

А. И. Голубев  
Л. В. Малютина  
Р. М. Сабиров

# АРХИТЕКТОНИКА ПРОСТЫХ НЕРВНЫХ СИСТЕМ

*Учебное пособие*



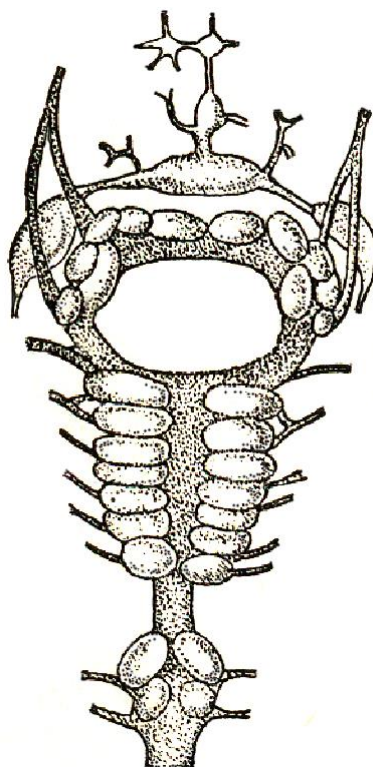
Казань

2020

А. И. Голубев, Л. В. Малютина, Р. М. Сабиров

## АРХИТЕКТОНИКА ПРОСТЫХ НЕРВНЫХ СИСТЕМ

*Учебное пособие*



КАЗАНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

2020

УДК 591.481.42 : 595.1

ББК 28с

С 59

*Печатается по рекомендации Учебно-методической комиссии  
Института фундаментальной медицины и биологии КФУ  
протокол № 4 от 22 января 2020 г.*

**Научный редактор -**

В. н.с. кафедры зоологии беспозвоночных МГУ им. М. В. Ломоносова  
д. б. н. **Н. М. Бисерова**

**Рецензент -**

Зав. лабораторией микроскопии КИББ ФИЦ «Казанский научный центр РАН»  
д. б. н. **В. В. Сальников**

**Голубев А. И.**

**С 59 Архитектоника простых нервных систем.** Учебное пособие / Голубев А.И.,  
Малютина Л.В., Сабилов Р.М. / - Казань: Казан. ун-т, 2020. - Учебное пособие. – 138  
с.

Пособие содержит основные понятия и сведения по сравнительной морфологии нервной системы разных групп червеобразных беспозвоночных, которых ранее относили к низшим Bilateria. В настоящий момент эти группы помещены в разделы Xenacoelomorpha, Spiralia, Ecdysozoa. Рассматривается организация нервных систем от уровня нервного плексуса и проортогона до высокоорганизованного ортогона и узловой нервной системы. Помимо обширных литературных данных, в пособие включены оригинальные сведения по нервной системе свободноживущих и паразитических червей, полученные в результате многолетних исследований методами световой и электронной микроскопии на кафедре зоологии и общей биологии Казанского университета.

Предназначено для студентов биологического направления подготовки, изучающих курсы «Эволюционная и функциональная морфология животных», «Большой практикум по зоологии беспозвоночных», «Сравнительная анатомия (органология) беспозвоночных», «Проблемы филогенетики и систематики животных» и др. а также для студентов медицинских, сельскохозяйственных, ветеринарных и педагогических направлений подготовки, интересующихся проблемами современной эволюционной морфологии.

Рис на 1 с. - надглоточная и подглоточная ганглиозная масса *Hirudo medicinalis* (по Ливанову, 1940); рис на 4 с. обложки – фотографии А.И. Голубева, полученные на трансмиссионном электронном микроскопе.

**УДК 591.481.42 : 595.1**

**ББК 28с**

© Голубев А.И., Малютина Л.В.,  
Сабилов Р.М., 2020

© Казанский университет, 2020

## СОДЕРЖАНИЕ

1. ТИПЫ НЕРВНЫХ СИСТЕМ .....	4
2. ПЛАНЫ СТРОЕНИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ БЕСКИШЕЧНЫХ (ТИП XENACOELOMORPHA) .....	6
3. АРХИТЕКТОНИКА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ (ТИП PLATHELMINTES) .....	10
3.1. Турбеллярии (Класс Turbellaria) .....	10
3.2. Дигенетические сосальщики (Класс Trematoda) .....	17
3.3. Моногенетические сосальщики (Класс Monogenea) .....	24
3.4. Ленточные черви (Класс Cestoda) .....	30
4. АРХИТЕКТОНИКА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ НЕМЕРТИН (ТИП NEMERTINI) .....	36
5. АРХИТЕКТОНИКА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ КОЛЬЧАТЫХ ЧЕРВЕЙ (ТИП ANNELIDA) .....	43
5.1. Олигомерные кольцецы (Класс Dinophilida) .....	43
5.2. Многощетинковые кольцецы (Класс Polychaeta) .....	51
5.3. Малощетинковые кольцецы (Класс Oligochaeta) .....	60
5.4. Пиявки (Класс Hirudinea) .....	75
6. ОРГАНИЗАЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ СКРЕБНЕЙ (ТИП ASCANTHOSERIALA) .....	106
7. СТРОЕНИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ КРУГЛЫХ ЧЕРВЕЙ (ТИП NEMATODA) .....	115
ЛИТЕРАТУРА .....	125



## 1. ТИПЫ НЕРВНЫХ СИСТЕМ

В процессе филогенеза у животных различных уровней организации сформировались четыре основных типа нервного аппарата: диффузная, стволовая, узловая и трубчатая нервные системы.

Диффузная нервная система является наиболее древней и примитивной. Примитивность ее определяется сетевидным расположением отдельных нейронов, в отсутствии длинных проводящих путей и деления на центральные и периферические отделы. Впервые она появляется у кишечнополостных.

Со временем, в результате усложнения двигательного аппарата и появления простейших органов чувств, у некоторых форм кишечнополостных (в частности гидроидных и сцифоидных медуз) часть нервных клеток объединяются в ганглиозные скопления. Такой тип нервной системы получает название «диффузно-узловой».

Стволовая нервная система формировалась за счет концентрации отдельных нервных клеток в структуры типа церебральных ганглиев или окологлоточных нервных колец и отходящих от них нервных стволов.

Постепенно продольно ориентированные нервные стволы становились связанными многочисленными поперечными и кольцевыми комиссурами. В целом, вся конструкция принимала вид своеобразной решетки. При изучении нервной системы *Bothrioplana semperi*, турбеллярии из отряда Proseriata, Е. Рейзингер (Reisinger, 1925) назвал такую решетку «ортогоном». В настоящее время ортогональная нервная система (ортогон) рассматривается как основная составляющая стволовой нервной системы.

В отличие от высокоорганизованных ресничных червей, мозг сравнительно примитивных турбеллярий не оказывает большого влияния на ортогон (Иванов, Мамкаев, 1973). Так, у представителей отряда Proseriata продольные стволы ортогона, проходящие мимо мозга, связаны с ним лишь коннективами (рис. 1).

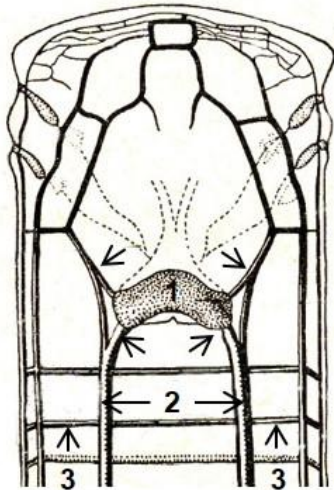


Рис. 1. Схема строения переднего отдела нервной системы турбеллярии *Bothrioplana semperi* (Proseriata).

Условные обозначения: 1 - мозг, 2 - брюшные нервные стволы, 3 - комиссуры. Стрелками указаны коннективы, соединяющие брюшные нервные стволы с мозгом (по Reisinger, 1925; из Иванов, Мамкаев, 1973).

Узловая нервная система вполне оправдывает свое название. Большая часть нейронов ее центрального отдела собрана в нервные узлы - ганглии, причем отдельные из них специализируются на иннервации целых частей тела или отдельных его органов. Впервые она появляется у кольчатых червей, брюшная нервная цепочка которых стала прообразом спинного мозга позвоночных животных.

Трубчатая нервная система, в которой отмечается высшая степень концентрации нервных клеток, характерна для хордовых животных. В процессе их эмбриогенеза, на стадии нейруляции, она закладывается над зачатком осевого скелета в виде трубки, имеющей полость - невроцель. У позвоночных передний отдел нервной трубки преобразуется в головной мозг, а остальная ее часть становится спинным мозгом. Невроцель при этом преобразуется в полости желудочков мозга и спинномозговой канал.

Ортогональная нервная система достигла своего высшего развития у плоских червей, имея частные особенности строения в каждом из отдельных таксонов этой большой группы беспозвоночных.

## 2. ПЛАНЫ СТРОЕНИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ БЕСКИШЕЧНЫХ (ТИП XENASOELOMORPHA)

Строение нервной системы Бескишечных (Класс Acoela), которые долгое время считались отрядом класса Turbellaria, а сейчас вместе с Xenoturbellida и Nemertodermatida оказались возведенными в отдельный тип Xenacoelomorpha, до сих пор является предметом дискуссий. При разработке первой системы классификации ортогонов модель строения нервной системы Acoela *Convoluta convoluta* была названа «проортогоном» (Иоффе, 1990) (рис. 2).

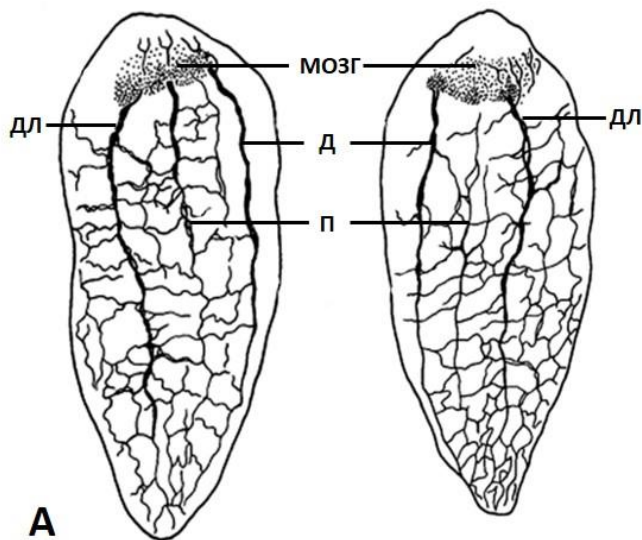
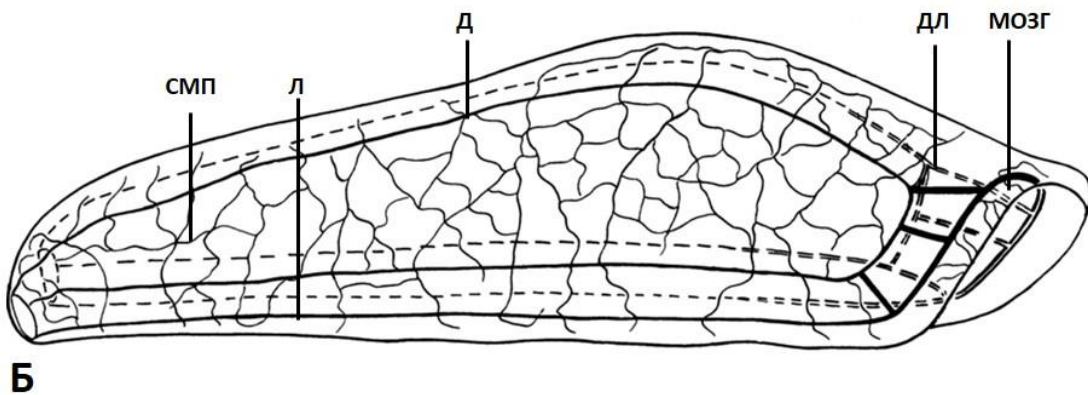


Рис. 2. Строение нервной системы Acoela.

А - строение нервной системы правой и левой сторон тела бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (по Богута, 1976); Б - схема строения нервной системы *Convoluta bifoviolata* (по Kotikova, 1986).

Условные обозначения: Д, ДЛ, П - дорсальные, дорсолатеральные и промежуточные нервные стволы, СМП - субмускулярный нервный плексус.



По описанию Б. И. Иоффе: «Проводящие пути представлены только стволами, которые морфологически не полностью отдифференцированы от плексуса: в задней половине тела они не соединяются между собой, но постепенно истончаясь, «растворяются» в нем. Выраженные комиссуры отсутствуют».

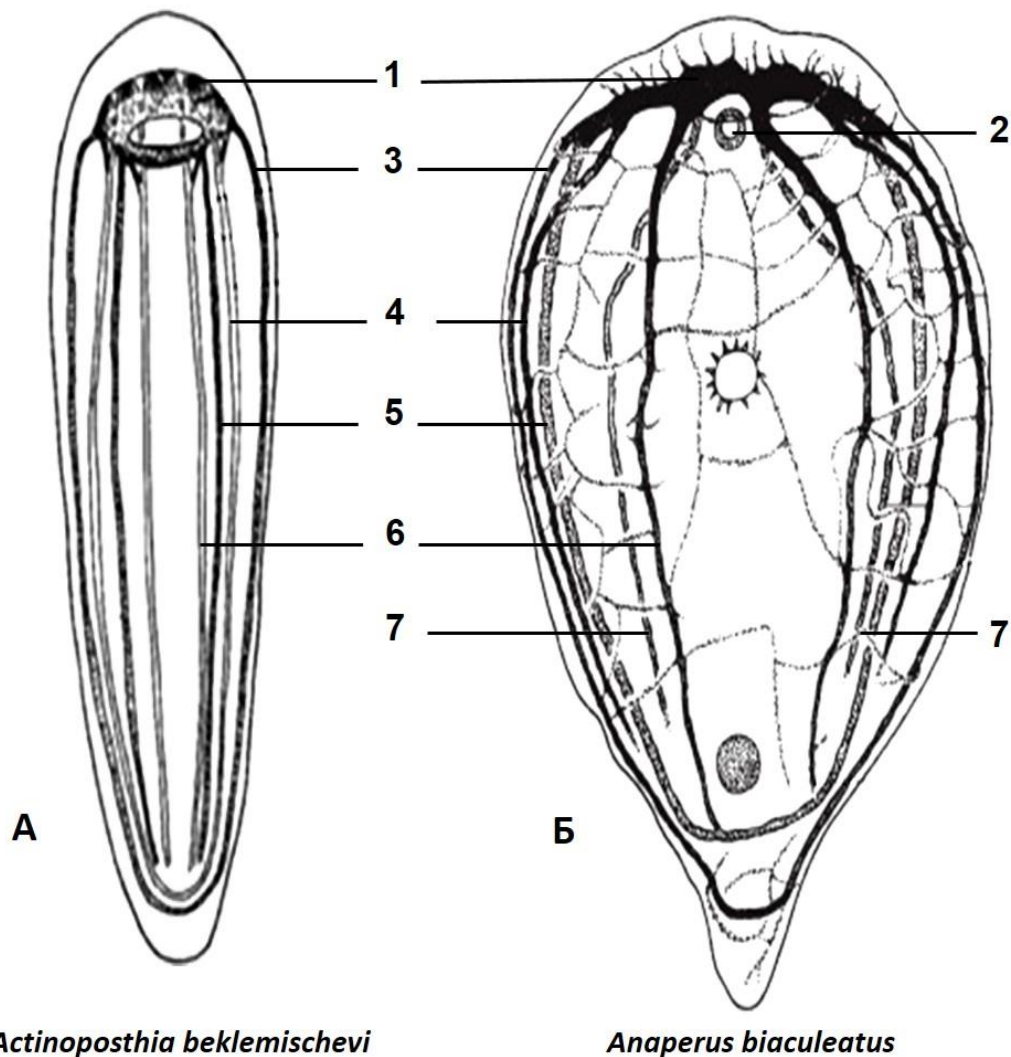


Рис. 3. Организация нервной системы Acoela с разным строением мозга и количеством продольных нервных стволов. **A** - *Actinoposthia beklemishevi* (по Kotikova, Raikova, 2008); **Б** - *Anaperus biaculeatus* (по Raikova et al., 1998).

Условные обозначения: 1 - мозг, 2 -статоцист, 3 - латеральные нервные стволы, 4 - дорсолатеральные нервные стволы, 5 - вентральные нервные стволы, 6 - дорсальные нервные стволы, 7 - нервный ствол маргинальной мускулатуры.

Ведущие специалисты нашей страны в области изучения нервной системы плоских червей Е. А. Котикова и О. И. Райкова считают, что ортогон у бескишечных как таковой отсутствует (Котикова, 1991; Котикова, Райкова, 2007, 2008; Котикова, 2009) (рис. 3).

Создается впечатление, что нервная система бескишечных в полной мере отвечает исходной, первозданной форме строения стволовой нервной системы. У большинства Acoela нервная система полностью погружена в паренхиму и залегает субмускулярно. Другой характерной особенностью нервной системы этих червей является высокий уровень ее пластичности. Это ярко проявляет себя как в структуре мозга, так и в строении и количестве связанных с ним нервных стволов.

Бескишечные расположены в самом основании группы Bilateria. Именно у них впервые формируется мозг. О его сравнительной примитивности можно судить по отсутствию внешней оболочки и наличию среди нейронов таких образований как протоки фронтальных желез, продольных и дорсовентральных мышечных волокон. Черты примитивности несет в себе и сама конструкция мозга. Он имеет вид кольца, дуги или нескольких кольцевых комиссур, соединенных продольными мозговыми коннективами. Такой мозг называют комиссуральным. Нередко такой мозг принимает вид своеобразных розеток за счет сложных отношений составляющих его элементов (рис. 4).

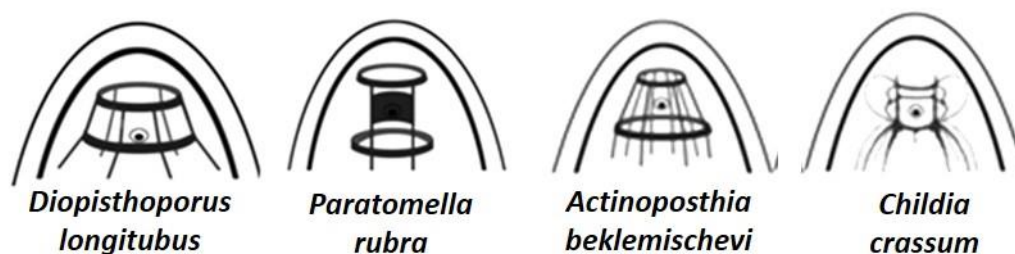


Рис. 4. Схемы строения комиссурального мозга некоторых видов Acoela (по Raikova et al., 2016)

Количество нервных стволов, связанных с мозгом, у разных представителей Асоела далеко не одинаково. Чаще всего количество стволов парное - от одной до шести пар. Однако в природе есть виды и с 9 стволами, у которых имеется непарный дорсальный ствол. К таким, например, относится беломорская бескишечная турбеллярия *Baltolimania sp.* (Котикова, 1991). Название нервных стволов определяется их местом залегания в теле червей. Часть одноименных продольных стволов на заднем конце тела может сливаться друг с другом. Другие, утончаясь и, часто теряя продольную ориентацию, «растворяются» в субэпидермальном нервном плексусе (рис. 2). Дорсальная часть нервной системы Асоела развита сильнее вентральной стороны вне зависимости от строения мозга и числа нервных стволов (Котикова, Райкова, 2007). Применение новых методов выявления нейропептидов в нервной системе беспозвоночных, в частности с использованием антител SALMFamide 2 и 5-HT, позволило обнаружить в различных участках тела некоторых Асоела комиссуры, связывающие продольные нервные стволы (Dittmann et al., 2018) (рис. 5). Последнее обстоятельство позволяет предположить, что дискуссия об ортогональном строении нервной системы Асоела еще не закончена.

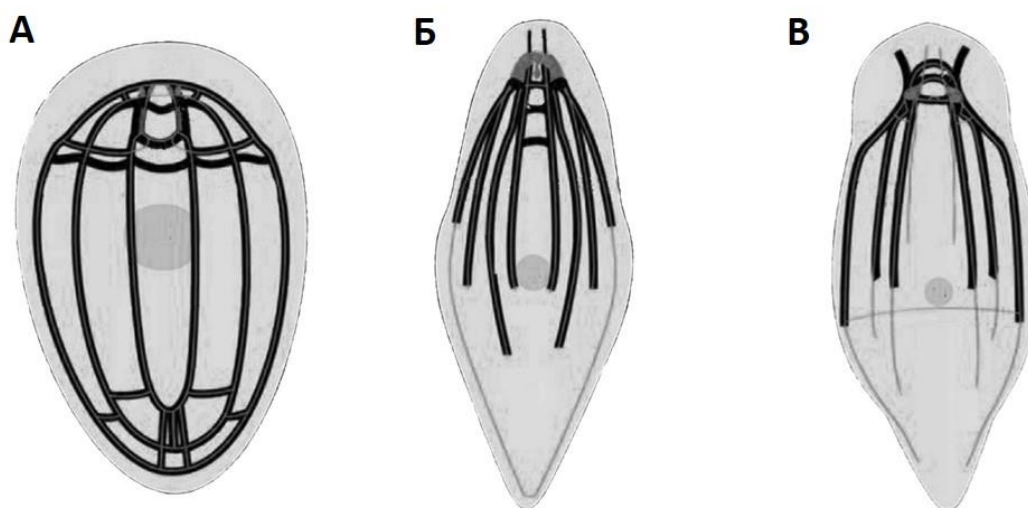


Рис. 5. Схемы строения нервной системы бескишечных, полученные методом «окрашивания» антителами SALMFamide 2 и 5-HT. **А** - *Symsagittifera psammophila*; **Б** - *Isodiametra pulchra*; **В** - *Aphanostoma pisae* (по Dittmann et al., 2018).



### 3. АРХИТЕКТОНИКА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ (ТИП PLATHELMINTES)

#### 3.1. Турбеллярии (Класс Turbellaria)

В эволюции нервной системы турбеллярий хорошо прослеживаются два параллельно протекающих процесса - погружение в паренхиму и концентрация составляющих элементов. Последнее явление выражается в уменьшении числа продольных нервных стволов и связывающих их комиссур. В свое время - это явление получило название «олигомеризация» (Догель, 1954).

Ортогон турбеллярий включает в себя парное количество продольных нервных стволов. Однако, количество пар может быть разным. У *Mesostoma ehrenbergi*, например, их всего одна (рис. 6А), у многоветвистых турбеллярий (*Polycladida*) - две, у большинства рабдоцельных турбеллярий - три (рис. 6 Б, В, Г), а у просериат (*Proseriata*) - четыре (рис.6 Д). Четырьмя парами нервных стволов обладает и *Bothrioplana semperi*, нервная система которой с легкой руки Е. Рейзингера (Reisinger, 1925) и стала историческим эталоном ортогона (рис.6 Е). Долгое время этот вид имел твердую прописку среди турбеллярий, но затем, на основе генетических тестов, был отнесен в отряд других плоских червей – *Bothrioplanida*, Sopot- Ehlers, 1985.

В отличие от *Acoela*, у которых по мощности заметно выделяются дорсолатеральные и дорсальные стволы, у турбеллярий наиболее развитыми оказываются вентральные (брюшные) нервные стволы. Последние непосредственно отходят от мозга. Остальные нервные стволы обычно связаны с мозгом лишь корешками. Есть и исключения из этих правил. Так, у недавно описанной паразитической турбеллярии *Notentera ivanovi* все продольные нервные стволы связаны с мозгом исключительно за счет корешков (рис. 6 В).

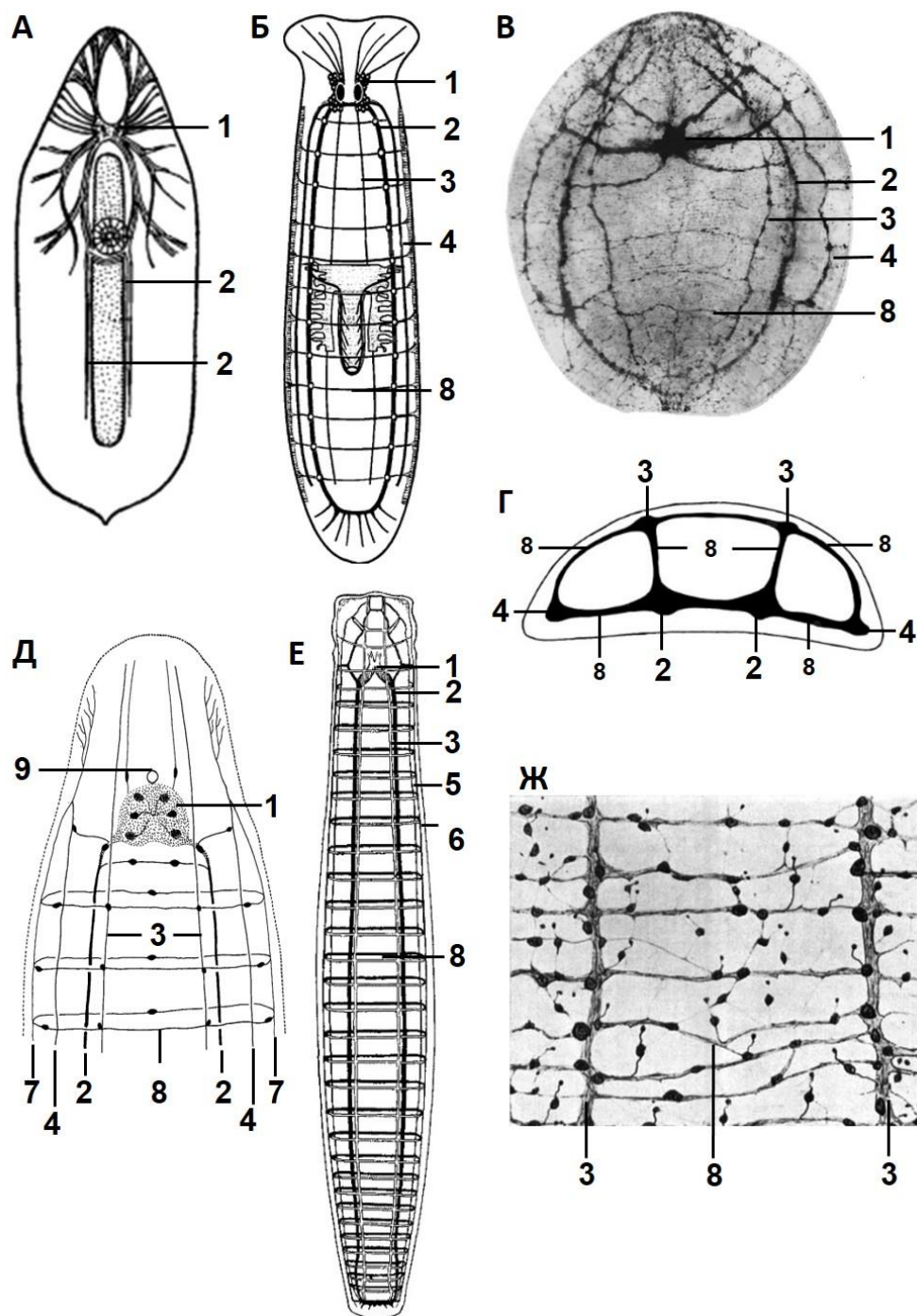


Рис. 6. Типы организации нервной системы представителей ресничных червей. А - *Mesostoma ehrenbergi* (по Иванов, Мамкаев, 1973); Б – обобщенная схема строения нервной системы турбеллярий (по Halton, Gustafsson, 1996); В - паразитическая турбеллярия *Notentera ivanovi* (вид с брюшной стороны) (Raikova et al., 2017); Г - обобщенная схема расположения нервных стволов (поперечный срез) (по Sluys, 1989); Д – *Bothriomolus balticus* (Proseriata) (по Joffe, Reuter, 1993); Е - общий вид нервной системы *Bothrioplana semperi* (по Reisinger, 1925); Ж - фрагмент ортогона *Bothrioplana semperi* (по Reisinger, 1972).

Условные обозначения: 1 - мозг, 2 - вентральные нервные стволы, 3 - дорсальные нервные стволы, 4 - латеральные нервные стволы, 5 - вентро-латеральные нервные стволы, 6 - дорсолатеральные нервные стволы, 7 - маргинальный нервный ствол, 8 - комиссуры.



Строение мозга турбеллярий характеризуется большим разнообразием. Это проявляется в количестве и тонком строении нейронов, организации нейропилей, в характеристиках межклеточного пространства и, наконец, в наборах сопровождающих элементов вроде клеток - спутников. Так, единого представления о присутствии нейроглии в мозге турбеллярий до сих пор еще не сложилось. Лишь в одной из известных нам работ возможность визуального распознавания нейроглии в мозге турбеллярий с помощью электронного микроскопа решается положительно. Речь идет о планарии *Dugesia dorotocephala* (Morita, Best, 1966). В других сообщениях вопрос о присутствии этих клеток в мозге трехветвистых турбеллярий либо обходится молчанием, либо говорится, что нейроглиальные клетки не обнаружены. Не выявлены клетки, которые по ультратонкому строению и локализации могли бы быть отнесены к нейроглии, и в мозге изученных нами четырех видов планарий (*Armillia livanovi*, *Rimacephalus pulvinar*, *Baikalobia guttata* из озера Байкал и *Dendrocoelum lacteum* из окрестностей Казани - отряд Tricladida) и двух видов прямокишечных турбеллярий (*Mesostoma platygastricum* и *Bothriomesostoma esseni* - отряд Neorahabdocoela) (рис. 7А). Все структурные образования в мозге турбеллярий, отделяющие нейроны и их отростки друг от друга, при тщательном анализе их залегания, оказались выростами клеток паренхимы или мускулатуры.

В образовании продольных нервных стволов и комиссур участие принимают как тела нервных клеток, так и их отростки. У пресноводных трехветвистых турбеллярий (планарий) в нервных стволах, в отличие от мозга, присутствуют и клетки нейроглии (рис. 7 Б). Налицо ярко выраженная неоднозначность степени дифференцировки глиальных клеток в разных отделах центральной нервной системы ресничных червей. Глубинные корни этого явления, по-видимому, следует искать в несинхронности процессов формирования элементов ортогона и эндонального мозга у турбеллярий в процессе их филогенеза. Другого объяснения трудно придумать.

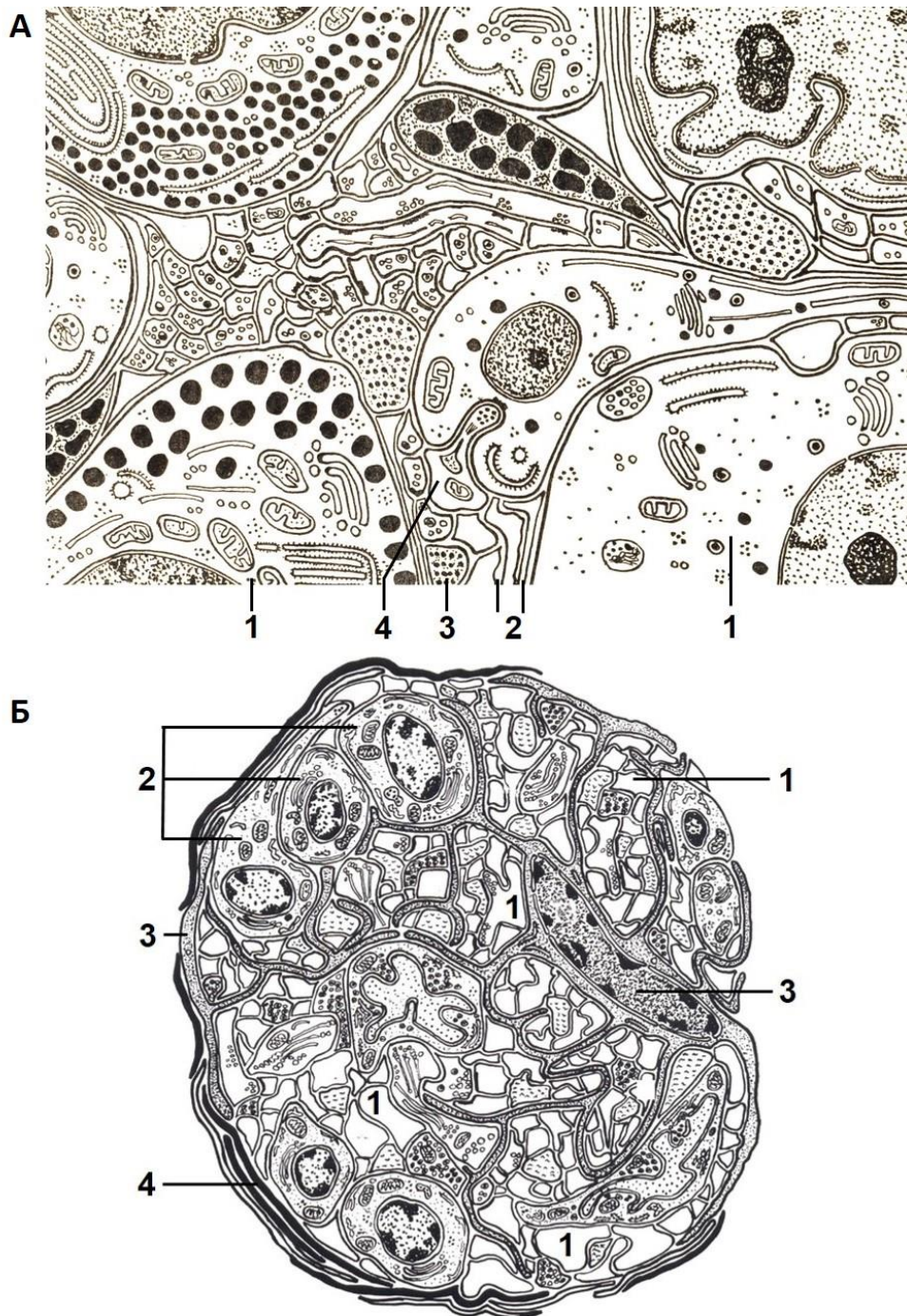


Рис. 7. Схемы ультратонкого строения нервной системы турбеллярий.  
 А - участок мозга прямокишечной турбеллярии (по Голубеву и Малутиной, 1991). Условные обозначения: 1- нервные клетки, 2 – отростки клеток паренхимы, 3 – отросток мышечной клетки, 4 – отросток мышечной клетки с внедрением в тело нейрона; Б – поперечный срез брюшного нервного ствола планарии *Rimaccephalus pulvinar* (по Golubev, 1988).

Условные обозначения: 1 - аксоны, 2 – нервные клетки, 3 –клетки нейроглии, 4 – отростки клеток паренхимы.

Обычно в мозге турбеллярий отмечается от 3 до 4 типов нейронов. Среди них является обязательным присутствие клеток с повышенной секреторной активностью. Распределение нейронов в пределах мозга носит мозаичный характер. Группа отростков нервных клеток, вступающих в синаптические контакты, разбросаны по всему объему мозга в виде отдельных скоплений, названных квазинейропилями.

Количество, местоположение и строение комиссур как у турбеллярий, так и других плоских червей, были использованы в качестве основных критериев при разработке систем классификации ортогонов (Иоффе, 1990, Котикова, 1991).

Характерными для турбеллярий являются ортогоны, названные Б. Иоффе поликомиссуральным (характеризуется большим числом метамерных кольцевых комиссур) (рис. 6 Е), планортогоном (кольцевые комиссуры отсутствуют - *Polycladida*) (рис. 8) и параортогоном. У параортогона попе-

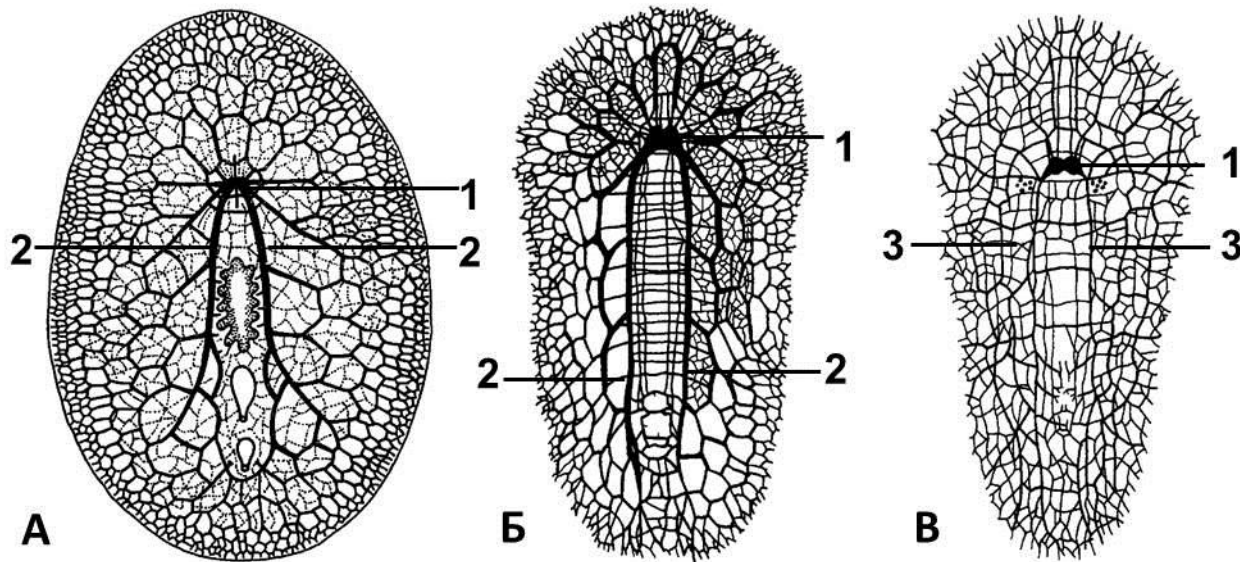


Рис.8. Нервная система многоветвистых турбеллярий (*Polycladida*).

А - *Planocera graffi* - брюшная сторона тела (из Иванов, Мамкаев, 1973, по Lang, 1884); Б, В - *Notoplana acticola* - брюшная и спинная стороны тела (по Кооровитц, Chien, 1974).

Условные обозначения: 1 - мозг, 2 - вентральные нервные стволы, 3 - дорсальные нервные стволы.

речные элементы могут быть представлены всего лишь одной кольцевой комиссурой или наборами кольцевых, полукольцевых и поперечных комиссур по всей длине тела (рис. 9 А - Е).

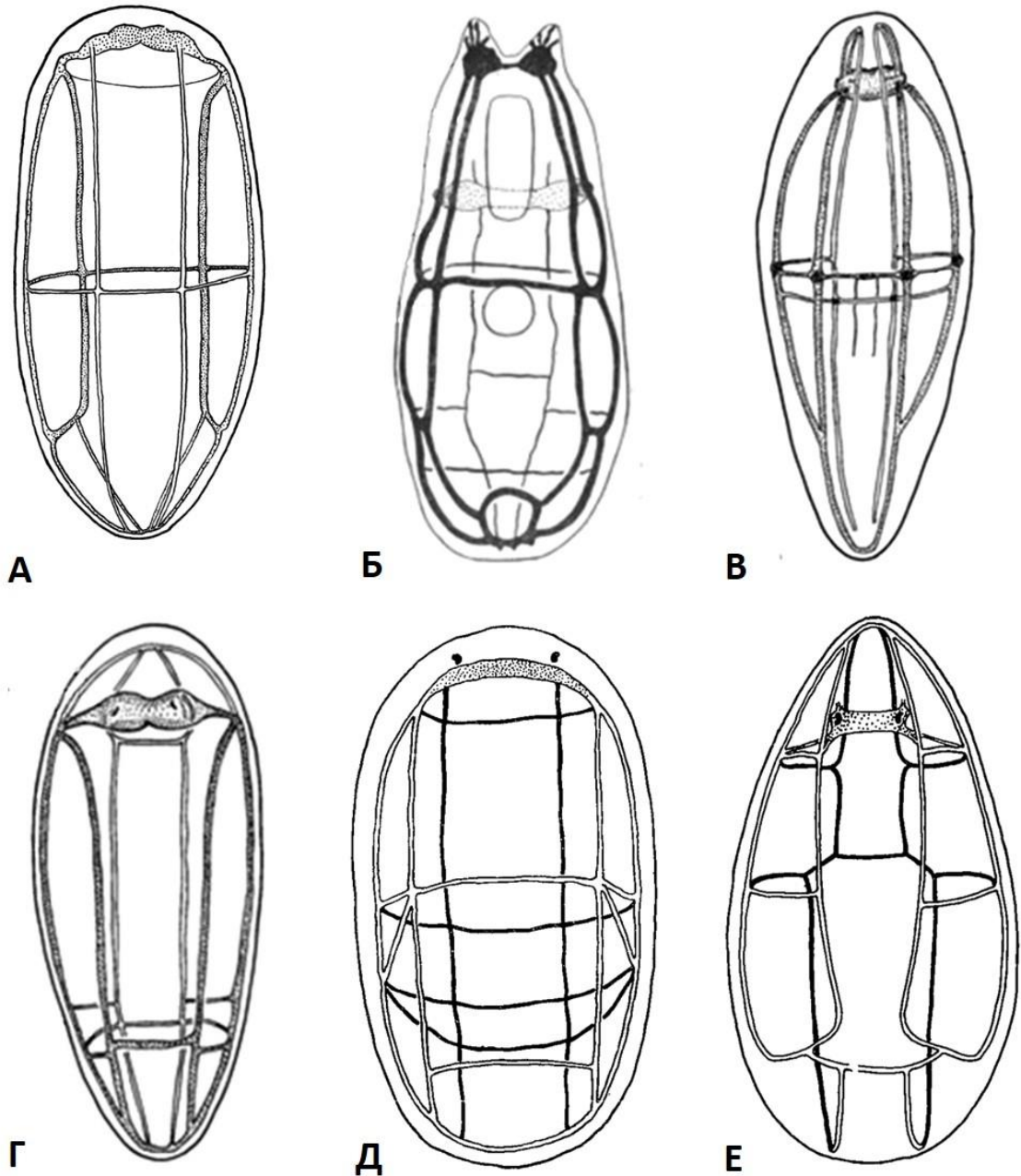


Рис. 9. Пространственная связь нервных стволов и комиссур в центральной нервной системе турбеллярий.

**А** - *Halammovortex macropharynx* (Dalyellioida) (по Koticova, 1986); **Б** - *Troglocaridicola mrazeki* (Темноcephалида) (Иоффе, Котикова, 1983); **В** - *Castrada sp.* (Туфлюпланойда) (Котикова, 1991); **Г** - *Gieyzstoria expedita* (Dalyellioida) (по Котиковой и Райковой, 2008); **Д** - *Coronpharynx pusillus* (Dalyellioida); **Е** - *Trigonostomum breitfussi* (Туфлюпланойда) (по Иоффе, 1990).



Представление о планортогоне крупных *Polycladida* будет не полным, если не добавить несколько штрихов к его описанию. Лучше, чем писал об этом автор термина «планортогон» не скажешь. «От дорсальных и вентральных стволов, а также от мозга в поперечном (или косом, радиальном) направлении отходят ветвящиеся нервные тяжи. Таким образом, формируются две сходные сети: дорсальная и вентральная, соединенные по краям тела характерным маргинальным плексусом. Кроме того, дорсальная и вентральная нервные сети напрямую соединяются мощными дорсо-вентральными коннективами или (реже) более тонкими и многочисленными дорсовентральными тяжами» (Иоффе, 1990). От вентральных и дорсальных стволов отходят несколько пар (от 5 до 9) боковых стволов, которые дихотомически ветвятся и образуют многочисленные связи друг с другом. В результате этого формируется густая сеть, ячейки которой уменьшаются в размерах по мере приближения к краям тела (рис. 8).

Из приведенного рисунка видно, что ортогон с максимальной степенью концентрации проводящих элементов встречается в пределах всех подотрядов рабдоцелид.

### 3.2. Дигенетические сосальщики (Класс Trematoda)

Центральная нервная система дигенетических сосальщиков представлена мозгом и отходящими от него нервными стволами. Мозг состоит из двух ганглиев, расположенных по бокам глотки и соединенных широкой комиссурой (рис. 10). К передней части тела от мозга отходят 1 - 2 пары нервных стволов, к задней - обычно три пары, из которых брюшные (вентральные) стволы достигают наибольшего развития (рис. 11). Подкожное нервное сплетение у трематод отсутствует. У большинства трематод в передней части тела толщина нервных стволов и количество поперечных соединений значительно больше, чем в задней. Это дало повод разделить тело животных на двигательную и половую части (Ошмарин, 1959).

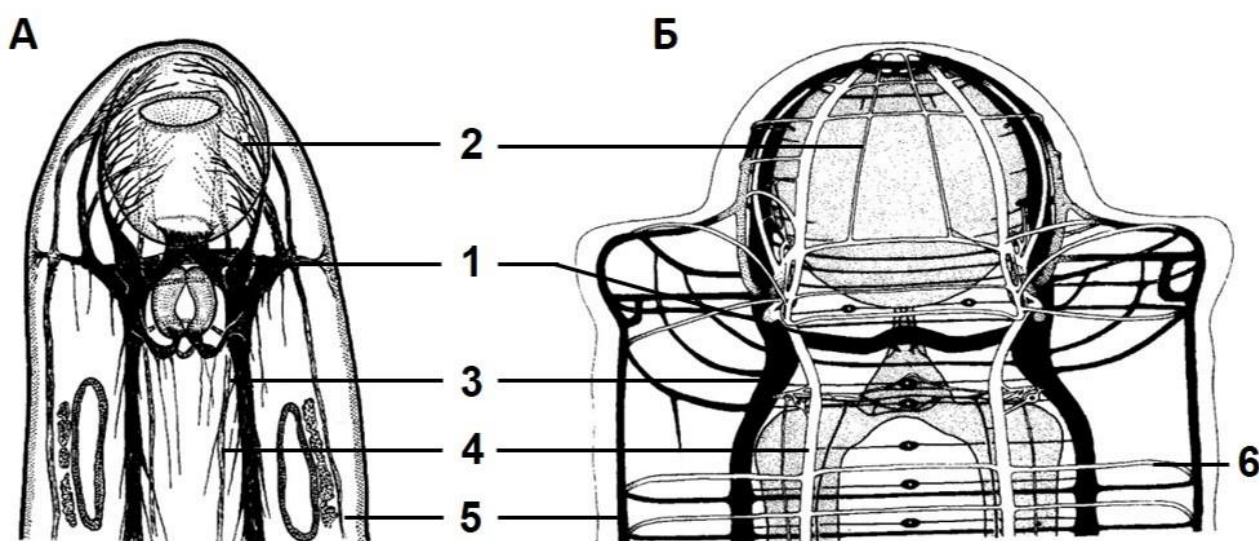


Рис. 10. Строение нервной системы передней части тела двух видов трематод. А - *Postharmostomum helices* (по Ulmer, 1953); Б - *Diaschistorchis multitesticularis* (по Rohde, 1968).

Условные обозначения: 1 - мозг, 2 - нервы головной части тела, 3 - вентральный нервный ствол, 4 - дорсальный нервный ствол, 5 - латеральный нервный ствол, 6 - комиссуры.

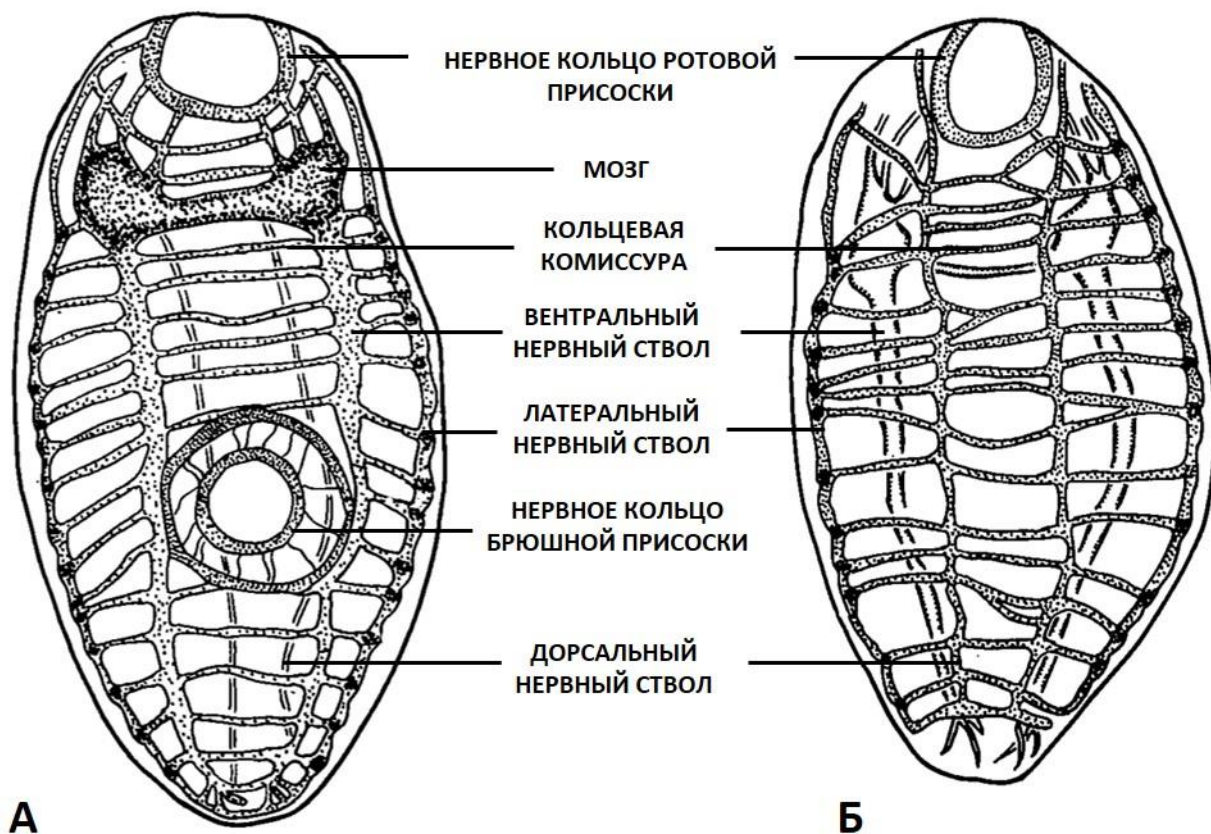


Рис. 11. Схема строения регулярного частого ортогона трематоды *Leucochloridium sp.* А - вид с брюшной стороны; Б - вид со спинной стороны. Реакция на ХЭ (по Котиковой, 1991).

Количество, концентрация и местоположение комиссур могут сильно менять облик ортогона трематод. Это хорошо видно из рисунка 12. В одном случае (Б) - многочисленные кольцевые и полукольцевые комиссуры равномерно распределены по длине тела сосальщика и ячейки ортогона имеют почти прямоугольную форму. В другом (В) - комиссуры плотной группой расположены в первой трети тела трематоды. По классификации Б. И. Иоффе первый тип ортогона получил название «простого эуртогона», второй - «прозостоматного эуртогона» (Иоффе, 1990).

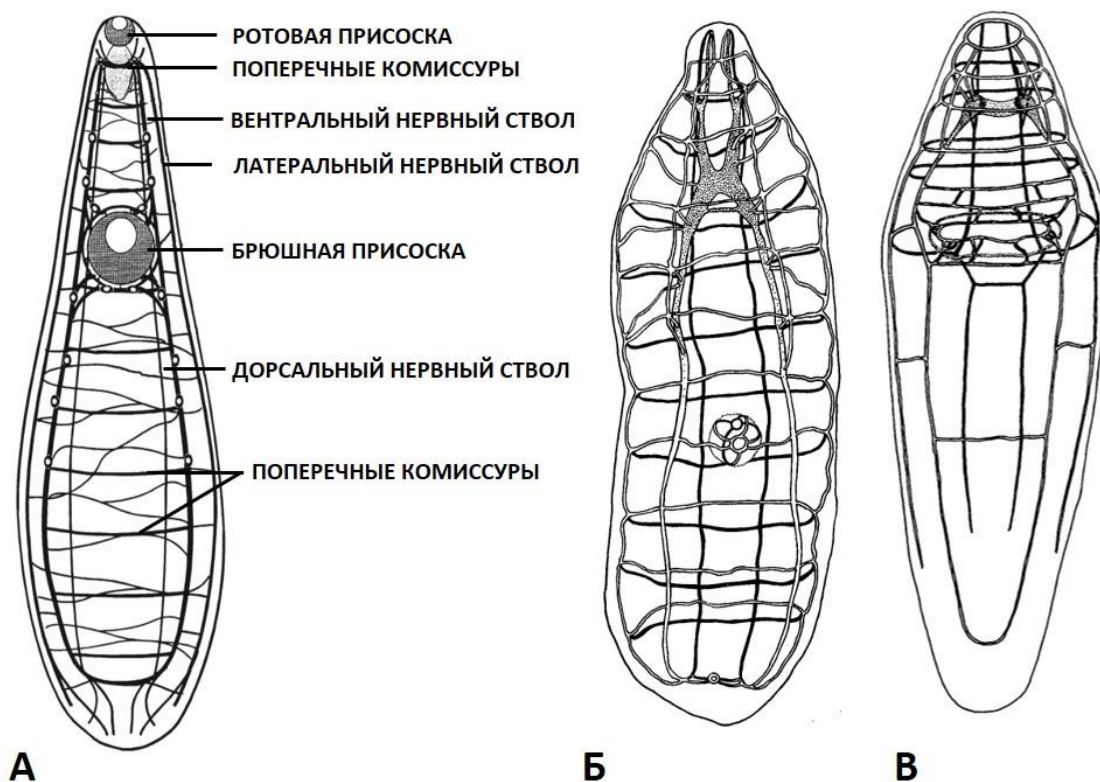


Рис. 12. Строение нервной системы Digenea. А - обобщенная схема строения центральной нервной системы трематод (по Halton, Gustafsson, 1996). Схемы строения ортогонтов с брюшной стороны трематод: Б - *Proisorhynchus squamatus*; В - *Podocutyle atomon* (по Иоффе, 1990).

План строения ортогона трематод во многом определяется величиной и строением тела дигенетических сосальщиков. Примером этого могут служить трематоды *Azygia lucii* и *Phyllodistomum angulatum* (рис. 13).

Первая трематода имеет удлиненную форму. Нервные стволы всех трех пар, отходящих от мозга к задней части тела червей, по всей длине расположены почти параллельно относительно друг друга. В пределах между мозгом и брюшной присоской нервные стволы *Azygia lucii* связаны девятью тесно сближенными кольцевыми комиссурами. Позади брюшной присоски выявлено еще 10 кольцевых комиссур и от 5 до 8 не полных поперечных перемычек (типа дорсолатеральных или дорсовентральных коннективов), расположенных ближе к задней области тела червей (рис. 13 А).





Рис. 13. Схемы строения нервной системы трематод *Azygia lucii* и *Phyllodistomum angulatum* (по Котиковой и Селивановой 1994). Условные обозначения: 8 – поперечная вентральная комиссура.

Тело *Phyllodistomum angulatum* имеет грушевидную форму. Передняя его часть, ограниченная присосками, вытянута в длину, а задняя - расширена и снабжена боковыми выростами. Следуя контурам тела, вентральные и латеральные нервные стволы заходят в эти крыловидные выросты, теряя строгую ориентацию по отношению друг к другу. Всего в нервной системе этой трематоды выявлено 6 комиссур, 5 из которых кольцевые. Все они расположены перед брюшной присоской на одинаковом расстоянии друг от

друга. Шестая комиссура поперечная. Располагается она сразу за брюшной присоской, связывая вентральные нервные стволы. Последняя треть тела остается свободной от каких либо перемычек. Первый тип ортогона назван «регулярным частым», второй «неравномерным» (Котикова, 1991).

Стоит отметить, что ортогоны даже у близкородственных видов дигеней, относящихся к одному роду, могут существенно отличаться по набору и расположению структурных компонентов. На рисунке 14 для сравнения приведены схемы строения нервной системы двух видов шистосом - *Schistosoma haematobium* и *Schistosoma mansoni*, полученные методом выявления холинэстеразы. Разница вполне очевидна. Она проявляется не только в сложности организации нервного аппарата в головных отделах гельминтов, что хорошо видно на приведенных фрагментах этих участков тела взятых для сравнения видов, но и в количестве и пространственном расположении таких структур ортогона, как кольцевые комиссуры или коннективы, связывающие отдельные нервные стволы. Так, у *S. haematobium* кольцевых комиссур, связывающих нервные стволы, значительно больше, чем у *S. mansoni* и собраны они в две группы. Первая - располагается в пространстве между присосками, вторая - занимает место в последней четверти тела. У *S. mansoni* между присосками отмечено всего две кольцевых комиссуры, остальные, собранные в группу, находятся в первой половине тела, позади дорсолатерального коннектива (рис. 14 Б).

Такая же разница и в количестве, и в размещении коннективов, связывающих дорсальные нервные стволы. Общее количество таких соединений у *S. haematobium* одиннадцать. Три из них находятся в первой половине тела, а семь остальных - позади группы кольцевых комиссур (рис. 14 А). У *S. mansoni* отмечено всего четыре таких связки в самом заднем отделе тела (рис. 14 Б). Есть заметная разница и в размещении вентролатеральных коннективов у сравниваемых видов (рис. 14 А, Б).

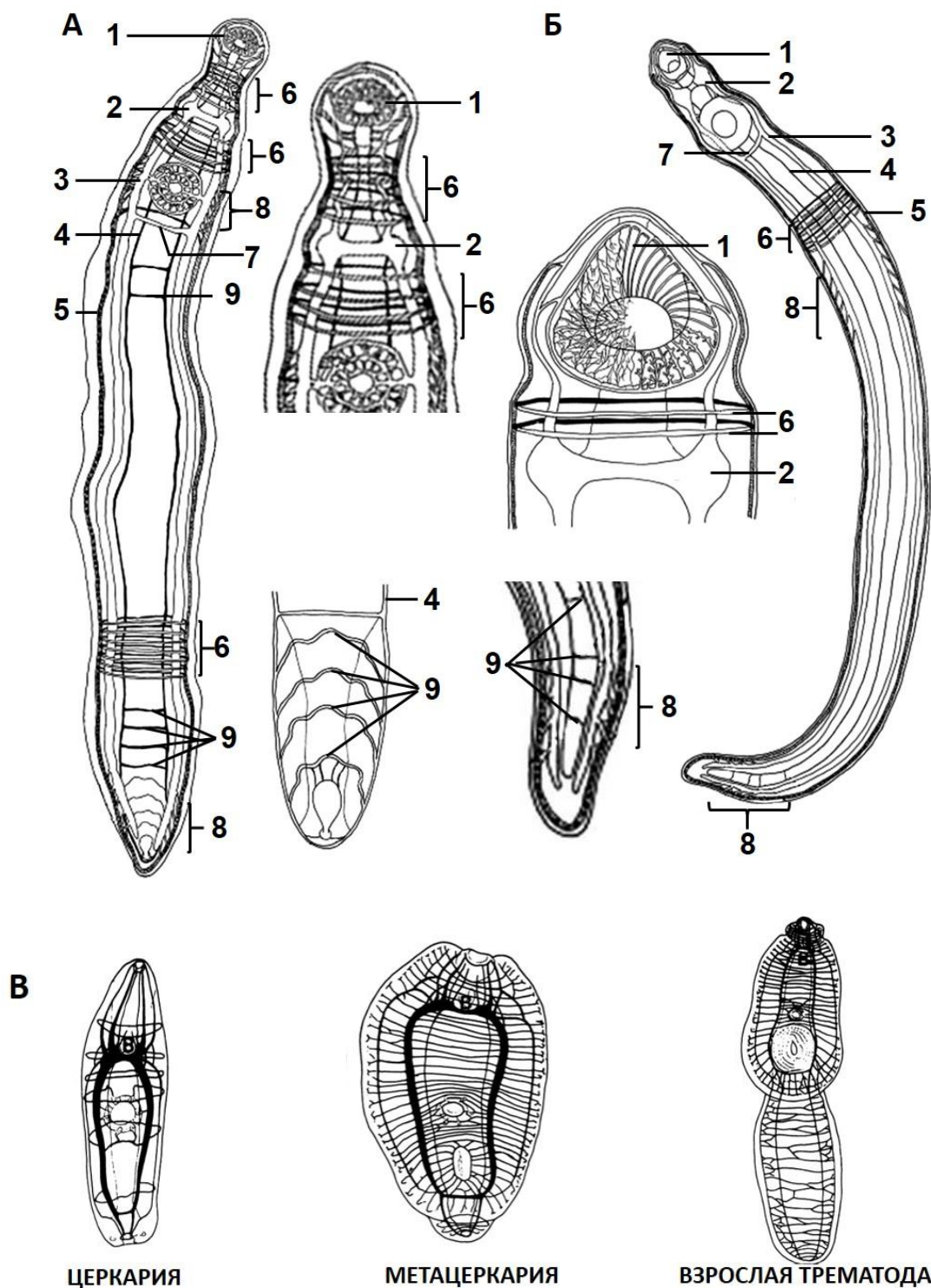


Рис. 14. Вариации ортогона трематод. А, Б - схемы строения центральной нервной системы трематод *Schistosoma haematobium* (А) и *Schistosoma mansoni* (Б), полученные методом выявления холинэстеразы (по Reda et al., 2016); В - изменение структуры ортогона в онтогенезе трематоды *Diplostomum pseudospathaceum* (по Grabda-Kazubaska et al., 1991).

Условные обозначения: 1 - ротовая присоска, 2 - мозг, 3 - вентральный нервный ствол, 4 - дорсальный нервный ствол, 5 - латеральный нервный ствол, 6 - кольцевые комиссуры, 7 - вентральная комиссура, 8 - вентролатеральные комиссуры, 9 - дорсальные комиссуры.

Проведенное сравнение – яркий пример внутривидовой изменчивости на уровне организации нервной системы беспозвоночных. Еще более контрастно проявляются изменения в структуре ортогониев в процессе метаморфоза трематод (рис. 14 В).

В отличие от половозрелых особей (марит), у церкарий, которые являются второй личиночной стадией в жизненном цикле трематод, имеется специализированный локомоторный орган – сравнительно длинный и ломкий хвост. Электронная микроскопия на примере церкарии *Cryptocotyle lingua* позволила увидеть в его иннервации немало интересного (Rees, 1975).

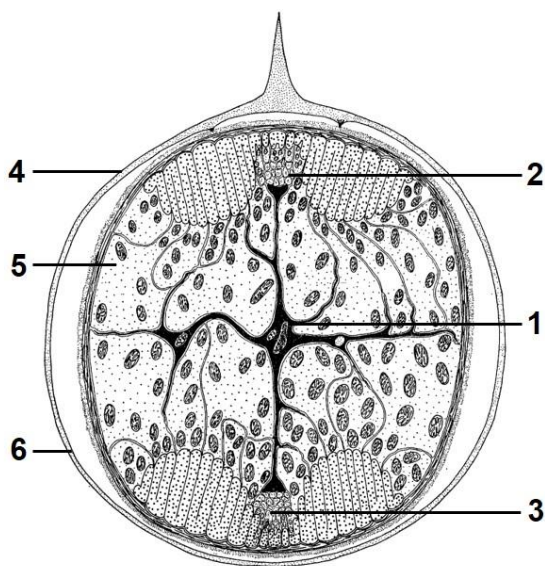


Рис. 15. Иннервация хвоста церкарии трематоды *Cryptocotyle lingua* (по Rees, 1975).

Условные обозначения: 1 - мультиполярный нейрон, 2 - спинной нерв, 3 - брюшной нерв, 4 - сократительные участки мышечных клеток, 5 - саркоплазма, 6 - покровный эпителий.

По длине хвоста пробегают два нерва - вентральный и дорсальный. На заднем конце хвоста они сливаются, образуя густой нервный плексус. Непосредственно в этом ничего необычного нет. Интересно другое - между спинными и брюшными тяжами мускулатуры в центре хвоста располагается крупный мультиполярный нейрон. Тело нервной клетки вытянуто по длине хвоста. В плоскости поперечного среза от него отходят четыре главных отростка - дорсальный, вентральный и два латеральных (рис.15).

Главные дорсальный и вентральный отростки подходят к спинному и брюшному нервным стволам и их окончания, расширяясь, принимают форму

пирамид. За счет этого формируются обширные контакты, как с нервами, так и саркоплазматическими участками мышечных клеток, лежащих рядом. Веточки латеральных отростков образуют множество ответвлений, которые проходят в узких экстрацеллюлярных пространствах и теряются между клетками мускулатуры. По всей вероятности, многоотростчатая нервная клетка хвоста церкария принимает на себя координирующую функцию во взаимных связях нервов и мышц.

### 3.3. Моногенетические сосальщики (Класс Monogenea)

Центральная нервная система сосальщиков - многоустов представлена головным мозгом и отходящими от него нервными стволами (рис. 16). Мозг образован парой тесно сближенных церебральных ганглиев и чаще всего имеет вид массивной пластинки или гантели. Говорить о связывающих ганглии комиссурах в этих случаях можно только условно (рис. 17).

К передней части головы отходят 3 - 4 пары нервов, берущих начало от мозга одним или двумя корешками. В районе ротовой присоски они соединяются толстой кольцевой перемышкой. По ходу нервы делятся, образуя множество маленьких боковых ответвлений, иннервирующих глотку, оральную полость, а также паренхиму и тегумент головного отдела. К заднему концу тела моногеней тянутся три пары нервных стволов (вентральные, дорзальные, латеральные) связанных комиссурами. Количество их у систематически близких моногеней далеко не одинаково (рис. 18).

Характерными признаками строения нервной системы моногеней является наличие в головном отделе тела фронтального полукольца (рис. 17, 18), образованного передними ветвями латеральных стволов, имеющих прямое отношение к иннервации передних прикрепительных (prohaptor) органов моногеней, и расположенного перед прикрепительным диском (opisthaptor)



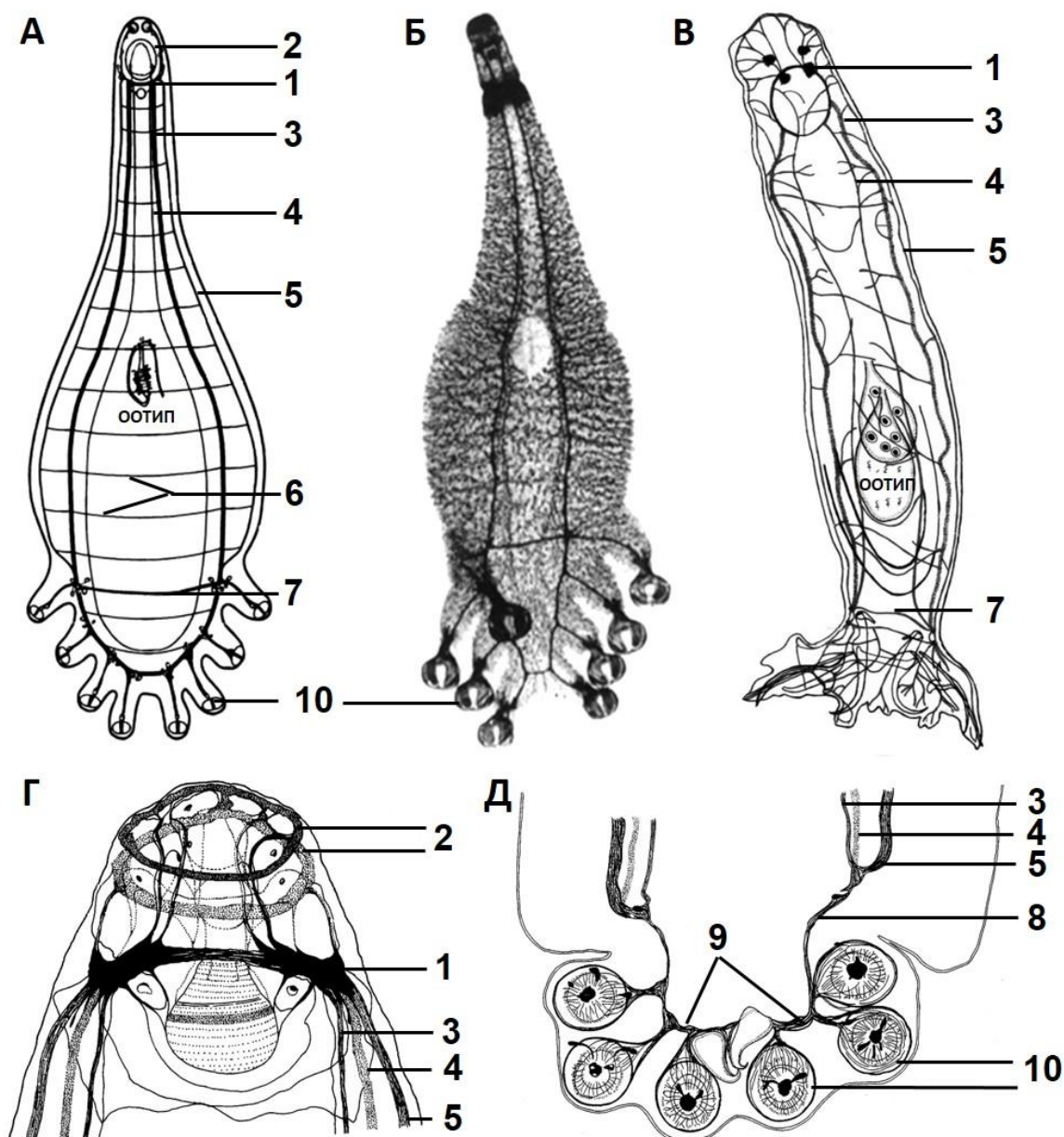


Рис. 16. Анатомия нервной системы Monogenea. А - принципиальная схема строения центральной нервной системы (по Halton et al., 1998); Б - картина строения нервной системы *Dicliphora merlang*, показанная методом выявления холинэстераз. Хорошо видны продольные вентральные нервные стволы и их иннервация прикрепительного диска - гаптора (по Halton et al., 1993); В - нейроанатомия *Cornudescoides kulkarnii n. sp.*, (по Rastogi et al., 2012); Г, Д - иннервация головного отдела и гаптора *Polystoma indicum* (по Dutta, Tandon, 1994).

Условные обозначения: 1 - мозг, 2 - кольцевые нервы ротовой присоски, 3 - вентральный нервный ствол, 4 - дорсальный нервный ствол, 5 - латеральный нервный ствол, 6 - кольцевая комиссура, 7 - «задний мозг», 8 - нерв гаптора, 9 - ганглий гаптора, 10 - присоски гаптора.

«заднего мозга», ведающего его иннервацией (рис. 18, 19) (Тимофеева, Котикова, 1995).

Следует заметить, что в некоторых работах по изучению нервной системы моногеней приводятся схемы иннервации головного отдела, в которых присутствия фронтальных полуколец не отмечено (рис. 16 Г).

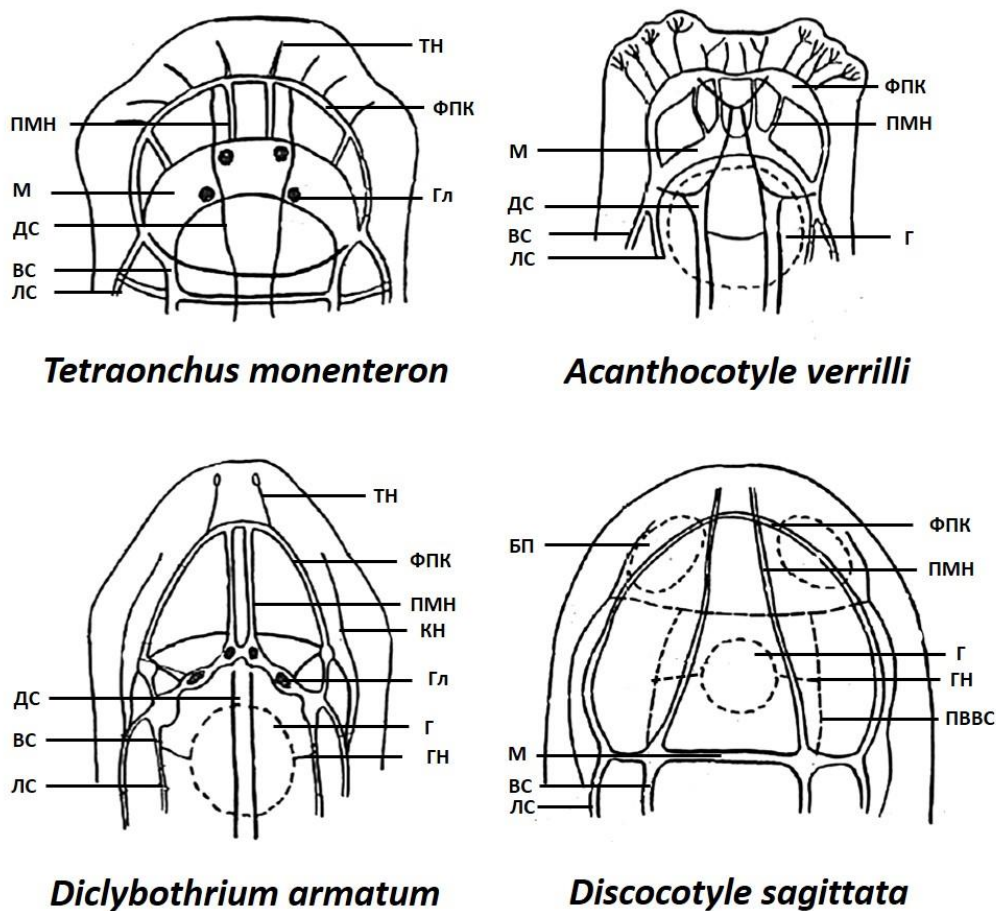


Рис. 17. Иннервация переднего конца тела моногеней (по Тимофеевой и Котиковой, 1995).

Оставлены условные обозначения авторов публикации: бп - буккальные присоски, вс - вентральные нервные стволы, г - глотка, гл - глаза, гн - глоточные нервы, дс - дорсальные нервные стволы, кн - краевые нервы, лс - латеральные нервные стволы, м - мозг, пввс - передние ветви вентральных стволы, пмн - передние медиальные нервы, тн - терминальные нервы, фпк - фронтальное полукольцо.

С фронтальным полукольцом соединены почти все передние нервы, отходящие от мозга. Среди них наиболее выражены передние медиальные нервы, начинающиеся от медиальных участков головных ганглиев.

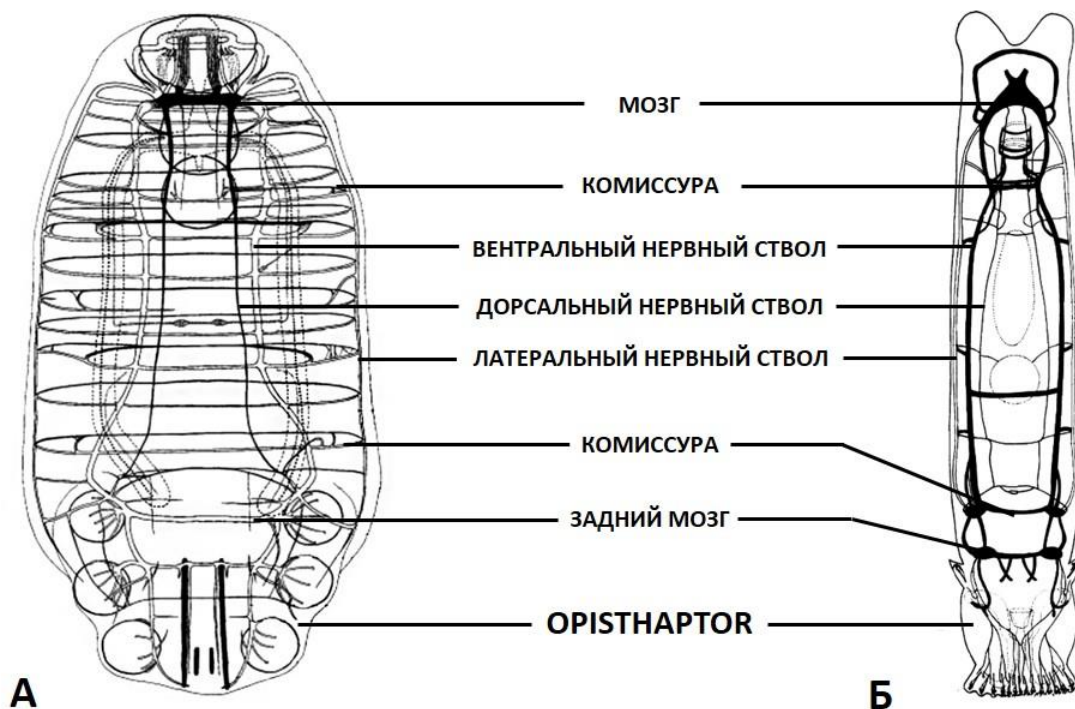


Рис. 18. Схемы строения наиболее часто встречающихся типов ортогона у моногеней. **А** - *Polystomoides malayi* (по Rohde, 1968) - регулярный частый (поликомиссуральный) ортогон; **Б** - *Macrogyrodactylus clarii* (по El-Naggar et al., 2004) - регулярный редкий (простой) зуортогон (Июффе, 1990; Котикова, 1991).

В образовании «заднего мозга» принимают участие все основные (главные) нервные стволы, но ведущая роль при этом принадлежит вентральным и латеральным нервным стволам, которые перед прикрепительным диском объединены вентральной комиссурой. Дорсальные нервные стволы связаны с формирующимся комплексом через более тонкую дорсальную комиссуру. В области «заднего мозга» наблюдается ряд ганглиозных утолщений, в которых собрано значительное количество нервных клеток.

Среди представителей низших моногеней (Подкласс Polyopisthocotylea) есть виды, у которых о заднем мозге можно говорить лишь условно. На его



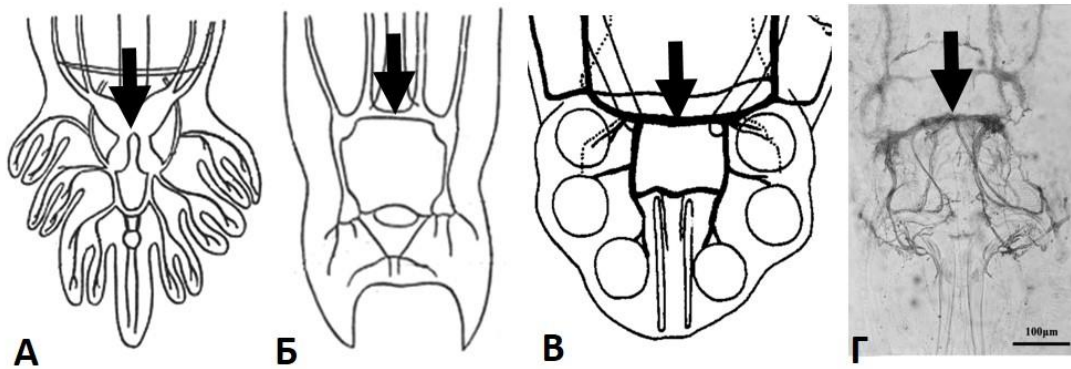


Рис. 19. Иннервация прикрепительных дисков моногеней (opisthaptor).  
**А** - *Dicybothrium armatum*; **Б** - *Tetraonchus monenteron* (по Тимофеева, Котикова, 1995); **В** - *Polystomoides malayi* (по Rohde, 1968); **Г** - *Macrogyrodactylus clarii* (по El-Naggar et al., 2004).

Стрелками обозначен «задний мозг».

месте может располагаться вентральная нервная комиссура без наличия скоплений нервных клеток (рис. 20).

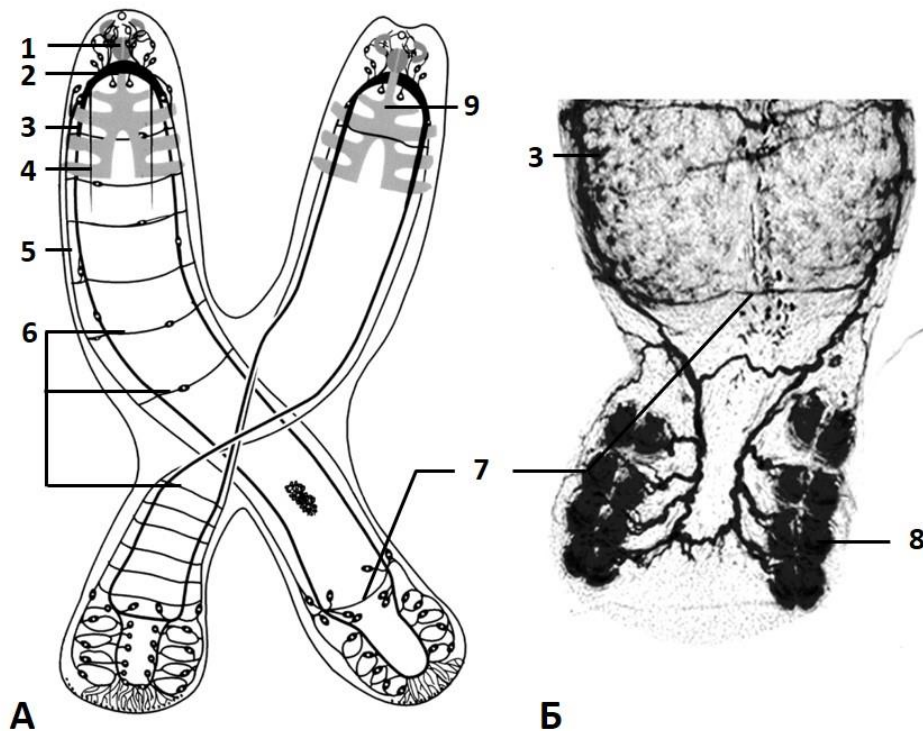


Рис. 20. Строение нервной системы спайника *Eudiplozoon nipponicum* (Monogenea: Diplozoidae) (по Zurawski et al., 2001). **А** - общий план строения; **Б** - иннервация прикрепительного диска.

Условные обозначения: 1 - глотка, 2 - мозг, 3 - вентральный нервный ствол, 4 - дорсальный нервный ствол, 5 - латеральный нервный ствол, 6 - комиссуры, 7 - вентральная нервная комиссура, 8 - присоски прикрепительного диска, 9 - кишечник.

Много интересного в изучение нервной системы моногеной внесло комбинированное использование гистохимических и иммуноцитохимических методов выявления у отдельно взятых видов холинэргических, аминергических и пептидергических компонентов. Этот подход позволил выявить многие, порою мелкие, но существенные детали в строении различных отделов нервной системы сосальщиков. В частности, на примере *Diclidophora merlangi* показаны, с одной стороны, отличия в размещении нейронов с различной медиаторной специфичностью в головном отделе животных, а с другой - большое совпадение в прохождении холинэргических и пептидергических элементов по сравнению с серотонинергическими в вентральных и дорсальных нервных стволах (рис. 21).

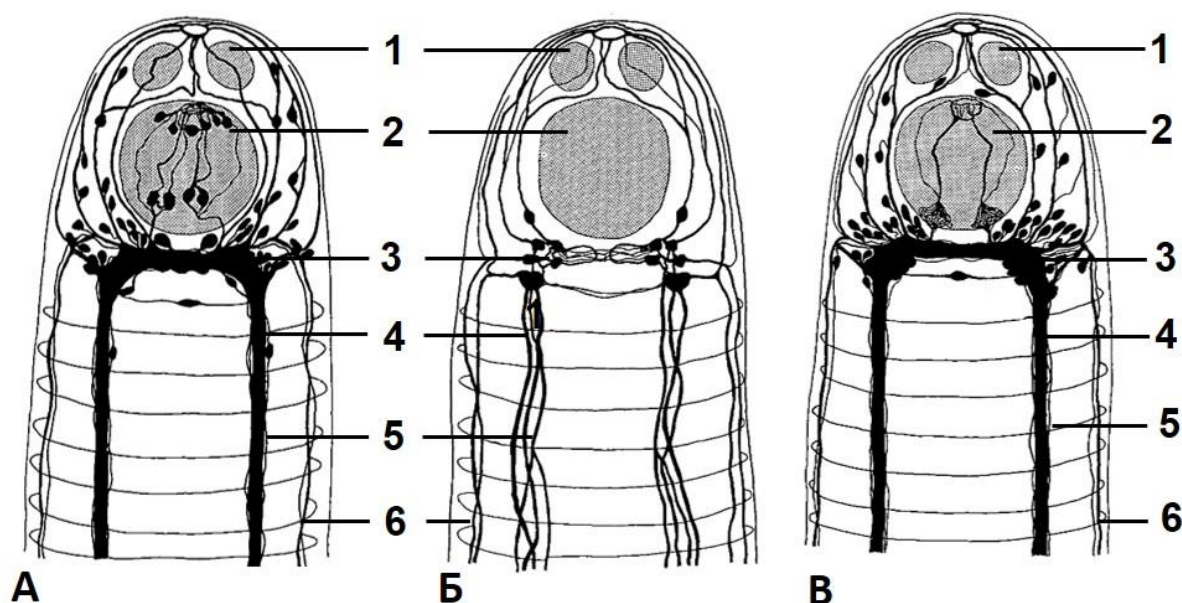


Рис. 21. Локализация холинэргических (А), серотонинэргических (Б) и пептидергических (В) компонентов нервной системы в передней части тела *Diclidophora merlangi* (по Halton et al., 1993).

Условные обозначения: 1 - буккальная присоска, 2 - глотка, 3 - церебральный ганглий, 4 - вентральный нервный ствол, 5 - дорсальный нервный ствол, 6 - латеральный нервный ствол.

Периферическая нервная система моногеной представлена поверхностным нервным плексусом, хорошо развитым в местах расположения

прикрепительных структур переднего и заднего концов тела, чувствительными сенсиллами, ротового и половых отверстий, а также нервными сплетениями в стенках пищеварительного тракта и протоках половой системы.

### 3.4. Ленточные черви (Класс Cestoda)

Тело ленточных червей состоит из головки (сколекс), шейки и стробилы, построенной из члеников - проглоттидов (рис. 22 А). Количество последних может достигать нескольких тысяч. По мере удаления от шейки их ширина до определенного предела увеличивается.

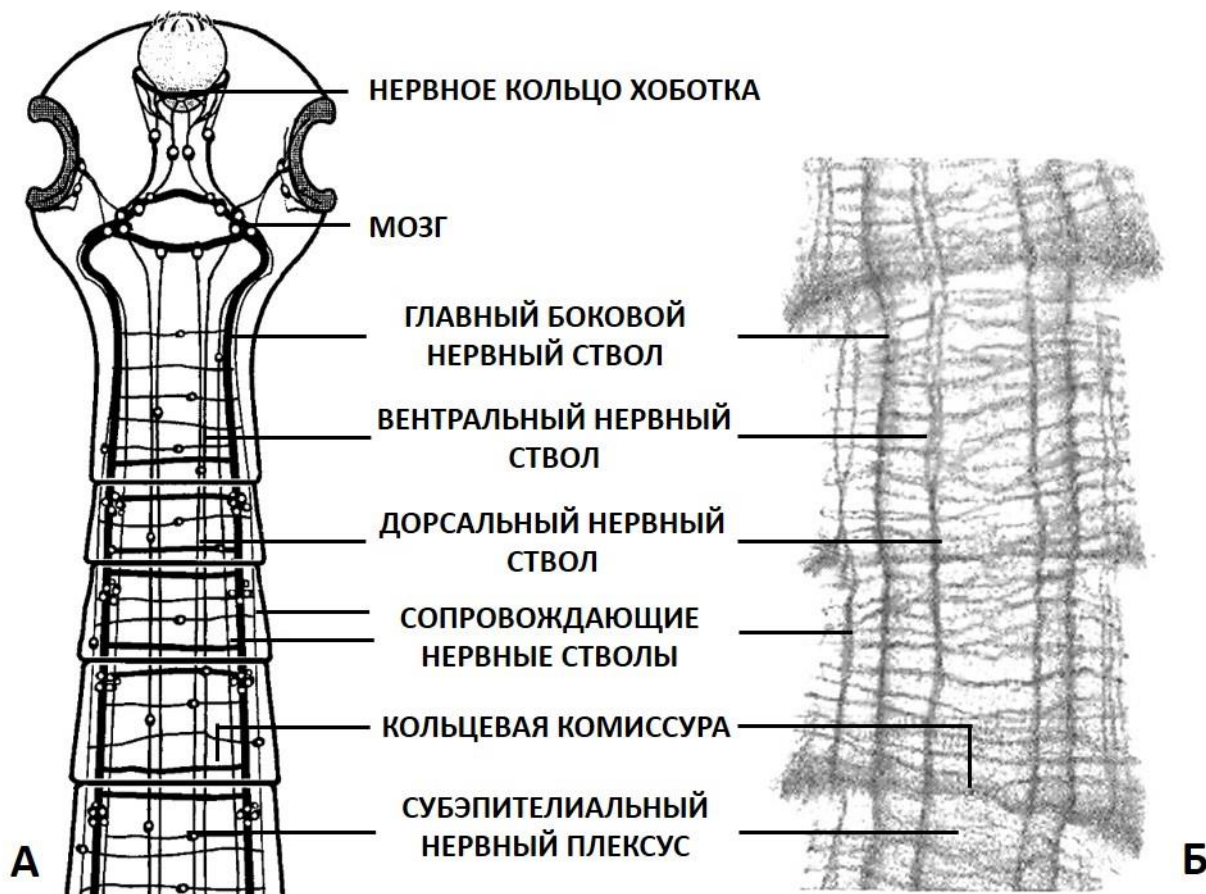


Рис. 22. Строение нервной системы цестод. А - принципиальная схема строения нервной системы ленточных червей (по Halton, Gustafsson, 1996); Б - участок стробилы *Bothrioccephalus sp.* (по Котиковой, 1967).

Центральная нервная система цестод построена по типу классического ортогона. Значительный объем сколекса занимает мозг с сопутствующими конструктивными элементами - своеобразный мозговой комплекс. От него через всю стробилу тянутся нервные стволы, связанные у основания члеников кольцевыми комиссурами. Нервные стволы хорошо «окрашиваются» при гистохимическом выявлении локализации холинэстеразы и хорошо различимы на поперечных срезах как сколексов, так и члеников стробилы (рис. 22 Б, 23).

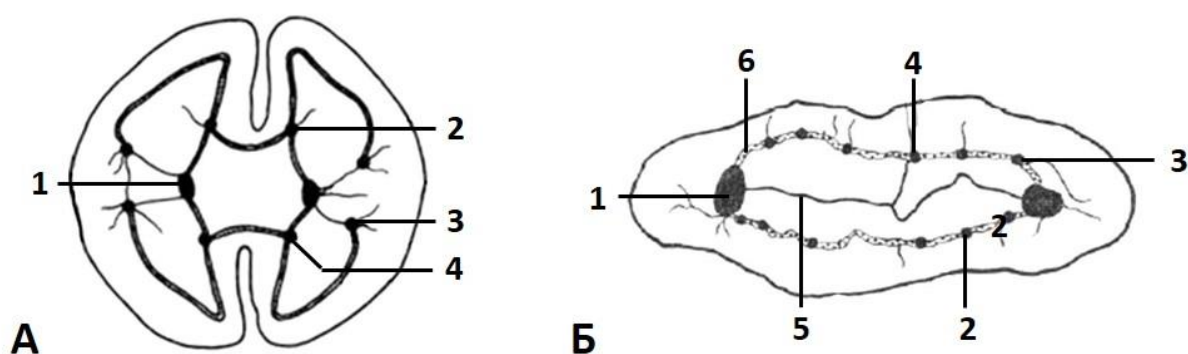


Рис. 23. Фрагменты нервной системы цестод.

**А** - поперечный срез сколекса плероцеркоида *Diphyllobothrium dendriticum* (по Котиковой и Куперман, 1978); **Б** - поперечный срез стробилы плероцеркоида *Triaenophorus nodulosus* (по Котиковой и Куперман, 1977).

Условные обозначения: 1 - главный боковой нервный ствол, 2 - вентральный нервный ствол, 3 - сопровождающий нервный ствол, 4 - дорсальный нервный ствол, 5 - внутренний нервный плексус, 6 - грубый нервный плексус.

Учебники по зоологии обычно сообщают, что нервная система цестод устроена весьма просто. Это утверждение никак нельзя отнести к конструкции нервного аппарата сколексов червей. Он устроен достаточно сложно. В этом можно убедиться на примере цестод из отряда Cyclophyllidea.

Мозг циклофиллид образован двумя крупными боковыми (латеральными) ганглиями, связанными церебральной комиссурой. По внешнему виду он напоминает гантель. Вокруг мозга располагается полигональная комиссура, имеющая вид неправильного шестиугольника,



короткие грани которого обращены к дорсальной и вентральной сторонам тела цестод (рис. 24 Б). На стыках длинных и коротких граней полигональной комиссуры находят место ганглиозные утолщения, от которых в стробилу уходят дорсальные и вентральные нервные стволы.

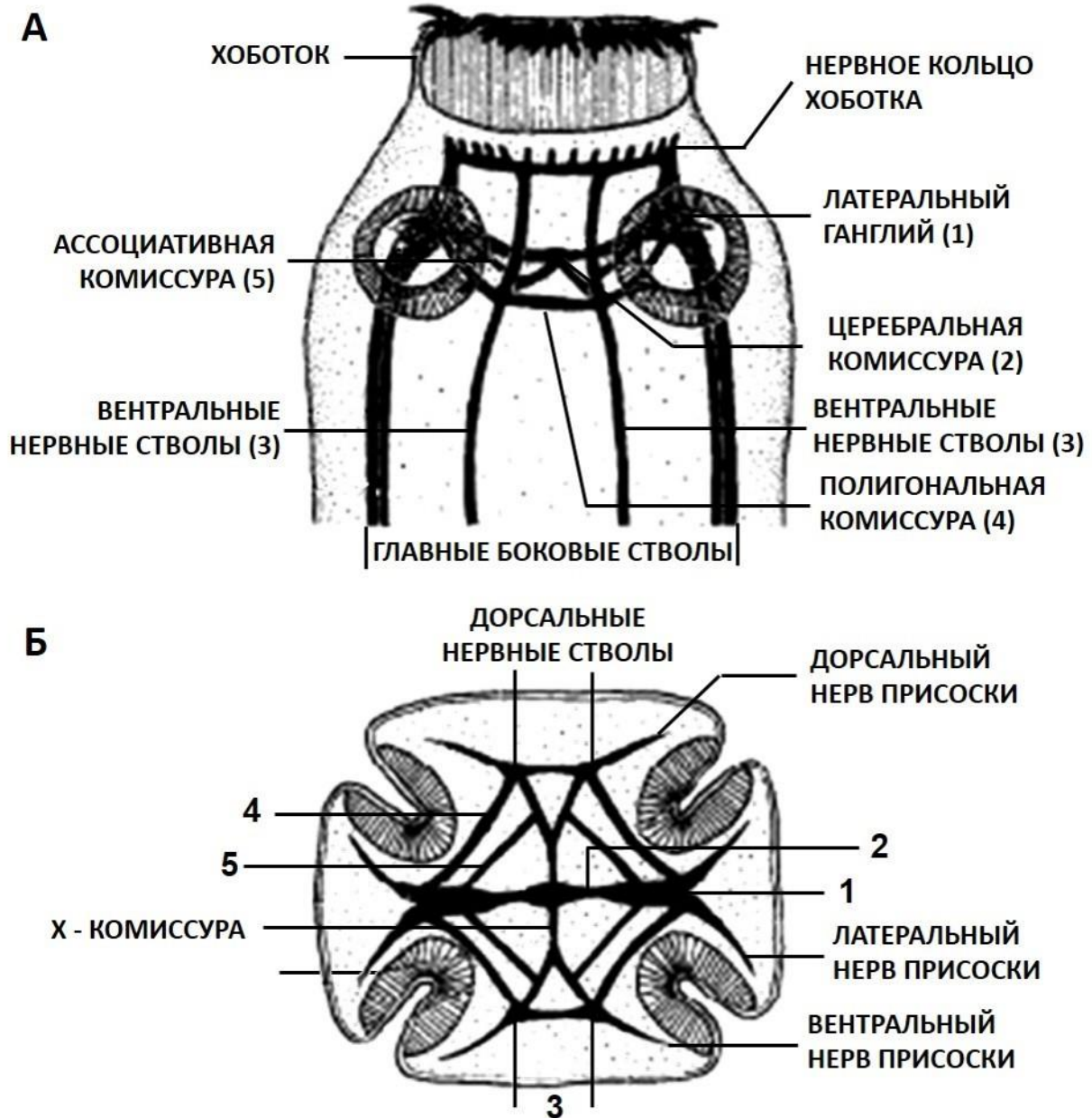


Рис. 24. Схемы строения нервной системы сколекса цестоды *Hydutigera taeniaeformis*.

А - вид с вентральной стороны тела; Б – поперечный срез сколекса (по Shield, 1969).

Дорсальные и вентральные участки полигональной комиссуры взаимно связаны нервным тяжом, названным икс-комиссурой. В свою очередь она через ассоциативные комиссуры имеет связь с ганглиями мозга. Можно сказать, что ассоциативные комиссуры объединяют все элементы мозгового комплекса в единую структурную композицию.

Все ганглиозные образования «мозгового комплекса» посылают вперед нервы, которые призваны иннервировать хоботок сколекса и его влагалище. Количество нервов обычно парное - четыре пары у тетраринхид (Отряд *Tetrarhynchidea*) и от четырех до восьми у различных тенеид (Отряд *Cyclophyllidea*, семейство *Taeniidae*). По ходу нервы связаны двумя кольцевыми структурами: нервным кольцом хоботка и апикальным нервным кольцом возле самой вершины сколекса (рис. 25). К сожалению, в отдельных публикациях на схемах строения нервной системы сколексов оба этих образования не находят места.

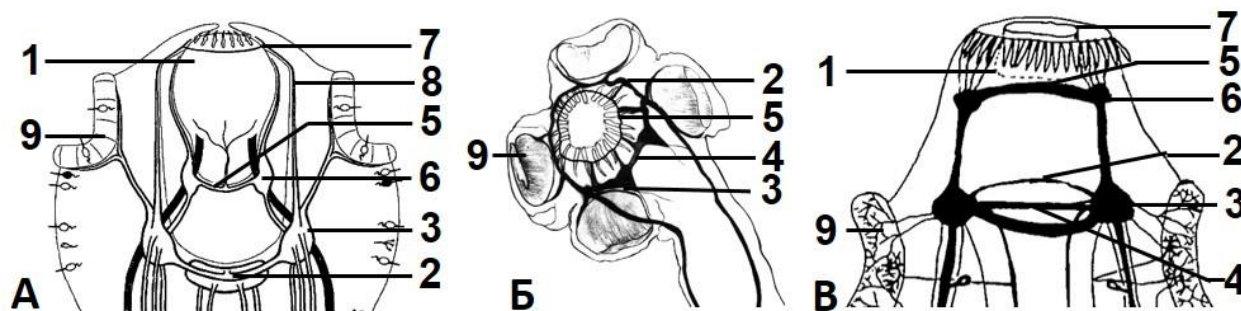


Рис. 25. Иннервация хоботка цестод.

**А** - *Hymenolepis nana* (по Fairweather, Threadgold, 1983); **Б** - *Cysticercus cellulosae* (по Vasantha et al., 1992); **В** - *Echinococcus granulosus* (по Brownlee et al., 1994).

Условные обозначения: 1 - хоботок, 2 - церебральное нервное кольцо, 3 - латеральный ганглий, 4 - церебральная комиссура, 5 - нервное кольцо хоботка, 6 - хоботковый ганглий, 7 - апикальное нервное кольцо, 8 - апикальный нерв, 9 - присоска сколекса.

Усиление аппарата фиксации за счет приобретения ботридий (отряд *Tetraphyllidea*) приводит к значительному усложнению иннервации сколексов

цестод за счет дифференцировки крупных ганглиозных образований как в хоботке, так и самих ботридиях (рис. 26).

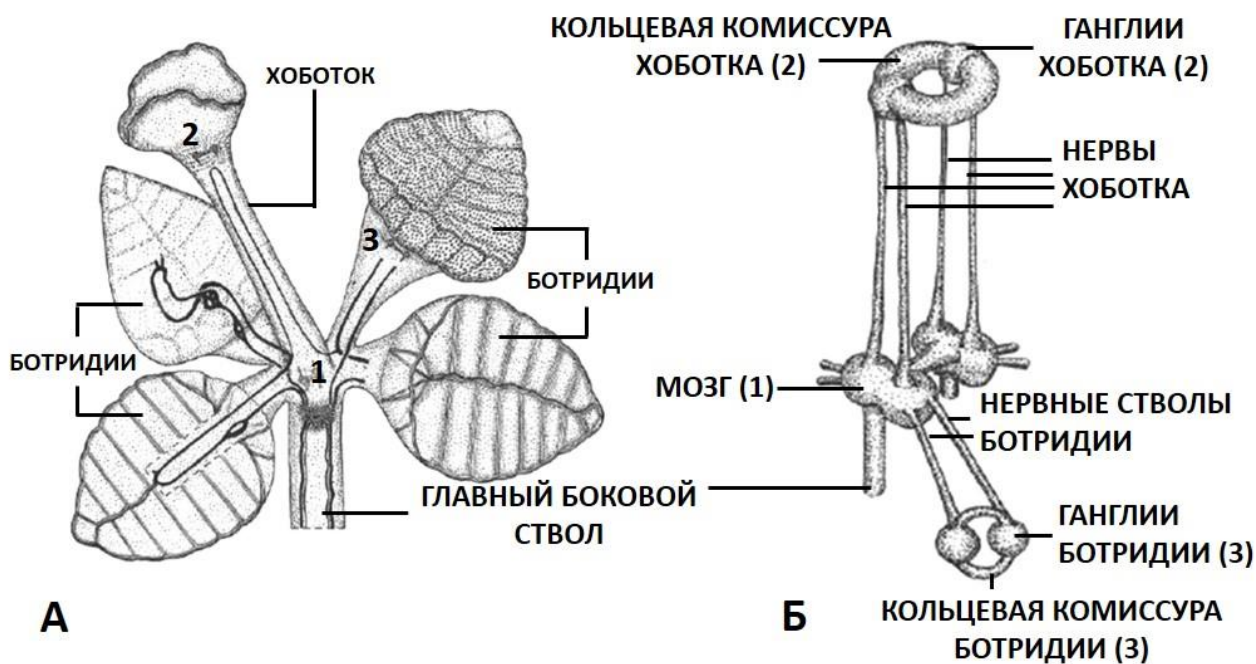


Рис. 26. Иннервация сколекса *Echeneibothrium maculatum* (Cestoda: Tetraphyllidea).

А - схема строения сколекса; Б - объемная реконструкция основных элементов нервной системы сколекса (по Williams, 1961).

Веточки нервов стволы и комиссур формируют три вида плексусов в теле цестод: субэпителиальный, субмышечный и внутренний, который в центральной паренхиме связывает главные боковые нервные стволы. Самый густой из них, названный грубым плексусом, располагается на границе кортикальной и медулярной паренхимы. В его толще находят место большинство продольных нервных стволы стробилы. Самый крупный ствол, названный главным боковым, может несколько выпадать из этого ряда, погружаясь глубже в паренхиму.

Количество нервных стволы, пробегающих по длине стробилы, обычно парное. При этом общее количество стволы в целой стробиле не является показателем принадлежности цестод к тому, или иному виду.

Давно подмечено, что количество нервных стволов в члениках стробилы напрямую зависит от их ширины. Так, у половозрелых *Diphyllobothrium dendriticum* максимальная ширина стробилы при паразитировании в кишечнике озерной чайки составляет 2.5 мм, собаки - 8.5 мм, медведя - 19 мм. Соответственно изменяется и число нервных стволов в плексусе: 14, 28 и 60 пар (Котикова, Куперман, 1978). В целом, это понятно и объяснимо. В более широких члениках, где половая система достигает предела своего созревания, необходим и более мощно развитый нервный аппарат, с большим количеством составляющих элементов.

Вызывает неподдельное удивление другое. Оказалось, что количество нервных стволов в теле той же *D. dendriticum* при одинаковой ширине стробилы напрямую зависит от хозяина, в кишечнике которого цестода паразитирует. Например, в стробилах шириной 2.5 мм у паразитов из озерной чайки насчитывается 14 пар стволов, а из собаки - 16; в стробилах шириной 8.5 мм из медведя - 55 пар продольных стволов, а из собаки - всего 28 (Котикова, Куперман, 1978).

За счет комбинаций, каких структурных и биохимических процессов стало возможным это явление? Ответа на этот вопрос пока нет.



#### 4. АРХИТЕКТОНИКА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ НЕМЕРТИН (ТИП NEMERTINI)

«Нервная система немертин в целом довольно проста и представлена, по меньшей мере, двумя обязательными компонентами - кольцевидным мозгом и боковыми нервными стволами» - такими словами начинается одна из глав монографии А.В.Чернышова «Сравнительная морфология, систематика и филогения немертин» (2011) (рис. 27).

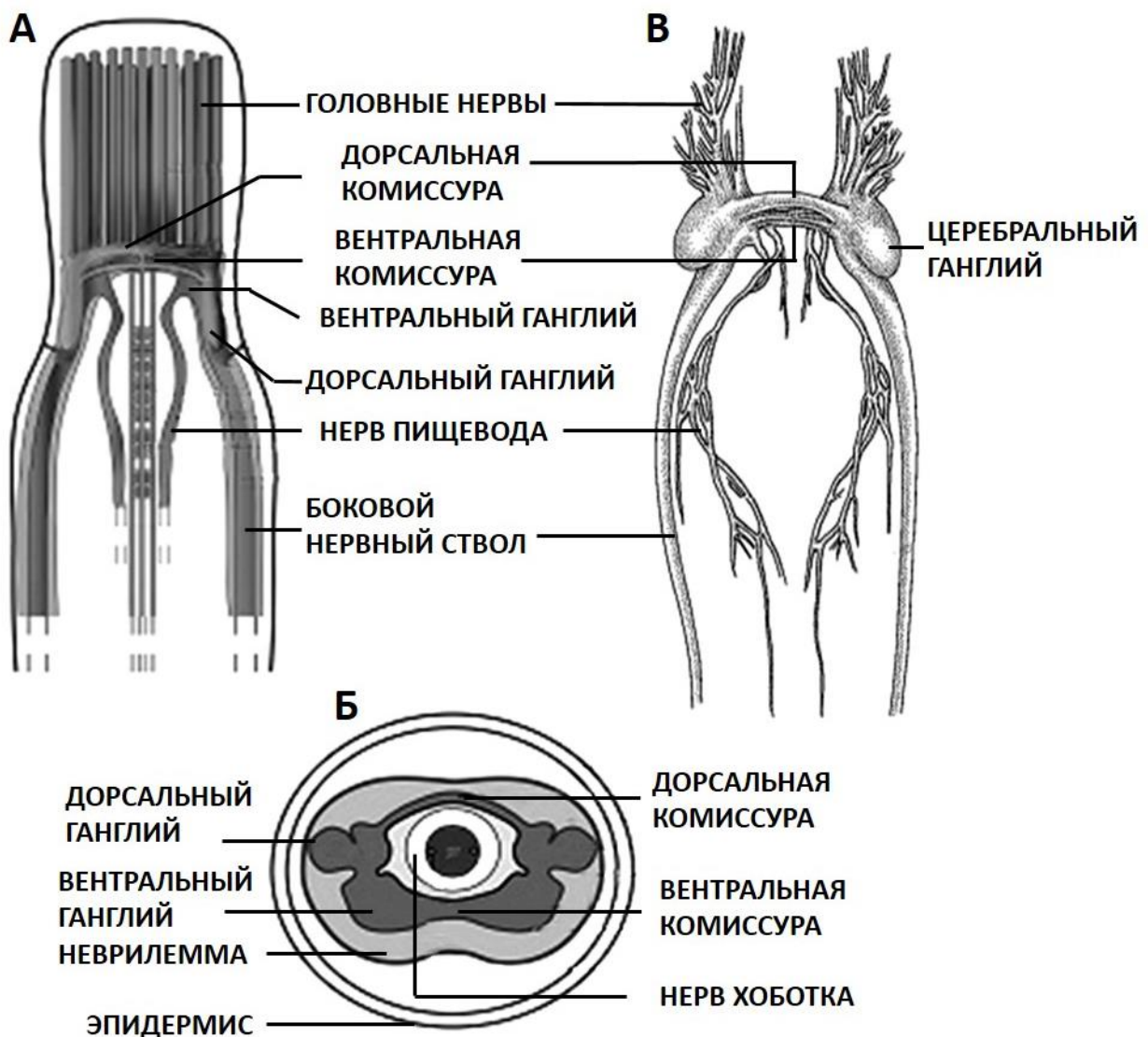


Рис. 27. Анатомия нервной системы немертин.

**А** - обобщенная схема строения нервной системы переднего отдела тела; **Б** - поперечный срез мозга (по Beckers et al., 2013); **В** - основные элементы нервной системы передней части тела *Tubulanus allunatus* (Anopla, Nemertea) (по Brusca, Brusca, 2003).

Мозг состоит из пары спинных (дорзальных) и пары брюшных (вентральных) церебральных ганглиев, связанных друг с другом короткими комиссурами. У палеонемертин и многих гетеронемертин дорсальная и вентральная комиссуры существенно не отличаются как по длине, так и по толщине. У вооруженных немертин вентральная комиссура обычно толще и короче дорсальной. Есть виды, у которых эта разница впечатляет. К таким, например, относится *Tetmstemma vermiculus* из отряда Hoplonemertea (рис. 28). У большинства изученных видов немертин комиссуры находятся на одном уровне и мозг имеет вид правильного кольца, сквозь которое проходит ринхоцель - влагалище хоботка немертин (рис. 28 Б). Примеров, нарушающих это, правило, не много. Так, у *Lineus acutifrons* дорсальная комиссура расположена сзади брюшной комиссуры, а у *Apatronemertes albimaculosa* дорсальная комиссура находится впереди вентральной. У большинства немертин с мозгом тесно связаны органы химического чувства, названные церебральными органами (рис. 28 А, 7).

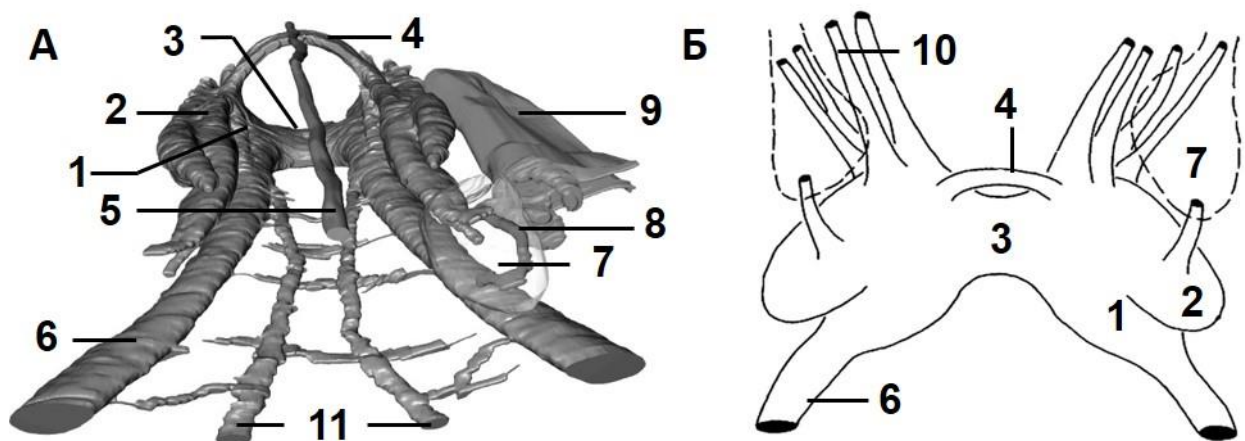


Рис. 28. Нервный аппарат головного отдела немертин.

А - трехмерная реконструкция нервной системы головного отдела немертины *Lineus longissimus* (по Beckers, 2014); Б - строение головного мозга немертины *Tetmstemma vermiculu* (по Sens, Trostl, 1997).

Условные обозначения: 1 - вентральный ганглий, 2 - дорсальный ганглий, 3 - вентральная комиссура, 4 - дорсальная комиссура, 5 - дорсальный нерв, 6 - латеральный нервный ствол, 7 - церебральный орган, 8 - проток церебрального органа, 9 - головная щель, 10 - головные нервы, 11 - нервы кишечника.

Вентральные ганглии мозга крупнее дорсальных. Именно из них выходит самая мощная пара нервных стволов - боковых, или латеральных. Периферия стволов заполнена нервными клетками (ганглиозная зона), а центр занят нейропилем (рис. 29). Боковые нервные стволы проходят вдоль всего тела червей между слоями кольцевой и наружной продольной мускулатуры кожно-мускульного мешка. В конце тела они соединяются тонкой анальной комиссурой, проходящей под задней кишкой.

У гоплонемертин при наличии внутренней кольцевой мускулатуры боковые нервы могут располагаться между внутренней продольной и внутренней кольцевой, внутри внутренней кольцевой или изнутри последней (Чернышов, 2011). Мозг и боковые нервные стволы немертин обычно покрыты тонким соединительно-тканым слоем - наружной неврилеммой. Она отделяет их от окружающих тканей.

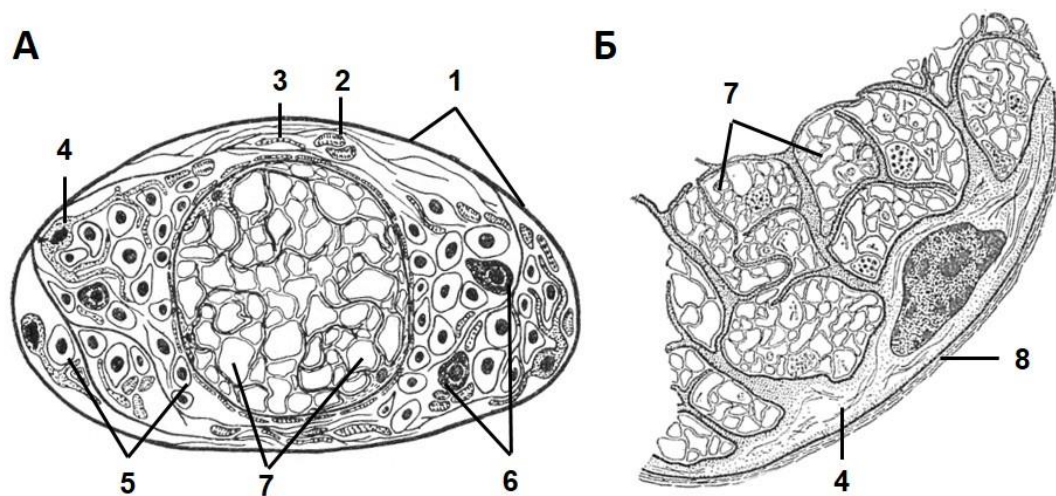


Рис. 29. Схемы ультратонкого строения бокового нервного ствола немертины *Lineus torquatus*.

**А** – полный поперечный срез; **Б** – центральный участок нервного ствола (по Голубеву, 1982).

Условные обозначения: 1 - внешняя фибриллярная оболочка, отростки мышечных (2) и соединительнотканых (3) клеток, 4 - клетки нейроглии, 5 - нейроны, 6 - нейросекреторные клетки, 7 - пучки нервных волокон, 8 - наружная неврилемма.

Помимо латеральных стволов, у немертин выделяют ряд более тонких нервов, а именно: дорсальный, вентральный, буккальные, головные,

ринходеальные, хоботные, нервы церебральных органов и прочие периферические нервы. Положение нервной системы в стенке тела червей, приобретает большое значение в систематике немертин при выделении отрядов и семейств.

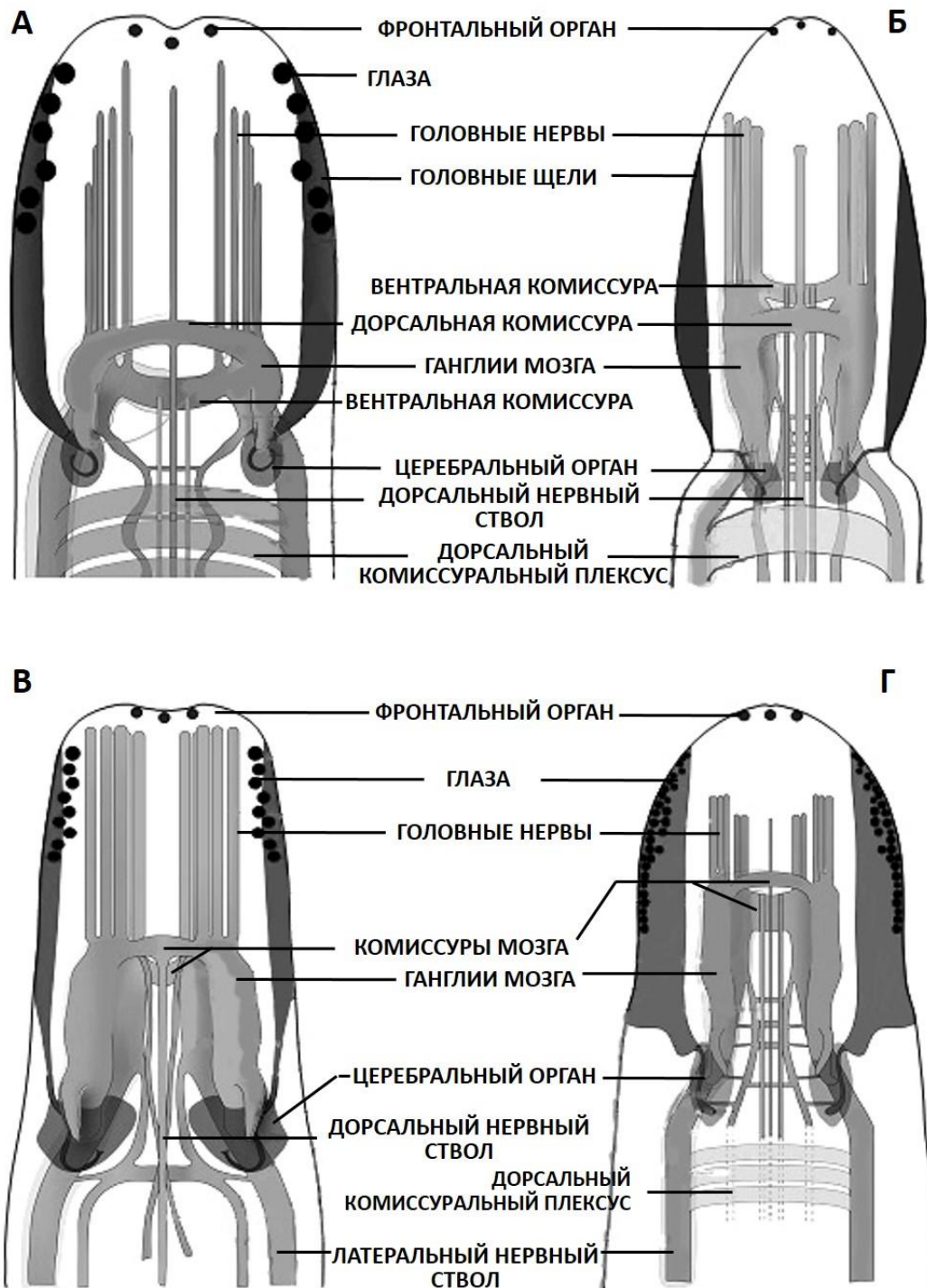


Рис. 30. Трехмерная реконструкция нервной системы переднего отдела тела четырех видов гетеронемертин (Anopla: Heteronemertea).

**А** - *Riseriellus occultus*; **Б** - *Lineus acutifrons*; **В** - *Lineus rube*; **Г** - *Lineus longissimus* (по Beckers, 2014).



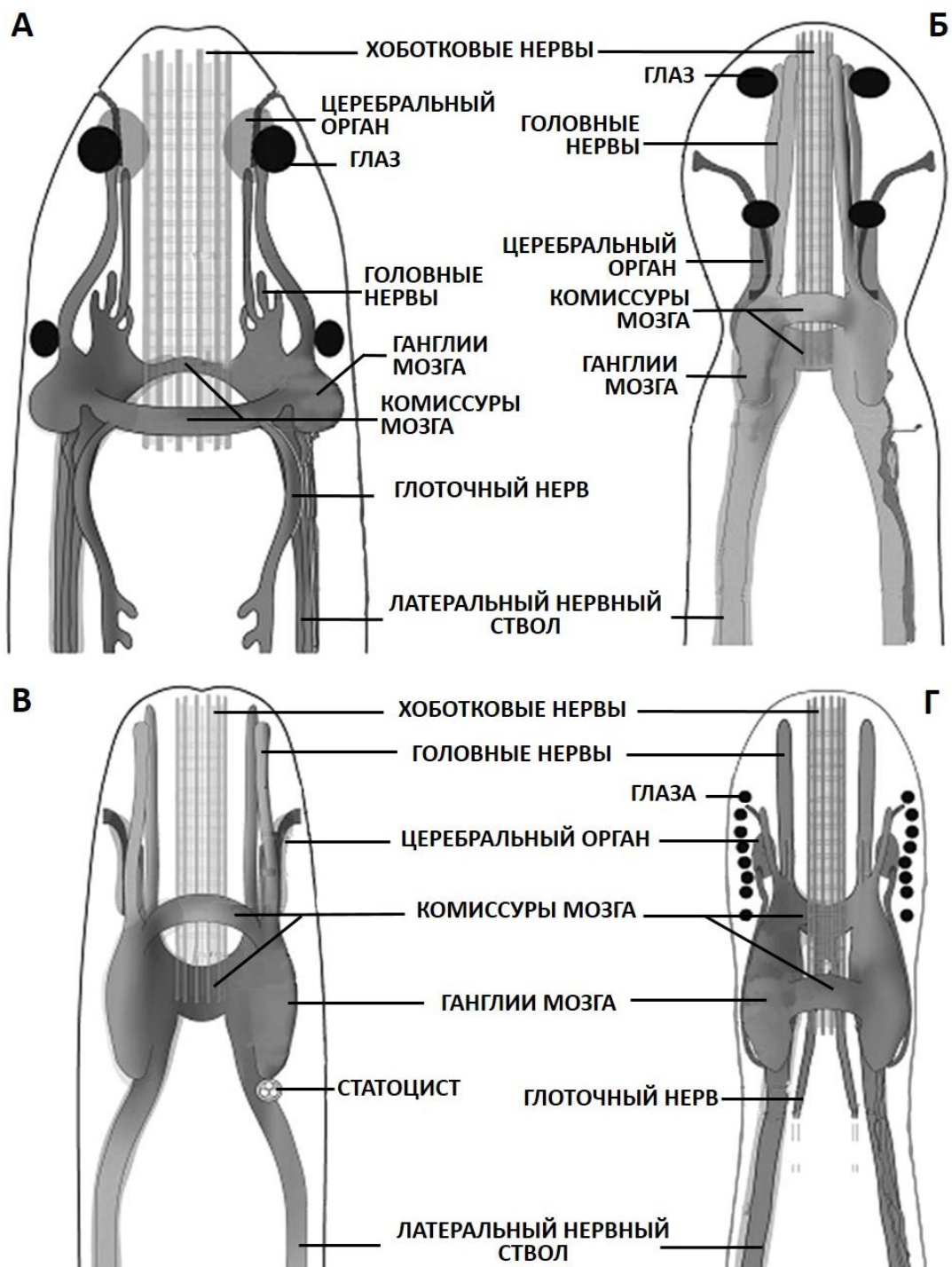


Рис. 31. Трехмерная реконструкция нервной системы переднего отдела тела *Nemertea* (*Nemertea*).

**А** - *Oerstedia dorsalis*; **Б** - *Tetrastemma melanocephalum*; **В** - *Ototyphlonemertes pallida*; **Г** - *Amphiporus lactifloreus* (по Beckers et al., 2018).

Конструкция нервного аппарата головных отделов немертин во многом универсальна. Но, тем не менее, в отдельных деталях она может варьировать как при сравнительном анализе вооруженных (*Nemertea*) и невооруженных



(Anopla) немертин, так и при межвидовом сравнении в пределах каждого из этих подтипов (рис. 30, 31).

Частные особенности морфологии нервной системы отдельных видов немертин проявляются в деталях строения головного мозга, в строении и количестве комиссур, связывающих нервные стволы, количестве головных нервов и мелких нервных стволов, а также в наборах и размещении мышечных элементов («нейромиофибрилл») в боковых нервных стволах, которые выполняют здесь опорную функцию (рис. 32).

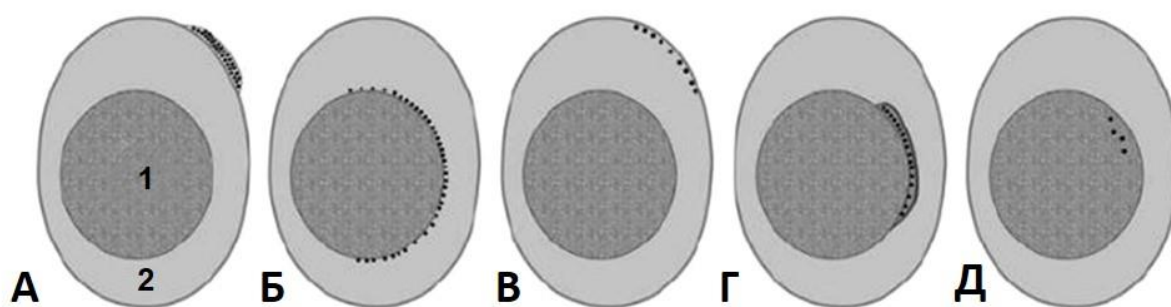


Рис. 32. Расположение «нейромиофибрилл» в боковых нервных стволах немертин.

Условные обозначения: 1 - нейропилея, 2 - ганглиозная часть нервного ствола (по Чернышову, 2011).

Нейромиофибриллы обнаружены у многих видов вооруженных немертин (Euploa). Обычно - это продольные мышечные волокна, берущие начало от мускулатуры стенки влагалища хоботка - ринхоцеля. В нервных стволах они располагаются по-разному: внутри нейропилея (рис. 32 Д), на границе между нейропилем и ганглиозной частью (рис. 32 Г), на периферии ганглиозной части (рис. 32 Б), снаружи ганглиозной ткани нервных стволов (рис. 32 А). Последнее состояние встречается только у некоторых пелагических немертин (Pendonemertes и многих Pelagonemertidae). Степень агрегации «нейромиофибрилл» тоже далеко не одинакова. Они могут встречаться поодиночке, большими группами (более 10) или объединенными в тяжи. Отсутствие нейромиофибрилл у большинства Anopla позволяет предположить,

что эти мускульные волокна могли появиться как опорный элемент центральной нервной системы, которая располагается в паренхиме (Чернышов, 2011). В настоящее время местоположение нейромиофибрилл и их количество используются в систематике вооруженных немертин.

Образ жизни и среда обитания накладывают заметный отпечаток на строение отдельных нервных стволов немертин. Так, у пелагических немертин, обладающих, в сравнении с литоральными формами, студенистым телом и слабо развитой мускулатурой, в иннервации внутренних органов тела существенно увеличивается роль дорсального нервного ствола. Впервые это было показано на примере *Neuronemertes aurantiaca* (Coe, 1926). У этой пелагической немертины в составе дорсального нервного ствола обнаружены ганглиозные образования с явным характером метамерного расположения (рис. 33). Вопрос о признаках метамерии в организации немертин в настоящее время находится на стадии дискуссии.

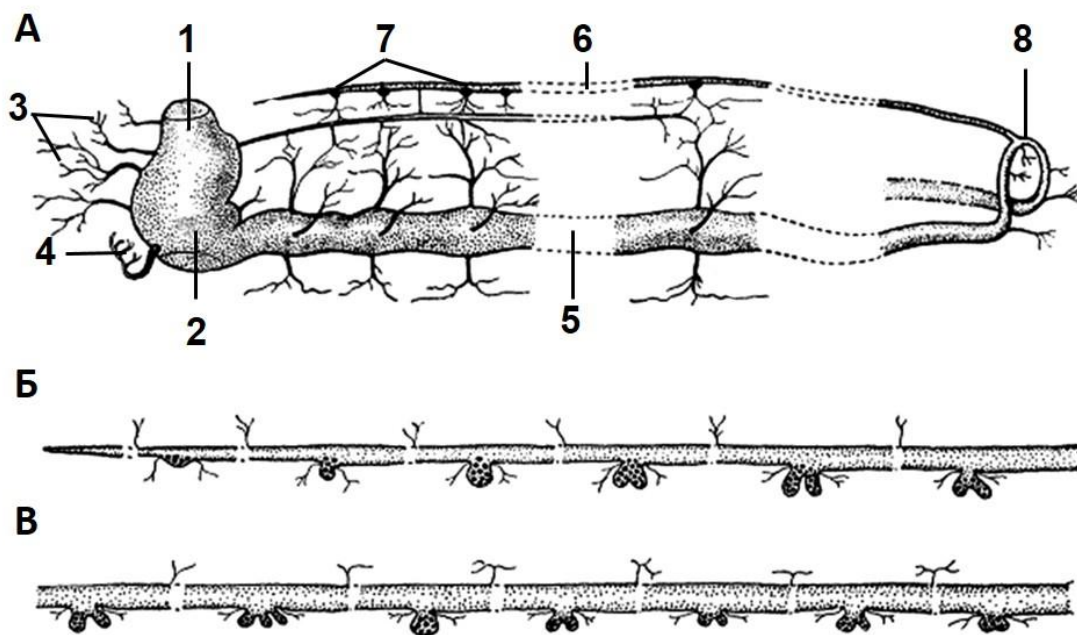


Рис. 33. Нервная система пелагической немертины *Neuronemertes aurantiaca*. А - общий план строения; Б, В - схемы строения участков дорсального нервного ствола с признаками метамерного расположения ганглиев из разных отделов тела *Neuronemertes aurantiaca* (Coe, 1927).

Условные обозначения: 1 - дорсальный ганглий, 2 - вентральный ганглий, 3 - нервы, 4 - хоботковый нерв, 5 - латеральный нервный ствол, 6 - дорсальный нервный ствол, 7 - ганглии, 8 - полукольцевая комиссура.

## 5. АРХИТЕКТОНИКА НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ КОЛЬЧАТЫХ ЧЕРВЕЙ (ТИП ANNELIDA)

Кольчатые черви - приматы среди червей. Централизация и цефализация нервной системы у высших представителей аннелид достигает весьма высокого уровня. Представляя прямое продолжение эволюции нервной системы немертинообразных форм, она в тоже время явилась отправным этапом для нервной системы членистоногих. Центральная нервная система большинства аннелид состоит из парного надглоточного, или мозгового, ганглия и брюшной нервной цепочки. Она представлена парой нервных стволов, по-разному сближенных, а иногда и слитых вместе. У высших аннелид брюшная нервная цепочка начинается крупным подглоточным ганглием, который связан с мозгом двумя нервными тяжами, огибающими глотку. Последующие ганглии брюшной нервной цепочки располагаются, как правило, в средней части сомитов тела.

Для характеристики нервного аппарата кольчатых червей мы ограничимся четырьмя классами этих беспозвоночных, а именно: олигомерные аннелиды (*Dinophillida*), полихеты (*Polychaeta*), малощетинковые кольчецы (*Oligochaeta*) и пиявки (*Hirudinea*).

### 5.1. Олигомерные кольчецы (Класс *Dinophillida*)

Олигомерные кольчецы - это мелкие морские черви, размеры большинства которых не превышают 2-3 мм. К наиболее примитивным олигомерным аннелидам относятся виды рода динофилус (*Dinophilus*). Всемирный реестр морских видов (*WoRMS*) выделяет 10 видов этого рода. В отечественной научной литературе наиболее полное описание нервной системы олигомерных кольчецов с использованием гистохимического метода выявления холинэстераз было сделано на примере беломорского вида - *Dinophilus vorticoides* (Котикова, 1973). Центральная нервная система этой аннелиды

представлена не разделенным на ганглии головным мозгом и пятью продольными нервными стволами, связанными комиссурами (рис. 34). От мозга в латеральном и дорсальном направлениях отходят нервные тяжи чувствительной природы, объединенных нервным кольцом (рис. 34 Б). Кроме них из мозга к вентральной стороне тела тянется пара окологлоточных коннективов, в переднем отделе которых выделяются два глоточных ганглия, связанных поперечной комиссурой (рис. 34 А, Б). От них берет начало пара мощных нервных тяжей, которые охватывают глотку червя. Это окологлоточные коннективы.

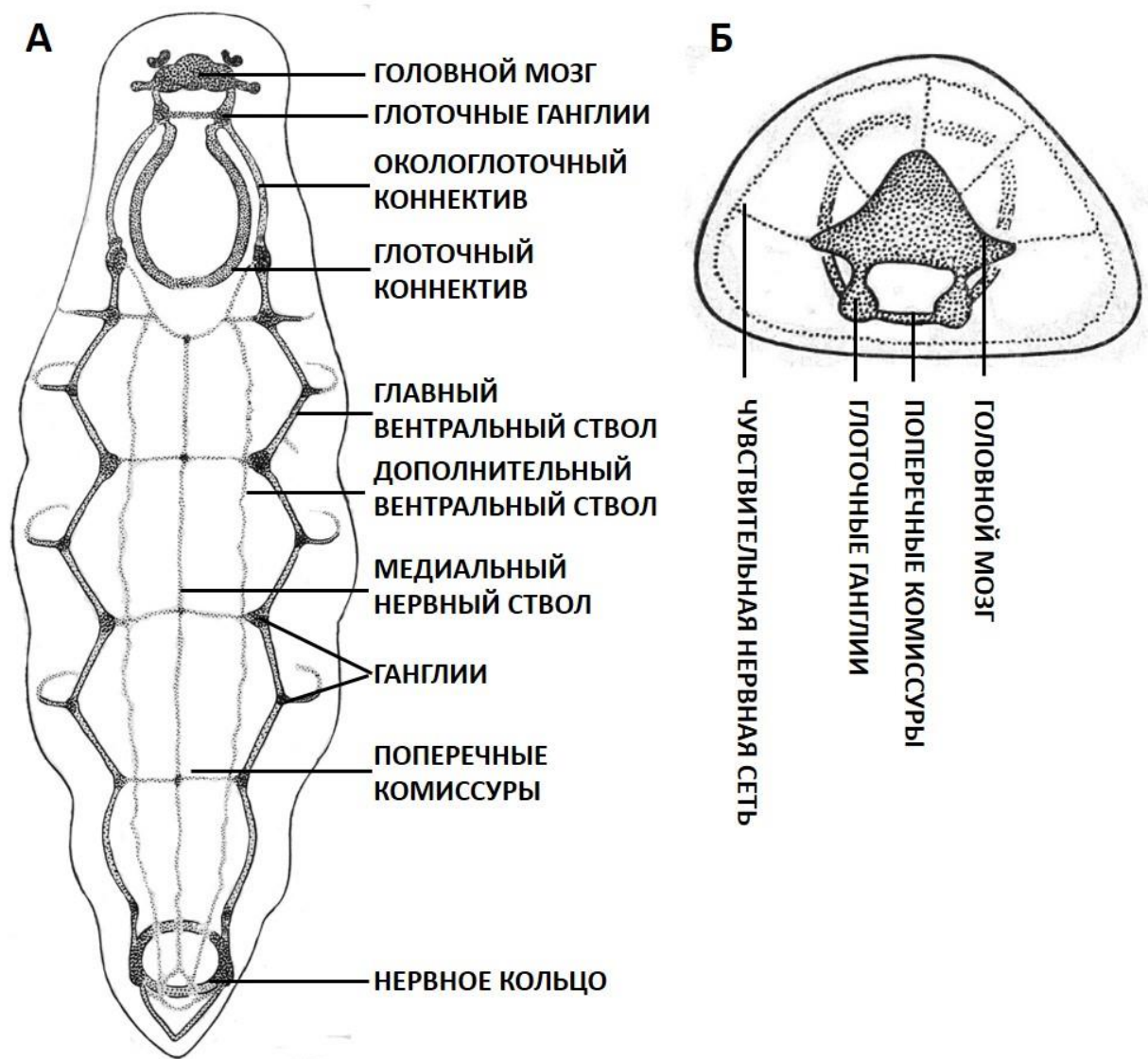


Рис. 34. Нервный аппарат *Dinophilus vorticoides* (по Котиковой, 1973).

Окологлоточные коннективы переходят в главные вентральные стволы, которые имеют вид правильных ломаных линий и соединяются один с другим на заднем конце тела нервным кольцом. В месте перехода расположены крупные ганглии - первые ганглии вентральных стволов. За ними имеется еще пять пар подобных образований. Эти ганглии занимают место на вершинах внутренних углов главных вентральных стволов. Четыре передних пары из них соединены поперечными комиссурами. Последняя из них оказывается встроенной в нервное кольцо. Кроме крупных ганглиев на главных стволах имеется три пары более мелких ганглиозных образований во втором, третьем и четвертом сегментах тела. От них отходят нервные тяжи, направляющиеся на спинную сторону. Между главными вентральными стволами располагаются дополнительные нервные стволы - пара вентральных и один непарный медиальный. Парные дополнительные стволы берут начало от передних ганглиев, а непарный ствол - от поперечной комиссуры, связывающей эти ганглии. Помимо отмеченных ганглиозных скоплений, на непарном медиальном нервном стволе присутствуют еще четыре слабых ганглиозных утолщений в местах пересечения ствола поперечными комиссурами. На заднем конце тела червя все дополнительные нервные стволы объединены терминальным нервным кольцом, которое, в свою очередь, имеет связь с главными нервными стволами.

Использование новых методов выявления нервной ткани, в частности- Phe-MetArg-Phe-NH<sub>2</sub> (FMRFamide), серотонина и ацетилированного альфа-тубулина, в сочетании с возможностями конфокальной микроскопии, позволило выявить в нервной системе пяти видов динофиллид (*Dinophilus gyrociliatus*, *Dinophilus gardineri*, *Trilobodrilus heideri*, *Trilobodrilus hermaphrodite* и *Trilobodrilus axi*) много новых интересных деталей (Müller, Westheide, 2002).

Присутствие серотонина отмечено как в центральной, так и периферической нервной системе изученных видов (рис. 35). Количество се-



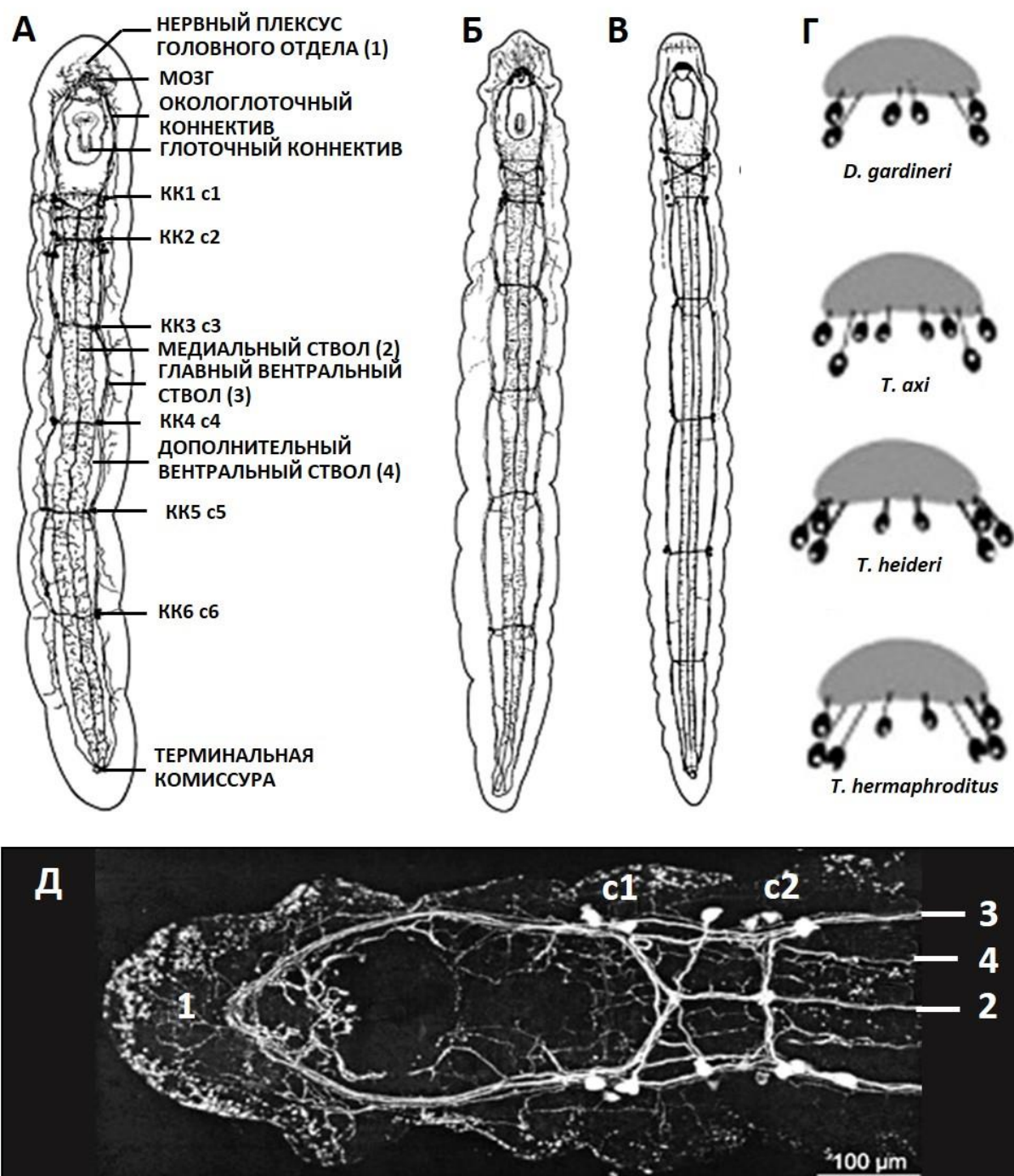


Рис. 35. Строение нервной системы динофиллид на основе диагностики серотонина.

**А** - *Trilobodrilus axi*; **Б** - *Trilobodrilus heideri*; **В** - *Trilobodrilus hermaphroditus*; **Г** - схемы размещения тел серотонинергических нейронов на поверхности мозга динофиллид; **Д** - иннервация переднего отдела тела *T. heideri* (по Muller, Westheide, 2002).

Условные обозначения: 1 - нервный плексус, иннервирующий простомииум, 2 - медиальный нервный ствол, 3 - главный продольный ствол, 4 - парамедиальный нервный ствол, с1 - с2 - комиссуры.

ротонинергических нейронов варьирует от 32 у *Dinophilus gardineri* до 44 у *Trilobodrilus axi*. У каждого из изученных видов от 6 до 8 этих клеток имеют прямое отношение к мозгу. Послав свои отростки в нейропиль, нейроны располагаются под мозгом тремя группами: центральной (2 - 4 клетки) и двумя боковыми от 2 до 3 клеток в каждой (рис. 35 Г).

Крупные группы серотонинергических нейронов (в количестве от 8 до 20 клеток) обнаружены в передней части тела червей в нервном комплексе, объединяющим две передние - с1 и с2 (из 6 в общей сложности) кольцевые комиссуры и связанные с ними ганглии. Отростки нейронов в этой области формируют густой нервный плексус (рис. 35 Д). Остальные серотонинергические нейроны в количестве от 2 до 4 распределены по ганглиям вентральных стволов, связанным кольцевыми комиссурами - с3 - с6.

Присутствие серотонина в периферической нервной системе разных видов диофиллид не однозначно. Так у *D. gardineri* нервные волокна, содержащие серотонин, отмечены во всех продольных нервных стволах кроме латеральных. А у видов *Trilobodrilus* только в дорсальных продольных нервных стволах присутствие серотонина было отмечено достаточно ясно, в то время как латеральные нервные стволы были помечены лишь частично.

Присутствие ацетилированного альфа-тубулина зафиксировано во всех нервных стволах и комиссурах нервной системы диофиллид. Наиболее ярко этот агент проявляет себя в нервных окончаниях, иннервирующих передний край простомиума и ресничные шнуры, обеспечивающие локомоцию червей (рис. 36).

Значительное количество FMRFергических нейронов занимает место в непосредственной близости от дорсальной стороны мозга (Рис 37 рк). Несмотря на это, лишь несколько FMRFамидсодержащих нервных волокон проходят через нейропиль. Дендриты этих клеток участвуют в иннервации переднего края простомиума. Из продольных нервных стволов при диагностике

FMRFамида только главные вентральные стволы флуоресцируют наиболее сильно.

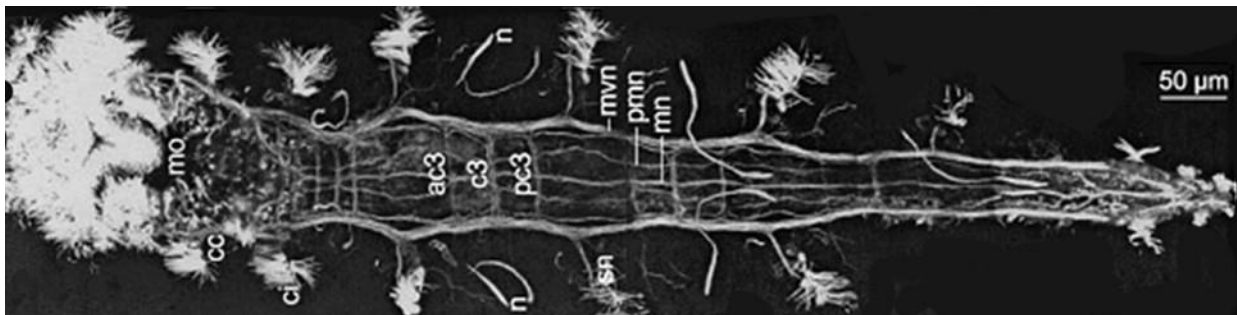


Рис. 36. Элементы нервной системы *Dinophilus gyrociliatus*, помеченные ацелированным альфа-тубулином (по Muller, Westheide, 2002).

Вентральные нервные стволы представлены медиальным нервным стволом (mn), двумя парамедиальными (pmn) и двумя главными (mvn) продольными стволами. В каждом сегменте тела, за исключением последнего, нервные стволы связаны тремя комиссурами - передней (ac3), средней (c3) и задней (pc3). Прочие условные обозначения авторов: ci - реснички, cc - окологлоточные нервы, mo - ротовое отверстие, n - нефридии.

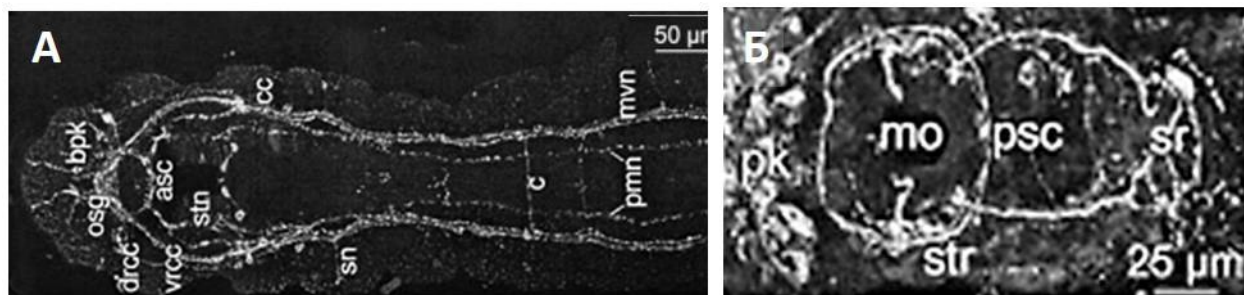


Рис. 37. Фрагменты FMRFергической нервной системы *Trilobodrilus axi*.  
**А** - передний отдел тела динофиллиды (брюшная сторона).

Условные обозначения авторов: asc - передняя стоматогастрическая комиссура, bpk - биполярный нейрон передней части мозга, osg - мозг, дорсальный (drcc) и вентральный (vrc) корешки, стоматогастрический нерв (stn), окологлоточный коннектив (cc), сегментальный нерв (sn), одна из главных комиссур (c), главный вентральный ствол (mvn), медиальные нервные стволы; **Б** - участок стоматогастрической нервной системы. Условные обозначения: перикарионы нейронов (pk), ротовое отверстие (mo), окологлоточное нервное кольцо (str) и его задняя комиссура (psc), дополнительное нервное кольцо (sr) (по Muller, Westheide, 2002).

Не однозначно этот агент распределен и по комиссурам, связывающим продольные нервные стволы. Так, у *D. gardineri* все основные кольцевые комиссуры демонстрируют присутствие FMRFамида, а в 6 комиссуре (с6) он оказался не помеченным. В остальных участках нервной системы динофиллид из-за малого размера FMRFергических нейронов и сильной флуоресценции нервных стволов они с трудом поддаются идентификации.

Пожалуй, лишь окологлоточный аппарат нервной системы динофиллид имеет некоторое сходство с таковым у настоящих свободноживущих полихет (Errantia). Во всем остальном есть заметные отличия. И, прежде всего это касается разнообразия и количества продольных нервных стволов. Брюшной нервной цепочки, так характерной для полихет, у олигомерных кольцецов нет. Использование выше упомянутых методов диагностики нервной ткани позволило выделить у самок *Dinophilus gyrociliatus* 12 нервных стволов: 5 парных, названных авторами главными вентральными, латеральными, латероventральными, латеродорсальными и дорсомедиальными стволами, и 2 непарных (одиночных) нервных ствола – медиальный и дорсомедиальный, связанных шестью «основными» и разным количеством «дополнительных» комиссур (рис. 38).

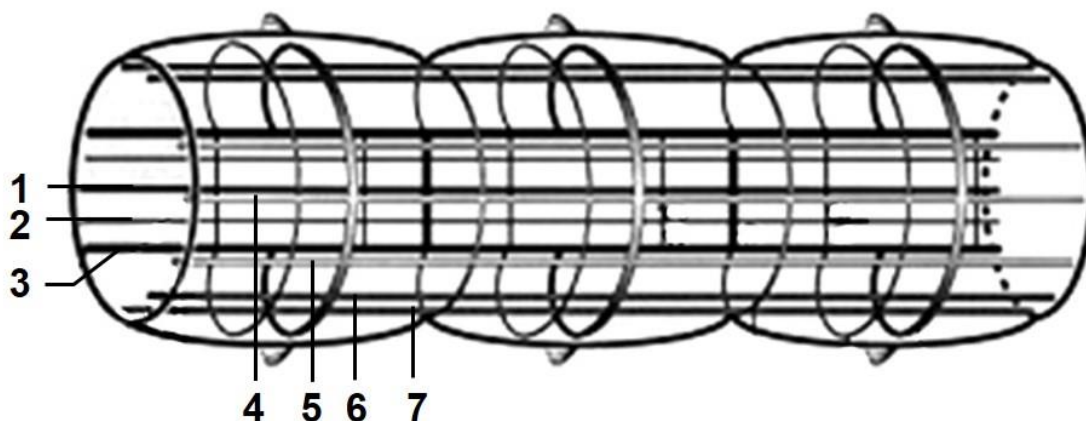


Рис. 38. Схема нервной системы средней части тела самки *Dinophilus gyrociliatus* (по Muller, Westheide, 2002).

Условные обозначения: 1 - медиальный нервный ствол, 2 - парамедиальный нервный ствол, 3 - главный вентральный нервный ствол, 4 - дорсомедиальный нервный ствол, 5 - дорсолатеральный нервный ствол, 6 - латеродорсальный нервный ствол, 7 - латероventральный нервный ствол.



В 1988 году была опубликована оригинальная статья, в которой авторы на основе анализа серий ультратонких срезов, помимо данных об общем количестве клеток, составляющих нервную систему, представили модель ее пространственного размещения в теле *Dinophilus gyrociliatus* (Windoffer, Westheide, 1988) (рис. 39). Не делая анализа приведенной объемной композиции, мы оставили за собой право внести лишь несколько небольших справок в условные обозначения к рисунку. Внимательный читатель сам сумеет оценить объем и значимость проделанной работы. А насколько перспективно создание подобных моделей для понимания организации нервной системы тех или иных представителей животного мира покажет время.

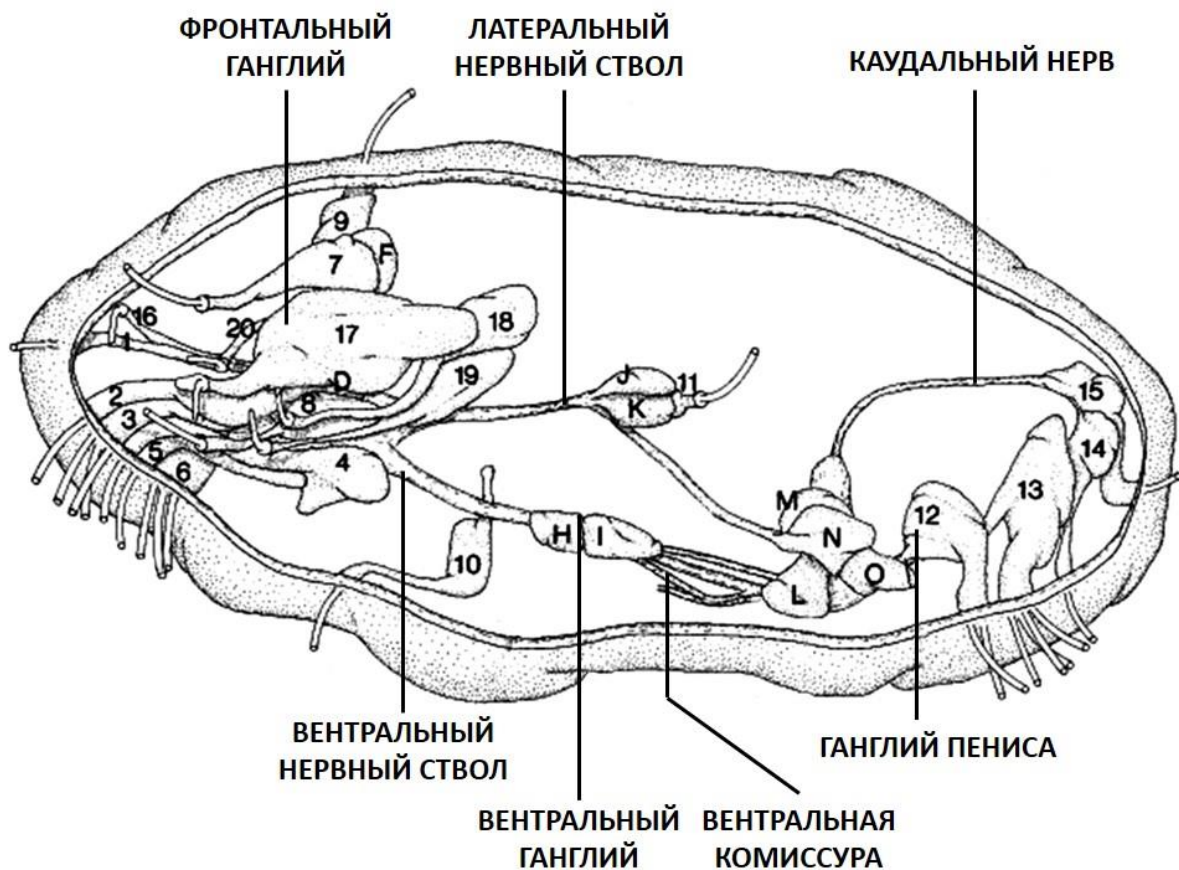


Рис. 39. Реконструкция нервной системы левой стороны тела *Dinophilus gyrociliatus* (Windoffer, Westheide, 1988).

Буквами А - О авторами схемы помечены нейроны, не обладающие сенсорной спецификой. Из них нервные клетки А, В, С, Е и одна клетка нейроглии находятся внутри фронтального ганглия. Цифрами 1 - 20 обозначены сенсорные нейроны.



Оказалось, количество клеток, составляющих нервную систему *Dinophilus gyrociliatus*, всего 68, в том числе 40 сенсорных нейронов, и 2 глиальные клетки. Из 40 сенсорных нейронов 12 были идентифицированы как сенсорно-моторные.

Не сенсорные нейроны - это относительно мелкие униполярные клетки и только одна пара из них представлена биполярными. Это нейроны, обозначенные буквой **N**. Они занимают место в ганглии пениса. За исключением нейронов **J** и **K** все не сенсорные нервные клетки располагаются в ганглиях. В мозге изученного вида авторы выделяют две боковые лопасти, названные ими фронтальными ганглиями. Каждый из них имеет одну клетку нейроглии и хорошо развитый нейропиль, окруженный 20 или 21 нервными клетками. В дорсальной части фронтальных ганглиев сосредоточены перикарионы парных клеток **A, B, C, E, D** и одной непарной клетки **F**. Общее количество нервных клеток в каждом из фронтальных ганглиев одинаково. «Недостача» одной из парных клеток в одном из изученных ганглиев компенсируется за счет удвоения непарной клетки **F**.

Из сказанного следует, что *Dinophilus gyrociliatus*, наряду со знаменитой почвенной нематодой *C. elegans*, вошел в короткий список беспозвоночных, у которых доподлинно известно общее количество нервных клеток.

## 5.2. Многощетинковые кольчецы (Класс Polychaeta)

Фауна полихет очень богата и разнообразна. К настоящему времени насчитывается более 10 тысяч многощетинковых червей, ведущих самый разнообразный образ жизни. Среди них есть свободноживущие формы (подкласс Errantia), живущие в контакте с субстратом (подкласс Sedentaria), ведущие паразитический образ жизни, обитающие в толще воды, в лесной подстилке и почве. Нервная система в своем строении отвечает, как общей

организации многощетинковых червей, так и тем условиям, в которых они обитают.

Классическими объектами для изучения нервной системы свободноподвижных форм полихет стали представители семейства *Nereidae*, Johnston 1865 - nereиды.

Центральная нервная система nereид состоит из расположенного в простомииуме мозга, часто называемого надглоточным ганглием, представленного двумя слившимися церебральными ганглиями, отходящих от них и огибающих глотку, одной или двумя парами окологлоточных коннективов, брюшной нервной цепочки, образованной парой мощных нервных стволов, и отходящих из этих структур нервов.

Появление головного мозга, расположенного дорсально над глоткой, существенно отличает полихет и других кольчатых червей от представителей типа *Plathelminthes*. Головной мозг высших полихет достигает большой степени сложности. В его переднем отделе впервые возникают ассоциативные центры - стебельчатые, или грибовидные, тела, которые, по современным представлениям, гомологичны более развитым грибовидным телам высших насекомых (рис. 40).

Все остальные нервные клетки мозга собраны в более или менее крупные группы, которые со времен Н. Гольмгрена (*Holmgren*, 1916) принято называть ганглиозными центрами. В мозге *N. virens* таких центров более 25.

В понимание строения нервной системы полихет много дополнительного вносят как пространственные модели (рис. 41 В), так и объемные реконструкции, представителей различных школ нейробиологов, которым мы всегда готовы отдать дань уважения (рис. 41 Г).

У примитивных форм полихет брюшные нервные стволы могут быть широко расставленными и связанными в местах скопления нервных клеток, которые можно рассматривать как ганглии, комиссурами. Такая брюшная нервная система получила название нервной лестницы. У высших

свободноподвижных полихет нервные стволы и, расположенные на них ганглии, полностью сливаются и в этом случае парное строение сформированной структуры можно определить только на поперечных срезах.

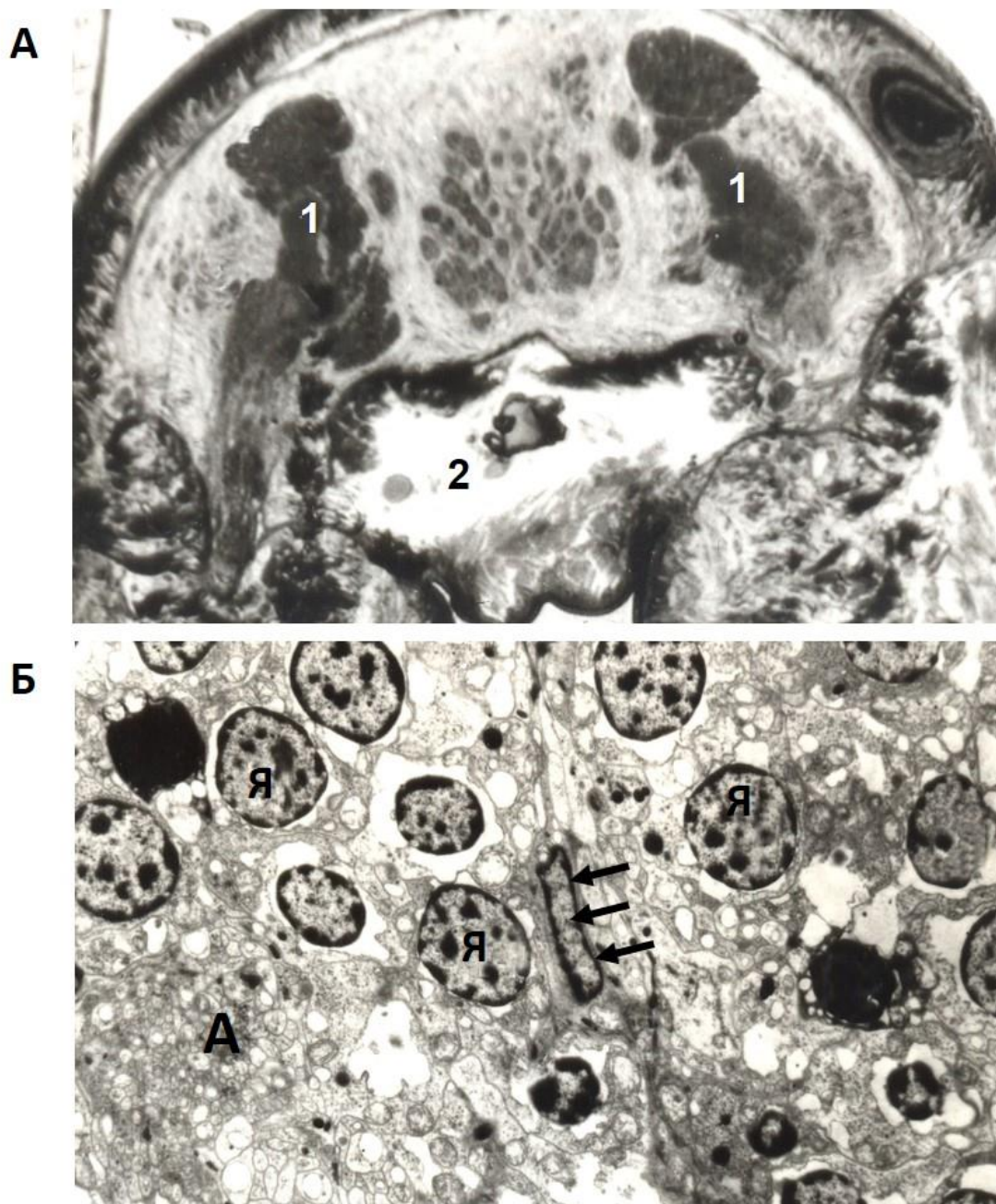


Рис. 40. Мозг полихеты *Nereis virens* (по Голубеву, 1986).

А - срез через участок мозга с грибовидными телами (увеличение 590); Б - ультратонкое строение участка грибовидных тел (увеличение 3300).

Условные обозначения: 1 - грибовидные тела, 2 - глотка; А - аксоны, Я - ядра нейронов, стрелками обозначено ядро нейроглии.

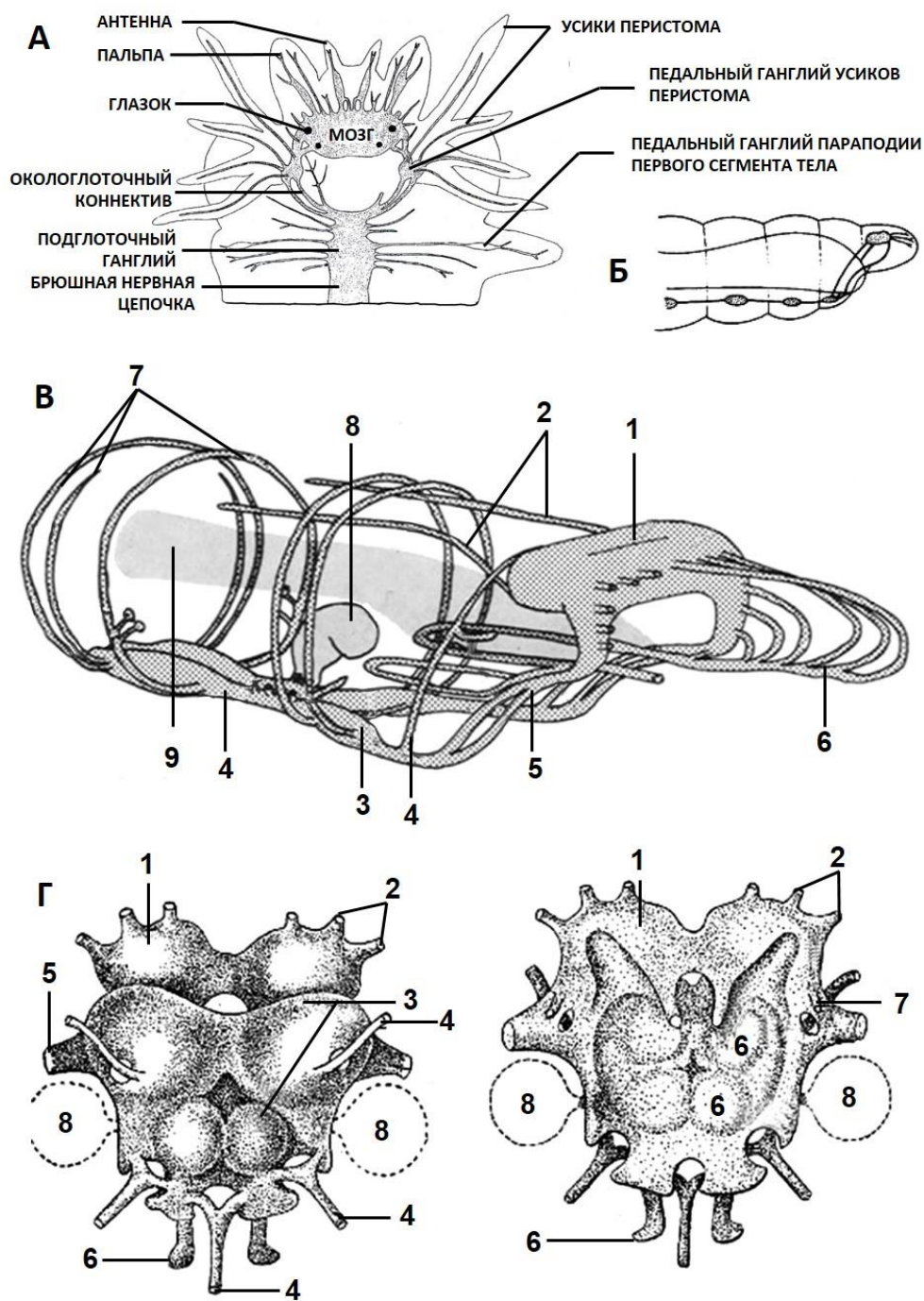


Рис. 41. Строение центральной нервной системы полихет.

**А** - строение нервной системы переднего отдела тела *Nereis virens* (вид со спинной стороны); **Б** - вид с боку (по Brusca, Brusca, 2003); **В** - реконструкция переднего отдела нервной системы *Stenocrinus serratus* (по Golder, Palmer, 1976); **Г** - объемная реконструкция мозга *Eunice narassii* (по Ливанову, 1940).

Условные обозначения к **А-В**: 1 - мозг, 2 - дорсальные нервные стволы, 3 - подглоточный ганглий, 4 - задний головной нерв, 5 - окологлоточный коннектив, 6 - окологлоточные нервы, 7 - сегментарные нервы, 8 - нервный плексус нефридия, 9 - нервный плексус. Условные обозначения к **Г**: 1 - передний пальпарный отдел, 2 - пальпарные нервы, 3 - средний антеннальный отдел, 4 - антеннальные нервы, 5 - окологлоточный коннектив, 6 - каудальный отдел головного мозга, 7 - окологлоточные нервы, 8 - глаз.



Подобное образование, начиная с аннелид, и стало носить название «брюшная нервная цепочка» или брюшной мозг (рис. 42). Она берет свое начало от крупного скопления нервных клеток, названного, как было сказано выше, подглоточным ганглием.

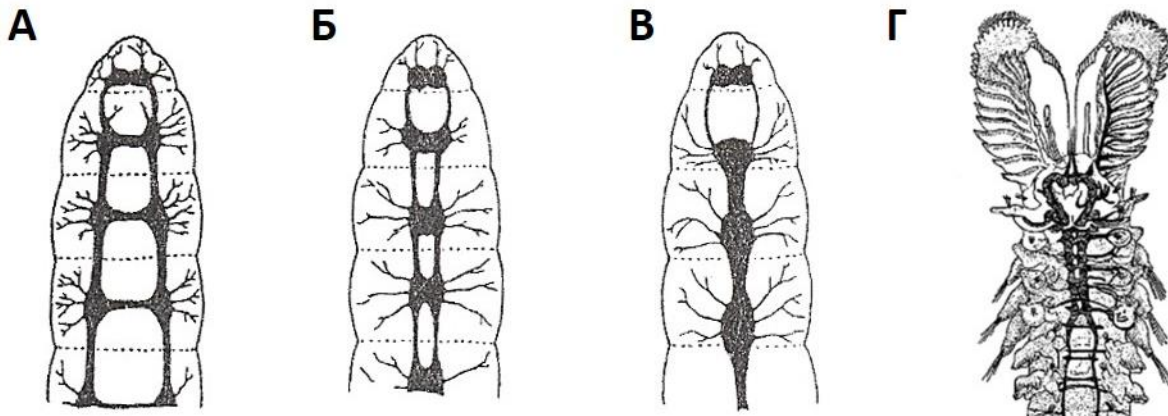


Рис. 42. Строение «брюшного мозга» полихет.

**А, Б, В** - превращение нервной системы лестничного типа полихет в брюшную нервную цепочку (по Brusca, 2003); **Г** - брюшная нервная цепочка лестничного типа передней части тела полихеты *Sabellaria alveolata* (по Meyer, 1887).

Структурной единицей брюшной нервной цепочки аннелид является так называемый нейросомит - набор метамерно повторяющихся нервных комплексов.

Основу нейросомита полихет составляют три пары сегментарных нервов, отходящих от ганглиев, связанных с брюшными нервными стволами. Первая и третья пары - кольцевые и преимущественно двигательные нервы. Вторая пара сегментарных нервов развита наиболее мощно. Сформирована она, в основном, отростками чувствительных нейронов и, как правило, не замыкается на спинной стороне сегментов тела. По ходу сегментарных нервов второй пары располагаются ганглии, иннервирующие параподии (рис. 43).

Примечательной особенностью брюшного мозга полихет является присутствие в нем гигантских нервных волокон, идущих от тел крупных нервных клеток. Впервые они были описаны у полихеты *Notornastus lateiceus*



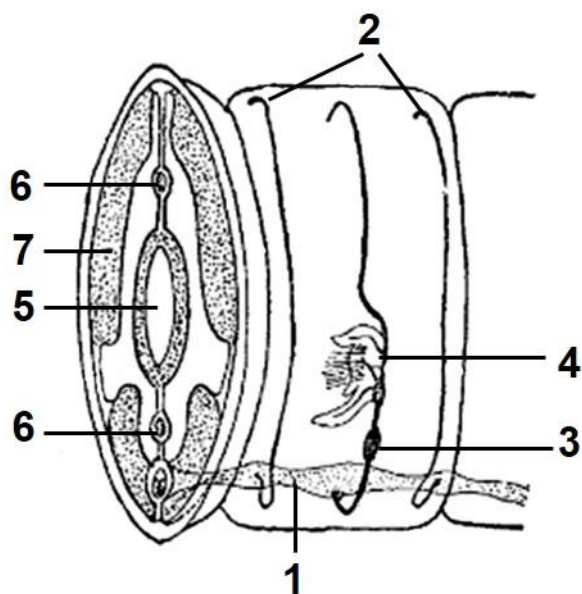


Рис. 43. Нейросомит полихеты *Notocirrus geniculatus* (Errantia, Lumbrineridae) (по Ливанову, 1940).

Условные обозначения: 1 - брюшная нервная цепочка, 2 - нервы сомита, 3 - параподиальный ганглий, 4 - параподия, 5 - кишка, 6 - кровеносные сосуды, 7 - мускулатура.

*Sars* Вильгельмом Кеферштейном в 1863 (Keferstein W.). Гигантские аксоны иннервируют мускулатуру «быстрого реагирования», от которой требуется незамедлительная реакция при нападении хищников или при преследовании добычи. Оказалось, что гигантские нервные волокна чаще всего отмечаются в брюшной нервной цепочке седентарных полихет (рис. 44). И это, по-видимому, вполне объяснимо. При жизни в трубках для добывания пищи нужна особая хватка.

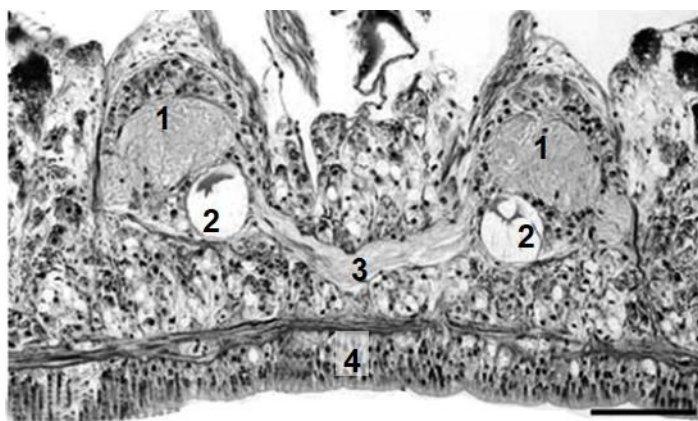


Рис. 44. Гигантские нервные волокна в брюшной нервной цепочке лестничного типа рифообразующей трубчатой полихеты *Sabellaria alveolata* (по Helm et al., 2018).

Условные обозначения: 1 - вентральные нервные стволы, 2 - гигантские нервные волокна, 3 - комиссура, 4 - эпителий.

Хорошими показателями сложности строения нервной системы полихет является закрепление перикарионов нервных клеток в ганглиозных образованиях и общее количество их в нервном аппарате. А разница здесь

может быть очень большой. Так у крупных эррантных видов из семейства Aphroditidae суммарное количество клеток мозга доходит до 14 тысяч, тогда как у *Polydora ciliata* - седентарной формы из семейства Spionidae - едва достигает 800. Другим показателем усложнения нервной системы многощетинковых червей служит набор чувствительных образований головной лопасти - простомиума. У свободно живущих видов их достаточно много. К хеморецепторным образованиям относятся пальпы и мерцательные ямки, или нухальные органы, расположенные на спинной части простомиума, за что их часто называют затылочными органами. Здесь же - в головном отделе располагаются антенны, несущие тактильную функцию, и светочувствительные органы, обычно называемые глазами. У полихет можно наблюдать все переходы от простых светочувствительных пигментных пятен до сложных камерных глаз, способных к аккомодации. Самые сложно устроенные глаза обнаружены у хищных планктонных полихет из семейства Alciopidae. Они располагаются на особых стебельках, способны к аккомодации и позволяет им видеть одновременно и хищников, и жертву. У *Fabricia sabella* (отряд Sabellida) плавающей и ползающей задом наперед, два глаза нашли себе место на анальной лопасти - пигидии. Среди полихет немало видов, имеющих органы равновесия -статоцисты. Среди них имеются как замкнутые органы, так и такие, полости которых сообщаются с внешней средой с помощью каналов. Как ни странно, органы равновесия чаще встречаются у полихет, ведущих сидячий образ жизни.

Сидячий образ жизни существенно меняет общий план строения центральной нервной системы полихет. Примером этому может служить седентарные полихеты - *Chaetopterus variopedatus*, живущие в трубчатых «пергаментных» домиках. Нервный аппарат у них состоит из двух хорошо выраженных отделов. Один из них занимает место в первых одиннадцати сильно уплощенных в спинно-брюшном направлении сегментах тела. Нервная система здесь представлена двумя стволами, проходящими на значительном

расстоянии друг от друга, и связанными длинными поперечными комиссурами (рис. 45).

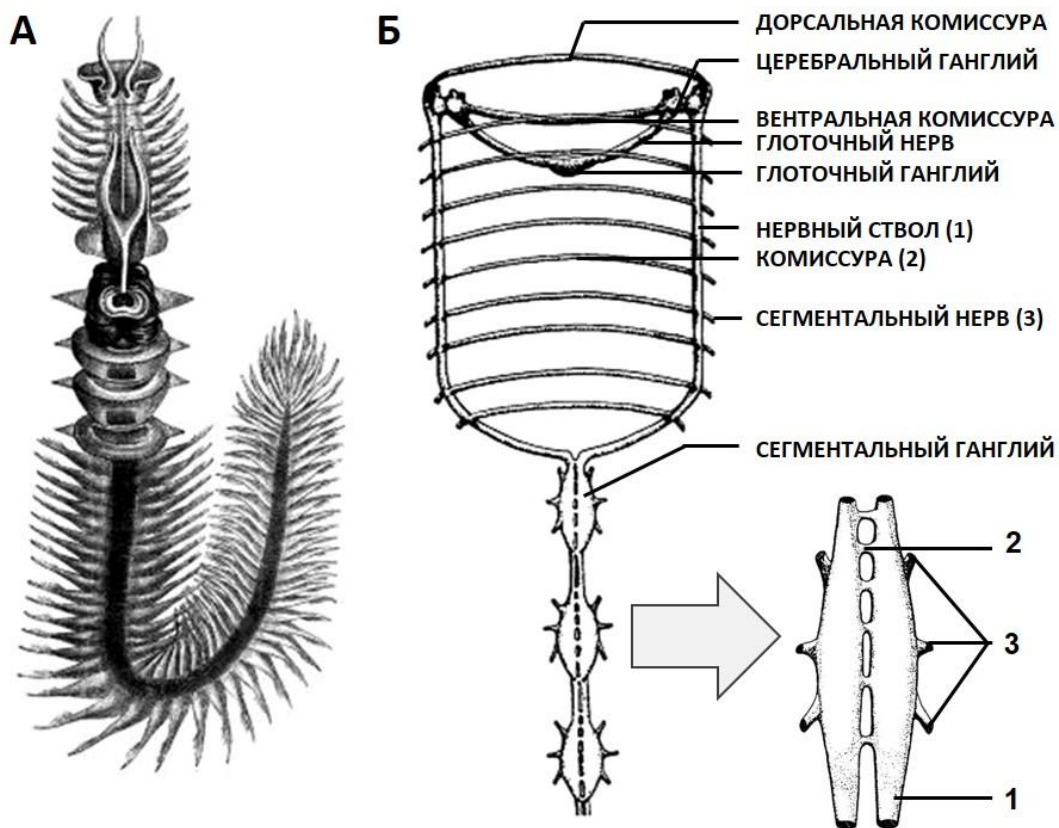


Рис. 45. Нервная система седентарной полихеты *Chaetopterus variopedatus*. А - извлеченная из трубки полихета *Chaetopterus sp.*; Б - схема строения двух отделов нервной системы *C. variopedatus* (по Martin, Anctil, 1984).

Условные обозначения: 1 - нервный ствол, 2 - комиссура, 3 - сегментарные нервы сегмента.

Одна из них в первом сегменте тела разобщает два церебральных ганглия. В четвертом сегменте располагается глоточный ганглий, связанный с церебральными ганглиями глоточными нервами. В двенадцатом сегменте тела боковые нервные стволы сходятся и вместе с расположенными на них ганглиями формируют задний отдел нервной системы - брюшной мозга, идущий, до конечного сегмента тела полихеты. Образований, подобных подглоточному ганглию, так характерному для нереид, не обнаружено. В каждом из последующих сегментов ганглиозные утолщения (сегментарные ганглии) и нервные стволы связаны друг с другом многочисленными короткими комиссурами (рис. 45 В). С определенным допущением эту

продольную структуру можно назвать брюшной нервной цепочкой лестничного типа. Дополнительный штрих к более упрощенной организации нервной системы *Chaetopterus variopedatus* - это крайне малое количество чувствительных образований.

Еще более глубокий отпечаток на строение нервной системы Polychaeta накладывают случаи облигатного паразитирования. Именно такой образ жизни ведут карликовые самцы полихеты *Scoelepis laoncola* из семейства Spionidae. Располагаясь спина к спине, обычно на одном из передних сегментов тела самки, самец погружает свой сильно модифицированный передний конец тела с поворотом на 90 градусов в целомическую полость партнерши. По одной из гипотез самец питается целомоцитами, по другой - содержимым кровеносных сосудов самки. Отсутствие необходимости в самозащите, заботы о пропитании и относительная неподвижность привели к полной утрате концентрации нервных клеток в ганглиях как в головном, так и туловищном отделах тела паразита (рис. 46).

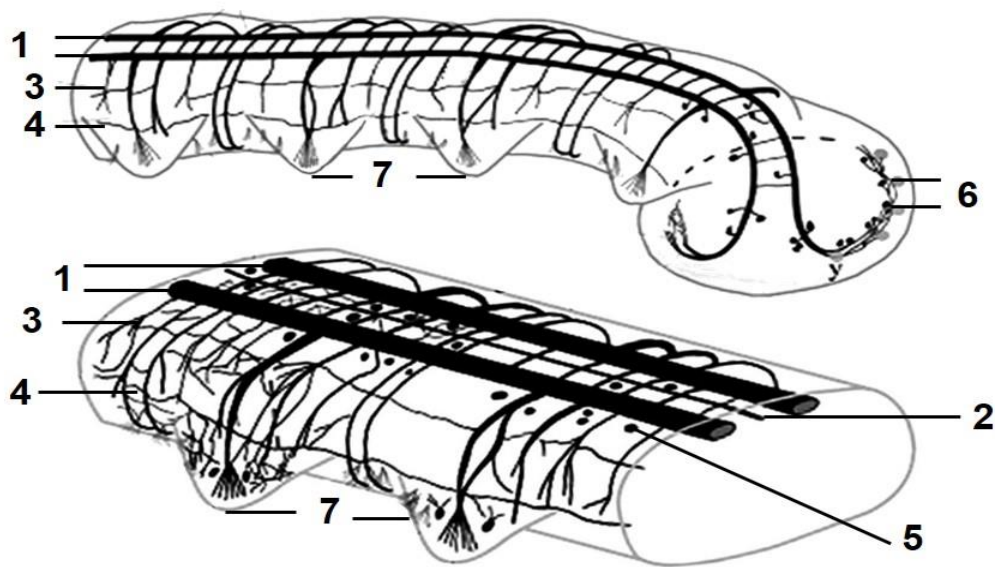


Рис. 46. Реконструкция нервной системы облигатного паразита-самца *Scoelepis laoncola* (по Vortsepneva et al., 2009). А - передний участок тела. Пунктирами отмечен участок головы, погружаемый в тело самки; Б - детализация строения нервной системы двух сегментов тела.

Условные обозначения: 1 - вентральные нервные стволы, 2 - медиальный нерв, 3 - вентральный продольный нерв, 4 - дорсальный продольный нерв, 5 - нейроны, 6 - глазки, 7 - параподии.

### 5.3. Малощетинковые кольчецы (Класс Oligochaeta)

В целом, нервная система олигохет устроена гораздо проще нервной системы многощетинковых червей. Это проявляется уже во внешнем строении этих червей. Их маленькая головная лопасть (простомиум) полностью лишена таких органов чувств как пальпы, щупальцы, затылочные органы, сложно устроенные глаза, так характерные для многих полихет. Уменьшение головной лопасти привело к тому, что мозг, который по происхождению кровно с ней связан, перемещается назад и находит место в первом, третьем или четвертом сегментах тела (рис. 47). Соответственно в третий или четвертый сегмент тела сместился и подглоточный ганглий, который являются главным двигательным центром олигохет.

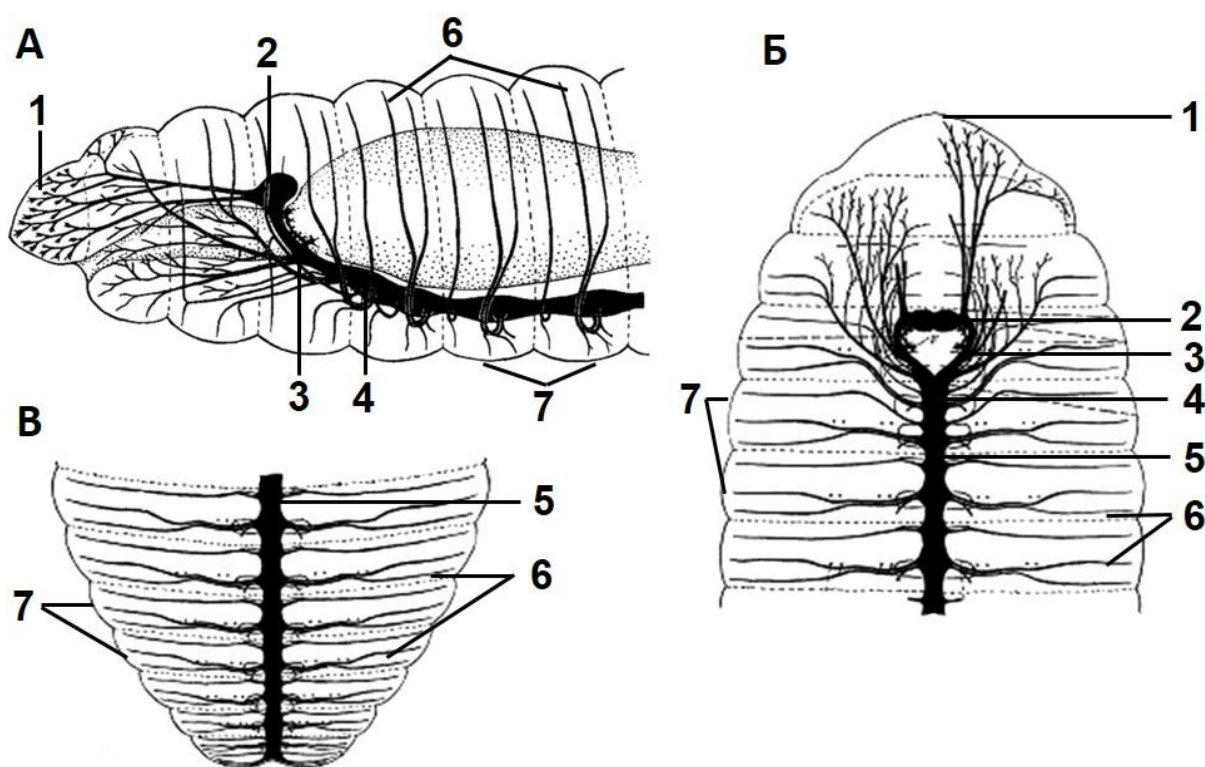


Рис. 47. Схемы строения нервной системы дождевого червя - *Lumbricus terrestris*.

**А** - передняя часть тела (вид сбоку); **Б** - передняя часть тела (вид с дорсальной стороны); **В** - каудальный участок тела олигохеты (по Hess, 1925).

Условные обозначения: 1 - головная лопасть, 2 - мозг, 3 - окологлоточный коннектив, 4 - подглоточный ганглий, 5 - брюшная нервная цепочка, 6 - нервы сомита, 7 - сегменты (сомиты) тела.



Дождевой червь *Lumbricus terrestris* стал наиболее заметным модельным объектом в изучении нервной системы малощетинковых червей. Подробное описание нервного аппарата этого вида было сделано еще в 20-х годах прошлого века Вальтером Гессом (Hess, 1926) (рис. 47). Схемы строения нервной системы *Lumbricus terrestris* В. Гесса до сих пор приводятся в научных и на страницах больших книг по зоологии беспозвоночных, где речь идет о строении нервной системы олигохет.

Головной мозг олигохет состоит из двух - правого и левого церебральных ганглиев, связанных комиссурой. У некоторых представителей энхитреид (*Enchytraeidae*) она настолько коротка, что обе половинки головного мозга сливаются в единую массу - надглоточный ганглий.

Брюшная нервная цепочка олигохет сформирована двумя нервными тяжами, между которыми может присутствовать небольшой непарный медиальный тяж. У *Aeolosoma* (Семейство *Aeolosomatidae*) - мелких пресноводных или живущих в почве червей, которых часто относят и к полихетам, оба брюшных нервных ствола лежат далеко друг от друга, демонстрируя пример лестничного типа строения брюшного мозга (рис. 48).

В отличие от полихет, разграничение брюшной нервной цепочки (брюшного мозга) на ганглии и связывающие их коннективы порой весьма условно и только у пресноводных паразитических олигохет из семейства *Branchiobdellidae*, которых часто называют рачьими пиявками, наблюдается отчетливое обособление коннективов и ганглиев, с хорошо выраженными пакетами нервных клеток (рис. 49). Возможно, в этом и в том, что у этих червей есть прикрепительная присоска и челюсти, некоторые зоологи видят одно из оснований для отнесения эту группу олигохет к пиявкам.

Большинство нейросомитов олигохет из разных семейств имеют либо три, либо четыре пары нервов. За пределами передних сомитов, нервы отходят от брюшной цепочки самостоятельными корешками. Имеются и исключения из

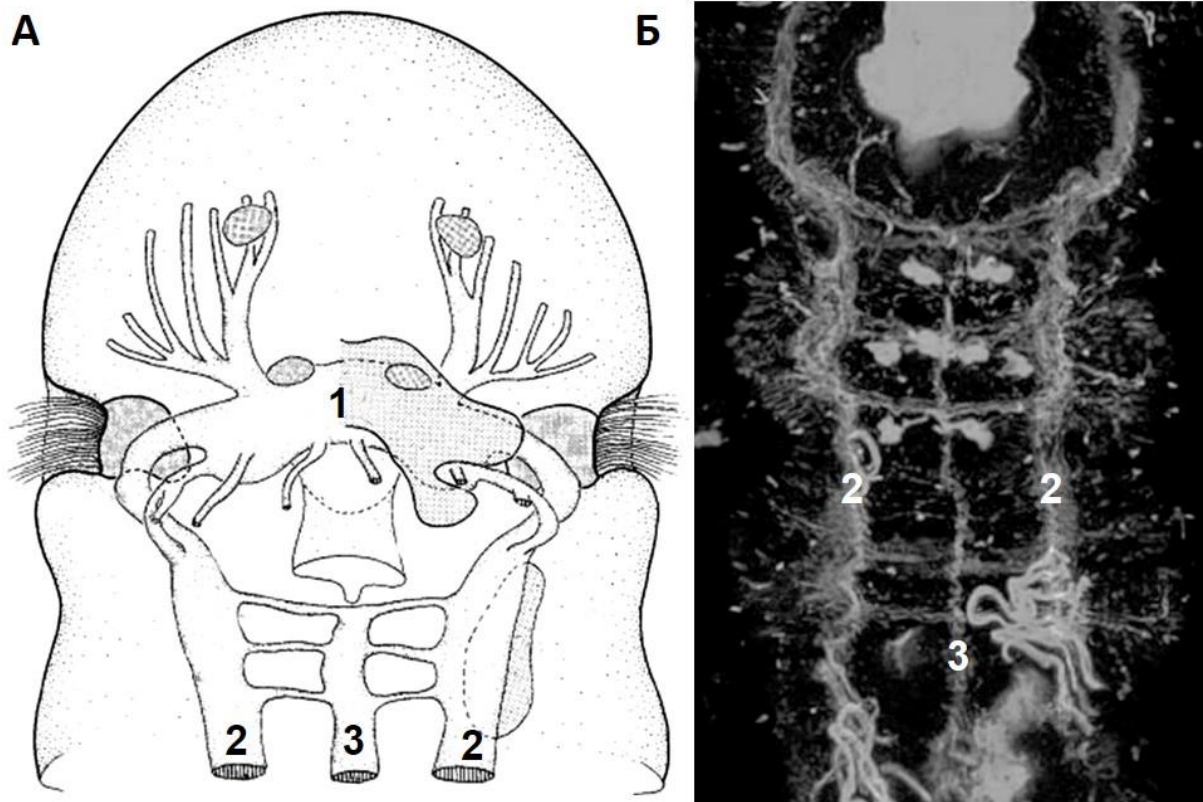


Рис. 48. Нервная система олигохеты *Aeolosoma hemprichi*.

А - реконструкция нервной системы передней части тела; Б - нервные стволы олигохеты «окрашенные» методом выявления ацелированного  $\alpha$ -тубулина (по Hessling, Purschke, 2000).

Условные обозначения: 1 - мозг, латеральные (2) и медиальный (3) нервные стволы.

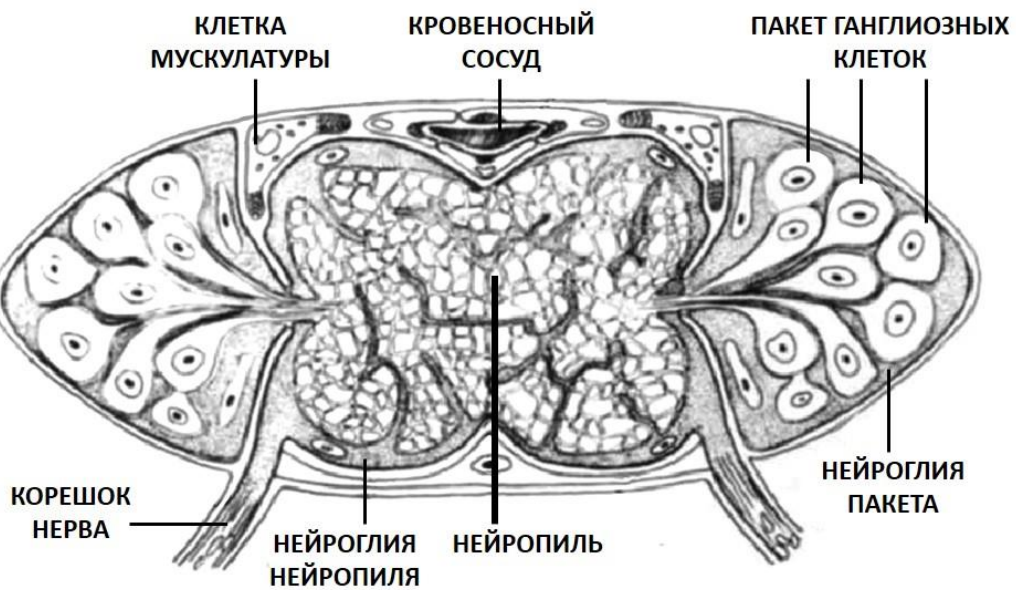


Рис. 49. Строение ганглия брюшной нервной цепочки *Branchiobdella pentodonta* (поперечное сечение) (по Vagnetti, Farnesi, 1978).

этого правила. В частности, у представителей семейства Lumbricidae второй и третий нервы сомитов отходят общим стволом. У Branchiobdellidae в каждом из сомитов первые три нерва являются вполне самостоятельными, тогда как четвертый развит слабее остальных и является лишь ветвью третьего (рис. 50).

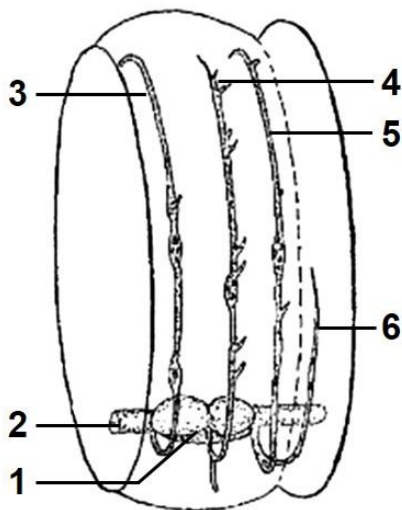


Рис. 50. Один из сомитов средней части тела олигохеты *Branchiobdella parasite* (по Изосимову, 1940).

Условные обозначения: 1 - ганглий брюшной нервной цепочки, 2 - коннектив брюшной нервной цепочки, 3 - первый нерв нейросомита, 4 - третий нерв нейросомита, 5 - второй нерв нейросомита, 6 - четвертый нерв нейросомита.

Помимо описания строения нервной системы различных участков тела *Lumbricus terrestris* В. Гесс предложил объемную модель строения отдельного сегмента тела олигохеты, которая по своей информативности не утратила своей ценности и в наши дни (рис. 51). В ней наглядно показана связь нервных стволов с мускулатурой и покровами тела.

Заметной чертой организации брюшной нервной цепочки олигохет, за исключением представителей семейств Aeolosomatidae и Branchiobdellidae, является присутствие гигантских нервных волокон. Впервые у олигохет они были описаны еще в 1869 (Claparede E.) и долгое время значились в научной литературе как неврохорды. Наиболее мощного развития гигантские нервные волокна получают у представителей семейства Lumbricidae. Так в брюшной нервной цепочке *Lumbricus terrestris* выявлено 5 таких волокон - три из них расположены вплотную друг к другу на дорсальной стороне цепочки, а два пробегают по длине брюшного мозга вентрально на значительном расстоянии один от другого (рис. 52).

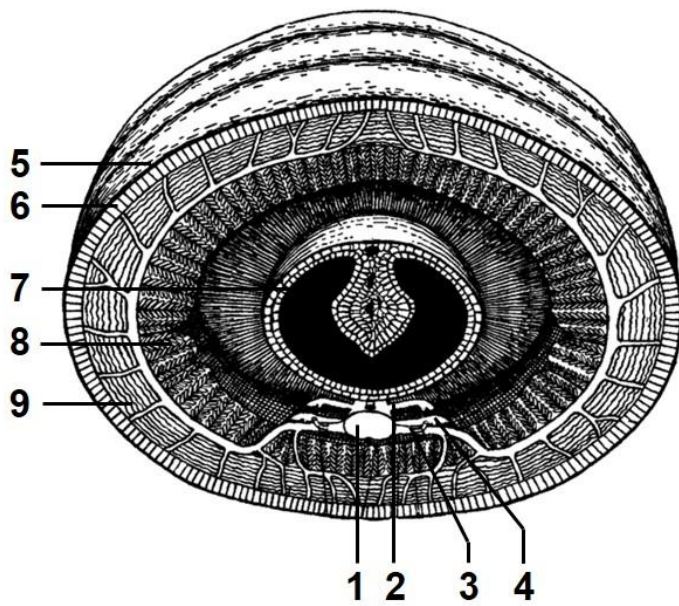


Рис. 51. Схема расположения нервов в одном из сегментов тела дождевого червя (по Hess, 1925).

Условные обозначения: 1 - брюшная нервная цепочка, 2 - передний сегментарный нерв, 3 - задний сегментарный нерв, 4 - средний сегментарный нерв, 5 - кутикула, 6 - эпидермис, 7 - кишечник, 8 - продольная мускулатура, 9 - кольцевая мускулатура.

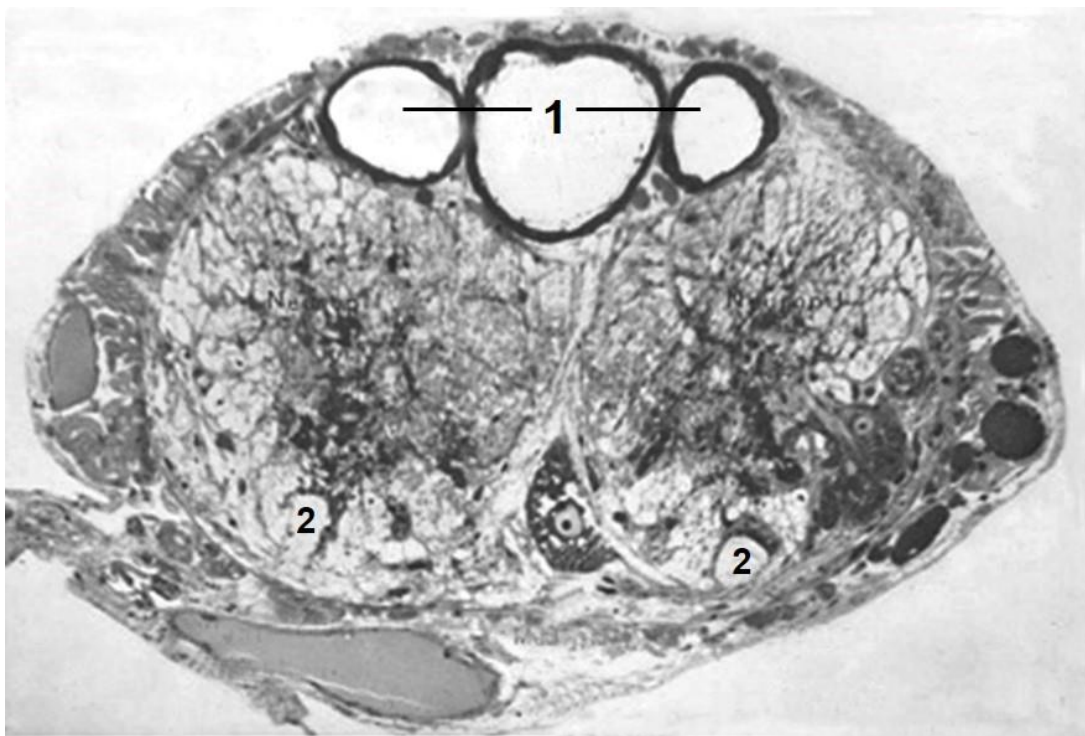


Рис. 52. Поперечный срез брюшной нервной цепочки *Lumbricus terrestris* (по Coggeshall, 1965).

Условные обозначения: 1 - медиальное и латеральные гигантские нервные волокна дорсальной стороны, 2 - гигантские нервные волокна вентральной стороны нервной цепочки.



Есть много гипотез о природе гигантских нервных волокон у беспозвоночных. У олигохет, по мнению известного нейробиолога Теодора Холмса Баллока, эти волокна формируются за счет слияния аксонов нервных клеток, расположенных по всей длине брюшной нервной цепочки (Bullock, 1945) (рис. 53).

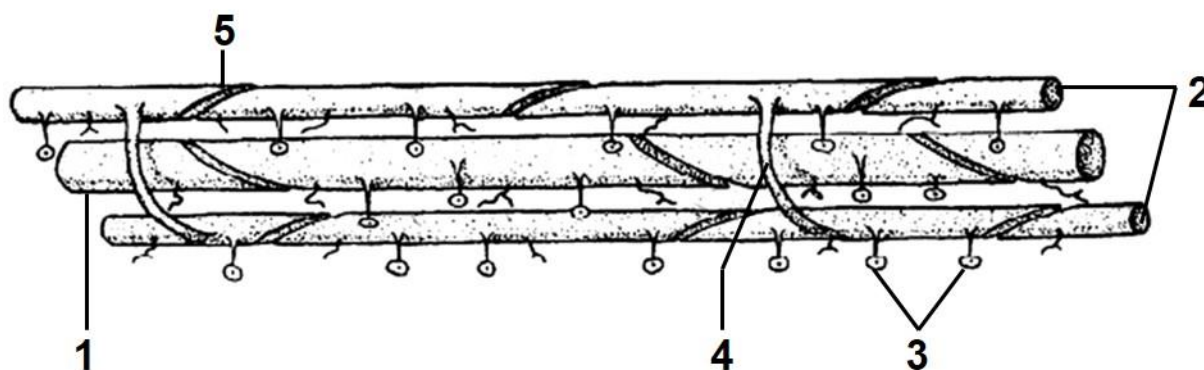


Рис. 53. Схематическая репрезентация системы гигантских нервных волокон *Lumbricus* (по Bullock, 1945).

Условные обозначения: 1 - медиальное гигантское волокно, 2 - латеральные гигантские волокна, 3 - тела нервных клеток, 4 - анастомоз, 5 - септа.

Снаружи гигантские нервные волокна покрыты многослойной спиральной шванновской оболочкой, витки которой связаны многочисленными специализированными контактами (рис. 54). Появление шванновской оболочки в нервной системе кольчатых червей стоит рассматривать в качестве первого шага, ведущего к массовой миелинизации нервных волокон позвоночных животных.

У олигохеты *Eisenia foetida* шванновская оболочка медиального нервного волокна состоит из 15 - 30 слоев, количество витков латеральных гигантских волокон варьирует от 2 до 15 (Нама, 1959).



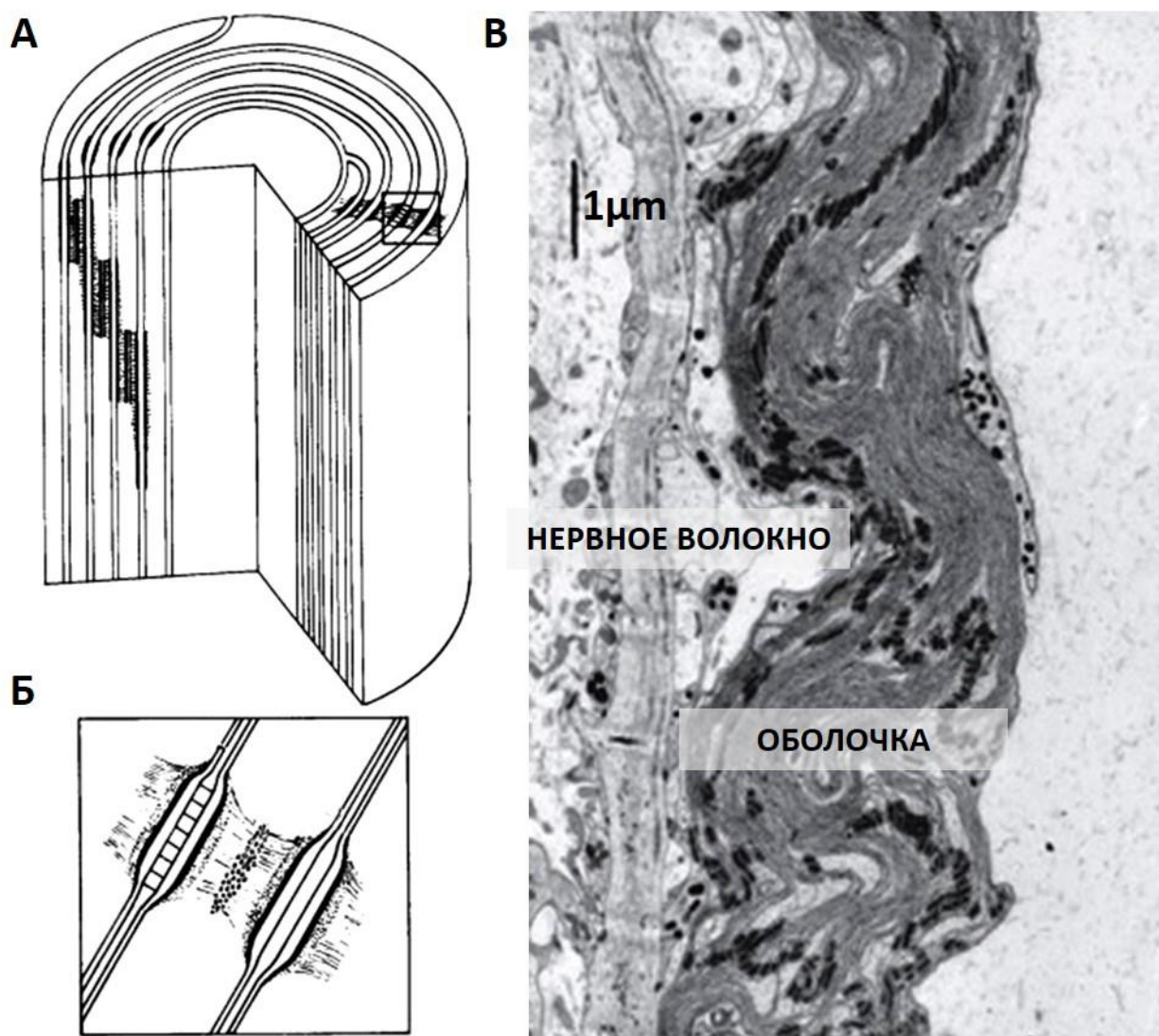


Рис. 54. Строение гигантских нервных волокон олигохет.

**А** - схема строения гигантского нервного волокна олигохеты *Eisenia foetida*; **Б** - структура плотных контактов между витками Шванновской оболочки (по Нама, 1959); **В** - миелиноподобная (шванновская) оболочка гигантского нервного волокна *Lumbricus terrestris*. (по Roots, Gould, 2007).

Утрата чувствительных образований головной лопасти стало, по всей вероятности, одной из причин появления у олигохет целого ряда рецепторов, связанных с покровным эпителием. У *Lumbricus terrestris* выявлено пять типов таких образований (рис. 55).

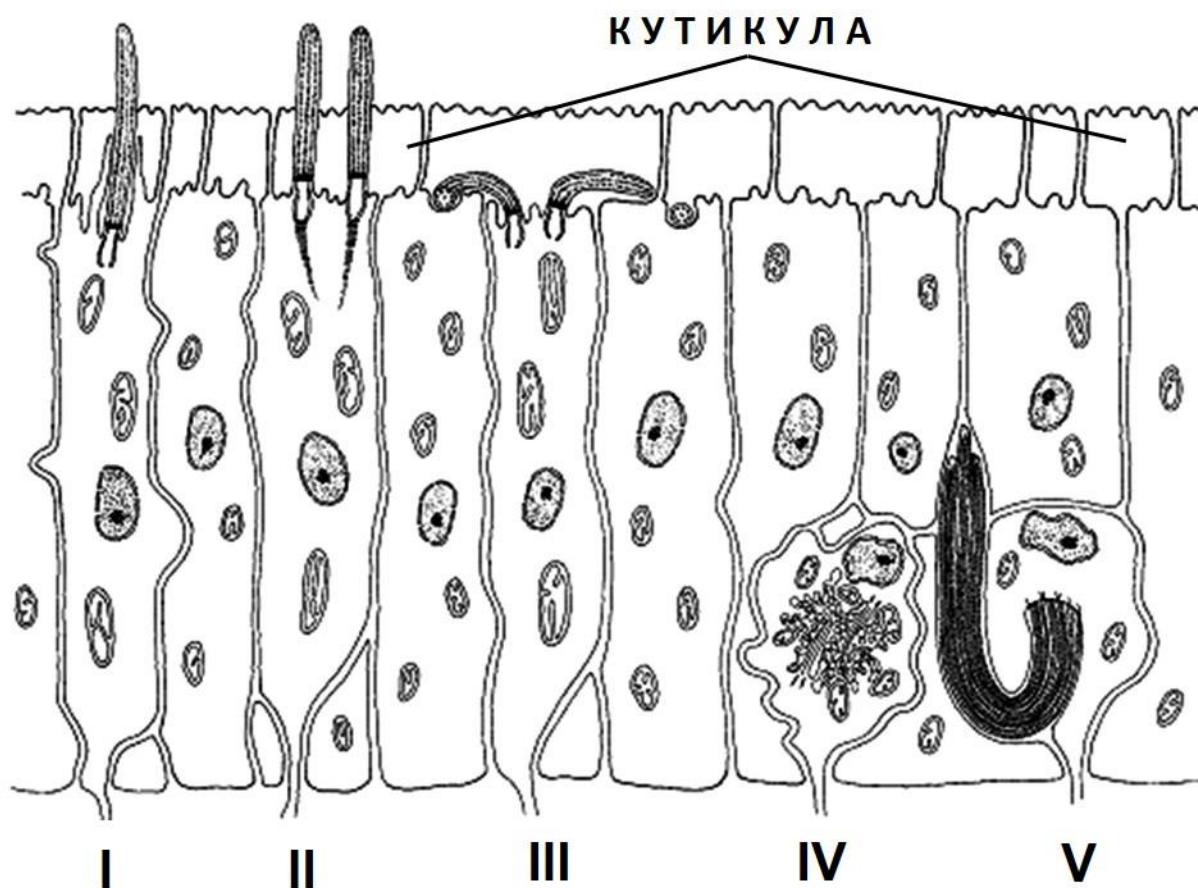


Рис.55. Схема продольного сечения через пять типов рецепторных клеток в эпидермисе *Lumbricus terrestris* (по Myhrberg, 1979). I - V - обозначения рецепторных клеток, предложенных автором.

Три из них (I - III), снабженные ресничками, с большой вероятностью являются механорецепторами. Единственная ресничка рецепторов первого (I) и реснички рецепторных клеток второго типа (II), устроенные по формуле  $9 \times 2 + 2$  пронизывают кутикулу и выходят на поверхность тела олигохет. Рецепторные клетки третьего типа (III) разбросаны по всему телу червей. Их реснички с аппаратом микротрубочек, устроены по формуле -  $9 \times 2 + 0$ , не выходя на поверхность тела олигохет, располагаются параллельно апикальной поверхности несущих их клеток.

Два типа рецепторных клеток (IV - V) располагаются в основании эпителия. Первая из них (IV) имеет внутриклеточную полость (фазосому) заполненную не связанными друг с другом микроворсинками и сенсорными

ресничками. По ранее сделанным описаниям (в частности, Rohlich et al., 1970), они отнесены к фоторецепторам. Вторая группа клеток (V) имеет сравнительно большую полость и около 20 ресничек, устроенных по формуле  $9 \times 2 + 2$ . Реснички выходят в проксимальную часть эпителия через широкое отверстие, делают поворот на 180 градусов и двигаются к поверхности. Сделано предположение о возможной хеморецепторной функции этих клеток.

К началу 70-х годов прошлого столетия морфологические исследования нервной системы олигохет исчерпали свои возможности. Нейробиология этих аннелид пошла по пути выявления химической специфичности нейронов и их местоположения. Примером такого подхода являются ниже приведенные работы.

В брюшной нервной цепочке *Lumbricus terrestris* выделено семь групп серотонин-иммунореактивных нейронов, отличающихся одна от другой количеством, формой и величиной входящих в них клеток, а также характеристиками их отростков. Расположены они по всей длине олигохет. Все кластеры, кроме одного (группа **G**), имеют двустороннее расположение (рис. 56). Группа **A**, состоящая из 35 - 45 униполярных нейронов с диаметром 15 - 30  $\mu\text{m}$  располагается в вентромедиальной области ганглиев. Регулярно в вентральной области этого кластера встречаются тела нейронов и большего диаметра - до 45  $\mu\text{m}$ . По всей вероятности, кластер **A** представляет собой набор функциональных подгрупп клеток. Большинство отростков нейронов этой группы направлены в разные стороны по длине нервной цепочки, а некоторые из них покидают ганглии через сегментарные нервы.

Кластер **B** состоит из двух подгрупп клеток, расположенных позади кластера клеток **A**. Подгруппа **B1** состоит из двух, реже трех, крупных (диаметр тел клеток 40 - 60  $\mu\text{m}$ ) дву- или триполярных нейронов. Подгруппа **B2** представлена 1 - 4 монополярными нейронами (диаметр тел около 20  $\mu\text{m}$ ), лежащими латерально к клеточным телам группы **B1**.

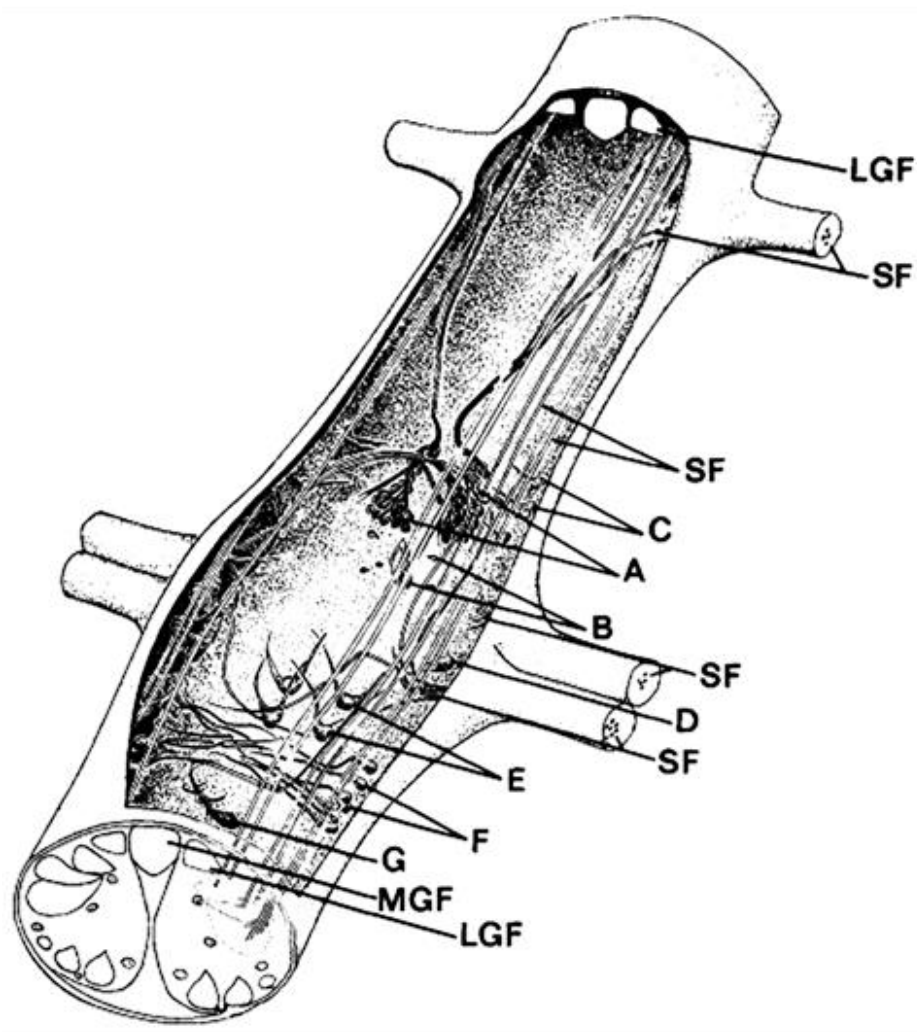


Рис. 56. Схематическое изображение расположения серотонин-иммунореактивных нейронов и их отростков на одном из участков брюшной нервной цепочки *Lumbricus terrestris*. Вид с дорсальной стороны (по Spothase-Eichmann et al., 1987).

Условные обозначения: **A - G** - группы серотонин-иммунореактивных клеток, **SF** серотонин - иммунореактивные волокна, **LGF** - латеральное гигантское волокно, **MGF** - медиальное гигантское волокно.

Кластер **C** представлен 2 - 14 монополярными клетками (диаметром 10 - 25  $\mu\text{m}$ ), разбросанными в середине горизонтальной плоскости ганглиев брюшной нервной цепочки, по бокам от группы клеток **A**.

Кластер **D** представлен парой монополярных нейронов с диаметром тел около 30  $\mu\text{m}$ . Клетки расположены латерально на уровне двойного нерва SN2/SN3.

Кластер **Е** состоит из двух типов биполярных клеток, тела которых расположены на уровне нерва SN3 вентро-медиально к группе нейронов **Д**.

Кластер **Ф** представлен 9 - 27 преимущественно монополярными нейронами с диаметром тел 15 - 20  $\mu\text{m}$ ., лежащими позади нерва SN3 возле бокового края ганглия.

Кластер **Г** состоит только из одного униполярного нейрона с диаметром тела 30 - 40  $\mu\text{m}$ . В соседних ганглиях эта клетка обычно встречается на альтернативных сторонах рядом с вентральной средней линией тела.

Отмечено, что общее количество серотонинергических нейронов в отдельных ганглиях пояска (clitellum), сравнительно превышает число этих клеток в ганглиях сегментов средней части тела червей. Высказано предположение о том, что серотонинергические нейроны в брюшной нервной цепочке выполняют модуляторную функцию.

Гамма-аминомасляная кислота, или GABA, выполняет в организме функцию ингибирующего медиатора центральной нервной системы. Распределение GABA-ергических нейронов в нервной системе олигохет также было изучено на примере *Lumbricus terrestris*.

В церебральном ганглии этой олигохеты выявлено 86 нервных клеток, иммунореактивных к  $\gamma$ -аминомасляной кислоте, что составляет 4% от общего количества нейронов мозга. Диаметр тел клеток варьирует в пределах 12 - 50  $\mu\text{m}$  и распределены они по 7 группам (рис. 57 А, Б). Часть из этих клеток (группа б) диаметром тела 18 - 30  $\mu\text{m}$  располагается в окологлоточных коннективах. Аксоны нейронов образуют густую сеть в вентральной части нейропиля, а некоторые из них уходят в окологлоточные коннективы.

Подглоточный ганглий содержит 94 GABA-иммунореактивных клеток диаметром тел 8 - 55  $\mu\text{m}$  (6.7% от общего количества нейронов), которые также разделены на 7 групп (рис. 57 Б).



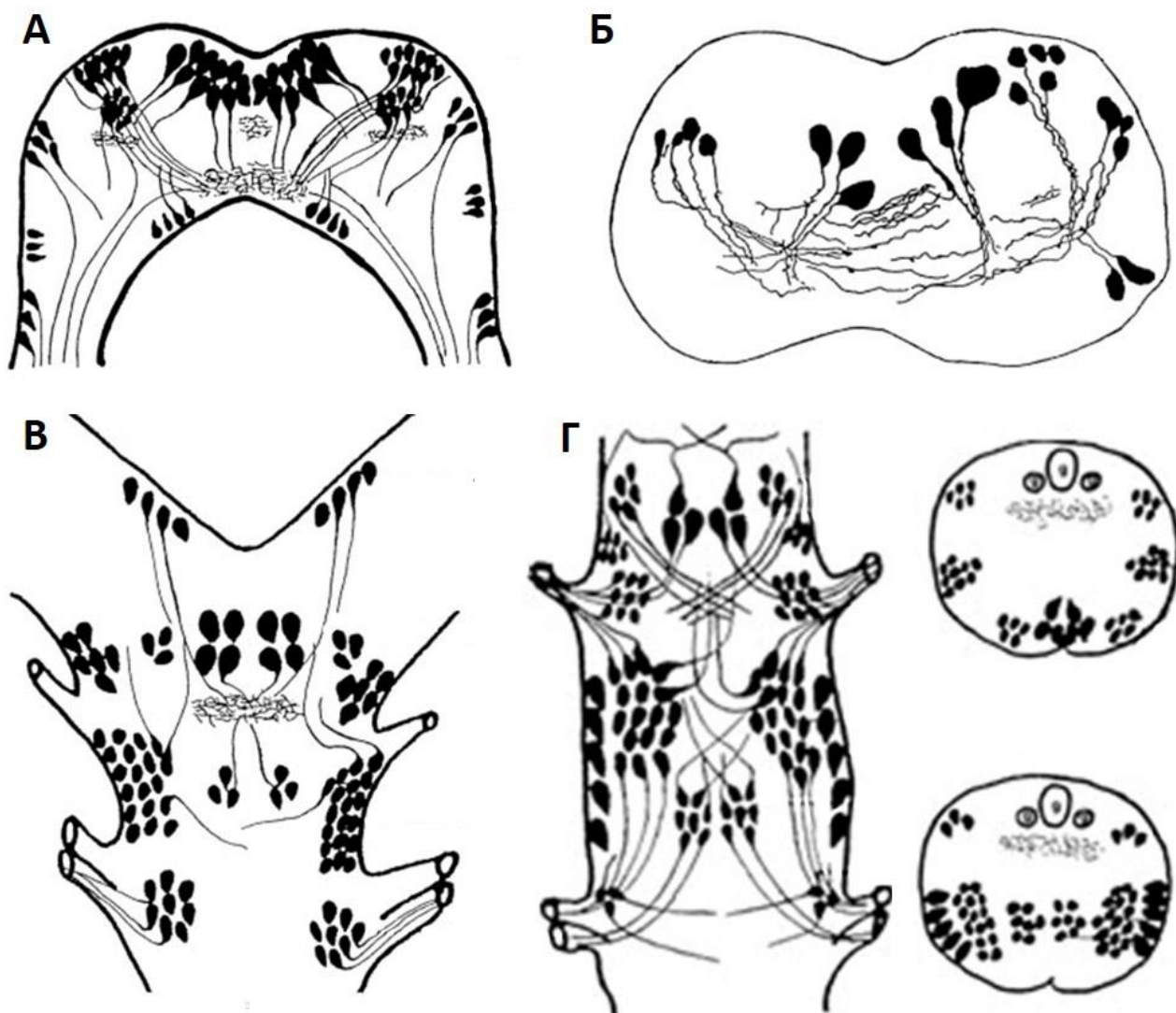


Рис. 57. GABA-иммунореактивные нейроны в нервной системе *Lumbricus terrestris* (по Telkes et al., 1996).

А, Б - церебральный ганглий; В - подглоточный ганглий; Г - участок брюшной нервной цепочки (справа - схемы расположения нейронов на поперечных срезах).

Объяснение в тексте.

Всего 108 нейронов в каждом ганглии (8,0% от общего количества клеток) брюшной нервной цепочки оказались иммунореактивными. Они представлены 8 группами клеток, которые по-разному проявляют себя в передней (1 - 4) и задней (5 - 8) частях ганглиев (рис. 57 Г). Эти клетки посылают свои отростки как в центральный нейропиль, так и в сегментарные нервы.

В 2003 году в нервной системе *Lumbricus terrestris* впервые были выявлены нейропептиды, синтез которых является обычным для гипоталамуса позвоночных животных. Это - кортикотропин-рилизинг-фактор (CRF) и урокортин (Ucn). Нейроны, синтезирующие эти медиаторы, отмечены в мозге, подглоточном ганглии и во всех ганглиях брюшной нервной цепочки олигохеты (рис. 58).

Церебральный ганглий (мозг) содержит около 2000 нейронов. CRF- и Ucn-подобные клетки составляли 1,5-2,5 и 0,2 - 0,6% от этого общего числа нейронов соответственно.

Большинство нервных клеток находятся в дорсальной области церебрального ганглия, будучи распределенными в четыре группы: медиальную, дорсомедиальную, дорсолатеральную и латеральную. Несколько клеток, не входящих в состав специфических скоплений, отмечены в вентральной и центральной частях ганглия.

Было установлено, что совместной локализации Ucn- и CRF-подобных нервных клеток не наблюдалось.

Ucn-подобная иммунореактивность была наиболее интенсивной в брюшной нервной цепочке, тогда как CRF-подобная иммунореактивность была наиболее распространенной в церебральном ганглии (рис. 58).

Ucn-подобные и CRF-подобные нейроны отличаются друг от друга своими внешними данными. Первые имеют грушевидную форму и размеры 15 - 20  $\mu\text{m}$ , вторые имеют круглую или овальную форму и размеры в пределах 10 - 12  $\mu\text{m}$ .

В подглоточном ганглии, образованном слиянием трех первых ганглиев брюшной нервной цепочки, большинство нейронов располагается в вентральной части, окружая нейропиль. Общее количество нейронов, распределенных в медиальные, вентромедиальные, вентролатеральные и латеральные групп клеток, около 1500. Ucn- и CRF-подобные клетки были обнаружены во всех клеточных группах. На долю Ucn-подобных нейронов

приходится 2 - 5% от этого количества, доля CRF-подобные иммунопозитивных клеток гораздо меньше - от 0,7 до 1,4%.

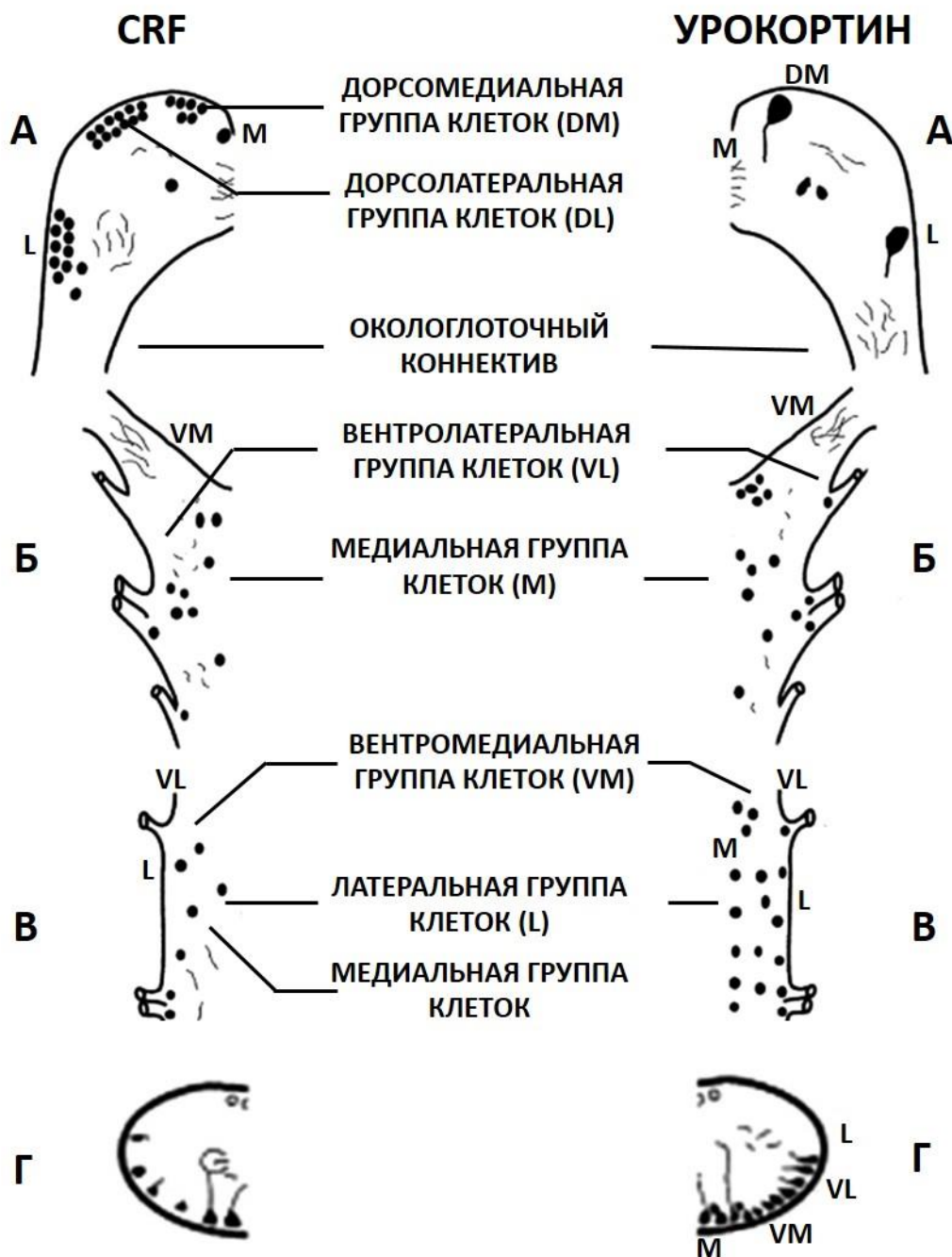


Рис. 58. Размещение CRF (с левой стороны) и урокортина (с правой стороны) иммунореактивных элементов в церебральном ганглии (А), подглоточном ганглии (Б) и ганглиях брюшной нервной цепочки (В - Г) *Lumbricus terrestris* (по Lubics et al., 2003).

В ганглиях брюшной нервной цепочки отмечено около 1400 нейронов, из которых на долю Ucn- и CRF-подобных структур приходится 4.1 - 6.3 %. Морфология и расположение этих клеток копирует подглоточный ганглий.

В периферической нервной системе и исключительно в области глотки и кишечника была обнаружена только Ucn-подобная иммунореактивность.

Особенности распределение и морфология Ucn- и CRF-подобных структур позволили предположить, что Ucn- и CRF нейросекреторные продукты выполняют разные нейроэндокринные функции в центральной нервной системе дождевого червя.

И, последнее, в брюшной нервной цепочке дождевого червя *Eisenia fetida* с помощью аффинной хроматографии, жидкостной хроматографии с нанопотоком и высокоточной масс-спектрометрии впервые выявлено шесть неизвестных для олигохет нейропептидов: SPFPR(L/I), APFPR(L/I), SPLPR(L/I), FVR(L/I), AFVR(L/I) и SPAFVR(L/I) с общей C-концевой последовательностью амида XR. Обнаруженные нейропептиды гомологичны перивисцерокининам (PVK) и пирокининам (PK) членистоногих и мелким кардиоактивным пептидам моллюсков. Сделано предположение, что эти белки являются филогенетически консервативными молекулами и экспрессируются в сестринских группах животных, таких как кольчатые черви, моллюски и насекомые. (Herbert et al., 2009).

#### 5.4. Пиявки (Класс Hirudinea)

Культовым объектом в изучения нервной системы пиявок стала *Hirudo medicinalis* - представитель отряда Gnathobdellida (челюстные пиявки). Доступность материала и легендарное участие пиявок на протяжении многих столетий в укреплении здоровья человечества вызывают у современных нейробиологов неотвратимое желание обнаружить в нервной системе этого представителя аннелид все, чем располагает нервный аппарат высших Animalia.

Среди первых исследователей строения нервной системы медицинской пиявки был и профессор Казанского университета Н. А. Ливанов.

Центральная нервная система медицинской пиявки состоит из церебральных ганглиев, связанных с подглоточной ганглиозной массой (так часто называют крупный ганглий, расположенный под глоткой), парой коротких окологлоточных коннективов, брюшной нервной цепочки с резким обособлением ганглиев и коннективов и задней (анальной) ганглиозной массы (рис. 59).

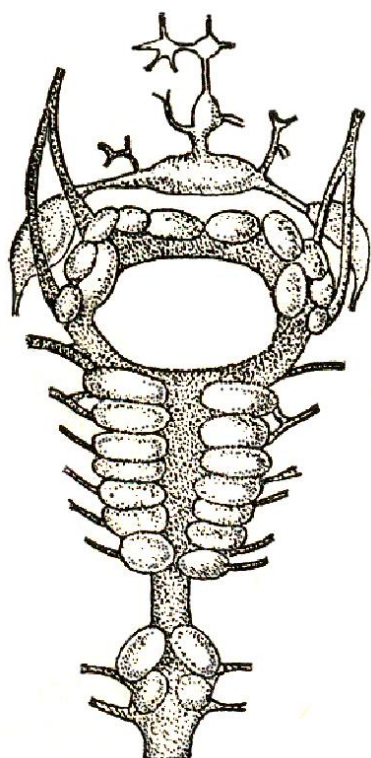


Рис. 59. Надглоточная и подглоточная ганглиозная масса *Hirudo medicinalis* (по Ливанову, 1940).



Как результат слияния сегментов тела в процессе формирования передней (околоротовой) и задней (прикрепительной) присосок, передняя ганглиозная масса пиявок состоит из 4 слившихся простых ганглиев, а задняя - из 8, причем самый последний из них рудиментирован.

Брюшная нервная цепочка медицинской пиявки представлена 21 сегментарным ганглием, соединенными тремя коннективами: двумя крупными боковыми (боковые стволы) и одним тонким, известным как средний Февровский нерв (рис. 60).

Все компоненты центральной нервной системы пиявок расположены в полости брюшной лакуны, образованной слиянием целома и кровеносной системы, и надежно изолированы от её содержимого соединительнотканной оболочкой. По аналогии с оболочкой нервов высших животных ее можно считать эпиневрием. Эпиневрив многослоен. Наружный, обращенный к полости лакуны слой, представлен специализированными клетками, которые некоторые авторы относят к висцеральному эндотелию. Эндотелий подстилает тонковолокнистая базальная пластинка. За ней располагается мукополисахаридный слой бедный фибриллярными образованиями. Третий, внутренний слой оболочки, отличает мощно развитая система коллагеновых волокон, многие из которых собраны в пучки, проходящие в разных плоскостях. Среди коллагеновых волокон беспорядочно разбросаны соединительнотканнные клетки - фибробласты и отростки клеток гладкой мускулатуры (рис.60 В, Г). Мышечные клетки играют важную роль в изменении длины брюшной нервной цепочки в процессе движения пиявок.

Нейроны сегментарных ганглиев собраны в три пары пакетов: две пары боковых и одна пара занимает вентральное положение. Пакеты располагаются вокруг района синаптических контактов - нейропиля (рис. 60). В каждый пакет медицинской пиявки входят около 60, большей части униполярных, нейронов. Формирование пакетов обусловлено наличием глиальных клеток, отростки которых образуют стенки каждого из скоплений ганглиозных клеток.

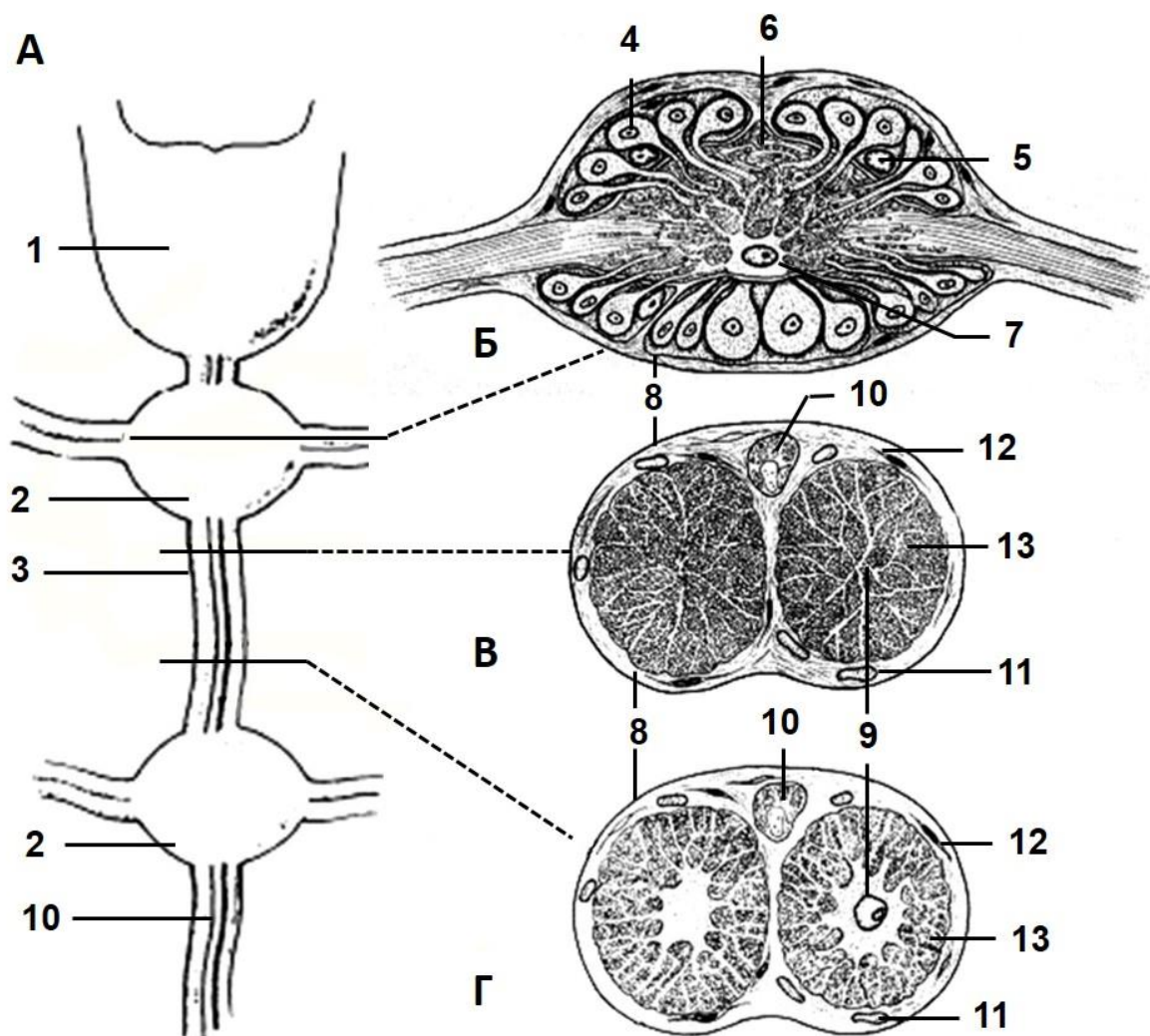


Рис. 60. Схемы строения нервной системы медицинской пиявки.

А - подглоточный ганглий и первые два ганглия брюшной нервной цепочки (по Kuffler, Potter, 1963); Б, В, Г - схемы строения поперечных срезов сегментарного ганглия и двух участков коннектива (по Coggeshall, Fawcett, 1963).

Условные обозначения: 1 - подглоточная ганглиозная масса, 2 - ганглии брюшной нервной цепочки, 3 - коннектив, 4 - ганглиозные клетки, 5 - нейроглия пакетов ганглиозных клеток, 6 - нейропиль, 7 - нейроглия нейропиля, 8 - эпиневррий, 9 - нейроглия коннективов, 10 - Февровский нерв, 11 - клетки мускулатуры, 12 - соединительнотканнные клетки, 13 - аксоны.

Картина взаимной связи ганглиозных клеток внутри сегментарных ганглиях весьма сложная. Доподлинно воспроизвести все тонкости этих связей вряд ли возможно. Тем не менее, попытки разобраться в этом хорошо известны.

Первая из них принадлежит выдающемуся шведскому анатому Густаву Ретциусу. В 1891 году, используя метод прижизненного окрашивания нервной ткани метиленовым синим он опубликовал результаты своих наблюдений о структуре сегментарных ганглиев двух видов пиявок: *Hirudo medicinalis* и *Aulostoma gulo* (рис. 61). Среди множества нервных клеток в каждом из ганглиев была им выделена пара крупных нейронов, названных «Kolossale Ganglienzellen» и обозначенных в публикации как «KZ». Всеми более поздними исследователями эти нейроны стали называться клетками Ретциуса или сокращенно «RZ».

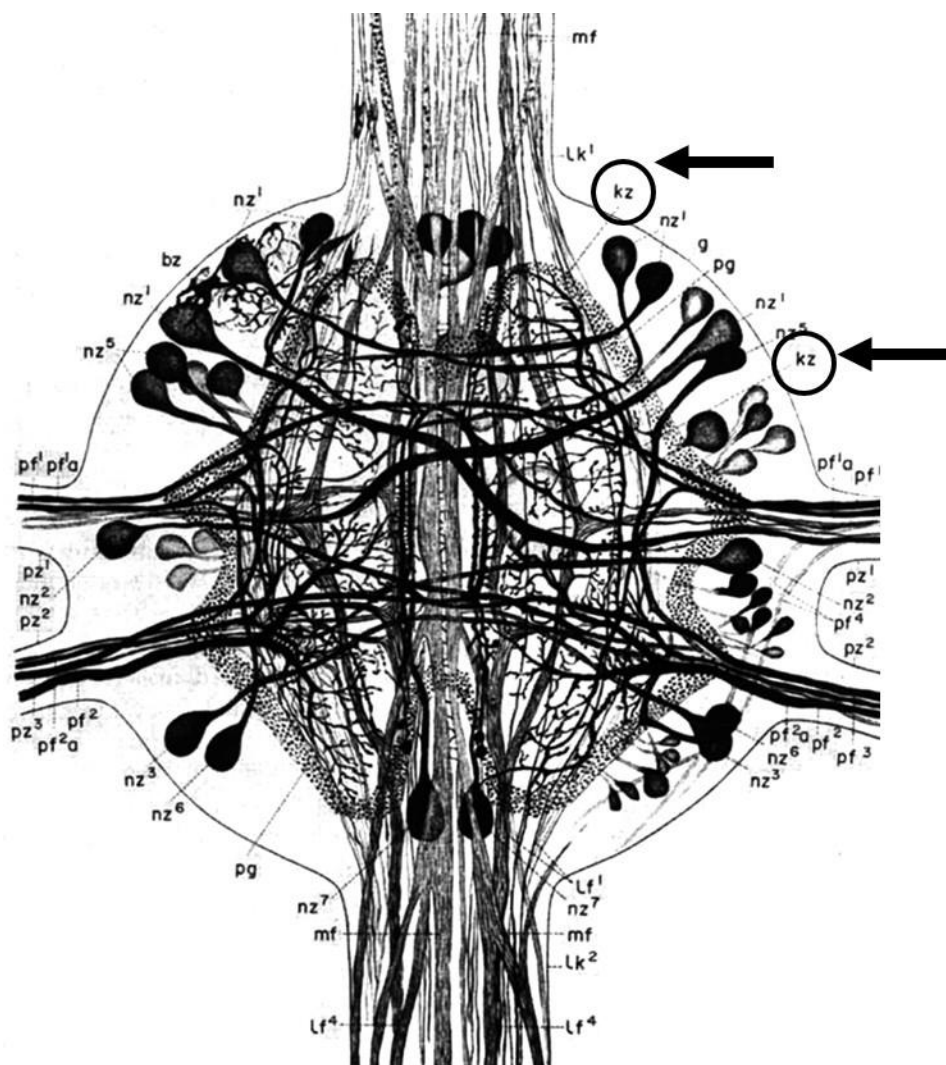


Рис. 61. Иллюстрация дорсальной проекции сегментарного ганглия брюшной нервной цепочки ложноконской пиявки *Aulostoma gulo* (по Lent, 1977, из Retzius, 1891).

Условные обозначения: kz - клетки Ретциуса.

Клетки Ретциуса располагаются на вентральной стороне каждого сегментарного ганглия. Это самые крупные нейроны ганглиев. Диаметр и тел 74 - 80 мкм. Помимо величины эти клетки отличаются от соседних нейронов наличием двух аксонов, которые от одной клетки уходят в I и II нервы одной стороны сомитов, а от другой - в нервы противоположной стороны (рис. 62). Клетки Ретциуса - серотонинергические нейроны. Они относятся к эффекторным элементам, которые участвуют в регуляции секреции слизи из кожных желез пиявок (Lent, 1977).

Помимо клеток Ретциуса в сегментарных ганглиях *Hirudo medicinalis* обнаружена еще одна пара полиаксонных не перекрещенных нейронов. Расположена она на дорсальной стороне ганглия. Диаметр тел клеток этой пары 40 - 42 мкм (Лагутенко, 1981) (рис. 62 А).

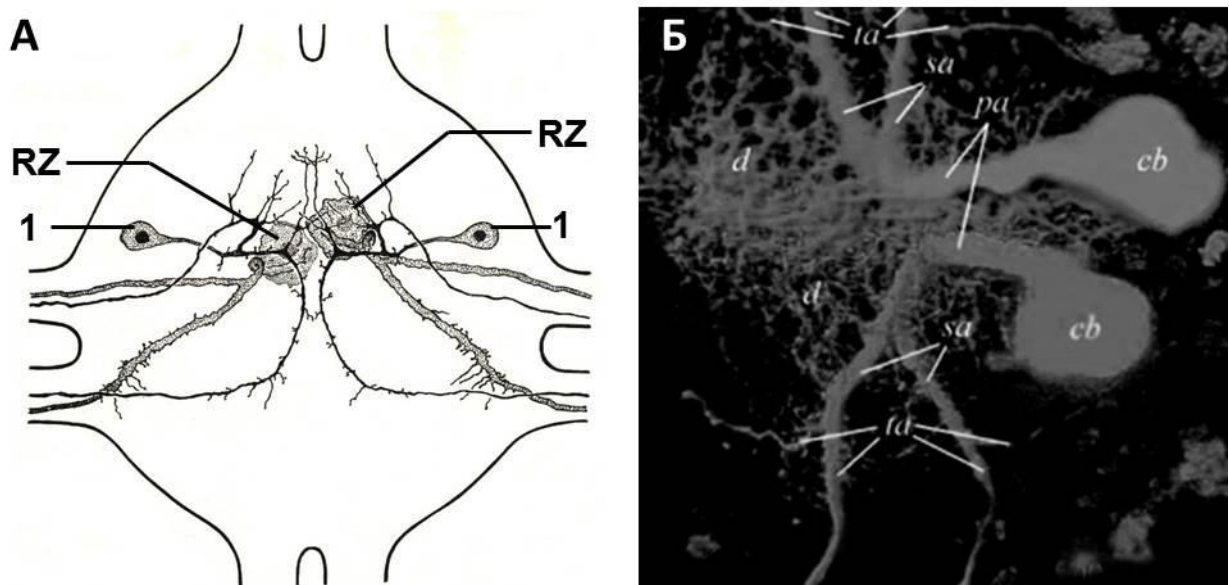


Рис. 62. Клетки Ретциуса в сегментарных ганглиях *Hirudo medicinalis*.

А - схема двустороннего расположения клеток на вентральной стороне ганглиев (по Лагутенко, 1981). Условные обозначения: RZ - клетки Ретциуса, 1 - полиаксонные нейроны дорсальной стороны ганглия. Б - конфокальная микроскопия клеток.

Условные обозначения: cb - тела клеток, pa - первичные аксоны, sa - вторичные аксоны, ta - третичные нейроны, d - дендриты (по Beck et al., 2002).

Значительное количество ганглиозных клеток обладает нейросекреторной активностью. Нейросекреторные клетки отмечены во всех отделах центральной нервной системы пиявок, при наибольшей концентрации в церебральных ганглиях надглоточной нервной массе (рис. 63).

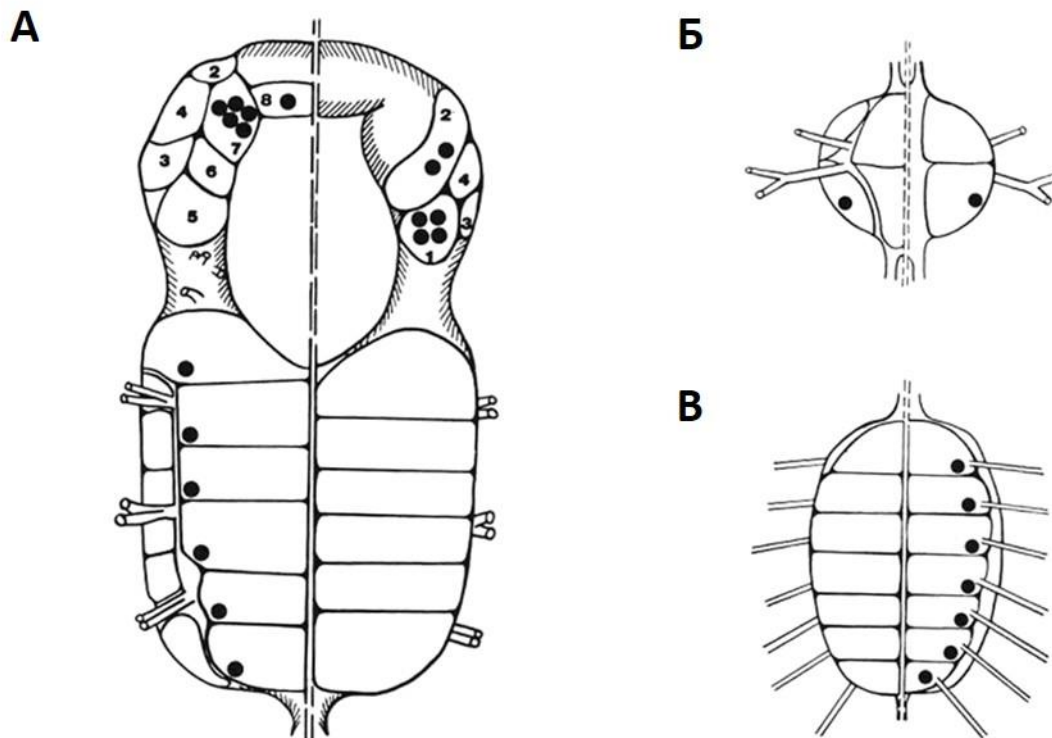


Рис. 63. Нейросекреторная система североамериканской медицинской пиявки *Macrobdella decora* (по Webb and Orchard, 1979).

**А** - церебральные и подглоточные ганглии; **Б** - сегментарный ганглий; **В** - анальное ганглиозное скопление.

Объяснение в тексте.

В надглоточной нервной массе пиявки *Macrobdella decora* нейросекреторные клетки собраны в восьми парах отсеков (compartments), симметрично расположенных в двух церебральных ганглиях, связанных короткой дорсальной комиссурой. По величине и структурным особенностям эти клетки формируют четыре анатомически разные группы.

В подглоточной нервной массе различные по химизму и тонкому строению нейросекреторные клетки формируют шесть пар дорсальных и шесть пар вентральных скоплений.



В ганглиях брюшной нервной цепочки *M. decora* присутствие нейросекреторных клеток отмечено в задней паре пакетов ганглиозных клеток.

В анальном ганглиозном скоплении нейросекреторные клетки разные по величине и структурным характеристикам образуют семь пар дорсальных и семь пар вентральных группировок (рис. 63 В).

Нейросекреторная система играет значительную роль в жизни пиявок. В частности, нейрогормоны этих клеток принимают активное участие в управлении процессами осморегуляции (Kulkarni, Nagabhushanam, 1978), плавания (Stent et al., 1978, Brodfuehrer et al., 1995), полового поведения (Wagenaar et al., 2010) и работе полового аппарата. Участие нейрогормонов в работе репродуктивной системы пиявок показано во многих публикациях. Гонадотропное влияние способны оказывать нейросекреторные клетки как окологлоточной нервной массы, так сегментарных ганглиев. Однако, это участие носит асинхронный характер (Mishra, 2010). Нейрогормоны церебральных и подглоточных ганглиев активно проявляют себя на ранних стадиях формирования половых клеток, тогда как нейросекреторные продукты сегментарных ганглиев наиболее эффективно влияют на состояние репродуктивных органов в период полового размножения.

В нервной системе *Hirudo medicinalis* обнаружена популяция из несколько сотен нейронов, которые встречаются только в пятом и шестом сегментарных ганглиях (10 и 11 сегменты тела), иннервирующих гениталии (рис. 64А) (Baptista et al., 1990). Они были названы секс ганглиями (sex SG) В «обычных» сегментарных ганглиях 2-х летней медицинской пиявки находится около 400 нейронов, в то время как в пятом ганглии их 774, а в шестом - 764 (рис. 64 Б, В) (Baptista, Macagno, 1988).

Похожая картина наблюдается и в брюшной нервной цепочке других представительниц челюстных пиявок. Например - американской медицинской пиявки *Macrobdella decora* и ложноконской пиявки *Haemopis. marmorata*. У первой из них в пятом и шестом сегментарных ганглиях присутствует

соответственно 683 и 693 нейронов, а в десятом лишь 386 - 390. У *H. marmorata* в пятом и шестом соответственно 681 и 710, а в десятом сегментарном ганглии всего 395 - 401.

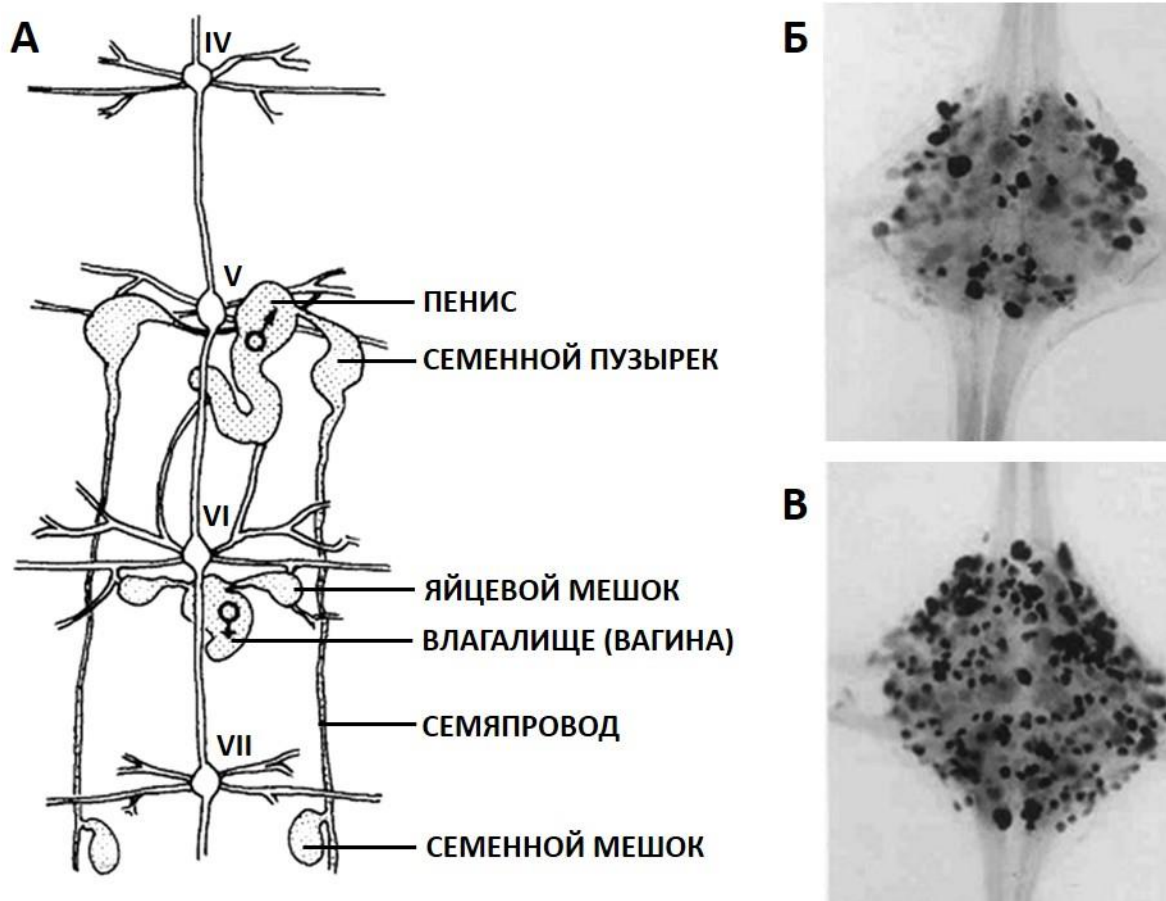


Рис. 64. Иннервация половой системы *Hirudo medicinalis*.

**А** - схема связи половой системы *Hirudo medicinalis* с ганглиями брюшной нервной цепочки (по Baptista et al., 1990); **Б** - расположение нервных клеток в «обычном» сегментарном ганглии медицинской пиявки; **В** - шестой ганглий (sex SG6) брюшной нервной цепочки пиявки. Налицо заметное увеличение количества и плотности размещения нейронов. Использован метод выявления нервных клеток иммунопероксидазой (по Baptista, Macagno, 1988).

Условные обозначения: IV, V, VI, VII - четвертый - седьмой ганглии брюшной нервной цепочки, 1 - пенис, 2 - семенной пузырь, 3 - семяпровод, 4 - семенной мешок, 5 - яйцевой мешок, 6 - влагалище (вагина).

У представительницы хоботных пиявок амазонской клепсины *Haenienteria ghilianii* большой разницы в количестве нейронов ганглиев

брюшной нервной цепочки не отмечено: в пятом из них - 399 нейронов, шестом - 400, десятом - 377, одиннадцатом - 378 (Macagno, 1980).

«Лишние» клетки в sex SG появляются только после завершения эмбрионального развития. За это они и получили название постэмбриональных клеток (PE). Сигналом к их появлению служит определенный уровень созревания мужских половых гонад. С другой стороны, сами «постэмбриональные» нейроны с большой вероятностью имеют отношение к регуляции репродуктивного цикла мужской половой системы.

При удалении мужских половых органов или отключение их от sex SG за 16 дней до завершения эмбриогенеза приводит к полному отсутствию постэмбриональных клеток в «половых ганглиях». Начиная с шестнадцатого дня эмбрионального развития генерация PE не зависит от мужских половых органов.

В формировании общих и частных особенностей нервной системы пиявок большая роль принадлежит клеткам нейроглии. Нейроглиальные клетки пиявок можно классифицировать по-разному. Деление на маленькие и большие является самым простым. Мелких клеток сравнительно много и нет никакой закономерности в их размещении. По всей видимости, они способны к перемещениям и могут выполнять в нервной системе роль фагоцитов. Показано, что концентрация клеток микроглии многократно возрастает в очагах повреждения нервной системы пиявок (Schikorski et al., 2008; Le Marrec-Croq et al., 2013; Drago et al., 2014).

Больших глиальных клеток, а скорее настоящих гигантов, в центральной нервной системе пиявок немного. Из старых, классических работ, известно, что у медицинской пиявки в каждом нейропиле ганглиев брюшной нервной цепочки только две таких клетки, а в каждом из ганглиозных пакетов и боковом стволе коннективов всего по одной. С помощью электронного микроскопа удалось обнаружить новые «стационарные» клетки в брюшной нервной

цепочке. Они нашли свое место между клетками нейроглии боковых стволов и нейропиля в месте стыковки коннективов с ганглиями (Coggeshall, 1966).

Контакт нейронов и клеток нейроглии в пакетах ганглиев брюшной нервной цепочки весьма тесен. Их покровные мембраны чаще всего разделены лишь узкими, шириною 120 - 150 Å, щелями. Картина пространства между ганглиозными клетками очень сложна. Только в редких случаях соседние нейроны оказываются разделенными однослойными тяжами нейроглии. Обычно, вокруг нервных клеток нейроглия образует многослойную обкладку и нередко между двумя нейронами оказывается более десятка ограниченных мембранами прослоек, заполненных цитоплазмой глиальной клетки (рис. 65).

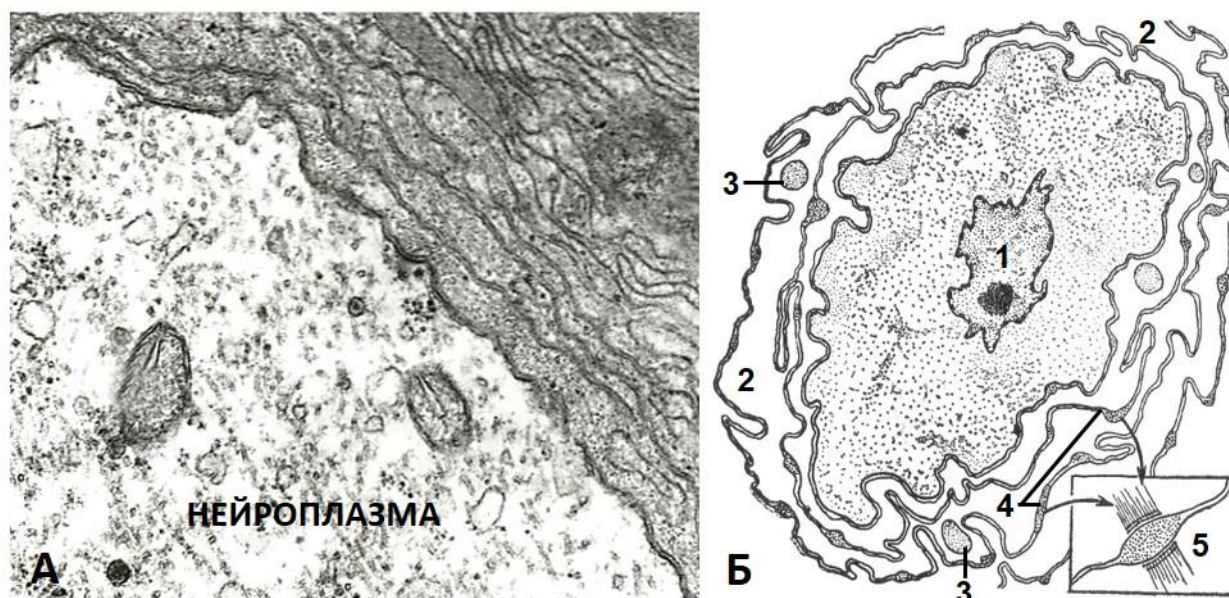


Рис. 65. Брюшная нервная цепочка медицинской пиявки (по Голубеву, 1982).

А - участок пакета нервных клеток. Рядом с телом нейрона расположена многослойная обкладка нейроглии; Б - схема строения многослойной нейроглиальной оболочки одного из нейронов пакета.

Условные обозначения: 1 - ядро нейрона, 2 - нейроглия, 3 - резервуары нейроглии, 4 - расширения межклеточного пространства, 5 - гемидесмосома.

В различных участках пакетов наблюдаются пространства между соседними прослойками нейроглии, заполненные материалом высокой



электронной плотности. На внутренней стороне раздвинутых мембран отмечено присутствие характерных гемидесмосом (рис. 65 Б).

Каждый из боковых стволов коннективов можно сравнить с многожильным кабелем, в котором сотни продольно идущих нервных волокон находят упаковку в одной клетке нейроглии. Нервные волокна коннективов условно можно разделить на три группы: крупные, диаметром 1.5 - 4 мкм, средние, диаметром 1 - 1.5 мкм, и мелкие, диаметром от 0.1 до 0.4 мкм. На поперечных срезах форма аксонов разнообразна. Наиболее изменчива она у средних и крупных нервных волокон. Мелкие нервные отростки почти все округлы.

Большинство крупных и средних нервных волокон в индивидуальном порядке заключены в инвагинации плазматической мембраны клетки нейроглии и имеют при этом хорошо выраженные мезаксоны (рис. 66). Такая

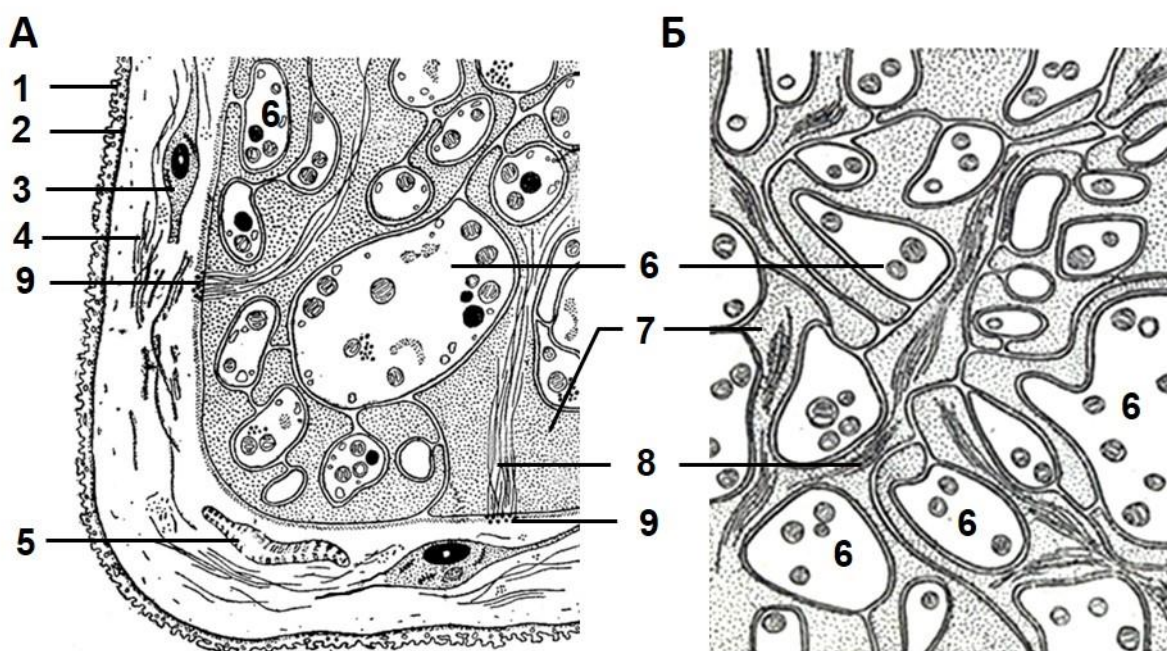


Рис. 66. Схемы строения периферического (А) и центрального (Б) участков коннектива брюшной нервной цепочки *Hirudo medicinalis* (по Голубеву, 1982).

Условные обозначения: 1 - эпинервий, 2 - базальная пластинка, 3 - фибробласты, 4 - коллагеновые волокна, 5 - отросток мышечной клетки, 6 - нервные волокна, 7 - нейроглия, 8 - фибриллы цитоплазмы нейроглии, 9 - прикрепительные бляшки глиальных фибрилл.



связь нейроглии с нервными отростками тождественна связи шванновских клеток с безмякотными аксонами в периферических нервах позвоночных животных. Очень большое количество мезаксонов можно встретить ближе к центральной зоне коннективов, но в таких случаях они будут служить не одному аксону. Инвагинации клетки нейроглии достигают здесь значительной глубины и охватывают сразу несколько нервных отростков, собранных обычно в радиальные ряды. При групповой упаковке нервные отростки отделены один от другого экстрацеллюлярными щелями различной ширины.

Нейросомиты большей части тела медицинской пиявки (III - XX ганглии) состоят из двух пар боковых сегментарных нервов моторного характера с небольшим количеством чувствительных волокон. В каждой паре выделяют передний и задний нерв. Перед погружением в продольную мускулатуру оба нерва связываются перемычкой, получившей название соединительной ветви (рис. 67А). Она проявляет себя лишь с III свободного ганглия, нет ее и в последнем ганглии брюшной нервной цепочки (Лагутенко, 1981).

За перемычкой передний нерв разделяется на два ствола, которые иннервируют по одному кольцу сомита. Передний из этих стволов (Е) идет в слое продольных мышц, огибает тело пиявки с боков и, соединяясь на спинной стороне, образует замкнутое нервное кольцо. Задний ствол (F) также, огибая тело червя, проходит в продольной мускулатуре, но на спинной стороне не сливается с таким же стволом противоположной стороны. Несколько проксимальней соединительной ветви от переднего сегментарного нерва под острым углом отходят кпереди и кзади две нервные ветви (В). Они погружаются в слой продольной мускулатуры и прослеживаются до медиальной вентральной линии. Подобный ход имеют и ветви, отходящие от заднего сегментарного нерва. Все простые ганглии брюшной нервной цепочки *H. medicinalis* имеют хорошо развитую ветвь дорсального нерва (рис. 67 А). От

последнего (XXI) отходит только одна пара сегментарных нервов (Лагутенко, 1981).

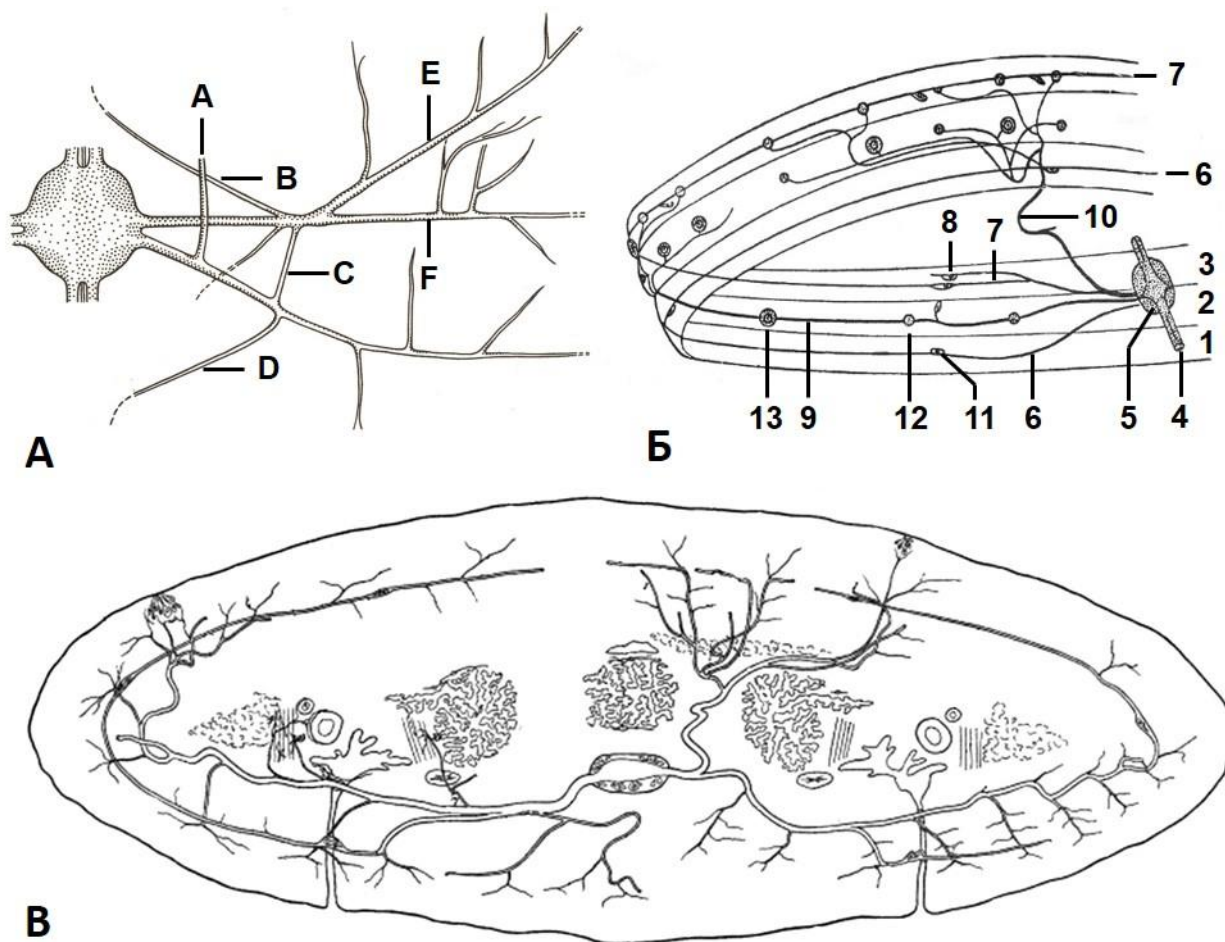


Рис. 67. Нейросомиты пиявок.

**А** - типичный ганглий брюшной цепочки (III - XX) медицинской пиявки (по Лагутенко, 1981.); **Б** - схема нейросомита пиявки *Protoclepsis tessellate* (по Ливанову, 1955); **В** - схема строения периферической нервной системы отдельного сегмента тела медицинской пиявки (по Gaskell, 1914).

Условные обозначения к **А**: А - дорсальный нерв, В - ветвь, идущая в медиальном направлении от переднего нерва, С - соединительная ветвь, D - ветвь, идущая как В, но от заднего сегментарного нерва, Е - первый кольцевой нерв, F - нерв третьего кольца сомита; условные обозначения к **Б**: 1, 2, 3 - первое, второе и третье кольца сомита, 4 - коннектив, 5 - ганглий брюшной цепочки, 6, 7 - передний и средний двигательные кольцевые нервы, 8 - задняя ветвь заднего кольцевого нерва, 9 - чувствительный нерв сомита, 10 - спинной чувствительный нерв, 11 - клетка мышечной чувствительности, 12 - чувствительная почка.

У хоботных пиявок (Отряд Rhynchobdellida), в частности птичьих из рода *Protoclepsis* (известных в иностранной литературе как *Theromyzon*)

нейросомиты устроены несколько сложнее. В их составе получает сильное развитие средний чувствительный нерв (рис. 67Б).

Попытки создать наглядные схемы периферической нервной системы отдельных сегментов тела пиявок предпринимались еще со второй половины XIX столетия. Более совершенные из них появились уже за порогом следующего века. Одна из таких схем показана на рисунке 67В. Являясь далеко не полной, она, тем не менее, и без особых комментариев с нашей стороны, вносит немало интересных штрихов в понимание организации нейросомитов пиявок.

В связи с объединением семи задних сомитов тела в единую заднюю присоску, последние семь ганглиев брюшной нервной цепочки медицинской пиявки настолько сближены друг с другом, что образуют единую анальную ганглиозную массу (синганглий) овальной формы, располагающуюся в заднем участке брюшной лакуны непосредственно перед прикрепительной присоской.

От вентральных сторон ганглиозной массы отходят семь пар сегментарных нервов парной природы. Сверху анальная ганглиозная масса восемью неглубокими перетяжками делится на девять слабо различимых участков (Лагутенко, 1981).

Периферическая нервная система пиявок характеризуется постоянным присутствием нейроглиальных клеток. За счет клеток - спутников многие нервные волокна получают индивидуальную упаковку, а все, вместе взятые, оказываются полностью изолированными от окружающих тканей. Все нервы слагаются как из обособленных, так и собранных в пучки нервных волокон. Электронная микроскопия позволила выделить три типа пучков, отличающихся по количественному и качественному составу составляющих элементов.

Пучки первого типа представлены волокнами диаметром от 0.1 до 1.5 мкм, которые проходят в пространствах, образованных инвагинациями цитоплазматических мембран отростков глиальных клеток Лейдига.

Количество нервных волокон в пучках этого типа варьирует в пределах 50 - 150. Диаметр пучков не превышает 7 мкм (рис. 68А).

Более сложная картина в отношении аксонов с клетками - спутниками наблюдается в пучках второго типа. Пространство между отдельными нервными волокнами, диаметром от 0.5 до 2.2 мкм, в пределах пучка заполнено мелкими глиальными клетками, их отростками и тяжами межклеточного вещества. Пучки нервных волокон такого строения крупнее, чем рассмотренные выше. Но из-за увеличения пространства между отдельными аксонами за счет глиальных элементов количество аксонов, входящих в пучки, уменьшается до 15 - 30 (рис. 68Б).

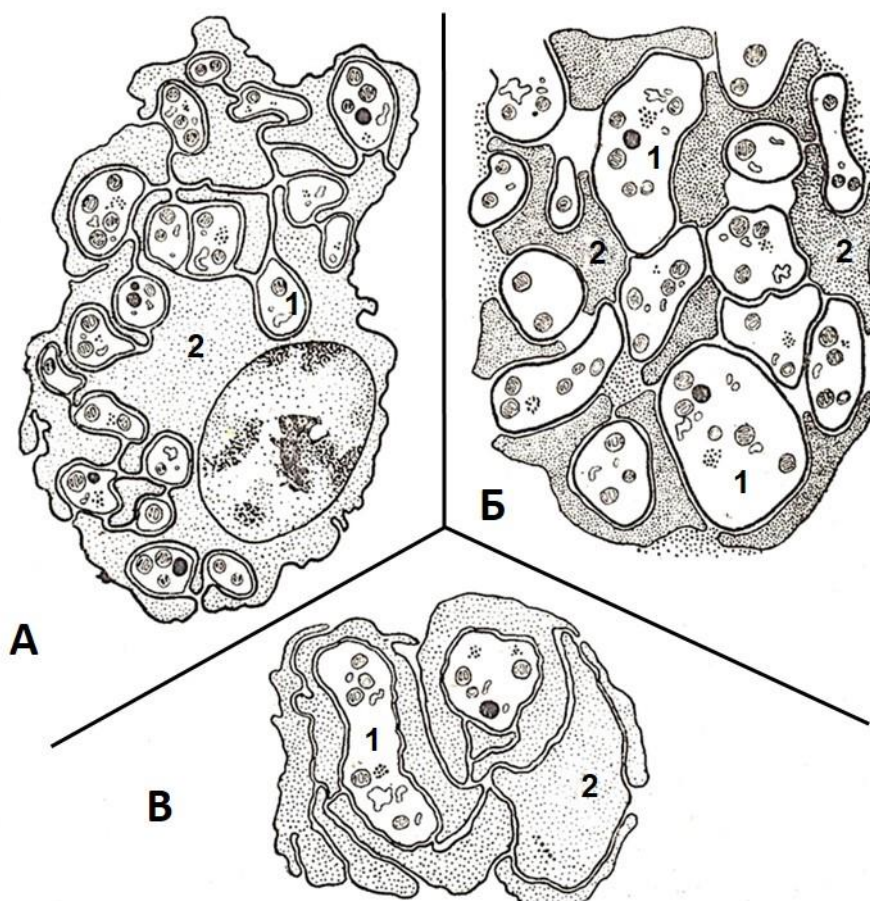


Рис. 68. Строение пучков нервных волокон первого (А), второго (Б) и третьего (В) типа в периферических нервах медицинской пиявки (по Голубеву, 1982).

Условные обозначения: 1 - аксоны, 2 - нейроглия

Количество пучков третьего типа невелико. Они образованы 2 - 4 нервными волокнами диаметром от 1.5 до 3 мкм, окруженными одним или несколькими слоями глиальных клеток, которые по аналогии с клетками нейроглии нервов позвоночных можно назвать шванновскими. Взаимоотношение аксонов и этих клеток в пучках аналогично взаимоотношению тех и других в периферических нервах высших животных (рис. 68В).

У всех пиявок наиболее сложной для описания и реконструкции является иннервация передней части тела, отделов пищеварительной системы, органов осморегуляции - нефридиев и половой системы.

В упрощенном виде схема иннервации первых сомитов тела (I - V) *H. medicinalis* была предложена Н. А. Ливановым (рис. 69). Нервы, отходящие от надглоточной ганглиозной массы и окологлоточной комиссуры, иннервируют первый и второй сомиты тела, а также и ротовую присоску. В этом им «помогают» веточки нервов, принимающих активное участие в иннервации III - VI сомитов и берущих начало в пакетах нервных клеток подглоточного ганглия.

От каждого ганглия брюшной нервной цепочки медицинской пиявки отходят две пары нервов. В каждой паре выделяют передний и задний нерв. Их взаимная связь и ветвление были описаны выше. В предлагаемой схеме Н. А. Ливанов обращает внимание на систему продольных мышечных тяжей, с которыми связаны клетки мышечной чувствительности.

У всех пиявок хорошо развита стоматогастрическая нервная система, принимающая участие в иннервации челюстей, хобота (*Rhynchobdellida*), глотки и других отделов передней кишки червей. Центральным звеном ее является пара стоматогастрических нервных стволов, отходящих от глоточных коннективов (*Acanthobdella* и *Rhynchobdellida*) или от надглоточной ганглиозной массы (*Gnathobdellida*).





Рис. 69. Схема иннервации передней части тела *Hirudo medicinalis*. I - VIII - сомиты тела (по Ливанову, 1940).

У щетинконосных пиявок каждый из стволов пронизывает целом и вступает в переднюю часть глоточного отдела кишечника, получая при этом небольшой нерв от ротовой полости. Немного дальше на глоточном нерве располагается большое скопление нервных клеток. Это глоточный ганглий стоматогастрической системы. От него отходят нервные пучки, идущие назад по глотке и пищеводу, принимая форму нервного сплетения.

У хоботных пиявок пара стоматогастрических нервов направляется сначала в стенке влагалища хоботка назад, доходят до его задней границы, входит в хобот, пронизывая радиальные и кольцевые мышцы, располагается

под эпителием. Здесь по всей длине глоточного отдела заложены скопления ганглиозных клеток в нервном сплетении (Ливанов, 1940).

У челюстных пиявок стоматогастрические нервы отходят с боков от надглоточного ганглия и в их основаниях располагаются по большому ганглиозному скоплению. Эти ганглии рыхлыми пучками нервов объединяются друг с другом над глоткой и под ней, так что впереди кольца, образуемого головным мозгом и глоточными коннективами, находится другое, рыхлое кольцо, относящееся к симпатической нервной системе (рис. 70). На последнем медиодорзально, за соответствующей челюстью, а также латероventрально, за боковыми челюстями, располагаются скопления ганглиозных клеток, посылающие свои отростки в челюсти. Назад от кольца отходят многочисленные нервы, образующие в стенке глотки сплетение с заложенными в нем ганглиозными клетками. Далее этот плексус, несколько слабее развитый, переходит на пищевод и отсюда в рыхлое нервное сплетение энтодермального отдела кишки.

У американской медицинской пиявки *Hirudo verbena*, которая долгое время использовалась в гирудотерапии под видом *Hirudo medicinalis*, в кольце стоматогастрической системы выявлено пять ганглиев (Mesce et al., 2018). Авторы дали им обозначения STG 1 - STG 5 (стоматогастрические ганглии) и расположили относительно друг друга против часовой стрелки (рис. 70).

Во всех пяти ганглиях и отходящих от них нервов показано присутствие дофамина. С применением электростимуляции отмечено, что нервы, выходящие из ганглиев STG 2, STG 4 и STG 5, иннервируют мускулатуру челюстей пиявки. В ганглиях STG 1 и STG 3 выявлены крупные монополярные нейроны с ярко выраженной серотонинергической активностью.

Задняя кишка пиявок получает тонкие веточки нервов, образующиеся за счет нерва, выходящего из заднего конца анальной ганглиозной массы.

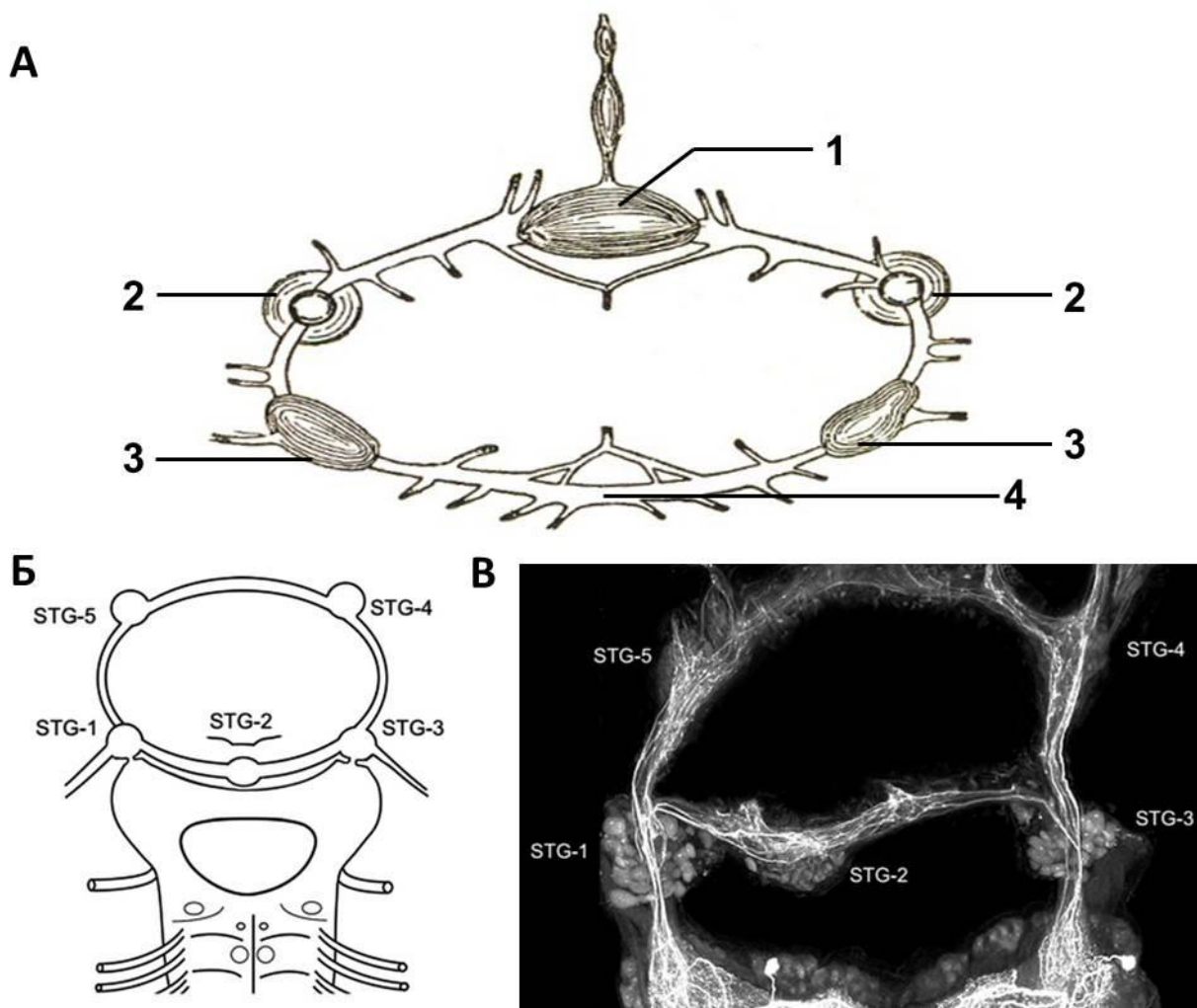


Рис. 70. Стоматогастрическая нервная система пиявок.

**А** - кольцо стоматогастрической нервной системы *Hirudo medicinalis* (по Ливанову, 1940); схема строения (**Б**) и конфокальная микроскопия (**В**) стоматогастрической системы медицинской пиявки *Hirudo verbena* (по Mesce et al., 2018).

Условные обозначения к **А**: 1 - ганглий верхней челюсти, 2 - придаточные ганглии, 3 - ганглии боковых челюстей, 4 - волокнистое кольцо; условные обозначения к **Б**, **В**: STG - 1 - STG- 5 (стоматогастрические ганглии). Использован метод выявления тирозин-гидроксилазы.

Экскреторная система медицинской пиявки образована 17 парами нефридиев, расположенных на брюшной стороне 6 - 22 сегментов тела. В иннервации каждого из 34 нефридиев принимают участие одна нефридиальная нервная клетка и несколько нейронов сегментарных ганглиев, аксоны которых формируют нефридиальный нерв, покидающий брюшную нервную цепочку в составе переднего сегментарного нерва ганглиев. В иннервации нефридиев

принимают участие и нейросекреторные клетки. В некоторых аксонах нефридиального нерва, входящего в нефридий обнаружены секреторные гранулы (Wenning, Cahill, 1986).

Нефридиальная нервная клетка - это крупный афферентный нейрон, располагающийся на дорсальной стороне мочевого пузыря нефридия (рис. 71 А, Б, Г). Диаметр и форма клетки во многом зависит от его наполнения. Если пузырь почти пуст, клетка имеет форму сферы и диаметр 40 мкм. Когда мочевой пузырь полностью заполнен, она приобретает вид диска диаметром 60 мкм. От тела клетки отходят обычно две основные ветви и несколько мелких веточек, иннервирующих стенки мочевого пузыря. Одна из основных ветвей, названная периферической, уходит в петли нефридия, образуя там огромное количество мелких ветвлений, а другая наиболее крупная ветвь (центральный аксон) тянется в сторону сегментарного ганглия брюшной нервной цепочки (рис. 71Б). Перед вхождением в состав медиальной ветви переднего сегментарного нерва она посылает тонкий отросток к сфинктеру мочевого пузыря (рис. 71В). Внутри сегментарного ганглия этот аксон ветвится, формируя большое поле контактов с другими структурами ганглия. Помимо аксонов, от тела нефридиального нейрона отходят многочисленные веточки дендритов. Они фиксируют степень наполнения мочевого пузыря и солевой состав наполняющей его жидкости. Получаемая информация через главный аксон передается в сегментарный ганглий брюшной нервной цепочки.

Нефридиальный нерв и периферическая ветвь нефридиальной нервной клетки, попадая в петли нефридия, ветвятся на мелкие веточки, которые обрываются на стенках разветвленных каналов лопастей нефридия (рис. 71 А).

С годами представления о функциональной специфике нейронов центральной нервной системы животных постоянно расширяются. В конце прошлого века в нервной системе ряда позвоночных и беспозвоночных животных иммунохимическими методами было выявлено новое семейство нейропептидов - CNP (Command Neuron Peptides). Экспрессия их зависит

сугубо от внешних воздействий. Нервные клетки, способные синтезировать этот пептид, получили название командных нейронов. Они имеют самое прямое

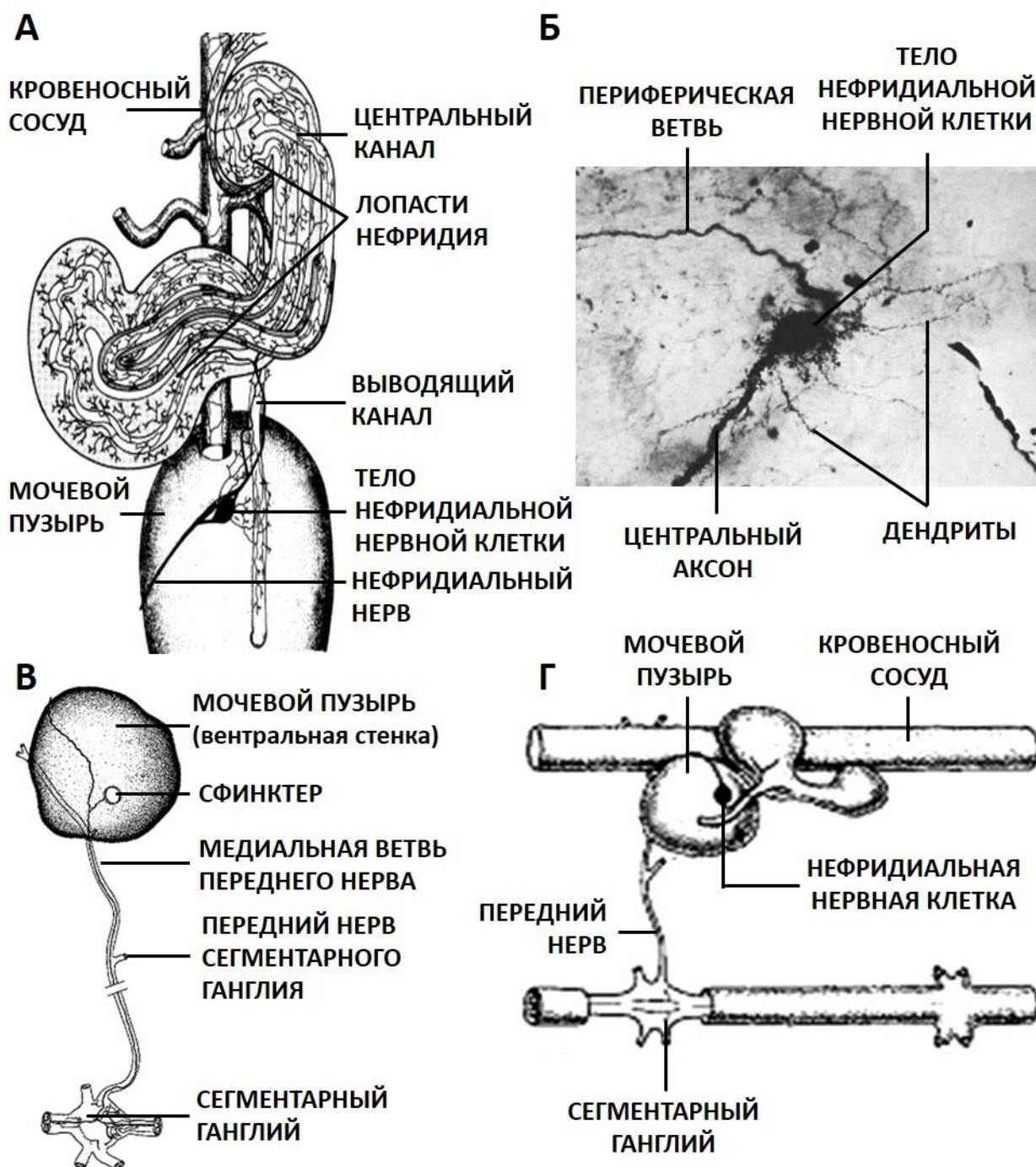


Рис. 71. Иннервация экскреторной системы медицинской пиявки.

**А** - иннервация мочевого пузыря и нефридия с выводящим каналом; **Б** - нефридиальная нервная клетка на стенке мочевого пузыря; **В, Г** - схемы пространственной связи экскреторной системы с брюшной нервной цепочкой и кровеносными сосудами (по Wenning, Cahill, 1986 - **А**; Wenning, 1983 - **Б, В Г**).



отношение к оборонительному поведению животных, отвечая за быструю, а скорее всего мгновенную, реакцию на раздражители, представляющие угрозу для жизни.

Обнаружены такие нервные клетки и у пиявок (Aseyev et al., 2005). Их присутствие отмечено в ганглиозных скоплениях головного и каудального отделов тела, сегментарных ганглиях брюшной нервной цепочки и отдельных ганглиях периферии (рис. 72).

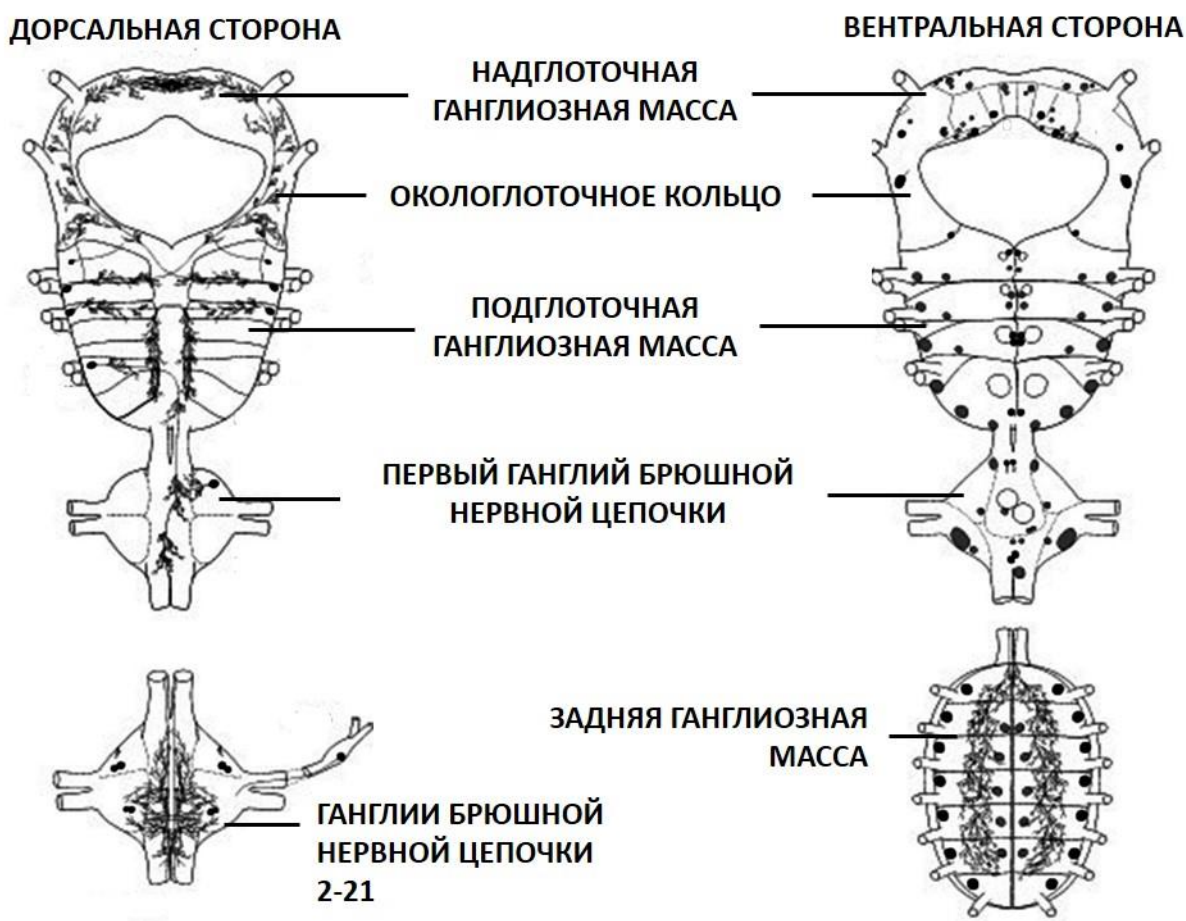


Рис. 72. Схемы локализации CNP - иммунореактивных клеток и нервных волокон в нервной системе *Hirudo medicinalis* (по Aseyev et al., 2005).

Наряду с командными нейронами, в нервной системе пиявок установлен еще один тип специфических нервных клеток - ноцицептивные нейроны (N-

cells), которые избирательно активируются только болевыми раздражителями и участвуют в нейтрализации их негативного влияния.

Расположение ноцицептивных нейронов с использованием моноклональных антител (Lan 3-2, Lan 4-2 и 3G8 - Zipser and McKay, 1981; McKay et al., 1983) специфичных для N-клеток было изучено в нервной системе трех видов пиявок: *Haemopsis marmorata*, *Hirudo medicinalis* и *Macrobdella decora* (Johansen J. et al., 1984). Выявлены две популяции N-нейронов: медиальная и латеральная. В «обычных» сегментарных ганглиях брюшных нервных цепочек пиявок присутствуют пары медиальных и латеральных N-нейронов, в ганглиях 5 и 6 сегментов тела (S - ганглии) - одна пара нейронов медиального типа, а в ганглиях 20 и 21 – лишь пара нейронов латерального типа. Антитела Lan 3-2 и 3G8 позволили увидеть присутствие N – нейронов и в подглоточной ганглиозной массе. В хвостовой ганглиозной массе ноцицепторные нейроны не были обнаружены (рис. 73).

Отмечена определенная специфичность антител в выявлении N-клеток. Так, Lan 3-2 в сегментарных ганглиях *Haemopsis marmorata* окрашивает все четыре ноцицепторные клетки, в сегментарных ганглиях *Hirudo medicinalis* всего лишь две - латеральные, в S - ганглиях N-клетки выявляются только антителом Lan 3-2 (рис. 73А).

Неоднозначная иммуноцитохимическая реакция на выявление ноцицепторных нейронов с большой вероятностью свидетельствует о том, что помимо основного предназначения N-клетки пиявок в различных участках тела способны выполнять и другие далеко не однозначные функции.

Приведенное на рис. 73 распределение N-клеток было подтверждено электрофизиологическими методами.

Сенсорные образования пиявок представлены безресничными механорецепторами, механорецепторами с одной или малым количеством ресничек, рецепторными образованиями большим количеством чувствительных

волосков или ресничек и, наконец, рецепторами, воспринимающими световые раздражители - глазами.

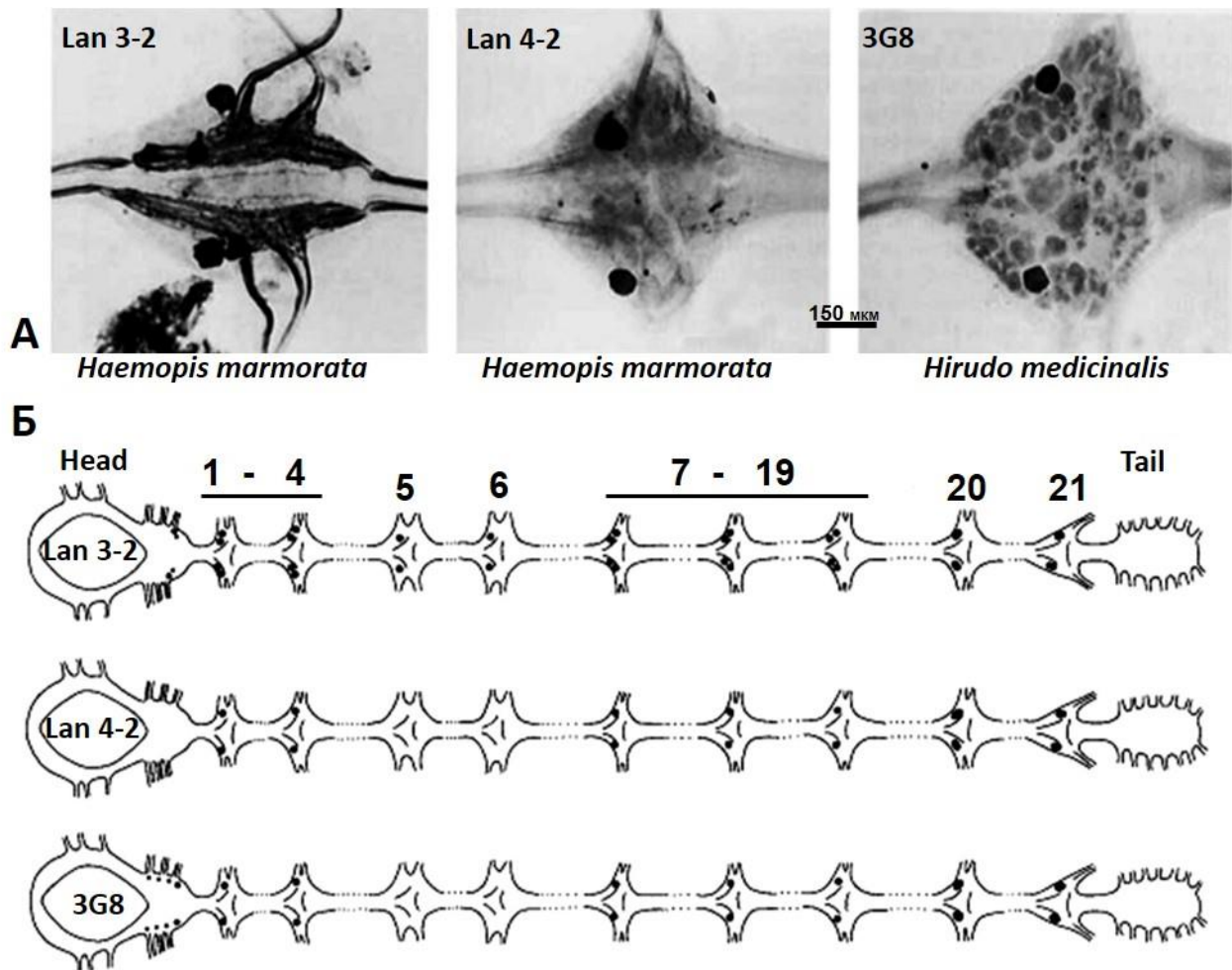


Рис. 73. Ноцицепторные нейроны в нервной системе пиявок (по Johansen et al., 1984).

А - фотографии сегментарных ганглиев, окрашенных антителами (см. текст);  
 Б - диаграммы, иллюстрирующие размещение окрашенных антителами Lan 3-2, Lan 4-2, 3G8 N - клеток в нервной системе пиявок.

Первые из перечисленного списка были обнаружены у *Hirudo medicinalis* (Blackshaw, 1981). Тела рецепторных клеток (T-cells) в сегментарных ганглиях и чувствительные окончания их в коже пиявки визуализировались путем инъекции пероксидазы хрена.

Дойдя до основания эпителия, аксоны Т-клеток многократно ветвятся и их веточки, не достигая кутикулы, заканчиваются в межклеточном

пространстве небольшими расширениями (бусинками), содержащими митохондрии и скопления пузырьков диаметром 20-30 нм. Отдельная Т-клетка имеет около 100 окончаний на квадратный миллиметр кожи в центре ее территории, а общей сложности (в зоне её охвата) - несколько сотен (рис. 74).

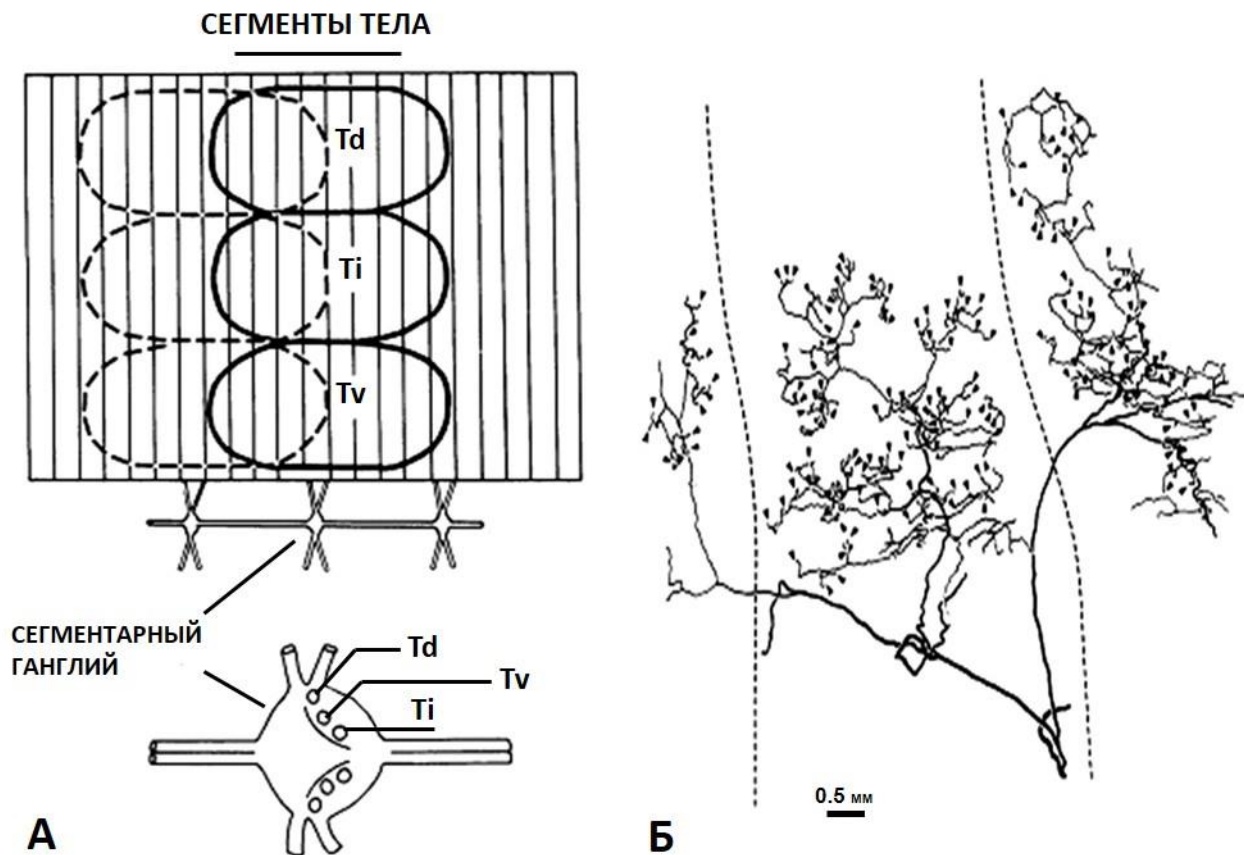


Рис. 74. Иннервация кожи пиявки *Hirudo medicinalis* Т-клетками.

А - схемы расположения Т-клеток в сегментарном ганглии брюшной нервной цепочке и зоны охвата (овалы) кожи их чувствительными окончаниями. Окружностями обозначены центры территории; Б - размещение чувствительных окончаний Т-клетки в центре и на периферии зоны иннервации (по Blackshaw, 1981).

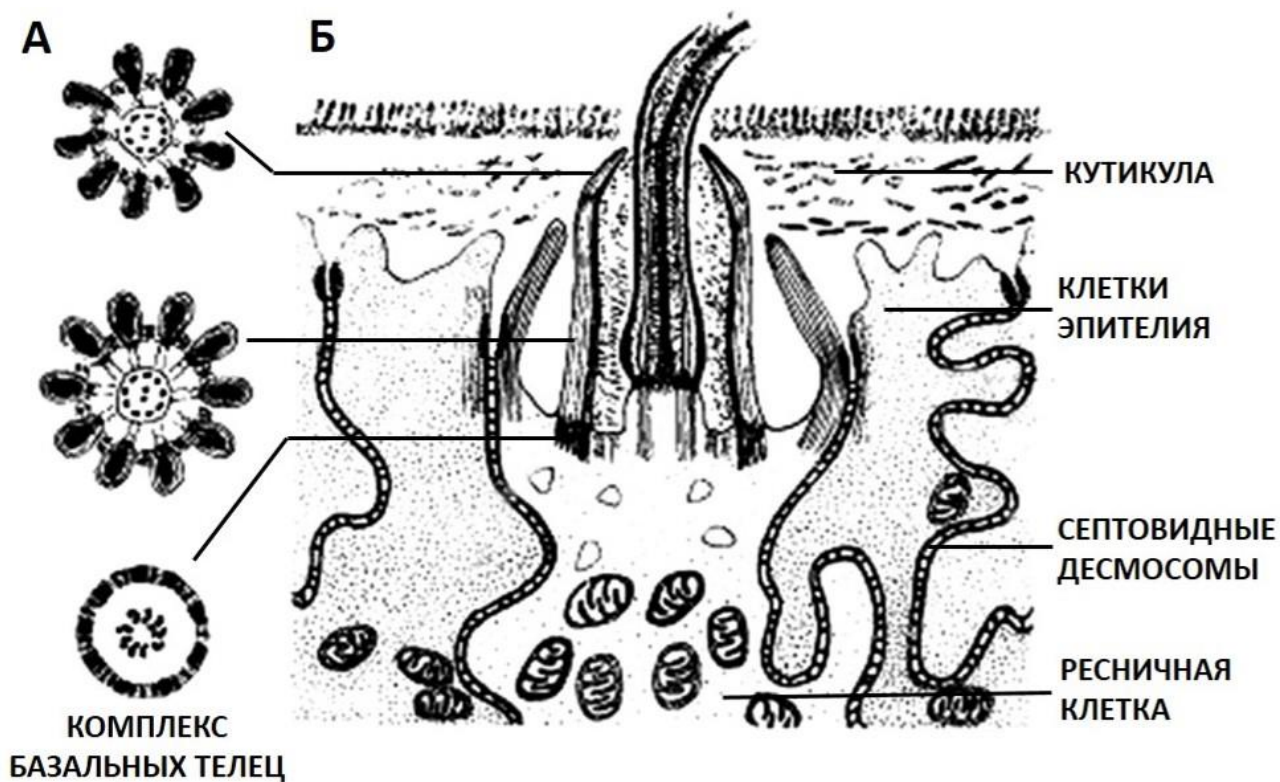


Рис. 75. Схема строения одоресничного рецептора медицинской пиявки, реагирующего на характер водного движения.

А – поперечный срез ресничного аппарата на трех разных уровнях; Б - продольный срез рецепторной клетки (по Phillips and Friesen, 1982).



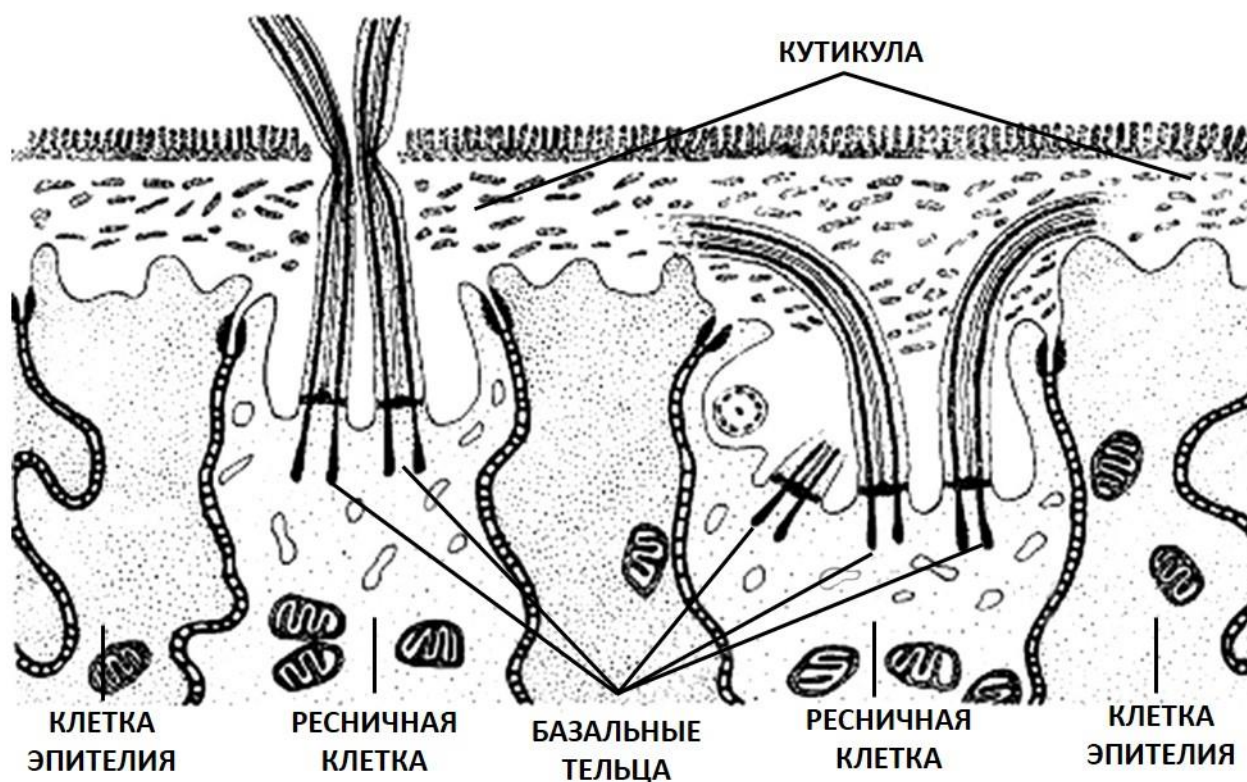


Рис. 76. Схема строения рецепторных клеток медицинской пиявки с 2 – 4 ресничками. Продольный срез (по Phillips and Friesen, 1982).

На поверхности каждого среднего кольца туловищных сегментов пиявок (рис. 77А) располагается 14 чувствительных сосочков (папилл), предназначенных для восприятия тактильных и химических раздражителей. Иногда их называют бокаловидными органами. Каждый сосочек состоит из скопления веретеновидных клеток, периферический участок которых через слой эпителиальных клеток и заканчивается чувствительными волосками. Чувствительные волоски проходят через кутикулу и выступают над ее поверхностью. Проксимальные отростки сенсорных клеток объединяются в пучок нервных волокон, уходящий в центральную нервную систему. В состав каждого чувствительного сосочка входят железистые клетки и связанные с кутикулой мышечные волокна, при сокращении которых происходит выпячивание папилл над поверхностью кутикулы (Ноздрачев, Поляков и др., 1999).

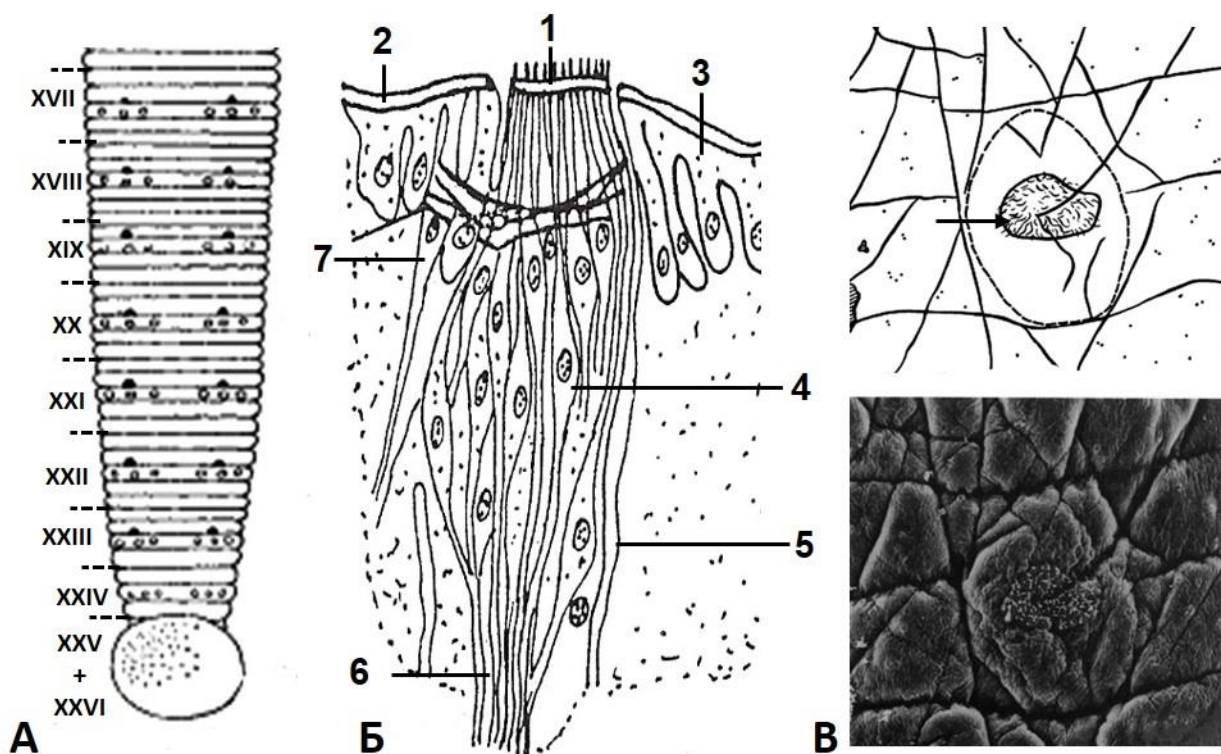


Рис. 77. Чувствительные сосочки (папиллы) *Hirudo medicinalis* (по Derosa and Friesen, 1981).

**А** - расположение крупных сосочков на поверхности центральных колец сегментов тела (по Mann, 1962); **Б** - схема строения папиллы (по Ноздрачеву и др., 1999); **В** - общий план строения и сканирующая электронная микроскопия чувствительного сосочка (по Derosa, Friesen, 1981).

Условные обозначения: 1 - чувствительные волоски, 2 - кутикула, 3 - клетки эпителия, 4 - чувствительные клетки, 5 - проток слизистой железистой клетки, 6 - сенсорный нерв, 7 - мышечное волокно.

Сканирующая электронная микроскопия значительно расширила представление о строении этих чувствительных образований. Обнаружено два типа чувствительных сосочков: мелкие – с размерами  $60\mu\text{m} \times 90\mu\text{m}$  и крупные ( $100\mu\text{m} \times 200\mu\text{m}$ ). Каждый из них состоит из периферического поля шириною  $10 - 40\mu\text{m}$ , лишенного пор, характерных для остальных участков тела, и центральной области диаметром  $20\mu\text{m}$ , заполненной чувствительными волосками. Крупные папиллы в количестве 14 штук размещены по поверхности средних колец сегментов тела. Мелкие чувствительные сосочки в изобилии присутствуют на всех кольцах сегментов. С возрастом и ростом пиявок их

количество увеличивается. В сенсиллах выделено два вида волосков: одиночные – длиной 3 - 9  $\mu\text{m}$  (S - hairs) и более короткие (1 - 2 $\mu\text{m}$ ) (G - hairs), состоящие из 2 и более субединиц. В каждой папилле присутствует 40 - 90 длинных и 15 – 20 коротких волосков (Derosa, Friesen, 1981).

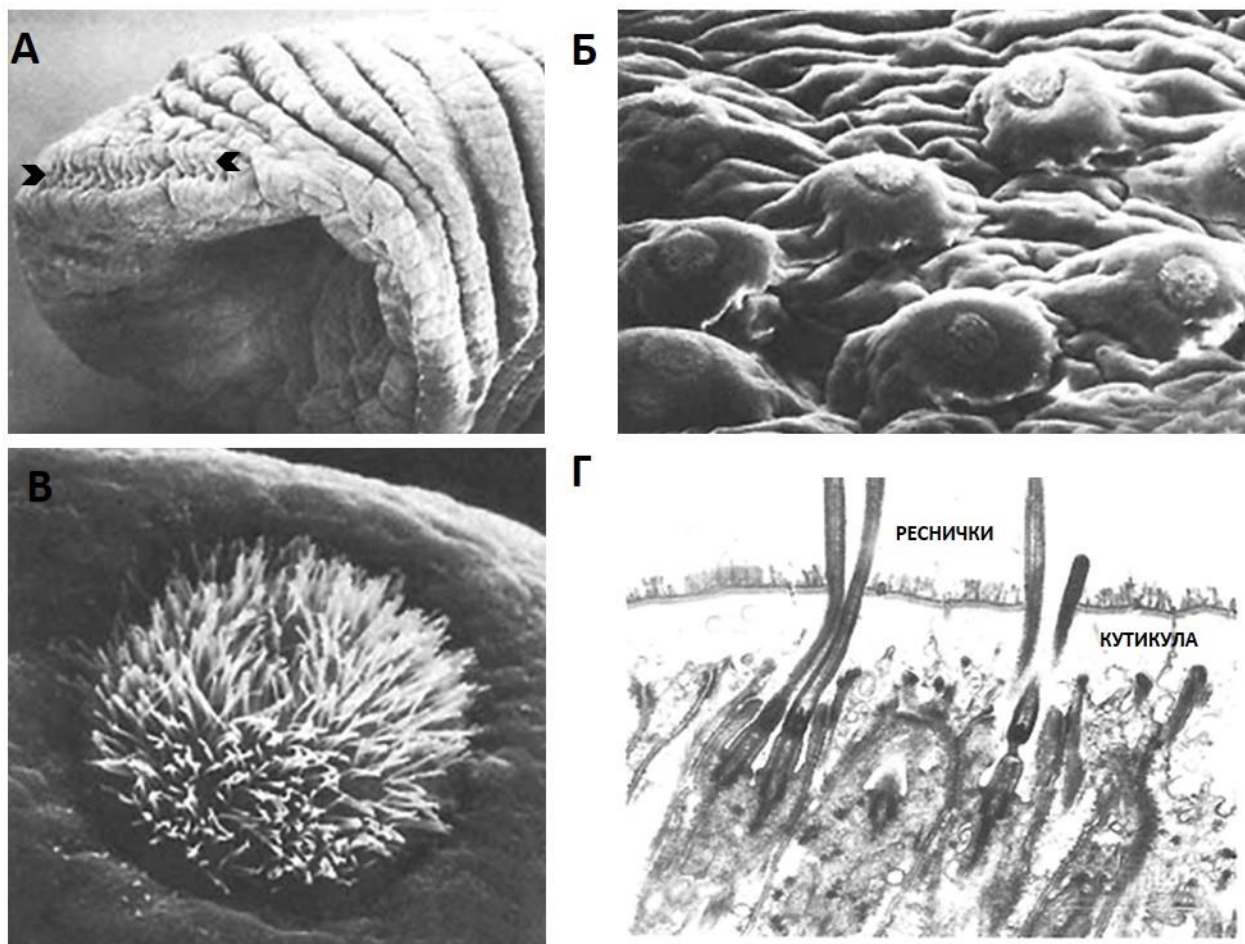


Рис. 78. Чувствительные образования дорсальной губы *Hirudo medicinalis*. А - локализация сенсилл на губе пиявки; Б - внешний вид и взаимное расположение крупных сенсилл; В - скопление ресничек крупных сенсилл; Г - поперечный срез губной сенсиллы (по Elliott, 1987).

А, Б, В сканирующая электронная микроскопия, Г - трансмиссионная электронная микроскопия.

На дорсальной губе медицинской пиявки *Hirudo medicinalis* (рис. 78А) обнаружено около 150 крупных (диаметром 35  $\mu\text{m}$ ) (рис. 78Б) и около 250 мелких (диаметром 8 - 10  $\mu\text{m}$ ) сенсилл, которые, по всей вероятности, имеют самое прямое отношение к регуляции пищевого поведения челюстных пиявок. Центральная область сенсилл занята ресничками чувствительных клеток. В крупных сенсиллах их около 1000, в мелких сенсиллах до 60 штук. В отличие от чувствительных сосочков сегментов тела реснички всех губных сенсилл имеют одинаковую длину - 2 $\mu\text{m}$  (при диаметре 0.2  $\mu\text{m}$ ) и хорошо выраженную аксонему. Некоторые чувствительные клетки в составе сенсилл заканчиваются более чем одной ресничкой (рис. 78Г) (Elliott, 1989).

Реакции пиявок на световые раздражители осуществляется фоторецепторами, которые обычно называют глазками.

У медицинской пиявки пять пар таких образований находят место на начальных сегментах тела, располагаясь в подкожной паренхиме. Глазки иннервируются нервными клетками, входящими в состав церебральных ганглиев, подглоточной нервной массы и окологлоточного нервного кольца (рис. 79А).

Каждый глазок состоит из большого количества ретинальных (светочувствительных) клеток, отростки которых формируют особый сенсорный (оптический) нерв, проходящий по оси глазка. Ретинальные клетки погружены в своеобразный бокал, стенки которого образованы пигментными клетками (рис. 79В). Каждая светочувствительная клетка состоит из двух частей - соматической и фотодетекторной, получившей название «рабдомер». Рабдомер ретинальных клеток пиявок устроен по фаосомному типу - микровиллы обращены во внутренний объем сенсорной части глаза. Зрительная функция глаз пиявок ограничена и, по-видимому, сводится лишь к различению света и тьмы.



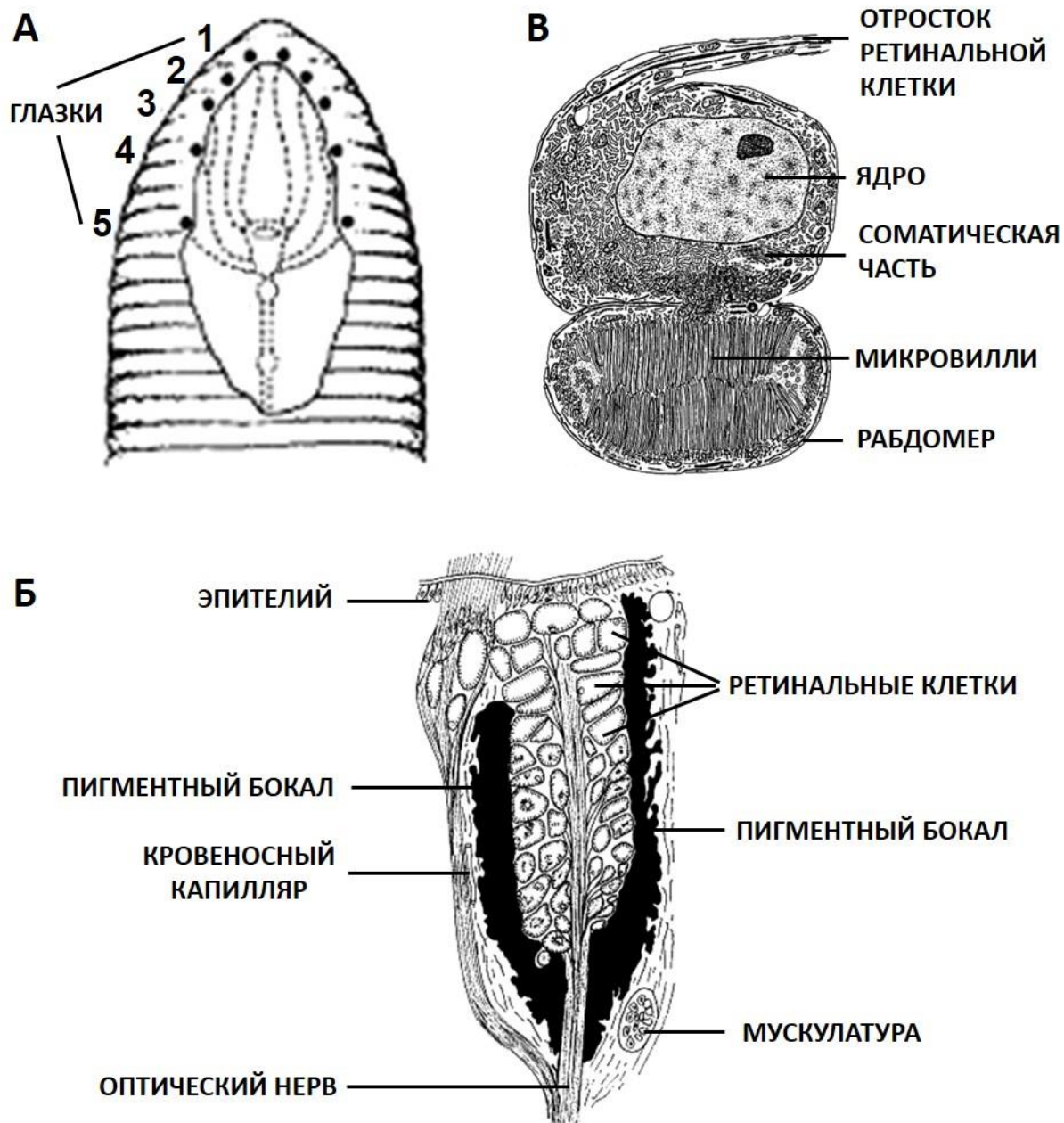


Рис.79. Фоторецепторная система пиявок.

**А** - расположение и иннервация глазков *Hirudo medicinalis* (по Peterson, 1983);  
**Б** - строение глазка пиявки *H. medicinalis* (по Hesse, 1897); **В** - строение ретиальной клетки хоботной пиявки *Helobdella stagnalis* (по Clark, 1967).

Нервная система пиявок вобрала в себя нейромедиаторы всех основных групп - аминокислоты, пептиды и моноамины, включая катехоламины. Распределение наиболее известных из них в центральной нервной системе пиявок во многом сходно с тем, что было отмечено у других кольчатых червей - полихет и олигохет. Дополнительные подробности по этому вопросу в



изобилии можно получить из имеющейся научной литературы, войдя в Интернет через кластер «Академия Google» с «паролями» «*histochemistry of the nervous system of leeches*» или «*leech nervous system neurotransmitters*».

## 6. ОРГАНИЗАЦИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ СКРЕБНЕЙ (ТИП ACANTHOSERPHALA)

Центральная нервная система скребней - своеобразных представителей первичнополостных червей - во многом уникальна. У самок имеется всего лишь один церебральный ганглий, у самцов кроме него есть еще парный генитальный ганглий, расположенный ближе к заднему концу тела в области перехода генитальной сумки в бурсу. Церебральный ганглий размещен в передней части тела, называемой пресомой, в особой полости, которая служит влагалищем хоботка животного. У некоторых видов он занимает самую нижнюю область этой полости, оказываясь прижатым к боковой стенке влагалища хорошо развитыми мышцами - ретракторами хоботка (рис. 80 А). От ганглия, пронизывая стенку влагалища хоботка, отходят нервные стволы, иннервирующие мускулатуру и рецепторные структуры скребня. Название нервных стволов определяется их пространственным положением и направлением движения (рис. 80).

Выделяют парные и одиночные нервные стволы. Количество парных и одиночных нервов у разных представителей скребней не одинаково. Так, у гигантского скребня *Macracanthorhynchus hirudinaceus* отмечено шесть пар нервных стволов (Dunagan, Miller, 1970). У *Neoechinorhynchus rutila* - 5 парных и 2 непарных стволов (Богоявленский, Иванова, 1978), у *Corynosorna hamanni* - один одиночный и шесть парных нервных стволов (Gee, Holloway, 1994), у *Echinorhynchus salmonis* - 2- одиночных и 8 парных нервных стволов (Gee, 1989). По всей вероятности, в этих различиях находит свое отражение систе-

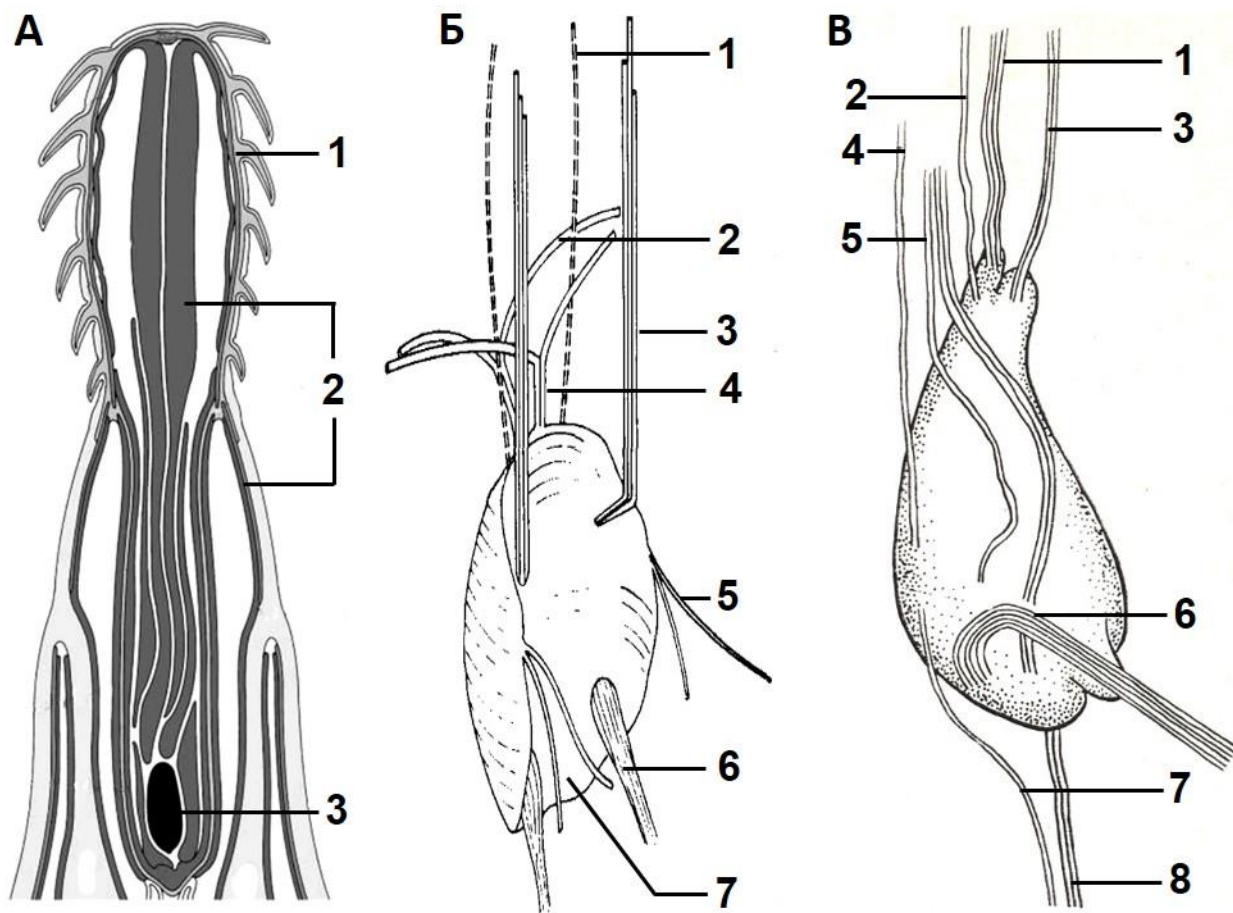


Рис. 80. Анатомия нервной системы скребней.

**А** - местоположение церебрального ганглия во влагалище хоботка *Acanthocephalus anguillae* (по Herlyn, Ehlers, 2001); **Б** - модель церебрального ганглия *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (по Dunagan, Miller, 1970); **В** - модель церебрального ганглия скребня *Filicollis anatis* (по Богоявленский, Иванова, 1978).

Условные обозначения к **А**: 1 - хоботок, 2 - ретракторы хоботка, 3 - церебральный ганглий; условные обозначения к **Б**: 1 - передний медиальный нерв, 2 - передний вентральный нерв, 3 - передний хоботковый нерв, 4 - передний латеральный нерв, 5 - медиальный нерв, 6 - задний латеральный нерв, 7 - церебральный ганглий; условные обозначения к **В**: 1 - непарный передний медиальный нерв, 2 - правый передний дорсо-латеральный хоботковый нерв, 3 - правый передний вентро-латеральный хоботковый нерв, 4 - правый передний супра-дорсальный хоботковый нерв, 5 - правый латеральный нерв стенки хоботкового влагалища, 6 - правый задний латеральный нерв, 7 - правый задний дорсо-латеральный нерв, 8 - непарный задний медиальный нерв.

матическое положение отдельных видов скребней. Пара нервных стволов, выходящих из церебрального ганглия, развита наиболее мощно (рис. 81). Это задние боковые (латеральные) нервные стволы. Выходя из влагалища хоботка,

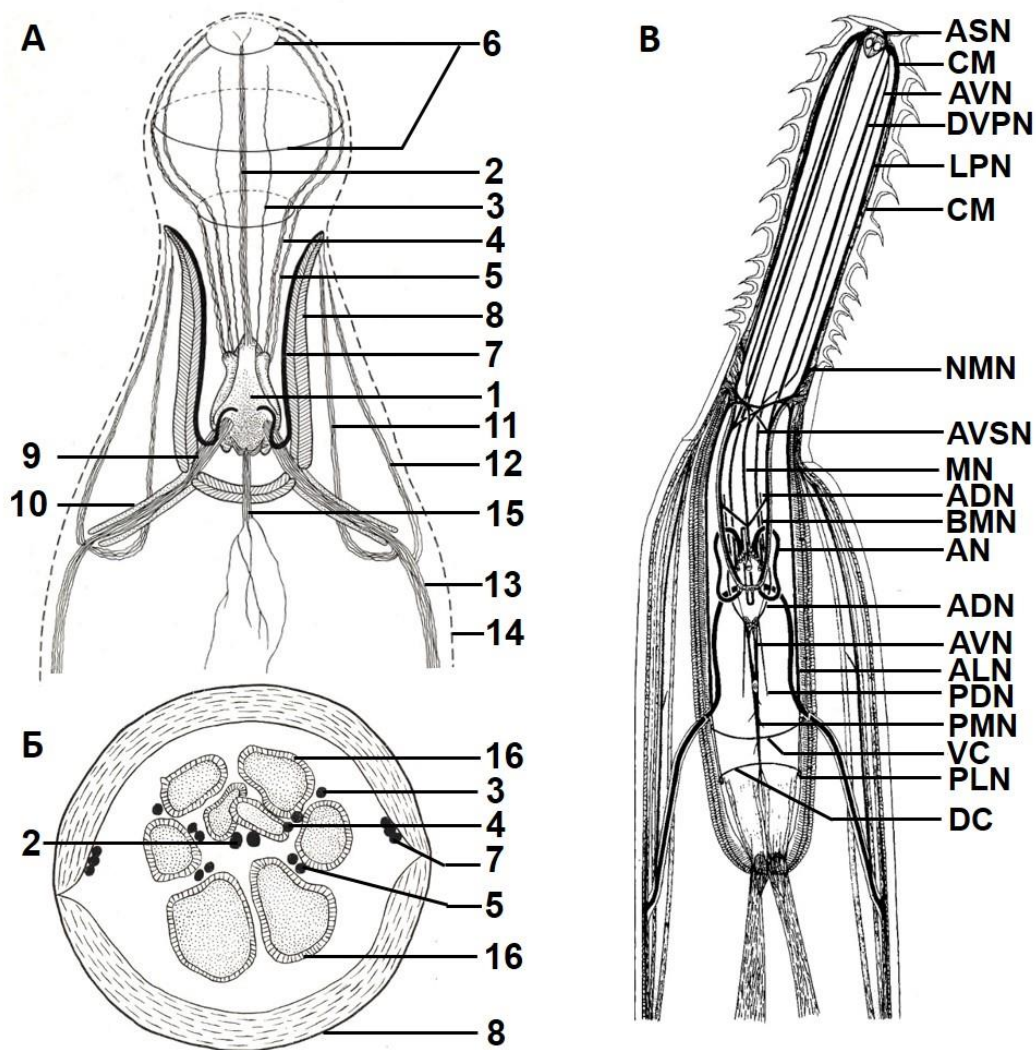


Рис. 81. Нервная система скребней.

Нервная система пресомы (А - вид с дорсальной стороны) скребня *Neoechinorhynchus rutilus* с иллюстрацией расположения нервов хоботкового влагалища (Б - поперечный срез) (по Богоявленскому и Ивановой, 1978); В - нервная система пресомы *Leptorhynchoides thecatus* (по Gee, 1992).

Условные обозначения к А, Б: 1 - центральный ганглий, 2 - непарный передний медиальный нерв, передние правые хоботковые нервы: супра-дорсальный (3), дорсо-латеральный (4) и вентро-латеральный (5), 6 - кольцевые комиссуры, объединяющие вентро-латеральные и дорсо-латеральные хоботковые нервы, 7 - правый латеральный нерв стенки хоботкового влагалища, 8 - мышечная стенка хоботкового влагалища, 9 - парный задний латеральный нерв, 10 - мышца-ретинакула, нервные ветви правого латерального нерва стенки тела: средняя (11), передняя (12) и задняя (13), 14 - стенка тела, 15 - непарный задний медиальный нерв, мышцы-ретракторы хоботка: дорсальные (16) и вентральные (17); условные обозначения к В: ASN - апикальный нерв, CM - мускулатура хоботка, AVN - передний вентральный нерв, DVPN - дорсальный и вентральный хоботковые нервы, LPN - латеральные нервы хоботка, NMN - нерв мускулатуры, AVSN - передний вентро-сенсорный нерв, MN - медиальный нерв, AND - передний дорсальный нерв, BMN - веточка медиального нерва, AN - передний нерв, ADN - AVN - ALN - передний латеральный нерв, PDN - задний дорсальный нерв, PMN - задний медиальный нерв, VC - вентральная комиссура, PLN - задний латеральный нерв, DC - дорсальная комиссура.

они обволакиваются мышцами. Этот нервно-мышечный комплекс был назван ретинакулом. Нервные волокна задних латеральных стволов иннервируют мускулатуру средней и задней частей тела червей (рис. 81).

Названия тех или иных нервов часто определяется субъективным подходом, описывающих их авторов. И, тем не менее, в любом случае они имеют право быть признанными. Поэтому, в рисунках 80, 81 и 82 оставлены условные обозначения, предложенные авторами цитируемых публикаций.

Неотъемлемые атрибуты ортогона - комиссуры в нервной системе скребней находят место: в хоботке (рис. 81 А), в постцеребральном пространстве, связывая задние латеральные нервы (рис. 81 В) и в структуре генитальных ганглиев (рис. 82, 83).

От генитального ганглия отходит целый ряд парных и одиночных нервов, принимающих участие в иннервации мускулатуры метасомы и всего комплекса полового аппарата самцов скребней, (рис. 82, 83). Количество генитальных нервов у представителей различных видов скребней может быть разным. Однако, имеется одна и общая для всех особенность. От половых ганглиев всех скребней отходят два симметричных нерва (рис. 83), иннервирующих стенки мускульного генитального мешка, семенники, цементные железы и их протоки, мускулатуру пениса.

Генитальные нервы, направляющиеся от половых ганглиев назад, осуществляют иннервацию различных слоев совокупительной бурсы и ее чувствительных сосочков, а также участвуют в формировании связи между церебральным и генитальным ганглиями (Богоявленский, Иванова, 1978).

Ганглии скребней не имеют специализированных оболочек. От полости влагалища хоботка (церебральный ганглий), полости тела, мышечных стенок бурсы и генитальной сумки (генитальный ганглий) их нейроны отделены только тонкой, толщиной до 0.5 мкм, пластинкой покровного интегумента, образованной материалом высокой электронной плотности (рис. 84).



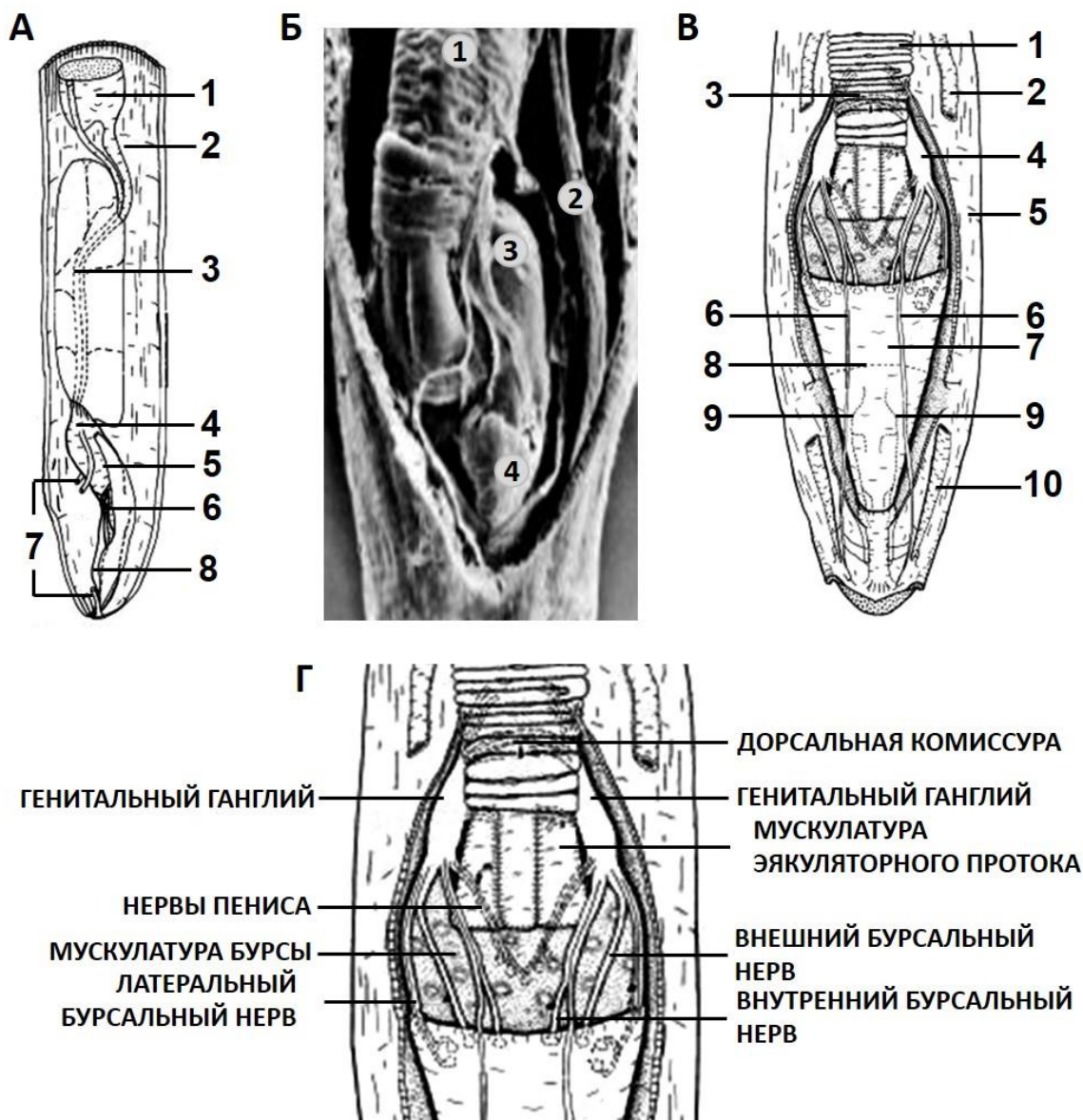


Рис. 82. Иннервация половой системы самцов скребней.

**А** - схема расположения структур половой системы иннервируемой генитальным ганглием *Moniliformis moniliformis* (по Dunagan, Miller, 1978); **Б** - сканирующая микроскопия местоположения полового ганглия скребня *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (по Dunagan, Miller, 1979); **В** - схема строения заднего участка половой системы скребня *Macracanthorhynchus hirudinaceus* с вентральной стороны тела (по Dunagan, Miller, 1979).

Условные обозначения к **А**: 1 - семенник, 2 - продольная мускулатура, 3 - семявыносящий проток, 4 - генитальная оболочка, 5 - депрессорная мускулатура бursы, 6 - генитальный ганглий, 7 - протрузорная мускулатура бursы, 8 - протрузорный нерв; условные обозначения к **Б**: 1 - генитальная оболочка, 2 - протрузорная мышца бursы, 3 - церебральный ганглий, 4 - бурса; условные обозначения к **В**: 1 - генитальная оболочка, 2 - протрузорная мышца бursы, 3 - дорсальная комиссура, 4 - генитальный ганглий, 5 - продольная мускулатура, 6 - протрузорные нервы, 7 - бурса, 8 - нерв стенки тела, 9 - задние депрессорные нервы, 10 - протрузорная мышца бursы. **Г** - фрагмент заднего участка половой системы.



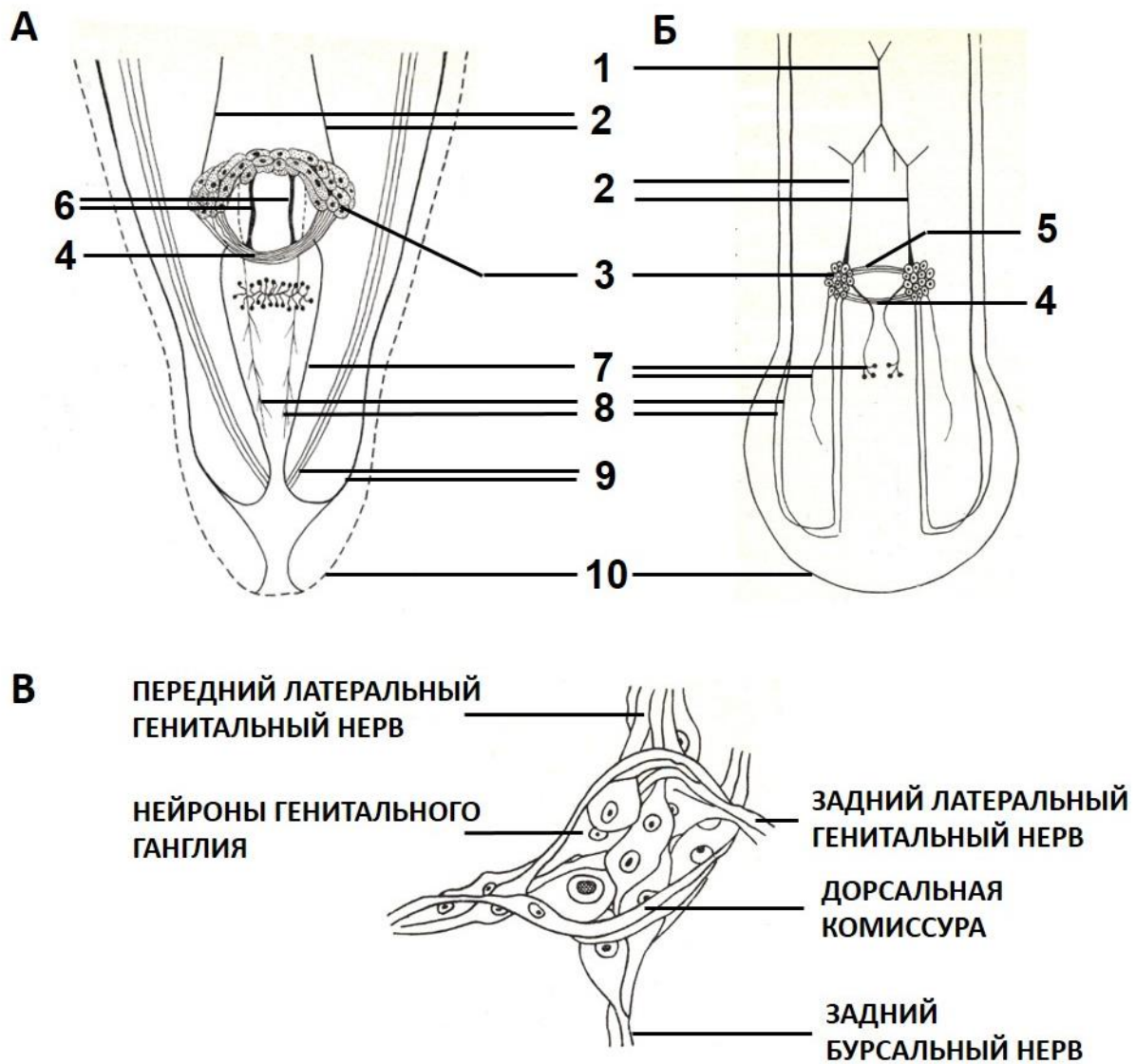


Рис. 83. Схемы иннервации генитальной системы самцов скребней. **А** - *Polymorphus phippsi*; **Б** - *Macracanthorhynchus hirudinaceus*; **В** – схема строения генитального ганглия самца *Bolbosoma turbinella* (по Богоявленский, Иванова, 1978).

Условные обозначения: 1 - непарный передний генитальный медиальный нерв, 2 - передние генитальные нервы, 3 - генитальные ганглии, 4 - вентральные комиссуры, 5 - дорсальная комиссура, 6 - комиссуральные нервные волокна между половым ганглием и вентральной комиссурой, 7 - генитальные нервы, 8 - бурсальные нервы, 9 - нервы стенки тела, 10 - стенка тела.

С периферии электронно-плотный материал «растекается» между нейронами и их отростками, заполняя экстрацеллюлярное пространство внутри ганглиев. Монолитность ганглиев обеспечивается, в основном, за счет многочисленных специализированных соединений нервных клеток с

межклеточным веществом. Образованы эти соединения щелевидными инвагинациями плазматической мембраны нейронов (рис. 84Б). По количеству инвагинаций и ориентации их относительно друг друга они могут быть подразделены на шесть типов: одиночные (а), парные встречные (б), парные последовательные (в, г), парные расходящиеся (д), парные взаимоперпендикулярные (е).

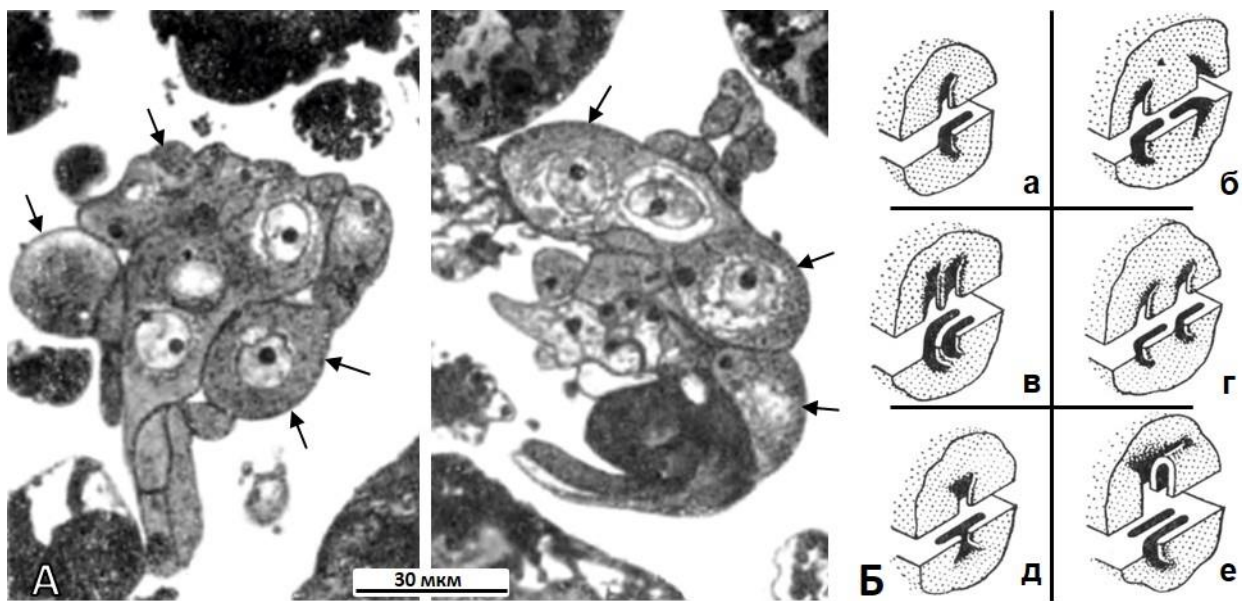


Рис. 84. Нервная система скребней.

А - ультраструктура генитального ганглия *Echinorhynchus gadi* (по Голубеву, Абдрахимову, 1986); Б - схемы строения специализированных соединений нейрон - межклеточный матрикс в ганглиях скребней (Голубев, Сальников, 1979).

Стрелками обозначен покровный интегумент.

По всей вероятности, перечень ганглиозных скоплений у самцов скребней не исчерпывается лишь церебральным и генитальным ганглиями. У скребня *Moniliformis moniliformis* были обнаружены небольшие парные, состоящие всего лишь из 4 крупных нейронов, ганглии, названные по месту их нахождения бурсальными (рис. 85) (Dunagan, Miller, 1977).

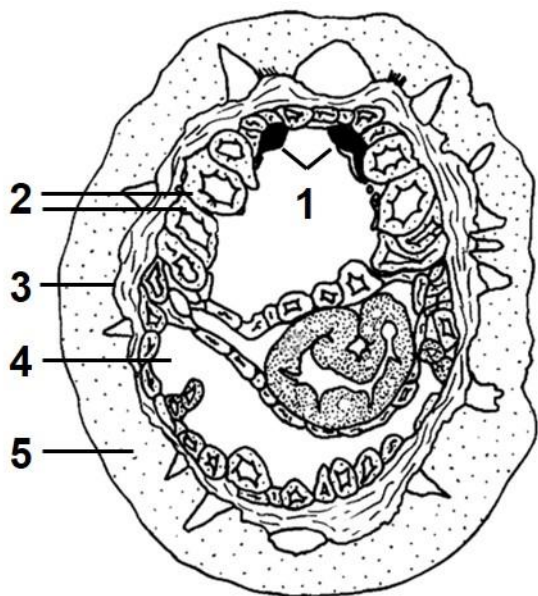


Рис. 85. Поперечный срез самца скребня *Moniliformis moniliformis* через плоскость, в которой расположен парный бурсальный ганглий (по Dunagan, Miller 1977).

Условные обозначения: 1 - бурсальный ганглий, 2 - продольная мускулатура, 3 - кольцевая мускулатура, 4 - псевдоцель, 5 - тегумент.

Нервный аппарат половой системы самок скребней выглядит намного скромнее. В средней и задней частях тела самок не отмечено заметного скопления нервных клеток. Находящиеся здесь структуры полового аппарата: лигаментные мешки, в которых находятся яичники, и расположенные под ними - маточный колокол, матка и аппарат влагалища (рис. 86А), иннервируются веточками парного генитального нерва, заднего медиального и латеральными нервами стенки тела (рис. 86Б).

Особенности иннервации половой системы скребней разного пола являются одним из ярких проявлений полового диморфизма этих своеобразных гельминтов.

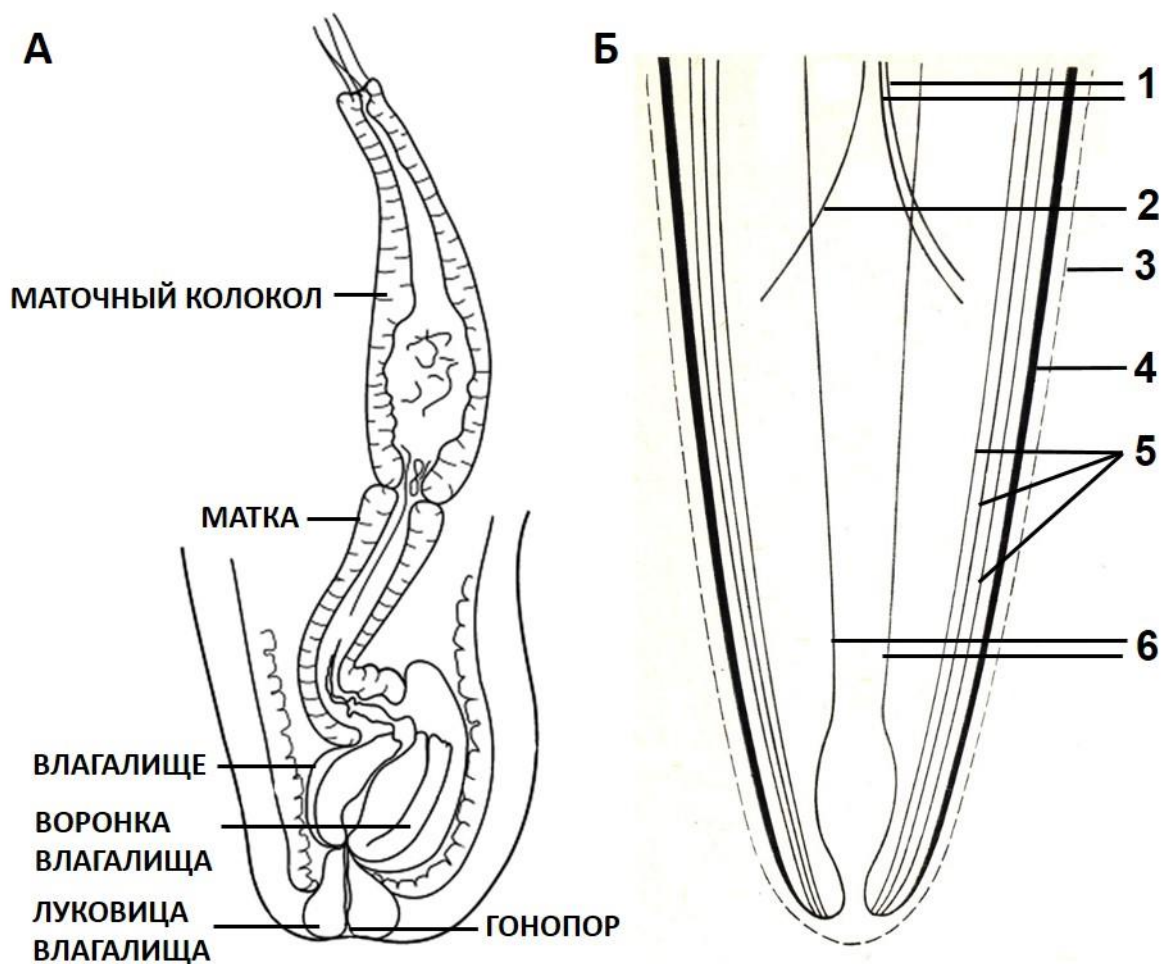


Рис. 86. Иннервация половой системы скребней.

**А** - фрагменты половой системы самки скребня *Sharpilosentis peruvienensis* (по Lisitsyna et al., 2015); **Б** - нервная система заднего отдела тела самки *Polymorphus phippsi* (по Маханбетову, 1974, из Богоявленского и Ивановой, 1978).

Условные обозначения: 1 - парный латеральный нерв хоботкового влагалища, 2 - задний медиальный непарный нерв, 3 - стенка тела, 4 и 5 - нервные ветви стенки тела, 6 - парный генитальный нерв.

## 7. СТРОЕНИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ КРУГЛЫХ ЧЕРВЕЙ (ТИП НЕМАТА)

Нервная система нематод давно привлекает к себе внимание нейробиологов. И это вполне объяснимо. Не обладая достаточно высоким, в общепринятом смысле, уровнем организации, эти животные в настоящее время находятся на гребне волны биологического прогресса. Численное увеличение особей, прогрессирующее расселение и многообразие форм (Северцев, 1939) полностью приложимы к ним. Все биотопы нашей планеты, все среды жизни, почти все многоклеточные животные и все растения оказались средой обитания нематод. Эврибионтность нематод, граничащая с убиквизмом, без всякого сомнения, во многом достигнута и за счет реализации структурных возможностей нервной системы.

Нервная система нематод развита достаточно хорошо. В головном отделе червей расположено окологлоточное нервное кольцо, окружающее переднюю часть пищевода. При более строгом научном подходе этот нервный центр получает несколько иное название: эзофагеальное нервное кольцо (Богоявленский и др., 1974) или циркумфарингеальное нервное кольцо (Малахов, 1986). От кольца к переднему и заднему концам тела нематод отходит ряд меридиональных нервов и нервных стволов. Друг с другом они соединены многочисленными комиссурами, которые имеют вид тонких полуколец, опоясывающих их попеременно то с правой, то с левой стороны (рис. 88А).

Стволами обычно принято называть нервные тяжи, которые идут вдоль тела нематод, достигая каудального отдела. При этом все они тесно связаны с гиподермой. Общее количество меридиональных нервных стволов у нематод варьирует в пределах 8 - 12. Два ствола проходят одиночно. Это вентральный и дорсальный нервные стволы. Остальные стволы парные. К ним относятся:



латеральные нервные стволы (у разных форм от одной до двух пар) и медиальные нервные стволы (от двух до четырех пар).

Наиболее сложной в морфологическом отношении оказалась нервная система свободноживущих морских нематод отряда Enoplida. В средней части тела этих нематод проходит 10 меридиональных нервов: вентральный, дорсальный, парные субдорсальные, субвентральные, вентролатеральные и дорсолатеральные. За исключением вентрального нервного ствола, который проходит в гиподерме брюшного валика, все нервные стволы занимают субкутикулярное положение (рис. 87). В центре головного отдела шесть наиболее крупных нервов оказываются не связанными с гиподермой (Малахов, 1986).

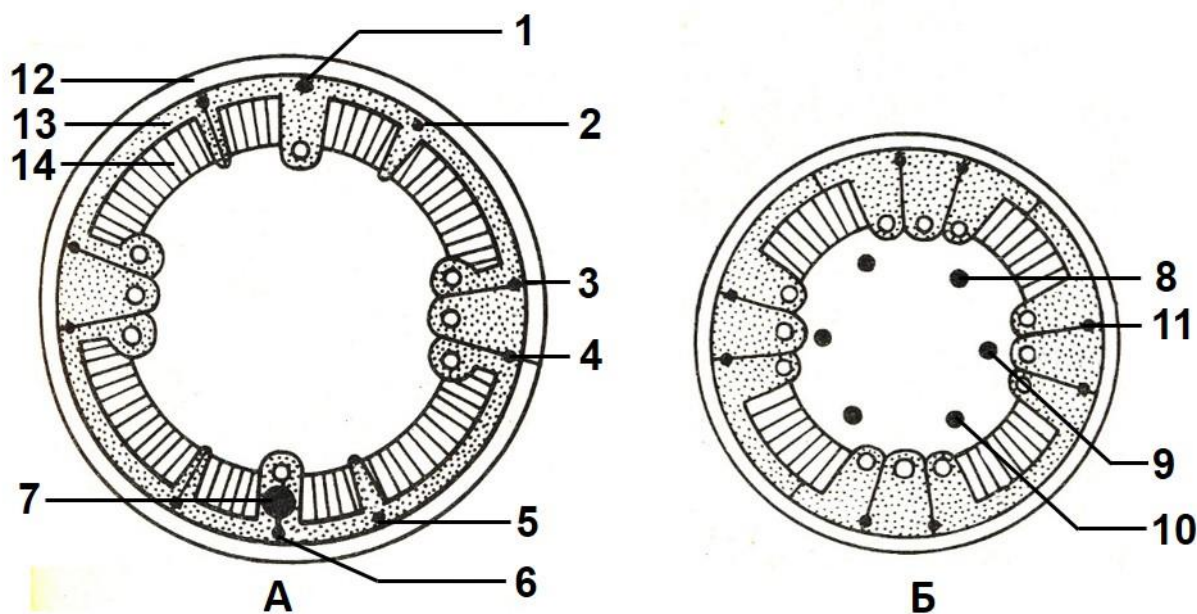


Рис. 87. Схема расположения продольных нервов *Pontonema vulgare* в средней части тела (А) и впереди нервного кольца (Б) (по Малахову, 1986).

Условные обозначения: 1 - дорсальный нерв, 2 - субдорсальные нервы, 3 - дорсолатеральные нервы, 4 - вентролатеральные нервы, 5 - субвентральные нервы, 6 - вентральный нервный ствол, 7 - поверхностная ветвь вентрального нервного ствола, 8 - субдорсальные головные нервы, 9 - латеральные головные нервы, 10 - субвентральные головные нервы, 11 - поверхностные головные нервы, 12 - кутикула, 13 - гиподерма, 14 - мускулатура.

У всех видов нематод вентральные (брюшные) нервные стволы оказываются развитыми наиболее мощно. Это позволило некоторым специалистам рассматривать нервное кольцо и находящийся в контакте с ним вентральный нервный ствол в качестве центральной нервной системы нематод.

С окологлоточным кольцом связан целый ансамбль ганглиев. В него входят: парные боковые (латеральные), брюшной (вентральный) и спинной (дорсальный) ганглии (рис. 88А, Б). У разных представителей нематод степень развития этих образований далеко не одинакова. Дорсальный ганглий чаще других оказывается самым маленьким из ганглиев кольца, а у некоторых нематод он вообще не выражен. Объем ганглиев во многом зависит от количества присутствующих в них нервных клеток.

У свободноживущих морских нематод из отряда Euploida настоящих ганглиев в области окологлоточных нервных колец вообще не отмечено. (рис. 88Г). Нервные клетки, ассоциированные с нервным кольцом, собраны в четыре небольшие группы, местоположение которых совпадает с положением основных валиков гиподермы. У многих нематод, в частности, обитающих в почве, местом локализации нервных клеток может оказаться любой участок нервного кольца (рис. 88Д).

В области окологлоточного кольца наиболее ярко проявляется присутствие клеток нейроглии в нервной системе нематод (рис. 89).

Здесь за счет нейроглии создается внешний чехол для сотен нервных отростков, вступающих в синаптические контакты. Такое местоположение нейроглиальных клеток, вероятно, имеет свое объяснение. Нервное кольцо - это координационный центр животных. Именно здесь происходит первичная обработка получаемой нервной системой информации, а через многочисленные синаптические контакты ее прием и передача. Изолируя участки синапсов от окружающих тканей и первичной полости тела, нейроглия обеспечивает надежность выполнения этих функций.

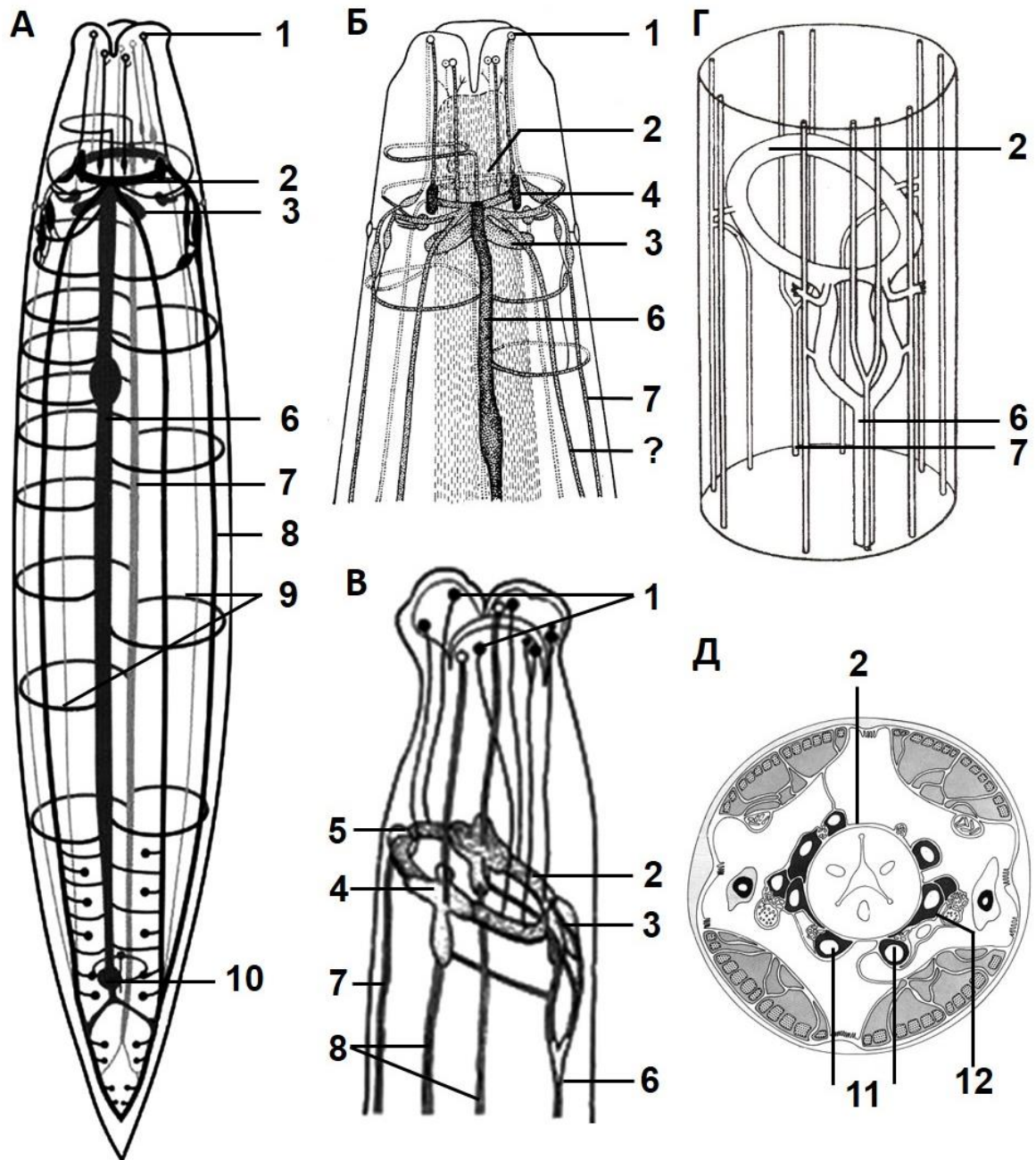


Рис. 88. Организация нервной системы нематод.

А - обобщенная схема строения нервной системы нематод (по Bullock and Horridge, 1965); Б - строение нервной системы переднего конца тела *Ascaris lumbricoides* (по Goldschmidt, 1909); В - строение нервной системы передней части тела *Ascaridia galli* (по Богоявленскому и др., 1974); Г - схема строения нервной системы нематод отряда Enoplida (по Малахову, 1986); Д - схема строения поперечного среза нематоды - *Caenorhabditis elegans* в области окологлоточного нервного ствола (по Ware et al., 1975).

Условные обозначения: 1 - головные рецепторы, 2 - окологлоточное нервное кольцо, 3 - вентральный ганглий, 4 - латеральный ганглий, 5 - дорсальный ганглий, 6 - вентральный нервный ствол, 7 - дорсальный нервный ствол, 8 - латеральный нервный ствол, 9 - комиссуры, 10 - анальный ганглий, 11 - нейроны, 12 - клетка нейроглии.

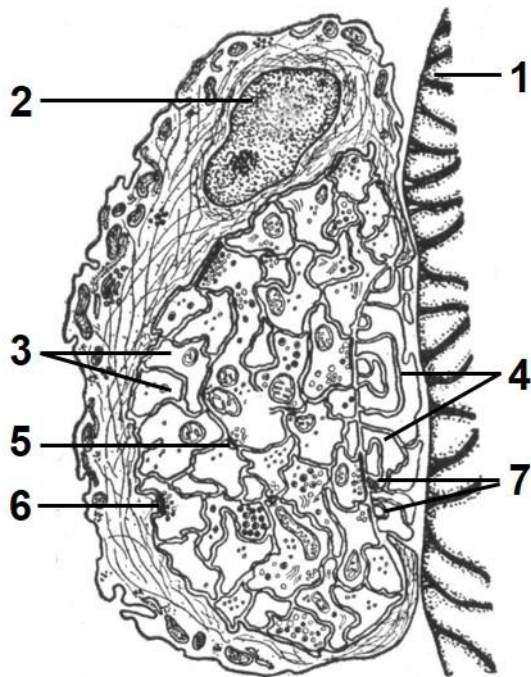


Рис. 89. Участок окологлоточного нервного кольца нематоды *Oswaldocruzia biolata* (по Голубеву, 1982).

Условные обозначения: 1 - глотка, 2 - ядро клетки нейроглии, 3 - нервные волокна, 4 - отростки клеток мускулатуры, 5 - нейроглиальный синапс, 6 - аксо-аксональный синапс, 7 - нейро-мышечный синапс.

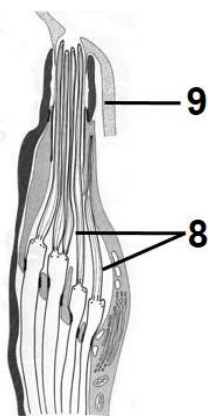
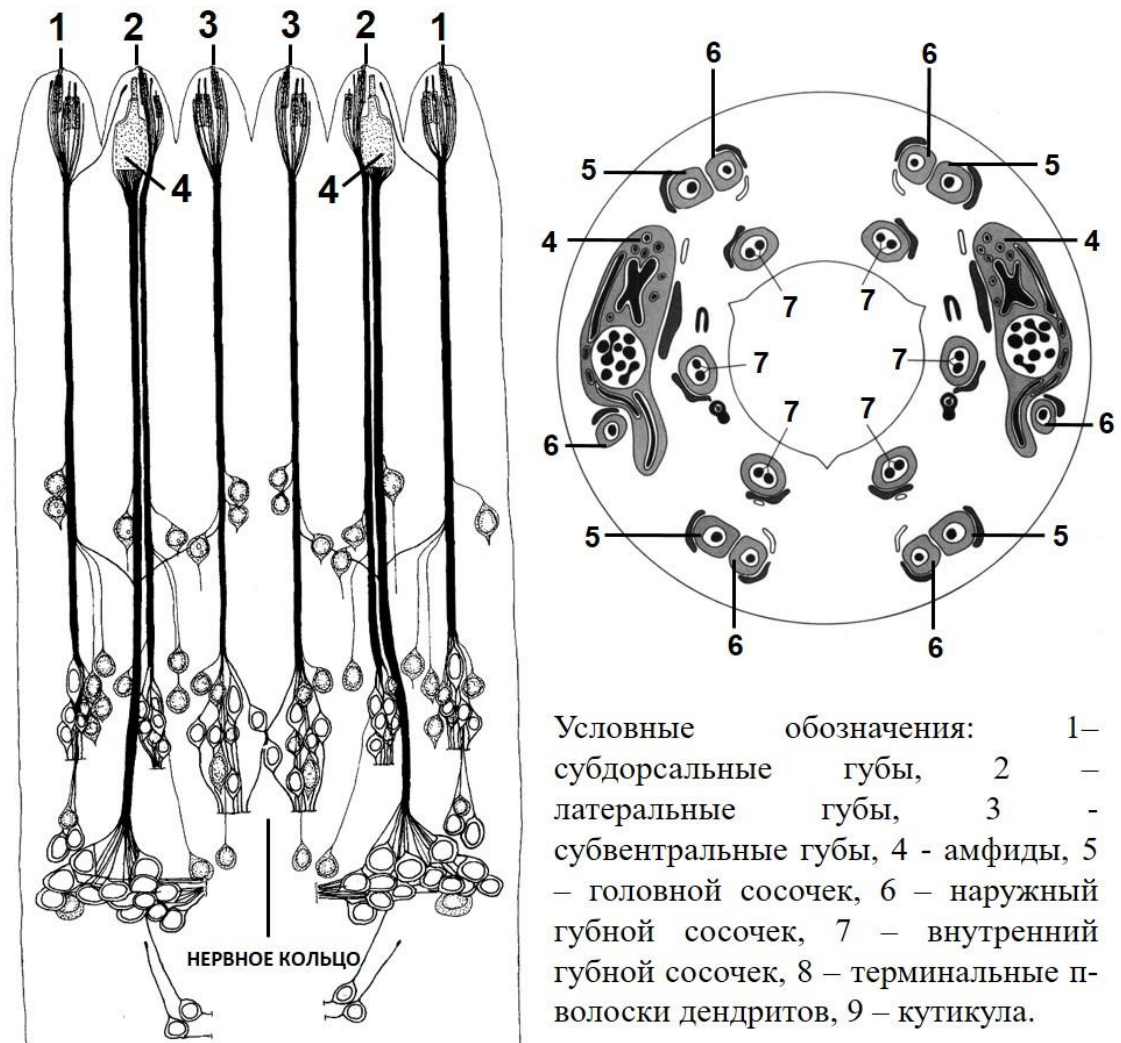
Наиболее дифференцированные отделы нервной системы нематод занимают места в передней (головной) и задней (каудальной) частях тела.

Чувствительные придатки головы, среди которых выделяют амфиды, папиллы и дейриды, являются наиболее стабильными морфологическими образованиями различных групп нематод и уже давно рассматриваются в качестве важнейших систематических признаков. Достаточно полно эти образования изучены у нематоды *Caenorhabditis elegans* (Ware et al., 1975).

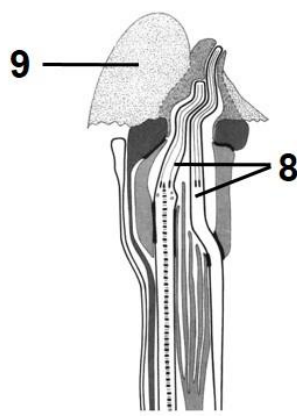
У этого гельминта на головном отделе шесть губ: две латеральные, две субвентральные и две субдорсальные. Папиллы (сосочки) расположены в два круга, отсюда и названия - внутренние и внешние папиллы. Внутренний ряд состоит из шести сосочков – по одному на каждой губе. Внешний ряд – из десяти. На боковых губах по внешнему ряду имеется по одному, на всех остальных по два сосочка. Один из них условно назван головным, другой - наружным губным. На латеральных губах головные сосочки отсутствуют (рис. 90). Самые крупные рецепторные образования головы - боковые органы или амфиды занимают место в основании латеральных губ. Дейриды, имеющие вид



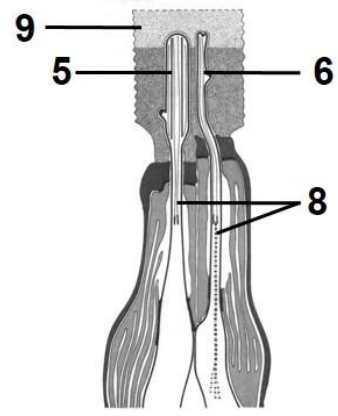
кутикулярных щетинок, располагаются по окружности шейного отдела нематод.



АМФИДА



ИННЕРВАЦИЯ ВНУТРЕННЕГО ГУБНОГО СОСОЧКА



ИННЕРВАЦИЯ НАРУЖНОЙ ГОЛОВНОЙ ГУБНОЙ СОСОЧКОВ

Рис. 90. Иннервация рецепторных образований головного отдела почвенной нематоды *Caenorhabditis elegans* (по Ware et al., 1975).



Перечисленные рецепторные образования иннервируются разным количеством нейронов: амфиды двенадцатью нейронами, внутренние папиллы - двумя, наружные губные и головные папиллы, а также и дейриды одиночными нервными отростками. Все нервные окончания – это дендриты иннервирующих нейронов. Терминальные волоски дендритов во всех случаях имеют вид модифицированных ресничек.

Десять терминальных волосков дендритов каждой из двух амфид и одно чувствительное окончание каждой внутренней папиллы через отверстия в кутикуле связаны с внешней средой. Это позволяет наделять амфиды и внутренние сосочки головы функцией химической чувствительности, в то время как чувствительные образования с погруженными в кутикулу терминальными волосками с большой степенью вероятности являются механорецепторами. Нервы, иннервирующие амфиды, принято называть амфидальными, а те, которые тянутся к чувствительным сосочкам - папиллярными.

В формировании сенсорной системы головы *C. elegans* принимают участие 58 нервных клеток. Все они в той или иной мере связаны со структурами окологлоточного нервного кольца. Головные чувствительные органы других нематод принципиально не отличаются в своем строении от сенсилл, описанных для *C. elegans*.

Почвенная нематода *C. elegans* является единственным существом, у которого подсчитаны все нервные клетки. У самок их 381, а у гермафродитных особей - 302.

Немалый интерес представляют особенности иннервации мускулатуры нематод за пределами головного участка тела. Активная роль в этом процессе принадлежит клеткам мускулатуры. К аксонам брюшного и спинного нервных стволов тянутся выросты саркоплазматических участков миоцитов. Достигнув поверхности нервных стволов, они расщепляются на множество пальцевидных

отростков (рис. 91). Каждый такой «палец» получает свой персональный синапс. Так, в периферических участках тела нематод формируются мионевральные или, как они были названы ранее - сарконевральные синапсы.

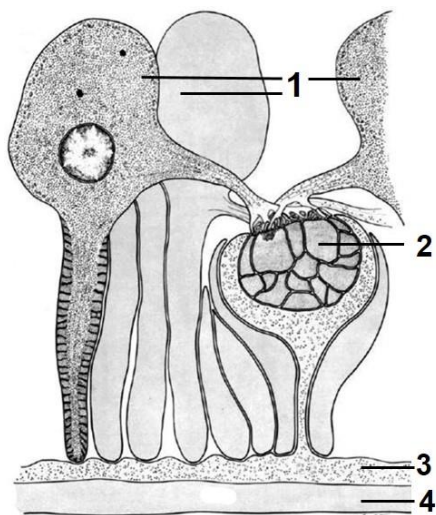


Рис. 91. Иннервация мускулатуры нематод на примере *Ascaris lumbricoides* (по Rosenbluth, 1965).

Условные обозначения: 1 - клетки мускулатуры, 2 - нервный ствол 3 - гиподерма, 4 - кутикула.

В конечном отделе тела нематод нервная система принимает участие в иннервации полового аппарата и ректального отдела кишечника нематод. Основная роль в этом процессе принадлежит нервам, связанным с вентральным стволом и латеральными нервными стволами, пришедшим сюда из области окологлоточного нервного кольца. При участии комиссур и ответвлений продольные нервные стволы соединяются с различными ганглиями. По ходу латеральных стволов у многих нематод отмечена связь с люмбальными ганглиями, а вентрального нервного ствола - с ретровезикулярными и прианальными ганглиями, а у самок еще и с превульварными - и поствульварными ганглиями (рис. 92).

В теле самцов нервный аппарат половой системы устроен значительно сложнее, чем у особей женского пола. Это связано с более громоздким копулятивным аппаратом самцов и присутствием у них большого числа генитальных чувствительных сосочков. На нижеприведенных рисунках показаны фрагменты иннервации каудального отдела тела нематод. В связи с тем, что единой терминологии в обозначении отдельных структур нервной

системы нематод нет, в подписях к рисункам полностью сохранены условные обозначения, предлагаемые авторами упомянутых источников информации (рис. 92, 93, 94)

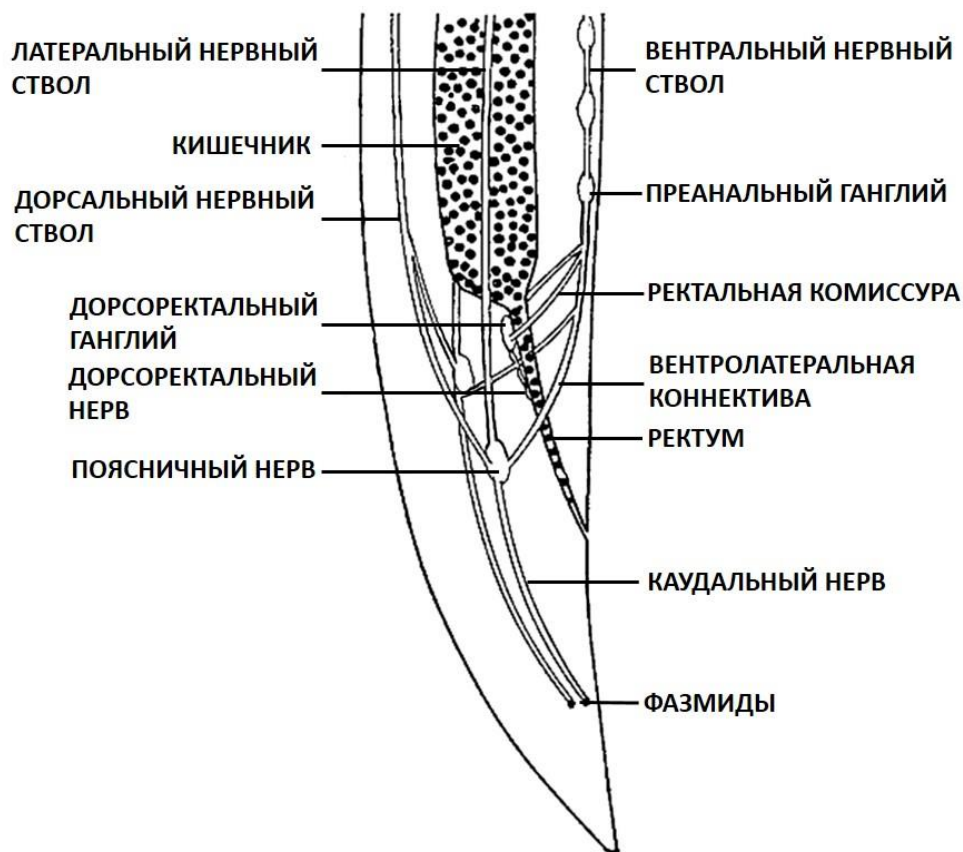


Рис. 92. Обобщенная схема строения нервной системы заднего конца тела нематоды (по Roberts, Janovy, 2009).

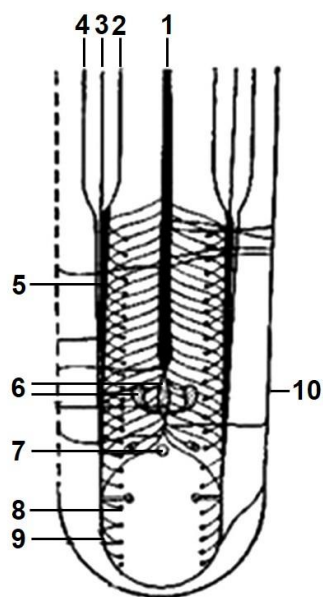


Рис. 93. Реконструкция нервной системы заднего конца тела самца нематоды *Ascaris megalocephala* (из Иванова и др. 1981, по Brandes, 1892).

Условные обозначения: 1 - вентральный нерв, 2 - вентральный сублатеральный нерв, 3 - боковой нерв, 4 - дорсальный сублатеральный нерв, 5 - бурсальный нерв, 6 - околоанальные ганглии, 7 - анальное отверстие, 8 - чувствительные сосочки, 9 - околоанальное нервное кольцо, 10 - дорсальный нерв.

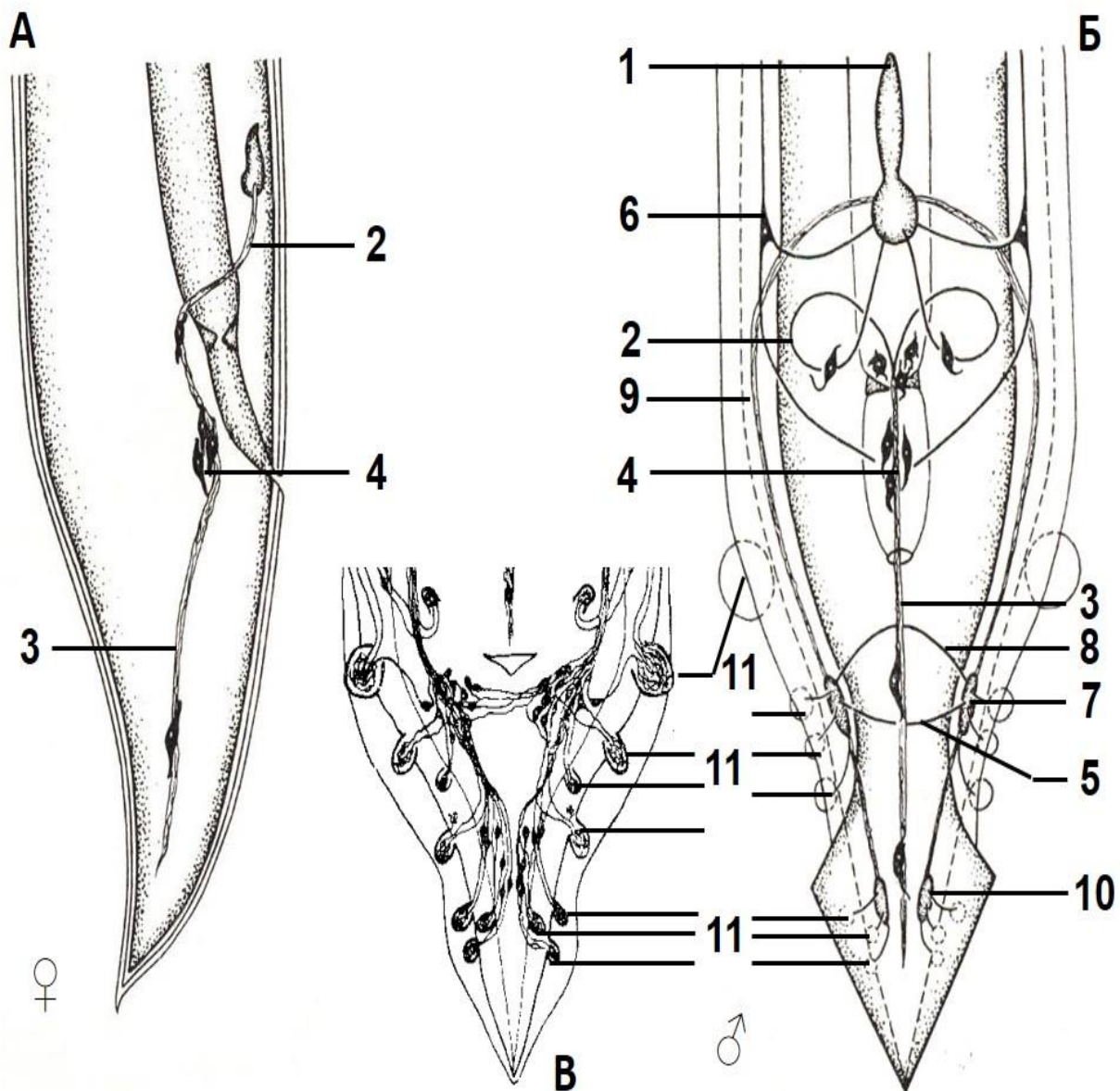


Рис. 94. Нервная система задней части тела самки (А) и самца (Б) нематоды *Ascaridia galli* (по Богоявленскому, Ивановой и Спасскому, 1974); В - схема иннервации генитальных сосочков самца *Ascaridia galli* (по Сегида, 1969).

Условные обозначения: 1 - анальный ганглий, 2 - аноректальные комиссуры, 3 - дорсо-каудальный нерв, 4 - нейроны преанального участка дорсо-каудального нерва, 5 - комиссура между дорсокаудальным нервом и постанальными хвостовыми ганглиями, 6 - триполярный нейрон вблизи спикулы, 7 - постанальный ганглий, 8 - комиссура между парными постанальными ганглиями, 9 - хвостовой нерв, 10 - субтерминальный ганглий, 11 - генитальные чувствительные сосочки.

## ЛИТЕРАТУРА

Богоявленский Ю. К., Иванова Г. В., Спасский А. А. Нервная система паразитических нематод. - Кишинев: Штиница, 1974. - 190 с.

Богоявленский Ю. К., Иванова Г.В. Микроструктура тканей скребней. - М.: Наука, 1978. - 206 с.

Богута К. К. Морфология нервной системы *Convoluta convoluta* (Turbellaria, Acoela) и ее изменения при длительном голодании // Зоол. ж. - 1976. -Т. 55. - Вып. 6. - С. 815-822.

Голубев А. И. Электронная микроскопия нервной системы червей. – Казань: изд-во Казан. ун-та, 1982. -108 с.

Голубев А. И. Закономерности эволюции нервной системы сколецид и аннелид (Ультраструктурный аспект). - Дисс. на соиск. учен. степ. докт. биол. наук. - Казань: Казан. ун-т, 1986.

Голубев А. И., Малютина Л. В. Тонкое строение мозга прямокишечных турбеллярий // Сб.: Вопросы эволюционной морфологии. Нервная система турбеллярий. – Казань: изд-во Казан. ун-та, 1991. - С. 47-57.

Голубев А. И., Сальников В. В. Ультратонкое строение специфических соединений нейрон - межклеточное вещество в церебральной ганглии скребня // Цитология. -1979. - Т. 21. - Вып. 9. - С. 1100-1102.

Голубев А. И., Абдрахимов Ф. А. Анатомия и ультраструктура генитальной ганглии скребня *Echinorhynchus gadi* // Паразитология. - 1986. - Т. 20. - Вып. 4. - С. 249-299.

Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. - Л.: изд-во ЛГУ, 1954. - 368 с.

Иванов А. В., Мамкаев Ю. В. Ресничные черви (Turbellaria) их происхождение и эволюция. Филогенетические очерки. - Л.: Наука, 1973. - 221 с.



Иванов А. В., Полянский Ю. И., Стрелков А. А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. - М.: Высшая школа, 1981. - 504 с.

Изосимов В. В. Класс малощетинковых (Oligochaeta). Руководство по зоологии беспозвоночных. Т. 2. Беспозвоночные. Кольчатые черви, моллюски. - Л.: Из-во АН СССР, 1940. - С. 157-204.

Иоффе Б. И. Морфологические закономерности эволюции нервной системы плоских червей: различные варианты ортогона и их связь с формой тела // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. - 1990. - Т. 221. - С. 87-125.

Иоффе Б. И., Котикова Е. А. Нервная система Scutariellidae (Turbellaria, Temnoscerphalida) // Паразитология. - 1983. - Т. 17, № 2. - С. 101-106.

Котикова Е. А. Гистохимический метод изучения нервной системы у плоских червей // Паразитология. - 1967. - Т. 1, № 1. - С. 79 - 81.

Котикова Е. А. Новые данные о нервной системе Archiannelida // Зоол. ж. - 1973. - Т. 52, № 11. - С. 1611-1615.

Котикова Е. А. Ортогон плоских червей и основные пути его эволюции // Сб.: Морфологические основы филогении плоских червей. - СПб. 1991. - Т. 241. - С. 88-112.

Котикова Е. А., Куперман Б. И. Развитие нервного аппарата *Triaenophorus nodulosus* (Cestoidea, Pseudophyllidea) в онтогенезе // Паразитология. - 1977. - Т. 11, № 3. - С. 252-259.

Котикова Е. А., Куперман Б. И. Анатомия нервного аппарата цестод семейства Amphicotylidae и Diphyllbothriidae (Pseudophyllidea) // Паразитология. - 1978. - Т. 12, № 3. - С. 210-217.

Котикова Е. А., Райкова О. И. Особенности строения центральной нервной системы Acoela, Plathelminthes и Rotifera // Уч. записки Казан. ун-та. Естественные науки. - 2007. - Т. 149, № 3. - С. 126-131.

Котикова Е. А., Райкова О. И. Архитектоника центральной нервной системы Acoela, Plathelminthes и Rotifera // Ж. эвол. биохимии и физиологии. - 2008. - Т. 43, № 1. - С. 83-93.

Котикова Е. А., Селиванова Р. В. Об особенностях строения нервной системы двух видов трематод из группы Prosostomata // Паразитология. - 1994. - Т. 28, № 3. - С. 236-244.

Лагутенко Ю. П. Структурная организация туловищного мозга аннелид. - Л.: Наука, 1981. - 128 с.

Ливанов Н. А. Руководство по зоологии беспозвоночных. Т. 2. Кольчатые черви, моллюски. - Л.: - Из-во АН СССР, 1940. - С. 205 -257.

Малахов В. В. Нематоды: строение, развитие и филогения. - М.: Наука, 1986. - 215 с.

Ноздрачев А. Д., Поляков Е. Л., Лапицкий В. Н., Осипов Б. С., Фомичев Н. И. Анатомия беспозвоночных. - СПб.: изд-во Лань, 1999. - 320 с.

Ошмарин П. Г. К изучению специфичной экологии гельминтов. - Владивосток.: ДВО АН СССР, 1959. - 110 с.

Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. – М. - Л.: Изд-во АН СССР, 1939. - 610 с.

Сегида Г. В. Тонкое строение периферической чувствительной нервной системы *Ascaridia galli*, Schrank, 1788 // Тр. ГЕЛАН. - 1969. - Т. 20. - С. 133-145.

Тимофеева Т. А., Котикова Е. А. Особенности топографии нервной системы моногеней // Паразитология. - 1995. - Т.29, № 2. - С. 127-139.

Чернышёв А. В. Сравнительная морфология, систематика и филогения немертин. - Владивосток: Дальнаука, 2011. - 309 с.

Aseyev N., Ierusalimsky V., Boguslavsky D., Balaban P. Snail peptide expression pattern in the nervous system of the medicinal leech // Molecular Brain Research. - 2005. - 140(1-2). - P. 99–105.

Baptista C. A., Macagno E. R. The role of the sexual organs in the generation of postembryonic neurons in the leech *Hirudo medicinalis* // J. Neurobiology. - 1988. - 19(8). - P. 707–726.

Baptista C. A., Gershon T. R., Macagnot E. R. Peripheral organs control central neurogenesis in the leech // Nature. - 1990. - 346. - P. 855-857.

Beck A., Lohr C., Berthold H., Deitmer J. W. Calcium influx into dendrites of the leech Retzius neuron evoked by 5-hydroxytryptamine // Cell Calcium. - 2002. - 31(3). - P. 137-149.

Beckers P. The nervous systems of Pilidiophora (Nemertea) // Zoomorphology. - 2014. - 134. - P. 1-24.

Beckers P., Loesel R., Bartolomaeus T. The nervous systems of basally branching Nemertea (Palaeonemertea) // PLoS One. - 2013. - 8(6): e66137.

Beckers P., Kramer D., Bartolomaeus T. The nervous systems of Hoplonemertea (Nemertea) // Zoomorphology. - 2018. - 137. - P. 473-500.

Blackshaw S. E. Morphology and distribution of touch cell terminals in the skin of the leech // J. of Physiology. -1981. -320(1). -P. 219-228.

Brodfehrer P. D., Debski E. A., O’Gara, B. A., Friesen, W. O. Neuronal control of leech swimming // J. Neurobiology. -1995. -27(3). -P. 403–418.

Brownlee D. J., Fairweather I., Johnston C. F., Rogan M. T: Immunocytochemical localization of serotonin (5-HT) in the nervous system of the hydatid organism, *Echinococcus granulosus* (Cestoda, Cyclophyllidea) // Parasitology. - 1994. - 109(Pt 2). - P. 233-241.

Brusca R. C., Brusca G. J. Invertebrates. Second edition. Sinauer Associates. Sunderland, MA, 2003. - 936 p.

Bullock H. E. Functional organization of the giant fiber system of *Limbricus* // J. Neurophysiol. - 1945. -8. - P. 55-71.

Bullock T. H., Horridge G. A. Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates. V. 1-2. Freeman, San Francisco, 1965. - 1719 p.

Claparede E. Etudes anatomiques sur les annelides, turbellaries, opalines et gregarines observes dans les Hebrides. Geneve, 1861. - 98 p.

Claparede E. Histologische Untersuchungen uber den Regenwurm // Zeit. Wissen. Zool. - 1869. - 19. - P. 563-624.

Clark A. W. The fine structure of the eye of the leech, *Helobdella stagnalis* // Journal of Cell Science. - 1967. - 2. - P. 341-348.

Coggeshall R. E. A fine structural analysis of the ventral nerve cord and associated sheath of *Lumbricus terrestris* // J. Comp. Neur. - 1965. - 125. - P. 393-438.

Coggeshall R. E. The ganglion-connective junction in the central nervous system of the leech, *Hirudo medicinalis* // Journal of Morphology. - 1966. - 119(4). - P. 417-423.

Coggeshall R. E., Fawcett D. W. The fine structure of the central nervous system of the leech, *Hirudo medicinalis* // J. Neurophysiol. - 1964. - 27(2). - P. 229-289.

Derosa Y. S., Friesen W. O. Morphology of leech sensilla: observations with the scanning electron microscope // Biol. Bulletin. - 1981. - V. 160, № 3. - P. 383-393

Dittmann I. L., Zauchner T., Nevard L. M., Telford M. J., Egger B. SALMFamide2 and serotonin immunoreactivity in the nervous system of some acoels (Xenacoelomorpha) // J. of Morphology. - 2018. - 279(5). - P. 589-697.

Drago F., Sautière P-E., Le Marrec-Croq F., Accorsi A., Van Camp C., Salzet M., Lefebvre C., Vizioli J. Microglia of medicinal leech (*Hirudo medicinalis*) express a specific activation marker homologous to vertebrate ionized calcium-binding adapter molecule 1 (Iba1/alias aif-1) // Developmental Neurobiology. - 2014. - 74(10). - P. 987-1001.

Dunagan T. T., Miller D. M. Major nerves in the anterior nervous system of *Macracanthorhynchus hirudirraceus* (Acanthocephala) // Comp. Biochem. Physiol. - 1970. - 37. - P. 235-242.

Dunagan T. T., Miller D. M. A new ganglion in male *Moniliformis moniliformis* (Acanthocephala) // J. Morphol. - 1977. - 152. - P. 171-176.

Dunagan T. T., Miller D. M. Muscles of the reproductive system of male *Moniliformis moniliformis* (Acanthocephala) // Proc. of the Helminthological Society of Washington. - 1978. - V. 45, №1. - P. 69-76.

Dunagan T. T., Miller D. M. Genital ganglion and associated nerves in male *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (Acanthocephala) // Proc. of the Helminthological Society of Washington. - 1979. - 46. - P. 106-114.

Dutta M., Tandon V. The nervous system of *Polystoma indicum* (Monogenea: Polystomatidae) as revealed by nonspecific esterase localization // Folia Parasitologica. - 1994. - 41. - P. 177-182.

Elliott E. J. Morphology of chemosensory organs required for feeding in the leech, *Hirudo medicinalis* // J. of Morphology. - 1987 - 192(2). - P. 181–187.

El-Naggar M. M., Arafa S. Z., Stewart M. T., El-Abbassy S. A., Halton D. W. Neuromusculature of *Macrogyrodactylus clarii*, a monogenean gill parasite of the Nile catfish *Clarias gariepinus* in Egypt // Parasitol Res. - 2004. - 94(3). - P. 163–175.

Fairweather I., Threadgold L.T. *Hymenolepis nana*: the fine structure of the adult nervous system // Parasitology. - 1983. - 86. - P. 89-103.

Gaskell J. F. The chromaffine system of annelids and the relation of this system to the contractile vascular system in the leech, *Hirudo medicinalis*. A contribution to the comparative physiology of the contractile vascular system and its regulators, the adrenalin secreting system and the sympathetic nervous system // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. - 1914. - 205. - P. 153–211.

Gee R. J. The nervous system in the praesoma of *Echinorhynchus salmonis* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) // J. of Morphology. - 1989. - 201(3). - P. 273-284.

Gee R. J. Praesomal nerves in *Leptorhynchoides thecatus* (Acanthocephala: Rhadinorhynchidae) // J. of Morphology. - 1992. - 211. - P. 275-284.

Gee R. J., Holloway H. L. Praesomal nerves in *Corynosoma hamanni* (Acanthocephala: Polymorphidae) // J. of Morphology. - 1994. - 219(3). - P. 247-256.

Coe W. R. The nervous system of pelagic nemerteans // Biol. Bull. - 1927. - 53. - P. 123-138.



Gelder S. R., Palmer R. The Nervous System of the marine polychaete *Ctenodrilus serratus* and its importance in the taxonomic position of the Ctenodrilidae // Transactions of the American Microscopical Society. - 1976. - V. 95, № 2. - P. 156-164.

Goldschmidt R. Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megalocephala* // Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. - 1909. - 92. - 2. - P. 306-57.

Golubev A. I. Glia and neuroglia relationships in the central nervous system of the Turbellaria (Electron microscopic data) // Fortschritte der Zoologie. - 1988. - V. 36. - P. 186-190.

Grabda-Kazubska B., Niewiadomska K., Kanev I., Bayssade-Dufour C. Systeme nerveux des trematodes // Annales de Parasitologie Humaine et Comparée. - 1991. - 66. - P. 24-31.

Hama K. Some observations on the fine structure of the giant nerve fibers of the earthworm, *Eisenia foetida* // J. Biophysic. and Biochem. Cytol. - 1959. - V. 6, № 1. - P. 61-69.

Helm C., Beckers P., Bartolomaeus T., Drukewitz S. H., Kourtesis I., Weigert A., Purschke G., Worsaae K., Struck T. H., Bleidorn C. Convergent evolution of the ladder-like ventral nerve cord in Annelida // Frontiers in Zoology. - 2018. - 15. - 36. - P. 4-17.

Halton D. W, Gustafsson M. K. S. Functional morphology of the Platyhelminth Nervous System // Parasitology. - 1996. - 113. - P. 547-572.

Halton D. W., Maule A. G., Mair G. R., Shaw C. Monogenean neuromusculature: some structural and functional correlates // International J. for Parasitology. - 1998. - 28(10). - P. 1609-1623.

Halton D. W., Maule A. G., Shaw, C. Les médiateurs neuronaux chez les Monogènes // Bulletin Français de La Pêche et de La Pisciculture. - 1993. - 328. - P. 82-104.

Herlyn H, Ehlers U. Organisation of the praesoma in *Acanthocephalus anguillae* (Acanthocephala, Palaeacanthocephala) with special reference to the muscular system // *Zoomorphology*. - 2001. - 121. - P. 13-18.

Hesse R. Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren // *Z. wiss. Zool.* - 1897. - 62. - P. 671-707.

Hess W. N. Nervous system of the earthworm, *Lumbricus terrestris* // *J. Morph.* - 1925. - 40. - P. 235-259.

Hessling R., Purschke G. Immunohistochemical (cLSM) and ultrastructural analysis of the central nervous system and sense organs in *Aeolosoma hemprichi* (Annelida, Aeolosomatidae) // *Zoomorphology*. - 2000. - 120. - P. 65-78.

Joffe B. I., Reuter M. The nervous system of *Bothriomolus balticus* (Proseriata) - a contribution to the knowledge of the orthogon in the Plathelminthes // *Zoomorphology*. - 1993. - 113. - P. 113-127.

Johansen J., Hockfield S., McKay R. D. G. Distribution and morphology of nociceptive cells in the CNS of three species of leeches // *J. of Comparative Neurology*. - 1984. - 226(2). - P. 263-273.

Keferstein W. Untersuchungen über niedere Seethiere // *Z. wiss. Zool.* - 1863. - 12. - P. 1-147.

Koopowitz H., Chien P. Ultrastructure of the nerve plexus in flatworms. I. Peripheral organization // *Cell Tiss. Res.* - 1974. - 155. - P. 337-351.

Kotikova E. A. Comparative characterisation of the nervous system of Turbellaria // *Hydrobiologia*. - 1986. - V. 132. - P. 89-92.

Kotikova E. A., Raikova O. I. Architectonics of the central nervous system of Acoela, Plathelminthes, and Rotifera // *J. Evol. Biochem Physiol.* - 2008. - 44(1). - P. 95-108.

Kristan W. B. The neurobiology of swimming in the leech // *Trends in Neurosciences*. - 1983. - 6. - P. 84-88.

Kuffler S. W., Potter D. D. Glia in the leech central nervous system. Physiological properties and neuroglia relationship // J. Neurophysiol. – 1964. -27(2). - P. 290-320.

Kulkarni G. K., Nagabhushanam R. Hormonal control of osmoregulation in the indian freshwater leech, *Poecilobdella viridis* (Blanchard) // Hydrobiologia. - 1978. - 59(3). - P. 197–201.

Le Marrec-Croq F., Drago F., Vizioli J., Sautière P.-E., Lefebvre C. The Leech nervous system: a valuable model to study the microglia involvement in regenerative processes // Clinical and Developmental Immunology. - 2013. - P. 1–12.

Lent C. M. The Retzius cells within the central nervous system of leeches // Progress in Neurobiology. - 1977 - 8. - P. 81–117.

Lisitsyna O., Scholz T., Kuchta R. *Sharpilosentis peruviensis* n. g., n. sp. (Acanthocephala: Diplosetidae) from freshwater catfishes (Siluriformes) in the Amazonia // Syst Parasitol. - 2015. - 91. - P. 147-155.

Lubics A., Reglődi D., Szelier M., Lengvári I., Kozicz T. Comparative distribution of urocortin- and CRF-like immunoreactivity in the nervous system of the earthworm *Lumbricus terrestris* // Peptides. - 2003. - 24(2). - P. 205–213.

Macagno E. R. Number and distribution of neurons in leech segmental ganglia // J. of Comparative Neurology. - 1980. - 190(2). - P. 283-302.

Martin N., Anctil M. The nervous system of the tube-worm *Chaetopterus variopedatus* (Polychaeta) // J. of Morphology. - 1984. - 181. - 161. - P. 173.

McKay R. D. G., Hockfield S., Johansen J., Thompson I., Frederiksen K. Surface molecules identify groups of growing axons // Science. - 1983. - 222. - P. 338-394.

Mesce K. A., Alania M., Gaudry Q., Puhl J. G. The stomatogastric nervous system of the medicinal leech: its anatomy, physiology and associated aminergic neurons // J. of Experimental Biology. - 2018. - 221(7). - P. 1-10.

Meyer E. Studien uber den Korperbau der Anneliden // Mitteilungen aus der Zoolog. Station Neapel. – 1887. - Bd. 7. - P. 592-741.

Mishra N. K. Neurosecretion in reproductive behaviour of leeches // J. of Biosciences. -2010. - 35(3). - P. 327-328.

Morita M., Best J. B. Electron microscopic studies of planaria. III. Some observations on the fine structure of planarian nervous tissue // J. of Experimental Zoology. - 1966. - 161(3). - P. 391-411.

Müller M. C. M., Westheide W., Comparative analysis of the nervous systems in presumptive progenetic dinophilid and dorvilleid polychaetes (Annelida) by immunohistochemistry and cLSM // Acta Zool. - 2002. - Vol. 83. - P. 33-48.

Myhrberg H. E. Fine structural analysis of the basal epidermal receptor cells in the earthworm (*Lumbricus terrestris*, L.) // Cell Tissue Res. - 1979. - 203. - P. 257-266.

Peterson E. L. Visual processing in the leech central nervous system // Nature. - 1983. - V. 303. - P. 240-242.

Phillips C. E., Friesen W. O. Ultrastructure of the water-movement-sensitive sensilla in the medicinal leech // J. of Neurobiology. - 1982. - 13(6). - P. 473-486.

Raikova O. I., Reuter M., Kotikova E. A., Gustafsson M. K. S., A commissural brain: The pattern of 5-HT immunoreactivity in Acoela (Plathelminthes) // Zoomorphol. - 1998. -V. 118. - P. 69-77.

Raikova O. I., Wachsmuth I. M., Jondelius U. The plastic nervous system of Nemertodermatida // Org Divers Evol. - 2016. - 16. - P. 85-104.

Raikova O. I., Kotikova E. A., Frolova T. A. Nervous system and musculature of the parasitic turbellarian *Notentera ivanovi* (Plathelminthes, Fecampiida) // Doklady Biological Sciences. - 2017. -V. 475. - P. 169-171.

Rastogi P, Mishra D, Singh J., Rani K., Neuroanatomy of *Cornudescoides kulkarnii* n. sp., a gill parasite of *Mystus vittatus* in Meerut (UP), India // J. Parasit Dis. - 2012. - 36(1). - P. 61-65.

Rees F. G. The arrangement and ultrastructure of the musculature, nerves and epidermis, in the tail of the cercaria of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) from *Littorina*

*littorea* (L.) // Proc. of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. - 1975. - V. 190, №. 1099. - P. 165-186.

Reda Enayat S, El-Shabasy Eman A, Ashraf Said E, Mansour Mohamed F. A, Saleh Mai A, Cholinergic components of nervous system of *Schistosoma mansoni* and *S. haematobium* (Digenea: Schistosomatidae) // Parasitol Res. - 2016. - 115. -P. 3127-3137.

Reisinger E. Untersuchungen am Nervensystem der *Bothrioplana semperi* Braun // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. - 1925. – V. 5, № 1 - P. 119-149.

Reisinger E. Die Evolution des Orthogons der Spiraler und das Archicolomatenproblem // Z. zool. Syst. Evolut.forsch. - 1972. - 10. - P. 1-43

Retzius G. Zur Kenntnis des centralen Nervensystems der Wurmer. Das Nervensystem der Annulaten // Biol. Untersuch. (N.F.). - 1891. - 2. - P. 1-28.

Roberts L. S., Janovy J. Foundations of parasitology. - 2009. - 720 p.

Rohde K. The nervous system of *Multicotyle purvisi*, Dawes, 1917 (Aspidogastrea) and *Diaschistorchis multitesticularis*, Rohde, 1962 (Digenea) // Zeitschrift für Parasitenkunde. - 1968. - 30. - P. 78-94.

Rohde K. Das Nervensystem der Gattung *Polystomoides* Ward, 1917 (Monogenea). // Z. Morph. Tiere. - 1968. - 62. - P. 58-76.

Rohlich P., Aros B., Virfigh S. Fine structure of photoreceptor cells in the earthworm, *Lumbricus terrestris* // Z. Zellforsch. - 1970. - 104. - P. 345-357.

Roots B. I., Gould R. M. Evolution of myelinated nervous systems // Evolution of Nervous Systems. - 2007. - P. 469-484.

Rosenbluth J. Ultrastructure of somatic muscle cells in *Ascaris lumbricoides*. Intennuscular junctions, neuromuscular junctions and glycogen stores // J. Cell Biol. - 1965. - 26. - P. 579-591.

Senz W., Trostl R. A. Überlegungen zur Struktur des Gehirns und Orthogons der Nemertinen // Sitzungsber. Abt. I. - 1997. - 204. - P. 63-78.



Shield J. M. *Dipylidium caninum*, *Echinococcus granulosus* and *Hydatigera taeniaeformis*: histochemical identification of cholinesterases // Experimental Parasitology. - 1969. - 25. - P. 217-231.

Spörhase-Eichmann U., Gras H, Schürmann F. W. Patterns of serotonin-immunoreactive neurons in the central nervous system of the earthworm *Lumbricus terrestris*, L. II. Rostral and caudal ganglia // Cell Tissue Res. - 1987. - 249. - P. 625-632.

Schikorski D., Cuvillier-Hot V., Leippe M., Boidin-Wichlacz C., Slomianny C., Macagno E., Salzet M., Tasiemski A, Microbial challenge promotes the regenerative process of the injured central nervous system of the medicinal leech by inducing the synthesis of antimicrobial peptides in neurons and microglia // J. Immunol. - 2008.- 181.- P. 1083-1095.

Stent G., Kristan W., Friesen W., Ort C., Poon M., Calabrese R. Neuronal generation of the leech swimming movement // Science. - 1978. - 200(4348). - P. 1348-1357.

Sluys R. A monograph of the marine triclads. - Rotterdam: Balkema. - 1989. - 480 p.

Telkes I., Csoknya M., Buzas P., Gabriel R., Hamori J., Elekes K. GABA-immunoreactive neurons in the central and peripheral nervous system of the earthworm, *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta, Annelida) // Cell Tissue Res. - 1996. - 285. - P. 463-475.

Ulmer M. J. Studies on the nervous system of *Postharmostomum helieis*, Leidy, 1847, Robinson.,1949 (Trematoda: Brachylaematidae) // Trans. Amer. micr. Soc. - 1953. - 72. - P. 370-374.

Vagnetti D., Farnesi R. M. Morphological and ultrastructural study of the ventral nerve cord in *Branchiobdella pentodonta*, Whitman (Annelida, Oligochaeta) // J. Comp. Neur. - 1978. - 178. - P. 365-382.

Vasanth S., Kumar B. V., Roopashree S. D., Das S, Shankar S. K: Neuroanatomy of *Cysticercus cellulosae* (Cestoda) as revealed by

acetylcholinesterase and nonspecific esterase histochemistry // *Parasitol Res.* - 1992. - 78. - P. 581-586.

Wagenaar D. A., Hamilton M. S., Huang T., Kristan W. B., French K. A. A Hormone-activated central pattern generator for courtship // *Current Biology.* - 2010. -20(6). - P. 487-495.

Ward S., Thomson J. N., White J. G., Brenner S. Electron microscopical reconstruction of the anterior sensory anatomy of the nematode *Caenorhabditis elegans* // *J. comp. Neur.* - 1975. - 160. - P. 313-338.

Ware R. W., Clark D., Crossland K., Russell L. The nerve ring of the nematode *Caenorhabditis elegans*: sensory input and motor output // *J. of Comparative Neurology.* - 1975. - 162. - P. 71-11.

Webb R. A., Orchard I. The distribution of putative neurosecretory cells in the central nervous system of the North American medicinal leech *Macrobdella decora* // *Canadian J. of Zoology.* - 1979. - 57(10). - P. 1905-1914.

Wenning A. A sensory neuron associated with the nephridia of the leech *Hirudo medicinalis*, L. // *J. Comp Physiol.* - 1983. - 152. - P. 455-458.

Wenning A. A., Cahill M. A. Nephridial innervation in the leech *Hirudo medicinalis*, L. // *Cell Tissue Res.* - 1986. - 245. - P. 397-404.

Williams H. H. Observation on *Echeneibothrium maculatum* (Cestoda: Tetraphyllidea) // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* - 1961. - 41. - P. 631-652.

Windoffer R, Westheide W. The nervous system of the male *Dinophilus gyrociliatus* (Polychaeta, Dinophilidae): II. Electron microscopical reconstruction of nervous anatomy and effector cells // *J. Comp Neurol.* - 1988. - 272. - P. 475-488.

Zipser B., McKay R. Monoclonal antibodies distinguish identifiable neurons in the leech // *Nature.* - 1982. - 289. - P. 549-554.

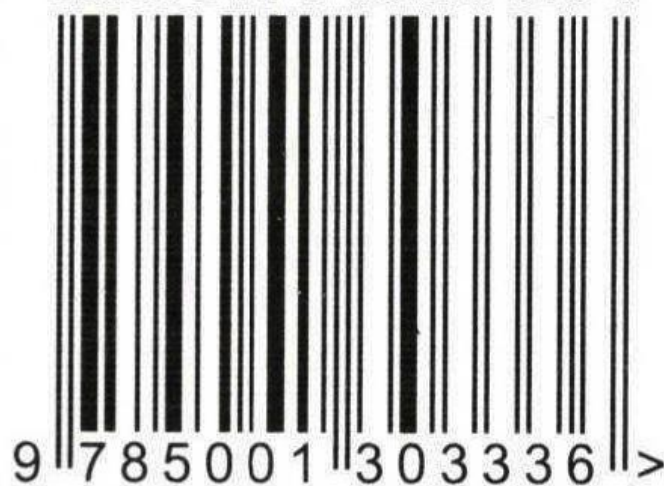
Zurawskia T. H., Mousley A., Mair G. R., Brennan A. G., Maule A. G., Gelnar M., Halton D. W., Immunomicroscopical observations on the nervous system of adult *Eudiplozoon nipponicum* (Monogenea: Diplozoidae) // *International J. for Parasitology.* - 2001. - 31. - P. 783-792.

**Голубев Анатолий Иванович**  
**Малютина Людмила Васильевна**  
**Сабиров Рушан Мирзович**

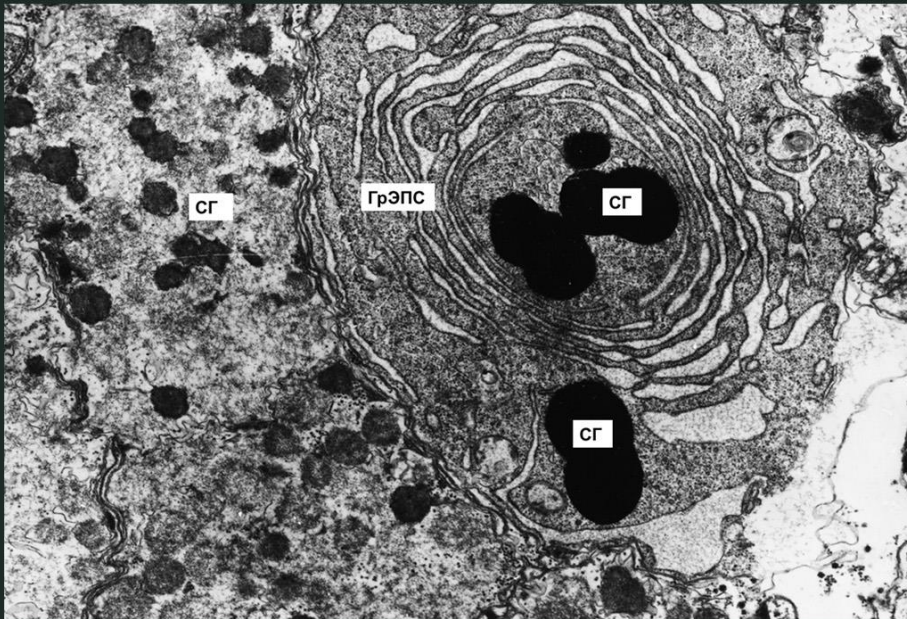
**АРХИТЕКТОНИКА ПРОСТЫХ НЕРВНЫХ СИСТЕМ**

Учебное пособие

**ISBN 978-5-00130-333-6**

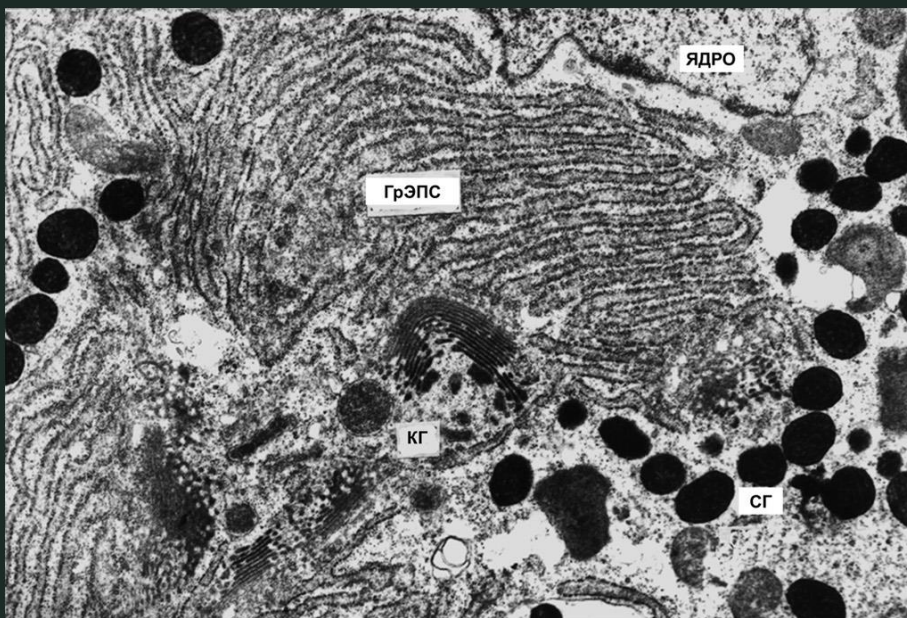






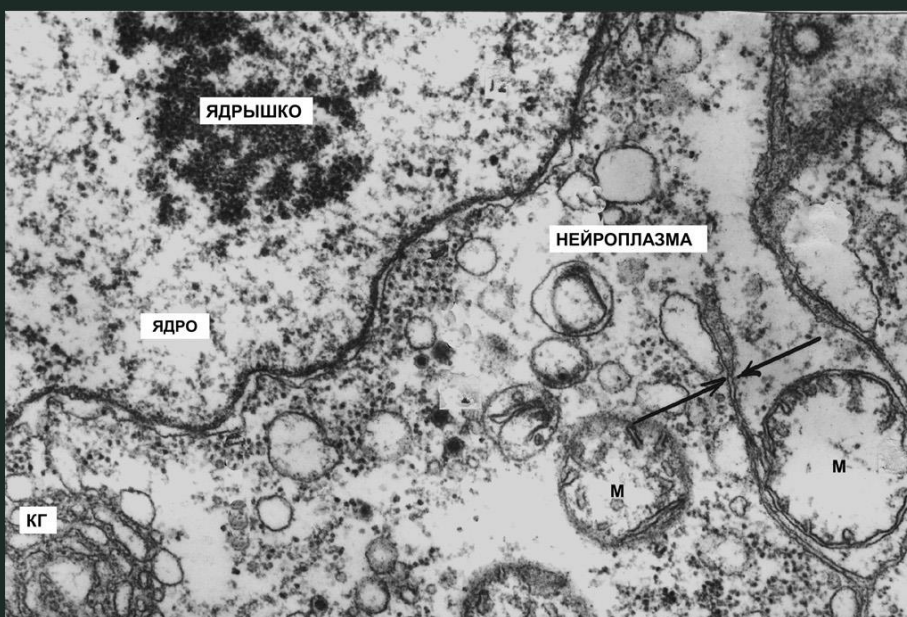
Участок нейросекреторной клетки мозга архианнелиды *Dinophilus vorticoides*

ГрЭПС – гранулярная эндоплазматическая сеть  
СГ – секреторные гранулы  
x 42 000.



Участок нейросекреторной клетки турбеллярии *Mesostoma platygastricum*

ГрЭПС- гранулярная эндоплазматическая сеть  
КГ – комплекс Гольджи  
СГ – секреторные гранулы  
x 44 000



Участок нейрона из мозга трематоды *Pneumonoeces variegatus*, умеренно изрезанного инвагинациями плазматической мембраны (показаны стрелками)

КГ – комплекс Гольджи  
М – митохондрии  
x 92 000.