

МАТЕРИАЛЫ
КОНФЕРЕНЦИИ

УДК 594:595.124:591.88

**ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ И ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА
КАТЕХОЛАМИНЕРГИЧЕСКИХ СИСТЕМ У ГАСТРОПОД И НЕМЕРТИН,
ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ**

© 2019 г. О. В. Зайцева*, @, А. Н. Шумеев*, С. А. Петров*

*Зоологический институт РАН, Россия, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 1

@E-mail: ovzaitseva@inbox.ru

Поступила в редакцию 14.05.2018 г.

После доработки 31.07.2018 г.

Принята к публикации 31.07.2018 г.

Представлены данные по распределению катехоламинсодержащих регуляторных клеток и иннервации ими различных частей тела и органов у представителей гастропод и немертин. Показаны общие и специфические закономерности морфогенеза катехоламинергических нейроэндокринных систем, приведены данные, свидетельствующие в пользу универсальности ряда принципов их организации и функций. Отмечено, что результаты исследования позволяют предположить участие катехоламинергических систем в осуществлении механосенсорных функций, локомоции и других двигательных актов, в регуляции работы пищеварительной системы, в работе связанных с половыми функциями эндокринных желез, в выполнении центральных интегративных функций, а также в реализации различных форм защитно-оборонительного поведения.

DOI: 10.1134/S0002332919010120

Нейроны, синтезирующие биогенные амины (катехоламины (КА) и серотонин), — важные составляющие периферической и центральной нервной систем всех исследованных к настоящему времени беспозвоночных и позвоночных животных. Моноаминергические нейроны одни из первых появляются в ходе эволюции и онтогенеза животных и играют важную роль в их морфогенезе (Сахаров, 1974; Hay-Schmidt, 1990; Joffe, Kotikova, 1991; Croll *et al.*, 1997; Voronezhskaya *et al.*, 1999; Dickinson *et al.*, 2000; Welsh, Williams, 2004; Croll, 2006; Baratte, Bonnaud, 2009). Наиболее распространенный катехоламин у беспозвоночных — дофамин. Показано, что у позвоночных животных дофамин- и серотонинергические системы осуществляют регуляцию нейроэндокринных, репродуктивных, пищеварительных и поведенческих функций (Овсянников, 2005; Пушина, 2009). Есть сведения о том, что эти системы играют сходную роль и у представителей беспозвоночных (Solon, Koopowitz, 1981; Schlawny *et al.*, 1991; Smith *et al.*, 1998; Croll *et al.*, 1999; Faccioni-Heuser *et al.*, 2004; Wyeth, Croll, 2011). Отмечено важное для регуляции поведения у животных разного уровня организации паракринное действие этих веществ (Овсянников, 2005; Дьяконова, 2012). Известно, что КА и серотонин (5-НТ), по всей видимости, выступают в качестве антагонистов при формировании основных форм поведения у животных (защитно-оборонительного и пищевого, связан-

ного с поисковыми реакциями). Повышенные концентрации 5-НТ приводят к преобладанию у представителей разных по уровню организации животных пищевого поведения над защитно-оборонительным (Дьяконова, 2012). Для дальнейшего понимания функциональной роли и становления моноаминергических систем в ходе фило- и онтогенеза животных необходимы сведения по беспозвоночным, которые в этом плане остаются мало изученными. Прежде всего, это относится к катехоламинергическим (КАе) системам, выявление которых сопряжено с рядом методических трудностей.

Цель работы — анализ и обобщение собственных экспериментальных данных по особенностям и общим закономерностям становления и развития КАе регуляторных систем в ходе исторического развития у ряда разных по общему уровню организации, среде обитания, образу жизни и систематическому положению представителей брюхоногих моллюсков и немертин.

Особое внимание в работе уделено КАе клеткам периферической нервной системы, где концентрируются сенсорные и эффекторные элементы нервной системы. Исследование локализации и особенностей распределения отростков, содержащих КА клеток в различных участках тела и органах с известной функцией, может способствовать пониманию роли КА в жизнедеятельности исследованных животных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследования были выбраны взрослые, а в отдельных случаях и ювенильные особи представителей брюхоногих моллюсков из подкласса морских Opisthobranchia из отряда Doridida – *Cadlina laevis* (L., 1758) сем. Chromodorididae, а из отряда Nudibranchia – *Nudibranchus rupium* (Müller, 1842) сем. Eubranchidae, *Coryphella verrucosa* (M. Sars, 1829) сем. Flabellinidae и *Aeolidia papillosa* (Linnaeus, 1761) сем. Aeolidiidae. Кроме этого исследовались представители наземных легочных улиток и слизней из отряда Stylommatophora – *Achatina fulica* (Bowdich, 1822) сем. Achatinidae и *Lehmannia valentiana* (Férussac, 1821) сем. Limacidae, а также в качестве представителей немертин – *Lineus ruber* (Müller, 1774) (Anopla: Pilidiophora).

Морских представителей моллюсков собирали на Белом море на биологической станции “Картеш” ЗИН РАН и содержали в лабораторных условиях, максимально приближенных к естественным. Слизней брали из оранжереи Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, а улиток – из лабораторной культуры лаборатории эволюционной морфологии ЗИН РАН.

Выявление КА осуществляли с помощью формальдегид-глутаральдегидного флуоресцентно-гистохимического метода (FaGlu) Фернесса с соавт. (Furness *et al.*, 1977) в модификации Воронежской с соавт. (Voronezhskaya *et al.*, 1999), а также с помощью гистохимического метода GIF вызванной флуоресценции КА с помощью глиоксиловой кислоты (De la Torre, Surgeon, 1976).

Для выявления КА методом FaGlu животных фиксировали 2–4 ч при комнатной температуре в 4%-ном растворе параформальдегида и 0.5%-ном растворе глутаральдегида в 0.01 М фосфатно-солевом буфере (PBS) с pH 7.3. После фиксации объекты размещали на предметном стекле, высушивали под вентилятором 2 ч при комнатной температуре и заключали в 80%-ный глицерин на PBS. Для изучения использовали тотальные препараты отдельных отпрепарированных частей тела и органов животных и целых небольших животных. Визуализацию свечения КА осуществляли с помощью микроскопа Leica DM 4000B с флуоресцентным фильтром Leica E4 и камерой Leica DFC350FX. После использования фиксатора с pH 7.3 выявлялись только КА (Wreford *et al.*, 1982), которые обладали характерным голубым свечением. 5-НТ, который также может выявляться методом FaGlu и иметь желто-зеленоватое свечение, не обнаруживался на исследованных препаратах, поскольку для его выявления используется обычно фиксация в более щелочной среде с pH 10 (Wreford *et al.*, 1982).

Выявление КА с помощью глиоксиловой кислоты (GA) методом GIF проводили путем фиксации живых объектов в свежеприготовленном рабочем

растворе GA (1 ч при 4°C). После этого объекты размещали на предметных стеклах и высушивали (30 мин при комнатной температуре под вентилятором, затем 30 мин при 60°C). Высушенные объекты заключали в вазелиновое масло. Рабочий раствор GA готовили по прописи: растворить 92 мг GA (Sigma-Aldrich, Германия, кат. № G10601) в 1 мл дистиллированной воды (финальная концентрация 1 М), добавить 92 мг NaHCO₃, после окончания нейтрализации добавить НЕРЕС (финальная концентрация 0.1 М) и 100 мг сахарозы (финальная концентрация 300 мМ).

Окрашенные методом GIF препараты, а также часть препаратов, окрашенных методом FaGlu, исследовали с помощью конфокального микроскопа Leica TCS SP5 центра коллективного пользования “Таксон” ЗИН РАН (“<http://www.ckr-rf.ru/ckp/3038/>”). Флуоресценцию КА возбуждали фиолетовым лазером (405 нм) и регистрировали в диапазоне 420–480 нм, что соответствует спектру эмиссии КА (Wreford *et al.*, 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Большое число клеток, содержащих КА, выявляется у всех исследованных животных во всех ганглиях центральной нервной системы (ЦНС) и на периферии в стенке тела и во внутренних органах. Прежде всего, обращает на себя внимание достаточно равномерное и сходное распределение катехоламинсодержащих (КАс) клеток по всему кожному покрову у гастропод и немертин, включая стенку их тела, голову (головную лопасть у немертин), а также мантию и ногу у гастропод (рис. 1, 2). Все эти клетки обычно лежат по одной или однотипными небольшими группами и образуют сенсорные окончания на поверхности эпителия. Они в целом сходны по строению: имеют биполярную форму, их короткий чувствительный периферический отросток оканчивается на поверхности покровного эпителия небольшим расширением, несущим пучок ресничек, а центральные отростки образуют нервные сплетения в стенке тела или головы и направляются по соответствующим нервам к ЦНС.

Реснички КАс клеток также проявляют характерную для КА голубую флуоресценцию, однако вследствие малого количества в них КА быстро выгорают при наблюдении в микроскоп. Различия между указанными рецепторными клетками заключаются только в их расположении по отношению к покровному эпителию и выраженности периферического отростка. Клетки, тела которых лежат под эпителием, имеют более длинные периферические отростки. У расположенных в эпителии КАс клеток периферические отростки более короткие и в отдельных случаях могут отсутствовать. Тогда реснички располагаются на суженной у поверхности эпителия апикальной поверхности

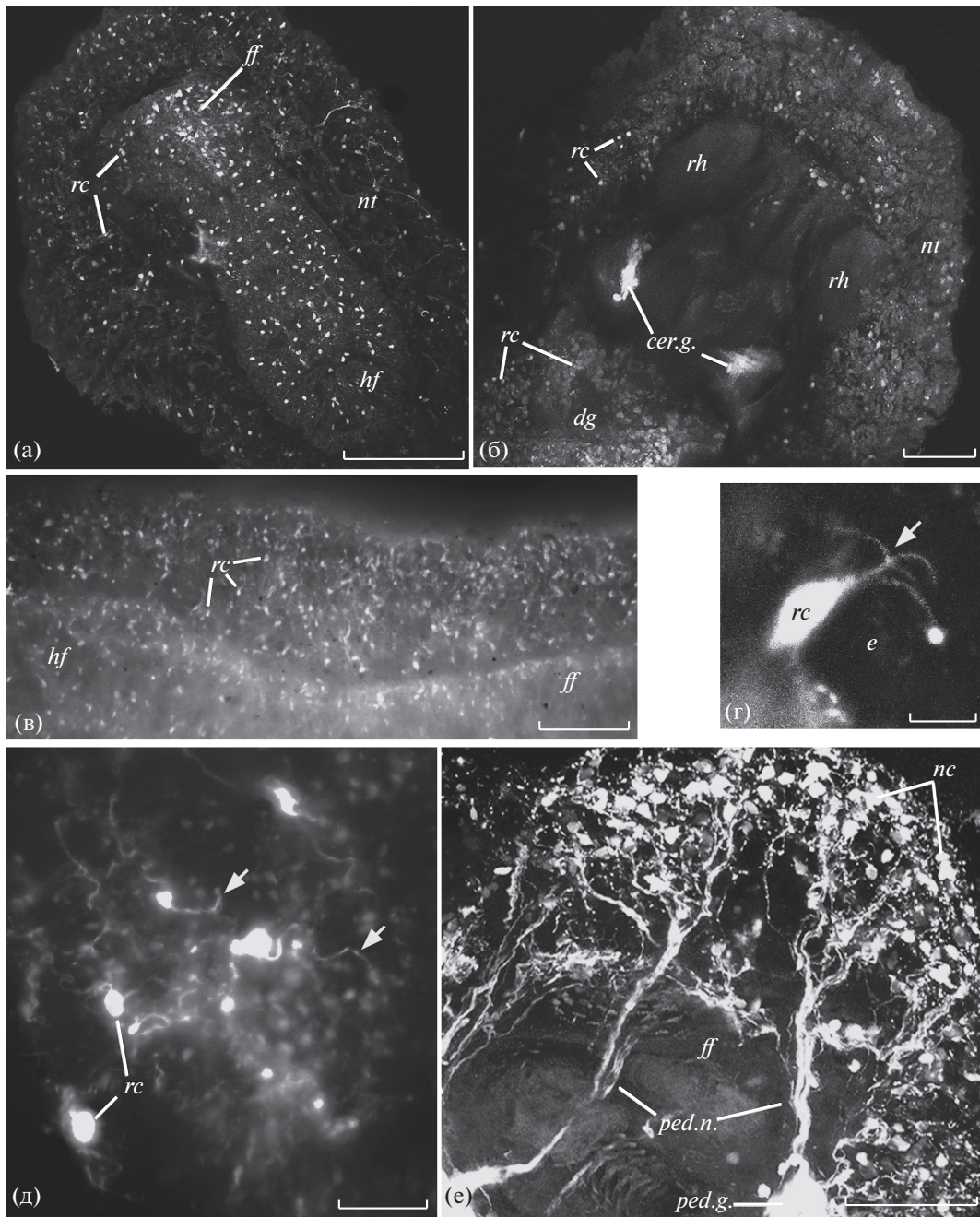


Рис. 1. Распределение катехоламинов в кожных покровах гастропод *Cadlina laevis* (а, б, е), *Coryphella verrucosa* (в), *Nudibranchius rupium* (д) и *Aelidia papillosa* (г). Реконструкции по сделанным на разной глубине сериям оптических срезов, полученных на конфокальном (а, б, е) и флуоресцентном (в–д) микроскопах. Флуоресцентные гистохимические методы FaGlu (а, г, д) и GIF (б, в, е). *cer.g.* – церебральный ганглий, *dg* – пищеварительная железа, *e* – эпителий, *ff* и *hf* – передняя и задняя части подошвы ноги соответственно, *nc* – нервные клетки, *nt* – нотум, *ped.g.* – педальный ганглий, *ped.n.* – педальный нерв, *rc* – КАС рецепторные клетки, *rh* – ринофор, стрелками обозначены реснички на апикальной поверхности катехоламинсодержащих рецепторных клеток. Масштаб: 100 (а, в), 50 (б, д, е) и 5 (г) мкм.

клетки (рис. 1г). Такие различия, очевидно, не связаны с разной функцией клеток, а отражают происходящие в ходе эволюции у всех животных процессы постепенного погружения нервных элементов под эпителий (Беклемишев, 1964). Они были показаны ранее на рецепторных клет-

ках брюхоногих моллюсков разных таксономических групп (Zaitseva 1984, 1994, 1997, 1998, 1999; Зайцева, 2000) и выявлены у представителей нескольких видов немертин (Markosova *et al.*, 2007; Zaitseva *et al.*, 2007). В отдельных местах кожных покровов исследованных животных описанные

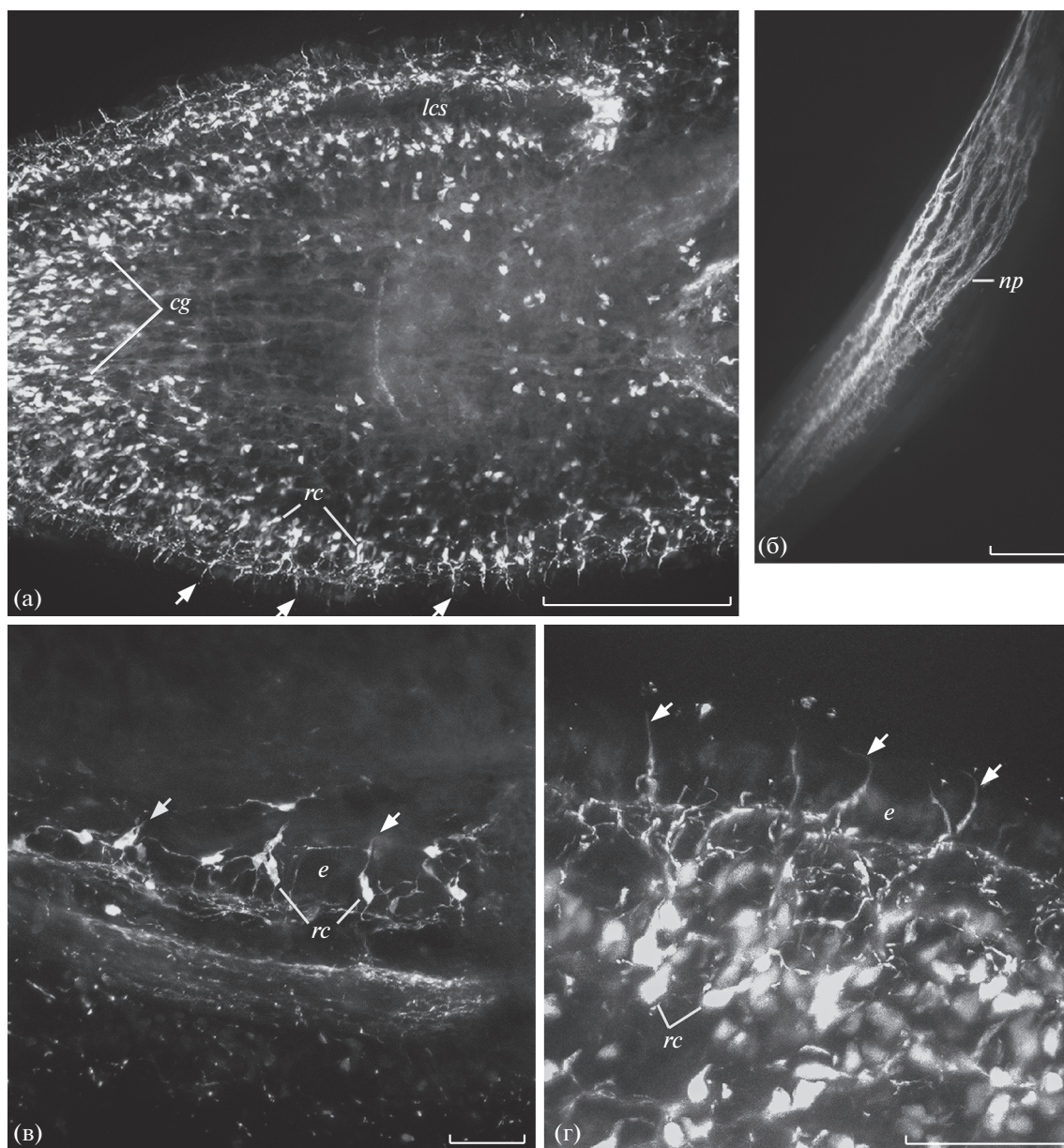


Рис. 2. Распределение катехламинов у немертины *Lineus ruber*. а – головная лопасть; б, в – катехоламинсодержащие рецепторные клетки в кожных покровах головы и стенки тела соответственно; г – ретрактор хобота. Реконструкции по сделанным на разной глубине сериям конфокальных оптических срезов тотальных препаратов целого животного (а–в) и изолированного хобота с ретрактором (г). Методы GIF (а–в) и FaGlu (г). *cg* – церебральные железы, *lcs* – латеральные церебральные щели, *nr* – нервные отростки, остальные обозначения такие же, как на рис. 1. Масштаб: 100 (а, б) и 25 (в, г) мкм.

выше КАс рецепторные клетки располагаются немного плотнее. К ним относятся область рта у моллюсков и немертин, латеральные церебральные щели немертин (рис. 2а), вентральная поверхность передних и фронтальная поверхность задних головных щупалец у представителей моллюсков из отр. Nudibranchia. В подошве ноги всех исследованных моллюсков и в стенке тела немертин обнаруживается некоторое количество КАс субэпителиальных биполярных рецепторных клеток с ветвящимся

в эпителии периферическим чувствительным отростком.

Значительное количество КАс нервных клеток, судя по распределению терминальных ветвлений их отростков, участвует в иннервации мускулатуры стенки тела, хобота (особый орган для ловли добычи и защиты) и его ретрактора у немертин (рис. 2б). У всех исследованных моллюсков большое количество КАс нейронов обнаруживается в ноге, где их отростки образуют нервные сплете-

ния в мускулатуре (рис. 1е). Эти нейроны располагаются в ноге тремя парными симметричными группами по числу нервов педальных ганглиев, в которые уходит часть их отростков. Первая пара этих групп локализуется и иннервирует переднюю часть ноги, вторая — среднюю, а третья — заднюю. Активное участие КАс клеток в иннервации мускулатуры у всех исследованных животных свидетельствует о важной роли КА в регуляции локомоции и других двигательных актов.

Хотя данные по распределению КАс регуляторных клеток у других беспозвоночных немногочисленны, можно отметить, что наличие большого числа КАс рецепторных клеток в кожных покровах, включая область рта, и участие КА в иннервации мускулатуры тела были выявлены и у других видов немертин (*Zaitseva et al.*, 2007; *Zaitseva, Petrov*, 2013), у брюхоногого моллюска *Lymnaea stagnalis* (*Croll et al.*, 1999; *Wyeth, Croll*, 2011), у представителей плоских червей (*Joffe, Kotikova*, 1991; *Welsh, Williams*, 2004), у аннелид (*Фоминых*, 1982; *Schlawny et al.*, 1991) и у мшанок (*Shunkina et al.*, 2014). Рядом исследователей была показана КАе иннервация ноги у брюхоногих и двусторчатых моллюсков уже на ранних стадиях их развития (*Croll et al.*, 1997, 1999; *Smith et al.*, 1998; *Dickinson et al.*, 2000; *Faccioni-Heuser et al.*, 2004; *Croll*, 2006). Участие КА в регуляции мышечных сокращений хобота у немертин доказано электрофизиологическими методами на примере немертины *Paranemertes peregrina* (*Solon, Koopowitz*, 1981). Электрофизиологическими методами показано также участие дофамина в активации перистальтики мускулатуры стенки тела у дождевого червя. При этом основную роль в активации этой перистальтики играют дофоаминергические сенсорные системы (*Bieger, Hornykiewicz*, 1972).

Значительное число КАе клеток обнаружено нами в церебральных железах у немертин (рис. 2а). Им приписывают эндокринную функцию и участие в регуляции полового поведения (*Ferraris*, 1985). КАс нервные сплетения и отдельные клетки нам удалось обнаружить и в органах половой системы исследованных моллюсков. КАе отростки и тела нейронов были ранее описаны в органах мужской и женской половых систем и у моллюска *L. stagnalis* (*Croll et al.*, 1999).

В специализированных обонятельных тентакулярных органах у наземных легочных моллюсков *A. fulica* и *L. valentiana* присутствует относительно небольшое число КАс нервных элементов. Следует отметить, что они полностью отсутствуют в вершине щупалец, где, как известно, у наземных легочных улиток и слизней, располагаются тела первично чувствующих обонятельных клеток (*Chase*, 1986; *Zaitseva*, 1991, 1994, 2004, 2016). Головные щупальца наземных легочных моллюсков при опасности способны целиком вворачиваться и втягиваться внутрь головного синуса за счет мощных ретракторов. Ретракторы крепятся к вершине щупалец (рис. 3). КАс рецепторные клетки обнаруживаются только в кожных покровах боковой стенки щупалец, которым присуща только общая тактильная чувствительность (рис. 4). Эти клетки сходны по расположению относительно эпителия и своей морфологии с описанными выше КАс рецепторными клетками кожных покровов тела и головы моллюсков. Аксоны КАс рецепторных клеток боковой поверхности щупалец в виде отдельных пучков проходят по соответствующим пальцевидным выростам тентакулярного ганглия в его нейропиле, не заходя в область локализации обонятельных клеток, и далее, по всей видимости, уходят в тентакулярный нерв к церебральным ганглиям (рис. 4а, б, е). Иннервация боковой поверхности щупалец через тентакулярный ганглий была показана с помощью ретро- и anterogradного транспорта пероксидазы хрена (*Zaitseva*, 2004). К КАе системе головных щупалец можно отнести и несколько нейронов, расположенных в тентакулярном ганглии недалеко от места выхода тентакулярного нерва (рис. 4б), а также нервное сплетение в ретракторе щупалец (рис. 4д). Судя

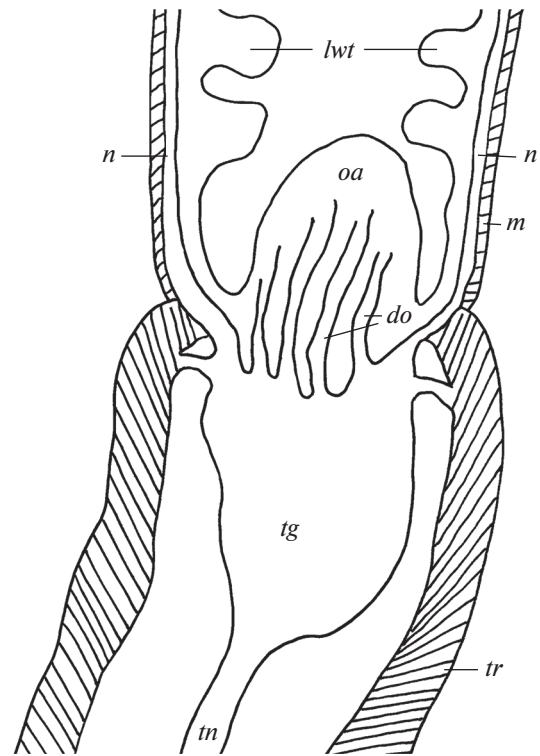


Рис. 3. Схема организации ввернутого обонятельного головного щупальца наземных легочных моллюсков. *do* — пальцевидные выросты тентакулярного ганглия (*tg*), *lwt* — боковая стенка щупальца, *m* — мышцы и *n* — нервы в ней; *oa* — область обонятельных клеток, *tn* — тентакулярный нерв, *tr* — тентакулярный ретрактор.

ваться и втягиваться внутрь головного синуса за счет мощных ретракторов. Ретракторы крепятся к вершине щупалец (рис. 3). КАс рецепторные клетки обнаруживаются только в кожных покровах боковой стенки щупалец, которым присуща только общая тактильная чувствительность (рис. 4). Эти клетки сходны по расположению относительно эпителия и своей морфологии с описанными выше КАс рецепторными клетками кожных покровов тела и головы моллюсков. Аксоны КАс рецепторных клеток боковой поверхности щупалец в виде отдельных пучков проходят по соответствующим пальцевидным выростам тентакулярного ганглия в его нейропиле, не заходя в область локализации обонятельных клеток, и далее, по всей видимости, уходят в тентакулярный нерв к церебральным ганглиям (рис. 4а, б, е). Иннервация боковой поверхности щупалец через тентакулярный ганглий была показана с помощью ретро- и anterogradного транспорта пероксидазы хрена (*Zaitseva*, 2004). К КАе системе головных щупалец можно отнести и несколько нейронов, расположенных в тентакулярном ганглии недалеко от места выхода тентакулярного нерва (рис. 4б), а также нервное сплетение в ретракторе щупалец (рис. 4д). Судя

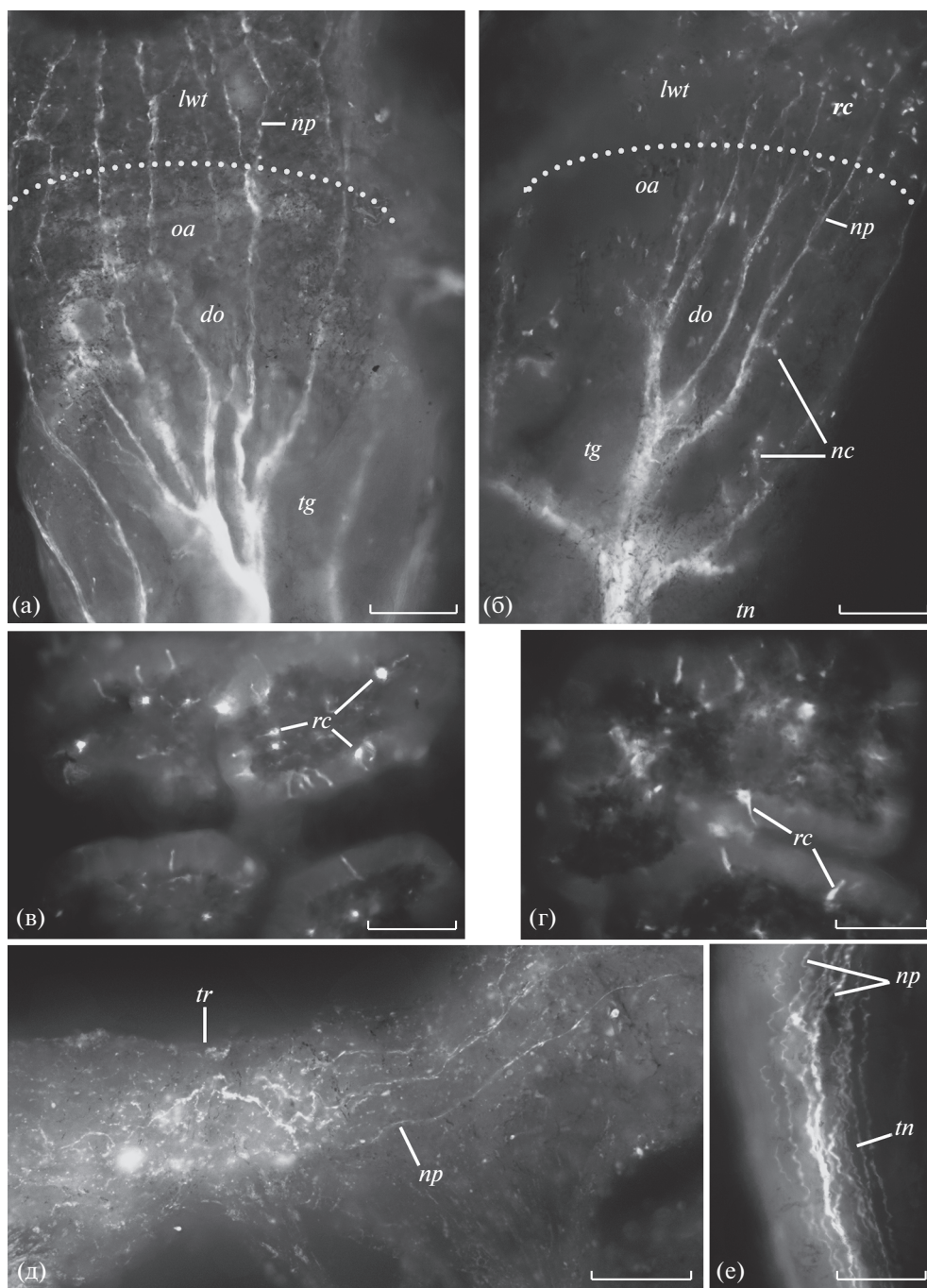


Рис. 4. Распределение катехоламинов в головном щупальце наземных легочных моллюсков *Achatin fulica* (а, в, д, е) и *Lehmannia valentiana* (б, г). а, б – дорсальная и вентральная стороны вершины свернутого головной щупальца; в, г – кожные складки боковой стенки щупальца с катехоламинсодержащими рецепторными клетками; д, е – участки тентакулярного ретрактора и нерва соответственно. Метод FaGlu, реконструкции по сделанным на разной глубине сериям оптических срезов тотальных препаратов изолированных головных щупалец, полученных с помощью флуоресцентного микроскопа. Пунктиром обозначена вершина свернутого щупальца. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1–3. Масштаб: 200 (а), 100 (б, д) и 50 (в, г, е) мкм.

по крупным размерам и распределению КАС нервные отростки, осуществляющие иннервацию ретрактора, тела нейронов, которым они принадлежат, скорее всего располагаются в ЦНС. Следует отметить, что в области преимущественной локализации обонятельных клеток

головного щупальца (ринофора) у моллюска *S. laevis* КАС рецепторные клетки также не обнаруживаются (рис. 1б).

У всех исследованных животных КА, по всей видимости, принимают активное участие в регуля-

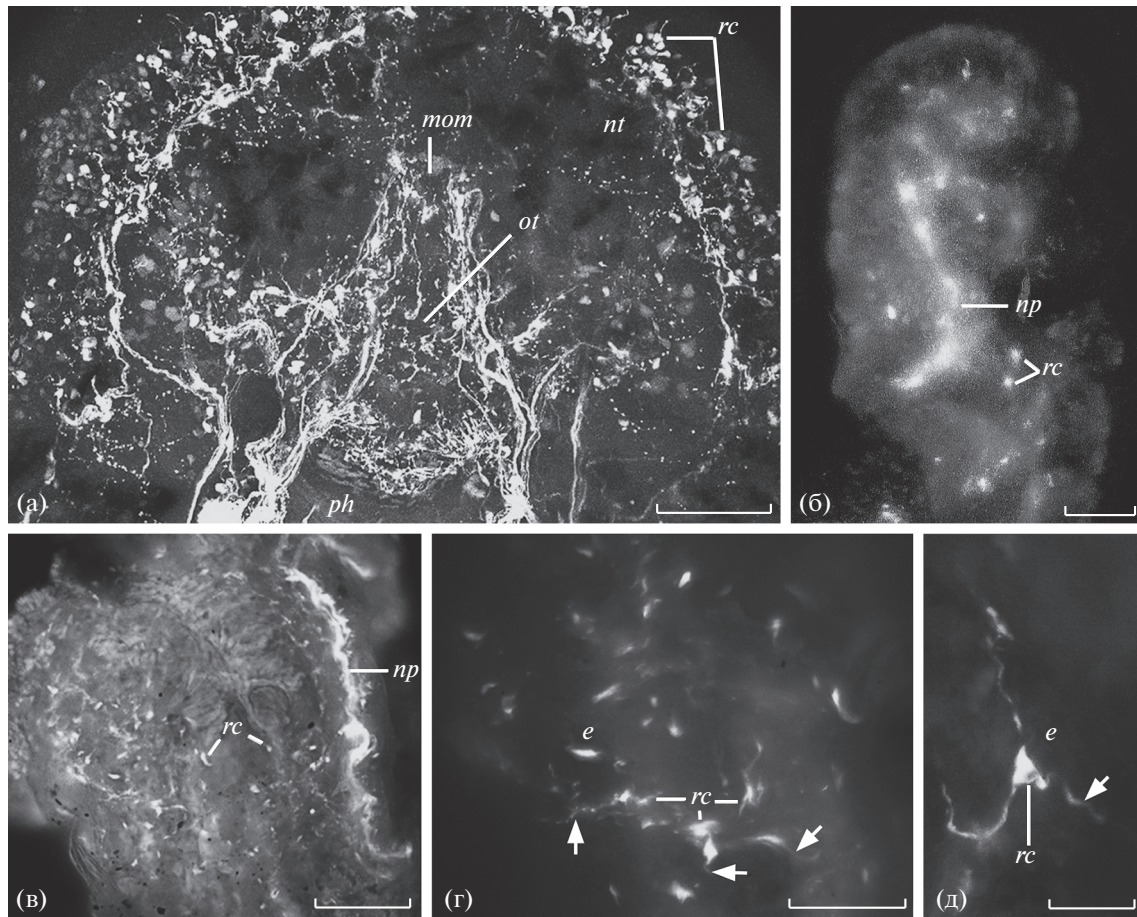


Рис. 5. Распределение катехоламинов в пищеварительной системе гастропод *Cadlina laevis* (а), *Lehmannia valentiana* (б, д) и *Achatina fulica* (в, г). а – передний отдел пищеварительной системы, включая рот (*mom*), ротовую трубку (*ot*) и глотку (*ph*) на тотальном препарате целого моллюска; б, д – тотальные препараты слюнной и пищеварительной желез соответственно; в, г – внутренняя поверхность изолированного и разрезанного вдоль пищевода. Методы GIF (а) и FaGlu (б–д), реконструкции по сделанным на разной глубине сериям оптических срезов, полученных на конфокальном (а) или флуоресцентном (б–д) микроскопах. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1 и 2. Масштаб: 100 (в), 50 (а, б, г) и 25 (д) мкм.

ции работы пищеварительной системы. КАС интра- и субэпителиальные рецепторные клетки равномерно распределены вдоль всего пищеварительного тракта у моллюсков и немертины *L. ruber* (рис. 5а, 5в, г). Выявляются они также в слюнных и пищеварительных железах у гастропод (рис. 5б, д). Они в целом сходны по морфологии с КАС рецепторными клетками кожных покровов, но в пищеварительном тракте преобладают интраэпителиальные рецепторные клетки. В нервах, иннервирующих стенку пищеварительного тракта и слюнные железы, наблюдается значительное число КАе нервных волокон. Их большая часть приходит из ЦНС и образует в мышечной стенке пищеварительного тракта сплетения (рис. 5а–в). Наиболее мощные КАе сплетения обнаруживаются в мускулистых глотке и желудке. КАС нервные сплетения с телами нейронов хорошо видны на тотальных препаратах ювенильных *C. laevis* в области челюстей и раду-

лярного аппарата глотки, что дает возможность предположить участие КА в регуляции работы мускулатуры, обеспечивающей функционирование радулярного аппарата, заглатывание и продвижение по тракту пищи.

Возможное участие КА в регуляции работы пищеварительного тракта было показано рядом авторов и у других беспозвоночных – представителей плоских червей (Joffe, Kotikova, 1991; Welsh, Williams, 2004), аннелиды *Ophryotrocha puerilis* (Schlawny *et al.*, 1991), моллюска *L. stagnalis* (Croll *et al.*, 1999) и ряда видов немертин (Markosova *et al.*, 2007; Zaitseva, Petrov, 2013).

Подводя итог, следует прежде всего отметить безусловно важную роль КА в осуществлении сенсорных функций и разнообразных двигательных актов, включая локомоцию у всех исследованных в настоящее время беспозвоночных. КА с удивительным постоянством обнаруживаются в

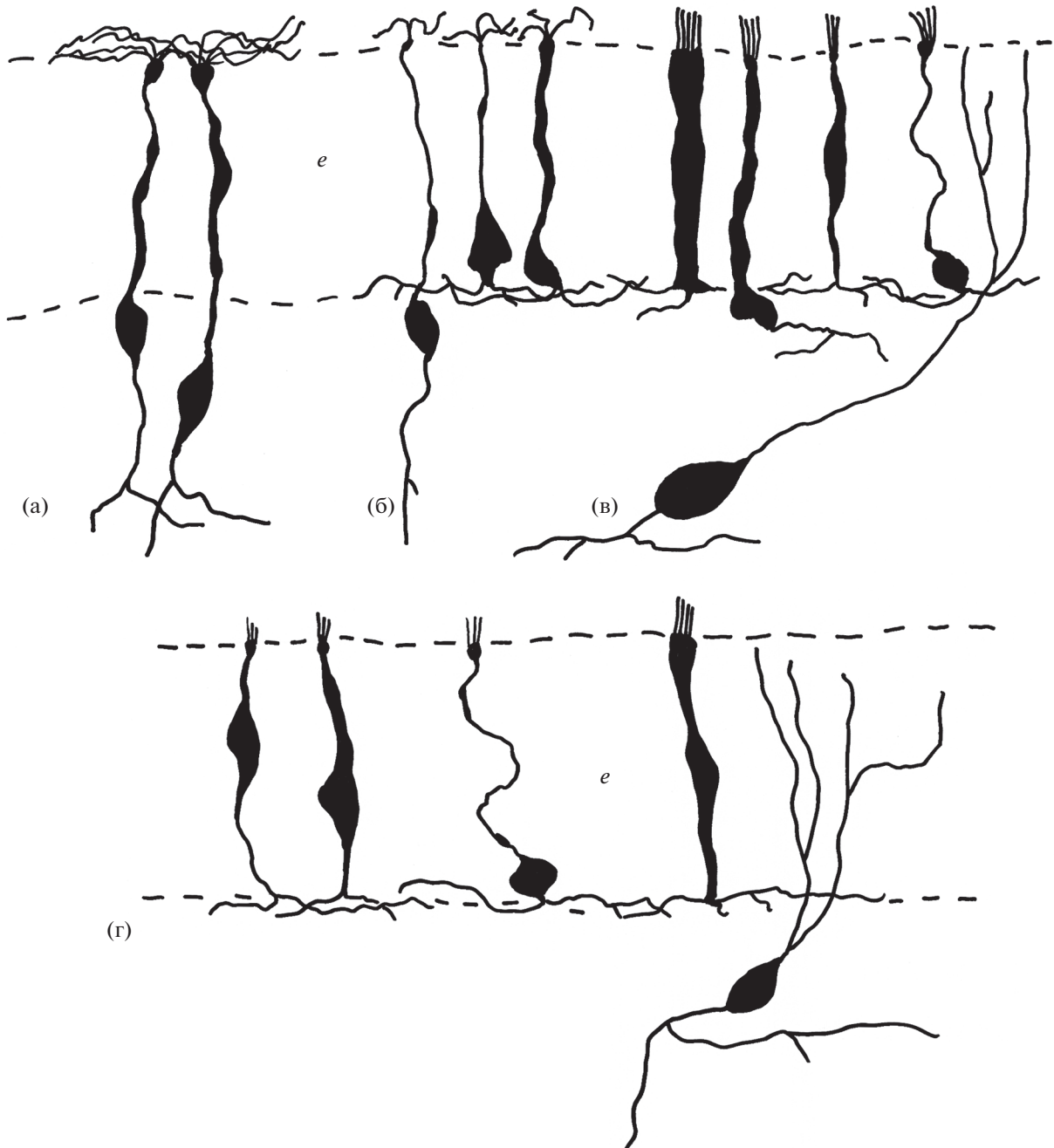


Рис. 6. Сводная схема разных типов рецепторных клеток, выявленных у гастропод и немертин на основании более ранних исследований с помощью импрегнации азотно-кислым серебром методом Гольджи–Колонье иммуноцитохимии и электронной микроскопии (а–в), а также описанных нами с помощью выявления катехоламинов (г). а – обонятельные, б – вкусовые, в – механорецепторные, е – эпителий.

первично чувствующих рецепторных клетках тех участков кожных покровов исследованных животных, которые не специализированы на выполнение сенсорных функций, но обладают общей механической чувствительностью, а также в нервных элементах, осуществляющих иннервацию локомоторного аппарата и основных ретракторов у животных. Эти закономерности проявляются независимо от

принадлежности животных к разным таксономическим группам, различий в строении их тела и в способах передвижения, а также от среды их обитания и образа жизни.

Проведенные ранее многочисленные морфофизиологические и поведенческие исследования сенсорных систем представителей гастропод позволили не только выявить их чувствительность к ряду

стимулов разной модальности (Сахаров, 1974; Janse, 1974; Chase, 1986; Zaitseva *et al.*, 1987, 1993; Shuvalova, Zaitseva, 1988; Gervais *et al.*, 1996), но и описать у них с помощью импрегнации серебром методом Гольджи–Коланье и электронной микроскопии несколько типов рецепторных клеток в покровах стенки тела и хемосенсорных органах (Zaitseva, Vocharova, 1981; Zaitseva, 1984, 1994, 1997, 1998, 1999). Описанная преимущественная локализация отдельных морфологических типов клеток в зонах с разными преобладающими видами чувствительности позволила связать морфологию клеток с определенной модальностью (Zaitseva, 1984, 1994). В области рта, на вентральной поверхности губ и передних (губных) щупальцах, к которым приурочена вкусовая и высокая тактильная чувствительность, у разных видов моллюсков преобладают клетки, отнесенные ранее (Zaitseva, 1994) к первому и третьему типам соответственно (рис. 6б и в соответственно). В обонятельных головных щупальцах (задние головные щупальца, омматофоры, ринофоры) у моллюсков наблюдается высокая плотность рецепторных клеток второго типа (рис. 6а). Апикальная поверхность этих клеток во многом сходна с сенсорной поверхностью обонятельных клеток позвоночных. Именно такие клетки образуют основную массу рецепторных клеток обонятельных вершин головных щупалец наземных легочных улиток и слизней (рис. 4). В остальных кожных покровах головы и тела моллюсков, где преобладает общая механическая чувствительность, основная масса рецепторных клеток представлена клетками третьего и пятого (с ветвящимся в эпителии чувствительным отростком) типов (Zaitseva, 1994). Выявленные нами в кожных покровах моллюсков и немертин КАС рецепторные клетки (рис. 6г) сходны по своей морфологии с клетками третьего и пятого типов. Этот факт, а также их локализация в покровах с преобладающей тактильной чувствительностью и их полное отсутствие в зонах локализации обонятельных клеток позволяют рассматривать их в качестве механорецепторных. В пользу этого же косвенно может свидетельствовать участие дофаминергических рецепторных клеток в регуляции локомоторных перистальтических движений изолированных сегментов тела у дождевого червя (Bieger, Hornykiewicz, 1972).

Как известно, механическая чувствительность присуща и пищеварительному тракту животных (Овсянников, 2005). Обнаруженные нами в эпителии пищеварительного тракта немертин и моллюсков КАС рецепторные клетки сходны с описанными выше КАС рецепторными клетками кожных покровов и также могут представлять собой механорецепторы (рис. 6г). Это не означает, что все механорецепторные клетки у исследован-

ных беспозвоночных являются КАе. С помощью импрегнации серебром методом Гольджи–Коланье и сканирующей электронной микроскопии в кожных покровах тела, сенсорных органах и в стенке пищеварительного тракта у моллюсков обнаруживается число рецепторных клеток, значительно превосходящее таковое при выявлении КА (Zaitseva, 1984, 1994, 1997, 1998, 1999, 2006, Zaitseva *et al.*, 2004). Среди них отмечены рецепторные клетки, обладающие холинэстеразной (холинтрансферазной) и NADPH-диафоразной активностью, содержащие FMRFамид, нейротензин, субстанцию P, 5-НТ, GABA и другие регуляторные вещества (Suzuki *et al.*, 1997; Зайцева, Кузнецова, 2008; Zaitseva *et al.*, 2009, 2015; Zaitseva, Shumeev, 2017). Аналогичные данные получены и на немертинах (Zaitseva *et al.*, 2004, 2007; Markosova *et al.*, 2007; Zaitseva, Markosova, 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные данные демонстрируют сходство в распределении в периферической нервной системе регуляторных КАС клеток и иннервации ими различных частей тела и органов у брюхоногих моллюсков и немертин. К ним в первую очередь можно отнести многочисленные первично чувствующие суб- и интраэпителиальные рецепторные клетки с собранными в виде кисточек на апикальной поверхности ресничками. Эти клетки равномерно распределяются в кожных покровах всего тела, головы (головной лопасти у немертин) и в стенке всего пищеварительного тракта. Они отсутствуют в обонятельных отделах головных щупалец, но образуют более плотные скопления в области рта, где, как известно, кроме вкусовой чувствительности хорошо развита и тактильная.

Анализ полученных данных позволяет сделать предположение о механосенсорной функции КАе рецепторных клеток. Наряду с этим выявлена иннервация КАС нейронами мускулатуры стенки тела, ноги (у моллюсков), хобота (у немертин) и всех основных ретракторов. Эти данные свидетельствуют о возможности участия КАе систем в восприятии и реализации общей механической чувствительности путем регуляции локомоции и других двигательных актов, связанных, в том числе, с осуществлением различных форм защитно-оборонительного поведения. КА могут выполнять у исследованных животных также эндокринные функции, регуляцию полового поведения и участвовать в выполнении центральных интегративных функций. Эти результаты в целом согласуются с полученными ранее данными по локализации и возможной роли КАе систем у представителей других филогенетических ветвей

животных. Все это свидетельствует о раннем и параллельном развитии КАе нейроэндокринных систем в ходе эволюции у разных групп многоклеточных, а также об универсальности основных принципов их организации и функций.

Авторы благодарят А.В. Мартынова (Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова) за помощь в уточнении видовой принадлежности используемых в работе голожаберных моллюсков и за предоставление живых ювенильных особей моллюска *C. laevis*.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания АААА-А17-117030110029-3 и поддержана РФФИ (гранты 15-29-02650офи_м и 18-04-01213а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. М.: Наука, 1964. 446 с.
- Дьяконова В.Е. Нейротрансмиттерные механизмы контекст-зависимого поведения // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 2012. Т. 62. № 6. С. 664–680.
- Зайцева О.В. Доминантные структурно-функциональные адаптации дистантных хемосенсорных систем в филогенезе брюхоногих моллюсков // Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2000. Т. 86. № 8. С. 995–1006.
- Зайцева О.В., Кузнецова Т.В. Распределение ацетилхолинэстеразной активности в стомато-гастрической системе брюхоногих моллюсков *Littorina littorea* и *Achatina fulica* // Морфология. 2008. Т. 133. № 1. С. 55–59.
- Овсянников В.И. Нейромедиаторы и гормоны в желудочно-кишечном тракте. СПб.: ФИН РАН, 2005. 136 с.
- Пуцина Е.В. Тирозин-гидроксилаза в ядрах конечного и промежуточного мозга горчака *Rhodeus sericeus* (Cyprinidae) // Цитология. 2009. Т. 51. № 1. С. 63–77.
- Сахаров Д.А. Генеалогия нейронов. М.: Наука, 1974. 165 с.
- Фоминых М.Я. Чувствительные нервные клетки в эпителии и субэпителиальной соединительной ткани туловищных сегментов полихет *Nephtys hombergii* и *Harmathoe imbricata* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1982. Т. 18. № 52. С. 507–513.
- Baratte S., Bonnaud L. Evidence of early nervous differentiation and early catecholaminergic sensory system during *Sepia officinalis* embryogenesis // J. Comp. Neurol. 2009. V. 517. P. 539–549.
- Bieger D., Hornykiewicz O. Preliminary note dopamine in the earthworm, *Lumbricus terrestris*: enhancement of rhythmic contractile activity // Neuropharmacology. 1972. V. 11. P. 745–748.
- Chase R. Lessons from snail tentacles // Chem. Sci. 1986. V. 11. P. 411–426.
- Croll R.P. Development of embryonic and larval cells containing serotonin, catecholamines and FMRFamide-related peptides in the gastropod mollusk *Phostilla sibogae* // Biol. Bull. 2006. V. 211. P. 232–247.
- Croll R.P., Jackson D.L., Voronezhskaya E.E. Catecholamine containing cells in larval and postlarval bivalve molluscs // Biol. Bull. 1997. V. 193. P. 116–124.
- Croll R.P., Voronezhskaya E.E., Hiripi L., Elekes K. Development of catecholaminergic neurons in the pond snail, *Lymnaea stagnalis*: II. Postembryonic development of central and peripheral cells // J. Comp. Neurol. 1999. V. 404. P. 297–309.
- De la Torre J.C., Surgeon J.W. A methodological approach to rapid and sensitive monoamine histofluorescence using a modified glyoxylic acid technique: the SPG method // Histochemistry. 1976. V. 49. № 2. P. 81–93.
- Dickinson A.J., Croll R.P., Voronezhskaya E.E. Development of embryonic cells containing serotonin, catecholamines, and FMRFamide-related peptides in *Aplysia californica* reference // Biol. Bull. 2000. V. 199. P. 305–315.
- Faccioni-Heuser M.C., Zancan D.M., Achaval M. Monoamines in the pedal plexis of the land snail *Megalobulimus oblongus* (Gastropoda, Pulmonata) // Brazil. J. Med. Biol. Res. 2004. V. 37. P. 1043–1054.
- Ferraris J.D. Putative neuroendocrine devices in the nemertina - an overview of structure and function // Amer. Zoologist. 1985. V. 25. № 1. P. 73–85.
- Furness J.B., Costa M., Wilson A.J. Water-stable fluorophores, produced by reaction with aldehyde solutions, for the histochemical localization of catechol- and indolethylamines // Histochemistry. 1977. V. 52. № 2. P. 159–170.
- Gervais R., Kleinfeld D., Delaney K.R., Gelperin A. Central and reflex responses elicited by odor in a terrestrial mollusk // J. Neurophysiol. 1996. V. 76. P. 1327–1339.
- Hay-Schmidt A. Distribution of catecholamine-containing, serotonin-like and neuropeptide FMRFamide-like immunoreactive neurons and processes in the nervous system of the actinotroch larva of *Phoronis muelleri* (Phoronida) // Cell Tiss. Res. 1990. V. 259. № 1. P. 105–118.
- Janse C. A neurophysiological study of the peripheral tactile system of the pond snail *Lymnaea stagnalis* L. // Neth. J. Zool. 1974. V. 24. P. 93–161.
- Joffe B.I., Kotikova E.F. Distribution of catecholamines in turbellarians (with a discussion of neuronal homologues in the Platyhelminthes) // Studies Neurosci. 1991. № 13. P. 77–112.
- Markosova T.G., Zaitseva O.V., Smirnov R.V. Monoamine- and peptide- containing elements in the nemertine digestive tract // J. Evol. Biochem. Physiol. 2007. V. 43. № 1. P. 69–79.
- Schlawny A., Hamann T., Müller M.A., Pfannenstiel H.D. The catecholaminergic system of an annelid (*Ophryotrocha puerilis*, Polychaeta) // Cell Tiss. Res. 1991. V. 265. P. 175–184.

- Shunkina K.V., Zaitseva O.V., Starunov V.V., Ostrovsky A.N.* Sensory elements and innervation in the freshwater Bryozoan *Cristatella mucedo* lophophore // Dokl. Biol. Sci. 2014. V. 455. P. 125–128.
- Shuvalova N.E., Zaitseva O.V.* Morphological features and responses of neurons in the right parietal ganglion of *Lymnaea stagnalis* to stimulation of sensory structures // J. Evol. Biochem. Physiol. 1988. V. 24. № 5. P. 538–543.
- Smith S.A., Nason J., Croll R.P.* Distribution of catecholamines in the sea scallop, *Placopecten magellanicus* // Can. J. Zool. 1998. V. 76. P. 1254–1262.
- Solon M.H., Koopowitz H.* Neuromuscular control systems in the proboscis of *Paranemertes peregrina* // Mar. Freshwater Behav. Physiol. 1981. V. 7. P. 331–343.
- Suzuki H., Kimura T., Sekiguchi T., Mizukami A.* FMRFamide-like-immunoreactive primary sensory neurons in the olfactory system of the terrestrial mollusc, *Limax marginatus* // Cell Tiss. Res. 1997. V. 289. № 2. P. 339–345.
- Voronezhskaya E.E., Hiripi L., Elekes K., Croll R.P.* Development of catecholaminergic neurons in the pond snail, *Lymnaea stagnalis*: I. Embryonic development of dopamine-containing neurons and dopamine-dependent behaviors // J. Comp. Neurol. 1999. V. 404. № 3. P. 285–296.
- Welsh J.H., Williams L.D.* Monoamine-containing Neurons in Planaria // J. Comp. Neurol. 2004. V. 138. P. 103–116.
- Wreford N.G.M., Singhaniyom W., Smith G.C.* Microspectrofluorometric characterization of the fluorescent derivatives of biogenic amines produced by aqueous aldehyde (Faglu) fixation // Histochem. J. 1982. V. 14. № 3. P. 491–505.
- Wyeth R.C., Croll R.P.* Peripheral sensory cells in the cephalic sensory organs of *Lymnaea stagnalis* // J. Comp. Neurol. 2011. V. 519. P. 1893–1913.
- Zaitseva O.V.* Innervation of the integument of Pulmonata // Neurosci. Behav. Physiol. 1984. V. 78. № 5. P. 23–29.
- Zaitseva O.V.* Structural organization of the tentacular sensory system in land pulmonates // Studies Neurosci. 1991. № 13. P. 238–258.
- Zaitseva O.V.* Structural organization of sensory systems of the snail // Neurosci. Behav. Physiol. 1994. V. 24. № 1. P. 47–57.
- Zaitseva O.V.* Structural organization receptor elements and organs of the land mollusks *Pomatias elegans* (Prosobranchia) // Neurosci. Behav. Physiol. 1997. V. 27. № 5. P. 533–540.
- Zaitseva O.V.* Structure of sensory organs and skin innervation in the mollusc *Pomacea paludosa*, Prosobranchia // J. Evol. Biochem. Physiol. 1998. V. 34. № 3. P. 233–242.
- Zaitseva O.V.* Principles of the structural organization of the chemosensory systems of freshwater gastropod mollusks // Neurosci. Behav. Physiol. 1999. V. 29. № 5. P. 581–593.
- Zaitseva O.V.* Comparative study of nerve elements and their relationships with endocrine glands and muscle retractors in ommatophores of snails and slugs // J. Evol. Biochem. Physiol. 2004. V. 40. № 6. P. 683–697.
- Zaitseva O.V.* Nerve cells in the digestive tract epithelium of Gastropods // Dokl. Biol. Sci. 2006. V. 408. P. 220–222.
- Zaitseva O. V.* Stability, variability, and parallelisms in the development of distant sensory systems: olfactory and visual systems in the phylogeny and ontogeny of gastropods // Biol. Bull. 2016. V. 43. № 3. P. 195–207.
- Zaitseva O.V., Bocharova L.S.* Sensory cells in the head skin of pond snails. Fine structure of sensory endings // Cell Tiss. Res. 1981. V. 220. P. 797–807.
- Zaitseva O.V., Markosova T.G.* Choline acetyltransferase and NADPH-diaphorase activity in the nervous system and receptor organs of Nemerteans // Dokl. Biol. Sci. 2009. V. 428. № 5. P. 710–712.
- Zaitseva O.V., Petrov S.A.* Biogenic amines in the nervous system of nemerteans // Dokl. Biol. Sci. Gen. Biol. 2013. V. 451. P. 228–230.
- Zaitseva O.V., Shumeev A.N.* Distribution of monoamines and neuropeptides in the digestive system of juvenile *Cadlina laevis* (Nudibranchia) // Invertebrate Zool. 2017. V. 14. № 2. P. 226–233.
- Zaitseva O.V., Kovalev V.A., Shuvalova N.E.* Morpho-functional study of the central sections of the chemosensory system in head tentacles of the pond snail *Lymnaea stagnalis* // J. Evol. Biochem. Physiol. 1987. V. 23. № 3. P. 220–226.
- Zaitseva O.V., Kovalev V.V., Shuvalova N.E.* Study of specific damage to chemoreceptor processes in behavioral search reactions of model objects affected by different doses of main classes of toxicants // Sensory Systems. 1993. V. 7. № 1. P. 58–62.
- Zaitseva O.V., Kuznetsova T.V., Markosova T.G.* NADPH-diaphorase activity in the digestive system of Gastropod mollusks *Achatina fulica* and *Littorina littorea* // J. Evol. Biochem. Physiol. 2009. V. 45. № 1. P. 110–121.
- Zaitseva O.V., Markosova T.G., Smirnov R.V.* Monoamine- and peptide-containing elements in the body wall and nervous cords in nemerteans // Biol. Morya. 2007. V. 33. № 4. P. 291–298.
- Zaitseva O.V., Markosova T.G., Smirnov R.V., Soboleva V.V.* Investigation of cell composition of the intestinal nervous system in Gastropods, Nemertins and Priapulids // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. St. Petersburg. 2004. V. 300. P. 171–180.
- Zaitseva O.V., Shumeev A.N., Korshunova T.A., Martynov A.V.* Heterochronies in the formation of the nervous and digestive systems in early postlarval development of opisthobranch mollusks: organization of major organ systems of the arctic dorid *Cadlina laevis* // Biol. Bull. 2015. V. 42. № 3. P. 186–195.

Common and Distinctive Features in Organization of Catecholamine-Containing Systems in Gastropods and Nemertines: Evolutionary Aspects

O. V. Zaitseva^{1, #}, A. N. Shumeev¹, and S. A. Petrov¹

*¹Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab. 1, St. Petersburg, 199034 Russia
#e-mail: ovzaitseva@inbox.ru*

This study provides new data on distribution of catecholamine-containing regulatory cells and their innervation of different body parts and organs in gastropods and nemertines. General and specific principles of morphogenesis of catecholaminergic neuroendocrine systems are discussed, the data support the universality of some principles of their structure and functioning. The results suggest that catecholaminergic systems may participate in mechanosensory functions, locomotion and other motor actions, in the regulation of the alimentary system, in functioning of the endocrine glands associated with sexual functions, in the fulfilment of central integrative functions, and in the implementation of different types of defensive behavior.