

УДК 595.11:591.481.42

ПЛАСТИЧНОСТЬ КЛЕТОК НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ГЕЛЬМИНТОВ НА УЛЬТРАСТРУКТУРНОМ УРОВНЕ

А.И. Голубев, Л.В. Малютина, М.М. Сальникова, Я.И. Заботин

Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, 420008, Россия

Аннотация

Коренные перестройки организма в связи с эндопаразитическим образом жизни в значительной степени затрагивают организацию нервной системы как основного посредника в отношениях с окружающей средой, в частности с внутренней средой хозяина. На основе оригинальных данных по ультратонкому строению нервной системы 18 видов гельминтов следующих типов: Plathelminthes, Nematoda, Acanthocephala и Annelida сформулировано представление о некоторых пластических возможностях нервных и нейроглиальных клеток червей, которые, на наш взгляд, являются своеобразным отражением их паразитического образа жизни. Особое внимание уделено структурной пластичности нейронов свободноживущих и эндопаразитических экоморф одного и того же вида олигохет, ультратонким различиям нервных клеток сколекса и проглоттид цестод в свете стробилиарной теории, а также эволюционной роли количества хозяев в жизненном цикле гельминтов при формировании ультратонкости их нейронов.

Ключевые слова: гельминты, пластичность, нейроны, нейроглия, ультратонкость

Гельминты – большая группа червей, ведущих паразитический образ жизни. Известно, что количество описанных видов гельминтов к концу прошлого века составляло 20 тыс. [1]. К настоящему времени есть данные о том, что одних только круглых червей – нематод – известно науке более 24 тыс. видов [2]. Значительная доля гельминтов принадлежит эндопаразитам. Внутренний паразитизм не только снимает с паразита заботу о пропитании, но и неминуемо приводит к упрощению и однообразию его реакций на воздействия со стороны окружающих условий. Во многом это связано со значительным постоянством внутренней среды хозяина. Трудно представить, что главный посредник организма в отношениях с окружающей средой – нервная система не испытала у паразитов влияния столь важного фактора. Тем не менее вопрос о направленном влиянии паразитизма на ультратонкость клеток, в том числе и клеток нервной системы, до настоящего времени остается еще малоизученным. Одна из причин этого – малая вероятность анализа процесса в условиях эксперимента. Необходимым шагом на пути широких обобщений о влиянии паразитического образа жизни на ультратонкость нервных клеток может стать признание, хотя бы в общих чертах, изменений, неизбежно индуцированных паразитизмом.

Для исследований такого плана весьма перспективными могут стать виды, одна из экоформ которых является свободноживущей, а другая ведет паразитический образ жизни. Одним из таких является *Chaetogaster lymnaei* Baer, 1827 – представитель класса Oligochaeta, ставший одним из первых видов, нервная система которых была изучена в лаборатории электронной микроскопии кафедры зоологии беспозвоночных КГУ [3]. Этот вид включает два подвида. Один из них – *Ch. l. lymnaei* – комменсал легочных моллюсков, другой – *Ch. l. vaghini* – паразитирует в почке брюхоногого моллюска *Radix ovata*. Проведенное сравнение ультраструктуры нейронов двух подвидов показало заметное упрощение организации нервных клеток у эндопаразитических форм. Это в равной степени относится к нейронам головного мозга и сегментарных ганглиев брюшной нервной цепочки. Общую картину изменений можно определить как ослабление текстуры (*loose in texture*) клеток [4]. В нервных клетках эндопаразитического подвида наблюдается слабое развитие эндоплазматической сети, уменьшение количества митохондрий и частичное изменение их внутреннего строения, значительное увеличение количества свободных рибосом.

Влияние паразитизма на ультраструктуру нейронов заставляет по-новому взглянуть на адаптивные и пластические возможности нервных клеток. Есть немало определений явления пластичности нейронов. Все зависит от подходов к решению конкретных задач. Для физиологов – это способность нервных клеток изменять свою реактивность под влиянием последовательных раздражений рецепторных образований [5] или «многообразные изменения в функционировании нейронов, которые лежат в основе регистрации, хранения и воспроизведения информации о событиях, предшествующих истории организма» [6]. Морфологи и нейрофармакологи склонны видеть в этом способность к морфологическим перестройкам, призванным обеспечивать стабильное состояние нейронов и межнейронных связей, [7, 8] или возможность нервных клеток-предшественников продуцировать клеточные линии с определенными морфологическими и функциональными параметрами [9].

В настоящем сообщении пластичность рассматривается как филогенетически закрепленная способность ультраструктур клеток нервной системы осуществлять не связанные с дифференцировкой перестройки в процессе онтогенеза, а также определенным образом соответствовать характеру жизни животного, то есть как явление, самым тесным образом связанное с экологическим моментом.

Перестройки ультраструктур клеток нервной системы гельминтов в ходе индивидуального развития можно свести к двум основным проявлениям. В любом из них они связаны с функциональным состоянием организма, но в первом случае изменения отражают состояние отдельной клетки, а во втором – морфофункциональное состояние организма в целом. Одной из иллюстраций первого случая служат структурные перестройки эндоплазматической сети в цитоплазме нейронов ганглиев нервных стволов члеников стробилы цестоды *Dipylidium caninum* L., 1758. Наиболее активная часть гранулярной эндоплазматической сети нейронов – тельце Ниссля – в различных клетках закономерно повторяется в двух вариантах.

В одних оно имеет компактное строение, в других разбухает и посылает в сторону ядра ряд строго параллельных полостей, образующих структуру типа этажерки (рис. 1). Оболочка ядра рядом с ней выглядит размытой, а перинуклеарное

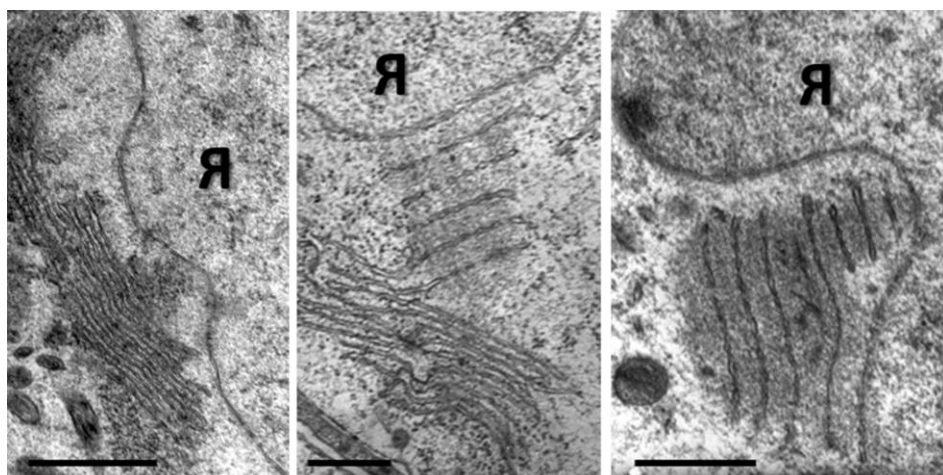


Рис. 1. Структурные вариации тельца Ниссля в нейронах ганглиев нервных стволов стробилы цестоды *Dipylidium caninum*. Я – ядро. Масштаб 0.5 мкм

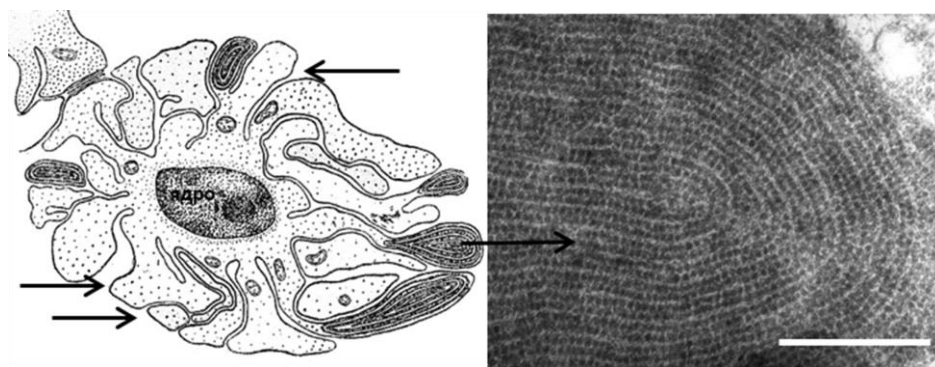


Рис. 2. Схема строения нейрона сколекса процеркоида *Pelichnibothrium speciosum*. Стрелками указаны инвагинации плазматической мембраны и «пластинчатые тельца». Справа участок пластинчатого тельца. Масштаб 0.5 мкм

пространство – набухшим. Есть все основания полагать, что перестройка телец Ниссля индуцирована активным ядерно-плазменным обменом. В некоторых случаях картина связи ядра и эндоплазматической сети усложняется за счет погружения параллельных структур телец Ниссля в инвагинации ядерной оболочки (рис. 1).

Другой интересный случай пластичности первого типа нами отмечен в нейронах сколексов плероцеркоидов двух других представителей цестод – *Pelichnibothrium speciosum* Monticelli, 1889 и *Ligula intestinalis* L., 1758.

В периферических участках нейроплазмы некоторых нейронов, сильно изрезанных инвагинациями, каналы эндоплазматической сети, мембраны которых густо усеяны рибосомами, спрессованы в тельца, напоминающие на ультратонких срезах отпечатки пальцев (рис. 2). Мы полагаем, что в этих структурах собраны рибосомы в функционально неактивном состоянии.

В цикле развития цестод из отрядов псевдофиллидей и тетрафиллидей плероцеркоид – это стадия «замороженных» жизненных процессов, на которой

паразит ждет (и может очень долго ждать) своего окончательного хозяина. Нервные клетки при этом несут в себе лишь потенциальную функцию по координации и управлению процессами, связанными с предстоящим превращением личинки паразита в способного к размножению червя. По всей вероятности, процесс формирования необычных скоплений рибосом (пластинчатых телец) наиболее характерен для нейронов, потребность в активности которых может появиться внезапно, а, возникнув, приведет к большим материальным затратам. Именно на этот случай и может происходить накопление и изоляция рибосом в небольших по объему периферических участках нейронов. В нейронах сколекса *L. intestinalis* телец с рибосомами обнаружено не было. Возможность изучить нервные клетки «мозга» половозрелых цестод *P. speciosum*, которые, в частности, могут паразитировать в теле акул, пока не представилась. Плероцеркоиды этого вида были извлечены в свое время из кишечника и полости тела горбуши, выловленной на Сахалине.

Экологический момент накладывает глубокий отпечаток на ультратонкое строение нервных клеток целых таксонов паразитических червей. Обратимся к ультратонким особенностям нервных клеток центральной нервной системы паразитических нематод, цестод и трематод. У каждого из изученных видов нематод – *Toxocara mysta* Zeder, 1800, *Ascaris suum* Coeze, 1782 (отряд Spirurida), *Ascaridia galli* Schrank, 1788 (отряд Ascaridida), *Contraecaecum aduncum* Rudolphi, 1802 (отряд Ascaridida) и *Oswaldocruzia biolata* Molin, 1861 (отряд Strongylida) – ультраструктура нейронов ганглиев, связанных с окологлоточными нервными кольцами, обладает целым рядом частных признаков. Это проявляется в количестве или отсутствии тех или иных ультраструктурных компонентов, их местоположении и плотности на единицу объема нейроплазмы, в определенной ориентации по отношению к ядрам [10]. Такое разнообразие, очевидно, связано с частными особенностями среды обитания паразитов, а отчасти и с их филогенетическим статусом. Обращает на себя внимание отсутствие инвагинаций плазматических (поверхностных) мембран нейронов в их цитоплазму (рис. 3).

Напротив, у изученных цестод и трематод строение нейронов мозга во многом сходно, и прежде всего это проявляется в мощной изрезанности нейроплазмы инвагинациями плазматической мембраны. Весьма обычными становятся картины, когда инвагинации, заполненные экстрацеллюлярным материалом, вплотную подходят к ядерной оболочке нейронов (рис. 4). Развитие мощной трофической экстрацеллюлярной системы внутри нейронов мозга цестод и трематод сопровождается крайне слабым развитием в них эндоплазматической сети.

Причину ярко выраженной изменчивости в структуре нейроплазмы разных видов нематод и слабое проявление этого явления в нейронах цестод и трематод мы склонны искать в механизмах естественного отбора [10].

Гельминты, о которых идет речь, хорошо отличаются по своеобразию жизненных циклов. Жизнь нематод не связана со сменой хозяев. Условия их обитания в течение всего онтогенеза относительно постоянны. Напротив, развитие цестод и трематод связано со сменой хозяев, имеющих разную температуру и химизм внутренней среды, и с выходом во внешнюю среду, где условия могут быть далеко нестабильными. Можно предположить, что трематоды и цестоды

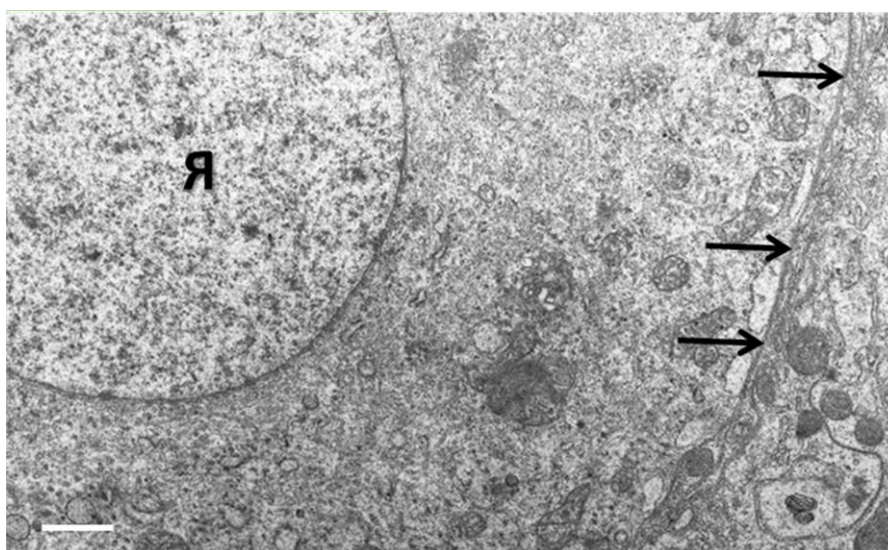


Рис. 3. Участок нейрона нематоды *Oswaldocruzia biolata*. Я – ядро нейрона. Стрелками указана плазматическая мембрана. Масштаб 0.5 мкм

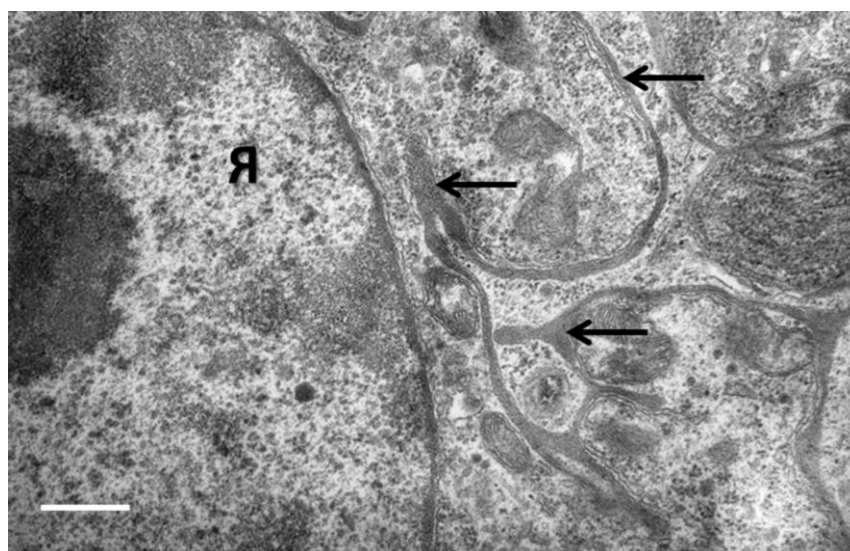


Рис. 4. Участок нейрона из мозга ремнеца *Digramma interrupta*. Я – ядро нейрона. Стрелками указаны инвагинации плазматической мембраны. Масштаб 0.5 мкм

в значительно большей степени испытали на себе действие стабилизирующего отбора, чем нематоды. Мы допускаем возможность, что вариабельность в строении нервных клеток паразитических нематод обусловлена ослаблением одной из форм естественного отбора, а именно стабилизирующей. Известно, что эта форма естественного отбора наиболее жестко проявляет себя в непостоянной, колеблющейся среде [11].

Отметим также, что нервные клетки ганглиев члеников стробилы цестоды *D. caninum* не изрезаны инвагинациями плазматической мембраны и имеют сравнительно хорошо развитую эндоплазматическую сеть (в виде телец Ниссля).

На наш взгляд, интересное объяснение существующего различия в тонком строении нейронов сколекса и проглоттид может быть дано в свете стробилиарной теории строения цестод, предложенной еще в середине XIX в. Ван Бенеденом и позднее развитой и обоснованной А.В. Ивановым. Согласно стробилиарной теории, цестоды обладают метагенезом. «Бесполая особь, развившаяся из яйца (оозооида), представлена сколексом и шейкой. Размножаясь поперечным делением, она дает начало половым особям – членикам (бластозооидам). Стробила представляет собой колонию, в состав которой входят индивиды двух поколений» [12]. Упрощенно говоря, нервные клетки сколекса и члеников принадлежат различно дифференцированным особям, оказавшимся волей эволюционного процесса в составе единой колонии.

Пластические возможности нейронов *Acanthocephala* реализуются за счет своеобразных контактов плазматических (поверхностных) мембран нервных клеток с материалом экстрацеллюлярного пространства. Ганглии скребней не имеют специализированных соединительно-тканых оболочек. От окружающих их полостей они отделены лишь тонкой, толщиной до 0.5 мкм, пластинкой, состоящей из материала значительной электронной плотности. Морфологическая целостность нервных центров скребней обеспечивается за счет многочисленных щелевых инвагинаций плазматических мембран нейронов, входящих в состав ганглиев. В ганглиях изученных нами скребней – половозрелых *Echinorhynchus gadi* Muller, 1778 и поздних акантелл *Corynosoma strumosum* Rudolphi, 1802 – по количеству инвагинаций и ориентации их относительно друг друга выделено 6 типов таких контактов: одиночные, парные встречные, парные последовательные, парные расходящиеся, парные взаимно перпендикулярные и комбинированные. Последние контакты чаще всего встречаются в центральной части ганглиев и образованы гроздьями инвагинаций или комбинациями соединений предыдущих типов. Глубина инвагинаций варьирует в пределах 450–1000 нм, длина составляет 250–500 нм. Ширина инвагинаций – 25–27 нм [10, 13] Сделано заключение о том, что уникальные инвагинированные контакты «нейрон-экстрацеллюлярное пространство» являются типовым признаком организации нервной системы скребней на клеточном уровне [14].

У аннелид, ведущих паразитический образ жизни (*Hirudinea*), изменения в ультраструктуре клеток нервной системы, связанные с функциональным состоянием организма, наиболее ярко проявляются на уровне нейроглии и прежде всего у тех видов, питание которых носит нерегулярный, прерывистый характер. У изученных нами видов пиявок (*Glossiphonia complanata* L., 1758, *Piscicola geometra* L., 1761 и *Hirudo medicinalis* L., 1758) клетки нейроглии хорошо представлены как в центральных, так и периферических отделах нервной системы. Особого внимания заслуживают гигантские клетки, связанные с телами нейронов мозга и брюшной нервной цепочки. Цитоплазма этих глиальных клеток богата органоидами и включениями, среди которых самыми примечательными мембранными структурами являются большие и разные по форме полости или резервуары (рис. 5, 6). Мембраны их свободны от рибосом, а содержимое представлено тонкими хлопьевидными частицами, плотность которых не везде одинакова. На периферии пакетов ганглиев брюшной нервной цепочки, в непосредственной близости от соединительнотканной оболочки, скудность этих

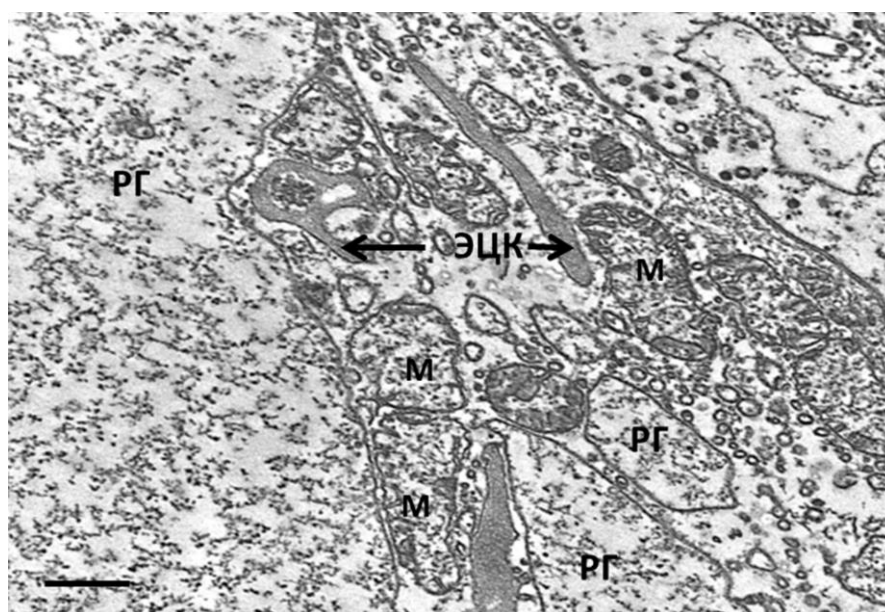


Рис. 5. Экстрацеллюлярные каналы (ЭЦК) в нейроглиальной клетки из пакетов ганглиев брюшной нервной цепочки медицинской пиявки – *Hirudo medicinalis*. М – митохондрии, РГ – резервуары цитоплазмы клетки нейроглии. Масштаб 0.5 мкм

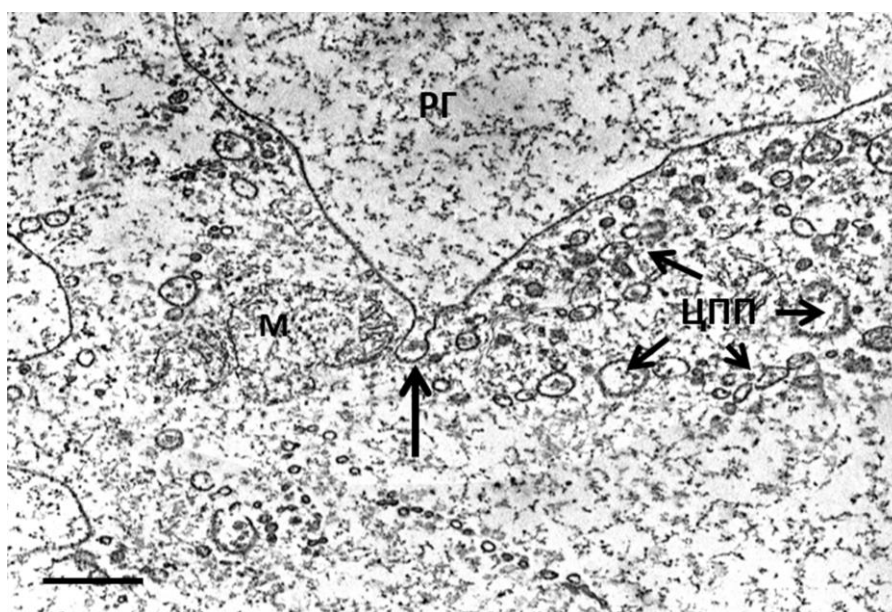


Рис. 6. Участок нейроглиальной клетки *Hirudo medicinalis*. М – митохондрии, РГ – резервуары цитоплазмы клетки нейроглии, ЦПВ – цитоплазматические пузырьки. Стрелкой показано возможное место образования цитоплазматического пузырька. Масштаб 0.5 мкм

структур после очередного питания пиявок приводит часто к их взаимной деформации. С поверхностью клеток резервуары сообщаются через узкие (1.5–2.5 мкм), ограниченные мембранами каналы (рис. 7). По всей вероятности, именно с этими

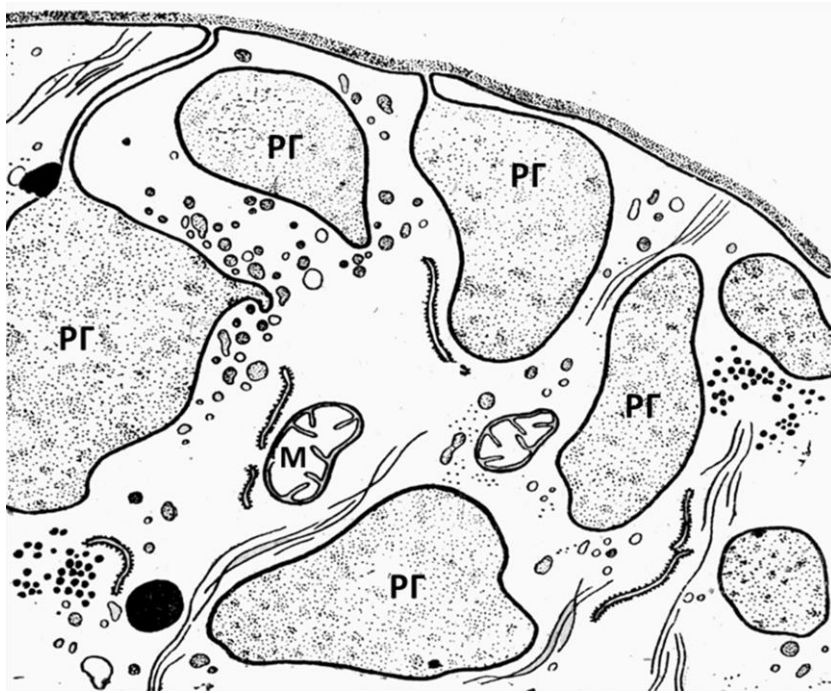


Рис. 7. Схема пространственного расположения ограниченных мембранами резервуаров в цитоплазме клеток нейроглии пакетов ганглиев брюшной нервной цепочки медицинской пиявки. М – митохондрии, РГ – резервуары цитоплазмы клетки нейроглии

структурами связано происхождение цитоплазматических пузырьков, которые в большом количестве присутствуют в цитоплазме пакетных клеток нейроглии. На многих срезах хорошо заметны небольшие выпячивания их стенок, образование которых вполне может приводить к появлению новых везикул. В пользу этого говорит и содержимое пузырьков. Они заполнены частицами такой же структуры и плотности, что и в резервуарах.

Присутствие гигантских глиальных клеток, заменяющих собой многие и многие клетки-спутники нейронов других беспозвоночных, является одной из наиболее ярких особенностей центральной нервной системы пиявок. В результате чего стала возможной эта своеобразная олигомеризация глии? По-видимому, причину этому необходимо искать в значительной утрате глией первичной в филогенетическом отношении функции опоры и в возросшей роли ее как вспомогательного трофического комплекса для нейронов. Одним из вероятных путей, который мог привести к этому, является развитие в брюшной нервной цепочке пиявок мощной соединительнотканной оболочки. В этом образовании все нервные и глиальные клетки ЦНС получили надежную защиту и прочную опору. С другой стороны, соединительнотканная оболочка лишает те же самые клетки прямого контакта с трофической жидкостью вторичной полости тела – целома. Поступление питательных веществ к нейронам становится многоступенчатым. Первые этапы его неизбежно должны проходить через слой целотелиальных клеток, гликопротеиновую базальную мембрану (пластинку) и толщу собственно соединительной оболочки.

Далее транспорт метаболитов может осуществляться двояко: либо через систему экстрацеллюлярных каналов, либо через толщу нейроглиальных клеток. В свое время роль межклеточных каналов в обеспечении тока метаболитов к нейроглиальным клеткам пиявок была продемонстрирована экспериментально [15].

В отличие от экстрацеллюлярных каналов трофическое значение нейроглии должно быть значительно шире. Если межклеточные пространства могут являться лишь путями транспорта питательных веществ и метаболитов, то нейроглиальные клетки, очевидно, служат своеобразными хранилищами, в которых происходит накопление их впрок для последующего транспорта в нейроны. Вполне вероятно, что именно эта последняя особенность глиальных клеток и привела к появлению в их цитоплазме больших и малых ограниченных мембранами резервуаров. Наши наблюдения показали, что длительное голодание медицинских пиявок приводит к резкому уменьшению количества и электронно-оптической плотности содержимого мембранограниченных структур в цитоплазме нейроглиальных клеток по сравнению с теми особями, брюшная нервная цепочка которых отпрепарировалась через 5–10 дней после очередного питания. Рассматривая внутриклеточные резервуары нейроглии как хранилища жидкости и метаболитов, мы полагаем, что за счет их содержимого и осуществляется поддержание функциональной и метаболической активности нейронов в процессе длительного голодания животных, которое может затягиваться на неопределенное время. Медицинская пиявка – гематофаг. В нашей лаборатории медицинские пиявки подвергались направленному голоданию до 24 мес.

В целом у гельминтов, являющихся представителями различных типов червей, в тонком строении нервной системы встречено немало интересных структурных особенностей, отражающих богатые пластические возможности нейронов к выполнению своих функций. Наиболее интересными в этом отношении оказались сколециды, ведущие эндопаразитический образ жизни и, в частности, скребни, представляющие собой слепую ветвь эволюции.

Литература

1. *Odening K.* Einige Gedanken zum Thema Parasitismus und Evolution // *Biol. Rudsch.* – 1983. – Bd. 21, N. 2 – S. 93–102.
2. *Hodda M.* Phylum Nematoda Cobb 1932 // *Zootaxa.* – 2011. – No 3148. – P. 63–95.
3. *Голубев А.И., Санаев Е.А., Герасимов Н.Н.* Изменение ультраструктурной организации нейронов *Chaetogaster lynnaei* при переходе к паразитическому образу жизни // *Паразитология.* – 1978. – Т. 12, № 4 – С. 354–360.
4. *Bullock T.H., Horridge G.A.* Structure and function in the nervous systems of invertebrates. – San Francisco: W. H. Freeman, 1965. – 919 p.
5. *Конорски Ю.* Интегративная деятельность мозга. – М.: Мир, 1970. – 420 с.
6. *Котляр Б.И.* Пластичность нервных клеток. – М.: Моск. гос. ун-т, 1977. – 149 с.
7. *Тирас Н.Р.* Ультраструктурные исследования пластичности маутнеровских нейронов с использованием биологически активных веществ // *Ультраструктура нейронов и фармакологические воздействия.* – Пушкино, 1981. – С. 134–141.
8. *Мошков Д.А.* Адаптация и ультраструктура нейрона. – М.: Наука, 1985. – 200 с.

9. *Rodríguez F.D., Vecino E.* Stem cell plasticity, neuroprotection and regeneration in human eye diseases // *Curr. Stem Cell Res. Ther.* – 2011. – V. 6, No 1. – P. 73–81. – doi: 10.2174/157488811794480708.
10. *Голубев А.И., Малютина Л.В., Сальникова М.М.* Частные особенности ультраструктуры и химизма нейронов паразитических сколецид // *Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки.* – 2007. – Т. 149, кн. 3. – С. 99–106.
11. *Шмальгаузен И.И.* Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). – М.-Л.: Изд-во АН СССР – 1946. – 396 с.
12. *Иванов А.В.* К вопросу о метамерии ленточных червей // *Труды Зоол. ин-та АН СССР.* – 1979. – Т. 84. – С. 25–33.
13. *Голубев А.И.* Электронная микроскопия нервной системы червей. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1982. – 109 с.
14. *Salnikova M.M., Golubev A.I., Malutina L.V., Zabolin Y.I.* Ultrastructure of the cerebral ganglion of the acanthocephalan *Corynosoma strumosum* // *Invertebr. Zool.* – 2017. – V. 14, No 2. – P. 181–189. – doi: 10.15298/invertzool.14.2.13.
15. *Kuffler S.W., Potter D.D.* Glia in the leech central nervous systems: physiological properties and neuron-glia relationships // *J. Neurophysiol.* – 1964. – V. 27, No 2. – P. 290–320.

Поступила в редакцию
30.05.17

Голубев Анатолий Иванович, доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и общей биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: anatolii.golubev_1937@mail.ru

Малютина Людмила Васильевна, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и общей биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: Ludmila.Malutina06@gmail.com

Сальникова Марина Михайловна, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и общей биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: m_salnikova@mail.ru

Заботин Ярослав Игоревич, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и общей биологии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: yaroslav_zabotin@rambler.ru

Cellular Plasticity of Nervous System of Helminthes at the Ultrastructural LevelA.I. Golubev^{*}, L.V. Malutina^{**}, M.M. Salnikova^{***}, Ya.I. Zabolin^{****}

Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia

E-mail: ^{*}anatolii.golubev_1937@mail.ru, ^{**}Ludmila.Malutina06@gmail.com,
^{***}m_salnikova@mail.ru, ^{****}yaroslav_zabolin@rambler.ru

Received May 30, 2017

Abstract

Radical restructuring of the organism caused by the endoparasitic way of life largely influences the organization of the nervous system as the main mediator in relations with the environment, in particular with the internal environment of the host. Based on the original data on the fine structure of the nervous system of 18 species of helminthes from the phyla Plathelminthes, Nematoda, Acanthocephala, and Annelida, the idea of some plastic possibilities of nerve and neuroglial cells of worms, which, in our opinion, reflect their parasitic way of life, has been formulated. Particular attention has been paid to the structural plasticity of neurons of free-living and endoparasitic ecomorphs of the same species of oligochaetes, the ultrastructural differences of scolex and proglottid nerve cells of cestodes in the light of the strobilar theory, and the evolutionary role of the number of hosts in the life cycle of helminthes in the formation of the ultrastructure of their neurons.

Keywords: helminthes, plasticity, neurons, neuroglia, ultrastructure

Figure Captions

- Fig. 1. Structural variations of the Nissl body in neurons of the nerve cord ganglia of the strobile of the cestode *Dipylidium caninum*. N – nucleus. Scale: 0.5 μm.
- Fig. 2. The structural scheme of scolex neuron of the procercoid of *Pelichnibothrium speciosum*. The arrows show plasmalemma invaginations and “lamellated corpuscles”. A region of the “lamellated corpuscle” is shown on the right side. Scale: 0.5 μm.
- Fig. 3. A neuron region of the nematode *Oswaldocruzia biolata*. N – neuron nucleus. The arrows show the plasmalemma. Scale: 0.5 μm.
- Fig. 4. A neuron region from the brain of the tapeworm *Digramma interrupta*. N – neuron nucleus. The arrows show plasmalemma invaginations. Scale: 0.5 μm.
- Fig. 5. Extracellular canals (ECC) in the neuroglial cell from the ganglia clusters of the ventral nerve cord of the European medicinal leech (*Hirudo medicinalis*). M – mitochondria, RG – cytoplasmic reservoirs in the neuroglial cell. Scale: 0.5 μm.
- Fig. 6. A region of the neuroglial cell of *Hirudo medicinalis*. M – mitochondria, RG – cytoplasmic reservoirs in the neuroglial cell, CPB – cytoplasmic bubbles. The arrow shows the area where a cytoplasmic bubble can possibly develop. Scale: 0.5 μm.
- Fig. 7. The scheme showing the arrangement of membrane-bound reservoirs in the cytoplasm of the neuroglial cell within the ganglia clusters of the ventral nerve cord of *Hirudo medicinalis*. M – mitochondria, RG – cytoplasmic reservoirs in the neuroglial cell.

References

1. Odening K. Einige Gedanken zum Thema Parasitismus und Evolution. *Biol. Rudsch.*, 1983, Bd. 21, H. 2, S. 93–102. (In German)
2. Hodda M. Phylum Nematoda Cobb 1932. *Zootaxa*, 2011, no. 3148, pp. 63–95.

3. Golubev A.I., Sapaev E.A., Gerasimov N.N. Change in the ultrastructural organization of *Chaetogaster lymnaei* neurons in the transition to the parasitic form of life. *Parazitologiya*, 1978, vol. 12, no. 4, pp. 354–360. (In Russian)
4. Bullock T.H., Horridge G.A. Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates. San Francisco, W. H. Freeman, 1965. 919 p.
5. Konorski Ju. Integrative Activity of the Brain. Moscow, Mir. 1970. 420 p. (In Russian)
6. Kotlyar B.I. Plasticity of Nerve Cells. Moscow, Mosk. Gos. Univ., 1977. 149 p. (In Russian)
7. Tiras N.R. Ultrastructure of Neurons and Pharmacological Impact. *Ul'trastrukturnye issledovaniya plastichnosti mautnerovskikh neironov s ispol'zovaniem biologicheskii aktivnykh veshchestv* [Ultrastructural Studies of the Plasticity of Mauthner Neurons using Biologically Active Substances]. Pushchino, 1981, pp. 134–141. (In Russian)
8. Moshkov D.A. Adaptation and Ultrastructure of the Neuron. Moscow, Nauka, 1985. 200 p. (In Russian)
9. Rodríguez F.D., Vecino E. Stem cell plasticity, neuroprotection and regeneration in human eye diseases. *Curr. Stem Cell Res. Ther.*, 2011, vol. 6, no. 1, pp. 73–81. doi: 10.2174/157488811794480708.
10. Golubev A.I., Maljutina L.V., Salnikova M.M. Particular features of the ultrastructure and chemistry of neurons of parasitic scolecids. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennyye Nauki*, 2007, vol. 149, no. 3, pp. 99–106. (In Russian)
11. Shmalgauzen I.I. Factors of Evolution (The Theory of Stabilizing Selection). Moscow, Leningrad. Izd. Akad. Nauk SSSR, 1946. 396 p. (In Russian)
12. Ivanov A.V. On the problem of the metamery of tapeworms. *Tr. Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1979, vol. 84, pp. 25–33. (In Russian)
13. Golubev A.I. Electron Microscopy of the Nervous System of Worms. Kazan, Izd. Kazan. Univ, 1982. 109 p. (In Russian)
14. Salnikova M.M., Golubev A.I., Malutina L.V., Zabotin Y.I. Ultrastructure of the cerebral ganglion of the acanthocephalan *Corynosoma strumosum*. *Invertebr. Zool.*, 2017, vol. 14, no. 2, pp. 181–189. doi: 10.15298/invertzool.14.2.13.
15. Kuffler S.W., Potter D.D. Glia in the leech central nervous systems: Physiological properties and neuron-glia relationships. *J. Neurophysiol.*, 1964, vol. 27, no. 2, pp. 290–320.

⟨ **Для цитирования:** Голубев А.И., Малютина Л.В., Сальникова М.М., Заботин Я.И. Пластичность клеток нервной системы гельминтов на ультраструктурном уровне // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2017. – Т. 159, кн. 3. – С. 409–420. ⟩

⟨ **For citation:** Golubev A.I., Malutina L.V., Salnikova M.M., Zabotin Ya.I. Cellular plasticity of nervous system of helminthes at the ultrastructural level. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennyye Nauki*, 2017, vol. 159, no. 3, pp. 409–420. (In Russian) ⟩