонефридиальной системы изученных видов соответствует имеющимся в литературе описаниям (Howells, 1969; Swiderski e. a., 1975; Rohde, Watson, 1988). На основе анализа данных литературы и наших наблюдений в ней могут выделяться следующие морфофункциональные отделы. Ресничные или пламенные клетки, обеспечивающие ток жидкости и образование градиента гидростатического давления снаружи и внутри воронки терминального канальца (Howells, 1969; Yamane e. a., 1982). «Верша», формирующаяся отростками ресничной клетки и воронки терминального канальца, через

которую межклеточная жидкость фильтруется в просвет терминального канальца (Howells, 1969). Представления об участии ресничной и проксимальной клеток канальца в формировании верши у цестод разделяются большинством авторов (Howells, 1969; Swiderski e. a., 1975; Xylander, 1987; Rohde, Watson, 1988) и лишь немногие (Куперман, 1988) считают, что «верша» образуется только ресничной клеткой. Терминальный экскреторный каналец (внутриклеточное образование) и экскреторные сосуды разного диаметра (самостоятельные морфологические структуры) — пути транспорта жидкости. Терминальные канальцы впадают в экскреторные сосуды, соединяясь с ними десмосомами (рис. 2, 4). Септированные десмосомы между ресничной и проксимальной канальцевой клеткой найдены только у *R. ancora*. Подобное крепление их описано у *A. elongata* (Rohde, Watson, 1988). Мы не наблюдали септированных контактов в области перехода воронки в каналец, как указывает Свидерский с соавторами (Swiderski e. a., 1975).

В последнее время активно дискутируется функциональная роль выделительной системы и в связи с этим способность ее эпителия к реадсорбции и секреции. Мы разделяем мнение ряда авторов (Wilson, Webster, 1974; Lindroos, 1983) о сходстве организации эпителия выделительных каналов с тегументом и полагаем, что сходство между ними распространяется и на особенности их функции. Иначе говоря, выделительный эпителий столь же полифункционален, как и тегумент. Способность его к реадсорбции не вызывает сомнений — она свойственна выделительной системе на всех этапах эволюции, совершенствуется лишь ее избирательность по отношению к отдельным ингредиентам. Экспериментальные попытки доказать, что осморегуляция реализуется тегументом (никто, кстати, не отрицает его участия в осморегуляции) без участия выделительной системы, не дали пока убедительных результатов (Куперман, 1988). Тем более что мы не обнаружили в литературе морфологических данных о состоянии элементов экскреторной системы при адаптации тегумента цестод к различным уровням солености, несмотря на утверждение, что таких изменений не наблюдалось.

Имеются определенные данные об участии выделительного эпителия в экскреции. «Микроворсинки» одними авторами рассматриваются как проявление секреции (Slais e. a., 1971; Yamane e. a., 1982), другими — как структуры, увеличивающие всасывающую поверхность (Howells, 1969; Wilson, Webster, 1974). Наиболее вероятно, что они, как и микротрихии тегумента и их гомологи, принимают участие в обоих процессах. Наряду с этим следует учитывать возможность попадания антител в просвет экскреторной системы (Sogandarez-Bernal, Voge, 1978) и соответственно участие ее эпителия в защитной функции.

Привлекательной представляется гипотеза о выполнении экскреторной системой циркуляторной функции с перераспределением питательных веществ по длине стробилы (Howells, 1969). Она обеспечивается «фильтрацией жидкости, содержащей продукты экскреции и питательные вещества, распределением их по всему телу цестоды, последующей их реадсорбцией через стенки каналов и выведением экскретов и воды через тегумент» (Куперман, 1988, с. 111). Среди перечисленных условий отсутствуют доказательства единственного, но наиболее существенного — перераспределения веществ по всему телу цестоды. Обычно оно аргументируется более значительной потерей гликогена в передних отделах по сравнению с дистальными при голодании (Howells, 1969; Куперман, 1988). Но это свидетельствует скорее против, чем в пользу такой возможности. Кроме того, не следует забывать, что одновременно происходит и перераспределение метаболитов, часть из которых, например аммиак, обладает токсическим эффектом.

Следует также отметить, что сведения о циркуляции жидкости в выделительной системе весьма ограничены и традиционные представления о «восходящих» и «нисходящих» экскреторных сосудах, которые служат анатомической

базой этой гипотезы, как и о связи ресничных клеток, составляющих 26 % клеток наружной паренхимы (Bonsdorff e. a., 1971) и являющихся «сердцем» предполагаемой циркуляторной системы, нуждаются в тщательной проверке. Наблюдения за передвижением краски на основе латекса в сосудах экскреторной системы плероцеркоидов *Diphyllbothrium dendriticum* показали, что оно зависит от направления перистальтических сокращений тела паразита и в большинстве случаев краска выбрасывается через 5—10 мин через экскреторную пору. И лишь при обратном направлении перистальтической волны (от хвостового отдела к сколексу) или локальных сокращениях тела направление движения красителя изменяется (Lindroos, Gardberg, 1982). При этом он забрасывается в мелкие экскреторные сосуды, что, по-видимому, нарушает функцию выделительной системы, в частности процессы фильтрации в результате повышения давления в терминальных канальцах. Во всяком случае, сколь-нибудь серьезно о циркуляторной функции выделительной системы можно говорить только после выяснения закономерностей гидродинамики в ней. Мы проверяли другой аспект циркуляторной гипотезы — возможность ее использования для гуморальной регуляции функций с робилы, однако многолетние попытки найти доказательства связи нейросекреторных и железистых элементов сколекса с экскреторными протоками не увенчались успехом, несмотря на их частое анатомическое соседство.

Нам представляется более вероятным, что экскреторная система выполняет «дренажную» функцию, обеспечивая отток экстрацеллюлярной жидкости из субтегументальных в более глубокие отделы члеников, препятствуя, таким образом, повышению концентрации адсорбируемых продуктов вблизи тегумента.

#### Список литературы

- Куперман Б. И. Функциональная морфология низших цестод. Л.: Наука, 1988. 168 с.
- Bonsdorff C.-H. von, Forssten T., Gustafsson M. K. S., Wikgren B. J. Cellular composition of plerocercoids of *Diphyllbothrium dendriticum* (Cestoda) // *Acta Zool. Fenn.* 1971. Vol. 132. P. 1—25.
- Desco J. L., Coggins J. R. Transmission electron microscopy of the tumulus: a new organ of the surface of *Eubothrium salvelini* (Cestoda, Pseudophyllidea) // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* 1980. Vol. 99, N 2. P. 237—241.
- Howells R. E. Observations on the nephridial system of the cestode *Moniezia expansa* (Rud., 1805) // *Parasitology.* 1969. Vol. 59. P. 449—459.
- Lindroos P. The excretory ducts of *Diphyllbothrium dendriticum* (Nitzsch, 1824) plerocercoids: ultrastructure and marker distribution // *Z. Parasitenk.* 1983. Vol. 69. P. 229—237.
- Lindroos P., Gardberg T. The excretory system of *Diphyllbothrium dendriticum* (Nitzsch, 1824) plerocercoids as revealed by an injection technique // *Z. Parasitenk.* 1982. Vol. 67. P. 289—297.
- Maejima J., Yazaki S., Fukumoto S., Kamo H. Scanning electron microscopic observations of flame cell and associated excretory systems in *Diphyllbothrium* // *Jap. J. Parasitol.* 1989. Vol. 38, N 1. P. 7—16.
- Rohde K. Phylogenetic relationship of free-living and parasitic Platyhelminthes on the basis of ultrastructural evidence // *Fortschr. Zool.* 1988. Vol. 36. P. 353—357.
- Rohde K., Watson N. Development of the protonephridia of *Austramphilina elongata* // *Parasitol. Res.* 1988. Vol. 74. P. 255—261.
- Slais J., Serbus C., Schramlova J. The microscopical anatomy of the bladder wall of *Cysticercus bovis* at the electron microscope level // *Z. Parasitenk.* 1971. Vol. 36. P. 304—320.
- Sogandares-Bernal F., Voge M. Immunoglobulins on surface of tetrathyridia of *Mesocestoides corti* Hoeppli, 1925 (Cestoda) from laboratory infections ICR-mice // *J. Parasitol.* 1978. Vol. 64, N 4. P. 620—624.
- Swiderski Z., Euzet L., Schönenberger N. Ultrastructures du système néphridien des cestodes cyclophyllides *Catenotaenia pusilla* (Goeze, 1782), *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819) et *Inermicapsifer madagaskariensis* (Davaine, 1780) Baer, 1956 // *Le Cellule.* 1975. Vol. 71, N 1. P. 7—18.
- Wilson R. A., Webster L. A. Protonephridia // *Biol. Rew.* 1974. Vol. 49. P. 127—160.
- Xylander W. E. R. Ultrastructure of the lycophora larva of *Gyrocotile urna* (Cestoda, Gyrocotilidea). III. The protonephridial system // *Zoomorphol.* 1987. Vol. 107. P. 88—95.

Yamane Y., Nakagawa A., Makino Y., Hirai K. The ultrastructural study of the excretory canal of the cestode, *Diphyllobothrium latum* // Jap. J. Parasitol. 1982. Vol. 31, N 2. P. 89—97.

Институт биологических проблем Севера РАН;  
Институт экологии волжского бассейна РАН

Поступила 19.05.1992

#### SCOLEX PROTONEPHRIDIAL SYSTEM IN CYCLOPHYLLIDEA

N. A. Pospekhova, G. P. Krasnoshchekov, V. V. Pospekhov

*Key words:* cestode, protonephridial system, ultrastructure, desmosome

#### SUMMARY

The ultrastructure of the scolex protonephridial system in five species of cestodes of the families Hymenolepididae, Dilepididae, Taeniidae is described. The following morphofunctional departments are distinguished: ciliary (flame) cells, the «weir», the terminal excretory canals, excretory canals. The epithelium of excretory canals is supposed to be a polyfunctional system like tegument. The «draining» of cestode body, the ensuring of the interstitial fluid current from the surface to the inner departments, is considered to be the main function of the excretory system along with the osmoregulation.

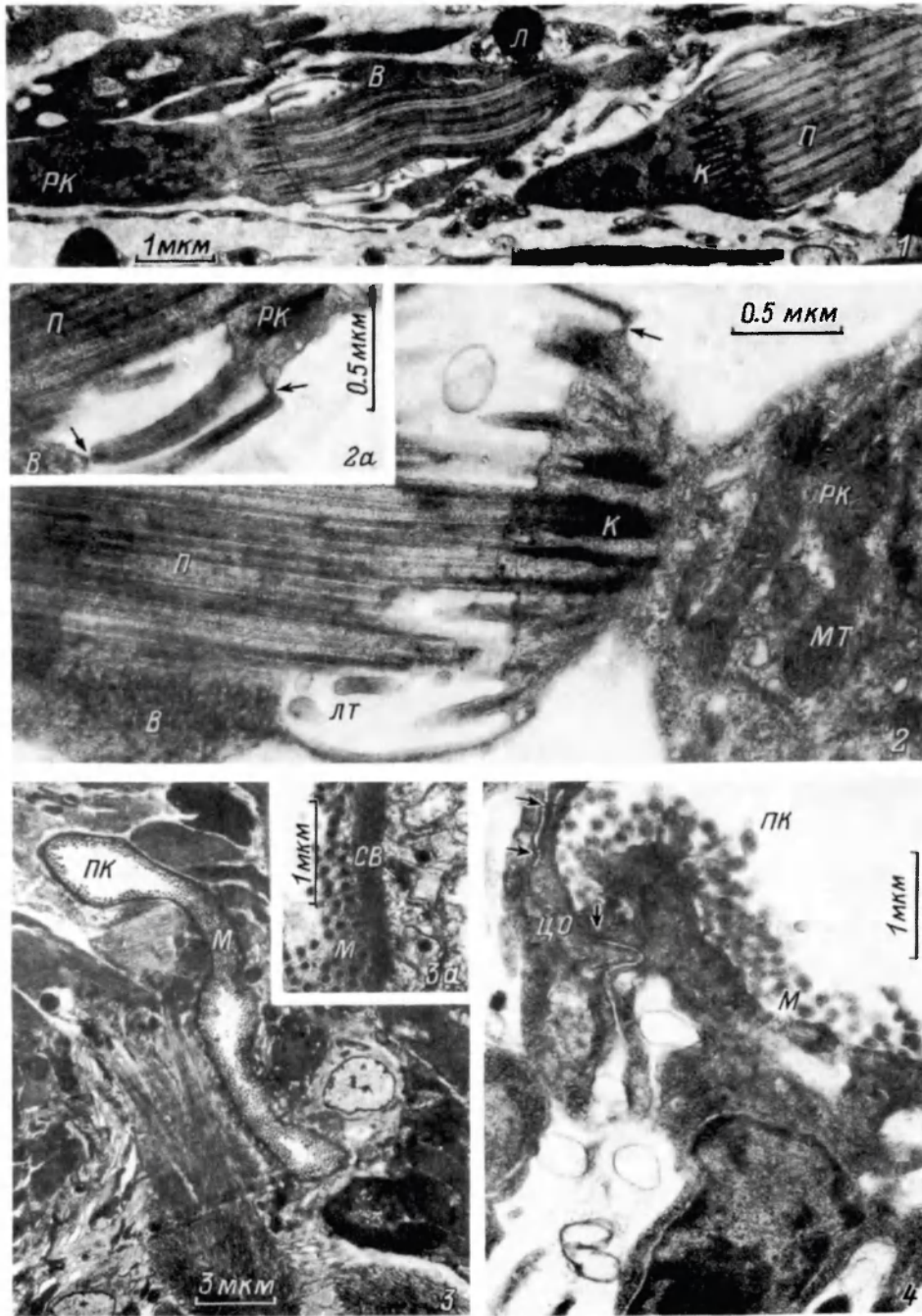


Рис. 1. Элементы протонефридиальной системы циклофиллидей.

1 — ресничные клетки *D. stefanskii*; 2 — ресничная клетка *R. ancora*; 2a — деталь «верши» *R. ancora*; 3 — экскреторный канал, пронизывающий стенку хоботкового влагалища *G. dogieli*; 3a — деталь стенки экскреторного канала *G. dogieli*; 4 — клетка экскреторного канала *D. stefanskii*; В — воронка терминального канальца; К — корешок реснички; ЛТ — лептотрихии; М — микроворсинки; МТ — митохондрии; П — ресничное «пламя»; ПК — просвет канала; РК — ресничная клетка; СВ — секреторные включения; ЦО — цитоплазматический отросток.

Fig. 1. The protonephridial system elements in cyclophyllidea.

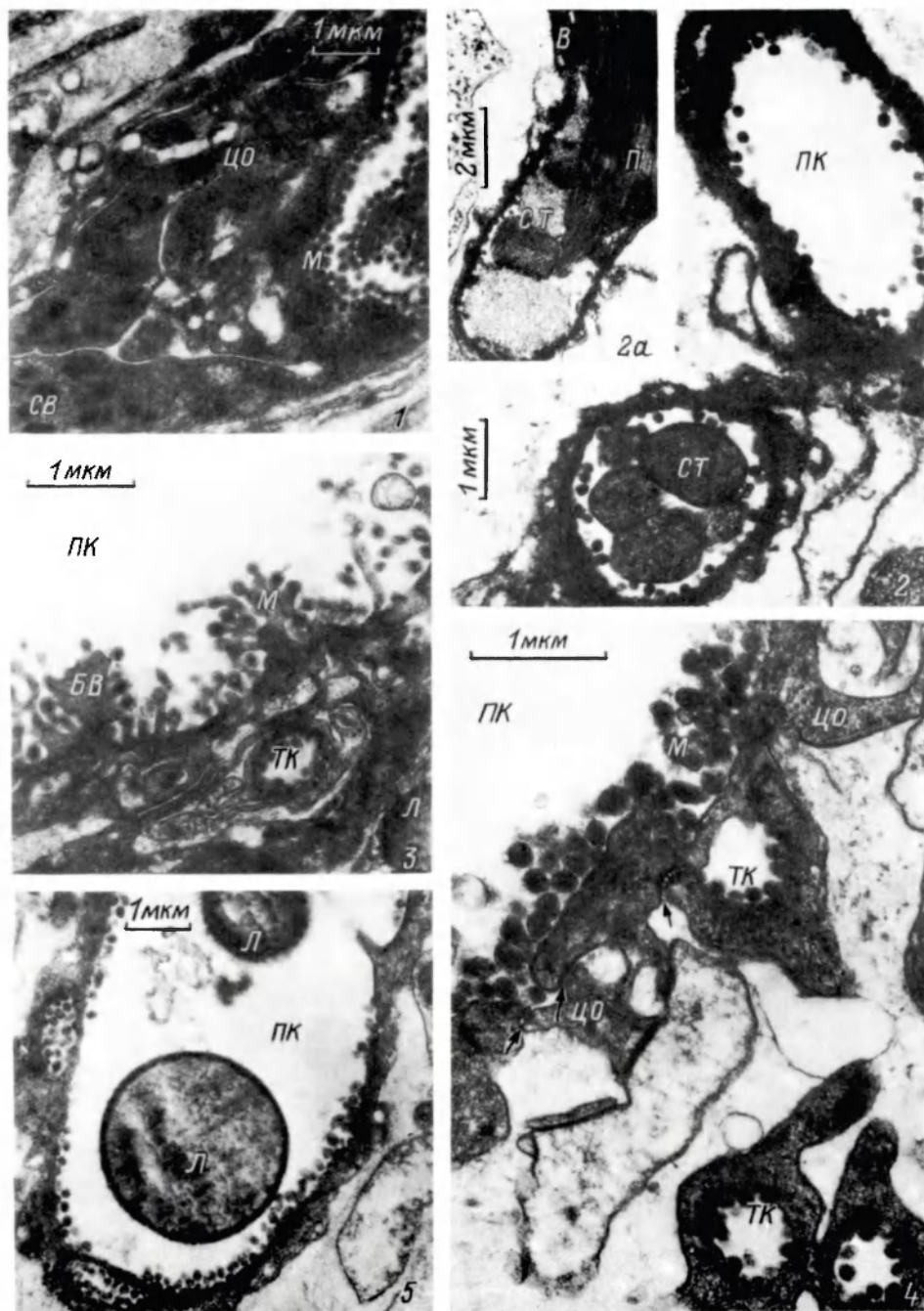


Рис. 2. Элементы протонефридной системы циклофиллидей.

1 — секреторные включения в цитоплазматических отростках клетки канала *C. megalops*; 2 — терминальный экскреторный каналец личинки *T. crassiceps*; 2a — часть терминальной воронки с ресничным «пламенем» у *T. crassiceps*; 3 — стенка экскреторного канала *D. stejanskii*; 4 — «впадение» терминального канала в экскреторный канал; 5 — липидные капли в просвете экскреторного канала *R. ancora*; БВ — бульбовидные выпячивания; Л — липиды; СТ — сферические тельца; ТК — терминальный каналец. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2. The protonephridial system elements in cyclophyllidea.