

УДК 591.48:592+612

**К ИЗУЧЕНИЮ УЛЬТРАТОНКОГО СТРОЕНИЯ
НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ СКОЛЕЦИД И АННЕЛИД НА КАФЕДРЕ
ЗООЛОГИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ КАЗАНСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА (1964–2004 гг.)**

А.И. Голубев, Л.В. Малютина, М.М. Сальникова, Н.В. Шакурова

Светлой памяти
Николая Александровича
Ливанова посвящается

Аннотация

С использованием электронного микроскопа изучено строение центральных и периферических отделов нервной системы более 40 видов сколецид и аннелид. Часть из полученных результатов представлена в виде концепции цитологической эволюции нервной системы, связывающей воедино закономерности развития нервного аппарата в этих группах беспозвоночных на макро- и микроструктурных уровнях.

Начало исследований нервной системы беспозвоночных в Казанском государственном университете с использованием электронного микроскопа связано с именем Николая Александровича Ливанова (1876–1974) – заслуженного деятеля науки РСФСР, крупнейшего морфолога-эволюциониста нашей страны, одного из основателей Казанской морфологической школы, живой истории Казанского университета.

Н.А. Ливанов много сделал для понимания организации и эволюции животного мира, но первые его шаги в науке, сделанные еще в начале прошлого века, были связаны с изучением тонкого строения нервной системы кольчатых червей – пиявок. Применяя новейшие в то время микроскопические методики исследования с использованием специальных окрасок (в частности золочение по Апати), он сформулировал представление о нейросомите и миосомите у кольчатых червей [1–3]. Труды Николая Александровича по нервной системе пиявок стали классическими и были высоко оценены русскими и зарубежными биологами. Известное немецкое издательство “Handbuch der Zoologie” даже вынуждено было переделать целый выпуск, посвященный пиявкам, поскольку в нем не были учтены данные, полученные Н.А. Ливановым, и, следовательно, недостаточно полно освещалась организация этого класса кольчатых червей. Изучению нервной системы беспозвоночных с членистым строением тела Николай Александрович отдавал много времени и в последующие годы. Итоги этой работы были подведены им в солидных статьях начала 40-х годов прошлого сто-

летия [4, 5]. В них содержится развернутый очерк возникновения и эволюции этой ведущей системы органов животных.

Даже в преклонном возрасте Николай Александрович поистине с юношеским задором воспринимал все новые методы, применяемые в биологических исследованиях. Одним из таких со временем стала и электронная микроскопия. Для освоения всех ее премудростей и изучения ультратонкого строения нервной системы он направляет в 1964 г. в Институт биологической физики АН СССР, который тогда располагался в Москве, своего аспиранта, одного из авторов этой статьи. Результатом затянувшейся более чем на два года поездки стала кандидатская диссертация А.И. Голубева на тему «Электронно-микроскопическое строение нервной системы медицинской пиявки *Hirudo medicinalis L.*». В той работе были отражены особенности субмикроскопического строения соединительнотканной оболочки, пакетных ганглиозных и нейроглиальных клеток брюшной нервной цепочки, периферических нервов и гигантских клеток мышечной чувствительности взятого для изучения объекта.

В 1970 г. при кафедре зоологии беспозвоночных при большой поддержке ректора университета М.Т. Нужина была создана своя лаборатория электронной микроскопии. Первым ее микроскопом стал УЭМВ 100К, изготовленный на Сумском заводе электронных микроскопов имени Ленинского Комсомола. В последующие годы работа проводилась на микроскопах марок УЭМВ-100ЛМ, JEM-7 и других более совершенных японских микроскопах в институтах Биологической физики, Биологии индивидуального развития, Биологии внутренних вод и других институтах системы Академии наук. Техническое обеспечение микроскопов в разные годы осуществлялось инженерами Н.Н. Герасимовым и А.А. Земсковым, а в последние 16 лет – ведущим специалистом Л.Л. Зоткиным.

При участии сотрудников кафедры и многочисленных студентов работа по изучению тонкого строения нервной системы представителей сравнительно невысоких таксонов *Metazoa* приняла весьма обширный характер. Основное внимание традиционно было уделено червям, многие группы которых занимают важные филогенетические позиции. Именно у этих представителей беспозвоночных в ходе исторического развития появляется, а затем и совершенствуется настоящая «оформленная» нервная система с четким разделением на центральные и периферические отделы. Цель исследования заключалась в том, чтобы на основе собственных данных провести анализ ультратонкого строения нервной системы сколецид и аннелид, связав его с общим уровнем организации животных, степенью интеграции их систем органов и тканей, образом жизни. Необходимость развития на современных методологическом и методическом уровнях эволюционно-сравнительно-морфологических исследований была подчеркнута в проблемной записке «Основные направления морфологических исследований на 1980–2000 годы», принятой в 1979 г. на Всесоюзном совещании «Состояние и перспективы развития морфологии». В общей сложности к настоящему времени изучено тонкое строение различных отделов нервной системы 42 видов червей, относящихся ко всем типам этих животных.

Часть из полученных результатов мы считаем возможным представить в виде концепции цитологической эволюции нервной системы, связывающей во-

едино закономерности развития нервного аппарата сколецид и аннелид на макро- и микроуровнях. Основные ее положения сводятся к следующему (далее по тексту они выделены жирным).

• **Процессы централизации и цефализации нервной системы сопровождаются выделением из общей массы нейронов достаточно четко структурно дифференцированных популяций нервных клеток.**

Так, у бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta*, границы между ортогональным мозгом и нервными стволами которой весьма условны, все обнаруженные нейроны похожи один на другой как по величине, так и по ультраструктурному строению нейроплазмы. Совсем иная картина наблюдается у эволюционно продвинутых видов ресничных червей и паразитических плоских червей (трематод, моногеней и цестод), филогенетически связанных с рабдоцелидами. Их нервные клетки не только можно поделить на две основные группы – «обыкновенные» и нейросекреторные, но и выделить среди них по строению и внешнему виду секреторных гранул и пузырьков, по меньшей мере, три типа клеток с различной медиаторной специфичностью: холин-, моноамин- и пептидергические нейроны. У нематод, скребней, немертин и кольчатых червей популяционное разнообразие нейронов приобретает все более ярко выраженный характер (рис. 1, 2, 3) [6, 7].

• **В большинстве случаев наблюдается корреляция между общим планом строения животных, уровнем организации их нервной системы и ультраструктурой составляющих ее элементов.**

Нейроны примитивных форм из разных таксонов, как правило, одинаково бедны в структурном отношении [6, 7].

• **В процессе усложнения общей организации животных центральная нервная система развивается в направлении вытеснения клеток не нервной природы, изоляции составляющих элементов от окружающих тканей за счет соединительнотканной оболочки, увеличения концентрации нейронов на единицу ее объема.**

Своеобразной чертой строения нервной системы большинства сколецид является отсутствие четкой границы между нервными элементами и клетками окружающих тканей. Так, у турбеллярий, трематод и цестод нейроны мозга от граничащих с ними тканей отделены лишь отростками паренхимных и мышечных клеток, которые на поверхности мозга принимают вид пластинок, почти лишенных структурных компонентов. Нередко отростки мышечных клеток заходят в пространство мозга, тянутся вплоть до нейропиля и заканчиваются расширениями, всегда содержащими большое количество миофибрилл. Среди нейронов мозга рабдоцелид можно встретить железистые клетки, снабжающие своим секретом покровы. В мозге трематод и цестод к ним добавляются клетки интегумента и мерцательного пламени, собирательные каналы выделительной системы (рис. 3, 4) [6–8].

Ганглии скребней тоже не имеют специализированных оболочек. От полости влагилица хоботка (церебральный ганглий) или полости тела и мышечных стенок бурсы и генитальной сумки (генитальный ганглий) их нейроны от-

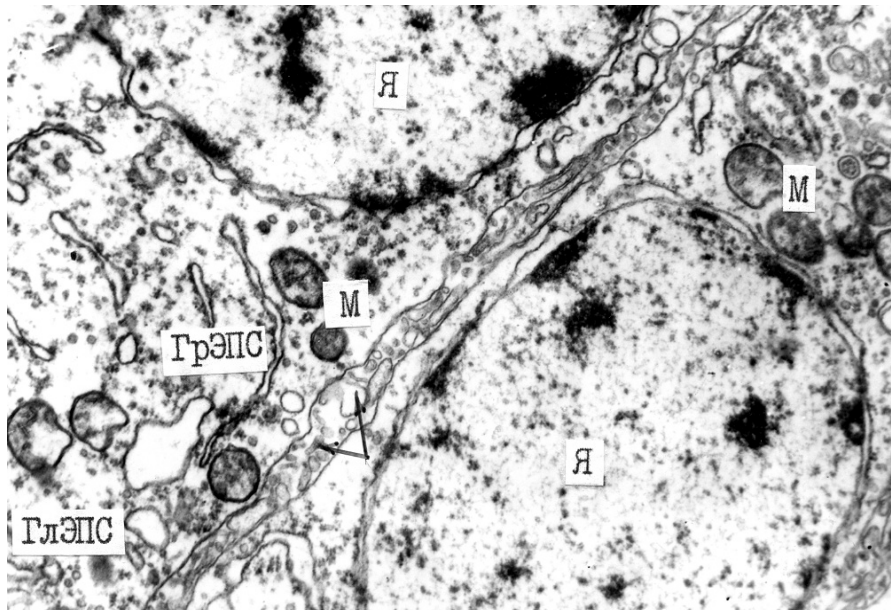


Рис. 1. Участок церебрального ганглия турбеллярии *Convoluta convoluta*. Стрелками указаны пузырьки и вакуоли межклеточного пространства, отделяющего два сходных по структуре нейрона. ГлЭПС – гладкая ЭПС, ГрЭПС – гранулярная ЭПС, М – митохондрии. $\times 9\ 900$

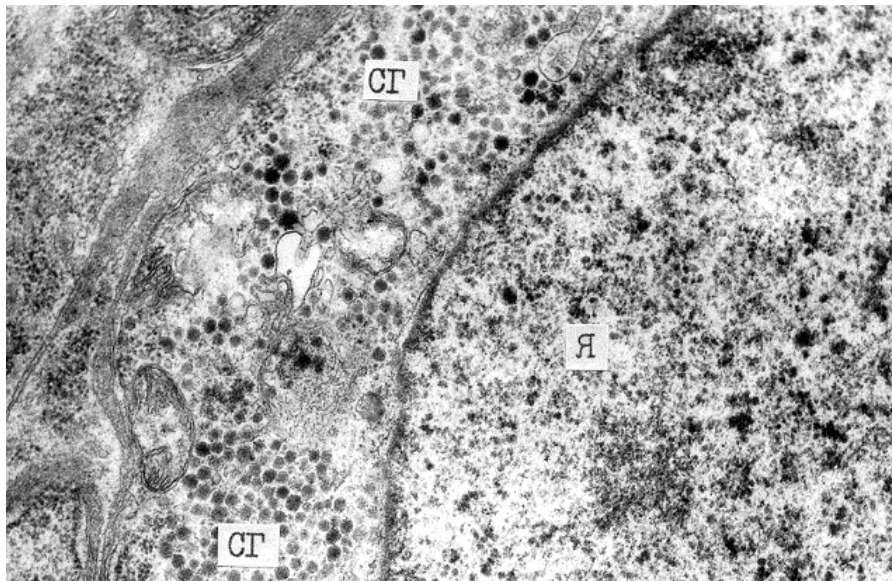


Рис. 2. Участок перикариона нейросекреторной клетки церебрального ганглия ремнеца *Digramma interrupta*. СГ – секреторные гранулы. $\times 18\ 000$

делены только тонкой, толщиной до 0.5 мкм, пластинкой покровного интегумента, образованной материалом значительной электронной плотности. С периферии электронно-плотный материал растекается между нейронами и их отростками, заполняя экстрацеллюлярное пространство внутри ганглиев (рис. 5). В толще этих прослоек в изобилии встречаются фибриллярные структуры тол-

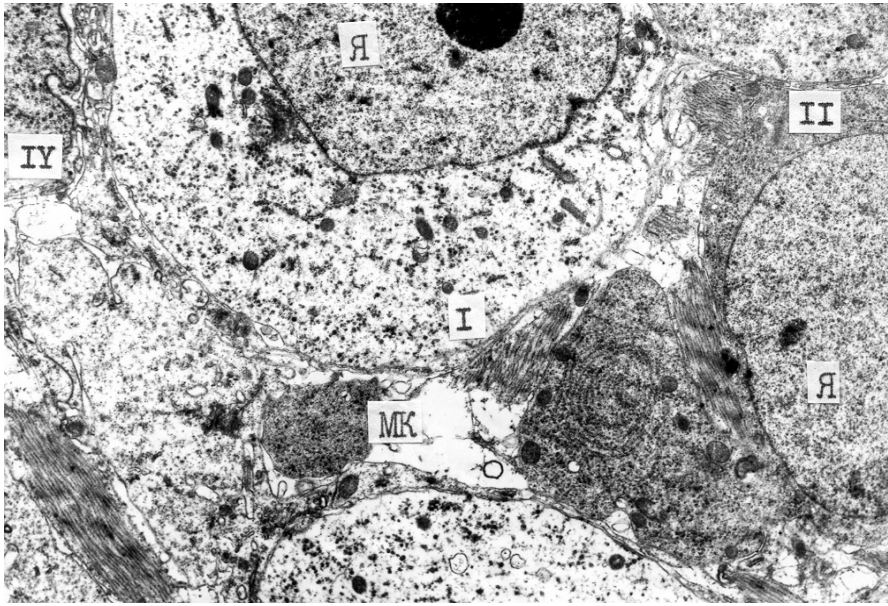


Рис. 3. Участок мозга турбеллярии *Mesostoma platygastricum*. I, II, IV – нервные клетки разных типов. МК – отросток мышечной клетки. x 8 500

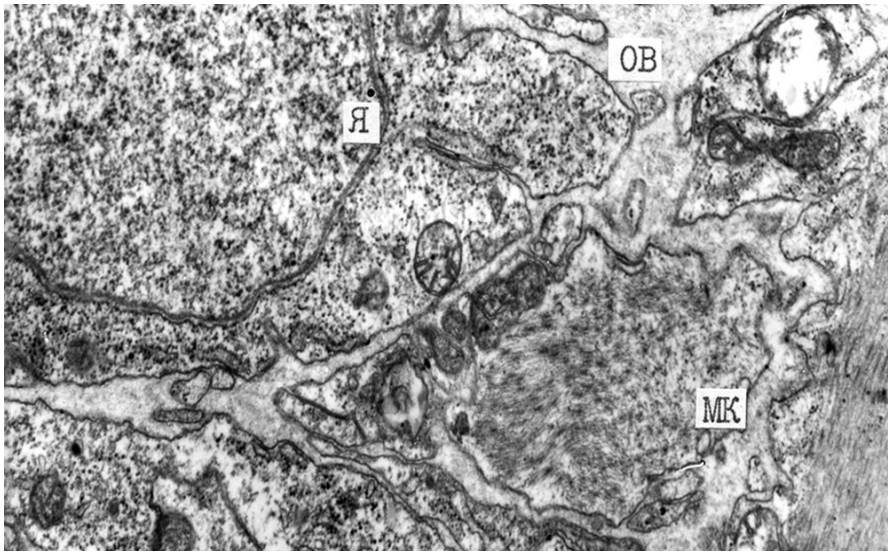


Рис. 4. Участок церебрального ганглия цестоды *Dipylidium caninum*. МК – отросток мышечной клетки, ОБ – основное вещество соединительной ткани, Я – ядро нейрона. x 21 000

щиною около 8 нм. Природа нашла простое и оригинальное решение для обеспечения морфологической целостности нервных центров скребней в условиях постоянной деформации при незначительной толщине и сомнительной по прочности покровной пластинки интегумента. Монолитность ганглиев обеспечивается, в основном, за счет многочисленных специализированных соединений нервных клеток с межклеточным веществом. Образованы эти соединения щелевыми инвагинациями плазматических мембран нейронов. Фибриллярные

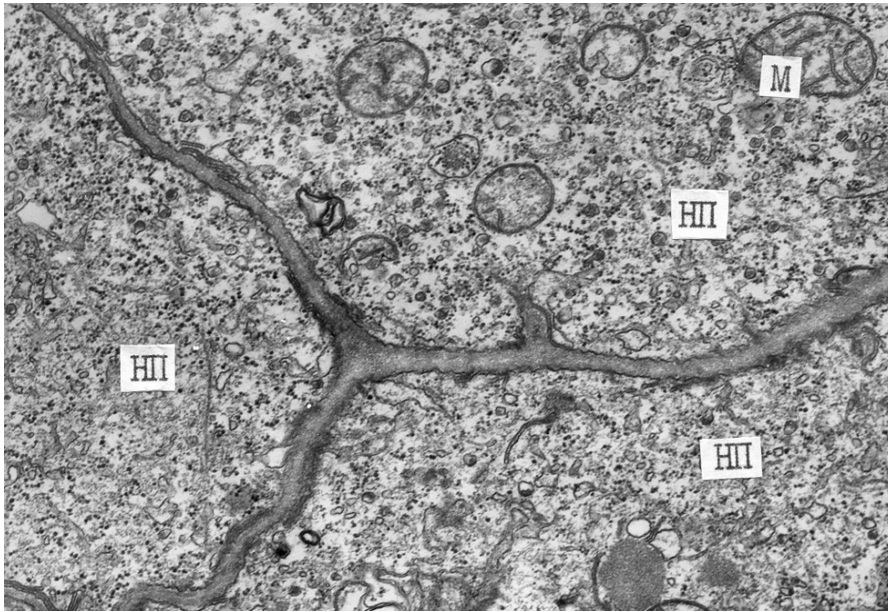


Рис. 5. Участок церебрального ганглия скребня *Echinorhynchus gadi*. НП – нейроплазма, М – митохондрия. $\times 30\,000$

компоненты межклеточного вещества в инвагинации не попадают. По количеству инвагинаций и ориентации их относительно друг друга необычные соединения поделены на 6 типов: одиночные, парные встречные, парные последовательные, парные расходящиеся, парные взаимно перпендикулярные и комбинированные. Последние чаще всего встречаются в центральной части ганглиев и образованы гроздьями инвагинаций или комбинациями более простых соединений. Глубина инвагинаций варьируется в пределах 450–1000 нм, длина составляет 250–500 нм. Ширина инвагинаций меняется незначительно и равна 25–27 нм [9, 10].

В пределах типа кольчатых червей нервная система приобрела ряд серьезных качественных особенностей, ставших фундаментом для ее дальнейшего совершенствования. Крупным шагом в ее эволюции, отвечающим общему, более высокому, по сравнению со сколецидами, уровню организации кольчатых червей, явилось появление соединительнотканной оболочки. Ее роль в обеспечении надежного функционирования нервной системы определяется как строением, так и пространственным расположением. В отличие от позвоночных животных, у которых нейроглиальные и нервные клетки получают капиллярное кровоснабжение, соединительнотканная оболочка нервной системы беспозвоночных, появившись, стала единственным образованием, через которое происходит связь нейроглиальных и нервных клеток с гемолимфой или же целомической жидкостью. Уже одно это говорит о том, что оболочка является не только трофическим мостиком, но и целомэнцефалическим барьером [6].

Ряд важнейших функций соединительнотканной оболочки нервной системы беспозвоночных определяется большим количеством коллагена в ее составе (рис. 6). Хорошо известно, что коллаген богат свободными анионами. Из этого следует, что оболочка участвует в накоплении катионов и в значительной сте-



Рис. 6. Периферический участок ганглия брюшной нервной цепочки *Hirudo medicinalis*. КВ – коллагеновые волокна, ОВ – основное вещество соединительной ткани, СТК – отросток соединительно-тканной клетки. х 24 500

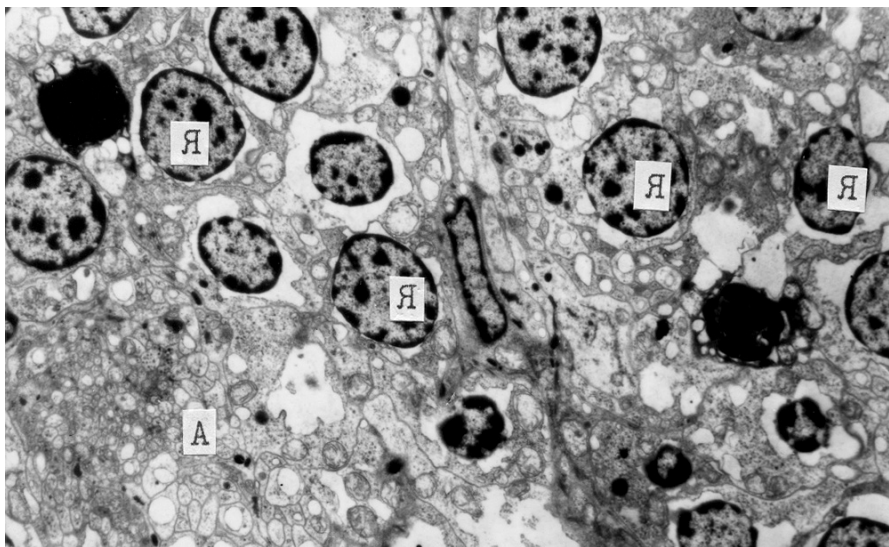


Рис. 7. Участок грибовидного тела в надглоточном ганглии полихеты *Nereis virens*. Я – ядра нейронов. В центре снимка удлинненное ядро глиальной клетки. х 3 300

пени определяет и контролирует свободную диффузию ионов и молекул между подстилающей тканью и окружающей микросредой. И, наконец, благодаря присутствию коллагеновых волокон, оболочка может противостоять положительному гидростатическому давлению, возникающему при избыточных солевых концентрациях в межклеточной жидкости и (как это имеет место у пиявок) жидкой среде, заполняющей полость целомического канала, в котором находит место брюшная нервная цепочка.

Параллельно с усложнением соединительнотканной оболочки происходит освобождение нервной ткани от клеток не нервной природы и увеличение количества нейронов на единицу объема нервных центров. Этот процесс хорошо заметен при сравнении ультратонкого строения центральной нервной системы архианнелид, полихет и пиявок. У высших кольцецов отмечена и наибольшая плотность в размещении нейронов. Так, у челюстной пиявки *Hirudo medicinalis* в каждом из пакетов ганглиев брюшной нервной цепочки располагается около 60 униполярных нейронов, а у эрлантовой полихеты *Nereis virens* на каждом ультратонком срезе через грибовидные тела – высшие центры мозга, обеспечивающие иннервацию пальп, обнаруживается более сотни плотно сближенных нейроцитов (рис. 7).

• **Эволюция нервной системы неразрывно связана со структурной и функциональной дифференцировкой нейроглиальных клеток, резким усложнением нейро-глиальных отношений.**

С помощью электронного микроскопа глиальные клетки в мозге планарий не были обнаружены. Иначе обстоит дело с нервными стволами триклад. Здесь нейроглиальные клетки распознаются сразу, хотя во многом они и непохожи на клетки глии высокоорганизованных беспозвоночных и, тем более, позвоночных животных (рис. 8). Складывается интересная картина. В нервных стволах глиальные клетки структурно и по внешнему виду четко отличаются от нейроцитов, а в мозге червей имеют с ними сходство по всем характеристикам, за исключением тинкториальных свойств. Налицо ярко выраженная неоднозначность степени дифференцировки глиальных клеток в разных отделах центральной нервной системы триклад. Глубинные корни этого явления, по-видимому, следует искать в несинхронности процессов формирования элементов ортогона и эндонального мозга турбеллярий в процессе их филогенеза [6, 11–13].

В центральной нервной системе нематод глия представлена многочисленными мелкими клетками, в расположении которых, в отличие от турбеллярий, усматривается определенный порядок. Это хорошо прослеживается при изучении микроанатомии боковых нервных стволов. Отростки глиальных клеток, расположенные рядом с нейронами, формируют прослойки между ними и почти полностью отделяют их от внешней фибриллярной оболочки. Сплошной, хотя и не толстый, слой глии отгораживает и отростки нервных клеток, сконцентрированные в центральной зоне ствола, от фибриллярной пластинки. В цитоплазме глии хорошо заметны многочисленные волокнистые структуры, отсутствовавшие в глии нервных стволов триклад [13].

В центральной нервной системе нематод клетки нейроглии встречаются только в районе окологлоточного нервного кольца. Здесь за счет глии создается внешний изолирующий чехол сотен отростков нейронов, вступающих в синаптические контакты (рис. 9). Такое местоположение глиальных клеток имеет, на наш взгляд, свое объяснение. Нервное кольцо нематод – это комиссура, связывающая между собой все ганглии и отдельные нервные клетки, расположенные за их пределами. Это координационный центр животных. Именно здесь осуществляется первичная обработка информации, полученной нервной системой, а через многочисленные синаптические контакты – ее прием и передача. Изоли-

руя участки синаптических контактов от окружающих тканей и первичной полости тела, глия обеспечивает надежность выполнения этих функций. Расположение глиальных клеток, характер их связи с нервными элементами окологлоточного кольца скорее указывают на выполнение ею в центральной нервной системе нематод барьерной функции, нежели опорной или трофической. По сравнению с глией турбеллярий и немертин, глиальные клетки нематод обладают более высоким уровнем структурной дифференцировки. По набору органоидов и степени развития фибриллярной системы они во многом похожи на клетки астроцитарной глии позвоночных [14, 15].

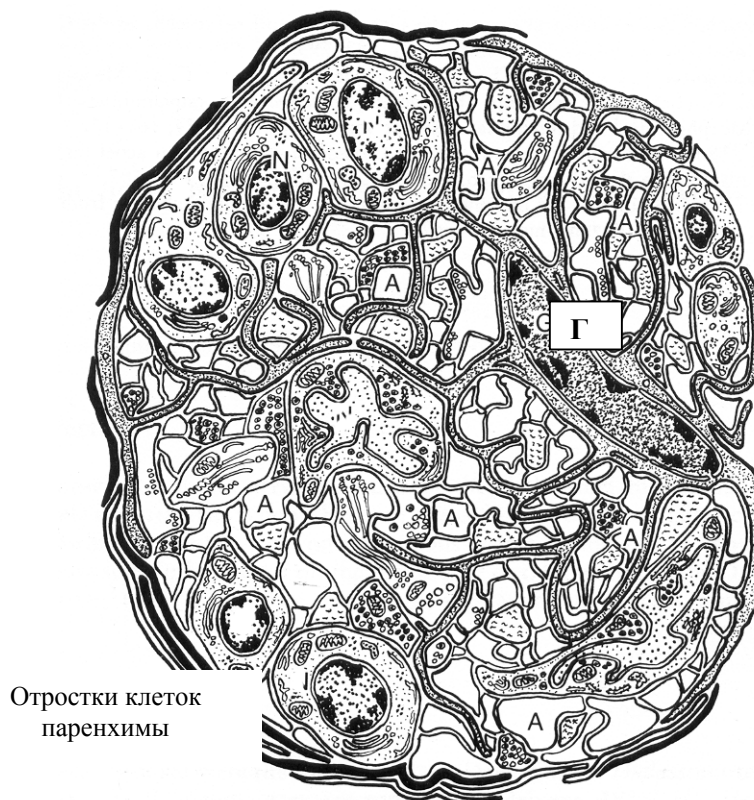


Рис. 8. Схема тонкого строения бокового нервного ствола планарии. А – аксоны, Г – глиальная клетка

Нейро-глиальные отношения в мозге *Dinophilus vorticoides*, отражающие, вероятно, таковые у всех представителей примитивных аннелид, в общих чертах напоминают картину, которую можно было наблюдать в нервных стволах планарий. Распределение глиальных клеток в пределах мозга носит случайный характер. Большинство отростков глиальных клеток участвует в образовании выстилок аксонов, собранных в крупные скопления в различных участках мозга. Часть отростков выходит к соединительнотканной капсуле и теряется здесь среди выростов клеток мускулатуры и паренхимы.

В сравнении с *D. vorticoides*, нервная система нереид и других высокоорганизованных, ведущих подвижный образ жизни полихет, характеризуется более

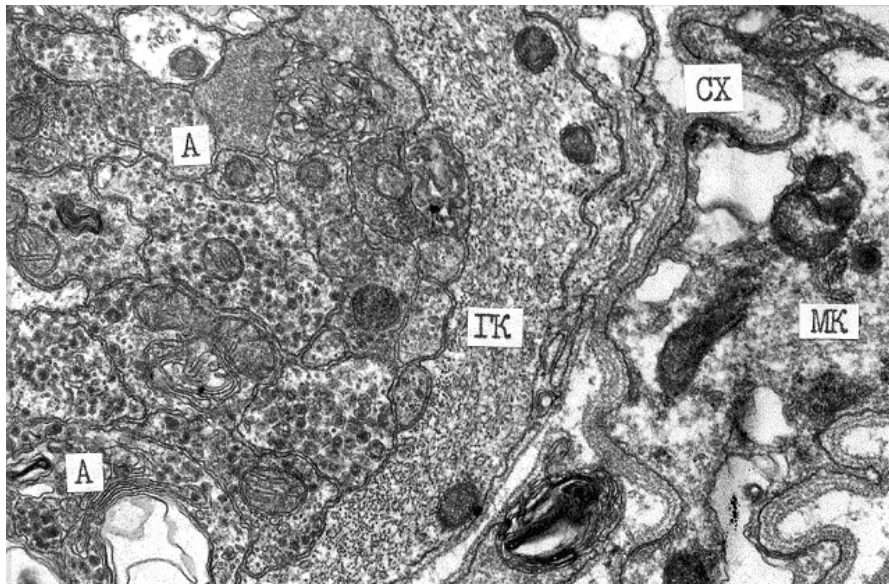


Рис. 9. Участок окологлоточного нервного кольца нематоды *Oswaldocruzia biolata*. А – аксоны, МК – отросток мышечной клетки, СХ – синапс. х 11 000

мощным развитием нейроглии и более сложными взаимоотношениями ее с нервными элементами. Определенное представление об этом дает материал, полученный нами при изучении мозга *Nereis virens*. Нейроглия мозга этой полихеты представлена как кортикальной, так и модулярной глиями (терминология Zs-Nagy, 1968). Первая состоит из множества клеток, тела и отростки которых находятся непосредственно под невралью пластинкой. Многочисленные клетки модулярной глии находят свое место в более глубоких районах мозга и участвуют в образовании групповых и персональных выстилок нейронов (рис. 10).

Наметившаяся у полихет структурная и функциональная дифференцировка глии получила свое дальнейшее развитие у представителей класса *Hirudinea*. Глиальные клетки пакетов, нейропилей и коннективов здесь обладают хорошо выраженными, частными структурными особенностями. Наибольшего совершенства достигает и характер нейро-глиальных отношений. В пакетах ганглиев нейро-глиальные связи носят ярко выраженный трофический характер. О трофической роли пакетной глии медицинской пиявки можно судить как по многочисленным отросткам трофоспонгия, так и по особым внутриклеточным резервуарам, обнаружив которые, мы при последующем изучении глии у сытых и голодающих животных сочли возможным отнести их к своеобразным хранилищам питательных веществ и метаболитов. Процесс дифференцировки подобных резервуаров в цитоплазме глии мы тесным образом связываем с олигомерностью ее строения. О высоком уровне нейро-глиальных отношений у пиявок как нельзя лучше говорит и постоянное присутствие клеток-спутников в периферической нервной системе. За счет их многие нервные волокна получают индивидуальную упаковку, а все вместе взятые оказываются полностью или частично изолированными от окружающих тканей (рис. 11). При изучении тон-

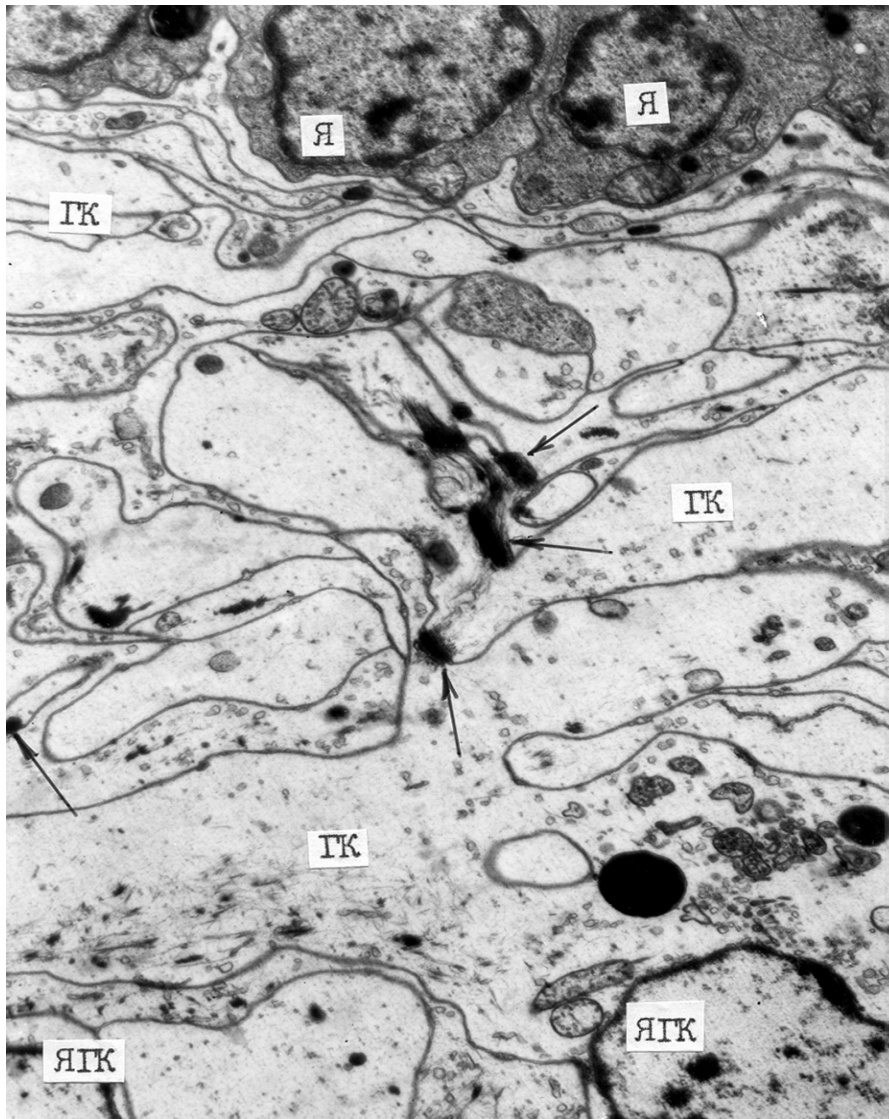


Рис. 10. Участок надглоточного ганглия полихеты *Nereis virens*. Стрелками указаны десмосомы, связывающие отростки глиальных клеток. Я – ядра нейронов, ЯГК – ядра глиальных клеток. x 9 500

кого строения периферических нервов медицинской пиявки было выделено три типа пучков нервных волокон по характеру их связи с леммоцитами [6, 16].

Изучение ультратонкого строения нервной системы сколецид и аннелид позволяет выделить, в общей сложности, три уровня организации глии и нейро-глиальных отношений.

1. «Турбеллярный» уровень. Характеризуется во многом доструктурной, биохимической дифференцировкой глиальных клеток. Расположение глиальных клеток в центральной нервной системе носит случайный характер.

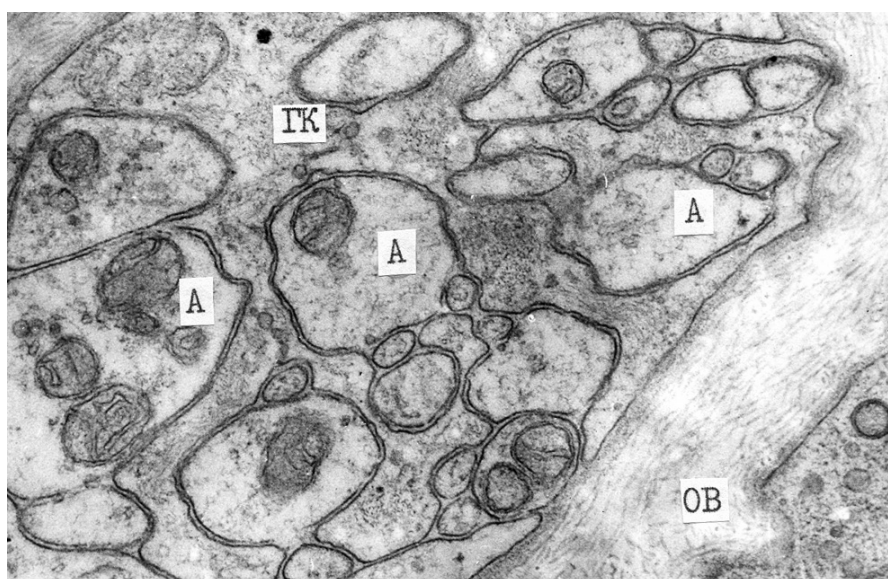


Рис. 11. Поперечный срез заднего кольцевого нерва пиявки *Hirudo medicinalis*. А – аксоны, ОВ – основное вещество соединительной ткани. х 30 000

2. «Нематодный» уровень. Характеризуется сравнительно высоким уровнем структурной дифференцировки глиальных клеток и четким местоположением их в центральной нервной системе. Основная функция глии – барьерная.

3. «Аннелидный» уровень. В исходном состоянии появляется у немертин. Характеризуется популяционной неоднородностью высоко-специализированных глиальных клеток. Местоположение глиальных клеток упорядочено. Нейро-глиальные отношения достигают значительной сложности. Глиальные клетки принимают участие в формировании специализированных оболочек нервных волокон, входящих в состав периферических нервов. Функциональный диапазон глии достигает максимума. Аннелидный уровень организации глии и нейро-глиальных отношений можно рассматривать в качестве морфо-функциональной основы эволюции нервной системы всех высших беспозвоночных и позвоночных животных [11, 17, 18].

• **Централизация и цефализация нервной системы червей не сопровождаются конструктивными усложнениями межнейрональных химических синапсов.**

По характеру формирования все синапсы изученных червей можно подразделить на транзиторные (синапсы на проходе) и терминальные. Как у сколецид, так и у аннелид очень широко представлены химические синапсы без утолщений контактирующих мембран (рис. 12, а, б). Конструктивных усложнений, обеспечивающих более надежную передачу нервного импульса, у синапсов сколецид и аннелид немного. К ним можно отнести лишь неглубокие инвагинации пре- или постсинаптических мембран, обнаруженные фактически у всех изученных видов [12, 19].

Особняком по своему строению стоят межнейрональные химические синапсы в церебральном и генитальном ганглиях изученного нами скребня

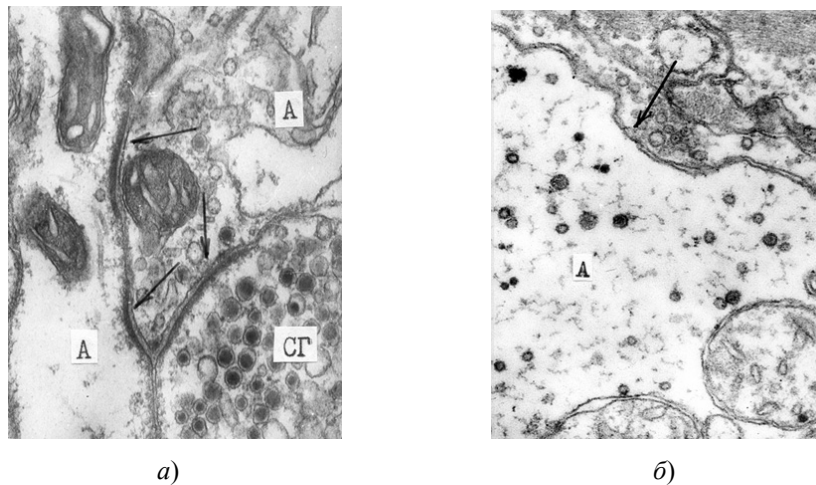


Рис. 12. Участки нейропилей церебральных ганглиев планарии *Remaccephalus pulvinar* (а) и архианнелиды *Dinophilus vorticoides* (б). Стрелками указаны места синаптических контактов. А – аксоны, СГ – секреторные гранулы. х 40 000

Echinorhynchus gadi. Свообразен сам принцип их построения. Прежде всего, это инвагинированные контакты. Активная роль в их образовании принадлежит не терминальным участкам нейронов, а боковым (шириною 0.3–0.6 мкм) выростам аксонов и дендритов, отходящих от последних в непосредственной близости от сомы клеток. Мембраны выростов во всех случаях являются постсинаптическими. Матрикс выростов обычно густо заполнен тонкими нейрофибриллами. Нередко среди них можно обнаружить и микротрубочки. Выросты отростков одной клетки могут внедряться не только в отростки, но и сому соседних нейронов. Выросты нейронов ганглиев скребня, участвующие в образовании синаптических контактов, отдаленно напоминают шипики дендритов нервных клеток высших животных. Правда, это сходство – чисто внешнее. Отсутствие шипикового аппарата, а главное, богатство их матрикса фибриллярными компонентами, делают их уникальными образованиями. Уже само присутствие фибриллярного материала в постсинаптических структурах нервных клеток скребней дает ключ к пониманию их появления в процессе эволюции. Очевидно, первичная функция выростов была опорной и заключалась в стабилизации положения нервных клеток относительно друг друга в ганглии, лишенном прочной соединительнотканной оболочки. Впоследствии эти внедрения органически приняли на себя и функцию постсинаптических окончаний. На ранних этапах эволюции нервны центры, состоящие из небольшого числа клеток, вполне могли обходиться без специализированных контактов, обмениваясь информацией через межклеточное пространство в любой из точек плазматических мембран. Химические синапсы как средство, позволяющее резко ограничить расход медиатора и сделать передачу информации более точной и направленной, могли появиться гораздо позднее. Конечно, вопрос этот спорный, но, тем не менее, возможность такого явления постулируется в современной нейробиологии [9, 10, 20].

- **Эндопаразитизм приводит к заметному упрощению ультраструктурной организации нейронов.**

Вопрос о направленном влиянии паразитизма на ультраструктуру клеток, в том числе нервных, долгое время оставался совершенно не изученным. Одна из причин этого – малая вероятность анализа процесса в условиях эксперимента. Необходимым шагом на пути широких обобщений о влиянии паразитического образа жизни на ультраструктуру нервных клеток должно явиться познание изменений, которые индуцированы паразитизмом. Для исследований такого плана очень перспективными могут быть виды, одна из экоформ которых является свободноживущей, другая – ведет паразитический образ жизни. Одним из таких является *Chaetogaster lymnaei* (Baer, 1827), представитель класса *Oligochaeta*. Этот вид имеет два подвида. Один из них – *Ch. l. lymnaei* – комменсал легочных моллюсков, а другой – *Ch. l. vagini* – паразитирует в почке брюхоногого моллюска *Lymnaea ovata*.

Проведенное сравнение ультраструктуры нейронов двух подвидов *Ch. lymnaei* показало заметное упрощение организации нервных клеток у эндопаразитического подвида. Это в равной степени относится к нейронам головного мозга и сегментарных ганглиев. Общую картину изменений можно определить как «ослабление текстуры» клеток. В нервных клетках эндопаразитического подвида наблюдаются более слабое развитие эндоплазматической сети, уменьшение количества митохондрий и значительное увеличение количества свободных рибосом.

На первый взгляд может показаться, что слабое развитие эндоплазматической сети в нейронах эндопаразитов, одной из функций которой является осуществление внутриклеточного транспорта, есть прямое следствие уменьшения размеров нервных клеток. Однако это допущение кажется несостоятельным при знакомстве с ультратонким строением нейронов паразитических нематод. В сравнительно крупных (до 60 мкм в поперечнике) нейронах брюшного ганглия *Ascaris suum* четко выраженной эндоплазматической сети не обнаружено. Упрощение внутренней организации нейронов, нашедшее отражение в слабом развитии (а иногда и полном отсутствии) эндоплазматической сети и обилии свободных рибосом при незначительном количестве других структур, было отмечено и для других представителей круглых паразитических червей (рис. 13) [14, 21, 22].

Крайне слабым развитием эндоплазматической сети, небольшим числом митохондрий и обилием свободных рибосом характеризуются также нейроны мозга трематод и нервные клетки сколексов половозрелых цестод (рис. 14) [23–25]. Все это позволяет сделать вывод о том, что простота и своеобразие ультраструктуры нейронов эндопаразитических червей не являются случайными. Они должны рассматриваться как следствие эндопаразитического образа жизни. Более того, показатели развития эндоплазматической сети, числа свободных рибосом и митохондрий могут быть использованы в качестве критериев при изучении влияния паразитизма на ультраструктуру клетки. Влияние паразитизма на ультраструктуру нейронов заставляет по-новому взглянуть на адаптивные и пластические возможности нервных клеток. Есть немало определений понятия «пластичность нейронов».

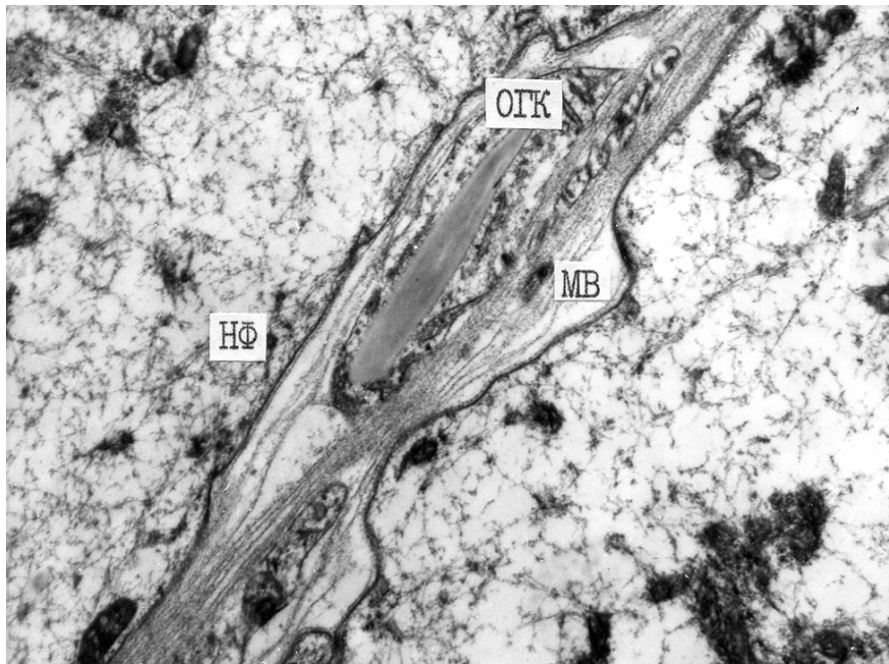


Рис. 13. Маргинальные участки двух нейронов из вентрального ганглия нематоды *Ascaris suum*. МВ – межклеточное вещество, ОГК – отросток гиподермальной клетки, НФ – нейрофиламенты. x 30 000

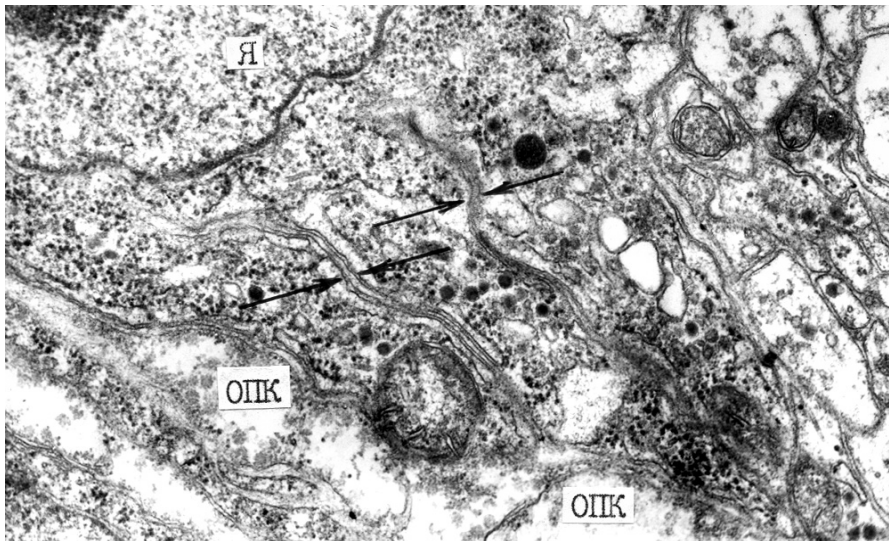


Рис. 14. Нейрон церебрального ганглия цестоды *Dipylidium caninum*. Стрелками указаны инвагинации плазматической мембраны нейрона. ОПК – отростки паренхимных клеток. x 29 000

Все зависит от подходов. Для физиологов – это способность нервных клеток изменять свою активность под влиянием последовательных раздражений рецепторных образований или многообразные изменения в функционировании нейронов, которые лежат в основе регистрации, хранения и воспроизведения

информации о событиях, предшествующих истории организма. Морфологи и нейрофармакологи склонны видеть в этом способность к морфофункциональным перестройкам, призванным обеспечить стабильное состояние нейронов и межнейрональных связей. Мы полагаем, что пластичность нейронов можно рассматривать и как филогенетически закрепленную способность ультраструктур нервных клеток осуществлять перестройку в процессе онтогенеза, а также определенным образом соответствовать образу жизни животного, т. е. как явление, самым тесным образом связанное с экологическими аспектами [25, 26].

Отдельной строкой на кафедре зоологии беспозвоночных была проделана работа по изучению ультратонкого строения и цитохимии нейро-цилиарных синапсов ресничных червей – турбеллярий *Dendrocoelum lacteum*, *Plagiostomum vittatum* и *Mesostoma ehrenbergii*. Актуальность проблемы заключается в том, что нервное управление биениями ресничек играет большую роль в жизни многих беспозвоночных, у которых иннервированные эпителии обеспечивают адаптивные изменения таких жизненно важных функций, как локомоция, питание, газообмен. Вместе с тем, еще до сих пор остается слабоизученным вопрос о строении и способе функционирования возбуждающих и тормозящих нейроцилиарных синапсов, т. е. нервных окончаний, обеспечивающих учащение или остановку ресничных биений.

У ресничных червей в осуществлении локомоторных движений участвуют два типа эффекторных образований – реснички и мышцы. При этом их относительная роль неоднозначна у разных видов. Основная часть работы выполнена на молочной планарии – *Dendrocoelum lacteum* (O.F. Muller, 1884), у которой хорошо проявляются как ресничная, так и мышечная локомоции. Обычно планария ползает по субстрату благодаря биениям локомоторных ресничек, расположенных на брюшной стороне, но в ответ на стимуляцию задней части тела может проявить быструю реакцию избегания, в ходе которой наблюдается несколько циклов локомоторных («пяденичных») мышечных движений [27].

Было показано, что 5-гидрокситриптофан (25–200 мкг/мл) стимулирует ресничные биения у всех червей, взятых для опыта. При этом у планарий, проявляющих непрерывное ползание, было невозможно вызвать тактильным раздражением задней части тела реакцию избегания, т. е. «пяденичную» локомоцию мышечного типа. Судя по всему, 5-ГТФ оказывает противоположные влияния на два типа локомоторных движений планарии, активируя ресничную локомоцию и выключая мышечную.

Развитие эффекта 5-ГТФ во времени указывает на то, что действующим началом вряд ли является сам 5-гидрокситриптофан. Вероятно, эту роль играет продукт его метаболизма, скорее всего, серотонин эндогенного происхождения. Этот биогенный амин содержится в тканях планарий в значительных количествах и локализован в специфических нейронах.

Данные по влиянию 5-гидрокситриптофана, резерпина и серотонина на моторику турбеллярий вселили уверенность в то, что поиски прямых контактов ресничных эпителиальных клеток с нервными элементами у плоских свободноживущих червей могут оказаться весьма перспективными. В итоге, по локализации и ультраструктуре у молочной планарии нами выделено два типа

нервных окончаний, в той или иной мере связанных с клетками ресничного эпителия вентральной стороны тела [28].

Секреторные терминалы, которые обозначены как окончания первого типа, вытянуты вдоль базальной пластинки, плотно прилегают к ней и расположены между базальной пластинкой и клетками кольцевой мускулатуры. В нейроплазме терминалей отмечены скопления электроннопрозрачных везикул диаметром 80–90 нм и небольшое число электронноплотных гранул диаметром до 500 нм. Электроннопрозрачные пузырьки всегда концентрируются у мембраны, обращенной в сторону базальной пластинки, т. е. в сторону ресничного эпителия. В месте соприкосновения пузырьков и аксолеммы наблюдается небольшое повышение электронной плотности последней.

Окончания второго типа – это терминалы, образованные небольшими пучками нервных волокон (обычно не более 3–4), которые прободают базальную пластинку и проникают в толщу эпителия. Эти терминалы расположены между латеральными мембранами ресничных клеток. В претерминальном участке волокна видны многочисленные микротрубочки, прозрачные пузырьки различного диаметра и одиночные электронноплотные везикулы. Такие электронноплотные везикулы диаметром до 80–90 нм более многочисленны в терминальном расширении волокна. Они имеют светлый ободок между плотной сердцевинной и ограничивающей мембраной. В терминальном расширении видны, кроме того, электроннопрозрачные пузырьки.

Детальное изучение серий ультратонких срезов показало, что терминалы, располагающиеся между латеральными мембранами эпителиальных клеток молочной планарии, принадлежат нервным волокнам, которые попадают сюда, выходя из боковых нервных стволов. Нервные волокна, о терминалах которых идет речь, в боковых нервных стволах узнаются сравнительно легко.

Нервные стволы состоят из большого числа «голых», т. е. полностью лишенных глиальных оболочек, отростков нервных клеток. В плоскости среза могут оказаться как поперечно, так и продольно ориентированные нервные волокна. Форма и размеры нейритов варьируются в весьма широких пределах. Сильно отличаются отростки нейронов друг от друга и по своему содержанию. Одни из них кажутся совершенно пустыми, в цитоплазме других встречается хлопьевидный материал низкой электронной плотности, в третьих – можно видеть микротрубочки, митохондрии, диктиосомы комплекса Гольджи, цистерны эндоплазматической сети и, наконец, четвертые – буквально забиты пузырьками различной величины и плотности.

У микротурбеллярии *Plagiosomum vittatum* нервные окончания располагаются только между эпителиальными клетками. Как правило, это одиночные терминалы. У прямокишечной турбеллярии *Mesostoma ehrenbergii* нервные окончания среди эпителиальных клеток не обнаружены. Они встречаются только между базальной пластинкой и слоем мускулатуры. Терминалы могут быть как одиночными, так и собранными в небольшие рыхлые группы.

Имеющиеся различия в иннервации ресничного эпителия объясняются размерами турбеллярий, степенью участия их мускулатуры и необходимостью координации активности мышечных волокон и ресничных клеток в локомоции этих животных.

В нервных терминалях молочной планарии, отнесенных к первому и второму типам, встречено два типа секреторных везикул, что указывает на различный медиаторный химизм нейронов, участвующих в иннервации ресничного эпителия. Для составления представлений о химической природе иннервации локомоторного эпителия планарий были проведены специальные исследования с использованием 5,6-дигидрокситриптамина и 6-гидроксидофамина.

Нейротоксины 5,6-дигидрокситриптамин и 6-гидроксидофамин являются синтетическими аналогами медиаторных биогенных аминов. Благодаря механизму обратного захвата они извлекаются из среды специфическими нейронами и накапливаются в них, вызывая на первой стадии своего эффекта повышение электронной плотности моноаминсодержащих секреторных везикул, а позднее приводят к той или иной степени деструкции соответствующего нейрона. При этом в эффектах этих двух веществ наблюдается большая или меньшая специфичность, так что 5,6-дигидрокситриптамин вызывает изменения преимущественно в серотонинергических нейронах, а 6-гидроксидофамин – в нейронах, специализированных для секреции медиаторных катехоламинов. Таким образом, используя эти вещества, можно составить представление о локализации и функционировании моноаминергических систем.

Полученные результаты показали, что в исследованном участке тела молочной планарии, а именно на вентральной стороне тела, избирательную чувствительность к 5,6-ДГТ и 6-ОНДА проявляют разные нервные элементы. Токсический аналог серотонина, 5,6-ДГТ, оказывает селективное действие на терминальные нервные волокна, образующие нейро-цилиарные синапсы второго типа. Уплотнение секреторных везикул этих волокон на ранней стадии эффекта и деструктивные изменения на более поздней стадии указывают на то, что 5,6-ДГТ избирательно накапливается в этих нервных терминалях. Это позволяет предположить, что нейро-цилиарные синапсы второго типа имеют серотонинергическую природу, т. е. используют серотонин в качестве медиатора.

Сопоставление полученных результатов с литературными данными показывает, что серотонин является широко распространенным медиатором окончаний, активирующих ресничные биения у беспозвоночных [28–30].

Эволюционно-морфологическое изучение трехветвистокишечных турбеллярий является традиционным для кафедры зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета. Не остались без внимания и аспекты организации фоторецепторных органов этих животных.

На протяжении ряда лет на кафедре получены обширные данные, дающие комплексное представление об ультраструктуре, морфогенезе, химизме, функциональной морфологии и эволюции фоторецепторов триклад, что позволило уточнить морфологию рабдомерных фоторецепторов в эволюции фоторецепторных структур *Metazoa*.

Впервые описана ультраструктура глаз морских триклад вида *Uteriporus vulgaris Bergendal*, 1890, и эндемичных для оз. Байкал пресноводных триклад *Baikalobia guttata* и *Baikalobia copulatrix*. Осуществлена коренная ревизия тонкого строения 5 представителей существующих семейств *Tricladida* и *Paludicola*. Впервые для планарий описаны глаза, включающие как инвертированные, так и конвертированные фоторецепторы. Прослежен морфогенез фоторецепторных

органов трех видов планарий из двух родов, относящихся к сем. *Planariidae* и *Dendrocoelidae*, с выявлением последовательности формирования клеточных структур глаз и их пространственных связей. Показаны первичность закладки инвертированных фоторецепторов и анаболический способ формирования глаз дендроцелид типа «инверсия + конверсия».

Несомненную научную новизну представляют данные по структурным особенностям эпителиальной и паренхимной тканей в области глазных полей, сопряженным с интенсификацией фоторецепторной функции подлежащих органов. Гистохимически доказана принадлежность фоторецепторов триклад к catecholamine-containing neurons и выяснена моноаминергическая природа волокон, составляющих оптический нерв. Выделены четыре типа фоторецепторных органов: «дюжезиидный», «планариидный», «дендроцелидный» для пресноводных форм и «марикольный» для морских триклад. С позиции новых знаний пересмотрена типологическая классификация глаз триклад, предложенная R. Hesse в 1897 г. Определены основные направления эволюции глаз триклад. Предложена оригинальная схема филогенетических отношений между отрядами *Prolecithophora*, *Proseriata* и *Tricladida* [23, 24, 34, 35]. Центром морфологической радиации, давшим начало фоторецепторным системам трикладид, представляется группа *Prolecithophora*. Прослеживаемое структурное усложнение глаз от пролецитофорного типа к марикольному, планариидному и далее к дендроцелидному совпадает с общим направлением эволюции *Turbellaria Tricladida*. Обособленное место дюжезиид с их уникальной структурой глаз, возможно, объясняется ранней эволюционной изолированностью семейства. Обнаруженная гомология беспигментной обкладочной клетки глаз дюжезиид, интерстициальных пролецитофор и большинства *Proseriata* позволяет предположить общего для этих групп пролецитофороподобного предка [31–36].

В настоящее время на кафедре зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета продолжают работы по изучению фоторецепторных систем сколецид и аннелид, особенностей ультратонкой организации центральной нервной системы седентарных полихет и структурно-химической иннервации локомоторных образований (в сравнительно-эволюционном и физиологическом плане) таких, казалось бы разных, но в приспособительных аспектах одинаковых беспозвоночных, как плоские черви и брюхоногие моллюски. Углубленное представление о поставленных на повестку дня задач, по мнению кафедрального коллектива, ответит на целый ряд острых вопросов современной нейробиологии беспозвоночных.

Summary

A.I. Golubev, L.V. Malutina, M.V. Salnikova, N.V. Shakurova. The research of ultrastructure of scolecida and annelida at the department of invertebrate zoology in Kazan State University (1964–2004).

Main results of study on the nervous system of invertebrates in Kazan State University for the last 40 years were observed. The original data of nervous system structure of 42 scolecida and annelida species are based on electron microscopic verification and histochemical methods. Some tendencies of neuroevolution on cellular level were discussed.

The data of influence of parasitism on neuron ultrastructure, innervation of turbellarian ciliary epithelium, fine structure and evolution of triclad turbellarian eyes were received. Conception of ecological plasticity of the worm nerve cells is represented.

Литература

1. *Livanov N.A.* Untersuchungen zur Morphologic der Hirudineen. Teil I. Das Neuro-und Myosomit der Hirudineen // Zoologischen Jahrbuchern. – 1903. – Bd. 19, H. 1. – P. 29–90.
2. *Livanov N.A.* Untersuchungen zur Morphologic der Hirudineen. Teil 2. Das Nervensystem des vorderen Korperendes und seine Metamerie // Zoologischen Jahrbuchern. – 1904. – Bd. 20, H. 1. – P. 153–226.
3. *Livanov N.A.* Untersuchungen zur Morphologic der Hirudineen. Teil 3. Das Nervensystem und die Metamerie der vordern Korperendes von *Herpobdella atomaria* Carena // Zoologischen Jahrbuchern. – 1907. – Bd. 23, H. 4. – P. 683–702.
4. *Ливанов Н.А.* Основные этапы эволюции нервной системы // Уч. зап. Казан. ун-та. – 1941. – Т. 101. – С. 79–142.
5. *Ливанов Н.А.* Возникновение и первые этапы эволюции нервной системы // Успехи современной биологии. – 1943. – Т. 16, Вып. 4. – С. 385–414.
6. *Голубев А.И.* Электронная микроскопия нервной системы червей. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1982. – 109 с.
7. *Голубев А.И., Малютина Л.В.* К истории изучения нервной системы в Казанском государственном университете (эволюционно-структурный, функциональный и филогенетический аспекты) // Двигательная активность: нейрофизиологические исследования. – Казань: Изд-во «Тан-Заря», 2001. – С. 14–34.
8. *Голубев А.И., Малютина Л.В.* Тонкое строение мозга прямокишечной турбеллярии // Вопросы эволюционной морфологии. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1991. – С. 47–57.
9. *Голубев А.И., Сальников В.В.* Ультратонкое строение специфических соединений нейрон-межклеточное вещество в церебральном ганглии скребня // Цитология. – 1979. – Т. 21, № 9. – С. 1100–1102.
10. *Голубев А.И., Абдрахимов Ф.А.* Анатомия и ультраструктура генитального ганглия скребня *Echinorhynchus gadi* // Паразитология. – 1986. – Т. 20, № 4. – С. 282–290.
11. *Golubev A.I.* Glia and neuroglia relationships in the central nervous system of the *Turbellaria* (Electron microscopic data) // Progress in Zoology. – 1988. – V. 36. – P. 185–190.
12. *Малютина Л.В.* Ультраструктура нервных стволов и периферических нервных сплетений планарий // Простые нервные системы. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1985. – С. 19–20.
13. *Сотников О.С., Богута К.К., Голубев А.И., Миничев Ю.С.* Механизмы структурной пластичности нейронов в филогенезе нервной систем. – С.-Пб.: Наука, 1994. – 240 с.
14. *Голубев А.И., Черныш О.О.* Ультраструктура нервной системы *Ascaris suum* // Паразитология. – 1974. – Т. 8, № 6. – С. 484–488.
15. *Голубев А.И.* Ультраструктура нейронов *Ascaris suum* (Goeze, 1782), *Taxocara mystax* (Leder, 1800), *Ascarida galli* (Schrank, 1788) и некоторые аспекты эволюции нематод // Вопросы эволюц. морфол. животных. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979. – С. 75–86.

16. Голубев А.И. Структура и функция глии центральной нервной системы пиявки // Вопросы эволюции, морфол. и биогеографии. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1970. – С. 23–29.
17. Голубев А.И. Субмикроскопическое строение периферических нервов пиявки *Hirudo medioinalis* // Архив. анат., гистол. и эмбриологии. – 1968. – Т. 54, № 2. – С. 38–46.
18. Голубев А.И. Субмикроскопическая организация центральных (коннективных) и периферических нервных волокон пиявки // Электронная микроскопия твердых тел и биол. объектов. – М.: Наука, 1969. – С. 192, 339.
19. Малютина Л.В., Голубев А.И. Синаптический аппарат плоских ресничных червей – планарий // Физиология медиаторов. Периферический синапс. – Казань, 1984. – С. 151–153.
20. Голубев А.И., Малютина Л.В. Ганглий скребня как модель мозга без синаптических контактов // Морфология. – 1993. – Т. 104, № 7–8. – С. 26.
21. Голубев А.И., Сапаев Е.А., Герасимов Н.Н. Изменение структурной организации нейронов *Chaetogaster lynnaei* при переходе к паразитическому образу жизни // Паразитология. – 1978. – Т. 12, № 4. – С. 354–360.
22. Голубев А.И., Малютина Л.В. Ультраструктура нервной системы паразитических нематод из систематически близких групп // Материалы научн. конф. «Систематика, таксономия и фауна паразитов». – М., 1996. – С. 35–37.
23. Голубев А.И., Фролова М.М. К вопросу об ультраструктуре нейронов трематод – Казань: Казан. ун-т, 1981. – 15 с. – Деп. в ВИНТИ, № 41-59-81.
24. Голубев А.И., Кашипова Л.А. Некоторые особенности ультратонкого строения нейронов цестоды *Pelichnibothrium speciosum* (Montigel, 1889) (Cestoda: Tetraphyllidae) // Паразитология. – 1975. – Т. 9, № 5. – С. 439–442.
25. Голубев А.И. Ультраструктурная пластичность нейронов червей // Ультраструктура нейронов и фармакол. воздействия. – Пушкино, 1981. – С. 18–21.
26. Голубев А.И., Малютина Л.В., Любарская О.Д. Вклад электронной микроскопии нервной системы гельминтов в нейробиологию беспозвоночных животных // Роль российской школы гельминтологов в развитии паразитологии. – М., 1998. – С. 124–130.
27. Сахаров Д.А., Голубев А.И., Малютина Л.В. Нейроцилиарные синапсы локомоторного аппарата планарии // Докл. АН СССР. – 1986. – Т. 286, № 4. – С. 1021–1024.
28. Малютина Л.В., Сахаров Д.А. Активация ресничной локомоции планарий 5-гидрокситриптофаном // Докл. АН СССР. – 1988. – Т. 299, № 2. – С. 503–505.
29. Голубев А.И., Малютина Л.В., Сахаров Д.А. Ультраструктура нейроцилиарных синапсов у планарий, обработанных 5,6-дигидрокстриптамином и 6-гидроксидофамином // Ж. биохим. и физиол. – 1988. – Т. XXIV, № 4. – С. 570–574.
30. Малютина Л.В. Изучение нейро-цилиарных синапсов турбеллярий методами фармакологии, цитохимии и электронной микроскопии // Вопросы эволюционной морфологии. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1991. – С. 71–103.
31. Голубев А.И., Дыганова Р.Я. Ультраструктура и химическая природа фоторецепторов турбеллярий *Polycelis tenuis* (*Tricladida*, *Paludicola*) // Пробл. охраны вод и рыбных ресурсов. – Казань, 1983. – С. 211–214.
32. Киселева Н.В., Дыганова Р.Я. Морфологические особенности развития глаз планарий *Baikalobia guttata* (Gerstfeld, 1958) // Простые нервные системы. – М.: Наука, 1988. – С. 177–180.

33. *Дыганова Р.Я., Шакурова Н.В., Богута К.К., Хлебович Н.В.* Нервная система трик-лад // Вопросы эволюционной морфологии. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1991. – С. 4–47.
34. *Шакурова Н.В.* Морфологические основы функционирования фоторецетторных органов турбеллярий (на примере *o. Seriata*) // Вопросы эволюционной морфологии. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1991. – С. 57–70.
35. *Шакурова Н.В., Дыганова Р.Я.* О возможности использования некоторых морфологических признаков фоторецепторных органов в филогенетических построениях // Вопросы эволюционной морфологии. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1991. – С. 103–119.
36. *Голубев А.И., Малютина Л.В., Сальникова М.М., Шакурова Н.В.* Ретроспектива и перспектива исследований нервной системы сколецид и аннелид в Казанском университете // Тр. межд. конф. «Новая геометрия природы». Т. II. Биология. Медицина. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2003. – С. 86–88.

Поступила в редакцию
05.07.05

Голубев Анатолий Иванович – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета.
E-mail: Anatolii.Golubev@ksu.ru

Малютина Людмила Васильевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета.

Сальникова Марина Михайловна – ассистент кафедры зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета.
E-mail: m_salnikova@mail.ru

Шакурова Наталья Владимировна – кандидат биологических наук, ассистент кафедры зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета.