

УДК 595.123.1:591.481

О ПРОИСХОЖДЕНИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПО ДАННЫМ ИЗУЧЕНИЯ СЕНСИЛЛ БЕСКИШЕЧНЫХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ (АСОЕЛА)

Я.И. Заботин, А.И. Голубев

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

Аннотация

У бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* обнаружены необычные сенсиллы, содержащие миофибриллы. Каждая клетка четко разделена по высоте на апикальную чувствительную часть и базальную сократительную. Чувствительная часть несет одну ресничку с тонким поперечно-исчерченным веретеновидным корешком; базальная часть содержит пучок миофибрилл. Наличие у *Acoela* сенсорно-мышечных клеток позволяет вернуться к дискуссии о происхождении нервной системы у билатерально-симметричных животных. Наряду с классическими концепциями Н. Клейненберга и братьев О. и Р. Гертвигов можно предположить возможность и третьего сценария этого эволюционного процесса. По всей вероятности, чувствительные и сократительные «половинки» сенсорно-мышечной клетки дивергировались соответственно на сенсиллы и мышечные клетки. В дальнейшем оба типа клеток независимо вступили в контакт с отростками нейронов. Вероятно, такая особенность сенсилл *Acoela* является следствием еще слабой клеточной дифференцировки этих своеобразных беспозвоночных и в то же время морфологическим базисом для дальнейшего дивергирования двух различных тканей у высших билатерально-симметричных животных. Проведена ревизия имеющихся в литературе сведений о ранних этапах эволюции нервно-сенсорного аппарата в различных группах низших беспозвоночных, в частности у губок, кишечнополостных и бескишечных турбеллярий.

Ключевые слова: бескишечные турбеллярии *Acoela*, нервная система, сенсиллы, сенсорно-мышечные клетки, эволюция, филогения

На протяжении долгого времени функционально-морфологические основы происхождения нервной системы рассматривались в широком контексте, в качестве общебиологической проблемы, представителями старой классической школы зоологов и гистологов [1–6]. И до сих пор эта тема остается актуальной для решения как общих, так и частных задач зоологии, эволюционной морфологии и нейробиологии. В последнее время появление новых сравнительно-анатомических, гистохимических и молекулярно-биологических данных придало этой дискуссии новый импульс.

В наиболее простой форме один из фундаментальных вопросов нейробиологии сводится к проблеме происхождения нервных элементов и образованию из них нервной системы. Выбор объектов для построения различных догадок

и предположений на эту тему сравнительно невелик. К ним в первую очередь относятся губки, кишечнополостные и бескишечные турбеллярии *Acoela*.

Решение вопроса о возникновении нервной системы у низших беспозвоночных усложняется своеобразием филогенетического статуса *Porifera* среди других групп примитивных животных. В то время как одни авторы считают губок монофилетическим таксоном, занимающим сестринское положение по отношению ко всем остальным *Metazoa* [7], другие рассматривают их как парафилетический конгломерат неродственных между собой базальных многоклеточных [8, 9].

Традиционно предполагалось, что общий предок многоклеточных животных, условно названный «*Urmetazoa*» [10], еще не имел нервно-сенсорной системы, и в ходе дальнейшей эволюции *Metazoa* она возникла лишь однажды в подцарстве *Eumetazoa* (см. библиографический список в [11]).

Современные ультраструктурные и молекулярно-генетические данные позволяют оспорить предположение об отсутствии элементов нервно-сенсорной системы у губок. Было установлено, что губки, вопреки сложившимся представлениям, способны реагировать на внешние стимулы и совершать координированные движения, причем это характерно как для личиночных форм [12], так и для взрослых особей. Реакция организма губки на внешний раздражитель может проявляться в закрытии или открытии оскулумов, изменении активности биения ресничек хоаноцитов и сокращения некоторых типов клеточных элементов мезохилиа [11].

Среди клеток, располагающихся в мезохиле губок, особое внимание привлекают специализированные клетки – миоциты, содержащие многочисленные тонкие филаменты и способные к сокращению [13]. Было высказано предположение, что подобные клетки являются не только аналогом мышечных клеток, но и прообразом нейронов. Еще в 50-х годах XX в. в мезохиле губок были обнаружены многоотростчатые клетки с хорошо развитым комплексом Гольджи, содержащие многочисленные пузырьки, сходные с нейросекреторными, а также пигментные гранулы [14–16]. Однако отсутствие в этих клетках настоящих синаптических контактов ставит под сомнение их аналогичность (а тем более гомологию) с нейронами. И, тем не менее, велика вероятность того, что миоциты губок способны к проведению раздражения и координации сокращений [13]. Обнаружены многочисленные контакты клеток этого типа с пинакоцитами и друг с другом. Гистохимические исследования выявили у миоцитов губок реакцию на холинэстеразу – фермент, характерный для нервной системы [17, 18]. По мнению В.В. Малахова [13], именно миоциты выполняют интегративную функцию в организме *Porifera*, уникально совмещая в себе два важнейших свойства – сократимость и проведение возбуждения.

Немало нового в понимание функционально-клеточной организации губок внесла молекулярная биология. В частности, в геноме губок обнаружены гены, которые у высших многоклеточных экспрессируются в нервных клетках (см. библиографический список в [11]). Экспрессия этих генов проявляется в нескольких типах клеток губок, в том числе серотонергических археоцитах [19] и хоаноцитах [20]. Эти два типа клеток (наряду с миоцитами) также могут попасть в число «кандидатов» на роль физиологических предшественников нейронов. И все же, несмотря на эволюционные «достижения» губок в создании

примитивных элементов интегративного аппарата, возможность того, что они могли стоять у истоков создания пусть даже самой архаичной модели нервной системы, остается под большим сомнением.

Совершенно иначе обстоит дело с кишечнополостными, которых можно считать первыми животными с вполне сформированной нервной системой. У Cnidaria она организована в виде диффузной сети, имеющей тенденцию к централизации в виде локальных скоплений нервных элементов вокруг рта у полипов и двойного нервного кольца вблизи аборального полюса у медуз [21, 22], и включает в себя мотонейроны, вставочные нейроны и сенсорные клетки (см. библиографические списки в [23, 24]).

Некоторые особенности формирования нервной системы кишечнополостных проявляются уже на личиночной стадии их развития. В частности, показано, что энтодермальные интерстициальные клетки планулы дифференцируются на нематобласты и нейробласты, которые во время последующей миграции в эктодерму дают начало нематоцитам и нервным клеткам соответственно [25, 26]. Большой интерес представляют и недавно полученные данные по становлению пространственной организации нервной системы у личинки морского гидроидного полипа *Clava multicornis* [27]. Было обнаружено, что нервная система планулы обладает ярко выраженной антериально-постериальной дифференцировкой с концентрацией на переднем полюсе нескольких типов нейронов и упорядоченно расположенных сенсилл. В передней части тела базипидермальный нервный плексус конденсируется в виде ортогональной решетки, нервные тяжи которой тянутся вдоль всего тела. На наш взгляд, топографическая и ультраструктурная организация нервно-сенсорного аппарата планулы клявы обнаруживает заметное сходство с ранними билатерально-симметричными животными.

Несомненный интерес в дискуссиях о происхождении нервной системы представляют бескишечные турбеллярии. Согласно наиболее распространенным представлениям, анатомическая организация этого таксона соответствует базальному плану строения низших билатерально-симметричных животных. В частности, именно на примере Acoela можно проследить все основные этапы формирования нервной и сенсорной систем, характерные для Bilateria в целом.

Нервная система бескишечных турбеллярий характеризуется, с одной стороны, наличием архаичных черт, с другой – удивительным многообразием вариантов строения на ультраструктурном уровне. Эволюция их нервного аппарата включает три параллельных процесса: погружение нервных клеток из эпидермиса в паренхиму, их концентрацию (замена диффузного нервного плексуса продольными стволами) и формирование мозга [28–36].

У наиболее примитивных бескишечных турбеллярий нервная система находится почти на уровне кишечнополостных и представлена диффузным нервным плексусом, полностью лежащим в толще эпидермиса. В передней части тела червей нервные элементы образуют заметное сгущение, представляющее собой нечетко выраженный, как бы «размытый» мозг [37–39]. Интересно отметить, что этот примитивный вариант нервного плексуса характерен для близкого к ацелам отряда Nemertodermatida [40] и типа Xenoturbellida с неясным систематическим положением [41]. Различия между последними таксонами проявляются в том, что у немертодерматид примитивный мозг имеет вид кольца вокруг статоциста

и занимает интраэпидермальное положение [40], а у ксенотурбеллид оформленного скопления нервных клеток в передней части тела не обнаружено [41].

В более высокоорганизованных семействах бескишечных турбеллярий (*Isodiametridae*, *Convolutidae* и др.) дело обстоит несколько иначе. Для них характерна погруженная нервная система, представленная в виде парных нервных стволов, соединенных комиссурами. Такой тип нервного аппарата был обозначен как стволовой [33, 34] или проортогон [32]. Число пар нервных стволов у *Acoela* варьирует от 1 до 6 [28, 35]. Усиление централизации их нервной системы выражается в уменьшении числа продольных стволов, представляя собой яркий пример олигомеризации [42], которая происходит параллельно и независимо в разных семействах *Acoela* [34–36].

Относительная простота организации нервной системы у бескишечных турбеллярий сочетается с многообразием эпидермальных сенсорных образований [39, 43–46]. В частности, О.И. Райковой [39] было обнаружено четыре типа ресничных рецепторов: сенсиллы с тонким корешком, с толстым корешком, с венчиком микровиллей и многоресничные сенсиллы. К последнему типу она относит и «двуресничные сенсиллы со скрученными ресничками», описанные ранее [43].

Несколько иную классификацию кожных рецепторов предлагают К. Тодт и С. Тайлер [46], описавшие у четырех видов *Acoela* пять типов сенсилл. Это сенсиллы с длинным тонким корешком, сенсиллы с двумя корешками, сенсиллы с толстым корешком (все они без микровиллей), воротничковые сенсиллы с корешком и воротничковые сенсиллы без корешка, но с подбазальным телом в виде «ласточкиного гнезда». Интересно, что все эти рецепторы несут только по одной ресничке – многоресничные сенсиллы этими авторами не встречены.

У бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Abildgaard, 1806) нами были обнаружены своеобразные сенсиллы, снабженные сократительным аппаратом, что позволяет классифицировать их как сенсорно-мышечные клетки. Каждая клетка четко разделена по высоте на апикальную чувствительную часть и базальную сократительную (рис. 1, *a*). Чувствительная часть достигает 6 мкм в высоту и 0.5 мкм в ширину и несет одну ресничку с тонким поперечно-исчерченным веретеновидным корешком. Базальная часть содержит пучок миофибрилл, достигающий 1.5 мкм в поперечнике. Среди немногочисленных органелл наиболее заметны единичные митохондрии. Сенсорно-мышечные клетки встречаются как поодиночке, так и группами (рис. 1, *b*). От соседних эпителиальных клеток они отделены хорошо заметными десмосомами.

Исследование ультраструктурной организации наиболее архаичных многоклеточных (губок, кишечнополостных и бескишечных турбеллярий) позволило вернуться с новыми фактами к многолетней дискуссии о происхождении нервной системы у *Metazoa*.

Наиболее известны две фундаментальные концепции происхождения нервной системы, предложенные Н. Клейненбергом [1] и О. и Р. Гертвигами [2, 3]. Согласно точке зрения Н. Клейненберга [1], нервные и мышечные клетки многоклеточных образовались в результате дивергенции архаичных «нервно-мышечных» клеток, прообраз которых он увидел в эпителиально-мускульных клетках гидры. Подчеркивая единое происхождение нервных и мышечных элементов, теорию Н. Клейненберга можно условно обозначить как «нейромышечную» (рис. 2, *a*).

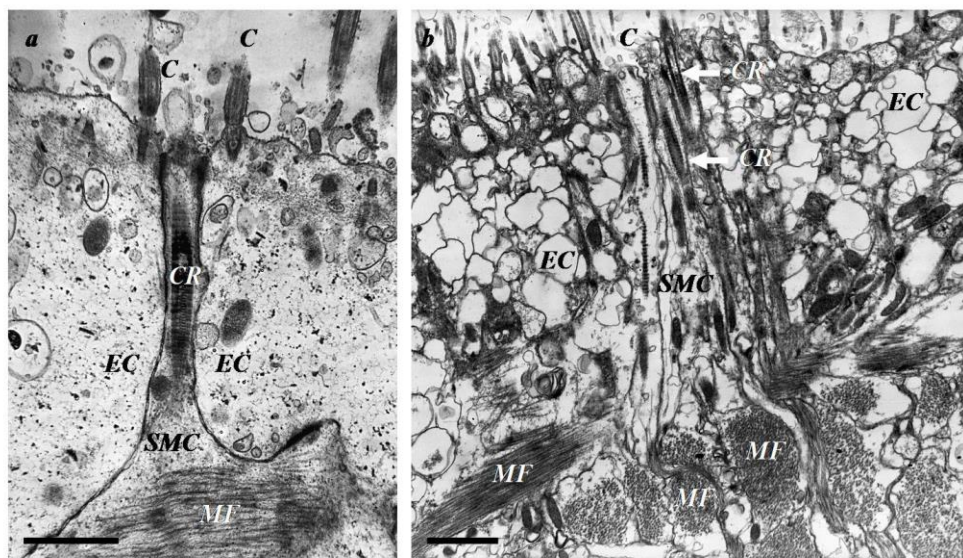


Рис. 1. Сенсорно-мышечные клетки *Convoluta convoluta*: *a* – одиночная сенсилла, *b* – группа сенсилл. Масштаб: 1.0 мкм. Обозначения: *C* – ресничка, *CR* – корешок реснички, *EC* – клетка эпидермиса, *EMC* – эпителиально-мышечная клетка, *MC* – мышечная клетка, *MF* – миофибриллы, *NC* – нейрон, *SC* – сенсилла, *SMC* – сенсорно-мышечная клетка

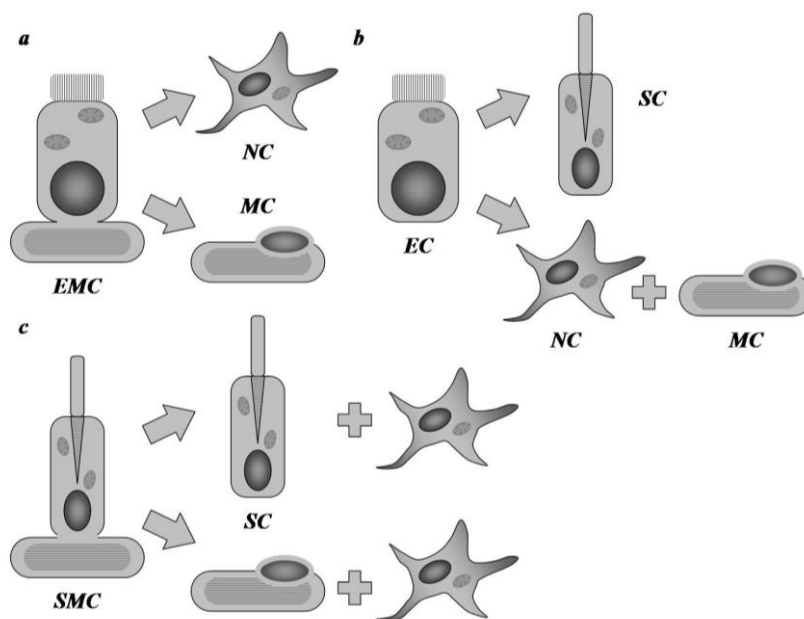


Рис. 2. Схематические реконструкции происхождения и взаимоотношения нервной, сенсорной и мышечной систем у многоклеточных животных: *a* – согласно «нейромышечной» теории Н. Клейненберга [1], *b* – согласно «сенсорной» теории братьев Гертвигов [2, 3], *c* – согласно оригинальной «сенсорно-мышечной» гипотезе. Обозначения см. на рис. 1

По мнению братьев Гертвигов [2, 3], в ходе эволюции нервные и чувствительные клетки, напротив, возникли в результате дифференцировки изначальных

эпителиальных клеток и лишь впоследствии нейроны вторично вступили в контакт с сократительным аппаратом. Поскольку основополагающее значение братья Гертвиги придавали чувствительности первичных эпителиальных клеток (то есть сенсорике), их теорию можно так же условно назвать «сенсорной» (рис. 2, *b*).

По нашему мнению, наличие в эпидермисе бескишечной турбеллярии *C. convoluta* сенсорно-мышечных клеток позволяет предположить наличие третьего сценария (рис. 2, *c*). Не исключена вероятность того, что чувствительные и сократительные «половинки» сенсорно-мышечной клетки в дальнейшем дивергировались соответственно на сенсиллы и мышечные клетки. В дальнейшем оба типа клеток независимо вступили в контакт с отростками нейронов. Поскольку с морфологической точки зрения ацеллы стоят на более низком уровне развития, чем все остальные Bilateria, наличие у них такого «комбинированного» типа клеток кажется вполне обоснованным. Вероятно, такая особенность сенсилл Acoela является следствием еще слабой клеточной дифференцировки этих своеобразных беспозвоночных и в то же время морфологическим базисом для дальнейшего дивергирования двух различных тканей у высших билатерально-симметричных животных.

Все вышесказанное позволяет сделать предположение о разных путях эволюции нервной системы в различных филогенетических ветвях низших Metazoa. В отличие от губок, у которых формирование нервно-сенсорного аппарата остановилось на стадии возникновения миоцитов, у высших многоклеточных развилась настоящая нервная система на другой морфофункциональной основе. Обнаруженное сходство строения нервной системы и сенсилл планул Cnidaria и бескишечных турбеллярий [27], на наш взгляд, свидетельствует об общем происхождении нейро-сенсорной системы у Eumetazoa. Учитывая большой эволюционно-морфологический потенциал подвижных «планулоидно-турбеллярных» организмов по сравнению с полипоидными формами, логично предположить, что диффузная нервная система взрослых кишечноротовых испытала некоторое упрощение в связи с сидячим образом жизни.

Считая, что нервные клетки произошли не из одного корня, мы далеки от мысли, что все возможные пути их появления в процессе эволюции исчерпываются лишь теориями, представленными в настоящей работе. Вполне возможно, что были и другие варианты. В частности, интересно вспомнить предположение Г. Грюндфеста [47] о том, что даже железистые клетки могут обладать функциональными проявлениями сенсорных и нервных элементов. Несомненно, что время и новые исследования внесут окончательную ясность в решение этой интересной проблемы.

Литература

1. *Kleinenberg N.* Hydra. Eine anatomische entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. – Leipzig: Engelman, 1872. – 90 S.
2. *Hertwig O., Hertwig R.* Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusan. – Leipzig: Vogel, 1878. – 186 S.
3. *Hertwig O., Hertwig R.* Die Actinien anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht // Jena Z. Naturwiss N.F. – 1880. – Bd. 7. – S. 39–89.

4. *Заварзин А.А.* Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. – М.-Л.: Мед. гос. изд-во, 1941. – 380 с.
5. *Ливанов Н.А.* Возникновение и первые этапы эволюции нервной системы // Пробл. соврем. биологии. – 1943. – Т. 21, Вып. 4. – С. 385–414.
6. *Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. – М.: Наука, 1964. – 446 с.
7. *Philippe H., Derelle R., Lopez P., Pick K., Borchiellini D.C., Boury-Esnault N., Vacelet J., Renard E., Houliston E., Queinac E., Da Silva C., Wincker P., Le Guyader H., Leys S., Jackson D., Schreiber F., Erpenbeck D., Morgenstern B., Worheide G., Manuel M.* Phylogenomics revives traditional views on deep animal relationships // *Curr. Biol.* – 2009. – V. 19, No 8. – P. 706–712. – doi: 10.1016/j.cub.2009.02.052.
8. *Borchiellini C., Manuel M., Alivon E., Boury-Esnault N., Vacelet J., Le Parco Y.* Sponge paraphyly and the origin of Metazoa // *J. Evol. Biol.* – 2001. – V. 14, No 1. – P. 171–179. – doi: 10.1046/j.1420-9101.2001.00244.x.
9. *Nielsen C.* Six major steps in animal evolution: are we derived sponge larvae? // *Evol. Dev.* – 2008. – V. 10, No 2. – P. 241–257. – doi: 10.1111/j.1525-142X.2008.00231.x.
10. *Müller W.E., Schröder H.C., Skorokhod A., Bünz C., Müller I.M., Grebenjuk V.A.* Contribution of sponge genes to unravel the genome of the hypothetical ancestor of Metazoa (Urmetazoa) // *Gene.* – 2001. – V. 276, No 1–2. – P. 161–173.
11. *Renard E., Vacelet J., Gazave E., Lapebie P., Borchiellini C., Ereskovsky A.V.* Origin of the neuro-sensory system: new and expected insights from sponges // *Integr. Zool.* – 2009. – V. 4, No 3. – P. 294–308. – doi: 10.1111/j.1749-4877.2009.00167.x.
12. *Maldonado M.* The ecology of the sponge larva // *Can. J. Zool.* – 2006. – V. 84, No 2. – P. 175–194. – doi: 10.1139/z05-177.
13. *Малахов В.В.* Загадочные группы морских беспозвоночных. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. – 144 с.
14. *Tuzet O., Pavans de Ceccatty M.* Les cellules nerveuses de l'éponge *Sycon raphanus* // *O.S. C.R. Acad. Sci.* – 1952. – Т. 234. – P. 1341–1396.
15. *Tuzet O., Pavans de Ceccatty M.* Les cellules nerveuses de l'éponge calcaire homocoel *Leucandra johnstoni* // *O.S. C.R. Acad. Sci.* – 1953. – Т. 236. – P. 1447–1449.
16. *Pavans de Ceccatty M.* Coordination in sponges. The foundations of integration // *Am. Zool.* – 1974. – V. 14, No 3. – P. 895–903.
17. *Lentz T.L.* Histochemical localization of neurohumors in a sponge // *J. Exp. Zool.* – 1966. – V. 162, No 2. – P. 171–180. – doi: 10.1002/jez.1401620204.
18. *Thiney Y.* Morphologie et cytochimie ultrastructurale de l'oscule d'*Hippospongia communis* LMK et de sa regeneration: Thèse. – Lyon: Univ. Claude Bernard, 1972. – 63 p.
19. *Weyrer S., Rützler K., Rieger R.* Serotonin in Porifera? Evidence from developing *Tedania ignis*, the Caribbean fire sponge (Demospongiae) // *Mem. Queensl. Mus.* – 1999. – V. 44. – P. 659–665.
20. *Richards G.S., Simionato E., Perron M., Adamska M., Vervoort M., Degnan B.M.* Sponge genes provide new insight into the evolutionary origin of the neurogenic circuit // *Curr. Biol.* – 2008. – V. 18, No 15. – P. 1156–1161. – doi: 10.1016/j.cub.2008.06.074.
21. *Garm A., Poussart Y., Parkefelt L., Ekström P., Nilsson D.E.* The ring nerve of the box jellyfish *Tripedalia cystophora* // *Cell Tissue Res.* – 2007. – V. 329, No 1. – P. 147–157. – doi: 10.1007/s00441-007-0393-7.
22. *Parkefelt L., Ekström P.* Prominent system of RFamide immunoreactive neurons in the rhopalia of box jellyfish (Cnidaria: Cubozoa) // *J. Comp. Neurol.* – 2009. – V. 516, No 3. – P. 157–165. – doi: 10.1002/cne.22072.

23. *Watanabe H., Fujisawa T., Holstein T.W.* Cnidarians and the evolutionary origin of the nervous system // *Dev., Growth Differ.* – 2009. – V. 51, No 3. – P. 167–183. – doi: 10.1111/j.1440-169X.2009.01103.x.
24. *Galliot B., Quiquand M., Ghila L., De Rosa R., Milijkovic-Licina M., Chera S.* Origin of neurogenesis, a cnidarian view // *Dev. Biol.* – 2009. – V. 332, No 2. – P. 2–24. – doi: 10.1016/j.ydbio.2009.05.563.
25. *Martin V.* Development of nerve cells in hydrozoan planulae. I. Differentiation of ganglionic cells // *Biol. Bull.* – 1988. – V. 174, No 3. – P. 319–329. – doi: 10.2307/1541957.
26. *Martin V.* Development of nerve cells in hydrozoan planulae. II. Examination of sensory cell differentiation using electron microscopy and immunocytochemistry // *Biol. Bull.* – 1988. – V. 175, No 1. – P. 65–78.
27. *Piraino S., Zega G., Di Benedetto C., Leone A., Dell'Anna A., Pennati R., Carnevali D.C., Schmid V., Reichert H.* Complex neural architecture in the diploblastic larva of *Clava multicornis* (Hydrozoa, Cnidaria) // *J. Comp. Neurol.* – 2011. – V. 519, No 10. – P. 1931–1951. – doi: 10.1002/cne.22614.
28. *Мамкаев Ю.В., Котикова Е.А.* О морфологических особенностях нервного аппарата бескишечных турбеллярий // *Зоол. журн.* – 1972. – Т. 51, Вып. 4. – С. 477–489.
29. *Иванов А.В., Мамкаев Ю.В.* Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. – Л.: Наука, 1973. – 221 с.
30. *Голубев А.И.* Электронная микроскопия нервной системы червей. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1982. – 109 с.
31. *Голубев А.И.* Закономерности эволюции нервной системы сколецид и аннелид (ультраструктурный аспект). Дис. ... д-ра биол. наук. – Казань, 1986. – 392 с.
32. *Иоффе Б.И.* Морфологические закономерности эволюции нервной системы плоских червей: различные варианты ортогона и их связь с формой тела // *Труды Зоол. ин-та АН СССР.* – 1990. – Т. 221. – С. 87–125.
33. *Котикова Е.А.* Ортогон плоских червей и основные пути его эволюции // *Труды Зоол. ин-та АН СССР.* – 1991. – Т. 241. – С. 88–111.
34. *Котикова Е.А.* Нервная система Acoela, Plathelminthes и Rotifera: морфологический аспект. Автореф. ... д-ра биол. наук. – СПб., 2009. – 43 с.
35. *Котикова Е.А., Райкова О.И.* Особенности строения центральной нервной системы Acoela, Plathelminthes и Rotifera // *Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки.* – 2007. – Т. 149, кн. 3. – С. 126–131.
36. *Котикова Е.А., Райкова О.И.* Архитектоника центральной нервной системы Acoela, Plathelminthes и Rotifera // *Журн. эвол. биохим. и физиол.* – 2008. – Т. 44, № 1. – С. 84–94.
37. *Мамкаев Ю.В.* Очерки по морфологии бескишечных турбеллярий // *Труды Зоол. ин-та АН СССР.* – 1967. – Т. 44. – С. 26–108.
38. *Dörjes J.* Die Acoela (Turbellaria) der Deutschen Nordseeküste und ein neues System der Ordnung // *Zeitschr. Zool. Syst. Evolutionsforsch.* – 1968. – Bd. 6. – S. 56–452.
39. *Райкова О.И.* Ультраструктура нервной системы и органов чувств бескишечных турбеллярий // *Труды Зоол. ин-та АН СССР.* – 1989. – Т. 195. – С. 36–46.
40. *Raikova O.I., Reuter M., Gustafsson M.K.S., Maule A.G., Halton D.W., Jondelius U.* Basiepidermal nervous system in *Nemertoderma westbladi* (Nemertodermatida): GYIRFamide immunoreactivity // *Zoology (Jena, Ger.).* – 2004. – V. 107, No 1. – P. 75–86. – doi: 10.1016/j.zool.2003.12.002.
41. *Raikova O.I., Reuter M., Jondelius U., Gustafsson M.K.S.* An immunocytochemical and ultrastructural study of the nervous and muscular systems of *Xenoturbella westbladi*

- (Bilateria inc. sed.) // *Zoomorphology*. – 2000. – V. 120, No 2. – P. 107–118. – doi: 10.1007/s004350000028.
42. *Догель В.А.* Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1954. – 368 с.
43. *Попова Н.В., Мамкаев Ю.В.* О типах сенсилл у бескишечных турбеллярий // Труды Зоол. ин-та АН СССР. – 1987. – Т. 167. – С. 85–89.
44. *Bedini C., Ferrero E., Lanfranchi A.* The ultrastructure of ciliary sensory cells in two Turbellaria Acoela // *Tissue and Cell*. – 1973. – V. 5, No 3. – P. 359–372. – doi: 10.1016/S0040-8166(73)80030-8.
45. *Pfistermüller R., Tyler S.* Correlation of fluorescence and electron microscopy of F-actin-containing sensory cells in the epidermis of *Convoluta pulchra* (Platyhelminthes: Acoela) // *Acta Zoologica*. – 2002. – V. 83, No 1. – P. 15–24. – doi: 10.1046/j.1463-6395.2002.00095.x.
46. *Todt C., Tyler S.* Ciliary receptors associated with the mouth and pharynx of Acoela (Acoelomorpha): A comparative ultrastructural study // *Acta Zoologica*. – 2007. – V. 88, No 1. – P. 41–58. – doi: 10.1111/j.1463-6395.2007.00246.x.
47. *Grundfest H.* Evolution of electrophysiological properties among sensory receptor system // *Essays on physiological evolution* / Ed. by J.W.S. Pringle. – Oxford: Pergamon Press, 1965. – P. 107–138.

Поступила в редакцию
17.05.17

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

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

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

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

ISSN 2542-064X (Print)
ISSN 2500-218X (Online)

UCHENYE ZAPISKI KAZANSKOGO UNIVERSITETA. SERIYA ESTESTVENNYE NAUKI
(Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series)

2017, vol. 159, no. 3, pp. 421–432

**On the Origin of the Nervous System Based on Studying Sensillae
in Acoel Turbellarians (Acoela)**

*Ya.I. Zabotin**, *A.I. Golubev***

Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia

E-mail: *yaroslav_zabotin@rambler.ru, **anatolii.golubev_1937@mail.ru

Received May 17, 2017

Abstract

Acoel turbellarians (Acoela) are of great interest in discussions on the origin of the nervous system, because they are among the most primitive multicellular animals. In particular, we can trace that they

undergo all the main stages, which are characteristic of Bilateria in general, in formation of the nervous and sensory systems. The relatively simple organization of the nervous apparatus is, however, often accompanied in Acoela with the diversity of their epidermal sensory structures. During the ultrastructural investigation of *Convoluta convoluta*, the unusual sensillae containing myofibrils have been found. Each cell is clearly divided in height into the apical sensitive and basal contractile parts. The sensitive part bears one cilium with a thin transversely striated spindle-shaped rootlet; the basal part contains a bundle of myofibrils. The presence of sensory-muscular cells in Acoela allows further discussion on the origin of the nervous system in Bilateria. Along with N. Kleinenberg and O. and R. Hertwig's classical concepts, it is possible to suggest that the third scenario took place in this evolutionary process. Apparently, the sensitive and contractile parts of the sensory-muscular cell diverged into sensillae and muscle cells, respectively. Subsequently, both types of cells independently came into contact with the processes of neurons. This feature of acoel sensillae may be a consequence of still weak cell differentiation of these peculiar invertebrates and, at the same time, is a morphological basis for further divergence of two different tissues in higher bilaterally symmetrical animals. The revision of the literature data on the early periods of evolution of nervous-sensory apparatus in various taxa of lower invertebrates (sponges, coelenterates and acoel turbellarians) is presented.

Keywords: Acoela, nervous system, sensillae, sensory-muscular cells, evolution, phylogeny

Figure Captions

Fig. 1. Sensory muscular cells of *Convoluta convoluta*: *a* – single sensillum, *b* – group of sensillae. Scale: 1.0 μm . Designations: *C* – cilium, *CR* – cilium rootlet, *EC* – epidermal cell, *EMC* – epithelial-muscular cell, *MC* – muscle cell, *MF* – myofibrils, *NC* – neural cell, *SC* – sensillum cell, *SMC* – sensory-muscular cell.

Fig. 2. Schematic reconstruction of the origin and relation of nervous, sensory, and muscular systems in metazoans: *a* – according to N. Kleinenberg's "neuromuscular" theory [1], *b* – according to O. and R. Hertwig's "sensory" theory [2, 3], *c* – according to the original "sensory-muscular" hypothesis. For designations see Fig. 1.

References

1. Kleinenberg N. Hydra. Eine anatomische entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig, Engelman, 1872. 90 S. (In German)
2. Hertwig O., Hertwig R. Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusan. Leipzig, Vogel, 1878. 186 S. (In German)
3. Hertwig O., Hertwig R. Die Actinien anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht. *Jena. Z. Naturwiss. N.F.*, 1880, Bd. 7, S. 39–89. (In German)
4. Zavarzin A.A. Essays on Evolutionary Histology of Nervous System. Moscow, Leningrad, Medgiz, 1941. 380 p (In Russian)
5. Livanov N.A. Origin and first stages of the evolution of nervous system. *Probl. Sovrem. Biol.*, 1943, vol. 21, no. 4, pp. 385–414. (In Russian)
6. Beklemishev V.N. Foundations of Comparative Evolution of Invertebrates. Moscow, Nauka, 1964. 446 p. (In Russian)
7. Philippe H., Derelle R., Lopez P., Pick K., Borchellini D.C., Boury-Esnault N., Vacelet J., Renard E., Houliston E., Queinnec E., Da Silva C., Wincker P., Le Guyader H., Leys S., Jackson D., Schreiber F., Erpenbeck D., Morgenstern B., Worheide G., Manuel M. Phylogenomics revives traditional views on deep animal relationships. *Curr. Biol.*, 2009, vol. 19, no. 8, pp. 706–712. doi: 10.1016/j.cub.2009.02.052.
8. Borchellini C., Manuel M., Alivon E., Boury-Esnault N., Vacelet J., Le Parco Y. Sponge paraphyly and the origin of Metazoa. *J. Evol. Biol.*, 2001, vol. 14, no. 1, pp. 171–179. doi: 10.1046/j.1420-9101.2001.00244.x.
9. Nielsen C. Six major steps in animal evolution: Are we derived sponge larvae?. *Evol. Dev.*, 2008, vol. 1, no. 2, pp. 241–257. doi: 10.1111/j.1525-142X.2008.00231.x.

10. Müller W.E., Schröder H.C., Skorokhod A., Bünz C., Müller I.M., Grebenjuk V.A. Contribution of sponge genes to unravel the genome of the hypothetical ancestor of Metazoa (Urmetazoa). *Gene*, 2001, vol. 276, nos. 1–2, pp. 161–173.
11. Renard E., Vacelet J., Gazave E., Lapebie P., Borchiellini C., Ereskovsky A.V. Origin of the neurosensory system: New and expected insights from sponges. *Integr. Zool.*, 2009, vol. 4, no. 3, pp. 294–308. doi: 10.1111/j.1749-4877.2009.00167.x.
12. Maldonado M. The ecology of the sponge larva. *Can. J. Zool.*, 2006, vol. 84, no. 2, pp. 175–194. doi: 10.1139/z05-177.
13. Malakhov V.V. Mysterious Groups of Marine Invertebrates. Moscow, Izd. Mosk. Gos. Univ., 1990. 144 p. (In Russian)
14. Tuzet O., Pavans de Ceccatty M. Les cellules nerveuses de l'éponge *Sycon raphanus*. *O.S. C.R. Acad. Sci.*, 1952, vol. 234, pp. 1341–1396. (In French)
15. Tuzet O., Pavans de Ceccatty M. Les cellules nerveuses de l'éponge calcaire homocoel *Leucandra johnstoni*. *O.S. C.R. Acad. Sci.*, 1953, vol. 236, pp. 1447–1449. (In French)
16. Pavans de Ceccatty M. Coordination in sponges. The foundations of integration. *Am. Zool.*, 1974, vol. 14, no. 3, pp. 895–903.
17. Lentz T.L. Histochemical localization of neurohumors in a sponge. *J. Exp. Zool.*, 1966, vol. 162, no. 2, pp. 171–180. doi: 10.1002/jez.1401620204.
18. Thiney Y. Morphologie et cytochimie ultrastructurale de l'oscule d'*Hippospongia communis* LMK et de sa regeneration. Thèse, Univ. Claude Bernard, 1972. 63 p.
19. Weyrer S., Rützler K., Rieger R. Serotonin in Porifera? Evidence from developing *Tedania ignis*, the Caribbean fire sponge (Demospongiae). *Mem. Queensl. Mus.*, 1999, vol. 44, pp. 659–665.
20. Richards G.S., Simionato E., Perron M., Adamska M., Vervoort M., Degnan B.M. Sponge genes provide new insight into the evolutionary origin of the neurogenic circuit. *Curr. Biol.*, 2008, vol. 18, no. 15, pp. 1156–1161. doi: 10.1016/j.cub.2008.06.074.
21. Garm A., Poussart Y., Parkefelt L., Ekström P., Nilsson D.E. The ring nerve of the box jellyfish *Tripedalia cystophora*. *Cell Tissue Res.*, 2007, vol. 329, no. 1, pp. 147–157. doi: 10.1007/s00441-007-0393-7.
22. Parkefelt L., Ekström P. Prominent system of RFamide immunoreactive neurons in the rhopalia of box jellyfish (Cnidaria: Cubozoa). *J. Comp. Neurol.*, 2009, vol. 516, no. 3, pp. 157–165. doi: 10.1002/cne.22072.
23. Watanabe H., Fujisawa T., Holstein T.W. Cnidarians and the evolutionary origin of the nervous system. *Dev., Growth Differ.*, 2009, vol. 51, no. 3, pp. 167–183. doi: 10.1111/j.1440-169X.2009.01103.x.
24. Galliot B., Quiquand M., Ghila L., De Rosa R., Milijkovic-Licina M., Chera S. Origin of neurogenesis, a cnidarian view. *Dev. Biol.*, 2009, vol. 332, no. 2, pp. 2–24. doi: 10.1016/j.ydbio.2009.05.563.
25. Martin V. Development of nerve cells in hydrozoan planulae. I. Differentiation of ganglionic cells. *Biol. Bull.*, 1988, vol. 174, no. 3, pp. 319–329. doi: 10.2307/1541957.
26. Martin V. Development of nerve cells in hydrozoan planulae. II. Examination of sensory cell differentiation using electron microscopy and immunocytochemistry. *Biol. Bull.*, 1988, vol. 175, no. 1, pp. 65–78. doi: 10.2307/1541894.
27. Piraino S., Zega G., Di Benedetto C., Leone A., Dell'Anna A., Pennati R., Carnevali D.C., Schmid V., Reichert H. Complex neural architecture in the diploblastic larva of *Clava multicornis* (Hydrozoa, Cnidaria). *J. Comp. Neurol.*, 2011, vol. 519, no. 10, pp. 1931–1951. doi: 10.1002/cne.22614.
28. Mamkaev Yu.V., Kotikova E.A. On the morphological features of the nervous apparatus of acoel turbellarians. *Zool. Zh.*, 1972, vol. 51, no. 4, pp. 477–489. (In Russian)
29. Ivanov A.V., Mamkaev Yu.V. Turbellarian Worms (Turbellaria), Their Origin and Evolution. Leningrad, Nauka, 1973. 221 p. (In Russian)
30. Golubev A.I. Electron Microscopy of the Worm Nervous System. Kazan, Izd. Kazan. Univ., 1982. 109 p. (In Russian)
31. Golubev A.I. Evolutionary regularities of the nervous system in scolecid and annelid (ultrastructural aspect). *Doct. Biol. Sci. Diss.* Kazan, 1986. 392 p. (In Russian)

32. Joffe B.I. Morphological regularities of the evolution of nervous system in flatworms: Different variants of orthogon and its relation to the body shape. *Tr. Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1990, vol. 221, pp. 87–125 (In Russian)
33. Kotikova E.A. The orthogon of the Plathelminthes and main trends of its evolution. *Tr. Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1991, vol. 241, pp. 88–111. (In Russian)
34. Kotikova E.A. The nervous system of Acoela, Plathelminthes, and Rotifera: Morphological aspect. *Doct. Biol. Sci. Diss.* St. Petersburg, 2009. 43 p. (In Russian)
35. Kotikova E.A., Raikova O.I. Features of central nervous system structure in Acoela, Plathelminthes, and Rotifera. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2007, vol. 149, no. 3, pp. 126–131. (In Russian)
36. Kotikova E.A., Raikova O.I. Architectonics of the central nervous system of Acoela, Plathelminthes, and Rotifera. *J. Evol. Biochem. Physiol.*, 2008, vol. 44, no. 1, pp. 95–108. (In Russian)
37. Mamkaev Yu.V. Essays on the morphology of acoelous turbellarians. *Tr. Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1967, vol. 44, pp. 26–108. (In Russian)
38. Dörjes J. Die Acoela (Turbellaria) der Deutschen Nordseeküste und ein neues System der Ordnung. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.*, 1968, Bd. 6, S. 56–452. (In German)
39. Raikova O.I. Ultrastructure of the nervous system and sensory organs in acoel turbellarians. *Tr. Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1989, vol. 195, pp. 36–46. (In Russian)
40. Raikova O.I., Reuter M., Gustafsson M.K.S., Maule A.G., Halton D.W., Jondelius U. Basiepidermal nervous system in *Nemertoderma westbladi* (Nemertodermatida): GYIRFamide immunoreactivity. *Zoology (Jena, Ger.)*, 2004, vol. 107, no. 1, pp. 75–86. doi: 10.1016/j.zool.2003.12.002.
41. Raikova O.I., Reuter M., Jondelius U., Gustafsson M.K.S. An immunocytochemical and ultrastructural study of the nervous and muscular systems of *Xenoturbella westbladi* (Bilateria inc. sed.). *Zoomorphology*, 2000, vol. 120, no. 2, pp. 107–118. doi: 10.1007/s004350000028.
42. Dogiel V.A. Oligomerization of Homologous Organs as One of the Main Pathways of Animal Evolution. Leningrad, Izd. Leningr. Univ., 1954, 368 p. (In Russian)
43. Popova N.V., Mamkaev Yu.V. On the types of sensillae in acoel turbellarians. *Tr. Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 1987, vol. 167, pp. 85–89. (In Russian)
44. Bedini C., Ferrero E., Lanfranchi A. The ultrastructure of ciliary sensory cells in two Turbellaria Acoela. *Tissue Cell*, 1973, vol. 5, no. 3, pp. 359–372. doi: 10.1016/S0040-8166(73)80030-8.
45. Pfistermüller R., Tyler S. Correlation of fluorescence and electron microscopy of F-actin-containing sensory cells in the epidermis of *Convoluta pulchra* (Platyhelminthes: Acoela). *Acta Zool.*, 2002, vol. 83, no. 1, pp. 15–24. doi: 10.1046/j.1463-6395.2002.00095.x.
46. Todt C., Tyler S. Ciliary receptors associated with the mouth and pharynx of Acoela (Acoelomorpha): A comparative ultrastructural study. *Acta Zool.*, 2007, vol. 88, no. 1, pp. 41–58. doi: 10.1111/j.1463-6395.2007.00246.x.
47. Grundfest H. Essays on Physiological Evolution. *Evolution of Electrophysiological Properties among Sensory Receptor System*. Oxford, Pergamon Press, 1965, pp. 107–138.

⟨ **Для цитирования:** Заботин Я.И., Голубев А.И. О происхождении нервной системы по данным изучения сенсилл бескишечных турбеллярий (Асоела) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2017. – Т. 159, кн. 3. – С. 421–432. ⟩

⟨ **For citation:** Zabotin Ya.I., Golubev A.I. On the origin of the nervous system based on studying sensillae in acoel turbellarians (Acoela). *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2017, vol. 159, no. 3, pp. 421–432. (In Russian) ⟩