

Ультраструктурная организация нервной системы плероцеркоида *Ligula intestinalis* (Cestoda: Diphyllbothriidea)

Н.М. Бисерова, И.И. Гордеев

Кафедра зоологии беспозвоночных, Биологический факультет, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, Москва 119991.
e-mail: nbiserova@yandex.ru

РЕЗЮМЕ: Проведено исследование тонкой организации центральной нервной системы плероцеркоида *Ligula intestinalis* (Diphyllbothriidea). На сериях срезов изучена ультраструктура церебрального ганглия (ЦГ), главных нервных стволов (ГС) и периферической нервной системы. ЦГ обладает билатеральной симметрией и состоит из симметричных парных передних и латеральных долей, соединенных мощной медианной комиссурой, и непарной вентральной доли, расположенной в центре комиссуры с вентральной стороны. Непарная медианная (вентральная) доля дает два перекрещивающихся вентральных нерва. Расположение нейронов в долях и комиссуре обнаруживает дорзо-вентральную полярность, крупные нейроны (20–40 мкм) сконцентрированы на дорзальной поверхности ЦГ. Выделено 4 типа нейронов, нейросекреторные и недифференцированные клетки; в нейропилях описаны 3 типа синаптических контактов. В составе ГС обнаружены гигантские аксоны, на поверхности которых имеются многочисленные входящие синапсы. Периферическая нервная система представлена малыми продольными стволами, расположенными на поверхности продольных мышц; а так же нервов, сопровождающих дорзо-вентральные мышцы. В тегументе *L. intestinalis* обнаружено 3 типа сенсорных образований: один ресничный и два безресничных. Проведен сравнительный анализ строения нервной системы у представителей двух отрядов Diphyllbothriidea и Bothriocephalidea на примере *L. intestinalis* и *Triaenophorus nodulosus*. Церебральный ганглий *L. intestinalis* обладает билатеральной симметрией, обусловленной наличием вентральной доли в комиссуре и дорзо-вентральной полярностью в расположении клеток и выходящих нервов. Церебральный ганглий *T. nodulosus* (Bothriocephalidea) обладает двулучевой симметрией, не имеет медианной доли в комиссуре, и посылает симметричные дорзо-вентральные корешки в ботрии. Различия в строении нервной системы *L. intestinalis* и *T. nodulosus* согласуются с предложением о разделении Pseudophyllidea sensu lato на два отряда Diphyllbothriidea и Bothriocephalidea.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: плоские черви, Cestoda, *Ligula intestinalis*, нервная система, ультраструктура, нейроны, синапсы, сенсорные органы, симметрия.

Fine structure of nervous system in plerocercoid *Ligula intestinalis* (Cestoda: Diphyllbothriidea)

N.M. Biserova, I.I. Gordeev

Department of Invertebrate Zoology, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia .
e-mail: nbiserova@yandex.ru

ABSTRACT: The fine structure of the nervous system in plerocercoid *Ligula intestinalis* (Diphyllbothriidae) has been studied. The ultrastructure of the cerebral ganglion, the main nerve cords and peripheral nervous system has been described. The cerebral ganglion has complicated microanatomy. It consists of symmetric pair frontal and lateral lobes connected by the massive median commissure, and ventral azygos lobe, located in the center and on the ventral surface of the commissure. Two crossed ventral nerves are originated from the unpaired median (ventral) lobe. It was found, that the neurons in the lateral lobes and the commissure have asymmetrical position (localization neurons in the lateral lobes and the commissure has dorso-ventral polarity): large neurons (20–40 μm) are concentrated on the dorsal surface of the cerebral ganglion. We found four types of neurons with different fine structure and size, peripheral neurosecretory cells and undifferentiated cells. Three types of synaptic contacts have revealed in neuropiles. Giant axon occurred as part of the main cord. On the surface membrane of the giant axon are numerous incoming synapses. The peripheral nervous system consists of numerous compact bunches of nerve processes taking place along the longitudinal and dorso-ventral muscle fibers. Also three types of sensory organs were found in the tegument: one type a ciliate and two types unciliate receptors. Comparative analysis of nervous system organization in representatives of the two orders Diphyllbothriidea and Bothriocephalidea showed that the cerebral ganglion *L. intestinalis* possesses bilateral symmetry, characterized by the presence of the ventral lobe, ventral nerves and the dorso-ventral polarity in the arrangement of neurons and exiting nerves. On the contrary, the cerebral ganglion of *Triaenophorus nodulosus* (Bothriocephalidea) has a double-beam symmetry: it has symmetrical lobes in ganglion with symmetrical dorsal and ventral nerves, lack of lobe in the median commissure, and send symmetrical dorso-ventral rootlets in the bothria. Our data confirm the belonging of the studied species to different groups and support the idea of separation Pseudophyllidea sensu lato into two new orders Diphyllbothriidea and Bothriocephallidea.

KEY WORDS: platyhelminthes, tapeworms, nervous system, ultrastructure, symmetry, polarity, neuron, synapse, Cestoda, Diphyllbothriidea, *Ligula intestinalis*

Введение

Цестоды семейства Ligulidae обитают в широком круге хозяев. Своеобразие этой группы ленточных червей состоит в том, что для нее характерно длительное (до двух и более лет) паразитирование на стадии пле-

роцеркоида, тогда как продолжительность жизни половозрелого гельминта в окончательном хозяине составляет не более 3–5 суток (Дубинина, 1966). В отличие от других групп цестод, у Ligulidae на стадии плероцеркоида происходит не только закладка, но и органогенез практически всех отделов реп-

родуктивной системы (Дубинина, 1966). Представляется интересным выяснить, в какой мере строение нервного аппарата плероцеркоида *Ligulidae* отличается от такового личинок и взрослых форм других групп ленточных червей. Исследования нервной системы этой группы гельминтов важны также и в связи с тем, что в последние годы выдвинуто предположение о выделении *Diphyllbothriidea*, к которому относятся и *Ligulidae*, в отдельный отряд (см. Brabec et al., 2006; Kuchta et al., 2008).

Вплоть до настоящего времени строение нервной системы *Ligulidae* было изучено только гистологическими методами на световом уровне (Zernecke, 1895). Целью настоящей работы было исследование тонкого строения нервной системы плероцеркоида *Ligula intestinalis* L., 1758.

Материал и методы

Плероцерконды *L. intestinalis* размером от 1,5 до 8 см собраны из брюшной полости лещей (*Abramis brama*), выловленных в районе Рыбинского водохранилища в период с 25 мая по 15 июня 2006 и 2007 гг.; с 30 мая по 27 сентября 2008 г. Все плероцерконды были подвижны и имели зрелые половые комплексы. Червей разрезали на части, фиксировали 2%-ным раствором глутаральдегида (SERVA, Германия) на 0,05M Na-какодилатном буфере, pH 7,4 3 ч; и 1%-ным раствором OsO_4 (Московский химзавод) на том же буфере, 2 ч; дегидратировали в спиртах повышающейся концентрации и ацетоне, пропитывали смолой аралдит (MERK, Германия) в смеси с ацетоном в течении 36 ч при комнатной температуре, затем в чистой смоле при 37 °C, 1 сут.; и 60 °C, 2 сут. Полутонкие и ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме LKB III. Полутонкие срезы окрашивали 1%-ным метиленовым синим; ультратонкие срезы контрастировали 4%-ным водным уранилацетатом, 40 мин. при 37 °C, и 4%-ным цитратом свинца. Препараты изучали на микроскопах JEM1011, JEM100C (JEOL), Hitachi, в ЦКП электронной микроскопии ИБВВ РАН

им. Папанина и в ЦКП электронной микроскопии Биологического факультета МГУ им. Ломоносова.

Результаты

Общая анатомия нервной системы.

Центральная нервная система (ЦНС) плероцеркоида *L. intestinalis* представлена фронтально расположенным парным ганглием и отходящими от него двумя крупными латеральными нервными стволами — далее, главные стволы (ГС) (рис. 1A, B). На продольном срезе парный ганглий *L. intestinalis* имеет форму заглавной буквы «Н» (рис. 1A). Передние участки ганглия сближены, а каудальные постепенно расширяются, формируя главные стволы. Правая и левая половины ганглия соединены широкой медианной комиссурой (рис. 1B).

Периферическая нервная система (ПНС) представлена многочисленными продольными тонкими нервными тяжами, число которых варьирует в зависимости от размера червей. В переднем отделе тела изученных экземпляров было обнаружено 7 пар малых продольных стволов, иннервирующих кольцевую и продольную мускулатуру. Кроме продольно ориентированных пучков нервных волокон, имеются многочисленные тонкие нервные тяжи, проходящие в разных направлениях, иннервирующие субтегумент и мускулатуру.

Строение церебрального ганглия.

Строение ганглия изучено на сериях полутонких поперечных и продольных срезов (рис. 2). На поперечных срезах в зоне комиссуры, ганглий имеет гантелевидную форму с расширенными латеральными участками, которые обозначены как правая и левая латеральные доли (рис. 2B). В центре комиссуры, с вентральной стороны имеется массивное скопление крупных нейронов, перекрещивающиеся отростки которых тянутся в вентральную область субтегумента (рис. 2B–D).

Латеральные доли имеют сложное строение. Светлая центральная зона каждой

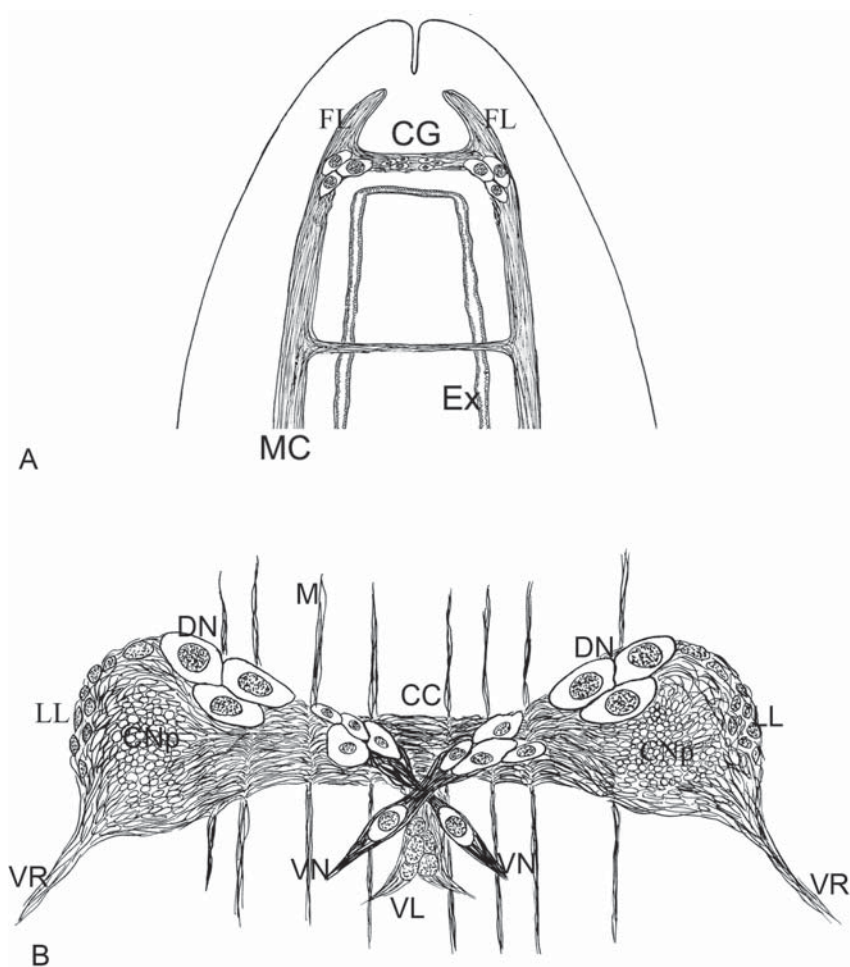


Рис. 1. Схема строения ЦНС и церебрального ганглия плероцеркоида *L. intestinalis*.

A — общий вид с дорсальной стороны тела; B — схема поперечного среза ганглия (CG).

Обозначения: CC — церебральная медианная комиссура; CNp — центральный нейропил латеральных долей; DN — дорсальное скопление нейронов; Ex — экскреторный канал; FL — фронтальные доли; LL — парные латеральные доли церебрального ганглия; M — мышцы, мышечные пучки; MC — главные латеральные нервные стволы; VL — вентральная доля; VN — вентральный нерв; VR — вентральный корешок.

Fig. 1. General scheme of the CNS and cerebral ganglion in plerocercoid *L. intestinalis* (Diphyllbothriidea).

A — the dorsal side view; B — scheme of a transversal section of the cerebral ganglion (CG).

Abbreviations: CC — cerebral median commissure; CNp — central neuropile of lateral lobes; DN — dorsal aggregation of neurons; Ex — main excretory canals; FL — frontal lobes; LL — lateral lobes; M — muscular fibers; MC — main lateral cord; VL — ventral lobe; VN — ventral nerves; VR — ventral nervous root.

доли соответствует центральным нейропилям, дорсальная область включает по 3–4 крупных нейрона, дающих отростки в комиссуру и ГС, а латеро-вентральная область содержит мелкие темно-окрашенные нейроны, посылающие отростки в ГС (рис. 2B–D). Крупные нейроны латеральных

долей располагаются дорсально в месте вхождения комиссуры в центральные нейропилы симметрично относительно сагитальной плоскости (рис. 2D).

Нейроны правой и левой латеральных долей ганглия посылают вперед, фронтально от комиссуры, многочисленные отрост-

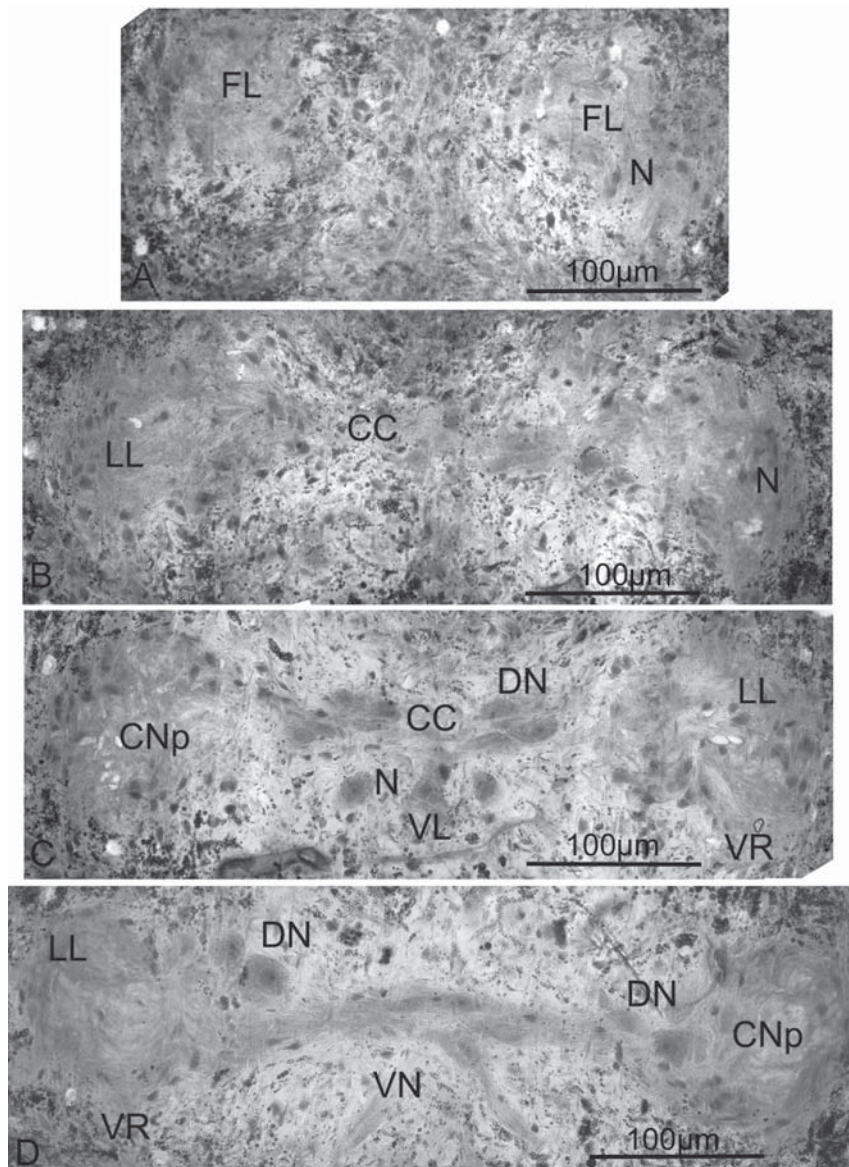


Рис. 2. Серия полутонких поперечных срезов церебрального ганглия плероцеркоида *L. intestinalis*. А — передние доли ганглия выше комиссуры; В — верхняя область церебральной комиссуры (CC) и латеральные доли с нейронами; С — вентральная (медианная) доля (VL) с нейронами (N); D — перекрест вентральных нервов, выходящих из вентральной доли комиссуры, и гигантские дорзальные нейроны (DN) на дорсальной поверхности ганглия.

Обозначения: CNp — центральный нейропил латеральных долей; FL — фронтальные доли; LL — парные латеральные доли церебрального ганглия; VN — вентральный нерв; VR — вентральный корешок.

Fig. 2. A series of semithin transverse sections of cerebral ganglion plerocercoides *L. intestinalis*.

A — frontal lobes of ganglion; B — right and left lateral lobes with neurons and top area of the cerebral commissure (CC); C — neurons (N) located in the ventral lobe (VL); D — a chiasm of ventral nerves and giant neurons (DN) located on a dorsal surface of the ganglion.

Abbreviations: CNp — central neuropile of lateral lobes; FL — frontal lobes; LL — lateral lobes; VN — ventral nerves; VR — ventral nervous root.

ки, которые, вместе с расположенными по периферии мелкими темными нейронами, формируют парные передние доли (рис. 2А). От передних долей отходят парные передние нервы, которые распадаются на множество тонких нейритов, иннервирующих субтегумент фронтальной области. Расстояние между передними долями составляет около половины длины медианной комиссуры.

Вентральная доля с выходящими вентральными нервами расположена в центре комиссуры (рис. 2С, D). Она состоит из 4–5 крупных нейронов, компактно сгруппированных и примыкающих к вентральной поверхности комиссуры, двух крупных нейронов в перекрещивающихся нервах, и двух групп нейронов, лежащих собственно в комиссуре, в месте перекрёста, и посылающих отростки в вентральные нервы. Размер перикарионов крупных нейронов вентральной доли в 3–3,5 раза превышает размер мелких нейронов ганглия. Вентральные нервы симметричны относительно сагиттальной плоскости и тянутся под углом 45° к зоне кортикальной паренхимы. В состав каждого нерва входит по одному нейрону 1-го типа (см. ниже), так же симметричных относительно сагиттальной плоскости (рис. 2С).

Центральная проводящая зона медианной комиссуры состоит из светлых плотно упакованных нейритов, темно окрашенная корковая зона – из темных клеток и отростков. Проводящая зона растянута в дорзо-вентральном направлении и соединяет нейроны правой и левой латеральных долей ЦГ (рис. 2В–D). Медианная комиссура ограничена от медуллярной паренхимы многочисленными отростками клеток эпителия выделительных каналов, которые на всем протяжении окружают комиссуру, располагаясь в непосредственной близости от дистальной поверхности составляющих комиссуру элементов (рис. 3А–С, E).

Таким образом, латеральные доли ЦГ плероцеркоида *L. intestinalis* включают крупные и мелкие нейроны, вентральная доля — крупные нейроны, фронтальные доли — мелкие нейроны.

Строение главных нервных стволов.

ГС проходят по границе кортикальной и медуллярной паренхимы снаружи от главных выделительных сосудов (рис. 1А). В средней части тела главные стволы соединяются полукольцевыми комиссурами. На полутонких срезах ГС выглядят в виде компактных скоплений светлых отростков, формирующих светлую центральную зону, которая окружена темными клетками, образующими корковую зону (рис. 4А). Диаметр поперечного сечения ГС достигает 50–60 мкм. В средней части тела они вытянуты в дорзо-вентральном направлении, а в передней и задней части имеют в сечении округлую форму. Диаметр ГС существенно уменьшается на заднем конце тела.

Светлая проводящая зона ствола состоит из плотно контактирующих нервных отростков, включает в среднем 80–90 аксонов диаметром от 1 мкм до 3–5 мкм (рис. 4В). Аксоны содержат мало органоидов, плотно прилегают друг к другу и часто объединяются в компактные группы (или кластеры) от четырех до семи отростков, отчетливо различимые в общей массе (рис. 4В). Группы светлых аксонов перемежаются с электронноплотными участками мелких отростков, содержащих митохондрии и различные везикулы (рис. 4В). Кроме крупных аксонов и мелких нейритов, в ГС встречаются отростки нейросекреторных клеток, заполненных электронно-плотными круглыми гранулами диаметром 150 нм (рис. 4В, С). Нейросекреторные отростки проходят как в центральной, так и в периферической зоне ГС и в полукольцевых комиссурах. Ядро такой клетки обнаружено на периферии полукольцевой комиссуры, выходящей из ГС. Отростки нейросекреторных клеток весьма многочисленны в периферической нервной системе, сопровождая продольные и кольцевые мышечные волокна, а так же выделительные сосуды (рис. 3Е).

Среди светлых аксонов ГС *L. intestinalis* выделяется крупный аксон диаметром более 5 мкм (рис. 5), площадь сечения которого иногда составляла более 10% от площади

центральной проводящей части ГС. Аксон проходит в проксимальной зоне ГС, т.е. в области, обращенной к главному выделительному сосуду. На поперечных срезах тела (и ГС) сечение аксона имеет овальную форму, вытянутую в дорзо-вентральном направлении (рис. 4В, 5А). Ультроструктура гигантского аксона характеризуется наличием складок и инвагинаций наружной мембраны, глубоко проникающих в аксоплазму и образующих небольшие разветвления. Аксоплазма гигантского аксона светлая, бедна органоидами, содержит многочисленные нейротрубочки; митохондрии редки, характеризуются электронно-плотным матриксом. На серии срезов было прослежено, что на определённом расстоянии друг от друга, аксон образует тонкие короткие отростки, содержащие синаптические везикулы. В местах ветвления аксона встречаются синаптические везикулы двух типов: мелкие круглые светлые, диаметром 20 нм, находятся в зоне синаптического контакта, и электронно-плотные круглые, диаметром 60 нм (рис. 5А, В).

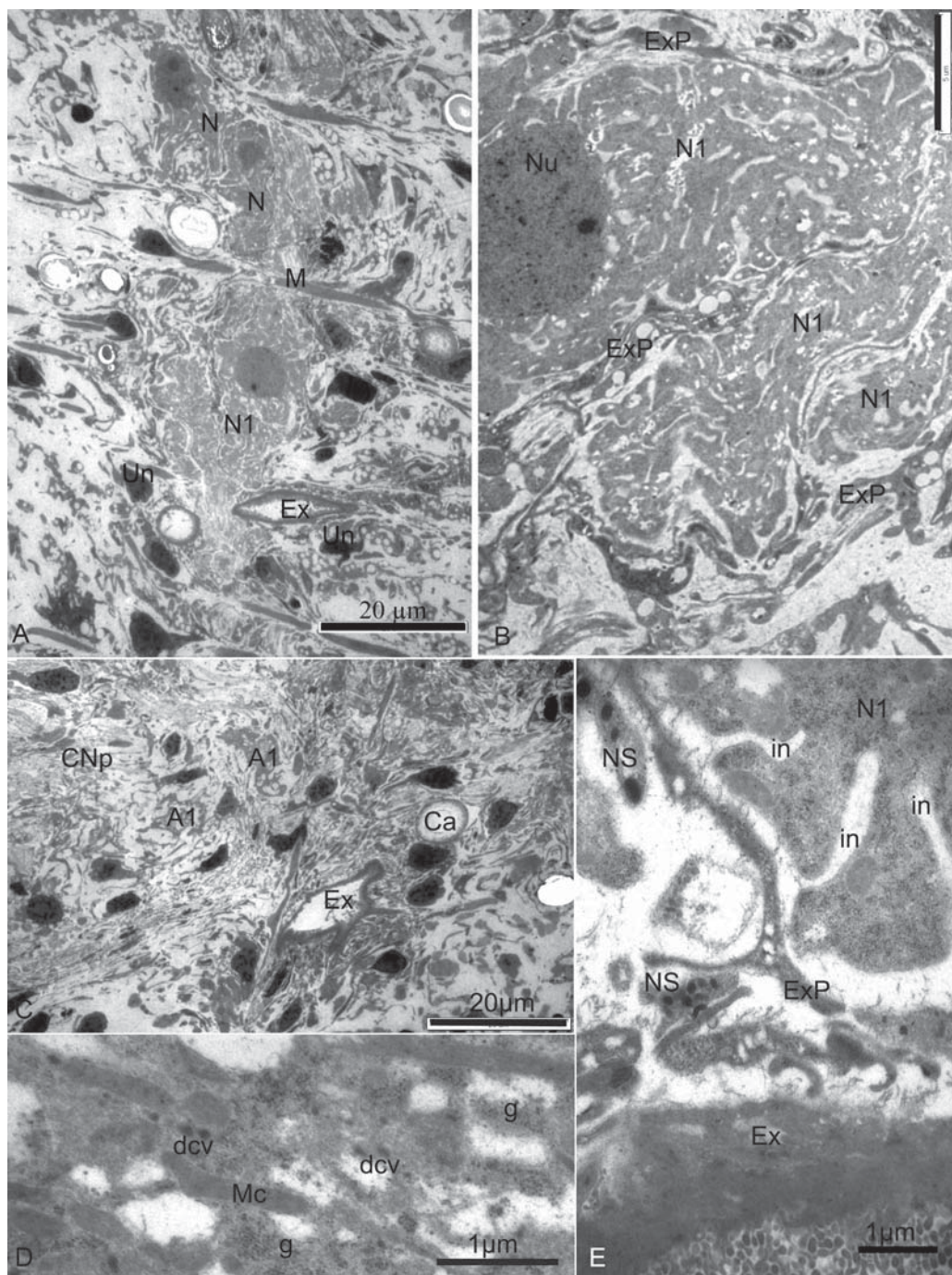
Поверхность плазмалеммы гигантского аксона покрыта многочисленными синаптическими контактами (рис. 5А–Е), образованными мелкими нейритами, которые формируют входящие синапсы; гигантский аксон выступает в качестве постсинаптического окончания. Характерны протяженные синапсы, когда длина синаптической щели составляет более 4,5 мкм и включает 4–5 активных зон; пресинаптический отросток содержит нейротрубочки и светлые везикулы диаметром 70 нм (рис. 5А). В то же время, в местах ветвления аксона, где сосредоточено большее количество везикул, он, по-видимому, выступает в качестве пресинаптического окончания (рис. 5А, В, Е). В зонах ветвления обнаружены аутоинапсы между отростками в виде протяженного контакта с зачерненными мембранами, который замыкается участком слипшихся мембран. Тонкие веточки аксона в зоне контакта содержат разные везикулы — электронно-плотные со светлым ободком, и круглые светлые везикулы (рис. 5В).

Аксон, превышающий по своему размеру все остальные, был обнаружен на всех поперечных и косых срезах ГС. Его короткий диаметр был равен 5 мкм, длинный достигал 20 мкм. Однако, остается неизвестным, принадлежат ли эти аксоны одному перикариону, или это несколько аксонов от разных нейронов.

Нейроны, входящие в состав ГС равномерно распределены в периферической зоне ствола и образуют значительный корковый слой; интернейроны встречаются в центральной части стволов. Кроме нейронов, на периферии ствола имеются мелкие электронно-плотные, почти черные, недифференцированные клетки (рис. 4В).

Особенности ультроструктурной организации нейронов. В долях ганглия, церебральной комиссуры и ГС были обнаружены многочисленные клетки, среди которых выделено 4 ультроструктурных типа нейронов; кроме того, с ЦНС ассоциированы нейросекреторные нейроны (тип 5), отростки которых входят в состав ГС и церебрального ганглия и недифференцированные клетки (тип 6).

Тип 1. *Гигантские нейроны ганглионарной комиссуры* (рис. 2С, 3А, В). Самые крупные нейроны, сома вытянута в плоскости поперечного среза тела, латеро-латерально, и формирует крупные лопасти, которые постепенно сужаются в отросток. Размер перикариона с лопастями часто превышает 40 мкм. Нейроны обладают крупными круглыми ядрами диаметром 6–9,5 мкм. Кариоплазма зернистая, содержит многочисленные глыбки гетерохроматина, ядрышко обычно круглое, компактное. Наружная плазматическая мембрана клеток образует глубокие инвагинации, которые глубоко проникают в сому и создают характерный «пенистый» вид нейронов (рис. 3В, D, Е). Цитоплазма перикариона средней электронной плотности, содержит многочисленные митохондрии, свободные рибосомы, розетки β-гликогена и электронно-плотные везикулы диаметром 30–35 нм (рис. 3D, Е). Несмотря на изрезанность цитоплазмы и наличие крупных ло-



пастей, нейроны формируют один главный отросток, который проходя через комиссуру, входит в состав центральных нейропилей латеральных долей, где легко идентифицируется по изрезанности наружной мембраны (рис. 3С). Цитоплазма в отходящих отростках более светлая, содержит нейротрубочки. Обнаружено 13 нейронов первого типа.

Тип 2. *Светлые нейроны*. Крупные униполярные нейроны грушевидной формы, характеризуются относительно большими размерами перикарионов (до 15 мкм в диаметре). Ядра круглые, диаметром 5 мкм, заполнены гомогенно распределенным эухроматином; ядрышки плотные, компактные, округлые. Плотность цитоплазмы перикариона неравномерна (рис. 6А, В): светлые разреженные участки, обычно окружающие ядро, чередуются с более плотными зонами, содержащими большое количество рибосом и митохондрий. Цистерны грануляного эндоплазматического ретикулула отмечены вблизи ядра и изгибов плазмалеммы. Светлые нейроны содержат два типа везикул: круглые с электронноплотным содержимым, диаметром 150–160 нм; и округлые электронносветлые, диаметром 60 нм. Перикарионы лежат в корковой зоне ЦГ и ГС, вплотную прилегая к проводящей части, и посылая отросток в центр ствола. Всего на рекон-

струированном участке обнаружено 5 нейронов второго типа.

Тип 3. *Темные нейроны*. Темные мелкие нейроны ($12,3 \times 2,6$ мкм) характеризуются вытянутой формой и наличием крупного главного отростка, униполярны (рис. 6С). Ядро овальное ($3,5 \times 2,1$ мкм), равномерно-плотное, к ядерной мембране прилежат скопления гетерохроматина. Цитоплазма плотная, содержит многочисленные рибосомы, микротрубочки, крупные митохондрии округлой и вытянутой формы; цистерны аппарата Гольджи встречаются возле ядра. В зоне аксонного холмика содержится много круглых электронноплотных везикул диаметром 50–60 нм (рис. 6С).

Тип 4. *Интернейроны*. В проводящей части ГС обнаружены мелкие уни- или биполярные нейроны (3×5 мкм, ядро 2×4 мкм) с плотной цитоплазмой, тонким слоем окружающей ядро (рис. 6D). Форма перикариона вытянутая, отростки направлены вдоль ствола. Ядро занимает почти весь объем перикариона, гетерохроматин распределен неравномерно, ядрышко асимметрично. Цитоплазма бедна органоидами, содержит рибосомы, нейротрубочки, круглые митохондрии. В отростках встречаются электронноплотные везикулы диаметром 50 нм. На поверхности сомы нейронов имеются многочис-

Рис. 3. Особенности строения нейронов медианной комиссуры плероцеркоида *L. intestinalis*.

А — часть комиссуры с нейронами (N1), пересекаемая дорзо-вентральными мышцами (М), поперечный срез; В — гигантский нейрон комиссуры с характерной «пенистой» цитоплазмой перикариона; С — часть центрального нейропила в зоне вхождения комиссуры, обозначены отростки комиссуральных нейронов (А1), поперечный срез; D — участок цитоплазмы комиссурального нейрона (тип 1) с электронноплотными везикулами (dvc), митохондриями (Mc) и гранулами гликогена (g); E — инвагинации наружной плазматической мембраны (in) комиссурального нейрона и сопровождающий этот нейрон отросток клетки эпителия (ExP) выделительного канала (Ex).

Обозначения: А — аксон; Са — кальцинированные тельца; CNp — центральный нейропил латеральных долей; NS — нейросекреторные отростки и клетки; Nu — ядро; Un — недифференцированная клетка.

Fig. 3. The structural features of neurons in the cerebral median commissure of *L. intestinalis* plerocercoides. A — a part of the commissure with the neurons (N1), intersected by dorsoventral muscles (M), a cross section of the body; B — the giant neuron in the commissure with a characteristic «foamy» cytoplasm of the perikaryon; C — cross section, the part of central neuropile of main lateral cord in site where the commissure comes in. Processes of commissural neurons are marked by A1; D — the part of the commissural neuron cytoplasm (type 1) including dense-core vesicles (dvc) and mitochondria (Mc) and glycogen granules (g); E — plasmalemma invaginations (in) in the commissural neuron. There is a process (ExP) of epithelial cell of excretory channel (Ex), which accompanies this neuron.

Abbreviations: A — axon; Ca — calciferous; CNp — central neuropile of lateral lobes; dvc — dense core vesicles; NS — neurosecretory cell and its processes; Nu — nucleus; Un — undifferentiated cell.

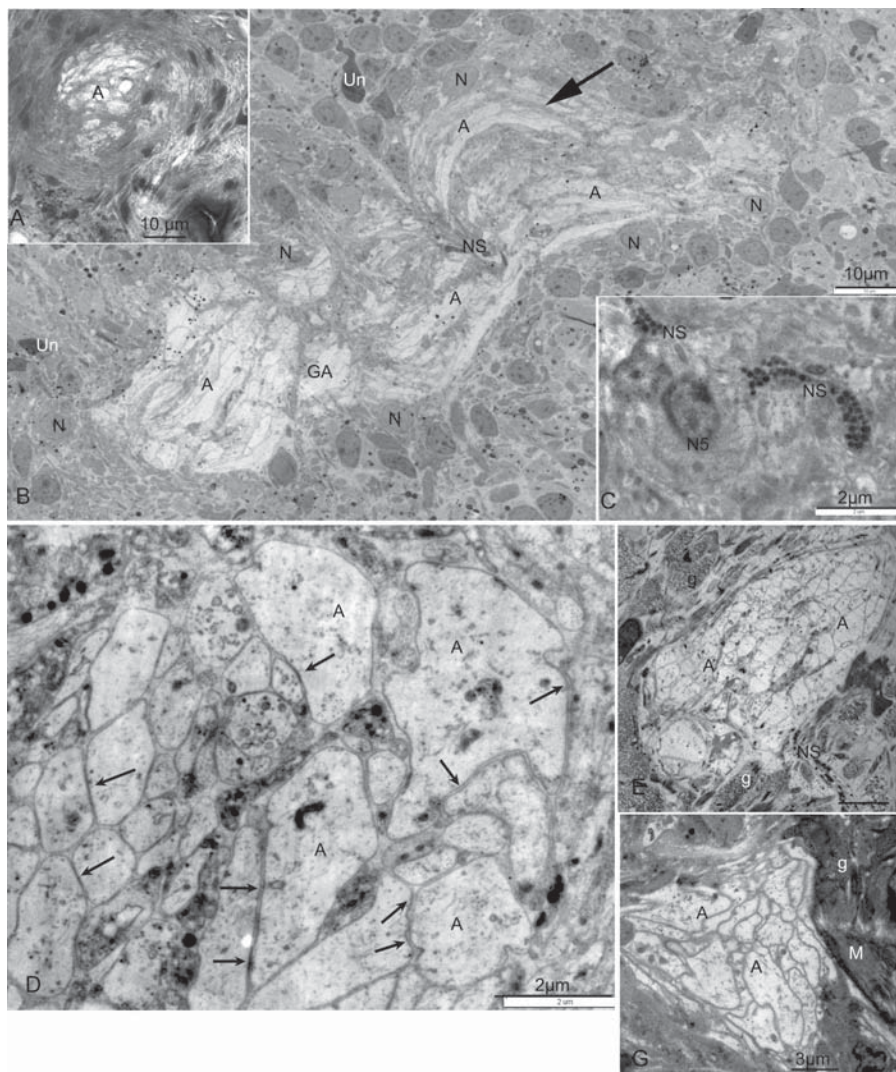


Рис. 4. Тонкая организация нервных стволов (ГС) плероцеркоида *L. intestinalis*.

A — полутонкий поперечный срез ГС; B — ультратонкий поперечный срез ГС (монтаж). Видны группы светлых крупных аксонов (A) в проводящей части ГС (светлая зона), темные участки заняты мелкими отростками, в корковой зоне расположены нейроны (N). Дорзально выходит полукольцевая комиссура (стрелка); C — нейросекреторная клетка с двумя отростками (NS), заполненными электронноплотными гранулами; D — группа светлых аксонов, формирующих смежные контакты (стрелки) в центре ГС; E — поперечный срез малого продольного ствола, состоящего из светлых аксонов, тела нейронов отсутствуют; G — нервный тяж, иннервирующий дорзовентральные мышцы тела (M).

Обозначения: g — гликоген; GA — гигантский аксон; Un — недифференцированная клетка.

Fig. 4. Ultrastructure of the nervous cords (MC) in *L. intestinalis* plerocercoides.

A — a semithin cross section of MC; B — the ultrathin cross-section of MC (photo assembly). Clusters of the light large axons (A) are visible in the conducting part of the MC (light zone), the dark areas are occupied by small neuritis. In the cortical area located neurons, a semiring commissure comes out dorsally (arrow); C — the neurosecretory cell (NS) with two processes filled by dense granules; D — cluster of light large axons in central (conducting) part of the cord, juxtaposition synapses are marked (arrows); E — the cross section of minor longitudinal nerve cord composed by light axons, neuron bodies do not found; G — a nervous trunk going along dorsoventral muscles fibers (M).

Abbreviations: g — glycogen granules; GA — the giant axon; Un — undifferentiated cell.

ленные входящие синапсы (рис. 6D), сформированные мелкими нейритами проводящей части ствола. Исходящий синапс содержится в активной зоне электронноплотные везикулы. Расположение в центре проводящей части ствола и наличие на нем многочисленных синаптических контактов свидетельствует, что клетки этого типа передают сигнал от афферентного нейрона в эфферентному.

Тип 5. Нейросекреторные нейроны. В периферической части кольцевой комиссуры обнаружен нейросекреторный нейрон ($3,7 \times 4,7$ мкм), с крупным овальным ядром $3,2 \times 2,1$ мкм. Цитоплазма светлая, содержит рибосомы, гранулы гликогена, диктиосомы Гольджи, микротрубочки, митохондрии. Отростки заполнены электронноплотными круглыми везикулами диаметром 150 нм (рис. 4C, 6C). Отростки нейросекреторных нейронов часто встречаются на периферии и в центре ГС, в комиссуре, малых стволах, сопутствуют мышечным волокнам и эпителию выделительных каналов (рис. 3E) Повидимому, большая часть нейросекреторных клеток приурочена к периферической нервной системе.

Тип 6. Недифференцированные клетки в ЦНС. По периферии долей ганглия, ГС и выходящих из них полукольцевых комиссур встречаются анаксонные или униполярные клетки с очень плотной недифференцированной цитоплазмой и темным ядром, занимающим почти весь объем клетки. Ядрышко, если имеется, очень маленькое. Размеры

клеток от 2 до 9 мкм; диаметр ядра до 4,5 мкм (рис. 4B)

Ультраструктура синаптических контактов. В ЦНС обнаружены электрические и химические синапсы, а так же десмосомы, соединяющие нейриты или замыкающие щель в зоне синаптического контакта. Было выделено несколько ультраструктурных типов синапсов, наиболее типичны следующие:

1-й тип. В зоне контакта пресинаптическая терминаль расширена и содержит светлые круглые везикулы, диаметром 25–30 нм. Мембраны в активной зоне строго параллельны, синаптическая щель слегка расширена, постсинаптическое уплотнение незначительно, к постсинаптической мембране прилегает тонкий слой плотного фибриллярного материала. Кроме светлых, пресинаптический отросток содержит круглые электронноплотные везикулы со светлым ободком, диаметром 60 нм (рис. 5G).

2-й тип. В зоне контакта пресинаптический отросток содержит электронноплотные круглые везикулы диаметром 50–70 нм (рис. 5B). Синаптические мембраны строго параллельны, уплотнены и слегка утолщены, синаптическая щель отчетливо расширена, иногда видна замыкающая десмосома. Постсинаптический отросток не содержит специализированных структур, присутствуют нейротрубочки.

3-й тип. Смежные контакты (juxtaposition synapse): в зоне контакта мембраны строго параллельны и уплотнены, щель

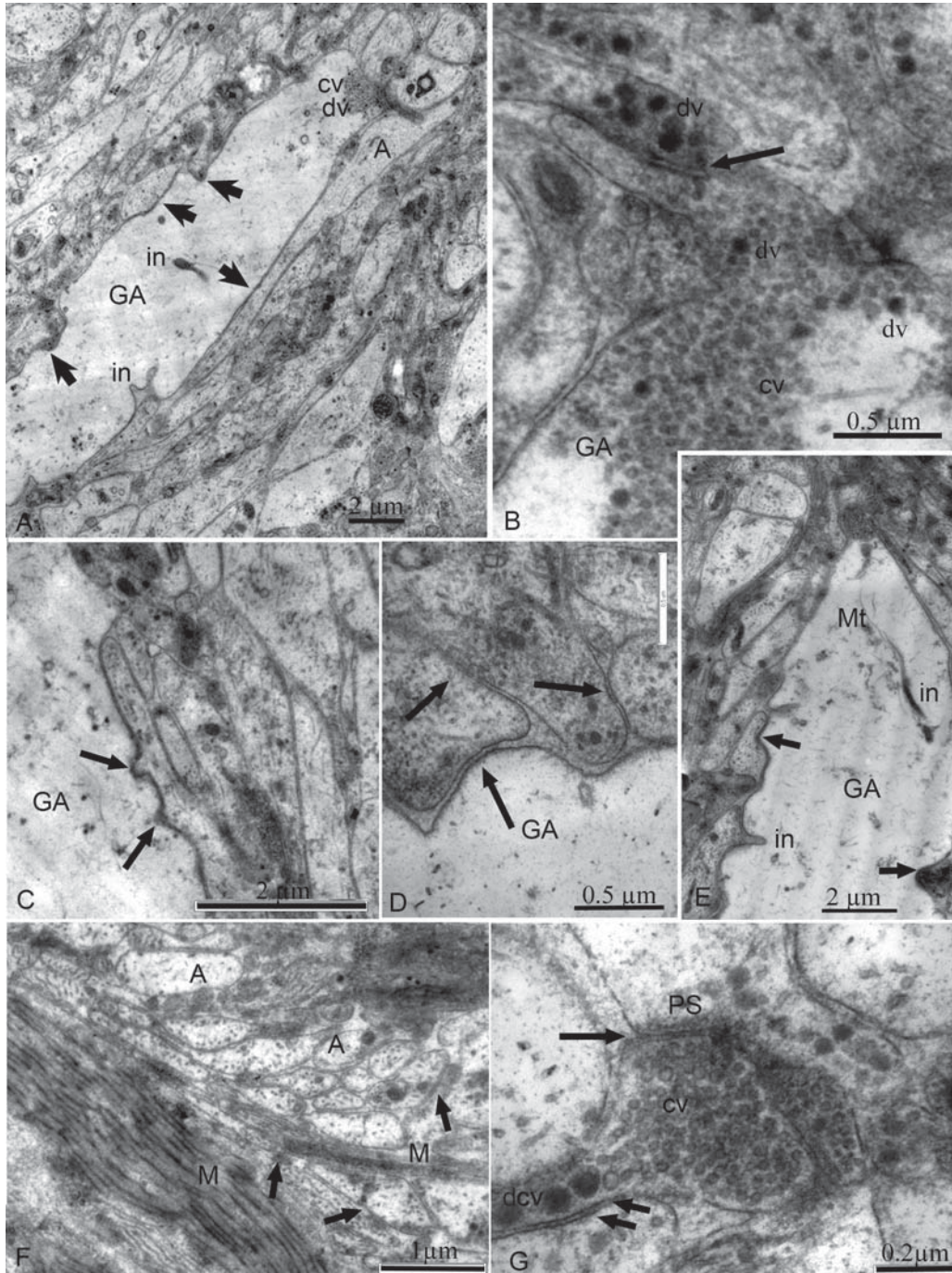
Рис. 5. Ультраструктура синаптических контактов в ГС плероцеркоида *L. intestinalis*.

A — характерный вид гигантского аксона с контактами (стрелки), образованными мелкими нейритами; B — ветвление гигантского аксона и синапс (стрелка) между терминалями с разными везикулами; C — тонкий нейрит образует шипики, контактирующие с гигантским аксоном (стрелки); D — нейриты формируют последовательные контакты (стрелки) типа juxtaposition synapse; E — инвагинации аксолеммы и входящие синапсы (стрелка) на поверхности гигантского аксона (GA); F — иннервация продольной мускулатуры, отмечены активные зоны нейромышечных контактов (стрелка); G — синаптическая терминаль в нейропиле ГС. Длинной стрелкой указан синапс 1-го типа, короткой двойной стрелкой — синапс 2-го типа.

Обозначения: A — аксон; cv — светлые везикулы; dcv — электронноплотные везикулы со светлым ободком; dv — электронноплотные везикулы; in — инвагинации аксолеммы; M — мышечные пучки; Mt — микротрубочки; PS — постсинаптическая мембрана.

Fig. 5. The structure of synaptic contacts in the main cords of *L. intestinalis* plerocercoides.

A — common view of the giant axon with multiple contacts (arrows) formed by small neuritis; B — a small branches of the giant axon and synapse (arrow) between two branches containing vesicles of different sorts; C — thin neurite forms spine-like contacts (arrows) with the giant axon; D — juxtaposition synapses (arrows) between neuritis; E — axolemma



invaginations and input synapses (arrows) on the surface of the giant axon (GA); F — the longitudinal muscles innervations, arrows showed active zones of neuromuscular contacts; G — the synaptic ending in the neuropile of the main cord; it is noted the first type (long arrow) and the second type (double arrow) synapses.

Abbreviations: A — axons; cv — clear vesicles; dcv — dense-core vesicles; dcv — dense core vesicles; dv — dense vesicles; in — neurolemma invaginations; M — muscular fibers; Mt — microtubules; PS — postsynaptic membrane.

слегка расширена, отростки не содержат везикул. Такие синапсы лишены пре- или постсинаптических структур, особенно часто встречаются в ГС между крупными аксонами, а также между мелкими нейритами (рис. 4D, 5D).

Периферическая нервная система.

Продольные малые нервные стволы представляют собой тяжи нейритов, достигающие $12 \times 4,3$ мкм в диаметре. Малые стволы тянутся вдоль слоев продольных мышц и содержат от 12 до 37 плотно прилегающих друг к другу нейритов (рис. 4E, G). В отличие от ГС, малые стволы состоят из светлых аксонов и почти не имеют темных зон мелких отростков с везикулами. Иногда нервные отростки с везикулами встречаются на периферии малого ствола. Тела нейронов в составе малых нервных стволов пока не обнаружены. Кроме малых продольных стволов, в составе ПНС имеются многочисленные нервные тяжи, сопровождающие дорсо-вентральные мышцы тела. Нервные отростки в этих тяжах расположены рыхло, со значительными межклеточными пространствами между нейритами. Нервные волокна ПНС иннервируют крупные мышечные пучки, образуя многочисленные контакты на поверхности миофибрилл (рис. 5F).

Строение сенсорных органов. В тегументе переднего отдела тела обнаружены свободные нервные окончания, подходящие к базальной пластинке дистальной цитоплазмы или пронизывающие её. Часть сенсорных окончаний несёт ресничку, свободно выходящую на поверхность тегумента и непосредственно контактирующую со средой хозяина. Часть дендритов лишена реснички и располагается между базальной пластинкой и базальной плазматической мембраной тегумента. На основе различий в ультраструктурной организации выделено три типа сенсорных образований — один ресничный и два безресничных (рис. 7, 8):

1) Ресничное сенсорное окончание (рис. 7A, 8A). Ресничка короткая, цилиндрическая, полностью окружена цитоплазмой тегумента. Базальное тельце имеется, корешок

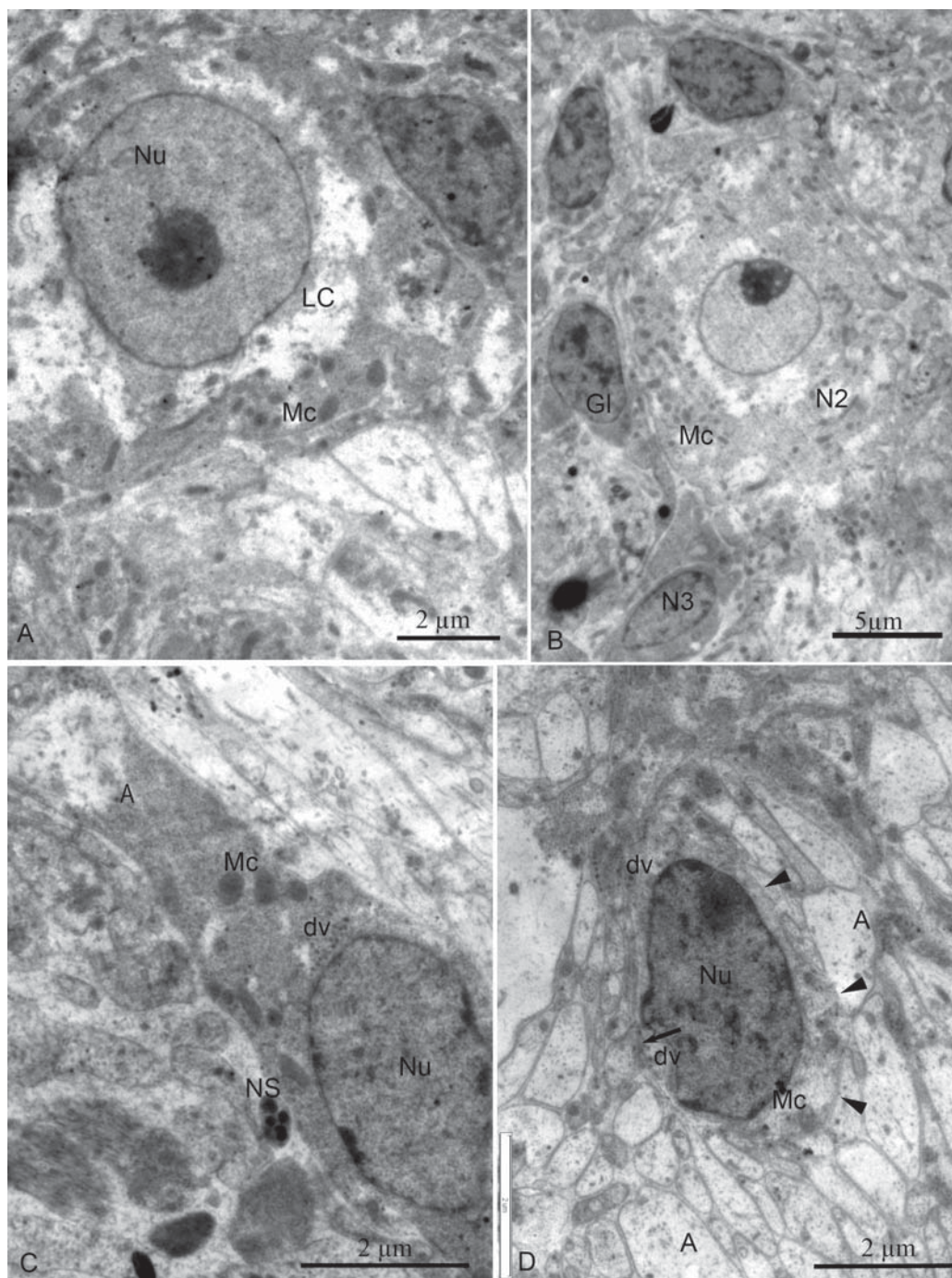
отсутствует. Дистальное расширение дендрита вытянутой формы, на апикальной поверхности достигает 0,9 мкм. На границе апикальной поверхности наружные мембраны окончания и тегумента формируют кольцевой септированный контакт, подостланный со стороны дендрита одним мощно развитым опорным кольцом. Бульба дендрита содержит большое количество светлых овальных везикул размером $150\text{--}170 \times 60\text{--}90$ нм.

2) Безресничное сенсорное окончание (рис. 7B–C, 8B). Дистальное расширение дендрита диаметром 0,8 мкм несёт длинный массивный корешок с элементами поперечной исчерченности, в области кинетосомы имеется светлая зона. Мембрана апикальной поверхности дендрита образует септированный контакт с базальной мембраной тегумента и подостлана тремя опорными кольцами. Первое кольцо расположено центрально, второе подстилает септированный контакт по краю апикальной поверхности окончания, а третье лежит несколько проксимальнее второго. Бульба содержит светлые везикулы диаметром 60–100 нм.

3) Безресничное сенсорное окончание (рис. 7D, 8C). Дистальное расширение дендрита в форме уплощенной луковицы, диаметром 1,5 мкм. Корешок длинный, имеет поперечную исчерченность в апикальной и проксимальной части; по периферии окружен многочисленными микротрубочками. На апикальной поверхности бульбы имеется скопление электронноплотного материала в виде диска диаметром до 1 мкм, над которым располагается септированный контакт. Цитоплазма бульбы светлая, включает 1–2 митохондрии между корешком и микротрубочками.

Обсуждение

Общая анатомия нервной системы плероцеркоида *L. intestinalis* описана в работе Цернеке (Zernecke, 1895). Цернеке (Zernecke, 1895) относит к центральной нервной системе «оба продольных ствола, объединенных



мозговой (головной) комиссурой». В ЦНС им были выделены губчатая сердцевина ствола (центральная зона) и корковая поверхностная область, а также обнаружены два типа «ганглионарных клеток»: веретеновидные и мультиполярные (Zernecke, 1895). В периферической нервной системе плероцеркоида лигулы были описаны чувствительные клетки веретеновидной формы (Zernecke, 1895).

Проведенное нами исследование ЦНС *L. intestinalis* показало сложное строение парного церебрального ганглия. Расположение нейронов в латеральных долях ганглия подчиняется определенным закономерностям (рис. 1В). На дорзальной поверхности долей расположены наиболее крупные нейроны, дающие отростки в комиссуру и главные нервные стволы. В латеральной и латеро-вентральной областях долей лежат преимущественно мелкие темные нейроны, которые дают отростки в главные нервные стволы и вентральные корешки.

Особый интерес представляет наличие у *L. intestinalis* массивного медианного скопления нейронов в комиссуре. Нейроны образуют самостоятельную вентральную долю ганглия с выходящими перекрещивающимися вентральными нервами (рис. 1В). Ранее подобная структура не была отмечена в ЦНС цестод. Наличие медианной доли церебрального ганглия, расположенной на вентральной поверхности медианной комиссуры, и выходящих из этой доли пары перекрещивающихся вентральных нервов — яркий

признак билатеральной симметрии мозга лигулы. Кроме того, билатеральная симметрия проявляется в дорзо-вентральной стратификации в расположении нейронов в латеральных долях церебрального ганглия, и в развитии вентральных корешков латеральных долей ганглия.

Известно, что для большинства цестод характерна двулучевая или 8-лучевая симметрия ствольной нервной системы (Беклемишев, 1944, 1964). Указаний на характер симметрии церебрального ганглия цестод в классических работах нет. В то же время, у детально исследованного нами *Triaenophorus nodulosus* (Bothriocephallidea) латеральные доли церебрального ганглия имеют треугольную форму за счет скоплениями нейронов в местах выхода корешков и церебральной комиссуры (Biserova et al., 1996; Бисерова, 1997). В тонкой церебральной комиссуре взрослого *T. nodulosus*, обнаружено 10 нейронов, которые не образуют скоплений и располагаются цепочкой, следуя друг за другом (Biserova et al., 1996; Бисерова, 1997). Латеральные доли ганглия посылают к расположенным дорзо-вентрально ботриям симметричные дорзальные и вентральные корешки. Все это придает церебральному ганглию отчетливую двулучевую симметрию.

Возможно, элементы билатеральной симметрии, имеются в строении церебрального ганглия личинок другого представителя дифиллоботриид, *Diphyllbothrium dendriticum*. Было показано, что в медианной комиссуре

Рис. 6. Ультраструктура нейронов ЦНС плероцеркоида *L. intestinalis*.

А — светлый нейрон, тип 2, хорошо видна зональность цитоплазмы перикариона; В — клетки корковой зоны ГС: нейроны 2-го (N2) и 3-го (N3) типов, глиальная клетка (GL); С — темный униполярный нейрон на периферии ствола, тип 3; D — интернейрон в центральной части ствола (тип 4), обозначены входящие (короткие стрелки) и исходящий (длинная стрелка) синапсы.

Обозначения: А — аксон; dv — электронноплотные везикулы; LC — светлый участок цитоплазмы перикариона; Mc — митохондрии; N — нейрон; NS — нейросекреторные отростки и клетки; Nu — ядро.

Fig. 6. Ultrastructure of CNS neurons in *L. intestinalis* plerocercoides.

A — the “light” neuron, second type, the perikaryon cytoplasm zonality is well visible; B — cells in the cortical zone of the main cord: neurons of the second (N2) and third types (N3), and glial cell (GL); C — “dark” unipolar neuron (third type) located at the main cord periphery; D — the interneuron (type 4) in the central part of the main cord, input (short arrow) and output (long slim arrow) synapses are noted.

Abbreviations: A — axons; dv — dense vesicles; LC — light cytoplasm in perikaryon; Mc — mitochondria; N — neuron; NS — neurosecretory cell and its processes; Nu — nucleus.

плероцеркоида *D. dendriticum* отмечены четыре крупных нейрона, три из которых лежат вместе, образуя группу под фронтальной ямкой, а один немного ниже (Gustafsson et al., 1985; Wikgren, 1986). У плероцеркоида *T. nodulosus* церебральный ганглий не обнаруживает признаков билатеральной симметрии, дифференцировка на доли в церебральном ганглии не выражена, а число нейронов мало. Для ГС плероцеркоида *T. nodulosus* характерно рыхлое расположение нервных элементов и слабое развитие оболочек (Бисерова, Корнева, 2006). В состав каждого ГС у плероцеркоида *T. nodulosus* входит около 30 нейритов небольшого диаметра, тогда как у плероцеркоида *L. intestinalis* их более 100 в каждом ГС.

Билатеральная симметрия церебрального ганглия *L. intestinalis* коррелирует с выраженной дифференциацией дорзальной и вентральной сторон тела. По данным Дубининой (1966), половые отверстия лигулид расположены на одной стороне тела, формируя своеобразные вентральные полосы. Эта сторона тела рассматривается как вентральная. Возможно, нейроны вентральной доли церебрального ганглия с выходящими вентральными нервами участвуют в иннервации вентральной поверхности тела и половых отверстий.

Билатеральная симметрия церебрального ганглия и выраженная дифференцировка вентральной стороны тела может рассматриваться как примитивная черта организации Ligulidae (возможно, и Diphyllbothriidea в целом). Как известно, свободноживущие плоские черви обладают выраженной била-

теральной симметрией внешнего строения и нервной системы (Беклемишев, 1964; Bullock, Horridge, 1965). Приобретение радиальной (а именно, двулучевой) симметрии является одним из следствий прикрепленного образа жизни цестод, подобно тому, как прикрепленный образ жизни способствует развитию радиальной симметрии у многих свободноживущих беспозвоночных (Беклемишев, 1964). Сохранение билатеральной симметрии в организации Diphyllbothriidea может рассматриваться как одно из свидетельств примитивного положения этой группы в системе ленточных червей. Такая точка зрения вступает в противоречие с мнением авторов, полагающих дифиллоботриид продвинутой ветвью эволюции (Freeman, 1973; Дубинина, 1980) на основании особенностей организации прикрепительного аппарата и жизненного цикла, но полностью согласуется с данными молекулярной филогенетики, согласно которым дифиллоботрииды занимают базальное положение в системе, причем, даже более базальное, чем другие линии «ботриат» и «ботридиат» (Mariaux, 1998; Kodedova et al., 2000; Olson et al., 2001)

Обсуждая цитологические особенности организации нервной системы плероцеркоида *L. intestinalis*, следует отметить, что размеры нейронов у этого вида значительно превышают таковые у изученных ранее цестод. Так, у *T. nodulosus* размеры нервных клеток разных типов колеблются от 3 мкм (униполярные) до 6 мкм (светлые, мультиполярные, нейросекреторные). К такому размерному классу *L. intestinalis* принадлежат мелкие темные нейроны (тип 3), интернейроны

Рис. 7. Строение сенсорных органов в тегументе плероцеркоида *L. intestinalis*.

А — ресничный рецептор, тип 1 (продольный срез через ресничку). Рецептор характеризуется наличием 1-го опорного кольца (черные стрелки), подстилающего септированную десмосому (белая стрелка), и светлых овальных везикул в терминальном расширении дендрита; В, С — безресничный рецептор (тип 2) имеет три опорных кольца (черные стрелки) и септированную десмосому (белая стрелка); В — продольный срез окончания; С — косой срез через корешок; D — безресничный рецептор, тип 3, продольный срез через окончание. Черной стрелкой указан электронноплотный терминальный диск, белой стрелкой — септированная десмосома. Обозначения: BP — базальная пластинка тегумента; Ci — ресничка; cv — светлые везикулы; Ks — кинетосома; M — мышцы, мышечные пучки; Mc — митохондрии; Mt — микротрубочки; RF — корешок реснички; T — тегумент.

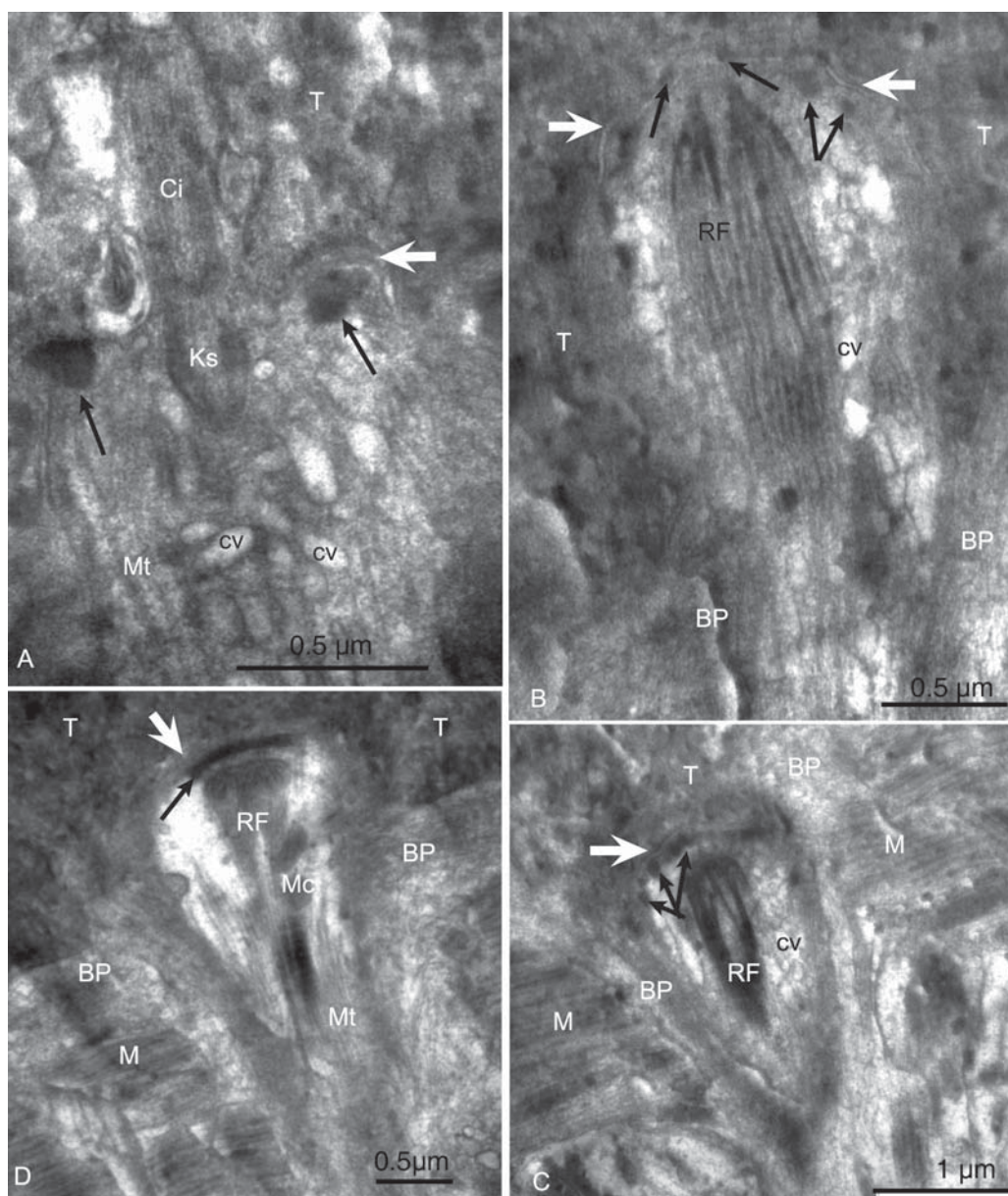


Fig. 7. Structure of the sensory organs in the tegument of *L. intestinalis* plerocercoid.

A — ciliate receptor, type 1 (longitudinal section through a cilium). Receptor is characterized by presence of the supporting ring (black arrows) underlying septate desmosome (white arrow) and clear oval vesicles in the terminal expansion of the dendrite; B, C — unciliate receptor (type 2) has three supporting rings (black arrows) and septate desmosome (white arrow); B — the longitudinal section of the sensory ending; C — an oblique slice through the cilium root; D — unciliate receptor, type 3 (longitudinal section of the ending). Black arrow indicates electron dense terminal disk. Septate desmosome is marked by white arrow.

Abbreviations: BP — tegumental basal plate; Ci — a cilium; cv — clear vesicles; Ks — kinetosome; M — muscular fibers; Mc — mitochondria; Mt — microtubules; RF — root fibers in sensory ending; T — tegument.

(тип 4) и нейросекреторные (тип 5) клетки. Светлые нейроны (тип 2) значительно крупнее, 12–20 мкм, а гигантские нейроны комиссуры (тип 1, до 40 мкм) уникальны по своим размерам среди изученных цестод. Так, например, нейроны хоботкового ганглия взрослого *Hymenolepis diminuta*, длина тела которого составляет 20–60 см, имеют диаметр $4,5 \times 3$ мкм (McKey et al., 1991), а мультиполярные нейроны *Amphilina foliacea* достигают размеров 9×16 –24 мкм при длине тела 10–30 мм (Biserova et al., 2000).

Цестодам свойственно большое разнообразие типов нейронов. Так, у наиболее изученного вида *T. nodulosus* отмечено семь типов нервных клеток (Бисерова, 1997; Бисерова, Сальникова, 2002; Бисерова, 2004). Нервные клетки разных видов цестод имеют специфические черты ультраструктурной организации (Morseth, 1967; Голубев, Кашапова, 1975; Fairweather, Threadgold, 1983; Плужников, Поспехов, 1990; Бисерова, 1991). Тем не менее, для всех изученных видов цестод характерно наличие нейронов лопастной формы с глубокими инвагинациями наружной плазматической мембраны без выраженного главного аксона (Голубев, Кашапова, 1975; Плужников, Поспехов, 1990; Бисерова, 1991, 1997; Бисерова, 2004). Лопастная форма клеток и глубокие инвагинации свойственны преимущественно мультиполярным нейронам. Для уни- и биполярных нейронов такая форма клетки не характерна (Бисерова, Сальникова, 2002; Бисерова, Корнева, 2006).

Нейроны плероцеркоида *L. intestinalis* отличаются неправильной лопастной формой; у большинства имеются многочисленные короткие тонкие отростки и неглубокие инвагинации наружной мембраны. В то же время, доминирующий крупный аксон отчетливо заметен. Кроме интернейронов, у остальных типов нервных клеток объем перикариона весьма значительный, а ядерно-плазменное отношение составляет 1 : 2 или более. Для гигантских нейронов комиссуры характерно не только наличие крупных лопастей, но и многочисленные складки и глубокие инвагинации наружной мембраны в перикарионе и

отростках, далеко удаленных от тела клетки. За счет глубоких инвагинаций плазмалеммы происходит значительное увеличение синтетической зоны перикариона гигантских нейронов. Для плероцеркоида характерно значительное накопление питательных веществ в обширных резервуарах клеток различной функциональной специализации. Цитоплазма гигантских нейронов также содержит большое количество β -гликогена. Вероятно, большой объем цитоплазмы перикарионов нейронов и накопление гликогена в ней связаны с длительным (до двух лет и более) пребыванием плероцеркоида во втором промежуточном хозяине, который становится основным объектом питания для паразита. В окончательном хозяине *L. intestinalis* находится около двух суток, и созревание, оплодотворение и продукция яиц происходят за счет запасов, сделанных во время паразитирования во втором промежуточном хозяине.

Синаптический аппарат плероцеркоида *L. intestinalis* развит значительно сильнее, по сравнению с плероцеркоидом *T. nodulosus* (Бисерова, Сальникова, 2002; Бисерова, 2004; Бисерова, Корнева, 2006). В нейропилях ЦГ и ГС *L. intestinalis* отмечены синаптические контакты, с концентрацией светлых везикул в пресинапсе и постсинаптическом уплотнении, тип 1. Эти синаптические терминали, кроме мелких светлых (общепринятая международная аббревиатура — cv от английского *clear vesicles*), часто содержат электронноплотные везикулы со светлым ободком (общепринятая международная аббревиатура — dcv от английского *dense-core vesicles*). Подобный тип тонкого строения синаптических окончаний отмечен у многих цестод (Fairweather, Threadgold, 1983; Gustafsson, 1990; Reuter et al., 1990; Terenina et al., 2009). Напротив, выявленный у *L. intestinalis* второй тип синаптических контактов не описан у других изученных в этом отношении цестод: пресинапс содержит один тип электронноплотных везикул, синаптические мембраны строго параллельны, уплотнены, имеется замыкающая десмосома. У *D. dendriticum* подобные терминали, содержащие dcv, отнесены к паракриновому типу.

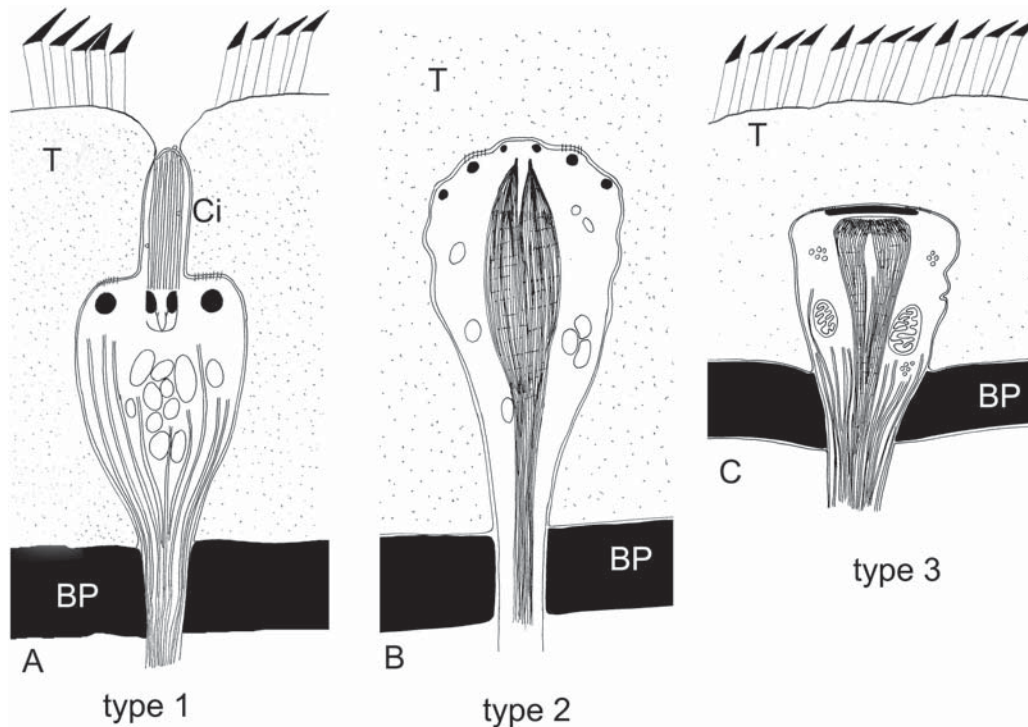


Рис. 8. Схема строения трех типов сенсорных органов в тегументе плероцеркоида *L. intestinalis*. А — ресничный рецептор, тип 1; В, С — безресничные рецепторы, тип 2 (В) и 3 (С).
Обозначения: BP — базальная пластинка тегумента; Ci — ресничка; RF — корешок реснички; Т — тегумент.
Fig. 8. Scheme of sensory organs in the tegument of plerocercoid *L. intestinalis*.
A — ciliate receptor, type 1; B, C — unciliated receptors, type 2 (B) and 3 (C).
Abbreviations: BP — tegumental basal plate; Ci — cilium; RF — root fibers in sensory ending; T — tegument.

Они характеризуется наличием омегообразных профилей на пресинаптической мембране и получили название «non-synaptic sites release» (Gustafsson, Wikgren, 1981a, b; Gustafsson, 1990; Reuter et al., 1990).

В ЦНС плероцеркоида *T. nodulosus* выявлены три типа синаптических контактов (Бисерова, Корнева, 2006), из которых тип 1 — синапсы со светлыми мелкими везикулами (cv) в пресинаптическом окончании и уплотнением постсинаптической мембраны, идентичны по ультраструктуре с плероцеркоидом лигулы. Паракриновые контакты плероцеркоида *T. nodulosus*, содержащие в пресинапсе dcv и cv, имеют существенные отличия от второго типа синапсов *L. intestinalis*. Мембраны в зоне контакта не имеют значительных уплотнений и образуют характер-

ные омего-образные профили, что не отмечено для *L. intestinalis*.

Отличительной чертой ЦНС лигулы является наличие крупного доминирующего аксона в нейропиле ГС. Гигантский, по сравнению с остальными нейритами, аксон имеет овальную форму сечения, вытянутую в дорзо-вентральном направлении. Гигантский аксон несет многочисленные входящие синапсы на латеральных поверхностях, а на дорзальной и вентральной поверхностях, в местах формирования коротких отростков с везикулами, формирует исходящие синаптические контакты. Этот феномен требует дальнейших исследований. Среди цестод, гигантские аксоны обнаружены у представителя трипаноринх *Grillotia erinaceus*, у которого в состав каждого бульбарного не-

рва входит по 3–4 крупных аксона диаметром до 12,5 мкм (Бисерова, 2004, 2008; Biserova, 2008; Бисерова и др., 2010).

Ранее было показано, что у *T. nodulosus* на стадии плероцеркоида идет формирование периферической нервной системы, иннервирующей мускулатуру тела и прикрепительных органов (Бисерова Корнева, 2006). Мышечная масса лигулы значительно увеличена по сравнению с плероцеркоидами других дифиллоботриид или ботриоцефаллид. Крупные продольные мышцы иннервируются нервными отростками в составе ПНС и несут на своей поверхности многочисленные нейромышечные контакты со светлыми везикулами (рис. 5F). Характерные для взрослых цестод нейромышечные контакты паракринового типа (см. Бисерова, 1997; Gustafsson, Wikgren, 1981a,b; Gustafsson et al., 1983, 1985; Reuter et al., 1990) у плероцеркоида лигулы пока не обнаружены. В то же время, нейросекреторные отростки часто проходят вблизи мышечных волокон.

В ЦНС *L. intestinalis* были выявлены глиальные клетки, имеющие иммунореактивность к белку S100b (Biserova, 2008). Они имеют мелкие размеры, поверхностное положение в ГС, и плотно прилегают к нейронам тонкими отростками, образуя между собой контакты. Тонкие отростки глиальных клеток ограничивают нейроны снаружи, но не формируют сплошной оболочки. Остается непонятым, эти ли клетки описаны в работе Цернеке (Zernecke, 1895) в качестве «кроющих», в связи с отсутствием в его работе каких-либо размерных и морфологических характеристик. В ГС взрослых *T. nodulosus* иногда встречается специализированное обертывание нервных терминалей многослойными оболочками, чья цитологическая принадлежность еще не установлена (Бисерова и др., 2010). В то же время, дифференцированные оболочки ГС и церебрального ганглия *T. nodulosus* (Bothriocerphallidae) образованы разрастаниями эпителия стенок экскреторных каналов, формирование которых начинается еще у процеркоида (Бисерова, Корнева, 2006). Разра-

стания экскреторного эпителия имеются и в ЦНС *L. intestinalis*, в районе церебральной комиссуры. Длинные отростки эпителиальных клеток стенок выделительных каналов сопровождают все нейроны церебральной комиссуры (рис. 3В, Е).

На переднем конце тела плероцеркоида *L. intestinalis* выявлены сенсорные органы в виде свободных ресничных и безресничных нервных окончаний (рис. 7, 8). Ресничный рецептор *L. intestinalis* (тип 1), имеющий выход на поверхность тегумента, и содержащий светлые везикулы в бульбе, с одним опорным кольцом, подстилающим септированную десмосому, без корешка, — это наиболее типичное сенсорное образование, часто встречающееся на сколексе у разных видов цестод, как взрослых, так и личинок (Morseth, 1967; Webb, Davey, 1974; Andersen, 1975; Richards, Arme, 1982; Поддубная, 1998; Palm et al., 2000; Бисерова, 1991, 2004).

Безресничные окончания цестод подразделяются на две разных группы: а) имеющие базальное тельце и корешок (или его рудимент) и б) окончания без базального тельца, корешка, не имеющие каких либо структур, связанных с ресничкой (Бисерова, 2004). Сенсорные образования первой группы никогда не достигают наружной поверхности тегумента и имеют сложную систему десмосомоподобных контактов на терминальном участке нейрилеммы. Корешок всегда имеется, его размеры и исчерченность варьируют. Подобные рецепторы есть во всех группах паразитических плоских червей, в том числе у личинок (Rohde, Garlick, 1985; Плужников и др., 1986; Okino, Hatsushika, 1994; Поддубная, 1998; Бисерова, Корнева, 1999).

Второй тип сенсорных образований *L. intestinalis* близок по строению безресничным окончаниям в тегументе сколекса взрослого *T. nodulosus* (тип 5), который имеет сходную цилиндрическую форму окончания, длинный корешок, но без исчерченности; и всего одно опорное кольцо (Бисерова, Корнева, 1999).

Безресничный рецептор (тип 3, *L. intestinalis*) с электронноплотным диском на терминальной поверхности, уплощенной луко-

вицей и длинным корешком близок по строению с безресничным механо-тактильным рецептором, обнаруженным в теменной области сколекса *G. erinaceus* (Трупаногунча) (Бисерова, 1991), но отличается от безресничных рецепторов личинок и взрослых *T. nodulosus* (Бисерова, Корнева, 1999). Сходные по строению безресничные рецепторы с электронноплотным диском на уплощенной терминальной поверхности луковичи отмечены у некоторых цестод вблизи апикальных участков протоков фронтальных желез (Давыдов, Бисерова, 1985), а также встречаются в тегументе прикрепительных органов цестод (Бисерова, 1991, 2004; Поддубная, 1998).

Таким образом, анатомическая организация, а также ультроструктура нейронов, сенсорных органов и синаптических контактов двух хорошо изученных видов (дифиллоботрииды *L. intestinalis* и ботриоцефалиды *T. nodulosus*) существенно различаются. ЦНС *L. intestinalis* характеризуется наличием в церебральном ганглии медианной доли с выходящими перекрещивающимися вентральными нервами, что придает церебральному ганглию билатеральную симметрию. Церебральный ганглий *T. nodulosus* обладает двулучевой симметрией, и включает симметричные латеральные доли с одинаково развитыми дорзо-вентральными корешками, соединенными тонкой церебральной комиссурой. Это позволяет поддержать недавние предложения о разделении бывших псевдофиллидных цестод на два отряда *Diphyllbothriidea* и *Bothriocephalidea* (Brabec et al., 2006; Kuchta et al., 2008). Данные молекулярной филогенетики (Mariaux, 1998; Kodova et al., 2000; Olson et al., 2001) нашли свое отражение в строении нервной системы: билатеральная симметрия церебрального ганглия плероцеркоида лигулы характеризует базальное положение дифиллоботриид среди цестод.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ИБВВ РАН С.И. Метелеву и А.В. Герману за помощь в выполнении

работы и сборе материала. Работа поддержана грантами РФФИ № 09-04-01056, Министерством образования и науки РФ; Советом по грантам Президента РФ.

Литература

- Беклемишев В.Н. 1944. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Сов. наука. 492 с.
- Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука. Т.1. Проморфология. 432 с.; Т.2. Органология. 446 с.
- Бисерова Н.М. 1991. Распределение рецепторных образований и особенности ультратонкого строения нервной системы у представителей трех отрядов низших цестод // Журнал общей биологии. Т.52. №4. С.551–563.
- Бисерова Н.М. 1997. Строение нервной системы сколекса *Trienophorus nodulosus* (Cestoda, Pseudophyllidae) // Паразитология. Т.31. №3. С.249–260.
- Бисерова Н.М. 2004. Нервная система цестод и амфилинид. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д.б.н. М.: МГУ им. Ломоносова. 48 с.
- Бисерова Н.М. 2008. Тонкое строение глиальных клеток в нервной системе *Grillotia erinaceus* // Цитология. Т.50. №6. С.498–508.
- Бисерова Н.М., Гордеев И.И., Корнева Ж.В., Сальникова М.М. 2010. Строение глии в нервной системе паразитических и свободноживущих плоских червей // Известия РАН. Серия Биологическая. №3. С.333–344.
- Бисерова Н.М., Корнева Ж.В. 1999. Сенсорный аппарат и особенности формирования нервной системы *Trienophorus nodulosus* (Cestoda) в онтогенезе // Паразитология. Т.33. №1. С.39–48.
- Бисерова Н.М., Корнева Ж.В. 2006. Особенности онтогенетического развития нервной системы цестод и амфилинид // Зоология беспозвоночных. Т.3. Вып.2. С.157–184.
- Бисерова Н.М., Сальникова М.М. 2002. Ультратонкое строение главных латеральных нервных стволов и сопутствующих элементов *Trienophorus nodulosus* (Cestoda: Pseudophyllidae) // Цитология. Т.44. №7. С.611–622.
- Голубев А.И., Кашапова Л.А. 1975. Некоторые особенности ультратонкого строения нейронов цестоды *Pelichnibothrium speciosum* (Monticelli, 1889) (Cestoda: Tetraphyllidae) // Паразитология. Т.9. №5. С.439–442.
- Давыдов В.Г., Бисерова Н.М. 1985. Морфология двух типов фронтальных желез *Grillotia erinaceus* (Cestoda: Трупаногунча) // Паразитология. Т.19. №1. С.32–37.
- Дубинина М.Н. 1966. Ремнецы (Cestoda, Ligulidae) фауны СССР. М.-Л.: Наука. 261 с.
- Дубинина М.Н. 1980. Значение органов прикрепления в филогении ленточных червей // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Т.29. С.65–83.
- Плужников Л.Т., Краснощеков Г.П., Поспехов В.В. 1986. Ультроструктура рецепторных окончаний циклофиллид (Cestoda, Cyclophylidae) // Паразитология. Т.20. №6. С.441–447.

- Плужников Л.Т., Поспехов В.В. 1990. Некоторые особенности ультраструктуры нейронов циклофиллидных цестод // Паразитология. Т.24. №1. С.18–22.
- Поддубная Л.Г. 1998. Ультраструктура сенсорных окончаний у прогенетической цестоды *Diplocotyle olrikii* (Cestoda: Cyathocephalata) // Паразитология. Т.32. №1. С.79–83.
- Andersen K.I. 1975. Ultrastructural Studies on *Diphyllobothrium ditremum* and *D. dendriticum* (Cestoda, Pseudophyllidea) // Parasitology Research. Vol.46. P.253–264.
- Biserova N.M. 2008. Do glial cells exist in the nervous system of parasitic and free-living flatworms? An ultrastructural and immunocytochemical investigation // Acta Biologica Hungarica. Vol.59. No.30. P.208–219.
- Biserova N.M., Dudicheva V.A., Terenina N.B., Reuter M., Halton D.W., Maule A.G., Johnston R., Gustafsson M.K.S. 2000. The nervous system of *Amphilinea foliaceae* (Platyhelminthes, Amphilineidae). An immunocytochemical, ultrastructural and spectrofluorometrical study // Parasitology. Vol.121. P.441–453.
- Biserova N.M., Gustafsson M.K.S., Reuter M., Terenina N.B. 1996. The nervous system of the pike-tapeworm *Trienophorus nodulosus* (Cestoda: Pseudophyllidea) – ultrastructure and immunocytochemical mapping aminergic and peptidergic elements // Invertebrate Biology. Vol.115. No.4. P.273–285.
- Brabec, J., Kuchta R., Scholz T. 2006. Paraphyly of the Pseudophyllidea (Platyhelminthes: Cestoda): Circumscription of monophyletic clades based on phylogenetic analysis of ribosomal RNA // International Journal Parasitology. Vol.36. P.1535–1541.
- Bullock T.H., Horridge G.A. 1965. Structure and function in the nervous system of invertebrates. San Francisco: W.H. Freeman Press. 598 p.
- Fairweather I., Threadgold L.T. 1983. *Hymenolepis nana*: the fine structure of the adult nervous system // Parasitology. Vol.86. No.1. P.89–103.
- Freeman R.S. 1973. Ontogeny of cestodes and its bearing on their phylogeny and systematic // Adv. Parasitol. Vol.11. P.481–557.
- Gustafsson M.K.S. 1990. The cells of a cestode: *Diphyllobothrium dendriticum* as a model in cell biology // Gustafsson & Reuter (eds.). The early brain. Abo. P.13–44.
- Gustafsson M.K.S., Jukanen A.E., Wikgren M.C. 1983. Activation of the peptidergic neurosecretory system in *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda) at suboptimal temperatures // Zeitschrift Parasitenkunde. Bd.69. Hf.2. S.279–282.
- Gustafsson M.K.S., Wikgren M.C. 1981a. Peptidergic and aminergic neurons in adult *Diphyllobothrium dendriticum* Nitzsch, 1824 (Cestoda, Pseudophyllidea) // Zeitschrift Parasitenkunde. Bd.64. Hf.2. S.121–134.
- Gustafsson M.K.S., Wikgren M.C. 1981b. Release of neurosecretory material by protrusions of bounding membranes extending through the axolemma in *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda) // Cell and Tissue Researches. Vol.220. P.473–479.
- Gustafsson M.K.S., Wikgren M.C., Karhi T.J., Schot L.P.C. 1985. Immunocytochemical demonstration of neuropeptides and serotonin in the tapeworm *Diphyllobothrium dendriticum* // Cell and Tissue Researches. Vol.240. No.2. P.255–260.
- Kodedová I., Doležel D., Broučková M., Jirku M., Hypša V., Lukeš J., Scholz T. 2000. On the phylogenetic positions of the Caryophyllidea, Pseudophyllidea and Proteocephalidea (Eucestoda) inferred from 18S rRNA // International Journal for Parasitology. Vol.30. P.1109–1113.
- Kuchta R., Scholz T., Brabec J., Bray R.A. 2008. Suppression of the tapeworm order Pseudophyllidea (Platyhelminthes: Eucestoda) and the proposal of two new orders, Bothriocephalidea and Diphyllobothriidea // International Journal for Parasitology. Vol.38. P.49–55.
- Mariaux J. 1998. A molecular phylogeny of the Eucestoda // Journal of Parasitology. Vol.84. P.114–124.
- McKey D.M., Fairweather I., Johnston C.F., Shaw C., Halton D.W. 1991. Immunocytochemical and radioimmunochemical demonstration of serotonin- and neuropeptide-immunoreactivities in the adult rat tapeworm, *Hymenolepis diminuta* (Cestoda, Cyclophylidae) // Parasitology. Vol.103. No.2. P.275–289.
- Morseth D.J. 1967. Observations on the fine structure of the nervous of *Echinococcus granulosus* // Journal of Parasitology. Vol.53. P.492–500.
- Okino T., Hatsushika R. 1994. Ultrastructure studies on the papillae and the nonciliated sensory receptors of adult *Spirometra erinacei* (Cestoda, Pseudophyllidea) // Parasitology Research. Vol.80. P.454–458.
- Olson P.D., Littlewood D.T.J., Bray R.A., Mariaux J. 2001. Interrelationships and evolution of the tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda) // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol.19. P.443–467.
- Palm H.W., Mundt U., Overstreet R. 2000. Sensory receptors and surface ultrastructure of trypanorhynch cestodes // Parasitol Res. Vol.86. No.10. P.821–833.
- Reuter M., Gustafsson M.K.S., Lang J., Grimmelikhuijzen C.J.P. 1990. The release sites and targets of nerve cells immunoreactive to RFamide – an ultrastructural study of *Microstomum lineare* and *Diphyllobothrium dendriticum* (Plathelminthes) // Zoomorphology. Vol.109. P.303–308.
- Richards K.S., Arme C. 1982. Sensory receptors in the scolex-neck region of *Caryophyllaeus laticeps* (Caryophyllidae: Cestoda) // Journal of Parasitology. Vol.68. No.3. P.416–423.
- Rohde K., Garlick P.R. 1985. Subsurface sense receptors in the larva of *Austramphilinea elongata* Johnston, 1931 (Amphilineidae) // Zoomorphology. Vol.105. P.34–38.
- Terenina N.B., Poddubnaya L.G., Tolstenkov O.O., Gustafsson M.K.S. 2009. An immunocytochemical, histochemical and ultrastructural study of the nervous system of the tapeworm *Cyathocephalus truncatus* (Cestoda, Spathebothriidae) // Parasitology Research. Vol.104. P.267–275.
- Webb R.A., Davey K.G. 1974. Ciliated sensory receptors of the unactivated metacystode of *Hymenolepis microstoma* // Tissue and Cell. Vol.6. P.587–598.
- Wikgren M.C. 1986. The nervous system of early larval stages of the cestode *Diphyllobothrium dendriticum* // Acta Zoologica. Vol.67. No.3. P.155–163.
- Zerneck E. 1895. Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden // Zoologische Jahrbücher. Abt. Morphol. Bd.9. Hf.1. S.92–161.

Ответственный редактор Е.Н. Темерева