

УДК 576,895.121 : 591.4

УЛЬТРАСТРУКТУРА РЕЦЕПТОРНЫХ ОКОНЧАНИЙ ЦИКЛОФИЛЛИДЕЙ
(CESTODA, CYCLOPHYLLEIDA)Л. Т. Плужников, Г. П. Краснощекоев,
В. В. Поспехов

Изучена ультраструктура рецепторных окончаний, располагающихся в тегументе зрелых личинок и ленточных форм десяти видов циклофиллид. Выявлено большое морфологическое разнообразие окончаний, которые в совокупности позволяют организму воспринимать весь комплекс физических и химических параметров среды.

Изучению нервного аппарата Plathelminthes посвящена обширная литература, касающаяся в основном организации головных ганглиев, распределения нервных стволов и волокон. Сенсорная система плоских паразитических червей исследована значительно хуже, за исключением трематод, у которых топография сенсорных окончаний является одним из важных таксономических признаков; у цестод сенсорные окончания описываются как случайные находки.

Учитывая, что данные по организации рецепторного аппарата весьма ограничены, мы сочли целесообразным обобщить наблюдения по морфологии и локализации нервных окончаний, сделанные в ходе изучения строения тегумента у личинок и взрослых цестод.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучены зрелые личинки цестод: *Fimbriaria fasciolaris* (Pallas, 1781) Froelich, 1802, *Microsomacanthus microskrjabini*, Spassky et Jurpalova, 1964, *Hymenolepis horrida* (Linstow, 1901), *Platyscolex ciliata* (Furmann, 1913) Spasskaja, 1962, *Taenia crassiceps* (Zeder, 1800) Rudolphi, 1810, *Mesocestoides corti*, Höppli, 1925, а также молодые и зрелые стробилы: *Paranoplocephala dentata*, Galli—Valerio, 1905, *Dilepis undula* (Schränk, 1788) Weinland, 1838, *Dichoanotaenia clavigera* (Krabbe, 1869) Lopez-Neurga, 1944, *Dichoanotaenia bacilligera* (Krabbe, 1869) Fuhrmann, 1908. По каждому виду использовано не менее 7 особей. Материал получен от позвоночных (полевки, птицы) и беспозвоночных (коллемболы, циклопы, дафнии) животных арктического побережья Чукотки (стационар «Усть-Чаун» ИБПС ДВНЦ АН СССР).¹ Для удобства изучения часть личинок эксцистирована в 0.5 %-ном растворе трипсина с добавлением натрия таурохолатата при температуре 39 °С.

Собранный материал фиксировали в 6.5 %-ном растворе глутаральдегида на фосфатном буфере с рН=7.2 и отмывали в растворе сахарозы. Дополнительную фиксацию проводили в 2 %-ном растворе OsO₄ на ацетатвероналовом буфере по Колфилду. После окрашивания в 1.5 %-ном растворе уранилацетата материал обезвоживали в спиртах нарастающей концентрации и заливали в смесь эпон-аралдит. Ультратонкие срезы контрастировали свинцом по Рейнольдсу и исследовали в электронном микроскопе BS-500 фирмы «Tesla» при ускоряющем напряжении 90 кв.

¹ Авторы выносят глубокую благодарность сотрудникам лаборатории экологии гельминтов ИБПС ДВНЦ АН СССР Томиловской Н. С. и Регель К. В., которые провели определение материала.

тронноплотные гранулы. Эти же включения и митохондрии обнаруживаются и в прилежащих к окончанию участках нервного отростка.

Реснички окончаний этого типа значительно выдаются над поверхностью микротрихий; длина их, по данным сканирующей микроскопии, достигает 20 мкм (Hess, Guggenheim, 1977). Окончания с двумя ресничками, описанные у тетрафиллидных цестод (Gabrion, Euzet-Sicard, 1979), у циклофиллидей не найдены.

В литературе нет единого мнения о числе микротрубочек в ресничках. Описаны следующие варианты их организации: 9+9 или 9+10 (Webb, Davey, 1974; Blair, Burt, 1976), 9+0 (Gabrion, Euzet-Sicard, 1979). По нашим данным, реснички *Ia* окончаний имеют типичную формулу 9+2, что совпадает с наблюдениями других авторов (Jones, 1975).

Окончания *Ib* (рис. 2, 2) выявлены только у цестод *Dilepis undula* и *Dichoanotaenia clavigera*. Локализуются в сколексе, кроме хоботка, и реже в начальных отделах стробилы. Эти окончания сходны с вышеописанным подтипом, но имеют расширенную на апикальном конце (булавовидную) ресничку. Расположение микротрубочек в этих ресничках неодинаково на разном уровне; определить их количество не удалось. Окончания этого подтипа чаще всего имеют два опорных кольца.

Окончания с короткими сильно расширенными ресничками (подтип *Ie*) отмечены в тегументе сколекса и реже — шейки у личинок *Pl. ciliata*, *F. fasciolaris* и у зрелых *D. bacilligera*. Структура ресничек значительно варьирует. В одних случаях они заполнены однородным матриксом, не имеют микротрубочек, в других расширены и содержат клубочек микротрубочек, в третьем — это короткая широкая ресничка с расширенными трубочками. Возможно, что, по крайней мере, первые две модификации представляют собой не самостоятельные формы, а этапы формирования окончания, точнее формирования реснички. Поэтому мы их не включили в схему. Но следует отметить, что такие окончания найдены не только у личинок, но и у зрелых цестод.

Окончания типа II не имеют ресничек и непосредственного контакта с окружающей средой, но содержат элементы, обычно встречаемые у ресничковых окончаний, а именно: базальную пластинку, базальное тельце, хорошо развитый корешок. По структуре последнего они разделяются на два подтипа.

Окончания подтипа *IIa* (рис. 2, 3) выявлены в области шейки личинок *M. corti* и зрелых *D. clavigera*. Эти окончания на срезе имеют форму овала с уплощенной вершиной, четко выраженную базальную пластинку, переходящую в опорное кольцо, базальное тельце, продолжающееся в корешок, представленный мощным пучком фибрилл. От основания корешка отходят микротрубочки, продолжающиеся в отросток нейрона. Само окончание заполнено мелкозернистым матриксом и имеет единичные светлые пузырьки.

У *D. clavigera* выявлены также окончания подтипа *IIb* (рис. 2, 4), характеризующиеся своеобразно организованным корешком. Они располагаются в тегументе присосок и сколекса вблизи хоботка. В апикальной части окончания (непосредственно под десмосомальным комплексом) находится электронноплотное уплощенное образование куполовидной формы, вероятно, представляющее собой модифицированное опорное кольцо, слившееся с базальной пластинкой. Под ним имеются три небольших плотных скопления мелкозернистого материала, представляющие, по нашему мнению, редуцированное базальное тельце. Края куполовидного образования переходят в мощный воронкообразный корешок, состоящий из упорядоченно и плотно упакованных фибрилл с поперечной исчерченностью. Пространство, свободное от описанных структур, содержит мелкозернистый матрикс, светлые пузырьки, митохондрии, ламеллярные тельца и микротрубочки.

Окончания типа III по морфологии и способу контакта с окружающей средой, который может быть прямым или опосредованным через слой тегумента, разделяются на несколько подтипов.

Окончания подтипа *IIIa* (рис. 3, 1; см. вкл.) обнаружены в тегументе дефивитивных отделов личинок *Pl. ciliata* и *T. crassiceps*. Они представляют собой небольшие (диаметром около 2 мкм), округлые расширения отростков нейронов. Их апикальная часть через неглубокую пору тегумента непосред-

ственно контактирует с внешней средой. С помощью кольцевой десмосомы края апикальной части окончания крепятся к краям поры, под десмосомой располагается одно опорное кольцо. Окончание заполнено зернистым матриксом, имеет микротрубочки, продолжающиеся в отросток нервного волокна, содержат включения в виде светлых пузырьков.

Окончания подтипа *IIIб* (рис. 1) характеризуются отсутствием поры над ними. Связь со средой опосредована узким слоем тегумента, в котором нередко располагаются вакуоли; в соседних участках тегумента вакуоли не обнаружены. В вакуоли имеются небольшие пузырьки, обычно содержащие мелкозернистый матрикс. Вакуоли могут открываться на поверхность тегумента и выделять заполняющие их пузырьки в окружающее пространство. На схеме показаны три модификации окончаний этого подтипа.

Другая модификация (рис. 3, 1), найденная у *D. clavigera*, характеризуется наличием двух щелевидных параллельно расположенных по продольной оси окончания полостей, которые в объеме, вероятно, имеют форму пустотелого цилиндра. Третья модификация (рис. 3, 2) представляет собой комплекс (до 16 шт.) окончаний, в отдельности подобных первой модификации, но связанных одним общим нервным отростком.

В области шейки личинок *T. crassiceps* выявлены окончания, которые мы выделяем как подтип *IIIв* (рис. 3, 3). Это крупные образования, в виде вытянутой луковицы, плотно заполненные светлыми везикулами. Имеются единичные митохондрии и немногочисленные микротрубочки. Над апикальной поверхностью окончания располагается округлая полость, также содержащая пузырьки. По периферии ее между тегументом и окончанием имеется круговая десмосома, под которой расположено опорное кольцо. Эта полость, по-видимому, является сечением поры в тегументе.

Окончания подтипа *IIIг* располагаются в толще тегумента и представлены двумя модификациями. Одна из них (рис. 1) выявлена у личинок *F. fasciolaris* и у взрослых *Dilepis undula*, *Dichoanotaenia clavigera*, *D. bacilligera* и *P. dentata*. Она представляет собой типичное по форме округлое окончание с апикально расположенной десмосомой, связанной в самом окончании с видоизмененной базальной пластинкой, слившейся с опорным кольцом. Ниже лежит небольшая пучок микронитей, представляющий, вероятно, редуцированный корешок. Имеются также светлые пузырьки, микротрубочки и мелкозернистый матрикс.

Вторая модификация (рис. 3, 4) этого подтипа окончаний обнаружена в покровах личинок *T. crassiceps*. Она представляет собой вытянутый цилиндр, заполненный мелкими пузырьками и большим количеством микронитей, ориентированных преимущественно продольно. В самом окончании имеется мелкозернистый матрикс, а в его апикальной части — кольцевая десмосома и соответственно ей опорное кольцо. В верхней трети окончания имеется перетяжка.

Заканчивая описание полученных данных, необходимо отметить некоторые обстоятельства, на которые мы не могли найти четкого ответа, а именно: количество трубочек в ресничках окончаний *Iв*; количество опорных колец в окончаниях типа I — их может быть один, и два; наличие митохондрий в окончаниях типов II и III — они, вопреки литературным данным, хоть и редко, но имеются.

ОБСУЖДЕНИЕ

Применительно к паразитам кишечника, по крайней мере, два рода жизненно важной информации должно восприниматься посредством чувствительных нервных окончаний: 1) субстрат прикрепления — стенки кишечника и направление его перистальтики; 2) химизм среды, в значительной степени определяющий локализацию паразита. Кроме того, для цестод важна информация: 1) о внутрикишечном давлении и перистальтической активности кишечника, а также 2) о растяжении стробилы во избежание ее разрыва. Вероятно, характер воспринимаемой нервными окончаниями информации более разнообразен, в частности, есть указание на наличие осморорецепторов у цестод (Hess, Guggenheim, 1977). Но пока нет данных, по которым можно было бы судить о ее полном объеме.

Впервые для цестод наличие типичного чувствительного окончания с реснич-

кой было отмечено у зрелых протосколексов *Echinococcus granulosus* (Morseth, 1967; Sakamoto, Sugimura, 1969). Вскоре рецепторные окончания начали обнаруживать и у других видов цестод. Большое число работ, в которых отмечено наличие рецепторных окончаний у цестод, касаются видов отряда *Cyclophyllidea*: *Monocestus americanus* (Blair, Burt, 1976), *Hymenolepis microstoma* (Webb, Davey, 1974, 1975), *H. diminuta* (Specian, Lumsden, 1978, 1980), *H. nana* (Fairweather, Threadgold, 1983), *Platyscolex ciliata* (Краснощеков и Плужников, 1981), *Taenia hydatigena* (Featherstone, 1972), *Multiceps endothoracicus* (Hulinska, Fedoseenko, 1977) и *Mesocestoides corti* (Hess, Guggenheim, 1977). Имеются также работы, в которых приводится описание рецепторных окончаний у представителей отрядов: *Caryophyllidea* — *Caryophyllaeus laticeps* (Richards, Arme, 1982), *Pseudophyllidea* — *Bothriocephalus scorpii* (Jones, 1975) и *Tetraphyllidea* (Gabrion, Euzet-Sicard, 1979). Непосредственно изучению рецепторных окончаний было посвящено небольшое число работ (Webb, Davey, 1974, 1975; Hess, Guggenheim, 1977; Gabrion, Euzet-Sicard, 1979; Richards, Arme, 1982). В них рассматривается ультраструктура рецепторных окончаний, отчасти особенности их распределения по анатомическим отделам, высказываются предположения относительно функционального значения.

Большинство исследователей оценивают окончания с длинными ресничками как реорецепторы, т. е. определяющие направление перистальтики кишечника и движения окружающего субстрата. Эти же окончания, очевидно, могут осуществлять тактильную чувствительность, т. е. определять место прикрепления. Обе функции могут реализовываться одними и теми же рецепторами, но не исключено, что каждая из них связана со специфическим типом окончаний. В пользу последней возможности могут свидетельствовать существенные различия в строении луковиц окончаний подтипа *Ia*, хотя они могут быть обусловлены видовыми и локальными различиями, например особенностями организации тегумента. Поскольку тактильная и реорецепторная чувствительность связаны с прикреплением червей, преимущественная локализация соответствующих окончаний на поверхности сколекса, в первую очередь на органах фиксации, вполне закономерна.

Окончания с булавовидными расширениями ресничек описаны ранее как осморецепторы на основании особенностей их организации (Hess, Guggenheim, 1977). Возможна также их связь с хеморецепцией, хотя структура хеморецепторов, выявленных у трематод, более сложная.

Не исключено, что такую же функциональную нагрузку несут и окончания подтипа *Ib*, имеющие короткую расширенную ресничку.

Рецепторные окончания, не имеющие реснички, были описаны: у *Caryophyllaeus laticeps* (Richards, Arme, 1982), у метацестоды *Hymenolepis microstoma* (Webb, Davey, 1975), у половозрелой цестоды *H. nana* (Fairweather, Threadgold, 1983). В нашем исследовании безресничковые рецепторные окончания (тип II и III) были выявлены у 7 видов личинок и взрослых цестод.

Окончания типа II, содержащие хорошо развитый корешок, и, возможно, окончания подтипа *IIIg*, имеющие специализированные структуры, образованные микронитями, мы склонны отнести к рецепторам растяжения стробилы. Они же могут, вероятно, воспринимать и другие физические нагрузки на тегумент. Здесь уместно напомнить объяснение механизма восприятия раздражения, предложенное в отношении окончаний типа I, выявленных у *H. microstoma* (Webb, Davey, 1974). Механическое раздражение реснички, считают авторы, вызывает деформацию ее глубжележащих структур, что приводит к деполаризации отходящего от окончания дендрита с последующим распространением сигнала к нейрону. Подобное объяснение восприятия раздражения применимо и к безресничковым окончаниям, поскольку они имеют образования (корешок или пучки микронитей), связанные со структурами апикальной поверхности окончаний, деформирующихся при растяжении тегумента.

Большая часть окончаний типа III, а именно: *IIIa*, *IIIб* и *IIIв*, представляет, по нашему мнению, разные модификации барорецепторов, воспринимающих внутрикишечное давление. Наличие последних, по-видимому, связано с паразитированием в просвете кишечника. Спазмические сокращения его стенки, вызванные раздражением слизистой паразитом, существенно ухудшают

условия существования червей. В связи с этим можно предположить наличие у плоских червей специализированных адаптивных реакций, препятствующих длительному сокращению кишечника, которые включаются при повышении внутрикишечного давления. Регулирующее влияние паразита на активность мускулатуры кишечной стенки может реализовываться секрецией активных веществ тегументом или же специализированными секреторными элементами, в том числе и нервными окончаниями. Обе возможности подтверждаются наличием в тегументе цестод своеобразных нервно-эпителиальных комплексов, структуре и функциональному значению которых будет посвящена специальная публикация. Пока следует отметить, что большая часть описанных в данной работе окончаний (окончания типа I и окончания подтипов IIIa, IIIб и IIIe) проявляет секреторную активность в виде отшнуровки пузырьков.

Полученные данные свидетельствуют о значительном разнообразии сенсорных окончаний у цестод и наличии вполне определенных закономерностей распределения их в различных отделах тела. Вместе с тем фактического материала явно недостаточно для выводов о таксономических особенностях структуры и локализации нервных окончаний, поскольку не ясны функциональные и онтогенетические вариации организации их отдельных типов. Накопление этих данных позволит уточнить значение нервного компонента во взаимоотношениях паразита с хозяином.

Л и т е р а т у р а

- Краснощекоев Г. П., Плужников Л. Т. Ультраструктура тегумента эксцистированных личинок *Platyscolex ciliata* (Cestoda: Dilepididae). — *Паразитология*, 1981, т. 12, вып. 2, с. 118—125.
- Blair D. C., Burt M. D. B. Observation on the ultrastructure of papillae and associated sensilla on the scolex of *Monoecocestus americanus* (Stiles, 1985) (Cestoda: Anoplocephalidae). — *Can. J. Zool.*, 1976, vol. 54, p. 802—806.
- Fairweather I., Threadgold L. T. *Hymenolepis nana*: the fine structure of the adult nervous system. — *J. Parasitology*, 1983, vol. 86, p. 89—103.
- Featherstone D. W. *Taenia hydatigena* IV. Ultrastructure study of the tegument. — *Z. Parasitenk.*, 1972, vol. 38, p. 214—232.
- Gabrieon C., Euzet-Sicard S. Etude de tégument et des récepteurs sensoriels du scolex d'un plérocерcoide de Cestode Tetrphyllidea à l'aide de la microscopie électronique. — *Ann. parasitol. hum. et comp.*, 1979, t. 54, N 6, p. 573—583.
- Hess E., Guggenheim R. A study of the microtriches and sensory processes of the tetrathyridium of *Mesocostoides corti* Hoeppli, 1925, by transmission and scanning electron microscopy. — *Z. Parasitenk.*, 1977, vol. 53, N 2, p. 189—199.
- Hulinská D., Fedoseenko V. M. Studies on the fine structure of the rostellar hooks of *Multiceps endothoracicus* during the ultimate phase of their formation. *Folia parasitologica (Praha)*, 1977, vol. 24, N 4, p. 347—351.
- Jones A. The morphology of *Bothriocephalus scorpii* (Müller) (Pseudophyllidea, Bothriocephalidae) from littoral fishes in Britain. — *J. Helminthology*, 1975, vol. 49, p. 251—261.
- Morse D. J. Observations on the fine structure of the nervous system of *Echinococcus granulosus*. — *J. Parasitol.*, 1967, vol. 53, p. 492—500.
- Richards K. S., Arme C. Sensory receptors in the scolex-neck region of *Caryophyllaeus laticeps* (Caryophyllidea: Cestoda). — *J. Parasitol.*, 1982, vol. 68, N 3, p. 416—423.
- Sakamoto T., Sugimura M. Studies on *Echinococcus*. XXI. Electron microscopic observations on general structure of larval tissue of multilocular *Echinococcus*. — *Jap. J. vet. Res.*, 1969, vol. 17, p. 67—80.
- Specian R. D., Lumsden R. D. Endocrine phenomenon in *Hymenolepis diminuta*. — 4th Int. Congr. Parasitol., Warszawa, 1978. Short commun. Sec. F. Lodz, s. a., 1978, p. 67—68.
- Specian R. D., Lumsden R. D. The microanatomy and fine structure of the rostellum of *Hymenolepis diminuta*. — *Z. Parasitenk.*, 1980, vol. 63, N 1, p. 71—88.
- Webb R. A., Davey K. G. Ciliated sensory receptors of the unactivated metacystode of *Hymenolepis microstoma*. — *Tissue and Cell*, 1974, vol. 6, N 4, p. 587—598.
- Webb R. A., Davey K. G. Ultrastructural changes in an unciliated sensory receptor during activation of the metacystode *Hymenolepis microstoma*. — *Tissue and Cell*, 1975, vol. 7, N 3, p. 519—524.

ULTRASTRUCTURE OF RECEPTOR ENDINGS
IN CYCLOPHYLLIDS (CESTODA, CYCLOPHYLLIDEA)

L. T. Pluzhnikov, G. P. Krasnoshchekov, V. V. Pospikhov

S U M M A R Y

Ultrastructure of receptor endings, which are localized in the tegument of mature larvae and strobilae of 10 species of cyclophyllids, has been studied. A great morphological variety of endings, which in total enable the organism to perceive the whole complex of physical and chemical parameters of the medium, has been found out. According to cytomorphological criteria receptor endings are classified into three main types and 12 subtypes. Functional meaning of some endings is discussed.

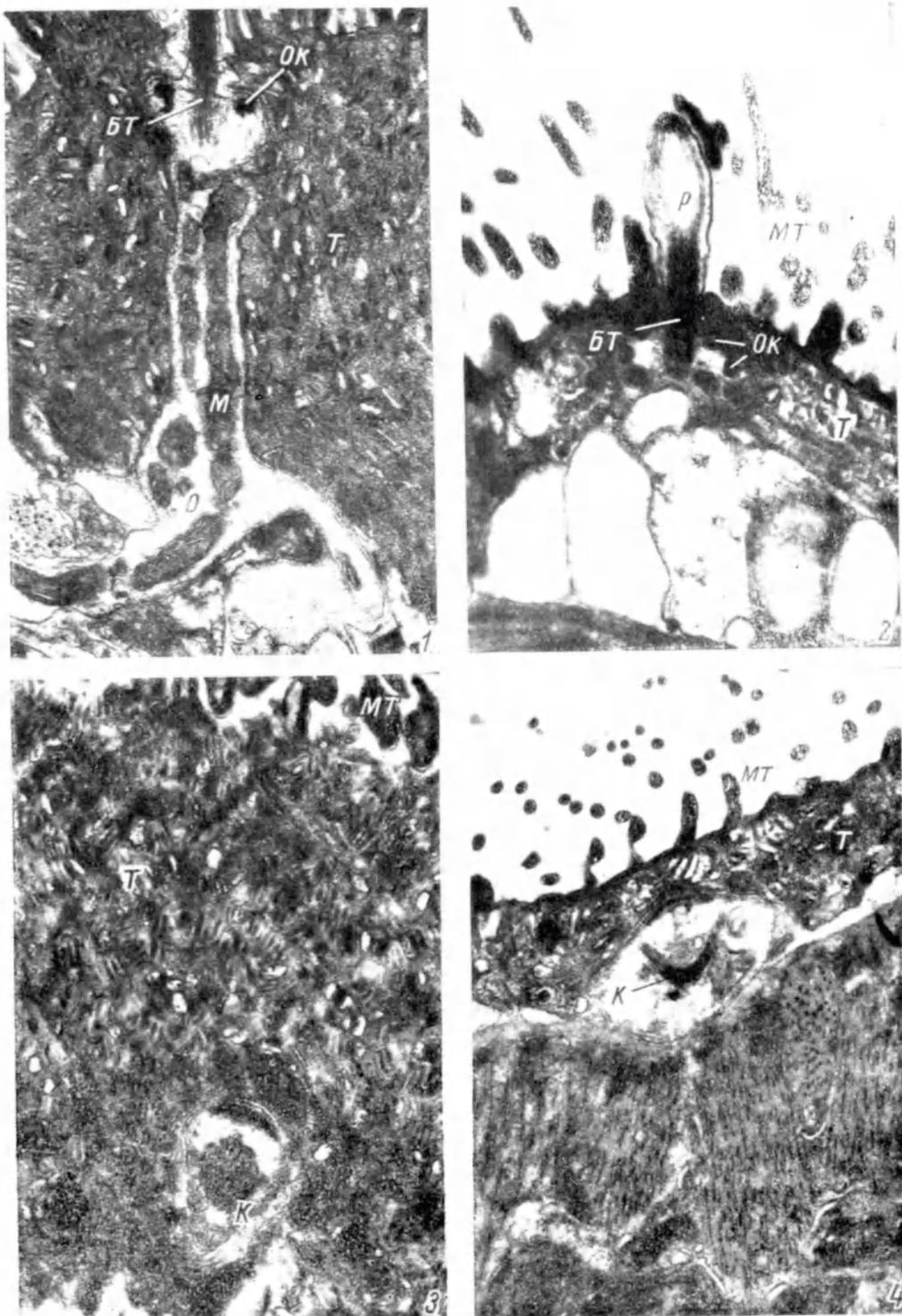


Рис. 2. Рецепторные окончания (по подтипам) в тегументе циклофиллидей.
1 — Ia в сколексе *Dilepis undula* (ув. 21 000); 2 — Ib вблизи присоски у *Dichoanotaenia clavigera* (ув. 21 000);
3 — IIa в сколексе *D. clavigera* (ув. 21 000); 4 — IIб в присоске *D. clavigera* (ув. 21 000). БТ — базальное тельце, К — корешок, М — митохондрия, МТ — микротрихии, О — отросток нейрона, ОК — опорное кольцо, Р — ресничка, Т — тегумент.

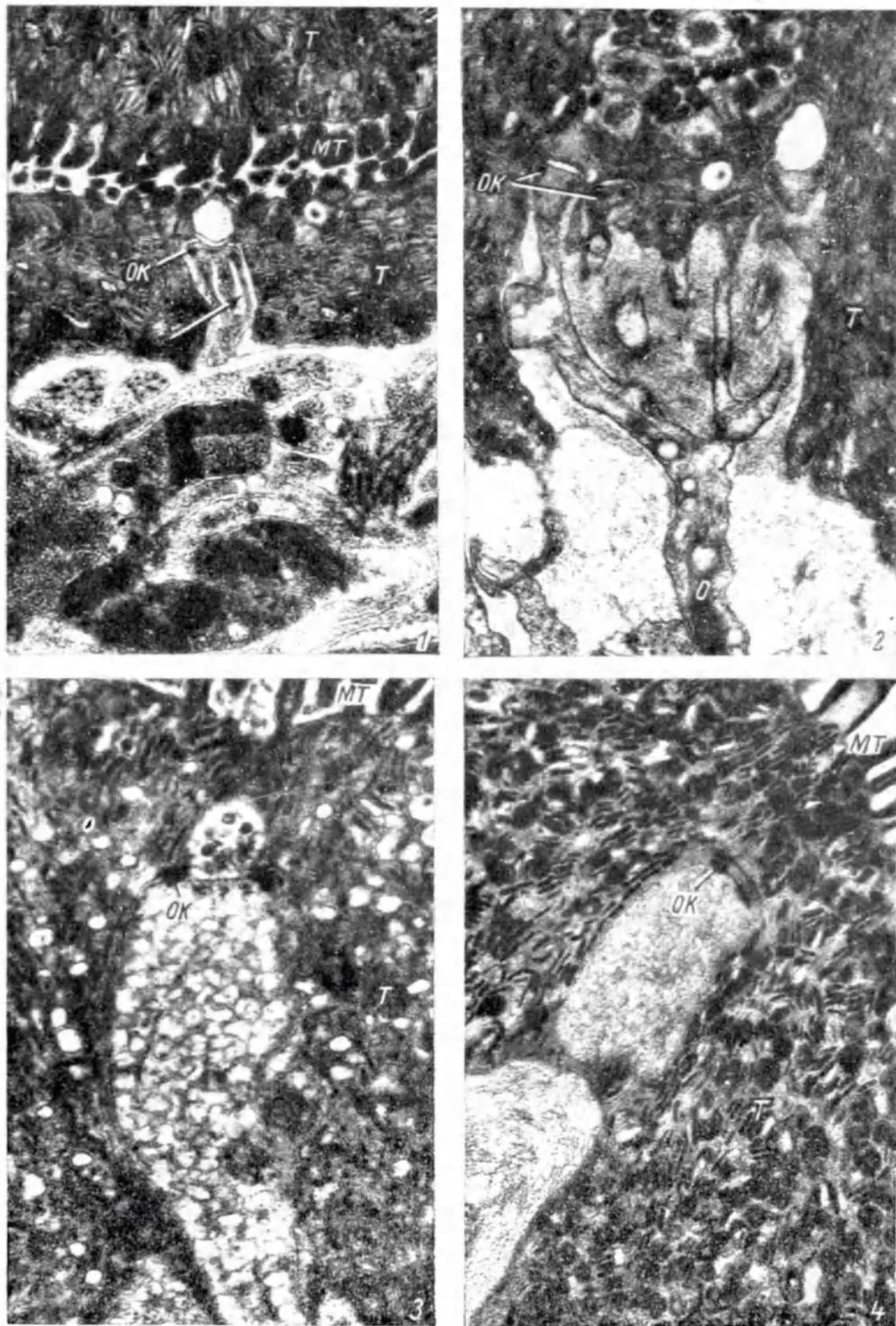


Рис. 3. Рецепторные окончания (по подтипам) в тегументе циклофиллид.

1 — модификация окончания IIIб, содержащая щелевидные полости (стрелка). Окончание расположено в складке стробилы цистоды *D. clavigera* (ув. 18 000); 2 — комплекс окончаний IIIб в складке между члениками *Dilepis undula* (ув. 24 000); 3 — IIIб в дефинитивных отделах зрелой личинки *Taenia crassiceps* (ув. 24 000); 4 — IIIг в дефинитивных отделах зрелой личинки *T. crassiceps* (ув. 24 000).
 Обозначения те же, что на рис. 2.