

УДК 576.895.121

**СТРОЕНИЕ КОПУЛЯТИВНОГО АППАРАТА
SOBOLEVICANTHUS GRACILIS (CESTODA: CYCLOPHYLLIDEA)**

© В. Г. Давыдов, Ж. В. Корнева

С помощью электронной микроскопии изучено строение полового атриума, тельца Фурмана, дистального отдела вагины и сумки цирруса. Выявлен широкий полиморфизм поверхностных микроструктур в различных участках копулятивного аппарата. Описано его мышечное и секреторно-железистое вооружение. На основании полученных данных по тонкому строению копулятивного аппарата выдвигается предположение о возможном механизме его функционирования.

Копулятивные аппараты (наряду с прикрепительными) являются наиболее сложно устроенными органами цестод. Представляя собой совокупность мышечных, эпителиальных, нервных, железистых и соединительно-тканых (пограничные пластинки) элементов, копулятивные аппараты служат примером высокой степени специализации и интеграции органоподобных образований у паренхимных животных, находящихся на начальных этапах тканевой организации. Кроме того, изучение тонкого строения циррусов цестод имеет важное значение для решения спорных вопросов систематики и филогении этой группы паразитических плоских червей. Вместе с тем публикации подобного рода еще немногочисленны, а главное, охватывают небольшое число видов. Это обстоятельство не позволяет провести объективный сравнительно-анатомический и эволюционно-филогенетический анализ строения и развития копулятивных аппаратов у представителей различных систематических групп ленточных червей (Lumsden, Spesian, 1980; Jamane e. a., 1982; Beveridge, Smith, 1985; Czaplinski e. a., 1988; Jones, 1989; Давыдов и др., 1994).

Ранее нами было изучено тонкое строение половой системы, и в частности копулятивного аппарата, у представителя низших цестод — *Caryophyllaeus laticeps* (Caryophyllidea) (Давыдов и др., 1994). Настоящая работа является продолжением этих исследований, но уже на представителе высших цестод *Sobolevicanthus gracilis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половозрелых *Sobolevicanthus gracilis* извлекали из кишечника крякв *Anas platyrhynchos* (L.), обитающих в прибрежных участках Рыбинского водохранилища в период с августа по сентябрь. Участки стробил цестод фиксировали 4 %-ным глютаровым альдегидом (1—2 сут), дофиксировали 2 %-ным OsO₄, подвергали дегидратации в спиртах и ацетоне, после чего заливали в аралдит.

Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом, свинцом по Рейнольдсу и просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-100С. Предварительно светооптически проводили идентификацию участков копулятивного аппарата на полутонких срезах, окрашенных толудиновым синим.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Копулятивный аппарат *S. gracilis* состоит из полового атриума, куда открываются вагинальный проток, тельце Фурмана и куда ввернут непосредственно копулятивный орган — циррус (рис. 1).

Половой атриум соединяется с внешней средой коротким узким каналом, образованным путем инвагинации наружной цитоплазматической пластинки тегумента тела. Стенки этого канала по своей структуре полностью соответствуют дистальной цитоплазме покровов тела, но если последняя несет многочисленные микротрихии (рис. 2, А; см. вкл.), то внутренняя поверхность канала полностью лишена этих микроструктур (рис. 2, Б).

Стенка дистального отдела вагины состоит из выстилающего ее просвет цитоплазматического слоя и погруженных цитонов. В отличие от упорядоченного расположения микротрихий покровов тела длинные, тонкие и извитые микротрихии вагины располагаются неупорядоченно (рис. 2, В). Отличается и состав наружной цитоплазмы. Последняя на поверхности тела и в стенке канала, ведущего в половой атриум, содержит типичные для тегумента цестод многочисленные электронно-плотные палочковидные тельца, тогда как в цитоплазматической пластинке, выстилающей вагинальный канал, они отсутствуют. Вместо них имеются мелкие, округлые, электронно-светлые везикулы. Следует отметить, что между цитоплазмой покровов тела, каналом полового атриума и вагинальным протоком клеточных границ не выявлено, и все эти участки являются единым синцитиальным пластом.

Характерной особенностью копулятивных аппаратов видов рода *Sobolevicanthus* служит наличие дополнительного образования — тельца Фурмана. Оно представляет собой обширную мешковидную инвагинацию покровов стробилы, широким протоком открывающуюся в половой атриум (рис. 1). Покровы боковых стенок тельца Фурмана представляют собой безъядерный слой сильно вакуолизированной цитоплазмы. Под складчатой апикальной мембраной в этом участке цитоплазматической пластинки интрацеллюлярно располагается слой электронно-плотного материала 0.3—0.4 мкм толщины. Подобная особенность строения может свидетельствовать о том, что этот слой возникает в результате редукции микротрихий, когда их базальная часть полностью исчезает, а от апикальной электронно-плотной остаются небольшие бугорчатые выросты, сливающиеся между собой. Под дистальной цитоплазмой боковых стенок локализованы отдельные мышечные волокна. Иная картина наблюдается в покровах, выстилающих дно тельца Фурмана, на поверхности которых наблюдаются мощные микротрихии (до 16 мкм длины). Наружный цитоплазматический слой этих покровов длинными отростками связан с крупными секреторными цитонами, среди которых располагаются несколько хорошо развитых слоев продольных и поперечных мышечных волокон и тел миоцитонов (рис. 1; 3, А; см. вкл.). Микротрихии глубоко вдаются в полость тельца Фурмана, которая заполнена мембранным и тонкофибрилярным материалом, продуцируемым секреторно-железистыми цитонами.

Сумка цирруса *S. gracilis* включает в себе циррус со стилетом, многочисленные мышечные клетки, предстательные железы и внутривулварный семенной пузырь (рис. 1; 3, Б).

Сумка цирруса ограничена от окружающей паренхимы толстой (2—2.5 мкм) волокнистой соединительно-тканной пограничной пластинкой, к которой снаружи прилегают волокна кольцевой и продольной мускулатуры (рис. 1; 3, Б). Инвагинированный циррус расположен в дистальной трети сумки. Организация стенки цирруса соответствует таковой покровов тела. На поверхности расположены микротрихии длиной до 1 мкм, с широкой базальной частью и булавовидной электронно-плотной дистальной. Никаких дополнительных шиповидных образований не выявлено. Наружная цитоплазма стенки цирруса тонкая (0.4 мкм), с сильно извитой базальной частью, подстлана хорошо развитой волокнистой соединительно-тканной базальной пластинкой, толщина которой составляет 1—1.2 мкм (рис. 4, А; см. вкл.). К последней прилегает слой кольцевой и продольной мускулатуры. Пространство между циррусом

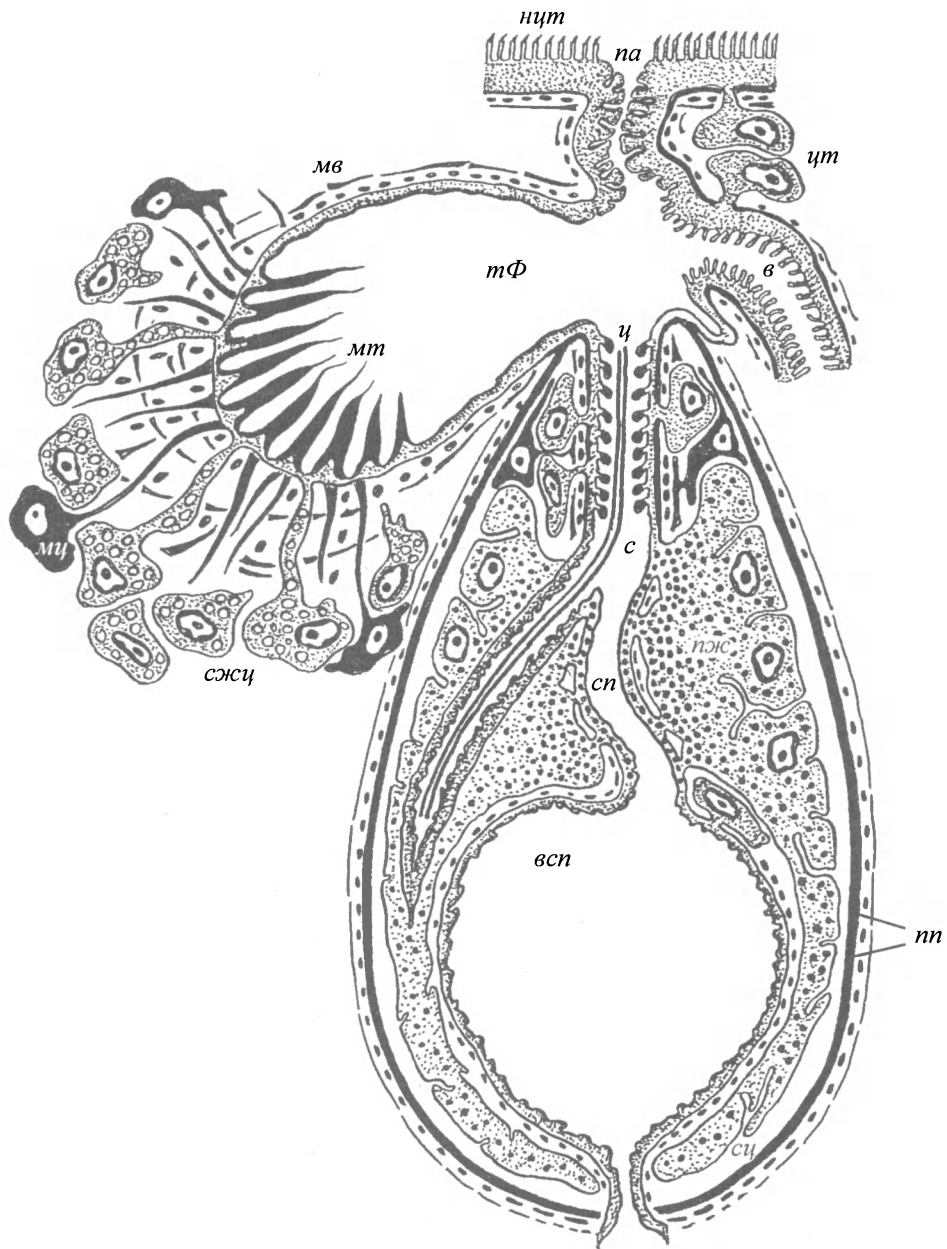


Рис. 1. Схема организации копулятивного аппарата *S. gracilis*.

в — вагина; *всп* — внутрибурсальный семенной пузырек; *мв* — мышечные волокна; *мт* — микротрихии; *мц* — миоциты; *нцт* — наружная цитоплазма тегумента; *па* — половой атриум; *пн* — соединительно-тканная пограничная пластинка бursы цирруса; *пж* — предстательные железы; *с* — стилет; *сжц* — секреторные питоны; *сп* — семяпровод; *сц* — сумка цирруса; *тФ* — тельце Фурмана; *ц* — циррус; *цт* — цитоны.

Fig. 1. Scheme of copulatory apparatus of *Sobolevicanthus gracilis*.

и стенкой сумки заполнено погруженными ядродержащими участками покровов копулятивного органа и мышечными клетками с многочисленными отростками, заполненными розетками α -гликогена (рис. 3, Б).

Циррус *S. gracilis* вооружен хитиноидным стилетом, представляющим собой полулю, диаметром 6 мкм трубку с толщиной стенок около 1 мкм (рис. 4, А). Стиллет в инвагинированном циррусе располагается частично в семяизвергательном канале, но большая его часть находится в своеобразном футляре, образованном ответвлением этого канала, которое доходит до проксимальной трети сумки цирруса. Безъядерная цитоплазматическая стенка футляра стилета на поверхности укреплена сплошным слоем электронно-плотного вещества, сходного с материалом дистальных отделов микротрихий, и окружена хорошо развитым слоем кольцевой и продольной мускулатуры (рис. 4, Б).

Внутрибурсальный семенной пузырек соединен с семяизвергательным каналом коротким толстым семяпроводом. Цитоны покровов этого участка семяпровода модифицированы в предстательные железы. Они окружают не только внутрибурсальный отдел семяпровода, но их лопасти проникают в верхнюю часть сумки цирруса, а также охватывают семенной пузырек (рис. 1; 4, В). Тонкий безъядерный цитоплазматический слой подослан одиночными кольцевыми мышечными волокнами и широкими короткими отростками соединяется с обширным ядродержащим синцитием. Секрет желез электронно-плотный, округлый, в диаметре 0.3—0.4 мкм, синтезируется в базальных околоядерных участках синцития и аккумулируется в его поверхностных отделах и наружной цитоплазме (рис. 4, В). Выход секрета осуществляется мерокриновым способом и приурочен только к поверхности внутрибурсального участка семяпровода.

Канал семяпровода переходит в обширный округлый внутрибурсальный семенной пузырек (рис. 1; 4, В). Под тонким безъядерным цитоплазматическим слоем стенки семенного пузырька локализованы пучки преимущественно кольцевой мускулатуры. У всех изученных нами червей внутрибурсальный семенной пузырек всегда оказывался плотно заполненным сперматозоидами (рис. 4, В).

ОБСУЖДЕНИЕ

Цитоплазматические пластинки, выстилающие различные отделы копулятивного аппарата *S. gracilis*, демонстрируют широкий спектр морфологических модификаций. Это касается толщины наружного цитоплазматического слоя, специализации погруженных ядродержащих участков, но прежде всего поверхностных микроструктур — микротрихий. Последние могут мало отличаться по строению от микротрихий покровов тела (половой атриум), могут быть представлены крупными шиповидными образованиями (тельце Фурмана) либо, напротив, редуцироваться до состояния бугорчатых выростов (тельце Фурмана) или даже превращаться в сплошной тонкий слой электронно-плотного вещества (футляр стилета, семенной пузырек).

Вместе с тем на всем протяжении от канала, ведущего в половой атриум, до семенного пузырька включительно нами не выявлено клеточных границ, т. е. стенки всех отделов копулятивного аппарата представляют собой единый синцитий, являющийся по своему происхождению дериватом покровов тела (тегумента) стробилы червей. В связи с этим возникает вопрос о способе возникновения копулятивного аппарата. Обсуждение данной проблемы затрагивалось в ряде работ, посвященных гистогенезу половой системы (Sulgostowska, 1974) и тонкому строению цирруса (Beveridge, Smith, 1985; Jones, 1989; Давыдов и др., 1994). Несмотря на выраженное сходство в строении стенки цирруса и других отделов половой системы (например, вагины) с тегументом стробилы, развитие копулятивных органов происходит не путем инвагинации покровов, а самостоятельно, в паренхиме червей, в процессе дифференцировки полового зачатка. Наряду с этим нами ранее проведено исследование, свидетельствующее, что популяция камбиальных клеток полового зачатка гетерогенна и

состоит из нескольких субпопуляций полустоловых элементов, детерминированных в своей дальнейшей дифференцировке (Корнева, Давыдов, 1995). В частности, одна из таких субпопуляций формирует циррус и вагину. Отличительной особенностью копулятивного аппарата *S. gracilis* является наличие предстательных желез. Несмотря на неоднократные попытки выявления предстательных желез у цестод (в отличие от представителей Trematoda) (Treadgold, 1975), они обнаружены не были (Lumsden, Specian, 1980; Beveridge, Smith, 1985; Jones, 1989, и др.). Впервые предстательные железы детально описаны у *Diplocotyle olrikii* (отряд Pseudophyllidea) (Давыдов и др., 1997), хотя на светооптическом уровне они уже были отмечены у *Syathocephalata* (Протасова, Ройтман, 1995). Они представляют собой крупные специализированные железистые клетки, тела которых лежат вокруг сумки цирруса, а протоки пронизывают мышечную стенку последней и открываются во внутрибурсальный участок семяпровода. Важно, что концевые отделы протоков желез отграничены от эпителия семяпровода клеточными контактами, то есть эти экзокринные одноклеточные предстательные железы *D. olrikii* в своем происхождении не связаны с синцитиальным эпителием половых протоков, а обладают иной природой и сходны с соответствующими железами трематод (Treadgold, 1975), а у цестод — с железами Мелиса (Давыдов и др., 1994).

У *S. gracilis* также удалось выявить предстательные железы, но совершенно иного строения, локализации и происхождения. Они являются модификацией синцитиального эпителия семяпровода, а их расположение ограничено сумкой цирруса. Таким образом, копулятивные аппараты некоторых достаточно удаленных филогенетически видов цестод включают в себя предстательные железы, по-видимому имеющие совершенно разное происхождение.

Сумка цирруса низших цестод отличается от сумки *S. gracilis*, а также других ранее изученных представителей высших ленточных червей (Jones, 1989). Так, сумка цирруса *Caryophyllaeus laticeps* (отряд Caryophyllidea) представляет собой плотную мышечную массу, окружающую циррус и семенной пузырек (Давыдов и др., 1994). Мышечные волокна не образуют выраженных слоев, а сумка в целом не отграничена от окружающей паренхимы какими-либо пограничными образованиями. Напротив, у *S. gracilis* мышечная система копулятивного аппарата развита достаточно слабо, но организована в отчетливо выраженные слои кольцевых и продольных мышечных волокон, локализованных под стенкой цирруса и вокруг пограничной пластинки сумки. На наш взгляд, слабое развитие мышечной системы компенсируется возникновением мощных опорных образований в виде волокнистых толстых соединительно-тканых пограничных и базальных пластинок.

Промежуточное положение в морфологическом ряду, демонстрирующем изменения сумки цирруса цестод, могут занимать представители некоторых низших цестод, в частности уже упоминаемый *D. olrikii* (Давыдов и др., 1997). Мышечные слои сумки цирруса достаточно хорошо развиты, приурочены к покровам цирруса и к стенке сумки, ориентированы в продольном и кольцевом направлениях, и, что важно, непосредственно сумка отграничена от окружающей паренхимы тонкой соединительно-тканной пограничной пластинкой.

Таким образом, тенденция преобразований в организации копулятивного аппарата цестод заключается в упорядочении сократимых элементов мышечной системы с одновременным уменьшением их количества, обособлением копулятивного аппарата от окружающей паренхимы и в развитии опорных соединительно-тканых образований.

Особый интерес представляет вопрос о механизме копуляции у *S. gracilis*. Представляется несомненным, что перекрестная копуляция (как между особями, так и между соседними члениками) осуществляется, как и у всех цестод, путем эвагинации цирруса, а хитиноидный стилет служит раздражающим фактором (рис. 5, А). Вместе с тем должно получить свое объяснение наличие такого образования, как тельце Фурмана. Присутствие различных, но большей частью мешковидных органов, анатомически связанных с сумкой цирруса, отмечено для многих видов цестод (Schmidt, 1986). Считается, что они возникают в результате модификации полового атриума или дистальных участков вагины. Предполагается, что функциональное значение таких

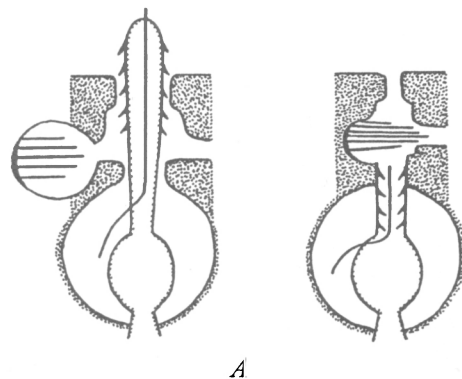


Рис. 5. Схема механизма перекрестной копуляции (А) и самооплодотворения (Б) *Sobolevicanthus gracilis*.

Объяснения см. в тексте.

Fig. 5. Schemes of cross fertilization and self fertilization in *Sobolevicanthus gracilis*.

органов сводится к более эффективному закреплению копулятивного органа в момент полового контакта. Однако результаты изучения тельца Фурмана у *S. gracilis* позволяют дать иную интерпретацию функции этой структуры, которая, несомненно, возникла как вырост стенки полового атриума. Прежде всего обращает на себя внимание наличие мощных слоев мышечных волокон, направленных перпендикулярно к стенке тельца Фурмана. Очевидно, это может свидетельствовать о способности данного образования к эвагинации. Тем не менее мощные микротрихии тельца Фурмана не могут в этом случае служить в качестве механических структур (шипов или крючьев), обеспечивающих дополнительную фиксацию при копуляции. Об этом свидетельствует их строение (наличие длинных, тонких, бичевидных апикальных участков) и локализация (строгая приуроченность к дну тельца). На наш взгляд, эвагинация тельца Фурмана осуществляется непосредственно во влагалище, а «пучок» микротрихий аналогично стилету цирруса играет роль механического раздражителя (рис. 5, Б).

Таким образом, копулятивный аппарат *S. gracilis* обеспечивает функцию перекрестного оплодотворения с помощью цирруса и самооплодотворения в результате деятельности тельца Фурмана, выступающего в качестве дополнительно возникшего копулятивного образования. Биологический смысл подобного явления пока во многом остается неясным и требует в первую очередь изучения особенностей биологии червей данной группы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 99-04-48465).

Список литературы

- Давыдов В. Г., Поддубная Л. Г., Колесникова Г. А. Ультраструктура протоков половой системы *Saurophyllaeus laticeps* // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 6. С. 501—509.
- Давыдов В. Г., Поддубная Л. Г., Куперман Б. И. Ультраструктура некоторых систем органов *Diplocotyle olrikii* (Cestoda: Cyathocephalata) в связи с особенностями его жизненного цикла // Паразитология. 1997. Т. 31, вып. 2. С. 132—141.
- Корнева Ж. В., Давыдов В. Г. Изучение цитодифференцировки у *Triaenophorus nodulosus* // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 5. С. 390—397.
- Протасова Е. Н., Ройтман В. А. Цитатоцефалы — ленточные гельминты морских и пресноводных рыб (Cestoda: Pseudophyllidae: Cyathocephalata) // Основы цестодологии. Т. 12. М., 1995. 132 с.
- Beveridge I., Smith K. An ultrastructural study of the cirrus and vagina of *Phyllobothrium vagans* // Z. Parasitenk. 1985. Bd 71, H. 5. S. 609—616.

- Czaplinski B., Cielecke D., Aeschlimann A. Some ultrastructural comparative data on *Diorchis inflata* and *D. ransomi* in scanning electron microscopy // *Acta Parasitol. Polon.* 1988. Vol. 33, N 2. P. 123—125.
- Jamane J., Nakagowa A., Makio J., Higo K. Scanning electron microscopic observation of the reproductive system in *Diphyllobothrium latum* // *Japan J. Parasitol.* 1982. Vol. 31, N 5. P. 423—434.
- Jones M. K. Ultrastructure of the cirrus pouch of *Cylindrotaenia hickmani* (Cestoda, Nematotaeniidae) // *Intern. J. Parasitol.* 1989. Vol. 19, N 8. P. 919—930.
- Lumsden R. D., Specian R. The morphology, histology and fine structure of the adult stage of the cyclophyllidean tapeworm *Hymenolepis diminuta* // *Biology of the tapeworm Hymenolepis diminuta*. Ed. M. P. Arrai. London: Academic Press, 1980. P. 157—280.
- Schmidt G. D. Handbook of Tapeworm Identification. Boca Raton: CRC Press, 1986. 245 p.
- Sulgostowska T. The development of organ systems in cestodes. II Histogenesis of the reproductive system in *Hymenolepis diminuta* // *Acta Parasitol. Polon.* 1974. Vol. 22, N 16. P. 179—190.
- Threadgold L. T. Electron microscope studies of *Fasciola hepatica*: 3. Fine structure of the prostate gland // *Exp. parasitol.* 1975. Vol. 37, N 1. P. 117—124.

ИБВВ РАН,
п. Борок, Ярославская обл.; 152742

Поступила 25.04.1999

STRUCTURE OF THE COPULATIVE APPARATUS OF *SOBOLEVICANTHUS GRACILIS* (CESTODA: CYCLOPHYLLIDEA)

V. G. Davydov, Zh. V. Korneva

Key words: Cestoda, *Sobolevicanthus gracilis*, genital system, copulative apparatus, ultrastructure.

SUMMARY

Fine structure of genital atrium, Furman body, distal region of vagina and sac cirrus were investigated. The broad polymorphism of surface microstructures (microtriches) in various parts of copulative apparatus has been revealed. The constitution of prostate glands, being the modified cytons of syncitial epithelium of the intrabursal section of spermaduct wall, is described.

Based on obtained and reference data, a comparative morphological analysis of copulative apparatus organization in lowest and highest cestodes was carried out. The hypothesis suggests that evolution of its organization was connected with the reduction of the muscular elements and simultaneous improvement of their managing, their isolation from surrounding parenchyma and development of supporting connective tissue elements.

It is shown, that Fuhrmann's body has its own developed muscular system armed with power microtriches and being capable to evaginate into the distal region of vagina. It is supposed that *S. gracilis* obtains of two different ways of copulation in: by means of cirrus that executes the cross fertilization; and by means of the additional copulative formation — Furman body, which guarantees the self fertilization of worms.

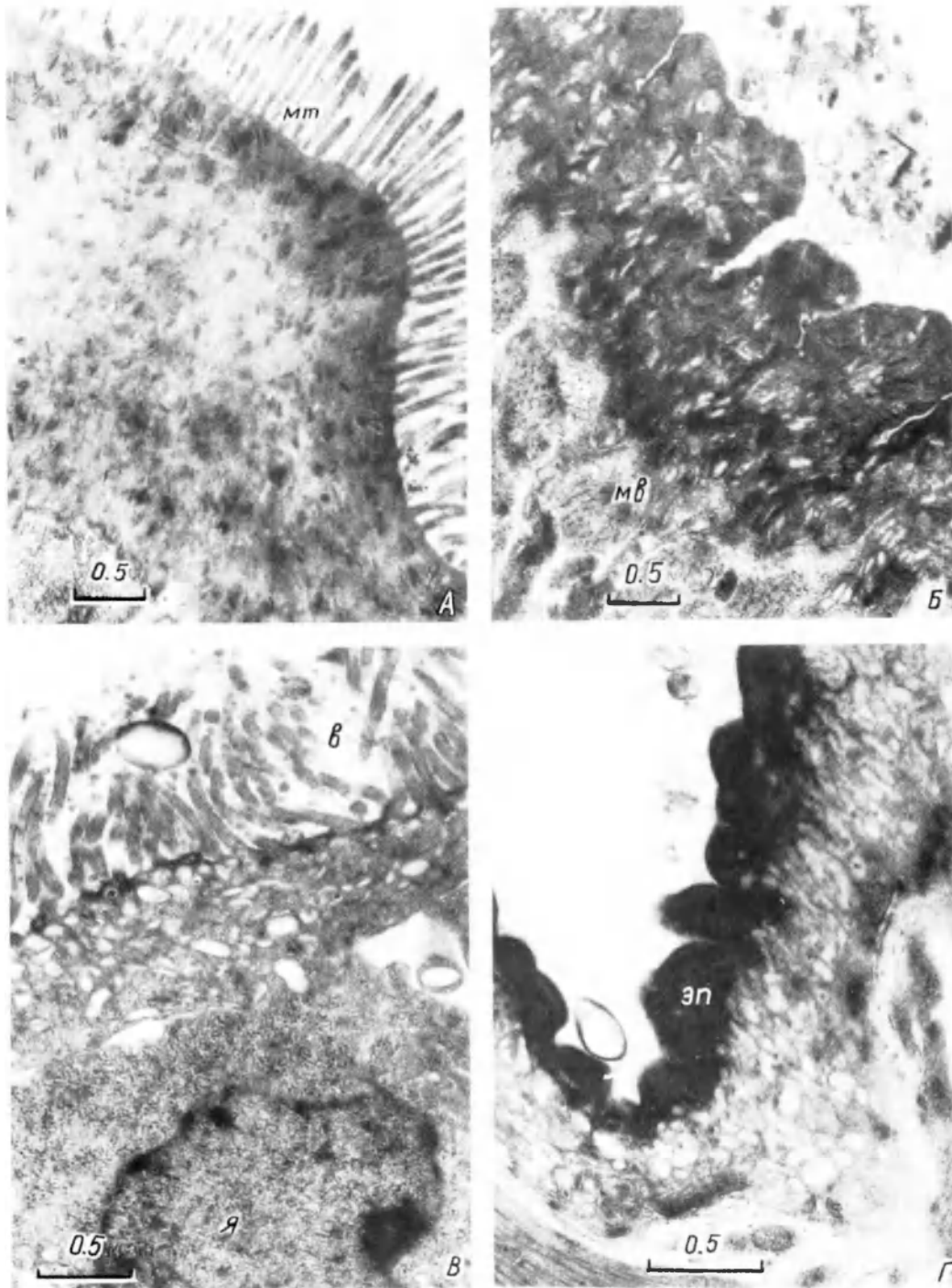


Рис. 2. Половой атриум и открывающиеся в него протоки.

А — покровы тела вблизи полового атриума; Б — стенка канала, ведущего в половой атриум; В — дистальный отдел вагины; Г — боковая стенка тельца Фурмана; эп — электронно-плотный слой.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Fig. 2. Genital atrium and its ducts.

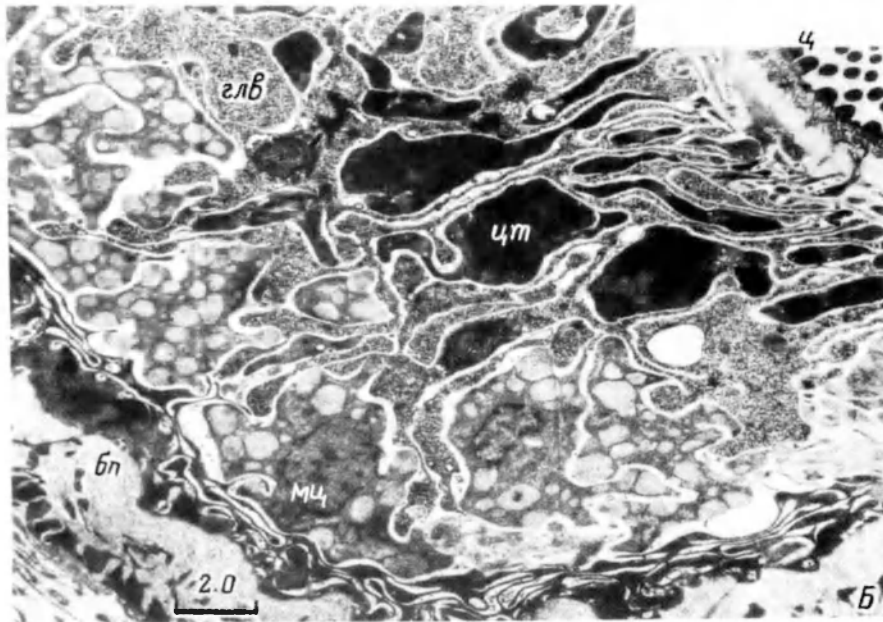
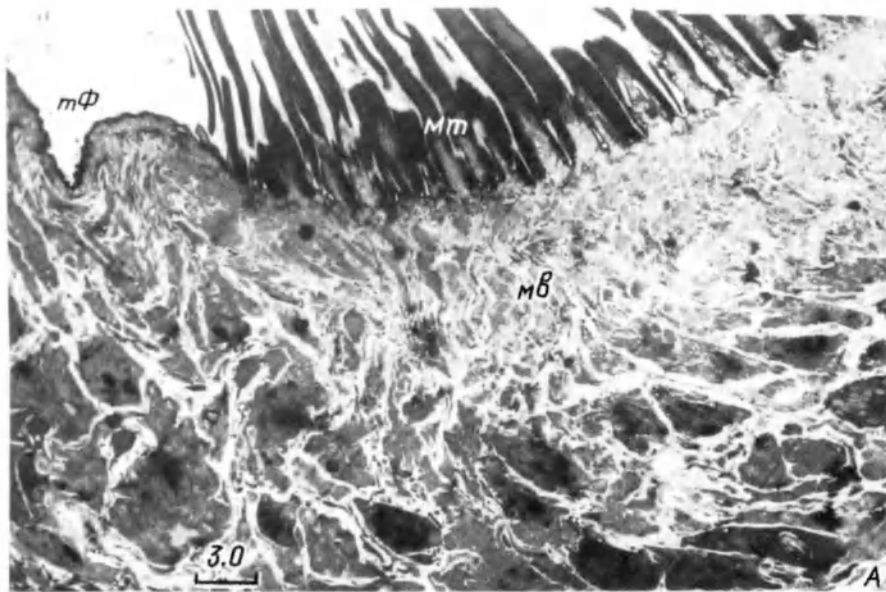


Рис. 3. Тельце Фурмана и сумка цирруса.

А — фрагмент продольного среза через покровы основания тельца Фурмана; Б — фрагмент поперечного среза через дистальный отдел сумки цирруса; бп — базальная пластинка стенки цирруса; гп — гликоген-запасяющие выросты миоцитов.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Fig. 3. Furman body and cirrus bursa.

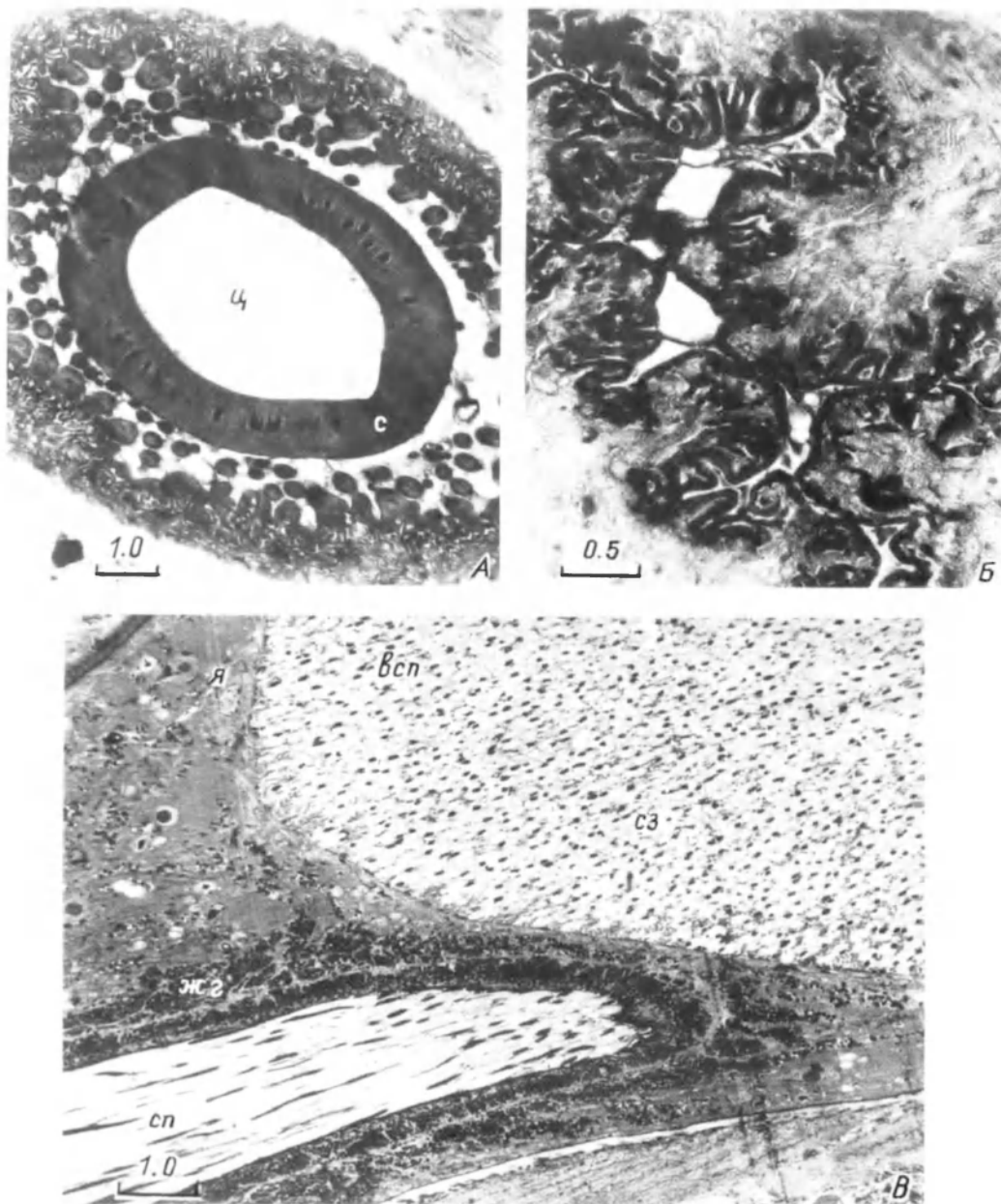


Рис. 4. Циррус и предстательные железы.

A — поперечный срез цирруса со стилетом; *Б* — поперечный срез через футляр стилета; *В* — семяпровод, окруженный предстательными железами, и внутрибурсальный семенной пузырек; *сз* — сперматозоиды; *жг* — железистые гранулы; *я* — ядра предстательных желез.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Fig. 4. Cirrus and prostate glands.