

Э. Е. КУЛАКОВСКИЙ

О «НЕЙРОГЕМАЛЬНОМ ОРГАНЕ» У НИЗКООРГАНИЗОВАННЫХ
РАКООБРАЗНЫХ

(Представлено академиком Б. Е. Быховским 19 VI 1972)

Вопрос о нейрогемальном органе — синусной железе у низкоорганизованных ракообразных представляет значительный интерес в плане исследования становления нейроэндокринной системы ракообразных. Карляйль и Ноуэлс в ряде работ (^{1, 2}) предложили понимать под нейрогемальным органом совокушность расширенных терминалей аксонов, тянущихся от нейросекреторных клеток (н.с.к.), локализованных в тех или иных отделах ц.н.с. Такое скопление расширенных терминалей располагается рядом с каким-либо синусом гемальной системы. Основными функциями синусной железы является накопление нейросекрета и его регулируемое выведение в гемолимфу.

Чтобы говорить о наличии нейрогемального органа — синусной железы у каких-либо ракообразных, нужно, во-первых, выявить его морфологические особенности и, во-вторых, определить его роль в регуляции тех или иных процессов жизненного цикла.

Цель настоящей работы — показать, что типичного нейрогемального органа — синусной железы у низкоорганизованных ракообразных не имеется. Поскольку общий план строения нервной системы глазного стебелька примитивных ракообразных одинаков, а также потому, что большинство работ выполнено на *Artemia salina* Leach, мы предпочли выбрать объектом исследования именно этот вид.

Рачки собирались в Сиваше, а также разводились в лабораторных условиях. Взрослые, половозрелые особи фиксировались в жидкостях Буэна и Карнуа. Серийные срезы толщиной 5—7 м окрашивались хромовоквасцовым гематоксилином по Гомори; паральдегид-фуксином по Гомори — Габу; ализариновым синим — флоксином, железным гематоксилином и азаном по Гейденгайну. В некоторых случаях проводилась реакция Фельгена.

Артемии обладают хорошо развитыми глазными стебельками, в которых находятся только два оптических ганглия: *lamina ganglionaris* и *medulla* (рис. 1а). Ганглии занимают почти весь глазной стебелек, оставляя место для нескольких небольших гемальных синусов по его периферии. Нейропилиь обоих ганглиев окружен близко прилегающими друг к другу нейронами, имеющими вид «голых ядер». Оптические ганглии отделены один от другого ламино-медулярной бороздой. Особый интерес представляет та область этой борозды, где оба ганглия прилегают друг к другу. В этом месте образуется как бы двойной набор ограничивающих оптические ганглии оболочек. На препаратах здесь можно видеть отдельные участки этих оболочек, представленные очень тонкими нитями (рис. 1б). При окрашивании срезов паральдегид-фуксином или хромовоквасцовым гематоксилином участки ламино-медулярной борозды выявляются гораздо отчетливее, чем находящиеся в этой области нервные волокна, тянущиеся от сложного глаза. Эти волокна проходят оба нейропилия оптических ганглиев, не делая перекреста между ними, и направляются к латеральным долям мозга.

На границе ламинарной и медуллярной областей располагается компактная группа клеток, которые имеют вид «голых ядер» (рис. 1а). Ядра этих клеток ненамного крупнее ядер нейронов, находящихся рядом, в оптических ганглиях. В группе находится около 10 клеток; форма их колеблется от сферической до овальной; средний диаметр 5,8 м. Вся группа клеток примыкает к небольшому гемальному синусу, где довольно часто встречаются клетки крови. В цитоплазме последних иногда находятся гранулы, интенсивно окрашенные по Гомори.

Оптические ганглии соединяются с мозгом нервными волокнами, образующими хорошо заметный нервный тракт (оптический нерв) в основании глазного стебелька. Далее эти волокна прослеживаются в латеральных отделах нейропиля протоцеребрума. Здесь они резко отличаются от аксонов н.с.к. протоцеребральных групп, которые в соответствующих стадиях нейросекреторного цикла интенсивно окрашиваются, благодаря наличию в них секрета (рис. 1а).

На схеме (рис. 1б) показан разрез глазного стебелька артемий, где представлены все основные компоненты его структуры.

Впервые на наличие синусной железы у низкоорганизованных ракообразных (на примере *Streptocephalus* sp.) указала Менон (3). Месторасположение железы было показано ею на границе *lamina ganglionaris* и *medulla externa*. В настоящее время этой точки зрения придерживается большинство авторов, занимающихся изучением нейросекреторной системы у ракообразных с той лишь разницей, что положение железы определяется между *lamina ganglionaris* и *medulla ganglionaris* (так как у примитивных форм раков только один медуллярный оптический ганглий). Гентшель (4-6) (а вслед за ним и другие авторы), развивая положение Менон, полагает, что область глазного стебелька, богатая ядрами, и является местом, где оканчиваются терминалы аксонов н.с.к. В его работах приведены рисунки данной области, на которых показаны «веточки» аксонов, расположенные среди ядер. Отмечено наличие здесь интенсивно окрашенных гранул нейросекрета. Аксоны н.с.к., которые направляются к этой «синусной железе», указываются на месте ламино-медуллярной борозды. Всегда и на всех рисунках и микрофото можно видеть совокупность «аксонов н.с.к.», расположенных именно там, где оба ганглия прилегают друг к другу (на схеме этот участок отмечен нами вертикальными линиями). И, наконец, не показаны сами н.с.к., аксоны которых (согласно авторам) так хорошо прослеживаются в строго определенном месте.

На наш взгляд, имеются существенные возражения против признания наличия у примитивных раков синусной железы. Отнесение области, богатой ядрами, к синусной железе, указывает на необходимость более строгого отношения к определению нейрогемального органа. Наличие гомориположительного материала в таком «нейрогемальном органе» еще не свидетельствует о том, что этот материал действительно имеет нейросекреторную природу. В данном случае за нейросекрет могут быть приняты включения цитоплазмы гемоцитов (при соответствующей ориентации среза гранулы гемоцитов оказываются как бы внутри «нейрогемального органа») или продукты секреции гиподермы. Следует отметить, что Дебезье (7) в своей обстоятельной работе показал скопление нейробластов именно в том месте, которое определяется авторами как синусная железа.

То, что Гентшель принимает за аксоны, тянущиеся к «синусной железе», по нашему мнению, представляет часть ламино-медуллярной борозды (с проходящими здесь нервными волокнами). Если предположить, что в этой области проходят аксоны н.с.к., встанет вопрос о локализации самих клеток. В ганглиях глазного стебелька их нет. Аксоны н.с.к. прото- и дейтоцеребрума направляются не в глазной стебелек, а в окологлоточные коннективы. Особо подчеркнем, что как раз эти клетки представляют наиболее значительные нейросекреторные элементы артемий. При наличии в глазном стебельке синусной железы аксоны этих клеток должны были

бы идти именно к ней и, собственно, образовать ее своими расширенными терминалями. Подобную тенденцию можно проследить во всех группах ракообразных, обладающих хорошо развитым нейрогемальным органом. Обращает на себя внимание тот факт, что эти «аксоны» выявляются авторами всегда и на всех стадиях жизненного цикла рачков, при любых условиях окружающей среды и с различными красителями, причем окрашивание их очень интенсивное, какое никогда не отмечается для аксонов н.с.к. Во всех вышеупомянутых работах остается в стороне единство нейроэндокринного комплекса X-орган — синусная железа, основного функционального элемента нейросекреторной системы (н.с.с.) ракообразных. Здесь, если есть синусная железа, обязательно должны быть н.с.к. X-органа. Недавно Элофссон и Лэйк⁽⁸⁾, ранее считавшие наличие X-органа у артемий бесспорным, показали, что эта структура (т. е. образование, рассматривавшееся ими как X-орган) вообще не является нейросекреторной, и предложили для нее новый термин — полостной рецепторный орган. Таким образом, фактически получается, что синусная железа является обособленной структурой, не связанной с другими звеньями нейросекреторной системы организма.

Вопрос о X-органе у примитивных ракообразных еще ждет своего решения. Можно пока отметить, что типичного X-органа (сравнимого, например, с таковым *Decapoda*) у этих раков нет.

В свое время экспериментальные данные по удалению глазных стебельков у артемий⁽⁹⁾ показали, что эта операция не влияет на процессы линьки. Гентшель⁽¹⁰⁾ также убедился в этом факте. При наличии синусной железы подобные эксперименты вызвали бы, безусловно, иной эффект.

Байд и Рамашвами⁽¹¹⁾ не нашли никакого нейросекреторного тракта и синусной железы у артемий. Однако были отмечены н.с.к., которые находятся в «X-органе глазного стебелька». То, что Гентшель считает синусной железой, эти авторы принимают за X-орган. По нашему мнению, подобное несоответствие могло произойти только из-за большого желания найти у артемий какую-либо нейроэндокринную структуру, сходную с таковой высших раков, без учета морфологических и экспериментальных данных.

Из вышесказанного видно, что истинного нейрогемального органа — синусной железы у низкоорганизованных ракообразных не имеется. Мы допускаем возможность существования у них отдельных образований, которые отчасти выполняют функцию нейрогемального органа. Однако настоящая синусная железа (соответственно и X-орган) появляется только у высших ракообразных, что, по нашему мнению, связано с усложнением организации их ц.н.с.

Зоологический институт
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
7 VI 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ D. V. Carlisle, F. G. W. Knowles, *Nature*, **172**, 4374, 404 (1953). ² D. V. Carlisle, F. G. W. Knowles, *Endocrine Control in Crustaceans*, Cambridge, 1959.
³ M. Menon, *Proc. III Intern. Symp. Neurosecretion*, Bristol, 1962, p. 411. ⁴ E. Hentschel, *Zool. Anz.*, **170**, 187 (1963). ⁵ E. Hentschel, *Zs. wiss. Zool.*, **171**, 1/2, 44 (1965). ⁶ E. Hentschel, *Zs. wiss. Zool.*, **180**, 1/2, 46 (1969). ⁷ P. Debaisieux, *Cellule*, **1**, 1 (2), 1 (1944). ⁸ R. E. Elofsson, P. S. Lake, *Zs. Zellforsch.*, **121**, 3, 319 (1971). ⁹ J. H. Lochhead, R. Resner, *Proc. II Intern. Congr. Zool. London*, **4**, 397 (1959). ¹⁰ E. Hentschel, *Zool. Jahrb.*, **73**, 4, 336 (1967). ¹¹ J. G. Baid, L. S. Ramaswami, *Experimentia*, **9**, 21, 528 (1965).

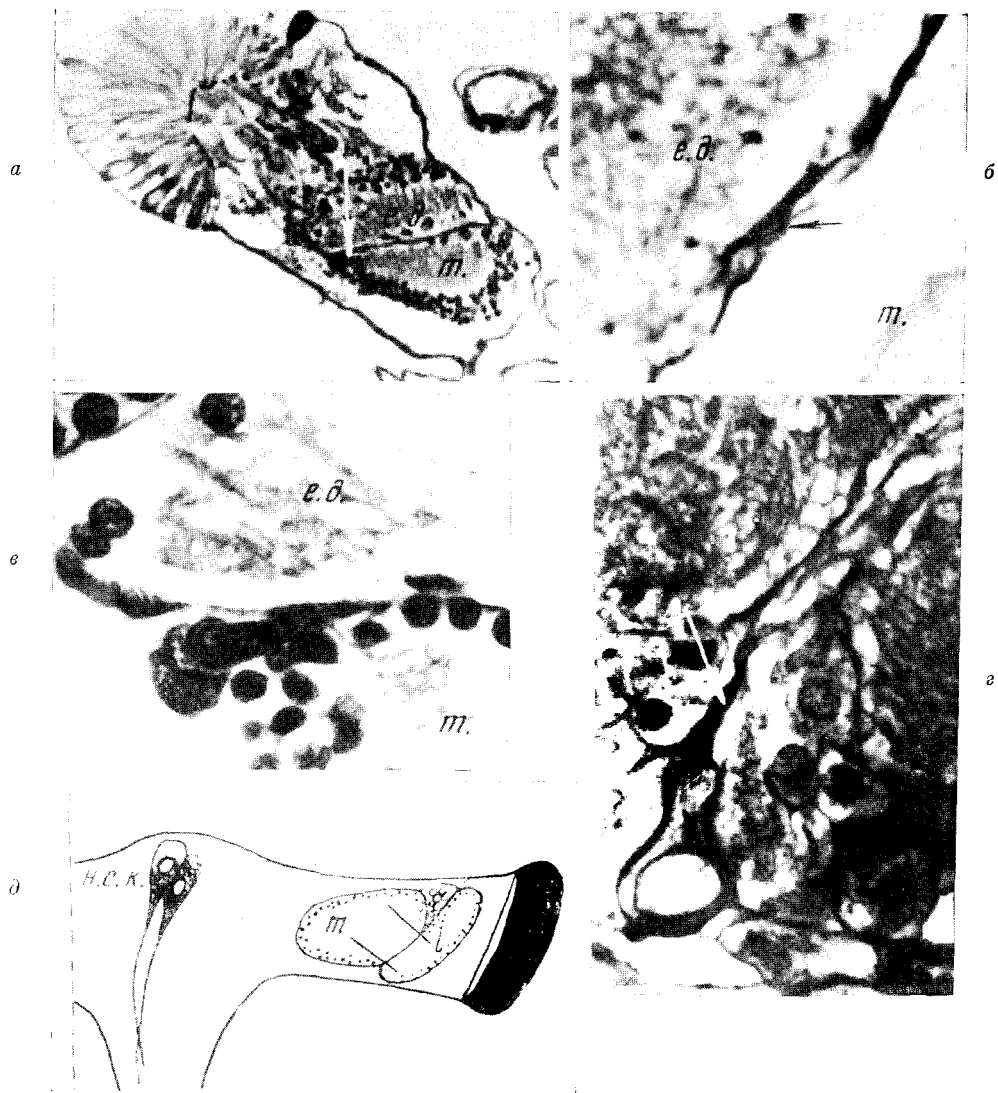


Рис. 1. *a* — глазной стебелек *Artemia salina*. Хромовоквасцовый гематоксилин; ок. 7×, об. 9×. Стрелкой обозначена группа клеток на границе ганглиев. *b* — лампо-медулярная борозда (обозначена стрелкой). Паральдегид-фуксин; ок. 10×, об. 90×. *в* — группа клеток на границе оптических ганглиев. Хромовоквасцовый гематоксилин; ок. 10×, об. 90×. *г* — нейросекреторные клетки мозга артемии. Стрелкой обозначен аксон. Паральдегид-фуксин; ок. 15×, об. 90×. *д* — схема глазного стебелька и нейросекреторных клеток мозга артемии. *l* — lamina ganglionaris, *m* — medulla