

УДК 595.123:591.481

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ACOELA, PLATHELMINTHES И ROTIFERA

Е.А. Котикова, О.И. Райкова

Аннотация

Холинэргическая, катехоламинэргическая, 5-НТ- и FMRF(GYIRF)амид иммунореактивные части центральной нервной системы изучены у 150 видов Acoela, Plathelminthes и Rotifera. Стволовая нервная система с наиболее развитой дорсальной стороной и комиссуральный мозг выделяют Acoela из группы Plathelminthes. У свободноживущих и паразитических плоских червей и коловраток нервная система ортогонального типа с мозговым ганглием. Выделено 8 типов ортогонов, независимо и параллельно возникающих в разных группах исследованных животных. На примере плоских червей прослежены последовательные этапы обособления мозга от паренхимы и образование его собственных оболочек. У части высших турбеллярий отряда Rhabdocoela и всех коловраток достигается максимальная концентрация и централизация нервных элементов, которые приводят к образованию концентрированного ортогона. В этом и заключается первый этап усложнения изначально примитивной плексусной системы Bilateria. Полученные данные проанализированы исходя из последних данных молекулярно-филогенетических исследований. Особое внимание уделено положению Acoela в филогении Bilateria.

Последнюю четверть XX века можно охарактеризовать как время разработки и активного применения гистохимических и иммуноцитохимических (ИСС) методов исследования нервной системы беспозвоночных животных, проводимых с помощью флуоресцентного и конфокального лазерного сканирующего микроскопов. Эти методы дали возможность выявить части нервной системы, обладающие определенной эргичностью и иммунореактивностью (IR), что существенно дополнило результаты, полученные с помощью классических гистологических методов. Интересующая нас центральная нервная система (ЦНС) включает мозг, продольные стволы и связывающие их комиссуры. Объектами исследований были выбраны Acoelomorpha, ныне выделенные в отдельный тип низших Bilateria [1], свободноживущие Plathelminthes, относящиеся к различным группам, а также паразитические плоские черви, а именно трематоды, цестоды и моногенеи. В последние годы мы начали исследования коловраток, которых В.В. Малахов выделил в тип Rotifera и отнес к группе Spiraloblastica, подчеркнув при этом их видоизмененное спиральное дробление. Общее число исследованных видов достигает 150, что делает возможным проведение сравнительного анализа.

Для изучения холинэргической (Х-эргической) части нервной системы использовали метод Жеребцова, но с двукратным увеличением ацетилтиохолонийодида в инкубационной среде и с последующим хранением материала в глицерине с водой. Это дало возможность получать поперечные срезы, особенно удобные на крупных объектах, в частности цестодах, и позволило рассмотреть архитеконику расположения мозга и основных проводящих путей. Данные по выявлению катехоламин-(КА)эргической части нервной системы были получены с помощью водноглиоксилового метода в модификации Каботянско-го с пятикратным увеличением концентрации глиоксиловой кислоты в инкубационной среде. И, наконец, с помощью ИСС-методик получены результаты по распределению 5НТ- и FMRF- или GYIRFамид IR элементов в нервной системе Acoela, Rhabdocoela и Rotifera.

Нервная система Acoela была названа нами стволовой [2], так как правильного ортогона в этой группе не выявлено. Она представлена комиссуральным мозгом в виде кольца, дуги или нескольких колец, соединенных продольными мозговыми коннективами и отходящими от мозга продольными нервными стволами. Эти стволы чаще парные (1–6 пар), но есть формы с 9 стволами (6 видов рода *Childia*, а также *Baltalimania* sp. имеют непарный дорсальный ствол). Продольные стволы на заднем конце тела теряют строгую продольную ориентацию и сливаются с субэпидермальным нервным плексусом. Четко оформленных поперечных комиссур (вне пределов мозга) не выявлено. Дорсальная часть нервной системы Acoela всегда развита сильнее вентральной, вне зависимости от формы мозга и числа стволов.

Нами были получены дополнительные данные, подтверждающие двойственную природу мозга у Acoela [3]. 5-НТ- и FMRF-IR элементы соответствуют «ортогональной» части мозга. Другая часть мозга, связанная со статоцистом, «эндоанальный мозг», выявляется только гистологическими красителями. Предполагалось что эндоанальный мозг (ганглий статоциста) гомологичен церебральному ганглию Plathelminthes (см. [3]). Однако отсутствие 5-НТ- или FMRF(GYIRF)амид IR в ганглии статоциста Acoela ставит эту гомологию под сомнение, поскольку церебральный ганглий Catenulida и Plathelminthes-Rhabditophora характеризуется выраженной 5-НТ и FMRFамид IR как центрального нейрона, так и окружающих его мозговых нейронов. Комиссуральное строение мозга и стволовая нервная система бескишечных турбеллярий могут служить дополнительными аргументами в пользу выделения Acoela из состава Plathelminthes и рассмотрения их как наиболее примитивных из ныне живущих Bilateria.

Проведенные нами на плоских червях (Catenulida и Rhabditophora) исследования Х-эргических элементов выявили ортогональную нервную систему, в пределах которой мы выделили 8 типов ортогонов: регулярный частый, регулярный редкий, неравномерный, нерегулярный, концентрированный, ячеистый, радиализованный и продольно полимеризованный [2].

Центром ЦНС служит мозг. Он разнообразен по форме, что связано как с систематическим положением отдельных групп, так и с формой и размерами тела. Мозг бывает дугообразным, кольцеобразным, грушевидным, округло-треугольным, эллипсовидным, бобовидным, бабочковидным, ганглиевидным, тра-

пециевидным и двулопастным. Мозг Acoela и большинства Plathelminthes, как правило, лишен собственной оболочки. В мозгу Acoela обнаружены продольные и дорсо-вентральные мышечные волокна, протоки фронтальных желез [4, 5], а у планарий среди нейронов выявлены и отростки других клеток. Наличие защитной капсулы у ряда пролецитофор, лецитозепителиат и поликлад несомненно их прогрессивная особенность, которая встречается в достаточно отдаленных группах.

ЭМ-исследования всех изучаемых нами групп выявили незначительное число типов клеток мозга: от 1 до 4 [6–8].

У исследованных нами групп животных число продольных стволов варьирует от 1 до 60 пар, чаще всего встречаются три пары. Минимальное число выявлено у Acoela, Catenulida и Rotifera, максимальное – у низших цестод отряда Pseudophyllidea. Отмечены различные способы связи стволов с мозгом. Наиболее развитыми стволами оказываются вентральные или вентро-латеральные, за исключением Acoela, где доминируют дорсальные, и цестод, у которых самые мощные стволы, называемые главными боковыми [9], занимают латеральное положение с постепенным сдвигом к центру тела в медуллярную паренхиму. Основные вентральные продольные стволы, как правило, отходят от мозга, а латеральные и дорсальные связаны с мозгом 1–3 парами корешков. У Rhabdosoela вентральные и латеральные отходят общим корешком, редко это отмечено для вентральных и дорсальных, а у отдельных видов непосредственно от мозга отходят все три пары. Кроме основных продольных стволов, у турбеллярий, трематод и моногеней появляются дополнительные структуры, чаще всего в виде передних ветвей вентральных и дорсальных стволов. Дополнительные ветви задних вентральных и дорсальных стволов часто доходят до середины тела, например, у трематоды *Prosoerhynchus squamatus*. Более короткие ветви описаны у пролецитофор, мелких моногеней и трематод. У крупной моногенеи *Acanthocotyle verrilli* выявлены дополнительные двойные вентральные и одинарные дорсальные тонкие тяжи, проходящие параллельно основным стволам и достигающие вторичного прикрепительного диска на заднем конце тела. И, наконец, специфическая структура отмечена нами у крупных лецитозепителиат рода *Geocentrophora*. Над вентральными и дорсальными субмышечными стволами проходят очень тонкие субэпителиальные тяжи. Обе эти структуры связаны между собой большим количеством регулярно расположенных отростков. Несомненно, это вторичное новообразование, которое следует рассматривать как начальную ступень образования нового продольного ствола. Если для Acoela характерна пластичность нервного аппарата, то у более продвинутых Rhabdosoela налицо стабильность в расположении и стволов и комиссур, вплоть до имеющих сложную конфигурацию, например ромба или трапеции. Стволовая нервная система, кроме Acoela, отмечена у близкой к ней группы Nemertodermatida, а также у плоских червей – Catenulida. Каждый из 8 типов ортогонов представлен в нескольких группах Plathelminthes [2]. Не вдаваясь в подробности, подчеркнем, что один тип ортогонов может встречаться как в двух близкородственных группах, например у просериат и пролецитофор с регулярным редким ортогоном, так и у представителей двух типов, как это имеет место у Rhabdosoela и Rotifera с концентрированным ортогоном.

Число КА-эргических мозговых нейронов у 30 представителей из 4 отрядов свободноживущих Plathelminthes и Acoela варьирует от 1 до 7 пар, причем минимальное обнаружено у Acoela; для Rhabdocoela отмечено 4–5 пар и только в инкапсулированном мозге пролецитофоры *Pseudostomum quardiculatum* отмечено 6–7 пар. Обнаружены различия и в геометрии расположения: веерообразное и многоярусное, с локализацией перикарионов в дорсальной и латеральной областях мозга. Общее число КА-эргических нейронов у исследованных нами видов невелико – 20–24.

ИСС исследования четырех представителей Rhabdocoela выявили 28–36 5НТ-IR и 22–60 FMRФамид-IR нейронов, которые располагаются в дорсальной и латеральной областях нейропиля и по ходу стволков. Особо выделяются проксимальные и дистальные глоточные ганглии (от 1 до 4 пар), лежащие на пересечении вентральных стволков с поперечными комиссурами. Волокна различной IR проходят параллельно друг другу, и всегда FMRФ амид IR располагаются под 5НТ IR. Отсутствие некоторых из них обнаружено только в комиссурах. У далиеллид в центре нейропиля обнаружена FMRФамид IR волокнистая структура эллипсоидной формы, вокруг которой на дорсальной стороне лежат от 7 до 9 пар нейронов. Контрольное двойное ИСС-окрашивание на 5НТ и FMRФамид продемонстрировало независимое расположение всех элементов этих нервных систем.

Наши первые данные по строению Х-эргической нервной системы нашли свое подтверждение в последующих исследованиях, утвердив выделенные ранее типы ортогонов. В образовании стволков принимают участие, как сами нейроны, так и их отростки, значит, все они эквивалентны, хотя одна пара всегда мощнее других. Исходя из этого наш вывод о независимом и параллельном возникновении всех типов ортогонов правомочен.

У 15 видов коловраток из 6 отрядов обнаружен единый план строения ЦНС, состоящей из надглоточного мозгового ганглия и пары вентро-латеральных стволков. Общее число КА-эргических, 5НТ- и FMRФамид IR нейронов постоянно для каждого вида, но варьирует от 22 до 34. Встречаются в основном уни- и биполярные нейроны, мультиполярные крайне редки. Выделено три ступени усложнения в расположении мозговых нейронов: Х-образная, дугообразная и кольцеобразная. Для первых двух характерно дорсальное расположение нейронов, и только в редких случаях наблюдается их концентрация в латеральных областях. При кольцевом расположении появляются вентральные нейроны, но они всегда в меньшинстве. Выявленные нами мозговые нейроны составляют от 9 до 12% от общего числа клеток мозгового комплекса. Появление сходной геометрии расположения мозговых нейронов у представителей разных отрядов и даже 2 подклассов говорит о независимом и параллельном развитии нервной системы коловраток. По ходу продольных стволков выявлено 3–4 пары нейронов различной эргичности и IR. В данном случае двойное ИСС-окрашивание продемонстрировало независимое расположение элементов различной IR и параллельное прохождение нервных волокон по ходу стволков. Однажды выработанная модель организации нервной системы коловраток сохраняет свои позиции на протяжении длительной эволюции группы. Результаты морфофункциональных исследований коловраток позволили рассматривать именно пло-

ских червей в качестве их наиболее вероятных предков [10–12]. Анализ ультраструктурной организации коловраток привел Клемма [7, 8] к выводу о филогенетической взаимосвязи Rotifera и Plathelminthes. Строение нервной системы коловраток служит еще одним аргументом в пользу этой точки зрения. Даже если схожесть нервной системы Rotifera и Plathelminthes возникла в результате параллелизма, это подтверждает наличие у данных групп общих предков. Параллелизмы, как подчеркивал Шмальгаузен, появляются лишь у близкородственных организмов после периода начальной дивергенции.

Все исследованные нами группы животных имеют или типичное или измененное спиральное дробление. Acoela располагаются в основании группы Bilateria, и именно у них впервые формируется мозг. На примере плоских червей мы проследили первые этапы обособления мозга от паренхимы и образование его собственных оболочек. Стволовая и ортогональная нервная система, свойственная этим группам, возникает у них независимо и параллельно, а у части Rhabdocoela и всех коловраток достигает максимальной степени концентрации и централизации нервных элементов в виде концентрированного ортогона. В этом и заключается первая ступень усложнения изначально примитивной плексусной системы билатерий и заканчивается первый этап усложнения ЦНС.

Проведенный нами анализ организации ЦНС показывает значительные вариации в пределах исследованных нами групп и может помочь понять филогенетические связи между таксонами, по крайней мере, в пределах плоских червей. Однако, чтобы избежать выделения ошибочных гомологий, нельзя забывать о выявленных поразительных параллелизмах.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48053а).

Summary

E.A. Kotikova, O.I. Raikova. Nervous system patterns in the Acoela, Plathelminthes and Rotifera.

Cholinergic, catecholaminergic, 5-HT- и FMRF(GYIRF)amid immunoreactive parts of the nervous system have been studied in 150 species of acoels, flatworms and rotifers. The Acoela are distinct from the Plathelminthes by their cordal nervous system with the predominating dorsal part and by their commissural brain. The free-living and parasitic Plathelminthes as well as the Rotifera have an orthogonal nervous system with cerebral ganglion. Eight types of orthogons have been described, originating independently and in parallel in different investigated animal groups. Taking Plathelminthes as a model, different stages of differentiation of the brain from the surrounding parenchyma and the brain envelope formation have been followed. In the higher rhabdocoel turbellarians and in Rotifers the maximal concentration and centralization of nervous elements was achieved, leading to the formation of a concentrated orthogon. It should be regarded as the first step of development of the primitive Bilaterian nerve plexus. The data obtained have been analyzed taking into account the latest achievements of molecular phylogeny, with the emphasis on the position of the Acoela on the Bilaterian phylogenetic tree.

Литература

1. *Baguñà J., Riutort M.* Molecular phylogeny of the Platyhelminthes // *Can. J. Zool.* – 2004. – V. 82. – P. 168–193.
2. *Котикова Е.А.* Ортогон плоских червей и основные пути его эволюции // *Морфологические основы филогенетики плоских червей.* – 1991. – Т. 241. – С. 88–111.
3. *Иванов А.В., Мамкаев Ю.В.* Ресничные черви (Turbellaria) их происхождение и эволюция. Филогенетические очерки. – Л.: Наука, 1973. – 221 с.
4. *Dörjes J.* Die Acoela Turbellaria der Deutschen Nordseeküste und ein neues System der Ordnung // *Zeitschr. zool. Syst. Evolutionsforsch.* – 1968. – Bd. 6. – S. 56–452.
5. *Райкова О.И.* Ультраструктура нервной системы и органов чувств бескишечных турбеллярий // *Морфология ресничных червей.* – 1989. – Т. 195. – С. 36–46.
6. *Clément P.* Ultrastructural research on rotifers // *Arch. für Hydrobiol.* – 1977. – V. 8. – P. 270–297.
7. *Clément P.* Phylogenetic relationship of rotifers, as derived from photoreceptor morphology and other ultrastructural analyses // *Hydrobiol.* – 1980. – V. 73. – С. 93–117.
8. *Reuter M.* The nervous system of *Microstomum lineare* (Turbellaria, Macrostomida) // *Cell Tissue Res.* – 1981. – V. 218, No 3. – P. 375–397.
9. *Котикова Е.А.* Особенности эволюции нервного аппарата цестод // *Эволюционная морфология беспозвоночных.* – 1979. – Т. 84. – С. 34–38.
10. *Кутикова Л.А.* Коловратки фауны СССР. – Л.: Наука, 1970. – 697 с.
11. *Malakhov V.V.* Nematodes. Structure, Development, Classification and Phylogeny. – Washington & London: Smithsonian Institution Press, 1994. – 286 p.
12. *Kotikova E.A.* Localization and neuroanatomy of catecholaminergic neurons in same rotifer species // *Hydrobiol.* – 1995. – V. 313–314. – P. 123–127.

Поступила в редакцию
11.07.07

Котикова Елена Анатольевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Зоологического института РАН, г. Санкт-Петербург.

E-mail: morphol@zin.ru

Райкова Ольга Игоревна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Зоологического института РАН, г. Санкт-Петербург.

E-mail: raikova@swipnet.se