

АНАТОМИЯ НЕРВНОГО АППАРАТА ЦЕСТОД СЕМЕЙСТВ AMPHICOTYLIDAE И DIPHYLLOBOTHRIIDAE (PSEUDOPHYLLIDEA)

Е. А. Котикова, Б. И. Куперман

Зоологический институт АН СССР, Ленинград,
Институт биологии внутренних вод АН СССР, Борок

Исследована анатомия нервной системы цестод *Eubothrium salvelini*, *E. rugosum*, *E. crassum*, *E. vittevitellatus*, *Diphyllobothrium latum* и *D. dendriticum* на разных фазах их жизненного цикла.

При исследовании нервной системы цестод мы сталкиваемся с методическими трудностями, связанными с отсутствием четкой морфологической обособленности нервных стволов. Использование классических методов позволяет лишь обнаружить нервную систему сколекса, а также отдельные продольные нервные стволы и кольцевые комиссуры, или чаще — только пару самых крупных главных боковых стволов (Fuhmann, 1931; Rawson, 1957; Joyeux et Baer, 1961). До сих пор топография и особенности нервного плексуса, расположенного на уровне продольных стволов, остаются неизвестны (Bullock a. Horridge, 1965).

Применение гистохимической реакции на холинэстеразы, топографически связанные с нервной системой, явилось в последние годы эффективным средством изучения нервной системы паразитических червей (Smyth, 1969). Такие исследования были успешно осуществлены на представителях трематод, моногеней и цестод (Ramisz a. Szankowska, 1970; Halton and Jennings, 1964; и др.). Используя как субстрат ацетилтиохолинийодид, одному из нас удалось получить общую картину анатомического строения нервной системы некоторых цестод, включая и грубый нервный плексус (Котикова, 1971).

Исследования, проводимые нами в настоящее время, ставят своей задачей изучение анатомии нервной системы отряда *Pseudophyllidea*. В первом сообщении описано развитие нервной системы отряда *Triaenophorus nodulosus* в онтогенезе (Котикова и Куперман, 1977). В настоящем сообщении излагаются результаты изучения представителей семейств *Amphicotylidae* и *Diphyllobothriidae*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования были *Eubothrium rugosum* (Batsch), *E. crassum* Bloch, *E. salvelini* Schrank, *E. vittevitellatus* Mamaev, а также *Diphyllobothrium latum* (L.) и *D. dendriticum* (Nitzsch) на разных фазах развития (см. таблицу). Взрослые черви, плероцеркоиды и яйца, содержащие зрелые зародыши *Eubothrium*, а также взрослые черви и плероцеркоиды *Diphyllobothrium* были собраны на Ладожском озере и в водоемах Камчатки. Плероцеркоиды *E. salvelini* получены при экспериментальном заражении *Cyclops scutifer* из оз. Азабачьего (Камчатка). Нервная система изучалась на тотальных препаратах и поперечных срезах, обработанных гистохимическим методом Жеребцова (Gerebtzoff, 1959).

Список паразитов и их хозяев,
исследованных на Ладожском озере и водоемах Камчатки

Вид паразита	Фаза развития	Хозяин	Место исследования
Сем. <i>Amphicotyliidae</i>			
<i>Eubothrium rugosum</i>	Взрослый червь Плероцеркоид	<i>Lota lota</i> — налим <i>Acerina cernua</i> — ерш	Западное побережье Ладожского озера
<i>E. crassum</i>	Взрослый червь	<i>Coregonus albula</i> — ря- пушка	
<i>E. salvelini</i>	Яйцо с зародышем Взрослый червь	<i>Salvelinus alpinus</i> — го- лец	Оз. Азабачье (Кам- чатка)
	Плероцеркоид	<i>Gasterosteus aculeatus</i> — колюшка	
<i>E. vittevitellatus</i>	Процеркоид Яйцо с зародышем	<i>Cyclops scutifer</i>	Камчатский залив Тихого океана
	Взрослый червь	<i>Trichodon trichodon</i>	
Сем. <i>Diphyllobothriidae</i>			
<i>D. latum</i>	Взрослый червь Плероцеркоид	<i>Homo sapiens</i> — человек <i>Lota lota</i> — налим	Ленинград Волховская губа Ла- дожского озера
	<i>D. dendriticum</i>	Взрослый червь	
Плероцеркоид		<i>Gavia stellata</i> — красно- зобая гагара <i>Onchorhynchus nerca</i> — красная	Оз. Азабачье (Кам- чатка)

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для *Eubothrium* характерно отсутствие свободноплавающей ресничной личинки — корацидия; полное формирование онкосферы происходит в яйце. Скопление холинэстеразы обнаружено в расширенной части онкосферы яиц *E. salvelini* и *E. crassum* и имеет вид пятна округлой или слегка удлинённой формы (рис. 1). По-видимому, это и есть зачаток нервной системы.

У процеркоида *E. salvelini* длиной 0.35 мм обнаружены 3 пары продольных стволов: дорсальные, вентральные и латеральные. Одинаковые по мощности, они проходят через все тело личинки и соединяются комиссурой на переднем конце (рис. 2).

Для молодых плероцеркоидов *E. rugosum* и *E. salvelini* длиной 1 мм характерна нервная система с 5 парами продольных нервных стволов, связанных кольцевыми комиссурами. Наиболее развиты главные боковые стволы, более слабые — дорсальные и вентральные и, наконец, самые слабые — так называемые сопровождающие нервные стволы, появляющиеся в количестве 2 пар только на стадии плероцеркоида. Число кольцевых комиссур варьирует (14—16) и зависит от размеров тела, по мощности комиссуры соответствуют сопровождающим стволам. Почти все элементы нервного аппарата плероцеркоидов залегают на одном уровне, на границе кортикальной и медуллярной паренхимы. Несколько глубже остальных располагаются главные боковые стволы.

Нервная система взрослых червей всех видов *Eubothrium* состоит из различного числа продольных нервных стволов, соединённых кольцевыми комиссурами, а в сколексе имеется 5 пар продольных нервных стволов: главные боковые, 2 пары сопровождающих, дорсальные и вентральные (рис. 3). Самые мощные главные боковые стволы в переднем

конце сколекса слегка раздваиваются и образуют четыре небольших ганглия. В единое целое эти ганглии связываются кольцевой комиссурой, к каждому из них подходят соответственно сопровождающий и дорсальный или вентральный нервные стволы. Если сопровождающие стволы, расположенные по обе стороны от главных, залегают очень близко к поверхности сколекса, то дорсальные и вентральные слегка погружены, между стволами локализуются редкие нити грубого нервного плексуса. Очень густая плексусная сеть иннервирует сколекс и ботрии.

На поперечных срезах сколекса хорошо видны нервные тяжи плексуса, лежащие в медуллярной паренхиме и связывающие главные стволы. Этот плексус предлагаем назвать внутренним нервным плексусом. Если в сколексе он образован отдельными нервными тяжами, то в шейке и стробиле он становится все гуще, достигая максимального развития в половозрелых проглоттидах (рис. 4). Здесь нити внутреннего плексуса пронизывают центральную паренхиму и связывают главные стволы друг с другом и с другими продольными стволами. По мощности нити внутреннего плексуса соответствуют нитям грубого плексуса, а отличаются от последнего только по расположению. У *E. rugosum* удалось наблюдать в толще членика такой густой нервной плексус, что он по существу образует единую нервную сеть (рис. 4).

Главные боковые стволы залегают в медуллярной паренхиме, а все остальные, как и у плероцеркоидов, на границе кортикальной и медуллярной (рис. 4). Число продольных стволов у изученных нами видов *Eubothrium* различно. Так, у *E. salvelini* и *E. vittevitellatus* отмечено 7 пар продольных стволов, а у *E. crassum* — 9 пар при одинаковой у всех трех видов ширине проглоттид (0.75 мм). Однако с увеличением ширины стробилы число стволов может увеличиваться: у *E. salvelini* при максимальной ширине члеников 3 мм число продольных стволов достигает 17 пар.

У *E. crassum* ранее была обнаружена в стробиле лишь одна пара главных латеральных продольных стволов, залегающих во внутренней паренхиме; в сколексе отмечалась та же пара стволов, заканчивающихся периферическими ганглиями, от которых отходит по 6 нервов (Rawson, 1957). Подобные описания строения нервной системы встречаются довольно часто и относительно других цестод.

Грубый нервный плексус рассмотренных видов образован продольными и поперечными нервными волокнами, соединяющими продольные стволы, кроме главных боковых, и имеет вид крупноячеистой сети (рис. 5). От грубого плексуса перпендикулярно к поверхности тела отходят многочисленные волокна.

Начиная с шейного отдела, в задней части каждой проглоттиды располагается кольцевая комиссура. В передней и средней частях стробилы, там, где находится зона роста, мы видим, кроме того, зачатки 1—2 новых кольцевых комиссур. Эти зачатки находятся на разных стадиях развития, причем задний из них наиболее развит. Особенно отчетливо видна закладка новых кольцевых комиссур у *E. rugosum* и *E. salvelini*, но, вероятно, она имеет место и у остальных видов рода.

Представители сем. *Diphyllobothriidae* отличаются от других псевдофиллид тем, что на взрослой стадии они паразитируют в теплокровных животных. Взрослая форма *D. latum* получена из кишечника человека, круг хозяев *D. dendriticum* значительно шире (см. таблицу).

Плероцеркоиды обоих видов развиваются в рыбах. Нервный аппарат полностью сформированных плероцеркоидов *D. dendriticum*, длиной 10—17 мм, образован продольными нервными стволами, число которых меняется от переднего конца тела к заднему. Между собой они связаны поперечными нитями грубого нервного плексуса, равномерно расположенными по всей длине плероцеркоида.

Сколекс плероцеркоида хорошо обособлен от стробилы и иннервируется 5 парами продольных нервных стволов, как и у описанных видов *Eubothrium*. Однако здесь главные продольные нервные стволы несколько усиливаются в передней части и попарно соединяются друг с другом.

Остальные 4 пары стволов подходят к ним. О расположении элементов нервного аппарата можно судить по поперечному срезу сколекса (рис. 6). Продольные стволы соединяются поперечными тяжами грубого нервного плексуса. Кроме того, поверхностный слой сколекса и ботрий снабжены густой сетью нервных волокон.

В передней части стробилы число стволов возрастает до 7 пар, с средней самой широкой — до 11 пар, а в задней части число их снижается до 6 пар (рис. 7). Главные продольные нервные стволы также погружены в центральную паренхиму, как и у *Eubothrium*, и соединяются друг с другом на заднем конце. Все остальные стволы связаны почти параллельно идущими поперечными нитями грубого нервного плексуса, равномерно расположенными по всей длине плероцеркоида. Прослеживается четкая постоянная связь главных боковых с другими продольными стволами, осуществляемая внутренним нервным плексусом.

Общий план строения нервного аппарата плероцеркоидов *D. latum* длиной 5—6 мм остается таким же, как и у *D. dendriticum*. Число продольных стволов у них варьирует от 5 до 13 пар, а поперечные нити грубого нервного плексуса оказались здесь значительно слабее.

Для взрослых форм обоих видов *Diphyllobothrium* также характерна нервная система ортогонального типа. Нервный аппарат сколексов построен у них одинаково и мало чем отличается от такового плероцеркоидов, лишь ботрии иннервируются более густой мелкоячеистой сетью грубого нервного плексуса. У *D. latum* в месте перехода сколекса в шейку, ширина которой несколько меньше ширины сколекса, мы обнаруживаем уже до 9 пар стволов, т. е. в отличие от *Eubothrium* количество стволов здесь нарастает значительно быстрее. При переходе шейки в стробилу при той же ширине число стволов остается прежним; лишь с последующим увеличением ширины проглоттид это число начинает увеличиваться. При максимальной ширине стробилы 15 мм насчитывается 35 пар продольных нервных стволов. Главные боковые глубоко погружаются в паренхиму и постепенно смещаются по направлению к середине тела. В передней части стробилы все элементы нервного аппарата сохраняют определенную правильность в своем расположении. Другими словами, продольные нервные стволы и поперечные волокна грубого нервного плексуса идут перпендикулярно друг другу. Эта правильность нарушается в задних члениках с хорошо развитой половой системой (рис. 8). Здесь следует подчеркнуть, что на брюшной стороне тела располагается пара сильно развитых медиальных нервных стволов, от которых к половым отверстиям отходит масса различных по мощности волокон нервного плексуса. В проглоттидах шириной 6.5 мм наблюдается 20 пар продольных стволов, из которых 10 пар располагаются в центральной части между главными боковыми нервными стволами, а остальные — по 5 пар в боковых частях проглоттид. Таким образом, отмечается сильная концентрация элементов нервного аппарата именно в центральной области стробилы, что, по всей видимости, связано с развитием половой системы.

Продольные стволы соединяются в задних частях проглоттид кольцевыми комиссурами. От тяжей грубого нервного плексуса и особенно от кольцевых комиссур под углом к поверхности тела отходят многочисленные нервные волокна. В тегументе отмечено скопление холинэстераз. На поперечных срезах хорошо прослеживается внутренний плексус, связывающий главные боковые стволы друг с другом, а также дорсальные продольные стволы с вентральными, вероятно, обеспечивая иннервацию внутренних органов и целостность нервной системы.

У вида *D. dendriticum*, собранного нами из разных хозяев, отмечалась различная максимальная ширина стробил: у молодых еще не расчлененных цестод из кишечника краснозобой гагары — до 1 мм, у половозрелых цестод из озерной чайки — 2.5, из собаки — 8.5, из медведя — 19 мм. Соответственно изменяется и число продольных нервных стволов в плексусе: 10, 14, 28 и 60 пар. Вместе с тем и при одинаковой ширине стробилы у червей из разных хозяев число продольных стволов может

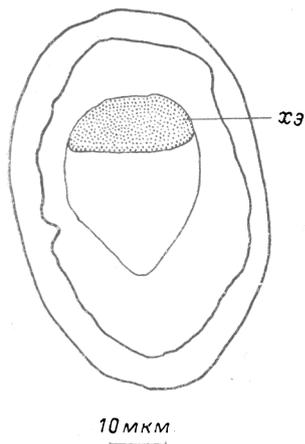


Рис. 1. Холинэстераза в яйце *Eubothrium crassum*.

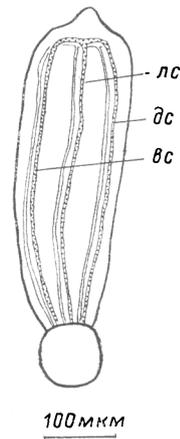


Рис. 2. Нервный аппарат процеркоида *Eubothrium salvelini*. Вид сбоку.

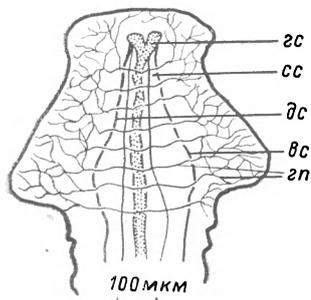


Рис. 3. Нервный аппарат сколекса взрослого *Eubothrium salvelini*. Вид сбоку.

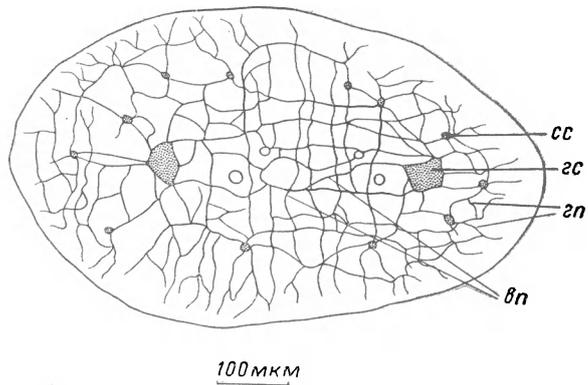
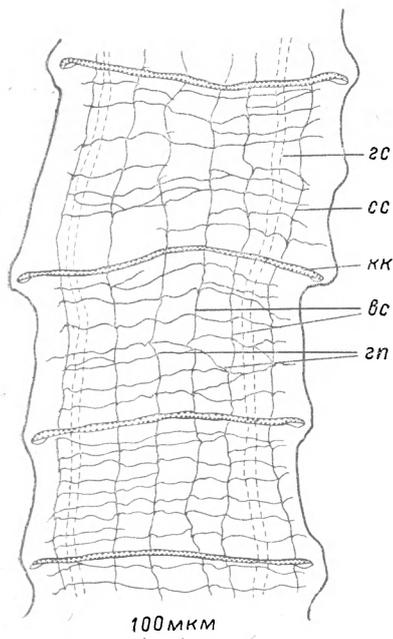


Рис. 4. Поперечный срез задней части стробилы взрослого *E. rugosum*.



← Рис. 5. Нервный аппарат передней части стробилы *E. rugosum* с вентральной стороны.

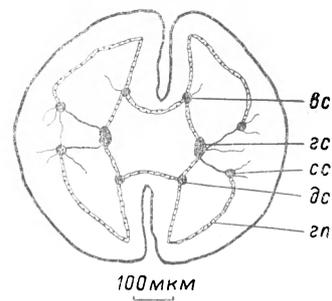


Рис. 6. Поперечный срез сколекса плероцеркоида *D. dendriticum*.

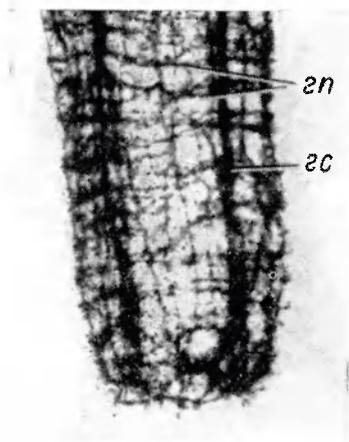


Рис. 7. Нервный аппарат задней части плероцеркоида *D. dendriticum*. Микрофотография $\times 40$.

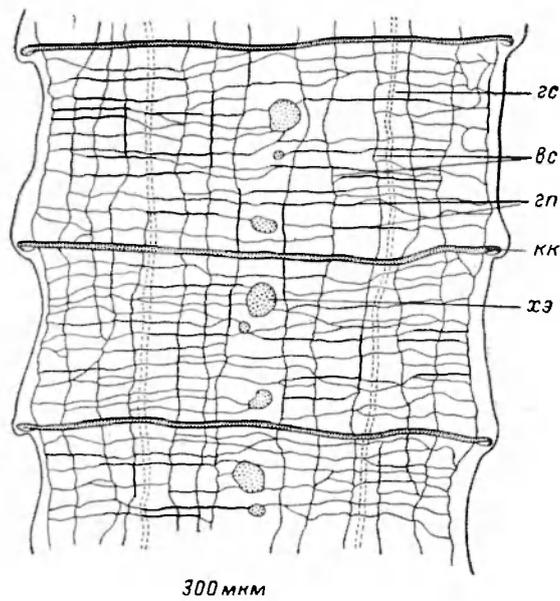


Рис. 9. Нервный аппарат средней части стробилы *D. dendriticum* с вентральной стороны.

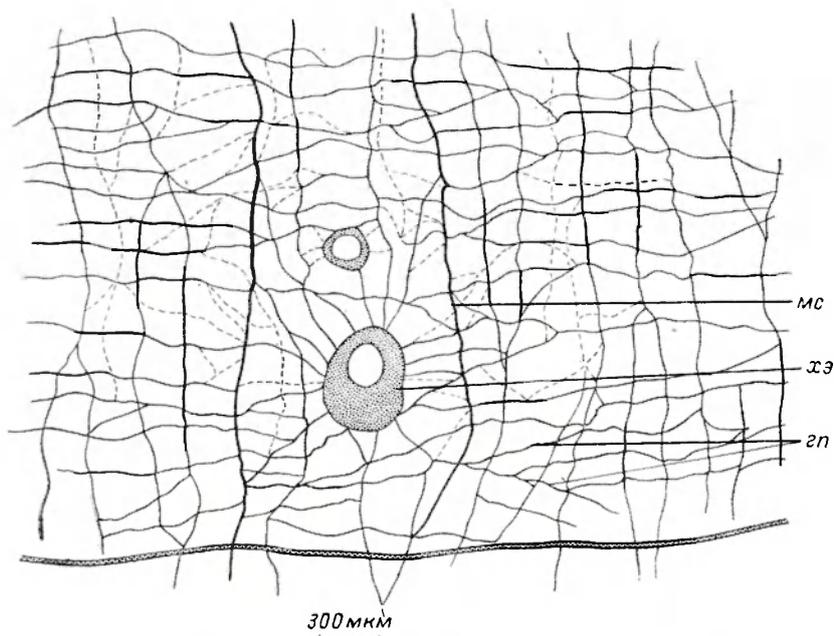


Рис. 8. Нервный аппарат центральной части проглоттиды *D. latum* с вентральной стороны.

Обозначения на рис. 1—9.

xz — скопление холинэстеразы; gc — главный боковой нервный ствол; bc — дорсальный нервный ствол; gc — вентральный нервный ствол; cc — сопровождающий нервный ствол; mc — медиальный нервный ствол; gn — грубый нервный плексус; gn — внутренний нервный плексус; kk — кольцевая комиссура; lc — латеральный нервный ствол.

быть различно. Например, в стробилах шириной 2.5 мм у паразитов из озерной чайки насчитывается 14 пар стволов (рис. 9), а у паразитов той же ширины из собаки — 16; в цестодах шириной 8.5 мм из медведя — 55 пар продольных стволов, а из собаки — всего 28. Все эти стволы идут, не прерываясь, через все тело червя.

Таким образом, у одного вида в различных хозяевах даже при одинаковой ширине стробилы обнаруживается различное количество элементов в нервном аппарате. Характер расположения этих элементов меняется так же, как и у *D. latum*, от переднего конца к заднему. В проглоттиде располагается одна кольцевая комиссура. Наши морфологические данные по плероцеркоиду и взрослой форме *D. dendriticum* согласуются с полученными ранее результатами гистохимических и гистологических исследований (Ohman — James, 1968; Bonsdorff, Forssten, Gustafsson, Wikgren, 1971).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для всех рассмотренных выше ленточных червей характерна нервная система ортогонального типа. У личинок происходит постепенное увеличение числа продольных стволов от 3 пар у процеркоида до 13 пар у плероцеркоида. Главные боковые стволы, которые уже на фазе плероцеркоида становятся наиболее сильными, наблюдаются на границе периферической и центральной паренхимы, но несколько глубже всех прочих продольных нервных стволов. У взрослых червей происходит погружение главных боковых стволов в центральную паренхиму, у *Eubothrium* эти стволы находятся на значительном расстоянии один от другого, а у *Diphyllobothrium* сближены и занимают срединную область проглоттид.

Применение гистохимической методики позволило получить топографию грубого нервного плексуса всей стробилы цестод. Структура грубого нервного плексуса исследованных видов меняется от переднего конца тела к заднему (рис. 5, 9, 8). Более редкая сеть имеется в шейке и в переднем отделе стробилы, где еще сохраняется правильность в расположении продольных стволов. Напротив, в половозрелых члениках, в которых эта правильность нарушается, усиливается и густота плексусных тяжей. Баллок и Хорридж (1965) называют этот плексус глубоким. Мы не придерживаемся этой терминологии, так как обнаружили еще более глубокий плексус и назвали последний внутренним.

Судя по личиночным стадиям развития цестод сем. *Triaenophoridae* (Котикова и Куперман, 1977) и *Amphicotylidae*, за исходное состояние нервного аппарата этих цестод можно принять хорошо развитый ортогон с 3 парами продольных нервных стволов. Действительно, поскольку это состояние свойственно их ранним стадиям развития, его можно рассматривать как рекапитуляцию. Если это так, то естественно предположить, что и у их предковых форм было также 3 пары продольных нервных стволов. Это означает, что исходные формы относились скорее к далеко продвинутому в своем развитии турбелляриям со стабильным числом нервных стволов, а не к самым примитивным *Acoela*, для которых характерно чрезвычайное многообразие в строении нервного аппарата и большое количество нервных стволов (Мамкаев и Котикова, 1972). У бескишечных турбеллярий нет единой линии в эволюции нервного аппарата, ортогон развит слабо, а поперечные комиссуры только намечаются. В этой связи предположение Логачева (1974) о том, что ленточные черви произошли от *Acoela*, не находит подтверждения.

Л и т е р а т у р а

- Котикова Е. А. 1971. Локализация холинэстераз у паразитических плоских червей. Тр. Инст. гельминтологии, 17 : 173—174.
Котикова Е. А. и Куперман Б. И. 1977. Развитие нервного аппарата *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) в онтогенезе (Cestoidea, Pseudophyllidea). Паразитология, 11 (3) : 252—259.

- Л о г а ч е в Е. Д. 1971. Положение цестод в системе. Класс или тип? В кн.: Чтения памяти академика Е. Н. Павловского, Изд. «Наука» КазССР, Алма-Ата : 18—29.
- М а м к а е в Ю. В. и К о т и к о в а Е. А. 1972. О морфологических особенностях нервного аппарата бескишечных турбеллярий, Зоол. ж., 51 (4) : 477—489.
- В о н с д о r f f G. H., F o r s s t e n T., G u s t a f s s o n M. K. S. and W i k g r e n B. J. 1971. Cellular composition of plerocercoids of *Diphylobothrium dendriticum* (Cestoda), Acta Zool. Fennica, 132 : 1—25.
- B u l l o c k T. H. and H o r r i d g e G. A. 1965. Structure and function in the nervous systems of Invertebrates. I. San Francisco—London : 1—798.
- F u h r m a n n O. 1931. Cestoda. Zweite Unterklasse der Cestoidea. Kükenthal's Handb. Zool., 2 (3—4) : 181—416.
- G e r e b t z o f f M. A. 1959. Cholinesterases. London : 1—195.
- H a l t o n D. W. and J e n n i n g s J. B. 1964. Demonstration of the nervous system in the monogenetic trematode *Diplozoon paradoxum* Nordmann by the indoxyl acetate method for interases, Nature, 202 (4931) : 510—511.
- J o y e u x Ch. et B a e r J. G. 1961. Classe des Cestodes, Traite de Zoolog'ee, 4 : 347—560.
- Ö h m a n - J a m e s G. 1968. Histochemical studies of the cestode *Diphylobothrium dendriticum* Nitzsch., 1824, Zeit. Paras., 30 : 40—56.
- R a m i s z A. and S z a n k o w s k a Z. 1970. Studies on the nervous system of *Fasciola hepatica* and *Dicrocoelium dendriticum* by means of histochemical method for active acetylcholinesterase. Acta parasit. pol., 27 (24) : 217—223.
- R a w s o n D. 1957. The anatomy of *Eubothrium crassum* (Bloch) from the pyloric caeca and small intestine of *Salmo trutta* L. J. Helminthology, 31 (3) : 103—120.
- S m y t h J. D. 1969. The Physiology of Cestodes. San Francisco : 1—279.

THE ANATOMY OF THE NERVOUS APPARATUS IN CESTODES
OF THE FAMILIES AMPHICOTYLIDAE AND DIPHYLLOBOTHRIDAE
(PSEUDOPHYLLIDAE)

E. A. Kotikova, B. I. Kuperman

S U M M A R Y

Studies were carried out of the nervous apparatus of *Eubothrium salvelini*, *E. rugosum*, *E. crassum*, *E. vittevitellatus*, *Diphylobothrium latum* and *D. dendriticum* (Cestoda, Pseudophyllidea) at different stages of their life cycle. Scolexes of adult cestodes are innervated with 5 pairs of longitudinal nerve trunks, the number of which in the strobile gradually increases up to 17 pairs in species of *Eubothrium* and up to 60 pairs (in the widest parts of the strobile) in species of *Diphylobothrium*. There were noted differences in of longitudinal trunks in different species and in the specimens of the same species but from different hosts, the width of the strobile being the same. The main lateral trunks are situated in the medullar parenchima. In species of *Eubothrium* they are wide apart while in *Diphylobothrium* they are drawn closer to one another. The description of the rough and inner nerve plexuses is given.

Judging by the larval developmental phases the well developed orthogon with 3 pairs of longitudinal nerve trunks can be taken for the initial state of the nervous apparatus in *Pseudophyllidea*. This means that the initial forms belonged to advanced turbellarians rather than to primitive ones.
