

УДК 595.123

НЕРВНАЯ СИСТЕМА И МУСКУЛАТУРА ПАРАЗИТИЧЕСКОЙ ТУРБЕЛЛЯРИИ *Notentera ivanovi* (Plathelminthes, Fecampiida)

© 2017 г. О. И. Райкова^{1,2,*}, Е. А. Котикова¹, Т. А. Фролова²

Представлено академиком РАН О.Н. Пугачевым 17.03.2017 г.

Поступило 03.04.2017 г.

Впервые с помощью гистохимических методов и конфокальной сканирующей микроскопии описана архитектура мускулатуры и холинэргической нервной системы у паразитической беломорской турбеллярии *Notentera ivanovi*. Показано, что стенка тела состоит из слоёв кольцевых и продольных мышц, между которыми впервые описаны диагональные мышцы. Нервная система относится к типу регулярного частого ортогона с сильно выраженными элементами радиальности. Вопрос о том, является ли такой тип ортогона филогенетическим признаком группы или определяется уплощённой округлой формой тела, требует исследования других представителей фекампиид.

DOI: 10.7868/S0869565217230268

Нервная и мышечная системы считаются наиболее эволюционно-консервативными системами органов, следовательно, они представляют потенциальный интерес для исследования макроэволюционных процессов. Особое внимание зоологов и паразитологов привлекают эволюционные преобразования нейромускульных систем в группах, близких к корням паразитических плоских червей (Neodermata). Повсеместно применяемые ныне молекулярно-филогенетические методики разрешили многие спорные вопросы зоологической систематики и филогении, но пока не смогли однозначно выявить группу турбеллярий, наиболее близкую к корням паразитических плоских червей [1–3]. Именно в связи с этой проблемой нами был выбран объект исследования – турбеллярия *Notentera ivanovi* Joffe, Selivanova, Kornakova, 1997, паразит кишечника беломорской полихеты *Micronephthys minuta*. Это представитель редкой группы паразитических турбеллярий Fecampiida, примечательных тем, что спермиогенез у них протекает по тому же типу (Revertospermata), что и у паразитических плоских червей Neodermata [4]. Отсюда интерес к этой группе турбеллярий, как к возможным предкам Neodermata, хотя нервная система и мускулатура представителей этой группы пока не были исследованы современными методами иммуногистохимии или гистохимии

в сочетании с конфокальной микроскопией. Полагаться же на описания структур, основанные только на традиционных гистологических методах, нельзя ввиду их низкого разрешения.

Настоящее сообщение представляет собою первое описание мускулатуры и нервной системы турбеллярии – фекампииды.

Около 30 экз. *Notentera ivanovi* были собраны в окрестностях Беломорской биостанции ЗИН. Хозяина *Notentera ivanovi*, полихету *Micronephthys minuta*, добывали драгированием с глубины около 10 м у Коровьей Вараки. Материал фиксировали по Буэну в модификации Стефанини–де Мартини–Замбони или в 4%-м нейтральном формалине. Для исследования мускулатуры применяли гистохимическую окраску фаллоидином [5] в сочетании с конфокальной микроскопией. Для исследования нервной системы применяли гистохимический метод выявления холинэстераз по Жеребцову [6]. Выявление холинэстераз следует рассматривать как не прямое доказательство присутствия ацетилхолина и связанной с ним холинэргической передачи в синапсах нервной системы. Используемая в наших экспериментах инкубационная среда содержала ацетилхолин, поэтому если в тканях турбеллярии присутствует холинэстераза, фермент, гидролизующий ацетилхолин и топографически связанный с нервной системой, то гистохимическая реакция даст чёткую картину строения основных проводящих путей [6].

Представляем результаты нашего исследования.

¹Зоологический институт Российской Академии наук, Санкт-Петербург

²Санкт-Петербургский государственный университет

*E-mail: oraikova@gmail.com

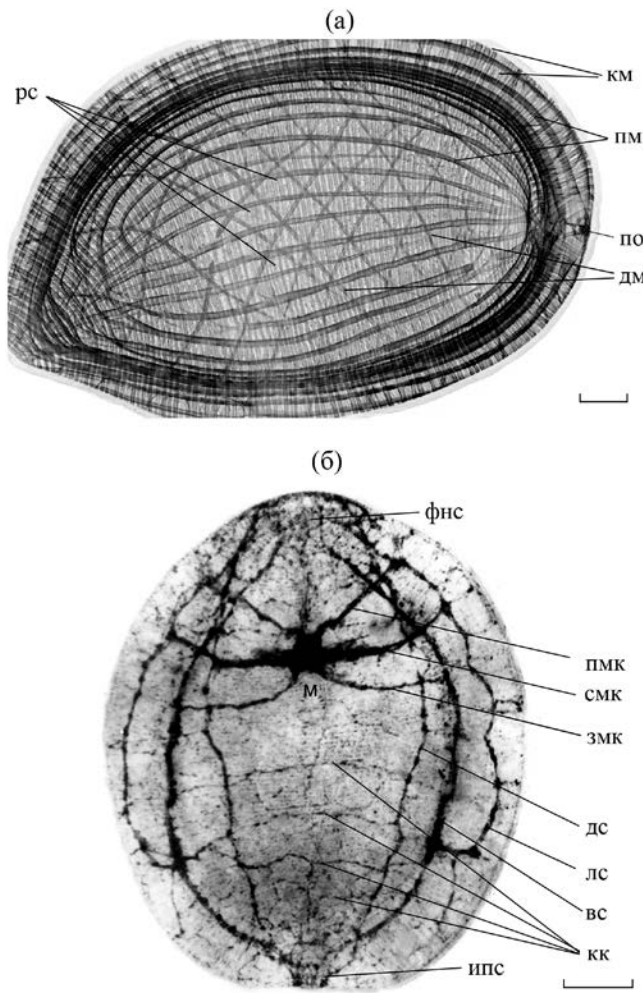


Рис. 1. Мускулатура *Notentera ivanovi* (а), вид с вентральной стороны, окраска фаллоидином-TRITC и её холинергическая нервная система (б), вид с дорсальной стороны, окраска по Жеребцову. (вс) – вентральный нервный ствол, (дм) – диагональные мышцы, (дс) – дорсальный нервный ствол, (змк) – задний мозговой корешок, (ипс) – иннервация половой системы, (кк) – кольцевая комиссура, (км) – кольцевые мышцы, (лс) – латеральный нервный ствол, (м) – мозг, (пм) – продольные мышцы, (пмк) – передний мозговой корешок, (по) – половое отверстие, (рс) – ромбовидные структуры, (смк) – средний мозговой корешок, (фнс) – фронтальная нервная сеть. Масштаб 100 мкм.

Архитектура мускулатуры. Мускулатура стенки тела *Notentera ivanovi* включает кольцевые, диагональные и продольные мышцы. Именно в такой последовательности они располагаются под базальной пластинкой эпидермиса, формируя кожно-мышечный мешок, свойственный турбелляриям. Наружные кольцевые мышцы толщиной примерно 6,5–7 мкм на переднем и заднем концах тела располагаются плотным слоем на расстоянии

до 3,5 мкм друг от друга. Ближе к центру они начинают расходиться на 4–7 мкм. Под ними следуют диагональные мышцы с толщиной волокон примерно 10 мкм. Диагональная мускулатура по всему телу турбеллярии характеризуется пересечением двух мышечных слоев, идущих по диагонали навстречу друг другу: первый слой составляют мышцы, ориентированные сверху вниз, второй – внахлест снизу вверх. При пересечении этих слоев диагональных мышц возникают ромбовидные структуры, более правильные в средних областях тела. Их размеры напрямую связаны с длиной турбеллярии, но самые крупные всегда выявляются в передней трети тела (рис. 1а). Самый глубокий слой стенки тела образуют сильные продольные мускульные волокна толщиной 13 мкм, лежащие на расстоянии 10–17 мкм друг от друга, с максимальными промежутками в средней области тела. В латеральных областях тела до 6 краевых продольных мышц толщиной 13 мкм сближаются и частично сливаются друг с другом, образуя мощные мускульные ленты (рис. 1а). Появление этих структур приводит к нарушению геометрии расположения диагональных мышц. У переднего конца тела мускульные ленты правой и левой сторон соединяются друг с другом более тонкими участками толщиной 5–7 мкм. Прочие продольные мышцы “поворачивают” назад, иногда не доходя до переднего конца животного, и переходят на противоположную сторону тела (рис. 1а). Вышеприведённые замеры сделаны на экземпляре 1,3 мм длиной.

У *N. ivanovi* отсутствует пищеварительная система и ротовое отверстие, соответственно, отсутствует и специализация кожно-мышечного мешка на вентральной стороне тела. Половая система устроена очень просто и расположена на заднем конце тела с задним терминальным отверстием, окружённым мускулистым сфинктером, дериватом продольной мускулатуры (рис. 1а). Половое отверстие располагается в месте соединения пары продольных мышц, к которым подходят соседние продольные мускульные волокна и ряд тонких радиальных тяжей.

Архитектура нервной системы. Мозг *N. ivanovi* лежит на границе передней трети тела ближе к дорсальной стороне и имеет форму 6-лучевой звезды, от которой отходят три пары длинных, одинаковых по мощности, мозговых корешков (рис. 1б). При длине тела червя, равной 740 мкм, длина нейропиля мозга по средней оси тела составляет 50 мкм. Корешки мозга идут к парным вентральным, дорсальным и латеральным продольным стволам, сдвинутым на боковые участки тела. Самые короткие задние мозговые корешки подходят к сильным вентральным стволам. Средние корешки приблизительно на середине своей длины раздваиваются и дают короткие

веточки к дорсальным стволам, а более длинные веточки — к вентральным, а затем и к латеральным стволам. Передние корешки направляются прямо к краевым латеральным стволам. Продольные стволы соединяются семью кольцевыми комиссурами (рис. 1б). Первые три комиссуры включают мозговые корешки, а остальные комиссуры равномерно распределяются в постцеребральной области тела. На переднем конце латеральные стволы соединяются друг с другом, а вентральные и дорсальные подходят к ним. При этом все стволы дают веточки, иннервирующие передний конец тела, так что образуется фронтальное нервное сплетение (рис. 1б). На заднем конце тела вентральные стволы соединяются с латеральными, а дорсальные подходят к ним. От задних частей нервных стволов отходят веточки, иннервирующие заднее терминальное половое отверстие и просто устроенную половую систему (рис. 1б). По всему телу проявляется тонкий и редкий субмышечный плексус.

Notentera ivanovi, новая паразитическая турбеллярия из кишки полихет, была впервые описана Иоффе и др. [7]. В цитируемой работе авторы обнаружили при описании мускулатуры только слои кольцевых и продольных мышц, не выявив диагональных. По-видимому, на поперечных гистологических срезах было трудно различить практически одинаковые по мощности кольцевые и более редкие диагональные мышцы. Не было и описания мощных продольных латеральных мышечных лент, сокращение которых, вероятно, обеспечивает присасывание животного вентральной стороной к стенке кишки полихеты.

Что касается нервной системы, то описанный нами у *Notentera* тип ортогона следует отнести к регулярному частому типу с сильно выраженными элементами радиальности по классификации Котиковой [8]. Причина появления такого типа ортогона у *Notentera* пока не очевидна. Округлая и уплощённая форма тела этой турбеллярии может служить объяснением перехода от регулярного ортогона к радиальному. Подобный феномен наблюдается, например, у моногеней с широким

листовидным телом [8]. С другой стороны, радиализированный ортогон может быть характерным филогенетическим признаком всех фекампид, что можно подтвердить или опровергнуть лишь при изучении добавочных представителей этой ранее не исследованной в отношении нервной системы группы. Соответственно, архитектура нервной системы может послужить важным филогенетическим признаком при выяснении вопроса о сестринской группе Neodermata.

Работа выполнена с использованием оборудования ресурсного центра МР СПбГУ “Развитие молекулярных и клеточных технологий” и центра коллективного пользования “Таксон” при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации бюджетной темы № АААА-А17-117030110029-3 и поддержана грантами РФФИ 16-04-00593 и 15-29-02650.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Norén M., Jondelius U. // Zool. Scr. 2002. V. 31. № 4. P. 403–414.
2. Bagueñà J., Riutort M. // Canad. J. Zool. 2004. V. 82. № 2. P. 168–193.
3. Laumer C.E. Isolated Branches in the Phylogeny of Platyhelminthes. Doctoral dissertation. Harvard: Harvard Univ.; Graduate School of Arts & Sciences, 2015. 216 p.
4. Kornakova E.E., Joffe B.I. // Acta Zool. 1999. V. 80. № 2. P. 135–152.
5. Котикова Е.А., Райкова О.И. // Зоол. журн. 2014. Т. 93. № 3. С. 479–488.
6. Котикова Е.А. // Паразитология. 1967. Т. 1. № 1. С. 79–81.
7. Иоффе Б.И., Селиванова Р.В., Корнакова Е.Е. // Паразитология. 1997. Т. 31. № 2. С. 126–131.
8. Котикова Е.А. // Тр. ЗИН АН СССР. 1991. Т. 241. С. 88–112.