

Г. А. НЕВМЫВАКА

БРЮШНОЙ МОЗГ ДОЖДЕВОГО ЧЕРВЯ
(*ALLOLOBOPHORA CALLIGINOSA*)

(Представлено академиком Л. А. Орбели 7 VII 1947)

Классические работы академика А. А. Заварзина ^(1, 2) по исследованию нервной системы у насекомых показали, что центральная нервная система высших беспозвоночных обнаруживает черты поразительного сходства с мозгом высших позвоночных. Такие результаты привели к выводу о наличии параллелизма в структуре мозга у позвоночных и беспозвоночных. Под этим углом зрения А. А. Заварзин подверг пересмотру весь имеющийся в литературе материал по нервной системе, что нашло отражение в его «Очерках по эволюционной гистологии нервной системы» ⁽³⁾. К сожалению, этот материал по беспозвоночным (исключая

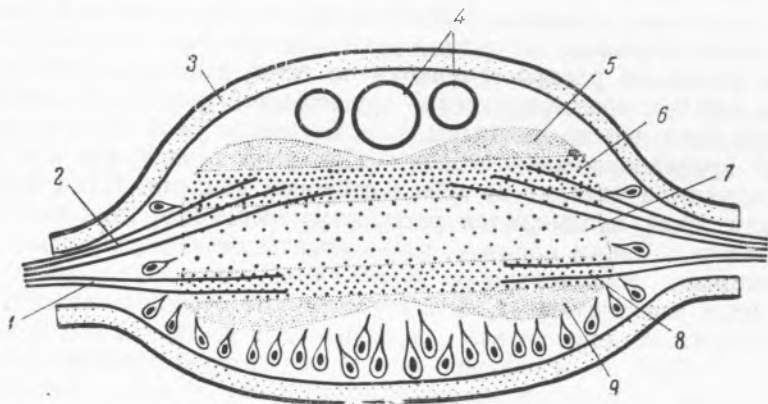


Рис. 1. Схема поперечного разреза ганглия:

1 — вентральные (чувствительные), 2 — дорзальные (двигательные) корешки нерва, 3 — оболочка ганглия, 4 — нервохорды, 5 — дорзальная, 9 — вентральная комиссурная область, 6 — двигательная, 8 — чувствительная область, 7 — нервопилы

чая насекомых) очень неполон. В частности, о строении нервной системы аннелид, которым во всех филогенетических построениях отводится очень важное место, имеются лишь отрывочные и неполные сведения (^{5, 6, 9} и др.). Это и побудило меня сделать попытку по возможности подробно исследовать строение брюшного мозга дождевого червя (*Allolobophora calliginosa*). Работа проведена в основном на тотальных окрашенных метиленовой синькой препаратах.

Как выяснилось при изучении таких препаратов, в ганглии брюшного мозга дождевого червя с полной определенностью можно различить следующие области:

1. В вентральной части находится чувствительная область (рис. 1, 8). Здесь располагаются продольные пучки тонких волокон, возникающих

из разветвлений вступающих в мозг отростков чувствительных клеток. Эти разветвления не выходят за пределы ближайших соседних ганглиев, так что пучки чувствительной области оказываются образованными системой сравнительно коротких звеньев.

2. Дорзально расположена двигательная область. Отсюда возникают волокна двигательных корешков (рис. 1, 6).

3. Средняя часть ганглия занята центральным мозговым веществом (рис. 1, 7).

4. Дорзальнее двигательной системы расположена область дорзальных комиссурных пучков. Здесь проходят две пары пучков, более мощные медиальные и более тонкие латеральные, образованные отростками ассоциативных клеток (рис. 1, 5).

5. Вентральнее области чувствительных пучков обнаруживается еще вентральная комиссурная область. Здесь имеется пара продольных пучков, образованных отростками ассоциативных клеток (рис. 1, 9).

Все тела клеток занимают поверхностное положение, располагаясь в вентральной и боковых частях ганглия. В дорзальной части ганглия клеток нет. Здесь проходят три нервохорды (или гигантских волокна). Ряд авторов, как морфологов, так и физиологов, склонен приписывать этим образованиям у дождевого червя роль нервных проводников, обеспечивающих прямую и быструю передачу нервных импульсов в передне-заднем и задне-переднем направлении (¹³, ¹¹, ¹⁰, ⁸) и др.). Несмотря на тщательное изучение значительного числа препаратов, мне ни разу не удалось обнаружить какой-либо связи этих трубчатых образований с нервными элементами. Обработка метиленовой синькой, азотнокислым серебром по Копшу, по Бильшовскому и другими методиками никаких нервных структур в этих трубках не обнаруживает.

При подробном изучении двигательной области прежде всего обращает на себя внимание отсутствие четко локализованных ядер. Дендритические ветвления распространяются по всему ганглию. Двигательные нейроны, с телом преимущественно грушевидной формы, в большинстве своем являются перекрещенными, т. е. отсылают свой нейрит из мозга с нервом противоположной стороны. При этом дендритические ветвления их отростков отходят на обеих сторонах ганглия. Сами дендритические ветвления оказываются распространяющимися довольно далеко от тела клетки. Таким образом, эти элементы не являются узко специализированными двигательными элементами, но одновременно выполняют и роль ассоциативных, связывающих две стороны ганглия. Среди перекрещенных двигательных элементов, т. е. таких, которые отсылают свой нейрит на периферию на той же стороне ганглия, где лежит и тело клетки, некоторые значительно удалены от места выхода соответственного бокового нерва. Встречаются среди них и такие, которые отсылают свой нейрит на периферию через боковые нервы не того ганглия, где лежит тело клетки, а ближайшего соседнего. Такие элементы, помимо двигательной функции, осуществляют также продольную ассоциацию и представляют как бы комбинацию двигательного и ассоциативного нейрона.

Наконец, встречаются нейроны с двумя нейритами, из которых один выходит через III нерв своего ганглия, а другой — соседнего переднего. А. А. Заварзин предложил назвать такие нейроны поливалентными. К поливалентным следует отнести и нейрон, веретенообразное тело которого лежит в начале II нерва, один отросток уходит в составе двигательных волокон на периферию, а другой входит в ганглий и раздваивается, причем одна ветвь направляется в двигательной области вперед, а другая назад, в соседний ганглий и там заканчивается несколько позади окончания передней ветви такого же нейрона заднего ганглия. Таким образом, разветвления входящего в ганглий отростка

этой клетки образуют в двигательной области брюшного мозга непрерывную цепь звеньев.

Имеются поливалентные нейроны и среди элементов комиссурных областей, особенно дорзальной комиссурной области. Особенный интерес представляет нейрон, расположенный возле выхода III нерва. От тела этого нейрона отходит всего четыре отростка: один направляется с двигательными волокнами на периферию, два отходят вперед и назад в составе латерального пучка дорзальной комиссурной области, а один отходит на противоположную сторону ганглия, где раздваивается, и ветви его направляются вперед и назад в составе медиального пучка дорзальной комиссурной области. При этом задние ветви проходят в соседний ганглий, где доходят до передних отростков такой же клетки. Здесь, следовательно, мы имеем дело с ассоциативным нейроном, осуществляющим продольные связи на обеих сторонах в пределах двух ганглиев и, кроме того, выполняющим двигательные функции. Обращает на себя внимание отсутствие элементов с большой протяженностью отростков — дальше соседнего ганглия отростки комиссурных нейронов не заходят. При этом передне-задние связи резко преобладают над задне-передними.

Что касается вентральной комиссурной области, то здесь значительно меньше элементов, чем в дорзальной. Как и там, здесь тела клеток размещены преимущественно в задней части ганглия. Преобладают каудальные связи. Почти все нейроны образуют перекрест.

Полученные мною данные позволяют сделать некоторые сопоставления. Прежде всего следует сделать сопоставление с нервной системой одного из представителей высших беспозвоночных — личинки стрекозы, детально обследованной Заварзиным. В отличие от ганглиев брюшного мозга дождевого червя, где нет четко локализованных чувствительных и двигательных ядер и где распределение элементов носит до известной степени диффузный характер, в ганглиях брюшного мозга личинки стрекозы мы видим ясно выраженные ядра. Двигательные клетки расположены компактными группами. Перекрещенные элементы среди двигательных нейронов встречаются, но в небольшом количестве, причем здесь перекрещенными оказываются только клеточные отростки, а все дендритические ветвления располагаются на той же стороне, где нейрит покидает ганглий. Таким образом, у личинки стрекозы мы имеем дело с ложными перекрестами.

Как мы могли убедиться, ганглии брюшного мозга дождевого червя весьма богаты нейронами смешанной, ассоциативно-двигательной природы. Нервная система личинки стрекозы совершенно не имеет таких поливалентных элементов, все нейроны двигательной области там узко специализированные.

Чувствительная область у насекомых характеризуется наличием длинных прямых восходящих путей. В мозгу дождевого червя восходящие пути образованы системой коротких звеньев.

Комиссурные области у дождевого червя также обнаруживают более примитивные отношения. Здесь комиссурный аппарат носит несколько диффузный характер, продольные связи образованы короткими звеньями, не выходящими за пределы ближайшего соседнего ганглия, в то время как у насекомых и в комиссурной области выявлены четко локализованные ядра.

Наконец, у насекомых имеется система прямых длинных волокон, непосредственно связывающих головной мозг с ганглиями брюшного мозга. Таких прямых связей в центральной нервной системе дождевого червя мне обнаружить не удалось.

В то же время план строения ганглия оказывается общим. В ганглии дождевого червя мы уже можем дифференцировать, как и у насе-

комых, двигательную и чувствительную области, а также центральный невропиль и области дорзальных и вентральных комиссурных волокон. В этом отношении мозг дождевого червя обнаруживает более дифференцированное устройство по сравнению с брюшным мозгом обследованной Ретциусом (⁷) полихеты *Nephtis*, где все синапсы сосредоточены в поверхностном диффузном сплетении и никакой дифференцировки на области в ганглиях не обнаружено.

В ряду низших позвоночных наши данные могут быть сопоставлены с данными по строению спинного мозга круглоротых и селяхий (^{12, 14}). У них, так же как и в нашем объекте, чувствительные пути образованы системой коротких звеньев. Эти звенья у селяхий оказываются несколько более длинными, чем у круглоротых, однако и у амфибий мы еще не обнаруживаем непрерывных чувствительных путей. Среди двигательных элементов встречается значительное число нейронов смешанного моторно-ассоциативного типа, причем у круглоротых этот смешанный характер выступает более ясно. Длинные дендритические ветвления этих нейронов в поверхностных слоях ганглия образуют синаптическое сплетение с разветвлениями чувствительных и комиссурных элементов, причем у круглоротых это сплетение очень сильно напоминает описанный Ретциусом перимедуллярный аппарат полихеты *Nephtis*.

Таким образом, в ганглиях брюшного мозга аннелид мы наблюдаем отношения значительно более примитивные, чем у насекомых, и весьма напоминающие отношения в мозгу низших позвоночных — круглоротых и селяхий. Приведенный материал подтверждает справедливость идеи параллелизма в эволюции нервной системы.

Институт экспериментальной медицины
Ленинград

Поступило
7 VII 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ A. Zawarzin, Z. wiss. Zool., 122, 97, 323 (1924). ² A. Zawarzin, *ibid.*, 124 (1925). ³ А. А. Заварзин, Очерки по эвол. гист. нервной системы, 1941.
⁴ A. Kappers, *Vergl. Anat. d. Nervensyst.*, 12 (1920). ⁵ H. Krawany, *Arb. Zool. Inst. Wien*, 15, 281 (1905). ⁶ G. Retzius, *Biol. Untersuch.*, 3 (1892). ⁷ G. Retzius, *ibid.*, 4 (1892). ⁸ W. Rushton, *Proc. Roy. Soc., B*, 133, 109 (1946). ⁹ W. Smallwood, *J. Comp. Neur.*, 51, 377 (1930). ¹⁰ W. Smallwood and M. Holmes, *ibid.*, 43, 327 (1927). ¹¹ H. Stough, *ibid.*, 40, 403 (1926). ¹² Д. Третьяков, Мозг пескоройки, 1910. ¹³ B. Friedländer, *Z. wiss. Zool.*, 58, 661 (1894).