

УДК 576.895.121:591.34

**СЕНСОРНЫЙ АППАРАТ И ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ
НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ TRIAENOPHORUS NODULOSUS (CESTODA)
В ОНТОГЕНЕЗЕ**

© Н. М. Бисерова, Ж. В. Корнева

Рассмотрена ультраструктура сенсорных образований на всех стадиях развития *Triaenophorus nodulosus*. Впервые получены сведения об ультраструктурных особенностях формирования центральной и периферической нервной систем на ранних этапах онтогенеза *T. nodulosus*.

Ультраструктура чувствительных окончаний цестод впервые описана у представителя Cyclophyllidea — *Echinococcus granulosus* (Morseth, 1967). В дальнейшем сенсорные образования были обнаружены в тегументе многих видов из разных отрядов (Featherston, 1972; Blitz, Smyth, 1973; Webb, Davey, 1974; Cooper e. a., 1975; Blair, Burt, 1976; Hess, Guggenheim, 1977; Gabrion, Euzet-Sicard, 1979; Richards, Arme, 1982; Fairweather, Threadgold, 1983; Pospekhov, 1991; Поддубная, 1985; Бисерова, 1985; 1991; Плужников и др., 1986; Поспехов, Краснощеков, 1992а, 1992б). У Pseudophyllidea сенсорные образования были отмечены у представителей Bothriocephalata (Jones, 1975; Куперман, 1988), Diphyllbothriidae (Gustafsson, 1990) и у *Triaenophorus nodulosus* (Biserova e. a., 1991). Описания чувствительных окончаний относятся в основном к половозрелым формам цестод. Исключение составляют работы по сенсорным образованиям циклофиллид, у которых изучались не только половозрелые, но и личиночные формы (Плужников и др., 1986).

Изучение строения сенсорного аппарата цестод в онтогенезе актуально не только в связи с отсутствием информации. Интересным является то, что онтогенетические стадии цестод значительно отличаются по условиям обитания. Из яиц *T. nodulosus* в пресной воде вылупляются корацидии — свободноплавающие личинки. Они поедаются копеподами, в полости тела которых развивается следующая стадия — процеркоид. Копеподы в свою очередь служат пищей для мальков многих промысловых рыб, в печени которых (особенно окуневых и лососевых) накапливаются многочисленные личинки — плероцеркоиды. Окончательным хозяином *T. nodulosus* служит щука, в кишечнике которой цестода достигает половой зрелости и образует яйца, попадающие затем в воду. Смена хозяина происходит пассивно, но место обитания паразит выбирает активно и даже целенаправленно. Эта особенность делает актуальным изучение нервной системы и сенсорного аппарата цестод, открывает возможности для изучения поведения паразитов и их влияния на поведение хозяина.

В задачу данного исследования входило изучение ультраструктуры сенсорных образований на всех стадиях развития *T. nodulosus*, а также формирования и особенностей строения нервной системы корацидия и процеркоида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половозрелых червей извлекали из кишечника щуки (*Esox lucius*) и помещали в стандартный раствор Хенкса с добавлением глюкозы (1 г/л). Корацидиев получали из яиц, выделенных из половозрелых стробил, процеркоидов — путем эк-

спериментального заражения копепод (*Cyclos vicinus*, *C. strenuus*) корацидиями. Плероцеркоидов извлекали из печени окуня (*Perca fluviatilis*).

Материал фиксировали 2—2.5%-ным глутаровым альдегидом на 0.1 М какодилатном или фосфатном буфере (pH 7.2) в течение 1.5—2 ч, затем 2%-ным OsO₄ на том же буфере (1—2 ч), дегидратировали в спиртах повышающейся концентрации и ацетоне. После постепенного пропитывания в смеси ацетона и аралдита, материал помещали в чистый аралдит для полимеризации при температурах 37 и 60°.

Блоки резали на полутонкие и ультратонкие срезы на ультрамикротоме LKB—NOVA, затем контрастировали 4%-ным водным раствором уранилацетата и цитратом свинца по Рейнольдсу. Ультратонкие срезы просматривали на электронном микроскопе JEM-100C.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Корацидий. Ресничная оболочка корацидия не содержит собственных специализированных нервных элементов. Ранее в онкосфере были обнаружены нервные клетки и отростки, содержащие электронноплотные гранулы со светлым окаймлением (Корнева, 1994). Было показано наличие нейро-мышечных контактов и скопление нервных отростков в области локализации крючьев и связанной с ними мускулатуры. Описаны свободные нервные окончания, пронизывающие базальную пластинку и септированными десмосомами соединяющиеся с наружным цитоплазматическим слоем онкосферы.

Дальнейшие исследования показали, что гранулы с электронноплотным центром и светлым ободком имеют диаметр 100 нм. Кроме них были обнаружены многочисленные отростки с мелкими электронноплотными гранулами диаметром 50—70 нм (рис. 1, 1—2; см. вкл.). Они располагаются обычно вблизи мышечных отростков, формируя с последними контакты. Область контакта характеризуется параллельными уплотненными мембранами, щель между ними заполнена темным матриксом, постсинаптическая мембрана значительно утолщена. Перикарион клетки, продуцирующий такие гранулы, выявлен в центральной части онкосферы. Овальное, четко очерченное ядро с круглым электронноплотным ядрышком окружено очень тонким слоем цитоплазмы, формирующей отросток с гранулами (рис. 1, 1). Митохондрии крупные овальные, имеется ШЭПР, нейротрубочки расположены вблизи отходящего нейрита.

Многочисленные нервные отростки (с такими же гранулами) расположены в области крючьев на заднем конце онкосферы (рис. 1, 2). Они проходят параллельно мышечным пучкам, соединенным гемидесмосомами с мембраной онкобластов, или окружают несколько мышечных волокон, прикрепленных к основанию крючка.

На стадии корацидия в нейронах и их отростках пока не обнаружено светлых везикул и типичных синаптических контактов между нервными отростками.

Процеркоид. В первые сутки развития процеркоида под базальной пластиной тегумента выявлены многочисленные отростки, содержащие электронноплотные гранулы диаметром 50—60 нм (рис. 1, 3). Они располагаются рядом с мышечными волокнами и, по-видимому, их массовое появление под базальной пластинкой тегумента связано с процессом формирования продольной и кольцевой мускулатуры покровов. Как и у корацидия, они иннервируют мышцы, образуя с ними контакты (рис. 1, 3, стрелки): участок параллельных мембран замыкают омега-образные впячивания пресинаптической мембраны. Упорядоченное расположение мышечных волокон, каждое из которых иннервируется собственной терминалью, формируется на ранней стадии развития плероцеркоида под тегументом сколекса (рис. 1, 4).

На 3—5-е сутки развития на переднем конце процеркоида (в толще тела) обнаружена группа малодифференцированных клеток и очень тонких отростков,

формирующих нервный ствол. Клетки обладают крупными ядрами характерного вида, с большим содержанием гетерохроматина. Ядра окружены тонким слоем цитоплазмы, включающей в основном свободные рибосомы, изредка митохондрии и дающей обычно один тонкий отросток. В отростках можно видеть микротрубочки и редко мелкие электронноплотные гранулы. Иногда встречаются нейроны с одним широким постепенно сужающимся отростком-аксоном и двумя тонкими дендритами на противоположном полюсе клетки. Выявлена довольно крупная клетка с дифференцированным светлым ядром, окруженным значительным слоем структурированной цитоплазмы. Отростков, по-видимому, три, но их трудно разделить на аксоны и дендриты.

В возрасте 5—6 сут впервые в отростках нейронов обнаружены светлые везикулы диаметром 50 нм, они встречаются в отростках вместе с электронноплотными гранулами.

На 7-е сутки происходит дальнейшее формирование ствола и дифференциация нервных клеток (рис. 2; см. вкл.). Нейроны, формирующие ствол, имеют более светлые вытянутые ядра, объем окружающей их цитоплазмы несколько увеличен, хотя отростки в большинстве случаев по-прежнему очень тонки. Тем не менее нейриты довольно отчетливо группируются в ствол, а тела нейронов остаются на периферии. Некоторые отростки, входящие в состав формирующегося ствола, содержат электронноплотные гранулы диаметром 60—80 нм (рис. 2, 1), более дифференцированные — включают наряду с плотными светлыми везикулами. Часть нейритов на этой стадии формирует между собой синаптические контакты. Отдельные нервные терминалы подходят к месту отхождения нейрита некоторых униполярных (рис. 2, 2) и в дальнейшем формируют, вероятно, синаптические контакты зоны аксонного холмика.

Дифференцированный 7-суточный униполяр кроме митохондрий, цистерн ГрЭПР, цепочек полисом имеет широкий отросток (рис. 2, 3), в месте отхождения которого сформирована зона аксонного холмика, характеризующаяся скоплением органоидов и концентрацией микротрубочек. За аксонным холмиком отросток разделяется на два, выглядит более пустым и содержит в основном микротрубочки.

На 8-е сутки основные системы процеркоида уже сформированы. На поперечном срезе нервный ствол выглядит вполне компактно, располагаясь рядом с выделительным сосудом. Имеют место типичные синаптические контакты (рис. 2, 4), в которых пресинаптическое окончание содержит светлые везикулы и электронноплотные гранулы, параллельные мембраны в области контакта зачернены, к постсинаптической мембране примыкает электронноплотный материал. В стволе между нервными отростками встречаются плотные контакты.

Сенсорные образования процеркоида. На 3—5-е сутки развития в тегументе процеркоида обнаружены полностью сформированные свободные нервные окончания. Обнаружены три типа рецепторов (рис. 3, 1, 2; см. вкл.).

1. Ресничные окончания нейронов имеют выход во внешнюю для паразита среду и образуют ряд специализированных контактов с наружной плазматической мембраной тегумента. Кольцевой септированный контакт, окружающий основание реснички, изолирует внутреннюю среду паразита от внешней. Затем расположена гемидесмосома, опорным кольцом опоясывающая верхнюю часть окончания. Глубже расположен простой неспециализированный контакт с параллельными зачерненными мембранами и небольшим скоплением электронноплотного материала под нейрилеммой (рис. 3, 1). Базальное тельце реснички имеет незначительный корешок, в виде небольшого скопления тонкофибрилярного материала (рис. 3, 2). Многочисленные микротрубочки пронизывают все окончание, доходя до базального тельца. По-видимому, ресничные окончания содержат круглые прозрачные везикулы, которые на этой стадии недостаточно четко выражены. На 8-е сутки развития процеркоида на переднем конце тела и в области железистой ямки обнаружены многочисленные ресничные окончания. Они соответствуют вы-

шеописанным и заполнены круглыми светлыми везикулами ($d=65-120$ нм). Часть пузырьков обнаруживается в ямке тегумента, в которой находится ресничка. Подобное явление широко распространено у плероцеркоидов (рис. 3, 3, 4).

2. Безресничные рецепторные окончания этого типа (рис. 3, 5), не имеющие выхода на поверхность тела, расположены под тегументом, на его базальной пластине. Луковица рецептора имеет характерную уплощенную форму и небольшой асимметричный вырост, направленный между цитоплазмой и базальной пластиной тегумента. В центре окончания находится видоизмененное базальное тельце, к которому прикреплен хорошо развитый длинный корешок, опускающийся глубоко в отросток нервной клетки. Параллельно с ним проходят несколько микротрубочек. Базальная плазматическая мембрана тегумента и нейрилема связаны контактами: в центре, на месте реснички, щель заполнена тонкофибрилярным материалом, по краю апикальной поверхности проходит кольцевой септированный контакт, подостланный со стороны нейрилеммы небольшим электронноплотным опорным кольцом; возможно, имеется простой неспециализированный контакт, доходящий до границы базальной мембраны тегумента. Вышеописанные рецепторы обнаружены на переднем конце тела процеркоида.

3. Безресничный рецептор в виде небольшого расширения дендрита, расположенного на базальной пластине тегумента; кинетосома и корешок отсутствуют; окончание содержит светлые везикулы, микротрубочки, одно опорное кольцо, подстилающее септированную десмосому; обнаружен на заднем конце тела на стадии 8-х суток.

Сенсорные образования плероцеркоидов и взрослых червей. На этих стадиях развития *T. nodulosus* большинство сенсорных структур сконцентрировано на теменной пластинке и в верхней части ботрий, вокруг крючьев, вместе с выходами протоков фронтальных желез.

У молодых плероцеркоидов луковицы рецепторов на теменной пластинке располагаются на расстоянии 3—4 мкм друг от друга, не менее 12 нервных окончаний в тегументе на поперечном срезе сколекса. На стадии формирования крючьев в теменной области отчетливо прослеживается упорядоченное расположение нескольких слоев мышечных волокон, каждому из которых, по-видимому, соответствует нервная терминаль (рис. 1, 4), часть из них уходит в тегумент в виде свободных нервных окончаний. Другие содержат электронноплотные гранулы и образуют синаптические контакты с мышечными волокнами.

У плероцеркоидов обнаружены 4 типа рецепторов.

1. Ресничный рецептор в широкой тегументальной ямке, ресничка без корешка, одно опорное кольцо; содержит круглые ($d 90-100$ нм) и овальные ($70-100 \times 170-180$ нм) светлые везикулы, типичные митохондрии небольшого размера.

2. Ресничный рецептор с отчетливой кинетосомой и корешком, 2 опорными кольцами, подстилающими зону контактов, круглыми светлыми везикулами ($d 60-70$ нм).

3. Рецепторное образование, содержащее измененные митохондрии (подробное описание см. ниже).

4. Безресничный рецептор (рис. 3, 8) расположен на базальной пластине тегумента. По форме и строению контактов сходен со 2-м типом рецепторов процеркоида, но корешок и кинетосома полностью отсутствуют. Характерно наличие скопления электронноплотного материала в виде центрального диска и одного опорного кольца, подстилающего септированную десмосому. Окончание содержит микротрубочки, опускающиеся глубоко в нейрит, 2 митохондрии и характерный асимметричный вырост, расположенный между цитоплазмой и базальной пластинкой тегумента.

Большинство нервных окончаний в тегументе плероцеркоида содержат светлые круглые (диаметром 110 нм) или овальные (60×170 нм) везикулы. Некоторые рецепторы выделяют с поверхности реснички мелкие светлые пузырьки диаметром 40—50 нм, которые скапливаются в ямке тегумента вокруг реснички, как это было отмечено у процеркоида (рис. 3, 3, 4).

Исследование поверхности сколекса червей под сканирующим электронным микроскопом показало наличие чувствительных ресничек цилиндрической формы и волосковидных, с заостренным кончиком. Они приподнимаются над поверхностью тела, причем волосковидные реснички значительно длиннее микротрихий.

У взрослых червей обнаружено 6 типов рецепторов, из них 3 — ресничных (рис. 4, 1—3; см. вкл.) и 3 — безресничных (рис. 4, 4; 5, 2—4).

1. Ресничка короткая, расширенная (рис. 4, 2), микротрубочки широко отстоят друг от друга и на апикальном конце реснички связаны с электронно-плотной пластинкой. Базальное тельце имеется, тогда как корешок отсутствует. Тегумент не прилегает к ресничке, тегументальная ямка, в которую она погружена, широкая, по диаметру равна апикальной поверхности рецепторной луковицы. На границе апикальной поверхности имеется кольцевой септированный контакт, подстланный одним опорным кольцом. Окончание дендрита расширено незначительно, обычно цилиндрической формы, по высоте составляет $2/3$ тегументальной пластинки, содержит светлые круглые везикулы диаметром 50—70 нм и 1—2 митохондрии.

2. Ресничка длинная, цилиндрическая или волосковидная, базальное тельце имеется, корешок очень короткий. Тегумент плотно прилегает к основанию реснички, уплотнен (рис. 4, 1). Кольцевой септированный контакт подстлан мощным опорным кольцом. Второе опорное кольцо расположено глубже и несколько меньше по объему. Оно связано радиальными тяжами-«спицами» с корешком. Терминальное расширение дендрита — «луковица», округлой формы, по высоте соответствует пластинке тегумента, содержит светлые, уплощенные, очень мелкие везикулы.

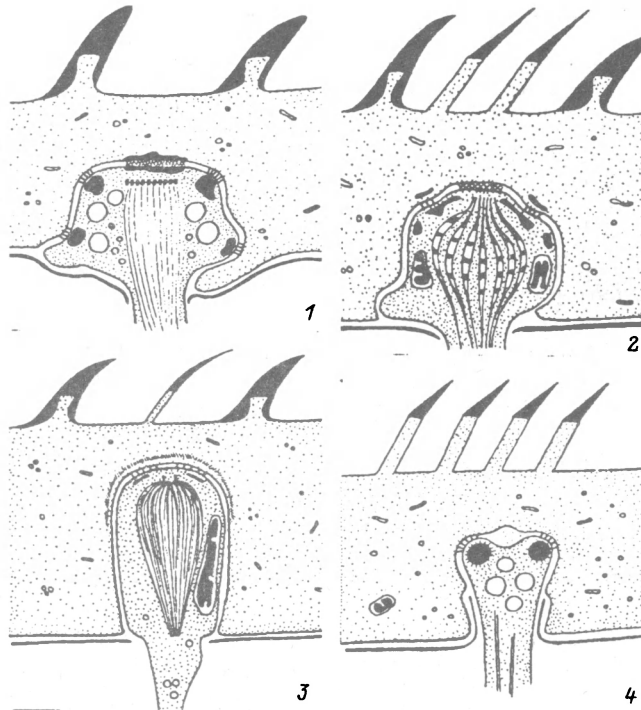


Рис. 5. Схемы безресничных рецепторов *T. nodulosus*.

1 — процеркоид, тип 2; 2 — взрослый, тип 4; 3 — взрослый, тип 5; 4 — строение рецепторов 3-го типа у процеркоида и 6-го типа у взрослого.

Fig. 5. Scheme of unciliated receptors in *T. nodulosus*.

3. Ресничка цилиндрическая, тонкая, с кинетосомой, без корешка (рис. 4, 3). Тегумент плотно прилегает к основанию реснички. На границе апикальной поверхности имеется кольцевой септированный контакт и два мощных опорных кольца электронноплотного материала, образующие гемидесмосомы. Окончание дендрита значительно расширено, округлой формы, по высоте часто превышает тегументальную пластинку, так что на поверхности тегумента образуется бугорок, в центре которого расположена ресничка. Луковица заполнена многочисленными митохондриями с длинными пластинчатыми кристами. Митохондрии часто деструктивно изменены, вакуолизированы. Кроме того, изредка встречаются круглые светлые везикулы. Отмечен у плероцеркоида (тип 3).

4. Безресничный рецептор (рис. 4, 4; 5, 2), характерный уплощенной формы с асимметричным отростком, системой септированных контактов, центральным электронноплотным диском, с двумя хорошо развитыми опорными кольцами и симметричным скоплением электронноплотного материала на мембране тегумента. Главной особенностью является шарообразный поперечно исчерченный корешок, занимающий большую часть луковицы и продолжающийся в отросток.

5. Безресничный рецептор цилиндрической формы, с длинным, вытянутым исчерченным корешком и одним слабо развитым опорным кольцом (рис. 5, 3).

6. Безресничный рецептор цилиндрической формы, имеет выход во внешнюю среду в виде глубокой ямки в тегументе, 1 опорное кольцо, кинетосома отсутствует, содержит микротрубочки и светлые везикулы (рис. 5, 4).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ распределения поверхностных структур на сколексе плероцеркоидов и взрослых *T. nodulosus* показал, что вблизи выходов протоков фронтальных желез, располагающихся на теменной пластинке и вокруг крючьев, всегда имеются ресничные (2 или 3 типа) и безресничные (4 типа) рецепторы. Ранее приуроченность ресничных и безресничных рецепторов к протокам фронтальных желез была описана в теменной области *Grillotia erinaceus* (Давыдов, Бисерова, 1985; Бисерова, 1991). Сопряженное расположение железистых и сенсорных структур свидетельствует об их тесном взаимодействии, хотя прямых свидетельств иннервации желез у цестод пока не имеется.

Сравнивая строение безресничных рецепторов (рис. 5), можно говорить об идентичности рецепторов 2-го типа у процеркоида (рис. 5, 1) и 4-го типа у взрослого гельминта (рис. 5, 2), сходных по уплощенной форме луковицы, асимметричному отростку, наличию 2 опорных колец, тогда как исчерченность и форма корешка, вероятно, связаны с функциональным состоянием сократимых белков. У про-, плероцеркоида и взрослого червя отмечены безресничные рецепторы, содержащие светлые везикулы и микротрубочки, но различающиеся по строению центральной контактной зоны луковицы: у процеркоида и взрослого контакты развиты незначительно и только 1 опорное кольцо, без диска (рис. 5, 3). С центральной поверхности луковицы, возможно, выделяются везикулы, тогда как у плероцеркоида имеется электронноплотный диск в центре и щель между двумя мембранами заполнена тонковолокнистым матриксом. Это исключает возможность выделения везикул, а уплощенная форма и асимметричный отросток сходны с безресничными рецепторами 2-го типа у процеркоида и 4-го типа — у взрослого и свидетельствуют, на наш взгляд, о механо-тактильной чувствительности.

Такая же функция предполагается для одного типа безресничных нервных окончаний на теменной пластинке *G. erinaceus* (Бисерова, 1991), имеющего исключительное сходство в тонком строении зоны контактов, формы луковицы и корешка с безресничным рецептором 2-го типа процеркоида *T. nodulosus*. Вместе с тем на стробиле *G. erinaceus* были обнаружены безресничные рецепторы, на-

поминающие секреторные протоки и имеющие доступ во внешнюю среду, сходные по ультраструктуре с бесресничными рецепторами 6-го типа у половозрелых *T. nodulosus*. Для *Diphyllobothrium dendriticum* бесресничные рецепторы с длинным исчерченным корешком, расположенные на базальной пластине тегумента, отмечены как наиболее часто встречающиеся на сколексе и вдоль стробилы. Также отмечен и 2-й тип бесресничных рецепторов, без корешка, со светлыми везикулами.

Таким образом, к чувствительным окончаниям, выполняющим механо-тактильную функцию (реагирующими на сдавливание толщи тегумента и растяжение базальной пластинки), на наш взгляд, следует относить рецепторы, расположенные на базальной пластине тегумента, имеющие характерную уплощенную форму, асимметричный вырост, специализированную центральную зону контактов и в большинстве своем длинный корешок, опускающийся глубоко в нейрит. Расположение подобных образований часто приурочено к прикрепительным органам, как это было отмечено вокруг хоботков у *G. erinaceus*, на теменной пластинке и вокруг крючьев *T. nodulosus* и на присосках некоторых гименолепидид, у которых описан «новый тип чувствительного окончания» (Поспехов, Краснощекоев, 19926), незначительно отличающийся по ультраструктуре от описанных нами.

Анализируя структуру ресничных рецепторов на всех стадиях развития *T. nodulosus* (рис. 6), следует отметить сходство, а возможно, и гомологию ресничных рецепторов 1-го типа. Для них характерна короткая широкая ресничка в широкой тегумен-

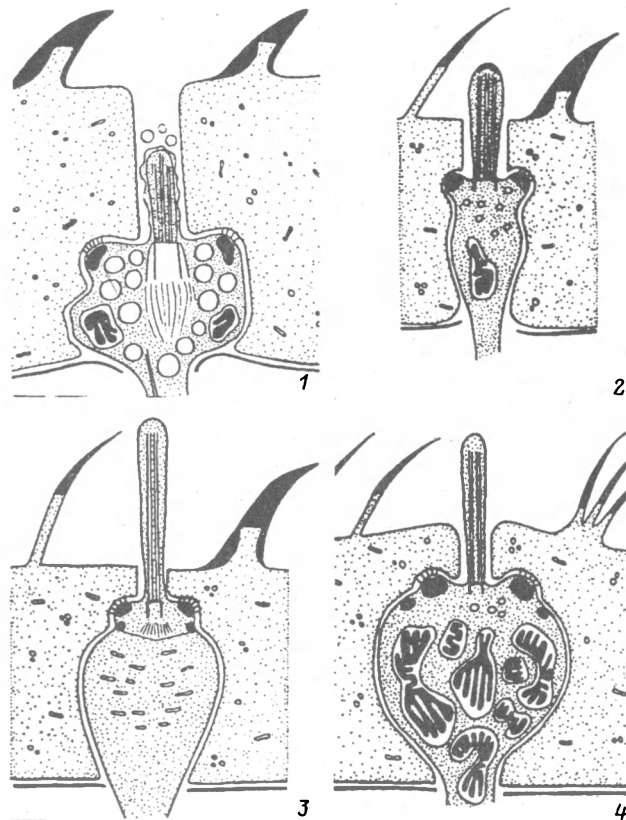


Рис. 6. Схемы ресничных рецепторов *T. nodulosus*.

1 — процеркоид, тип 1; 2 — плероцеркоид, взрослый, тип 1; 3 — взрослый, тип 2; 4 — плероцеркоид, взрослый, тип 3.

Fig. 6. Scheme of ciliary receptors in *T. nodulosus*.

тальной ямке, содержащей светлые везикулы, диаметром 70—100 нм (рис. 6, 1, 2). Сенсорное образование с погруженной, расширенной ресничкой описано для *G. erinaceus* (Бисерова, 1991) и некоторых циклофиллид (Плужников и др., 1986). Рецепторы такого типа, на наш взгляд, отвечают за хемочувствительность.

Имеется ряд доказательств, подтверждающих способность чувствительных окончаний цестод к секреции. У про- и плероцеркоида светлые везикулы отшнуровываются с поверхности реснички и постоянно встречаются в тегументальной ямке некоторых рецепторов (рис. 3). Подобное явление отмечено для *G. erinaceus* (Бисерова, 1991) и некоторых циклофиллидных цестод и особенно их личинок (Плужников, 1991; Плужников и др., 1986). Продолжением специализации в этом направлении следует, по-видимому, считать свободные нервные окончания с полностью редуцированной ресничкой (или никогда ее не имевших), содержащие везикулы, выделяющиеся во внешнюю среду паразита (рис. 5, 4). Это, по-видимому, свидетельствует о возможности сигнальной функции подобных структур, миссией для которой может служить как нервная система хозяина, так и эндопопуляция гельминтов. По мнению Плужникова (1991), «секрет этих окончаний является составным элементом коммуникационной системы, участвует в комплексе с секретом тегумента в регуляции конкурентных взаимоотношений на внутривидовом и межвидовом уровнях, а также во взаимодействиях паразита с хозяином». При появлении прямых доказательств сигнальной функции, подобные структуры смогут служить примером глубочайших адаптаций паразита к существованию в системе паразит—хозяин.

Впервые полученные сведения о формировании центральной и периферической нервных систем на ранних стадиях онтогенеза требуют дальнейшего анализа. Тем не менее нам удалось установить, что отростки нейронов сразу занимают центральное положение при формировании ствола; что синаптические контакты в стволе появляются на 5—6-е сутки развития, а на 8-е сутки они довольно распространены; большинство нейронов на ранних стадиях — униполярны, они первыми достигают стадии полной дифференцировки; направление формирующихся отростков в стволе — к заднему концу тела.

Анализируя данные, касающиеся иннервации мышц на всех стадиях развития *T. nodulosus*, следует отметить следующее. У корацидия наиболее типичны и многочисленны нейроны и отростки с электронноплотными гранулами, образующие контакты с мышцами крючьев и отдельными волокнами вблизи покровов (тегумента). У процеркоида с первого дня инвазии наблюдается мощное развитие отростков с электронноплотными везикулами, которые связаны многочисленными синаптическими контактами с формирующейся субтегументальной мускулатурой. На стадии плероцеркоида в области сколекса отмечена сопряженность в расположении мышечных волокон субтегумента и нервных терминалей, в том числе содержащих электронноплотные гранулы и образующих синаптические контакты. У половозрелых цестод огромное количество нервных отростков с электронноплотными гранулами пронизывает мощно развитую мускулатуру крючьев и теменной области сколекса (Biserova e. a., 1991). Таким образом, отростки, иннервирующие мускулатуру *T. nodulosus*, на всех стадиях развития содержат электронноплотные синаптические везикулы. Интересно отметить, что у половозрелых *T. nodulosus* для электронноплотных гранул (диаметром 50—70 нм), находящихся в пресинаптическом окончании в области мускулатуры крючьев, выявлена RF-положительная иммуноцитохимическая реакция, что свидетельствует об их пептидо-эргической природе (Бисерова, 1998).

По-видимому, элементы периферической нервной системы, связанные с мышцами и содержащие электронноплотные гранулы, предшествуют в онтогенезе появлению центральных скоплений нейронов и везикул, содержащих электронно-светлый медиатор. Наличие ацетилхолина, с которым обычно связывают круглые светлые синаптические везикулы, показано у *T. nodulosus* для процеркоида и последующих стадий развития (Котикова, Куперман, 1977). Нами установлено, что

светлые везикулы, соответствующие ацетилхолину, впервые появляются на 5—6-е сутки развития процеркоида. На стадии корацидия они не обнаружены.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 96-04-49080.

Список литературы

- Бисерова Н. М. Распределение и ультраструктура рецепторных образований сколекса у представителей трех отрядов низших цестод // Простые нервные системы. Тез. Всесоюз. конф. Казань, 1985. С. 18—21.
- Бисерова Н. М. Распределение рецепторных образований и особенности ультратонкого строения нервной системы у представителей трех отрядов низших цестод // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52, № 4. С. 551—563.
- Бисерова Н. М. Строение нервной системы сколекса *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda, Pseudophyllidea) // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 3. С. 193—200.
- (Бисерова Н. М., Шишов Б. А., Жукова Н.) Biserova N. M., Shisov B. A., Zhukova N. Ultrastructural and histochemical studies of the nervous system of the scolex of adult *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda: Pseudophyllidea) // Simple nervous system. Minsk, 1991. P. 11.
- Давыдов В. Г., Бисерова Н. М. Морфология двух типов фронтальных желез *Grillotia erinaceus* (Cestoda, Tugranorhyncha) // Паразитология. 1985. Т. 19, вып. 1. С. 32—37.
- Корнева Ж. В. Клеточный состав и ультраструктурная организация корацидия *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda: Pseudophyllidea) // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 4. С. 276—282.
- Котикова Е. А., Куперман Б. И. Развитие нервного аппарата *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda, Pseudophyllidea) в онтогенезе // Паразитология. 1977. Т. 11, вып. 3. С. 252—259.
- Куперман Б. И. Функциональная морфология низших цестод. Л.: Наука, 1988. 168 с.
- Плужников Л. Т., Краснощеков Г. П., Поспехов В. В. Ультраструктура рецепторных окончаний циклофеллидей (Cestoda, Cyclophyllidea) // Паразитология. 1986. Т. 20, вып. 6. С. 441—447.
- Плужников Л. Т. Цитоморфологические проявления химической коммуникации у цестод // Простые нервные системы. Регион. конф. Междунар. о-ва нейробиол. беспозвоночных. Минск, 1991. С. 75.
- Поддубная Л. Г. Особенности ультратонкого строения нейронов и рецепторных образований некоторых карофиллидных цестод // Простые нервные системы. Тез. Всесоюз. конф. Казань, 1985. С. 62—64.
- (Поспехов В. В.) Pospekhov V. V. Developing sensory ending in Cestodes // Simple nervous system. Minsk, 1991. P. 76.
- Поспехов В. В., Краснощеков Г. П. Формирование чувствительных окончаний у цестод // Паразитология. 1992а. Т. 26, вып. 1. С. 82—84.
- Поспехов В. В., Краснощеков Г. П. Новый тип чувствительного окончания в присосках цестод // Паразитология. 1992б. Т. 26, вып. 2. С. 168—170.
- Blair D. C., Burt M. D. B. Observations on the scolex of *Monocoestus americanus* (Stiles, 1895) (Cestoda, Anoplocephalidea) // Can. J. Zool. 1976. Vol. 54, № 5. P. 802—806.
- Blitz N. M., Smyth J. D. Tegumental ultrastructure of *Rallietina cesticii* during the larval-adult transformation with emphasis on the rostellum // Int. J. Parasitol. 1973. Vol. 3. P. 561—570.
- Cooper N. B., Allison V. F., Ubelaker J. E. The fine structure of the cysticercoid of *Hymenolepis diminuta* // Z. Parasitenk. 1975. Bd 46, H. 3. S. 229—239.
- Fairweather I., Threadgold L. T. *Hymenolepis nana*: the fine structure of the adult nervous system // Parasitol. 1983. Vol. 86. P. 89—103.
- Featherston D. W. *Tenia hydatigena*. IV. Ultrastructure study of the tegument // Z. Parasitenk. 1972. Bd 38. S. 214—232.
- Gabrieon G., Euzet-Sicard S. Etude du tegument et des recepteurs sensoriels du scolex d'un plerocercoides de Cestode Tetrphyllidea a l'aide de la microscopie electronique // Ann. Parasitol. hum. et comp. 1979. Vol. 54, N 6. S. 573—583.
- Gustafsson M. K. S. The cell of cestode. *Diphyllobotrium dendriticum* as a model in cell biology // The early brain. ABO. ABO Academy press. 1990. P. 13—45.
- Hess E., Guggenheim R. A study of the microtriches and sensory processes of the tetrathyridium of *Mesocestoides corti* Haeopli, 1925, by transmission and scanning electron microscopy // Z. Parasitenk. 1977. Bd 53. S. 189—199.

- Jones A. The morphology of *Bothriocephalus scorpii* (Muller) (Pseudophyllidea, Bothriocephallidea) from littoral fishes in Britain // *J. Helminthology* 1975. Vol. 49. P. 251—261.
- Morseth D. J. Observations on the fine structure of the nervous 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.
- Webb R. A., Davey K. G. Ciliated sensory receptors of the unactivated metacestode of *Hymenolepis microstoma* // *Tissue and Cell.* 1974. Vol. 6. P. 587—598.

ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН, Борок, 152742

Поступила 6.06.1996

A SENSORY APPARATUS AND FORMATION OF A NERVOUS SYSTEM OF
TRIAENOPHORUS NODULOSUS (CESTODA) IN ONTOGENESIS

N. M. Biserova, Zh. V. Korneva

Key words: Cestoda, *Triaenophorus nodulosus*, nervous system, receptor, onthogenesis.

SUMMARY

The ultrastructure of sensory organs in *Triaenophorus nodulosus* at all stages of onthogenesis has been examined. There were recovered 6 types of receptors in adult worm and 3 types of receptors in proceroid. The plerocercoid obtains 4 types of receptors, two of them correspond in their structure to those in adult *T. nodulosus*. Receptors of the type I were observed in all stages of onthogenesis. The development of central and peripheral nervous systems at earlier stages of *T. nodulosus* onthogenesis has been studied.

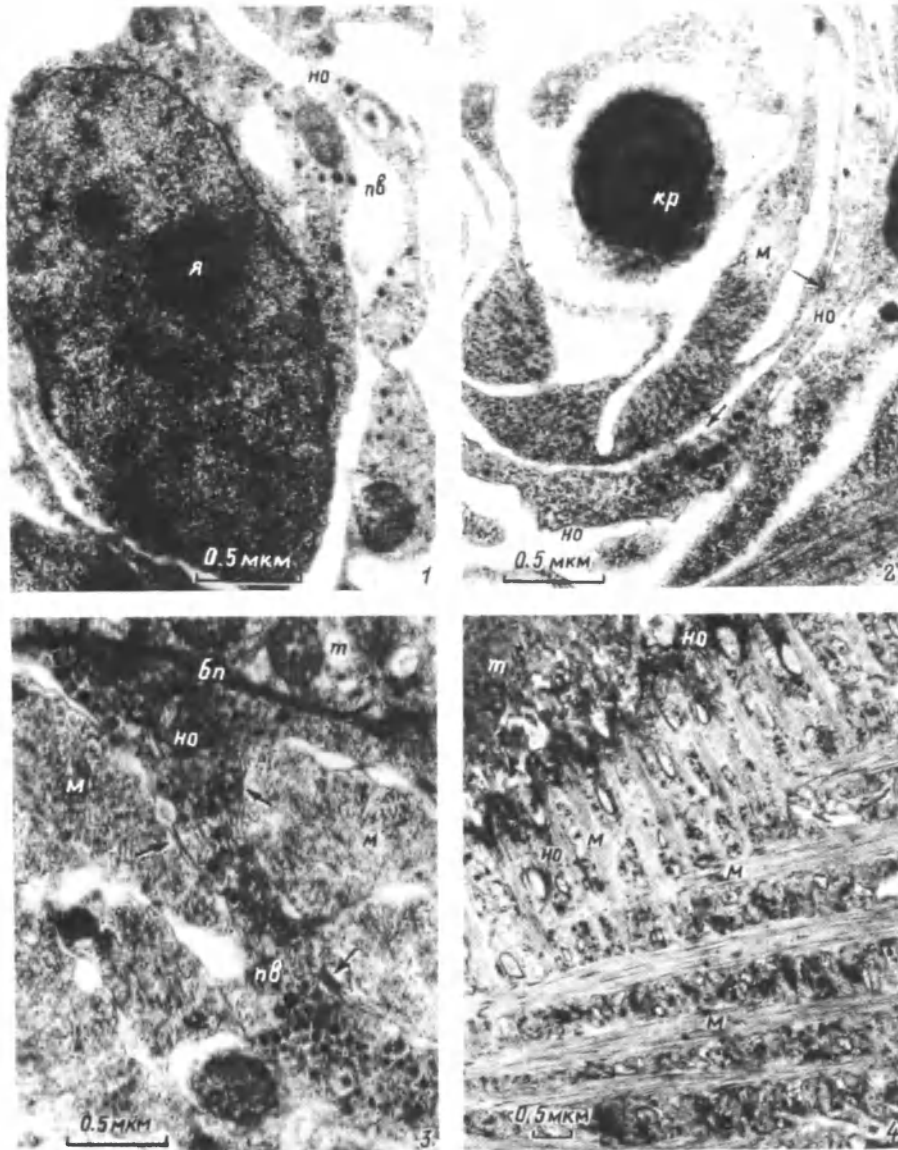


Рис. 1. Иннервация мускулатуры *T. nodulosus* на ранних стадиях онтогенеза.

1 — нейрон в центральной части корацидия; 2 — отросток нейрона, контактирующий с мышцами крючка корацидия; 3 — отростки нервных клеток, заполненные электронноплотными везикулами у процеркоида в возрасте 1 сут; 4 — расположение мышечных и нервных волокон на ранней стадии развития плероцеркоида; бп — базальная пластинка; кр — крючок; м — мускулатура; но — нервный отросток; пв — электронноплотные везикулы; т — тегумент; я — ядро; стрелки — зоны контакта.

Fig. 1. Innervation of muscles of *T. nodulosus* at earlier stages of ontogenesis.

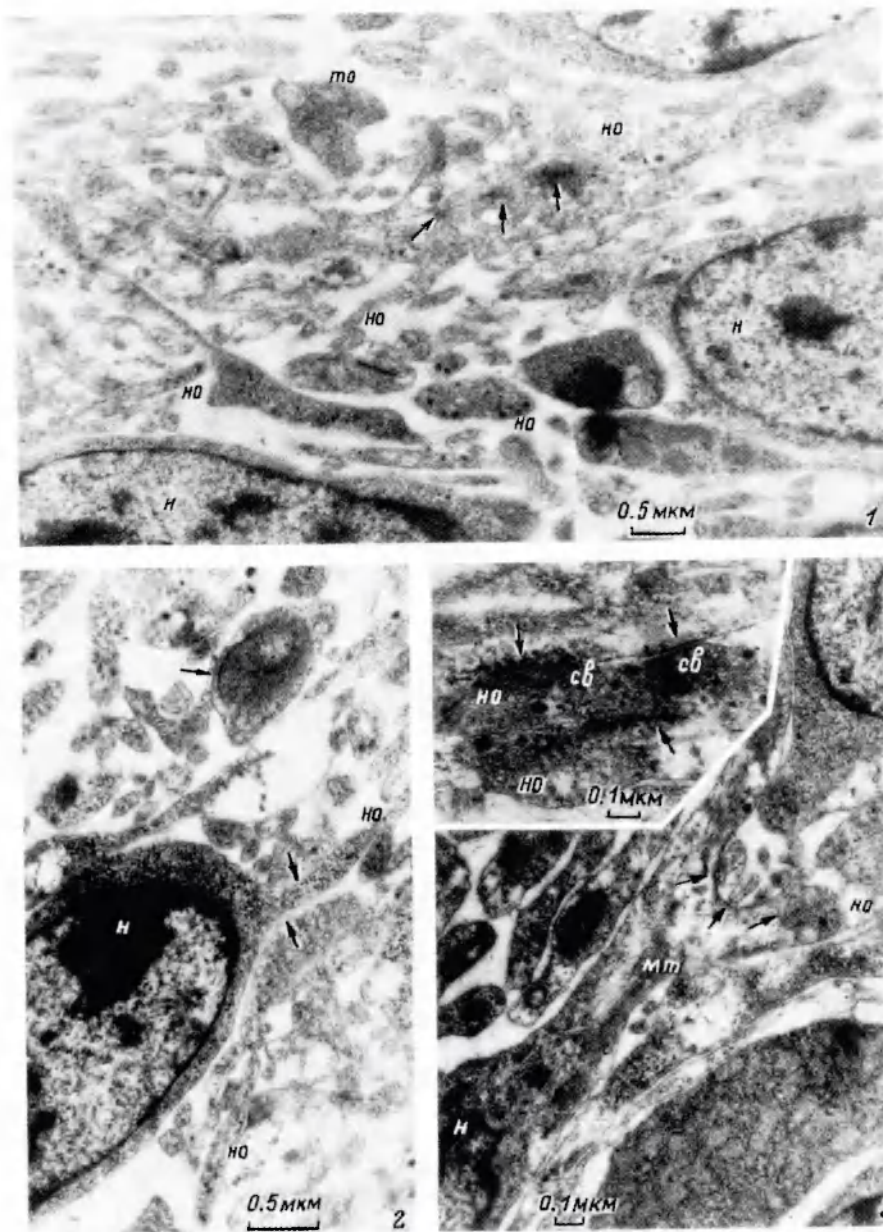


Рис. 2. Процеркоид 7—8 сут.

1 — участок формирующегося нервного ствола; 2 — униполярный нейрон, начало формирования нейрита (стрелки — отростки, формирующие контакты в области предполагаемого аксонного холмика); 3 — нейрон со сформированным аксоном (стрелки — синаптические контакты в участке раздвоения аксона); 4 — синаптические контакты в нервном стволе процеркоида (7—8 сут); *мп* — микротрубочки; *н* — нейрон; *св* — электронно-светлые везикулы; *то* — отросток тегументальной клетки.
Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2. Proceroid of the age 7—8 days.

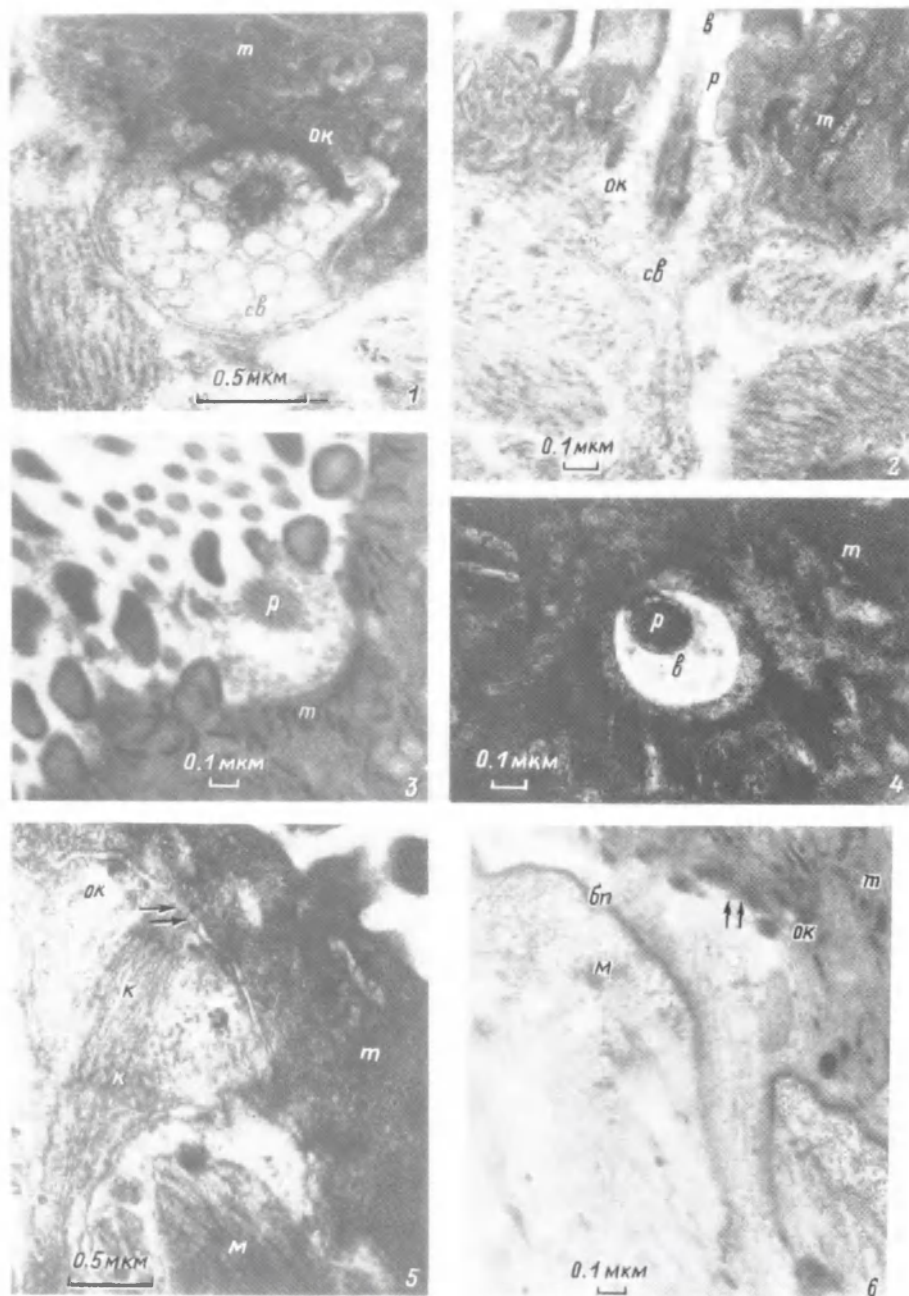


Рис. 3. Сенсорные образования про- и плероцеркоида.

1, 2 — ресничный рецептор (тип 1) на переднем конце тела процеркоида (5—8 сут); 3 — отшнуровывание пузырьков с поверхности сенсорной реснички в тегументе плероцеркоида; 4 — рецепторная ямка в тегументе сколекса плероцеркоида; 5 — безресничный рецептор (тип 2) процеркоида; 6 — безресничный рецептор плероцеркоида (тип 4); *в* — везикулы; *к* — корешок рецептора; *ок* — опорное кольцо; *р* — ресничка; двойная стрелка — электронноплотный диск.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 3. Sensory structures of procercoid and plerocercoid.

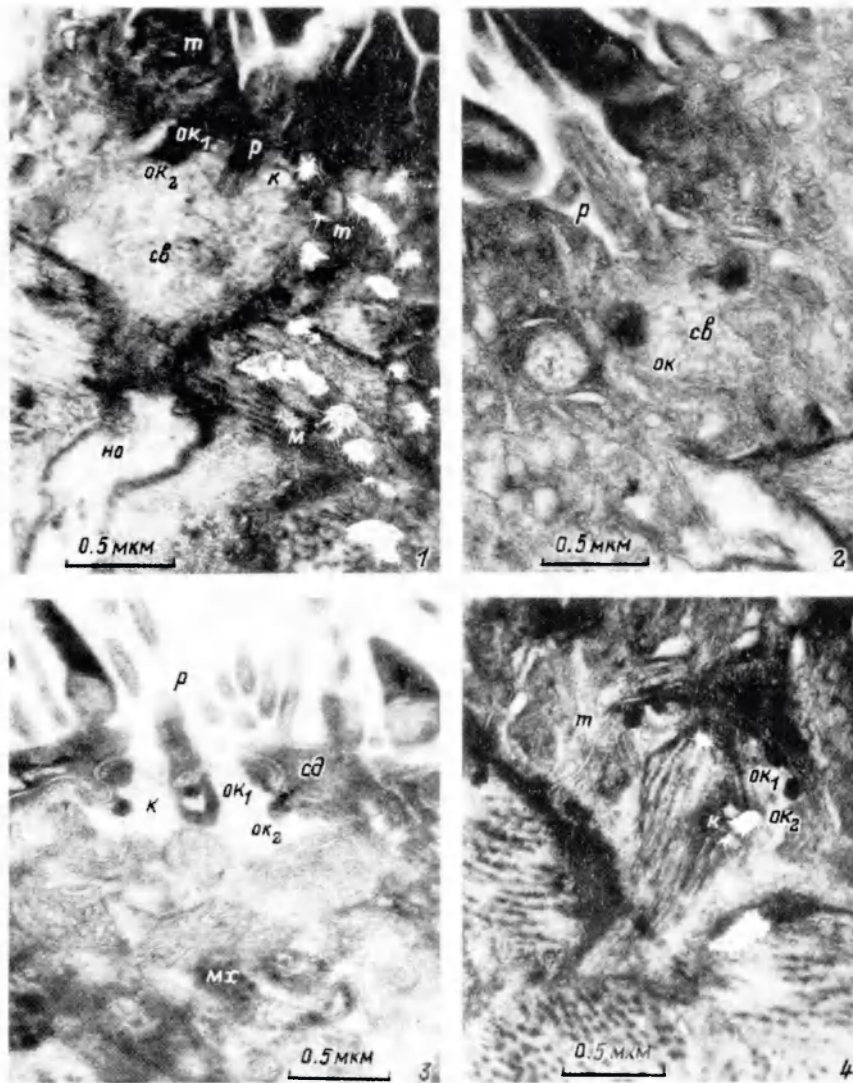


Рис. 4. Сенсорные образования взрослого *T. nodulosus*.

1 — ресничный рецептор 2-го типа, 2 — 1-го, 3 — 3-го типов; 4 — бесресничный рецептор 4-го типа;
 мх — митохондрии; сд — септированная десмосома.
 Остальные обозначения такие же, как на рис. 1 и 3.

Fig. 4. Sensory structures in adult *T. nodulosus*.