

РАЗВИТИЕ НЕРВНОГО АППАРАТА *TRIAENOPHORUS NODULOSUS*
(CESTOIDEA, PSEUDOPHYLLIDEA) В ОНТОГЕНЕЗЕ

Е. А. Котикова, Б. И. Куперман

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

Изучалась анатомия нервного аппарата цестоды *Triaenophorus nodulosus* на всех фазах жизненного цикла с помощью гистохимического метода выявления холинэстераз. Установлены различия в организации нервной системы у паразитических личинок и взрослых червей. Все продольные нервные стволы *T. nodulosus* залегают на одном уровне на границе кортикальной и медуллярной паренхимы в отличие от других псевдофиллид. Впервые описан у цестод внутренний нервный плексус.

Сведения по анатомии нервного аппарата *Pseudophyllidea* немногочисленны и фрагментарны (Steudener, 1877; Niemiec, 1888; Blochmann, 1895; Zernecke, 1895; Lühe, 1896; Cohn, 1898; Rees, 1958, и др.). Они касаются преимущественно взрослых форм, работы по нервной системе личиночных фаз единичны. Между тем исследование развития этой системы у ленточных червей в онтогенезе представляет несомненный интерес. В связи с этим был изучен нервный аппарат представителей шести семейств псевдофиллидных цестод (*Triaenophoridae*, *Diphyllbothriidae*, *Ligulidae*, *Bothriocephalidae*, *Cyatocephalidae* и *Amphicotylidae*) на разных этапах их развития. В настоящем сообщении представлены результаты изучения анатомии нервного аппарата *Triaenophorus nodulosus* на всех фазах его жизненного цикла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

— Работа проводилась на Рыбинском водохранилище на базе Института биологии внутренних вод АН СССР в 1973—1974 гг. Материал был получен в результате экспериментального и полевого исследований. В условиях эксперимента был воспроизведен цикл развития *T. nodulosus* от фазы яйца до фазы плероцеркоида. Половозрелые черви добывались из кишечника щуки. Зрелые яйца выделяли из маток червей и помещали в воду, где происходило развитие и формирование корацидиев. Через 5—7 дней из яиц вылуплялись корацидии, использованные для исследования и для заражения первых промежуточных хозяев — *Cyclops vicinus*, в полости тела которых развивались процеркоиды. Исследование плероцеркоидов *T. nodulosus* из печени сеголетков окуня, зараженных экспериментально, осуществлялось на разных стадиях их развития (10, 20 дней) до полного формирования личинок.

Нервная система исследовалась на тотальных препаратах и поперечных срезах гистохимическим методом Жеребцова (Gerebtzoff, 1959). Этот метод основан на выявлении ферментов холинэстераз (ХЭ), топографически связанных у плоских червей с нервной и половой системами (Котикова, 1967). Однако в качестве проявителя вместо сульфида аммония использовался 1%-й раствор сульфида Na. Оптимальный период инкуба-

ции личинок и взрослых червей обычно колеблется в пределах 20—24 час. Исключение составляют корацидии, для которых это время пришлось увеличить в 3 раза.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

К о р а ц и д и й. Холинэстераза обнаружена в онкосфере корацидия. Скопление фермента отмечено в области крючьев и имеет разнообразную форму от округлой до неправильной (рис. 1). По-видимому, фермент связан с зачатком нервной системы *T. nodulosus*. Подобная картина наблюдается и у корацидия *Diphyllobothrium latum*.

П р о ц е р к о и д. Эта стадия развития оказалась самой сложной для исследования, что объясняется наличием в средней части тела личинки скопления интенсивно делящихся клеток с высокой активностью ХЭ. В данном случае ХЭ, по всей вероятности, играет роль фермента зародышевого развития, функцию которого на других беспозвоночных подробно разобрал Бузников (1967).

Для процеркоида характерна нервная система ортогонального типа, представленная тремя парами продольных нервных стволов, связанных поперечными комиссурами. Самые мощные из них — боковые, соединяются друг с другом на заднем конце тела. Кроме того, они связаны редкими поперечными комиссурами, число которых (от 3 до 7) зависит от размеров процеркоида. По мощности комиссуры соответствуют дорсальным и вентральным продольным стволам, которые удалось проследить только в переднем отделе тела, впереди скопления клеток, богатых ХЭ. В церкомере ХЭ не обнаружена.

П л е р о ц е р к о и д. Развитие плероцеркоида *T. nodulosus* в промежуточном хозяине продолжается около 40 дней. К этому времени окончательно формируется сколекс с двумя псевдоботриями и двумя парами крючьев (Куперман, 1973). Нами исследованы плероцеркоиды в возрасте 10, 20 дней и полностью сформированные личинки, способные к заражению окончательного хозяина.

10-дневные плероцеркоиды обладают нервной системой ортогонального типа, которая представлена 3 парами продольных нервных стволов, связанных кольцевыми комиссурами, равномерно расположенными по всей длине тела (рис. 2). Как и у процеркоида самыми мощными остаются главные боковые нервные стволы, соединяющиеся друг с другом на заднем конце тела, где к ним подходят дорсальные и вентральные стволы. Все они связываются в единое целое кольцевыми комиссурами, число которых у самых молодых плероцеркоидов больше, чем у процеркоидов.

20-дневные плероцеркоиды имеют тот же тип нервной системы, содержащий, однако, уже 5 пар продольных нервных стволов (рис. 3). На этой стадии появляются 2 пары стволов, которые мы называем сопровождающими. Они расположены латерально по отношению к главным стволам и отходят от их слегка расширенных передних концов. У мелких плероцеркоидов (длиной 2—3 мм) эти стволы можно проследить лишь в передней половине тела.

Образование новых продольных стволов, по-видимому, начинается на переднем конце тела плероцеркоида. Число кольцевых комиссур зависит от размеров личинки. Располагаются они почти равномерно по всей длине несколько гуще на переднем конце. Эти комиссуры мы рассматриваем как нити грубого нервного плексуса, правильность в расположении элементов которого нарушается на следующей стадии развития.

Полностью сформированные плероцеркоиды, способные к заражению окончательных хозяев, отличаются наличием 7 пар продольных нервных стволов, связанных густой сетью грубого нервного плексуса (рис. 4). Все элементы нервного аппарата залегают на одном уровне, т. е. на границе кортикальной и медуллярной паренхимы (рис. 7).

На этой стадии плероцеркоид имеет сформированный сколекс, в котором выявляется лишь 5 пар продольных нервных стволов, а именно:

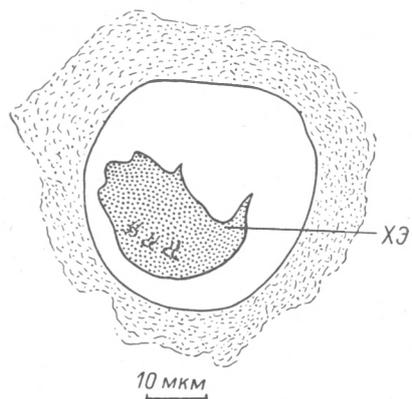


Рис. 1. ХЭ в онкосфере корацидия *T. nodulosus*.

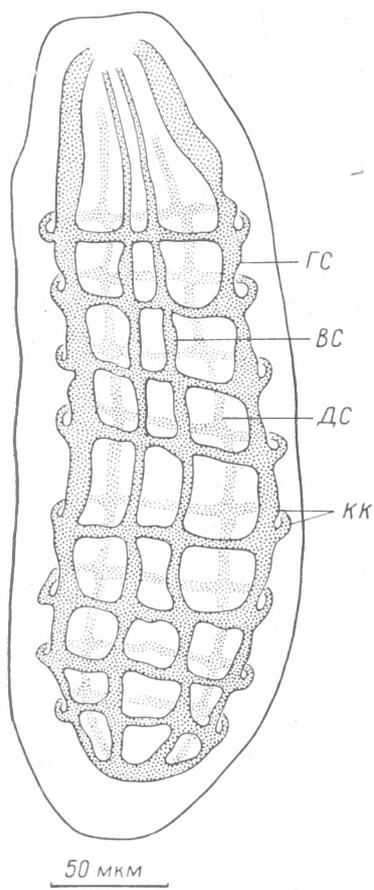


Рис. 2. Нервный аппарат 10-дневного плероцеркоида *T. nodulosus*.

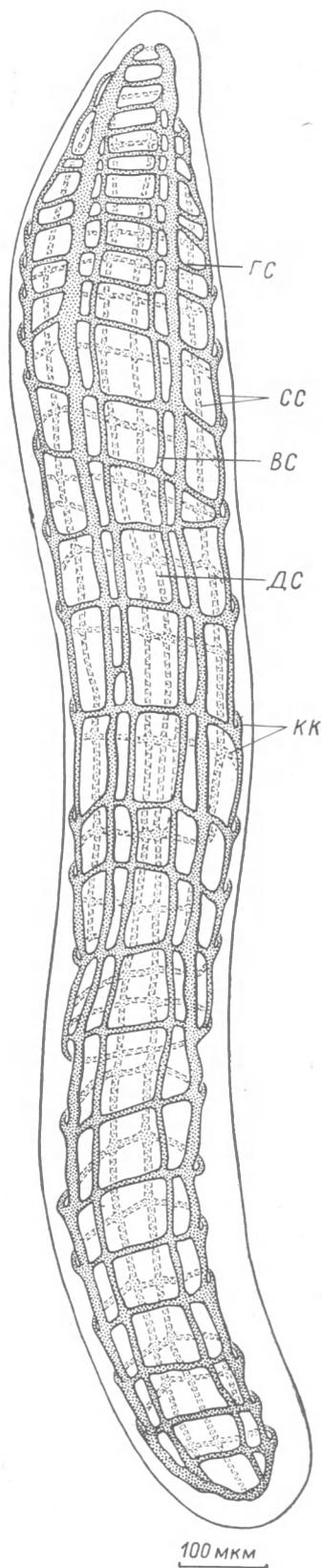


Рис. 3. Нервный аппарат 20-дневного плероцеркоида *T. nodulosus*.

главные боковые, 2 пары сопровождающих, дорсальные и вентральные. Псевдоботрии сколекса иннервируются густой сетью нервных волокон. Кроме того, следует отметить интенсивное скопление ХЭ, расположенное по нижнему краю псевдоботрии и имеющее вид подковы. В апикальной части сколекса, где располагаются две пары крючьев, также обнаружены

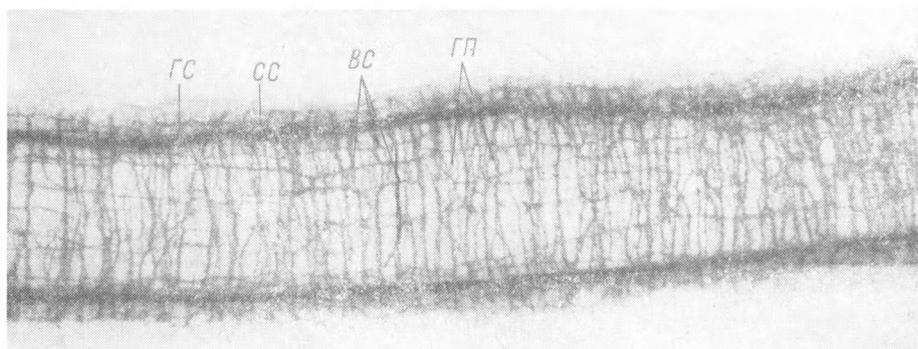


Рис. 4. Нервный аппарат полностью сформированного плероцеркоида *T. nodulosus*.
Микрофотография $\times 40$.

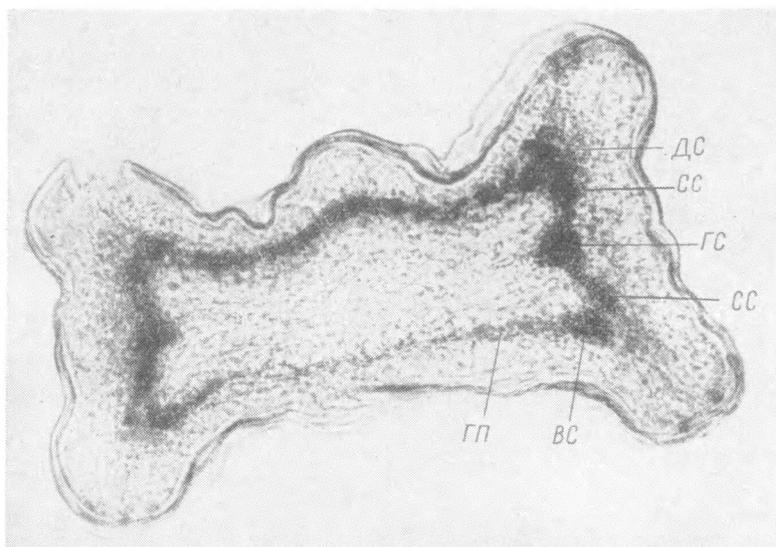


Рис. 5. Поперечный срез через шейку полностью сформированного плероцеркоида *T. nodulosus*.
Микрофотография $\times 200$.

скопления ХЭ. От главных стволов к ним подходят короткие веточки. В очень коротком шейном отделе имеется только 5 пар продольных стволов (рис. 5). В теле плероцеркоида появляются дополнительные дорсальные и вентральные стволы, в результате общее число их достигает 7 пар. Оно сохраняется по всему телу, максимальная ширина которого около 1 мм. Следует отметить, однако, что у сформированных плероцеркоидов нет четкой правильности в расположении продольных стволов и связывающих их перекладин грубого плексуса. Нервные стволы часто разветвляются, образуя при этом боковые ветви, однако проследить их можно на незначительном расстоянии, после чего они снова соединяются в один продольный ствол.

Кроме грубого нервного плексуса мы впервые отмечаем у цестод и так называемый «внутренний» плексус, связывающий два главных боковых ствола и проходящий через медуллярную паренхиму (рис. 6). Он состоит

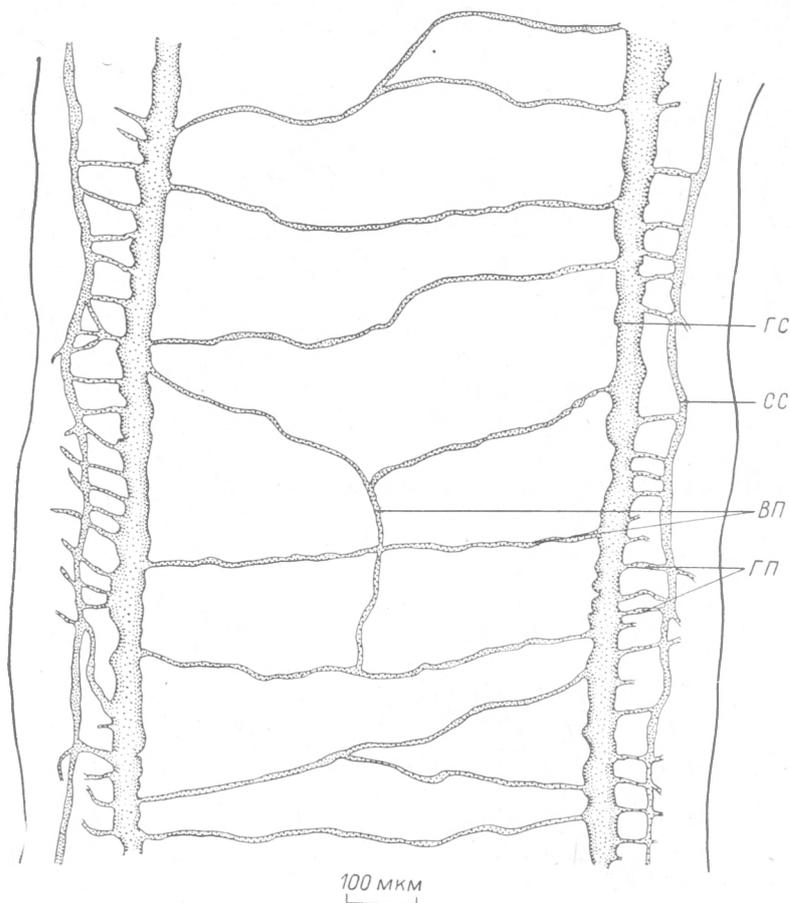


Рис. 6. Внутренний нервный плексус полностью сформированного плероцеркоида *T. nodulosus*.

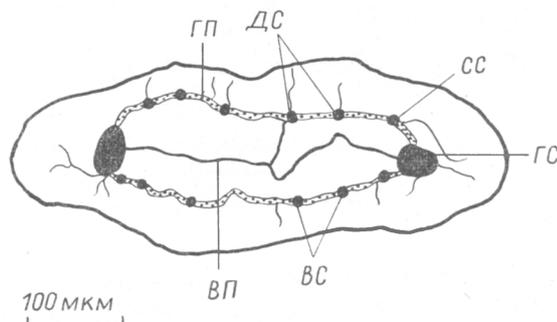


Рис. 7. Поперечный срез стробилы полностью сформированного плероцеркоида.

из редких нервных волокон, по мощности соответствующих петлям грубого плексуса (рис. 7). Можно предположить, что его функция заключается в иннервации внутренних органов.

В з р о с л ы й ч е р в ь. Нервная система взрослого червя, как и полностью сформированного плероцеркоида, представлена 7 парами про-

дольных нервных стволов, связанных густой сетью грубого волокнистого нервного плексуса (рис. 8).

В передней части сколекса главные нервные стволы слегка утолщаются, и к ним подходят 2 пары сопровождающих стволов, дорсальные и вентральные. Вся поверхность сколекса иннервируется густой сетью нервных волокон. Скопление ХЭ обнаружено как по краям ботрий, так и в самой апикальной части сколекса, а именно в области крючьев. Сюда подходит пара нервных стволов, берущих свое начало от главных боковых (рис. 10).

В стробиле взрослого червя (максимальная ширина 1.75 мм) с еще неразвитой половой системой, как и в сформированном плероцеркоиде, имеются дополнительные дорсальные и вентральные продольные стволы. Все они залегают в кортикальной паренхиме на одном уровне и связаны густой сетью-волокнистого нервного плексуса. В свою очередь, между глав-

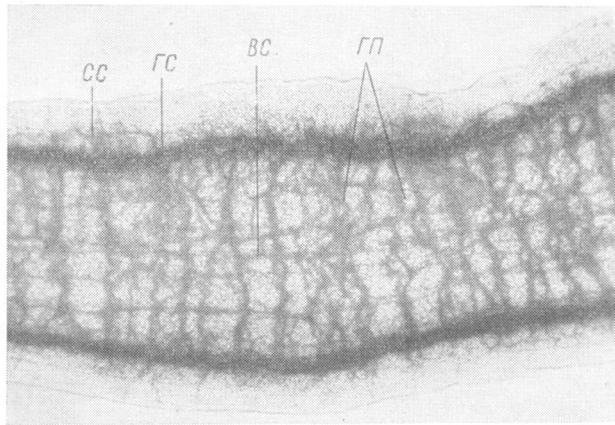


Рис. 8. Нервный аппарат взрослого *T. nodulosus*.

Микрофотография $\times 75$.

ными стволами располагается «внутренний» плексус. Нетрудно заметить, что неправильность в расположении продольных и особенно поперечных стволов, свойственная полностью сформированному плероцеркоиду, еще сильнее выражена у взрослых червей. В этой связи интересно следующее наблюдение. Одновременно с развитием половой системы в задней части стробилы (максимальная ширина 2.5 мм) все продольные стволы, кроме главных, совершенно утрачивают продольную ориентацию, так что между главными стволами различима только неправильная, очень густая сеть нервного плексуса (рис. 9). Первыми теряют четкость сопровождающие стволы, затем дорсальные и вентральные. Главные боковые развиты вплоть до заднего конца тела и при этом даже слегка усиливаются. На поперечных срезах взрослых червей отчетливо видна масса тонких нервных волокон, отходящих от всех элементов центральной нервной системы к периферии.

Таким образом, мы проследили развитие нервного аппарата *T. nodulosus* в онтогенезе. В онкосфере корацидия зачаток нервной системы, судя по холинэстеразной активности, представляет собой скопление нервных клеток. На стадии процеркоида возникает ортогональная нервная система с 3 парами продольных нервных стволов. У плероцеркоида происходит увеличение числа стволов до 7 пар и развитие как грубого нервного, так и «внутреннего» плексуса, а также формирование нервной системы сколекса. И, наконец, у взрослых цестод, нервная система которых практически ничем не отличается от таковой полностью сформированных плероцеркоидов, мы отмечаем лишь вторичные изменения, связанные с развитием половой системы.

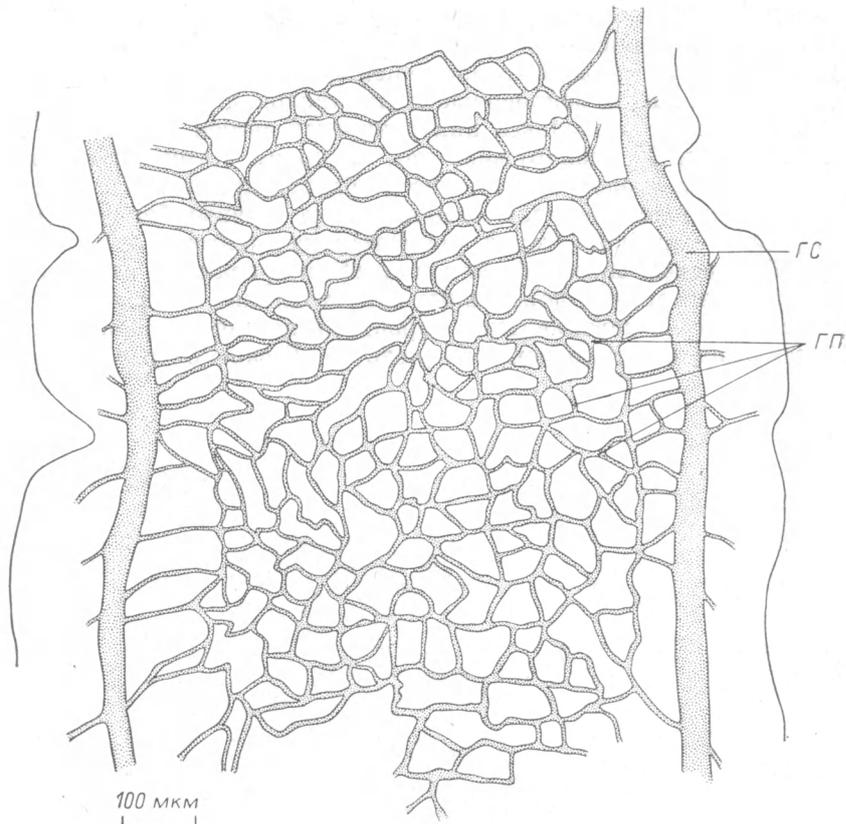


Рис. 9. Нервный аппарат взрослого *T. nodulosus* в задней части стробилы.

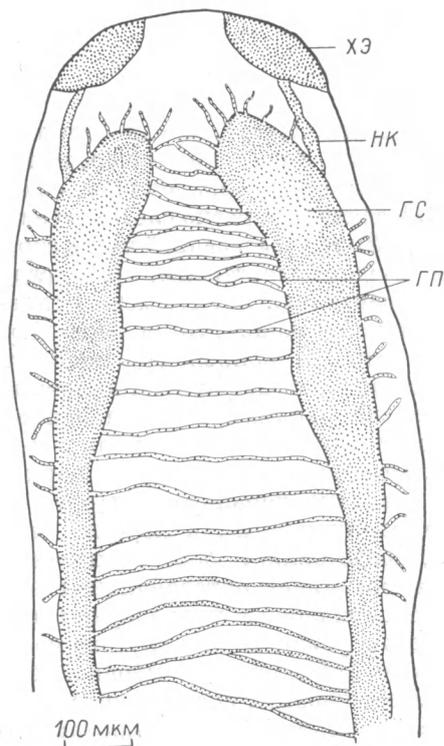


Рис. 10. Главные боковые стволы в сколексе взрослого *T. nodulosus*.

Обозначения на рис. 1—10: ХЭ — скопление холинэстеразы, ГС — главный боковой нервный ствол, ДС — дорсальный нервный ствол, ВС — вентральный нервный ствол, СС — сопровождающий нервный ствол, НК — кольцевая комиссура, ГП — грубый нервный плексус, ВП — внутренний нервный плексус, НК — нервы, идущие к крючьям.

Как на всех личиночных стадиях, так и у взрослых червей все элементы центральной нервной системы залегают на одном уровне, а именно на границе кортикальной и медуллярной паренхимы. И лишь «внутренний плексус» расположен в медуллярной паренхиме. На наш взгляд, это наиболее примитивное состояние нервного аппарата цестод отряда *Pseudophyllidea*, ибо у всех остальных изученных представителей семейств данного отряда главные боковые стволы погружены в медуллярную паренхиму.

Л и т е р а т у р а

- Б у з н и к о в Г. А. 1967. Низкомолекулярные регуляторы зародышевого развития. Изд. «Наука». М. : 1—265.
- К о т и к о в а Е. А. 1967. Гистохимический метод изучения морфологии нервной системы у плоских червей. Паразитолог. 1, (1) : 79—81.
- К у п е р м а н Б. И. 1973. Ленточные черви рода *Triaenophorus* — паразиты рыб. Изд. «Наука». Л. : 1—207.
- B l o c h m a n n F. 1895. Über freie Nervenendigung und Sinneszellen bei Bandwürmern. Biol. Zentralbl., 15 : 14—25.
- C o h n L. 1898. Untersuchungen über das centrale Nervensystem der Cestoden. Zool. Jb. (Anat.), 12 : 89—160.
- G e r e b t z o f f M. A. 1959. Cholinesterases. London: 1—195.
- L ü h e M. 1896. Das Nervensystem von *Ligula* in seinen Beziehungen zur Anordnung der Musculatur. Zool. Anz., 19 : 383—384.
- N i e m i e c J. 1888. Untersuchungen über das Nervensystem der Cestoden. Arb. Zool. Inst. Univ. Wien, 7 (1) : 1—60.
- R e e s G. 1958. A comparison of the structure of the scolex of *Bothriocephalus scorpii* (Müller, 1766) and *Clestobothrium crassiceps* (Rud., 1819) and the mode of attachment of the scolex to the intestine of the host. Parasitology, 48 : 468—492.
- S t e u d e n e r F. 1877. Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Abhandl. Naturf. Gesellsch. Halle, 13 (4) : 277—316.
- Z e r n e c k e E. 1895. Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Zool. Jahrb. Abt. Anat., 9 (1) : 92—161.

THE DEVELOPMENT OF THE NERVOUS APPARATUS OF *TRIAENOPHORUS NODULOSUS* (CESTOIDEA, PSEUDOPHYLLIDEA) DURING ONTOGENESIS

E. A. Kotikova, B. I. Kuperman

S U M M A R Y

The anatomy of the nervous apparatus of *Triaenophorus nodulosus* at all stages of its life cycle was studied by means of Zherebtsov's histochemical method. Judging by the cholinesterase activity the mass of nerve cells is situated in the oncospheres of the coracidium. At the proceroid stage the ortogonal nervous system arises with three pairs of the longitudinal nervous trunk. In plerocercoids the number of longitudinal trunks increases up to 7 pairs, the rough nervous plexus and inner plexus develop too. In mature cestodes only secondary changes take place associated with the development of the genital system. Both in larvae and adults all longitudinal trunks are situated at the same level, on the border of the cortical and medullary parenchyma, and only the inner nervous plexus first described by the authors from cestodes passes through the medullary parenchyma. The arrangement of all elements of the nervous apparatus at the same level corresponds from the authors point of view to the most primitive state of the nervous system in the order *Pseudophyllidea*.