

УДК 576.895.121 : 591.44

© 1990

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ НЕЙРОНОВ ЦИКЛОФИЛЛИДНЫХ ЦЕСТОД

Л. Т. Плужников, В. В. Поспехов

При изучении особенностей тонкой организации различных типов нейронов личинок и ленточных фаз циклофиллидных цестод обнаружены глубокая складчатость поверхностной мембраны и отсутствие типичных синаптических окончаний на перикарионах. Своеобразная организация гранулярной эндоплазматической сети, каналцы которой плотно подстилают значительную часть поверхности нейрона. В месте контакта с поверхностной мембраной ЭПР не имеет прикрепленных рибосом. Нейроны сопровождается развитая система межклеточных пространств. В ядрах нейронов часто наблюдаются скопления тонкофибрилярного материала. Перечисленные особенности, по-видимому, характерны для всех представителей класса.

Известно, что тонкое строение нейронов высших и низших позвоночных, а также беспозвоночных животных имеет большое сходство. В то же время нейроны некоторых беспозвоночных, как например ленточных червей (цестоды), имеют определенные структурные особенности, требующие специального рассмотрения.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучены зрелые личинки цестод: *Fimbriaria fasciolaris* (Pallas, 1781) Froelich, 1802; *Hymenolepis horrida* (Linstow, 1901); *Platyscolex siliata* (Fuhrmann, 1913) Spasskaja, 1962; *Taenia crassiceps* (Zeder, 1800) Rudolphi, 1810, а также молодые и зрелые стробилы: *Paranoplocephala dentata*, Galli-Valerio, 1905; *Cloacotaenia megalops* (Nitzsch in Creplin, 1829) Wolffhügel, 1938; *Gastrotaenia dogieli* (Gynezinskaja, 1944) Spassky, 1958; *Dilepis undula* (Schrank, 1788) Weinland, 1858; *Dichoanotaenia clavigera* (Krabbe, 1869) Lorez-Neyra, 1944; *D. bacilligera* (Krabbe, 1869) Fuhrmann, 1908. Материал получен от беспозвоночных (дафнии, коллемболы, циклопы) и позвоночных (полевки, птицы) животных арктического побережья Чукотки (стационар «Усть-Чаун» ИБПС ДВО АН СССР).<sup>1</sup>

Материал фиксировали 6.5 %-ным раствором глутарового альдегида на 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.4), промывали в растворе сахарозы и повторно фиксировали в 2 %-ном растворе OsO<sub>4</sub> по Колфилду. Обезвоживали в спиртах нарастающей концентрации и заливали в смесь смол эпон-аралдит. Ультратонкие срезы подкрашивали уранилацетатом и контрастировали свинцом по Рейнольдсу. Исследования проводили в электронном микроскопе BS-500 фирмы «Tesla» при ускоряющем напряжении 90 кв.

---

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

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Нервная система цестод состоит из комплекса ганглиев, соединенных в единую систему связками и комиссурами, а также имеет продольные нервные стволы (тракты), идущие по всей длине стробилы. Нейроны располагаются по периферии ганглиев и входят в состав комиссур и продольных нервных стволов. По морфологии секреторного продукта (электронноплотные гранулы) нейроны представлены двумя основными типами: аминергическими и пептидергическими. Мы не будем давать полное описание ультраструктурных характеристик этих типов нейронов, поскольку они во многом сходны с нейронами зрелых личинок *Taenia crassiceps*, описанных нами ранее (Краснощеков и др., 1981). В этой работе остановимся лишь на тех особенностях, которые свойственны всем вышеперечисленным типам нейронов и в то же время отличают их от нейронов более высокоорганизованных групп беспозвоночных животных, а также позвоночных.

Это прежде всего многочисленные, причудливой конфигурации, глубокие инвагинации поверхности клетки, нередко достигающие ядра (рис. 1, 1; см. вкл.). Глубокие втягивания наблюдаются также на начальных и на более удаленных от перикариона отделах отростков, если последние широкие. При этом ядра нейронов имеют чаще всего округлую или овальную форму. Инвагинация поверхности свойственна клеткам и другим тканям цестод, но она менее выражена у их личинок и начинает проявляться только по мере созревания. Впячивания на поверхности нейронов часто совмещаются с присутствием различной формы и величины выростов, что сильно затрудняет идентификацию отростков и их количество.

При рассмотрении тонкого строения нейронов обращает на себя внимание своеобразная организация гранулярной эндоплазматической сети. Ее элементы в виде суженных канальцев той или иной протяженности подстилают значительную часть наружной поверхности нейронов, в том числе и поверхность, находящуюся в инвагинациях (рис. 1, 1—2). Канальцы гранулярной эндоплазматической сети на прилегающей к цитоплазматической мембране стороне лишены рибосом. Противоположная поверхность канальцев, обращенная к цитоплазме, имеет прикрепленные рибосомы. На малых увеличениях электронного микроскопа наружная поверхность клетки вместе с подстилающим ее канальцем гранулярной эндоплазматической сети представляется многослойной мембраной (рис. 1, 1). Имеются отдельные канальцы гранулярной эндоплазматической сети, часть которых располагается в толще цитоплазмы, а другая подстилает наружную мембрану. Фрагмент канальца, погруженного в цитоплазму, имеет при этом рибосомы с обеих сторон (рис. 1, 3).

Кроме двух основных типов нейронов, входящих в состав ганглиев, встречаются единичные нейроны, в основном в периферической части нервной системы, секреторный продукт которых представлен обширными скоплениями светлых пузырьков диаметром от 70 до 180 нм (рис. 2, 1; см. вкл.). Пузырьки концентрируются большей частью у выхода в отросток нейрона. Среди них отмечены единичные гранулы с электронноплотным центром, сопоставимые по размеру с пузырьками.

Имеются также нейроны, отличающиеся от уже перечисленных большим количеством нейротрубочек, заполняющих цитоплазму и идущих мощным пучком по отростку к окончанию (рис. 2, 2). По их связи с окончанием мы определяем эти нейроны как чувствительные.

У последних двух типов нейронов впячивания поверхности менее выражены, вероятно, в связи с их меньшими размерами, чем у пептидергических и аминергических типов нейронов.

При изучении нейронов мы пытались обнаружить на их поверхности синаптические окончания. Убедительных доказательств их наличия получить не уда-

лось. Взаимосвязь между нейронами с помощью синаптических контактов отмечена лишь в полях нейропиля, представленных отростками всех ранее перечисленных типов нейронов, и между отростками в составе комиссур и трактов (Краснощеков и др., 1981). Синаптических окончаний мы не обнаружили также и на перикарионах типичных чувствительных нейронов.

Ядрам клеток некоторых тканей цестод свойственно наличие разнообразных включений (Краснощеков, Плужников, 1983). Нейроны в этом отношении не являются исключением. Нередко в их ядрах отмечаются тонковолокнистые структуры в виде массивных скоплений упорядоченно расположенных микронитей, занимающих на срезе ядра значительную площадь (рис. 2, 3). Эти скопления имеют иногда форму мощного округлого образования (рис. 2, 4). Интересно отметить, что наличие подобных структур в ядре не связано с какими-то особенностями в организации цитоплазмы, что могло бы объяснить их функциональное значение.

Говоря о нейронах, нельзя не упомянуть о межклеточном веществе, поскольку большие пространства, окружающие нервные ганглии, тракты и комиссуры, заполнены им. Соответственно большая часть поверхности нейронов, располагающихся по периферии ганглиев, окружена межклеточным веществом. Оно представляет собой мелкозернистую рыхло распределенную субстанцию. Межклеточное вещество заполняет также инвагинации поверхностной мембраны нейронов, пространства между отростками нейронов в нейропиле ганглиев; сопровождает нервные стволы.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Анатомическое строение цестод позволяет им менять форму тела: сокращаться или растягиваться по продольной оси, изгибаться в различной степени. Также может изменяться и форма сколекса при втягивании и выдвигании хоботка. Эти изменения формы тела распространяются естественно и на ткани, в том числе и непосредственно на нейроны. Сильная складчатость нейронов и их отростков, как, впрочем, и клеток других тканей, позволяет им также принимать разнообразную форму без нарушения их функциональных свойств. Подобная складчатость нейронов отмечена у представителей и других классов плоских червей: турбеллярий, трематод, моногеней, но у цестод она более выражена (Голубев, 1982).

В отношении организации гранулярной эндоплазматической сети в нейронах цестод наблюдаются определенные расхождения полученных данных с литературными. Так, например, Голубев (1982) рассматривает совокупность канальцев гранулярной эндоплазматической сети, которая подстилает наружную мембрану нейрона, как гладкомембранное образование. Поэтому он приходит к выводу, что гранулярная эндоплазматическая сеть в нейронах у цестод «слабо развита», принимая во внимание только те канальцы, которые свободно расположены в цитоплазме. Наши данные позволяют говорить о своеобразии организации гранулярной эндоплазматической сети, а не о слабом развитии ее, поскольку канальцы, подстилающие наружную мембрану нейрона, имеют со стороны цитоплазмы прикрепленные рибосомы (рис. 1, 1, 2), а следовательно, не являются гладкомембранными. В качестве дополнительного доказательства можно привлечь фрагмент рис. 1, 3, где показано, как часть отдельного канальца гранулярной эндоплазматической сети свободно расположена в цитоплазме и имеет прикрепленные рибосомы с обеих сторон, а другая подстилает наружную мембрану нейрона и имеет прикрепленные рибосомы только со стороны цитоплазмы.

Интересной особенностью нейронов у изученных цестод является отсутствие синаптических окончаний на их перикарионах. В работах (Webb, 1977; Gustafsson, 1984), так или иначе касающихся изучения синапсов у цестод *Hymenolepis*

*microstoma* и *Dyphyllobothrium dendriticum*, также не приводятся данные о наличии синаптических окончаний на телах нейронов. Подобных данных относительно цестод нет и в сводке Голубева (1982), первая глава которой посвящена ультраструктурной организации нервной системы плоских червей. В то же время в этих работах достаточно подробно рассматривается тонкое строение различных типов синаптических окончаний между нервными отростками, располагающимися в основном в нейропиле ганглиев и по ходу продольных нервных стволов. Отсутствие синапсов на перикарионах нейронов, вероятно, функционально связано со складчатостью их поверхности и с тем, что значительная часть последней подстилается каналами гранулярной эндоплазматической сети. Вторая сторона этого явления говорит о возможности существования у цестод какого-то другого механизма передачи. На наш взгляд, им может служить транспорт продуктов секреции нейронов по межклеточному веществу. Предположение о таком транспорте уже было высказано ранее (Webb, 1977). В поддержку этого мнения говорит и то, что значительные поверхности нейронов у рассмотренных нами цестод окружены межклеточным веществом. Оно же находится и в инвагинациях нейронов, и между отростками в ганглиях.

При изучении нейропиля у цестоды *Dyphyllobothrium dendriticum* (Gustafsson, 1984) синаптические окончания были классифицированы по типам содержащихся в них включений (различного размера пузырьки и гранулы). Такая же классификация была проведена и по отношению к нервным волокнам. Один из типов нервного волокна, содержащий смесь крупных и мелких пузырьков и мелкие гранулы, был предположительно определен автором как принадлежащий чувствительному нейрону. Вероятно, подобный нейрон представлен нами на рис. 2, *1*, тем более что секреторный продукт, вырабатываемый им, сходен с включениями, содержащимися в некоторых рецепторных окончаниях, описанных нами у Cyclophyllidea (Плужников и др., 1986).

Трудно определить функциональное значение тонковолокнистых включений в ядрах нейронов, поскольку не удалось проследить этапов их возникновения и дальнейшей трансформации. Однако можно предположить, что наличие таких структур является отражением специфики процесса синтеза у цестод на уровне ядра.

Таким образом, полученные данные на примере представителей отряда Cyclophyllidea отражают своеобразие тонкой организации нейронов цестод и дополняют представления об их ультраструктуре.

#### С п и с о к л и т е р а т у р ы

- Г о л у б е в А. И. Электронная микроскопия нервной системы червей. Казань: Изд-во КГУ, 1982. 108 с.
- К р а с н о щ е к о в Г. П., П л у ж н и к о в Л. Т. Цитоморфологические особенности тегумента дочерних личинок цестоды *Taenia crassiceps* // Цитология. 1983. Т. 25, вып. 12. С. 1416—1421.
- К р а с н о щ е к о в Г. П., П л у ж н и к о в Л. Т., К о н т р и м а в и ч у с В. Л. Два типа секреторных нейронов личинок *Taenia crassiceps* (Cestoda: Taeniidae) // ДАН СССР. 1981. Т. 261, вып. 2. С. 491—493.
- П л у ж н и к о в Л. Т., К р а с н о щ е к о в Г. П., П о с п е х о в В. В. Ультраструктура рецепторных окончаний циклофиллид (Cestoda, Cyclophyllidea) // Паразитология. 1986. Т. 20, вып. 6. С. 441—446.
- G u s t a f s s o n M. K. S. Synapses in *Dyphyllobothrium dendriticum* (Cestoda) // Ann. Zool. Fennici. 1984. Vol. 21. P. 167—175.
- W e b b R. A. Evidence for neurosecretory cells in the cestode *Hymenolepis microstoma* // Can. J. Zool. 1977. Vol. 55, N 4. P. 1726—1733.

Институт биологических проблем Севера, АН СССР,  
г. Магадан

Поступила 1.04.1988

CERTAIN PECULIARITIES OF ULTRASTRUCTURE OF NEURONS OF CYCLOPHYLLID  
CESTODES

L. T. Pluzhnikov, V. V. Pospekhov

S U M M A R Y

Ultrastructure of neurons in 10 species of cestodes belonging to the order Cyclophyllidea was studied. Some cytomorphological characters peculiar apparently to the whole class of cestodes were recognized. They are as follows: distinct plication of the external membrane of neurons; absence of typical synaptic endings on perikaryons of neurons; system of intercellular spaces, loosely filled with fine-grained material, surrounding neurons; peculiar organization of granular endoplasmic reticulum: some tubules are freely arranged in cytoplasm while others lay under the surface of neuron's external membrane and have no fastened ribosomes in the place of contact with it. Besides, accumulations of thin-fibred material are often observed in neurons' nuclei. A functional role of these peculiarities is discussed.

---

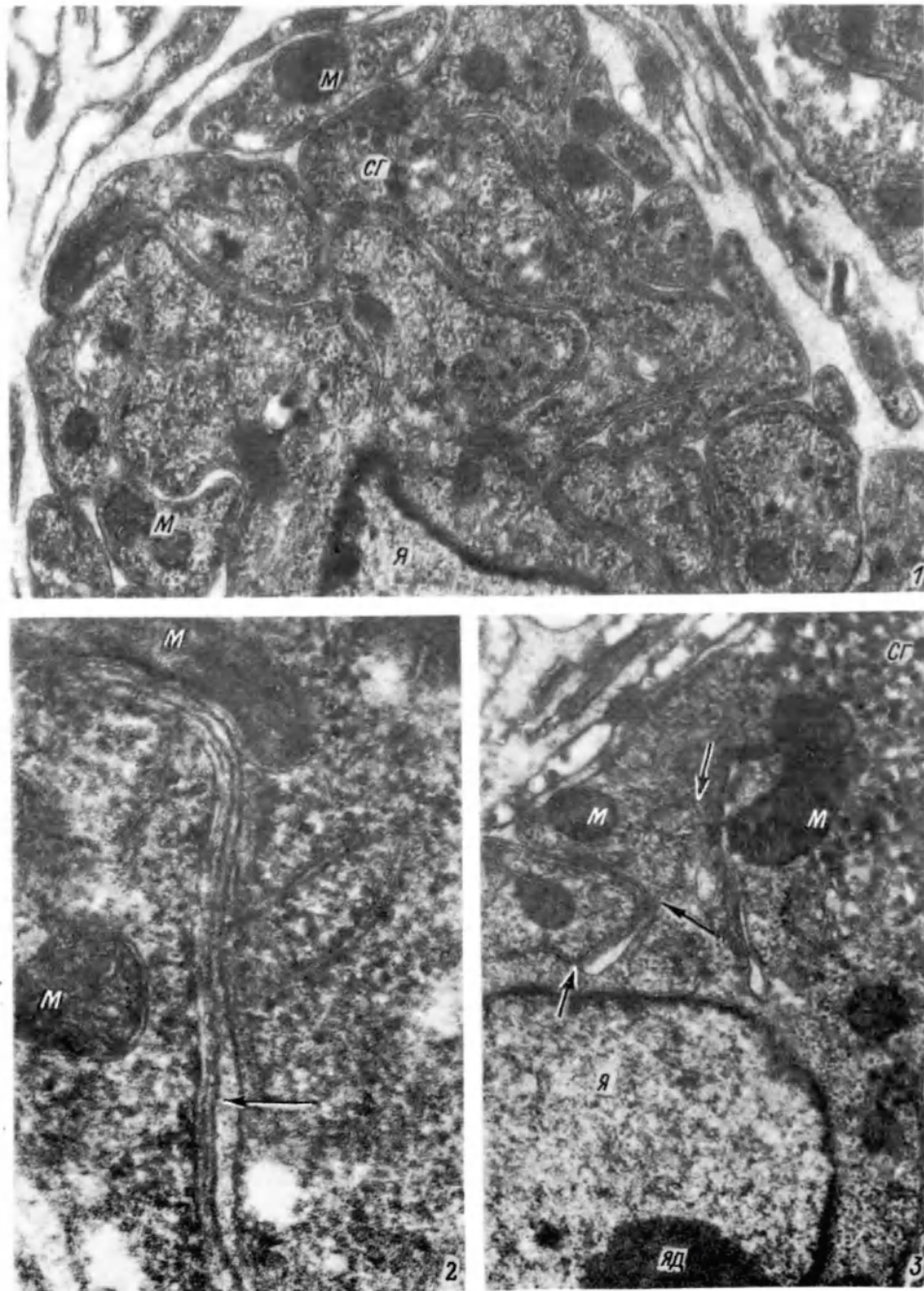


Рис. 1. Нейроны из церебрального ганглия цестоды *Cloacotaenia megalops*.

1 — глубокие инвагинаты в виде узких складок наружной мембраны пептидергического нейрона (ув. 22 000); 2 — фрагмент инвагината. Межклеточное вещество в складке (стрелка) и каналцы гранулярной эндоплазматической сети, примыкающие к ней (ув. 50 000); 3 — стрелками показан переход каналцев гранулярной эндоплазматической сети, свободно расположенных в цитоплазме в каналцы, примыкающие к складке инвагината (ув. 25 000). М — митохондрии; СГ — секреторные гранулы; Я — ядро; ЯД — ядрышко.

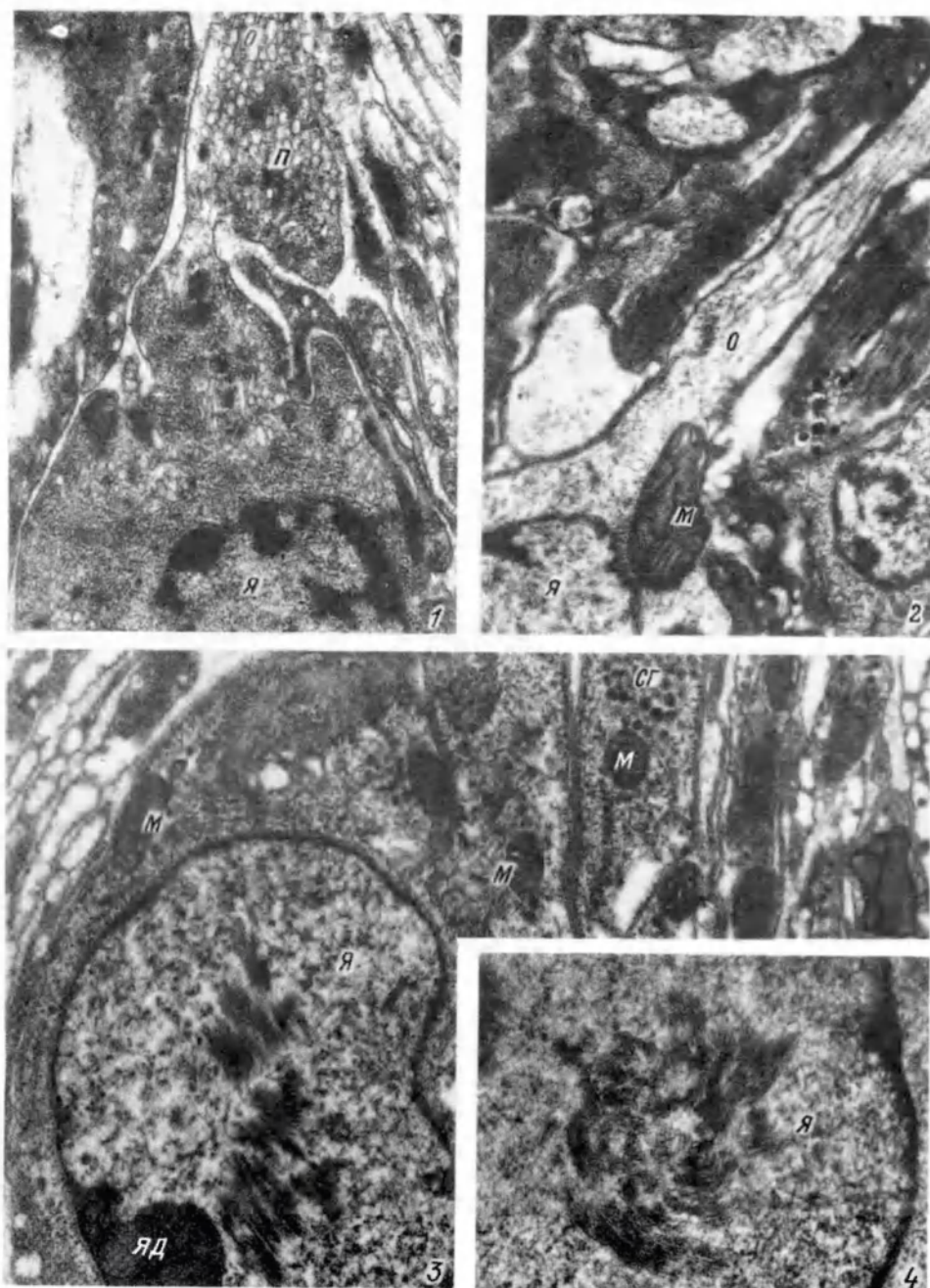


Рис. 2. Нейроны циклофиллидей.

1 — нейрон цестоды *Dichoanotaenia clavigera*, примыкающий к продольному нервному тракту и содержащий пузырьки и секреторные гранулы (ув. 16 000); 2 — фрагмент чувствительного нейрона из продольного нервного тракта цестоды *Gastrotaenia dogieli*. Отросток нейрона, идущий к чувствительному окончанию, заполнен нейротрубочками (ув. 16 000); 3 — аминергический нейрон из церебрального ганглия цестоды *Cloacotaenia megalops*. Скопление тонкофибриллярного материала в ядре (ув. 22 000); 4 — фрагмент ядра нейрона цестоды *Cloacotaenia megalops*, содержащий тонкофибриллярный материал (ув. 44 000). О — отросток нейрона; П — пузырьки.

Остальные обозначения те же, что на рис. 1.