

МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ РСФСР.

КАЗАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО
ЗНАМЕНИ МЕДИЦИНСКИЙ ИНСТИТУТ ИМЕНИ С.В.КУРАШОВА
(Ректор - проф.Х.С.ХАМИТОВ)

Кафедра гистологии (заведующий - проф.Г.И.ЗАБУСОВ)

Ассистент К.А.БОЛГАРСКИЙ

РЕЦЕНТОРЫ КОЖИ ЛЯГУШКИ
(НЕЙРОГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ И ГИСТОХИМИЧЕСКОЕ
ИССЛЕДОВАНИЕ)

Диссертация на соискание
ученой степени кандидата
биологических наук

Казань - 1967

О Г Л А В Л Е Н И Е

	Стр.
В В Е Д Е Н И Е	1
I. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР	7
II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	20
III. СОБСТВЕННЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ	23
I. ОБЩИЙ ПЛАН СТРОЕНИЯ КОЖИ ЛЯГУШКИ	23
2. РЕЦЕПТОРЫ КОЖИ	27
А. СВОБОДНЫЕ ОКОНЧАНИЯ	30
Б. НЕСВОБОДНЫЕ ОКОНЧАНИЯ	54
а) Первая группа несвободных окончаний	54
б) Вторая группа несвободных окончаний	59
в) "Осязательные" пятна (диски) Лейдига-Мер- келя	82
3. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ МОРФОЛОГИИ РЕЦЕПТОРОВ	94
4. ТОПОГРАФИЯ РЕЦЕПТОРОВ	102
IV. ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ	104
V. ЗАКЛЮЧЕНИЕ	125
VI. ЛИТЕРАТУРА	128

ВВЕДЕНИЕ

Изучение морфологии чувствительных нервных окончаний классическими методами нейрогистологического исследования в обычном световом микроскопе привело в настоящее время к накоплению обширных сведений, в связи с чем описательный период в этой области нейроморфологии, можно думать, приближается к концу. Однако, подавляющая масса этих сведений была получена по морфологии рецепторов высших позвоночных животных и человека. Учение о строении чувствительных нервных окончаний все еще не приобрело широкого сравнительно-эволюционного направления, сведения в отношении даже самых общих морфологических ^{черт} рецепторов низших позвоночных до крайности скудны и расплывчаты. В сущности, мы вообще не имели возможности составить себе целостное представление о характере рецепторов какой-либо системы органов ни у одного представителя низших позвоночных. Исключением из этого положения стали лишь в самое последнее время интерорецепторы пищеварительного тракта круглоротых и некоторых рыб, морфология которых подробно и обстоятельно описана в недавно опубликованной монографии А.А.Милохина и в ряде работ ленинградских, саратовских и волгоградских морфологов (А.П.Победоносцев, 1951, 1953, 1963; А.А.Милохин, 1953, 1960, 1963; Г.Н.Кузьминская, 1958; Л.Я.Лихачев, 1962; В.В.Мичурина, 1963; М.Ф.Лебедева, 1963 и др.).

Что же касается других органов и систем у представителей всех классов низших позвоночных, то описания чувствительных нервных окончаний, в них заложенных, единичны и раз-

рознены, сделаны разными авторами в разное время и основаны зачастую на использовании методов, обладающих малой эффективностью в отношении выявления нервных структур. Все сказанное полностью относится и к рецепторам представителей класса амфибий в целом и к таковым кожным покровам этих животных.

Сравнительно многочисленные работы по иннервации кожи лягушки, датируемые прошлым веком [Краузе (Krause), 1861; Чиаччо (Ciaccio), 1867; Эберт (Eberth), 1869; Лейдиг (Leydig), 1876; Маццони (Mazzoni), 1887]; выполнены методами, применявшимися на заре развития гистологии (например мацерация в кислотах), что, естественно, заставляет относиться к данным, полученным этими авторами с большой осторожностью. Единичные исследования, появившиеся позднее [Вундерер (Wunderer), 1909; Гуланичка (Gulanicka), 1909, 1912; Аккерман (Ackermann), 1932; Рубин и Сирокки (Rubin and Syrocki), 1936; Уитер (Whitewar), 1955], хотя и проведены такими методами, ставшими классическими, как окраска метиленовой синью и импрегнация солями серебра, ограничиваются описаниями лишь свободных нервных окончаний, что, очевидно, связано во-первых, с общей недооценкой участия клеточных элементов не-нейронной природы в построении и функционировании рецепторных аппаратов, во-вторых, с особенностями этих методов, отлично выявляющих форму отростков нейронов, но имеющих малое сродство к другим тканевым элементам.

Между тем, всестороннее изучение морфологии рецепторов кожи лягушки с использованием разнообразных, как классических, так и новых методов исследований и оценка полученных данных

на основе современных представлений о строении и функции рецепторов представляло бы несомненный интерес в нескольких аспектах.

1. В сравнительно-историческом, эволюционном аспекте изучение кожных афферентных приборов амфибий интересно с точки зрения пополнения представлений об общем ходе усложнения рецепторных аппаратов на последовательных этапах эволюционного пути, пройденного позвоночными животными. Можно предположить, что наряду с чертами строения, приобретенными чувствительными нервными окончаниями кожи современных амфибий в процессе их адаптивной эволюции от далеких предков, сохранились и некоторые признаки, свойственные рецепторам этих последних. В этом отношении можно было бы надеяться ^{найти} в рецепторах амфибий те первые признаки перестройки чувствительных нервных окончаний, которые должны были появиться в связи с переходом в наземную среду обитания, и которые, несомненно, получили дальнейшее развитие у рептилий и завершились созданием сложного строения рецепторов млекопитающих. В этом отношении в известной нам литературе практически отсутствуют какие бы то ни было данные, хотя этот вопрос довольно подробно разработан для некоторых других органов и их систем (А.Н.Северцов, 1939; И.И.Шмальгаузен, 1964).

2. Свообразные условия жизни современных бесхвостых амфибий, двойственная среда их обитания, пребывание значительное время на суше и не менее длительное время в воде представляет основу для изучения их кожных рецепторов в экологическом аспекте. Лишенная защитных образований (чешуи,

шерстного покрова и даже ороговения) кожа лягушек непосредственно подвергается многочисленным воздействиям изменчивой внешней среды. Это дает право предполагать существование в структурах и свойствах кожных рецепторов амфибий специфических черт, возникших и развившихся в связи с особенностями экологической обстановки этих животных и свойственных только им.

3. Лягушка, будучи пойкилотермным животным, постоянно приспособливает скорость течения жизненных процессов к меняющимся температурным факторам. Особенно ярко это проявляется в приспособлении к годовому ходу температуры. Все лягушки наших широт впадают в зимнюю спячку. Вне всякого сомнения, это не может не отразиться на функционировании, а возможно, и на морфологическом состоянии кожных рецепторов. Другими словами, с большой долей вероятности можно предположить, что состояние рецепторов кожи коррелирует с указанным важным фактором. Однако, неизвестно, как именно могла бы осуществляться эта корреляция в структурном плане.

4. Издавна лягушка является классическим объектом экспериментальных исследований, в основном, физиологических и фармакологических. Немаловажную роль играет среди них и изучение кожной чувствительности. Уже давно установлено наличие разнообразных видов кожной чувствительности у лягушки, таких как болевая, тактильная, химическая, температурная, световая. Установлено также участие кожных нервов лягушки в регуляции тонуса мышц (П.В.Терентьев, 1950).

Афферентная функция нервных аппаратов кожи лягушки и их

нервных проводников продолжает изучаться и сейчас с использованием новейших электрофизиологических методов (Линдблом (Lindblom), 1962, 1963). Это внимание к физиологическим исследованиям рецепции кожи амфибий дает еще один повод к всестороннему изучению морфологических особенностей чувствительных нервных окончаний этой области в аспекте непосредственного прикладного значения. Получение морфологических данных о рецепторах кожи лягушки и сочетание их с физиологическими сведениями может привести к созданию несомненно более полных и истинных представлений о процессах, протекающих в афферентных нервных структурах этих животных, нежели чистые физиологические эксперименты, даже поставленные на высшем современном уровне, но не комплексированные с морфологическими данными, т.е. лишенные представлений о субстрате, в котором разыгрываются процессы восприятия раздражения и трансформации его в нервный импульс.

5. Наконец, сопоставление данных по нижним позвоночным, где, повидимому, рецепторы устроены "проще", с таковыми вышних позвоночных, может быть, даст сведения об общих принципах структурной организации рецепторов в плане поисков общих принципов их работы (Я.А.Винников, 1965, 1966).

Приведенные выше обстоятельства побудили нас провести систематическое изучение морфологии рецепторов кожи некоторых представителей рода лягушки (*Rana esculenta*, *Rana ridibunda*), используя классические методы изучения нервной ткани и сочетая их с современными методами исследований.

В настоящей работе обобщены полученные нами на протяжении

ний нескольких лет данные по микроморфологии, топографии, особенностям строения, сезонным изменениям и некоторым гистохимическим чертам рецепторов кожи представителей рода лягушка, наиболее широко распространенных в средней полосе России.

І. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Конец первой половины XIX века ознаменовался открытиями, положившими начало многолетним упорным исследованиям морфологов. В эти годы были описаны чувствительные нервные окончания в организме животных. Точнее, первое описание было сделано за 100 лет до этого, когда Ватер (Vater) в 1741 году обнаружил в коже пальцев овальные тельца, к которым подходили нервные волокна. Но его исследование не привлекло внимания и было забыто. Лишь через 100 лет, в 1836 году Пачини (Pacini) вновь обнаружил овальные тельца в коже руки человека и привлек этим внимание многих исследователей. Усовершенствования техники гистологических исследований к этому времени уже позволяли делать сравнительно тонкие срезы, пригодные для изучения различных тканевых компонентов.

В последующие несколько десятилетий одна за другой появлялись работы видных гистологов того времени, в которых описывается распространение и некоторые черты строения вновь открытых телец. Разногласия, возникшие вначале относительно морфологического значения этих образований, вскоре были разрешены, и к 40-50 годам большинством исследователей было принято, что Пачиниевы тельца являются чувствительными нервными окончаниями [Герbst (Herbst), 1848; Лейдиг, 1854; Гексли (Huxley), 1855]. В 50 же годы в коже пальцев человека был описан второй вид концевых телец, которые сразу были признаны чувствительными (Wagner / Wagner / и

Мейсснер (Meissner), 1852; Мейсснер, 1853; Кёлликер (Kölliker), 1853; Гексли, 1855). Впоследствии эти тельца получили наименование, сохранившееся за ними до сих пор, по имени их первооткрывателей – телец Вагнера-Мейсснера.

Обнаружение в коже млекопитающих и человека концевых телец привело к тому, что в эти же годы начались усиленные поиски подобных образований в коже самых разнообразных животных. Эти поиски в некоторых случаях завершились успехом; в коже птиц Гербст в 1848 году обнаружил похожие на тельца Пачини, но своеобразные окончания, названные впоследствии его именем.

В этой обстановке усиленных поисков концевых нервных телец и появились первые указания на наличие подобных структур в коже лягушки. Лейдиг в 1856 году сообщил, что им обнаружены в кожных сосочках передних лап самцов лягушек своеобразные тельца, к которым, по его наблюдениям, подходили нервы. Это сообщение привело к появлению на протяжении нескольких последующих десятилетий многочисленных работ, в одних из которых подтверждалось наличие телец, в других отрицалось. Вначале эти исследования выполнялись примитивными методами, такими как мацерация в кислотах и щелочах. Затем появились работы, выполненные более адекватной техникой – осмифованием и обработкой хлорным золотом. Наконец, завоевывали себе право на существование и входили в употребление такие методы как серебрение по Гольджи и специфическая окраска нервов метиленовой синью (К.А.Ариштейн, А.С.Догель, А.Е.Смирнов), а спор о нервной (рецепторной) природе этих телец все продолжался.

Сам Лейдиг, впервые сообщивший об обнаружении чувствительных телец в 1856 году, на протяжении почти 40 лет отстаивал правоту своего открытия. В отдельных статьях, учебниках и руководствах он продолжал доказывать существование этих телец и описывать их морфологию (Лейдиг, 1868, 1872, 1876 а, б, 1892). Мнение Лейдига было полностью поддержано видным морфологом прошлого века, одним из крупнейших знатоков концевых нервных телец — Краузе. Этот автор, впервые обнаруживший в коже млекопитающих и человека своеобразные нервные образования, названные впоследствии его именем, полагал, что тельца Лейдига существуют и могут быть обнаружены в коже лягушки (Краузе, 1858, 1860, 1861, 1881, 1882).

Весьма рано возникли возражения относительно реальности существования телец Лейдига, причем мнения различных авторов в отношении структур, обнаруживаемых в сосочках кожи лягушки, т.е. там где должны были находиться тельца Лейдига, весьма разнообразны. Так Чиачио (1867), обнаружив в сосочках звездчатые клетки, принял их за нервные и все образование в целом считал нервным ганглием. Эберт (1870) также видел звездчатые клетки в коже, но не смог установить связи их с нервными волокнами. Подобного же мнения был и Лангер (Langer, 1867), полагавший, что за нервы ошибочно были приняты петли капилляров.

С момента открытия Меркелем (Merkel, 1875) в коже млекопитающих, в эпидермисе и дерме, своеобразных осязательных клеток, связанных с нервными волокнами, появились высказывания относительно того, что тельца Лейдига представляют скопления таких осязательных клеток. Такого мнения придержи-

вался Меркель (1880, 1881), к нему присоединился Маццони (1887).

К концу 19-го века и началу 20-го все чаще высказываются взгляды об ошибочности представлений Лейдига. Так Бунге (Bunge, 1892), а затем Эберт и Бунге (1893) не обнаружили телец, а видели в сосочках кожи звездчатые клетки, мимо которых проходили нервные волокна к эпидермису. Вундерер (1909), подробно исследовав кожу лягушки различными методами, в том числе и окраской метиленовой синью, не обнаружил концевых телец. Не были они обнаружены и в последующие годы, когда для изучения иннервации данной области были применены метиленовая синь и методы серебряной импрегнации (Гуланичка, 1909, 1912; Аккерман, 1922; Рубин и Сирокки, 1936; Уитер, 1955).

Меркель (1875), описав осязательные клетки в коже млекопитающих, распространил свои исследования на представителей низших позвоночных животных, результатом чего явилось его сообщение 1880 года об обнаружении им в коже лягушки под эпидермисом скопления осязательных клеток в виде плоских кружков, имеющих контакты с нервными волокнами. Эти концевые образования, получившие наименование осязательных пятен Меркеля, явились вторым видом чувствительных нервных окончаний, описанных в коже лягушки. Так же, как и после работ Лейдига, вслед за опубликованием сообщения Меркеля появился ряд работ, касающихся описания этих концевых структур, причем мнения были вновь противоречивы. Краузе (1881) пришел к заключению, что осязательные пятна Меркеля и тельца Лейдига представляют собой одно и то же образование. Взгляды Меркеля были поддержаны Маццони (1887), который полагал, что осязательные пятна существуют, и что в них так же, как и в тельцах Лейдига плос-

кие клетки контактируют с нервными волокнами. Контакт своеобразных клеток под эпидермисом с нервными волокнами видел и Маурер (Maurer, 1895). Зато ряд других авторов сомневался или категорически отрицал наличие осязательных пятен. Хубер (Huber, 1887) не видел контакта нервных волокон с клетками пятен и обнаружил сходство между сосочками точки у *Rana temporaria* и пятнами, описанными Меркелем у *R. esculenta*. Также сомневались в нервной природе клеток осязательных пятен Эберт и Бунге (1893), которым не удалось наблюдать контакта нервных волокон с клетками, лежащими под эпидермисом. Они полагали, что нервные волокна проходят мимо этих клеток и идут в эпидермис. Вундерер (1909) категорически отрицал существование осязательных клеток в коже лягушки и тем самым существование осязательных пятен Меркеля. Он полагал, что все нервные волокна направляются к эпидермису, проникают в него и там кончаются. Однако в работах более поздних авторов осязательные пятна вновь упоминаются и подтверждается их существование. Гуланичка (1909, 1912) описывает осязательные клетки в эпидермисе лягушки и меркелевские осязательные пятна в соединительной ткани под эпителием. Данные Гуланички подтверждает Аккерман (1932).

Осязательные пятна Меркеля представляют собой, на основании приведенных литературных данных (Меркель, 1880; Краузе, 1881; Маццони, 1887; Маурер, 1895; Гуланичка, 1909; Аккерман, 1932), плотные скопления овальных дискообразных клеток, расположенных параллельно поверхности кожи и лежащих тотчас под эпидермисом. Скопления клеток отчетливо отграничиваются от окружающей соединительной ткани. К ним под-

ходят несколько микотных нервных волокон, которые, потеряв миелин, проникают в клеточное скопление, разветвляются и оканчиваются на поверхности клеток расширениями. Таким образом, существование меркелевских пятен, очевидно, следует признать реальным.

В силу запутанности вопроса о существовании двух видов телец (открытых Лейдигом и Меркелем) и несомненного наличия в коже лягушек клеточных скоплений, связанных с нервами, в дальнейшем эти образования мы будем называть тельцами Лейдига-Меркеля. Двойное название, как нам кажется, вполне оправдано двумя соображениями: 1) подтверждается приоритет этих двух пионеров в изучении рецепторов кожи лягушки, 2) избегается возможность смешивания этих телец с осязательными дисками Меркеля в многослойных эпителиях эктодермального типа позвоночных.

Последними были описаны в коже лягушки свободные нервные окончания, хотя в позднейших исследованиях описания их структуры, характера ветвлений и других гистологических особенностей занимают главное место в нейрогистологической литературе по коже амфибий. Здесь особенно ярко выступает зависимость результатов исследований от специфических свойств применяемого метода. До введения в гистологическую технику хлорного золота, метиленовой сини и солей серебра свободные нервные окончания не могли быть обнаружены, в связи с этим о них нет ни малейшего упоминания в многочисленных работах ранних авторов. Несмотря на то, что первые сведения о существовании свободных нервных окончаний в роговице млекопита-

них относятся еще к 1866 году, когда Гойер (Hoyer) и независимо от него Конгейм (Cohnheim) описали свободно оканчивающиеся волокна в ней, данные о наличии свободных нервных окончаний в различных тканях животных и человека стали появляться гораздо позже. Не удивительно поэтому, что свободные терминальные ветвления нервов в коже лягушки стали изучаться лишь с 90-х годов прошлого столетия, когда Эберт и Бунге (1893) проследили нервные волокна в эпителии кожи этих животных. Гуланичка (1909, 1912) в своих сообщениях подробно описывает различные типы свободных нервных окончаний в коже лягушки. Она считает, что в эпидермисе проникают толстые и тонкие нервные волокна. Тонкие направляются в верхние слои эпидермиса и заканчиваются непосредственно под поверхностными клетками. Толстые волокна, проникнув в эпителий, разветвляются и заканчиваются в глубоких слоях. По ее описаниям, здесь же в глубоких слоях эпидермиса располагаются поодиночке овальные осязательные клетки, к которым подходят нервные волокна и оканчиваются под ними. Кроме того, в этой области имеются свободные нервные окончания, состоящие из переплетающихся волокон, напоминающие сети с частыми варикозностями. И наконец, отдельным видом свободных нервных окончаний она считает таковые, образованные несколькими нервными волокнами, совместно проникающими в эпидермис и доходящими почти до его поверхности. Гуланичка отметила также наличие свободных нервных окончаний в соединительной ^{тканной} части кожи лягушки. Она описывает нежные гроздевидные окончания в дерме и окончания в соединительной ткани, которые называет частично инкапсулированными, хотя, судя по рисункам, они напоминают

описанные выше гроздевидные окончания.

Весьма близко по характеру исследования к работе Гуланички примыкает сообщение Аккерман (1932). В своей работе автор основное внимание уделяет подробному описанию нервных сплетений в различных областях кожи лягушки. По этому вопросу ею приводится подробная литература и пространные описания собственных наблюдений. Отмечается наличие глубокого сплетения в подкожном слое и более поверхностного в губчатом слое дермы. Устанавливаются связи этих сплетений друг с другом посредством пучков нервных волокон, прободающих компактный слой. Подробно разбирается состав нервных пучков сплетения. Особое внимание обращается на толщину волокон, характер миелинизации и тип ветвлений волокон внутри стволов. Наконец, автор описывает различную густоту сплетений в зависимости от участков кожного покрова тела животного. Ею отмечается наличие особо густых сплетений в области спины, где лежат многочисленные ядовитые железы, наружных поверхностях бедер, той же области передних конечностей и верхней части головы. Автор считает, что от сплетения в глубоком слое отходят тонкие нервные пучки, образующие под эпидермисом нервную сеть, от которой ответвляются отдельные нервные волокна. Они проникают в эпидермис, где образуют различные нервные окончания. Описания их весьма напоминают таковые, приведенные Гуланичкой, что совершенно естественно, так как обе они пользовались одним и тем же методом (окраска метиленовой синью) и получили тождественные результаты. Аккерман подтверждает наличие в эпителии кожи лягушки всех основных типов нервных окончаний, описанных ранее Гуланичкой,

и кроме того, она считает, что доказала наличие еще неизвестного до сих пор окончания в эпидермисе. Как следует из ее описания и рисунков, эти новые окончания образуются пучком нервных волокон, которые, подойдя к эпидермису и потеряв оболочки, проникают в него и образуют густую сеточку, пронизывающую все слои эпителия. Автор считает, что все нервные окончания в эпидермисе водных лягушек можно подразделить на две группы. Первая — окончания, образовавшиеся из отдельных волокон. Они проникают в эпидермис из субэпидермальной сети, идут одиночно среди его клеток и заканчиваются пуговчатыми утолщениями. Вторая — возникшие из больших нервных пучков, которые проникли прямо из подкожной ткани. Волокна этих пучков, потеряв мякотную и Шванновскую оболочки, образуют запутанную сетку, иннервирующую все слои эпидермиса. Этот тип окончаний встречается, по ее мнению, только в коже дорзальных частей тела и конечностей. Автор считает, что эти окончания имеют какую-то специфическую функцию. Несколько позднее Рубин и Спирокки (1936), изучая кожу лягушки методом импрегнации серебром по Кахалу, наряду с описанием свободных нервных окончаний в эпидермисе, весьма сходных с данными предыдущих авторов, отметили наличие в дерме лишь очень простых свободных нервных окончаний, представляющих тонкие безмякотные нервные волокна, оканчивающиеся пуговкообразными утолщениями.

В сравнительно недавнее время в печати появилась работа Уитер (1955), которая особое внимание уделила описанию рецепторных нервных окончаний в соединительнотканном слое кожи лягушки. Используя в основном метод прижизненной окраски нервных структур метиленовой синью и частично некоторые методики

серебряной импрегнации, она прежде всего приходит к общему заключению, что в коже травяных лягушек, а также и как встречаются свободные нервные окончания. Уитер подробно описывает морфологические черты этих образований. Нервные окончания образуются сравнительно толстыми нервными волокнами. Последние отходят от подкожного нервного сплетения, вертикально пробивают компактный слой и, проникнув в губчатый, повторно ветвятся. После нескольких ветвлений волокна теряют миелин и образуют терминальные отделы. Согласно наблюдениям автора, последние лишены каких-либо дополнительных образований в виде соединительнотканых оболочек или сопровождающих их клеток, т.е. они представляют типичные свободные нервные окончания — разветвления голых осевых цилиндров. Характерными для них морфологическими признаками являются: многократность ветвления осевых цилиндров, большая их протяженность и наличие обильных варикозностей. Автор считает, что наличие варикозностей не является результатом обработки метиленовой синью, так как подобное явление удастся наблюдать и на препаратах, импрегнированных солями серебра. Эти окончания Уитер наблюдала в поверхностных частях компактного слоя, но главная зона их распространения — губчатый слой, в котором они постоянно встречаются на всех уровнях вплоть до подэпителиальной области и даже иногда проникают в базальный слой эпидермиса. Отдельные ветви таких рецепторов подходят к основаниям желез и кончаются на их поверхности варикозными утолщениями. В заключение автор сравнивает эти свободные рецепторы с секреторными нервами кожных желез. Отмечаются оп-

ределенные морфологические различия этих образований, в связи с чем она приходит к выводу, что толстые мякотные волокна, образующие терминальные аппараты, являются афферентными. Что касается функционального значения данного вида свободных рецепторов, то автор высказывает осторожное предположение относительно того, что они могут быть ноцицептивными окончаниями, образованными волокнами протопатической чувствительности.

Приведенные литературные сведения по морфологии рецепторов кожи лягушки, почерпнутые из доступных нам литературных источников, позволяют прийти к следующему заключению. Во-первых, интерес к изучению морфологии чувствительных нервных окончаний кожи амфибий на протяжении столетия (в течение последних десятилетий) значительно упал. Это положение представляется нам парадоксальным, имея в виду общий глубокий интерес к эволюционно-сравнительному направлению в биологии, особенно ярко выраженный среди русских исследователей и весьма характерный для советской морфологической науки. Подобное положение может быть, очевидно, объяснено концентрацией интересов исследователей на вопросах, имеющих непосредственное прикладное значение для практической медицины и биологии. В связи с этим отсутствуют работы, выполненные такими методами, как импрегнация аммиачным серебром по способу Бильшовского-Грос или его многочисленными модификациями, так много давшими для создания отчетливого представления о морфологии рецепторов кожи млекопитающих и человека, и несомненно могущими дать не менее интересные и нужные све-

ления по чувствительным нервным окончаниям кожи низших позвоночных животных.

Во-вторых, в перечисленных выше работах вопросы иннервации кожи амфибий рассматриваются в отрыве от экологических особенностей этого класса. В частности, не уделялось внимания тому обстоятельству, что амфибии — класс: 1) меняющий водную среду обитания на наземную, 2) подвергающийся существенным сезонным изменениям. Эти обстоятельства никак не могли не отразиться на увеличении количества и спецификации сенсорной информации, необходимой для выживания в сменившихся условиях. В связи с этим, *a priori* можно предположить, что рецепторный аппарат, так же как и другие системы органов представителей этого класса, встал на путь прогрессивной эволюции. Последнее обстоятельство заставляет с сомнением отнестись к тому факту, что в коже амфибий, в том числе и лягушки встречаются главным образом свободные нервные окончания. Исключение, повидимому, составляют пятна Лейдига-Меркеля, существование которых как будто бы очевидно.

Мнение о наличии в коже бесхвостых амфибий преимущественно свободных нервных окончаний подверглось критике в появившихся в последние годы в печати работах К.А.Болгарского (1961, 1963, 1964), обнаружившего в этой области рецепторы более сложной организации, с несомненным участием в их построении клеточных элементов не нейронной природы. Однако, в настоящем обзоре нет надобности детализировать эти данные, так как они полностью вошли в материал последующих глав настоящей работы, и в соответствующих местах подробно рассматриваются.

В-третьих, все вышеперечисленные работы относятся к чисто описательному периоду нейрогистологии. В них практически отсутствуют попытки сопоставления результатов с данными физиологического анализа. Да и методы, применявшиеся авторами, не могут считаться адекватными для подобного сопоставления. Последняя возможность — возможность структурно-функциональной корреляции, как нам кажется, появилась лишь в последнее время в связи с широким распространением методов цито- и гистохимического анализа.

В-четвертых, в литературе по разбираемому вопросу отсутствуют попытки суммировать материал с целью создания представления: каким образом в чувствительных нервных окончаниях изучаемого нами класса может происходить трансформация внешнего раздражителя в нервный импульс? Неизвестно, может ли это гипотетическое представление быть сопоставлено и сравнено с таковым у высших позвоночных?

Таким образом круг задач настоящего исследования можно сформулировать следующим образом:

- 1) Структурные и, отчасти, цитохимические характеристики рецепторов кож лягушки.
- 2) Сопоставление структуры рецепторов с экологией животного.
- 3) Сопоставление структурной организации рецепторов класса амфибий с таковой высших классов.

II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом исследования послужила кожа наиболее распространенных в средней полосе европейской части СССР представителей рода лягушка - *Rana ridibunda* - 50 экз. и *Rana esculenta* - 35 экз. Для исследований выбирались взрослые экземпляры обоего пола. Отлов животных производился в летнее время (июнь, июль, август), т.е. в период наибольшей активности. С целью выяснения сезонных изменений нервных элементов кожи были исследованы животные, пойманные весной и осенью (май, сентябрь), а также лягушки, зимовавшие в продолжении первой и второй половины зимы в животнике. Несколько лягушек, пойманных осенью (сентябрь), выдерживались в холодильнике при температуре от 0 до +4 градусов, т.е. при температуре нормальной зимовки животных, до апреля. Для проверки происходящих изменений в рецепторах отдельные экземпляры животных в течение этого срока брались для исследования.

Все животные забивались путем декапитации или подвергались глубокому уретановому наркозу. Брюшная полость у них вскрывалась, на коже делались надрезы для лучшего проникновения фиксирующей жидкости. Подготовленные таким образом животные погружались в фиксирующую жидкость, объем которой в 50 раз превышал объем тела животного.

В качестве фиксатора для серебряных импрегнаций применялись 10-12% растворы нейтрального формалина или формалин-пиридина. Время фиксации было различное: от I недели до I года и более. Оптимальным сроком фиксации при импрегнации по методу Хабонеро оказалось время от I недели до I месяца, а

по методу Бильшовского-Грос - от I месяца до I года. При длительных сроках фиксации жидкость за несколько дней до серебрения менялась. Очень хорошие результаты при использовании обоих методов импрегнации, особенно объектов, богатых соединительной тканью, дает фиксация в формалин-пиридине, та как в этой смеси подавляется серебрение коллагена. Применялась следующая пропись этого раствора: кислого формалина - 50 куб. см, дистиллированной воды - 450 куб.см, чистого пиридина - 10 куб.см.

После фиксации кусочки кожи различных областей тела резались на замораживающем микротоме. Срезы толщиной от 40 до 120 микронов делались параллельно поверхности, перпендикулярно и под более или менее острым углом к поверхности. Полученные срезы обрабатывались по методам Бильшовского-Грос и Жабонеро в принятых в Казанской нейрогистологической лаборатории модификациях. Для выяснения строения кожи и ее слоев применялись общепринятые гистологические окраски: гематоксилин-Эозин и гематоксилин-пикроиндигокармин.

При проведении реакций для обнаружения некоторых химических веществ от свежеедекапитированных животных брались кусочки кожи из областей, наиболее богато иннервированных, и обрабатывались по общепринятым гистохимическим методикам.

После фиксации в спиртовых смесях на тонких срезах проводилась ШИК-реакция по методу Мак-Манус - Гочкиса - Шабадаша и выявлялись кислые мукополисахаридные комплексы окраской с ализановым синим по Стидмену (Пирс, 1962).

Из нефиксированной свежеезамороженной в углекислоте ткани на замораживающем микротоме готовились срезы и сразу же помещались в инкубационные среды для выявления активности сукци-

натдегидрогеназы, НАД и НАДФ-диафораз (по Пирсу, 1962). В качестве акцептора электронов использовался нитросиний тетразолий. В инкубационную среду для осмотической защиты ткани вводили поливинилпирролидон в конечной концентрации 75 мг/мл. Инкубацию проводили в термостате в аэробных условиях при температуре $+37^{\circ}\text{C}$ в течение 30 минут, иногда до 1 часа. После инкубации срезы фиксировались в 5% формалине и после тщательной промывки в дистиллированной воде и подкраски квасцовым кармином заключались в канадский бальзам. Об активности окислительных ферментов судили по отложению в тканях синих гранул диформаза нитросинего тетразолия.

III. СОБСТВЕННЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

I. Общий план строения кожи лягушки

Прежде чем излагать материал наших наблюдений, характеризующий морфологию рецепторных аппаратов кожи лягушки, мы считали целесообразным привести краткие сведения о гистологии покровов этих животных. Нам кажется, что подобное краткое ознакомление со структурами кожи сделает более наглядным дальнейшее описание, так как, рассматривая рецепторы, мы считаем необходимым непрерывно увязывать их топографически с теми или иными областями и слоями кожи, а также постоянно обращать внимание на характер взаимоотношений концевых нервных структур с окружающими тканевыми элементами. Сведения по гистологии кожи лягушки мы приводим, как исходя из рассмотрения наших собственных препаратов, так и пользуясь монографией П.В. Терентьева (1950) и руководством по сравнительной гистологии Эндрю (Andrew, 1959).

Кожа изученных нами водных лягушек представляет собой пластинку варьирующей толщины; в среднем на фиксированных препаратах ее толщина колеблется от 300 до 800 микрон.

На структуре кожи лягушки отчетливо сказались особенности жизненных условий амфибий. Будучи довольно тонкой пластинкой, она в то же время представляет собой весьма прочное и сложное по строению образование, способное выполнять многочисленные и разнообразные функции.

Общий план строения кожи водных лягушек напоминает таковой млекопитающих (рис. I). В то же время она имеет ряд специ-

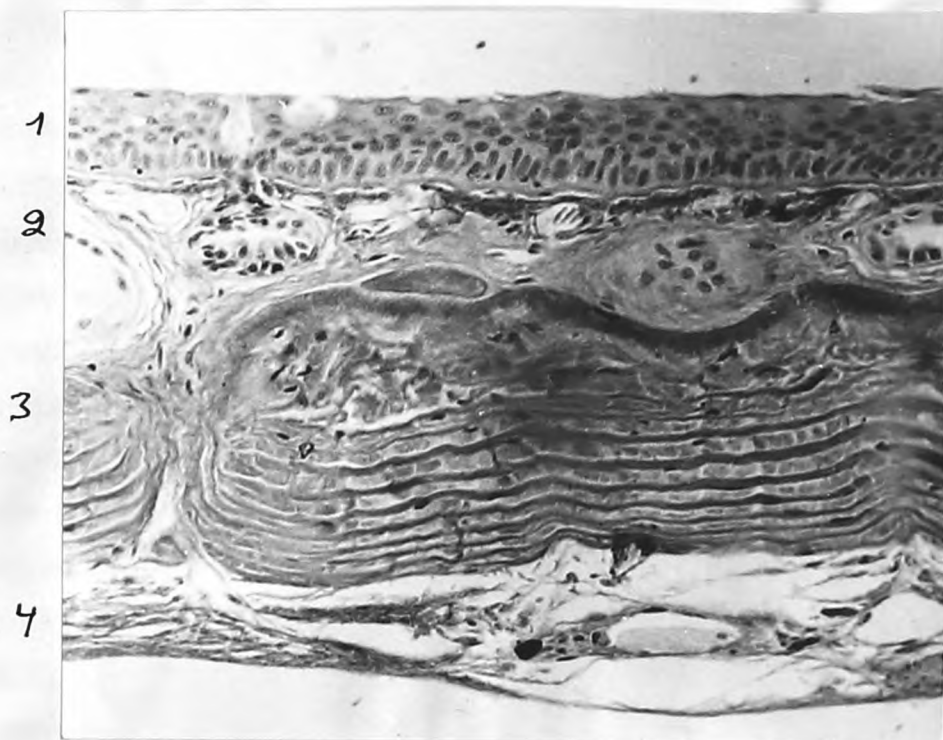


Рис.1. Кожа лягушки из области спины. Срез, перпендикулярный поверхности. Обработка - гематоксилин-пирониндиго-кармин. Микрофото, об.20х, ок.10х.

фических черт. В целом кожа подразделяется на эпидермис, собственно кожу и подкожную клетчатку. Эпидермис (1) представляет собой тонкий эпителиальный слой. Это типичный многослойный эпителий, образованный в среднем 5-10 слоями клеток. В отличие от кожи млекопитающих, эпидермис лягушек очень слабо ороговевает. Лишь самый поверхностный слой уплощенных клеток подвергается этому процессу, и то последний не заходит так далеко, как у млекопитающих - даже "ороговевшие" клетки

сохраняют ядра. Поверхность эпителия покрыта тончайшей бесструктурной пластинкой, называемой кутикулой. Остальные слои эпидермиса в сущности напоминают ростковый слой кожи млекопитающих. Они составлены базальным слоем цилиндрических клеток и несколькими слоями клеток неправильной формы, соответствующих шиповатым клеткам млекопитающих. Между клетками всех слоев эпидермиса кожи лягушки довольно отчетливо видны межклеточные щели. Особенности строения эпидермиса хорошо объясняют такие функциональные свойства кожи амфибий, как выраженная способность к газообмену и свободному току воды, ибо, как известно, лягушка в значительной степени дышит через кожу и почти полностью "пьет" при помощи этого органа [Н.Введенский, 1881; Дolk и Постма (Dolk und Postma, 1927); В.Губарь, 1942; Л.Динесман, 1948]. Тонкий эпидермис, состоящий в основном из живых клеток, способствует обеспечению этих функций.

Собственно кожа подразделяется на два слоя: верхний, граничащий с эпидермисом (2), носит название губчатый (*stratum spongiosum*), и глубокий или плотный (3), получивший наименование компактный (*stratum compactum*). Губчатый слой имеет различную толщину в разных участках тела животного, это связано, в основном, с большим или меньшим развитием желез. Основу его составляет рыхлая соединительная ткань, образованная переплетающимися пучками коллагеновых волокон и сетями тонких эластических волокон. Слой этот богат клетками, из которых в наибольшем числе встречаются сильно разветвленные, снабженные тонкими длинными отростками фибробласты и многочисленные разнообразной формы меланофоры, об-

разующие местами массивные скопления. В этом слое располагаются сплетения кровеносных сосудов (артерии, вены и капилляры) и нервов. Здесь весьма многочисленны железы. Последние представляют собой простые альвеолярные железы двух типов: слизистые и так называемые зернистые, или ядовитые. Топографическое распределение их неравномерно. Нижняя поверхность тела более богата слизистыми железами, ядовитые железы концентрируются в определенных участках тела. Особенно их много на боковых поверхностях спины, на предплечьях, на задней поверхности бедер. Губчатый слой в целом, очевидно, обеспечивает связь эпидермиса с кожей и, имея многочисленные сосуды и нервы, способствует выполнению ряда общих функций, свойственных коже. За счет этого слоя формируется также своеобразная окраска тела животных.

Прочность кожи обеспечивается третьим ее слоем и вторым слоем собственно кожи — компактным. Последний по своим структурным особенностям значительно отличается от глубокого слоя дермы млекопитающих. Он построен из плотных пучков коллагеновых волокон, имеющих своеобразное распределение. Коллагеновые пучки распластаны и волокна в них, направляясь в целом параллельно поверхности кожи, пересекаются под прямым углом друг к другу. В результате образуется система плотных компактных пластин, наслаивающихся друг на друга. Эти пластины прободаются каналами, по которым из подкожного слоя в губчатый проходят кровеносные сосуды, нервы и пучки гладких мышц. Компактный слой сравнительно беден клетками. Но в нем, как правило, обнаруживаются нервные сплетения и отдельные нервные во-

локна. Компактный слой лежит на тонкой подкожной клетчатке. У изученных нами лягушек подкожная клетчатка (4) не содержит заметных жировых скоплений. Она образована рыхлой соединительной тканью, которая, в сущности, представляет собой наружную стенку обширных лимфатических мешков, как известно, распространяющихся почти по всей поверхности тела водных лягушек. В рыхлой соединительной ткани подкожной клетчатки или иными словами в наружной стенке лимфатических мешков располагается мощное нервное сплетение и сплетение кровеносных сосудов, обеспечивающие иннервацию и кровоснабжение всех вышележащих слоев кожи. Внутренняя стенка лимфатических мешков представлена также рыхлой соединительной тканью, переходящей в перимизиум мышц или надкостницу и надхрящницу скелетных частей.

Кожа лягушки богато пигментирована. Пигментные клетки - хроматофоры - встречаются как и в эпидермисе, так и в дерме, в основном, в губчатом слое. Местами скопление хроматофоров настолько велико, что затрудняет изучение тканевых структур этих участков кожи.

2. Рецепторы кожи

Чувствительные нервные окончания обнаруживаются во всех слоях кожи лягушки. Рецепторы образованы мягкотными нервными волокнами, выходящими из двух основных сплетений. Первое располагается в подкожной клетчатке или точнее в толще наружной стенки лимфатического мешка. Это сплетение является наиболее мощным кожным сплетением. Оно формируется за счет соответствующих нервных стволов различных областей тела. Из него воз-

никают все нервные образования выходящих слоев кожи (рис.2).

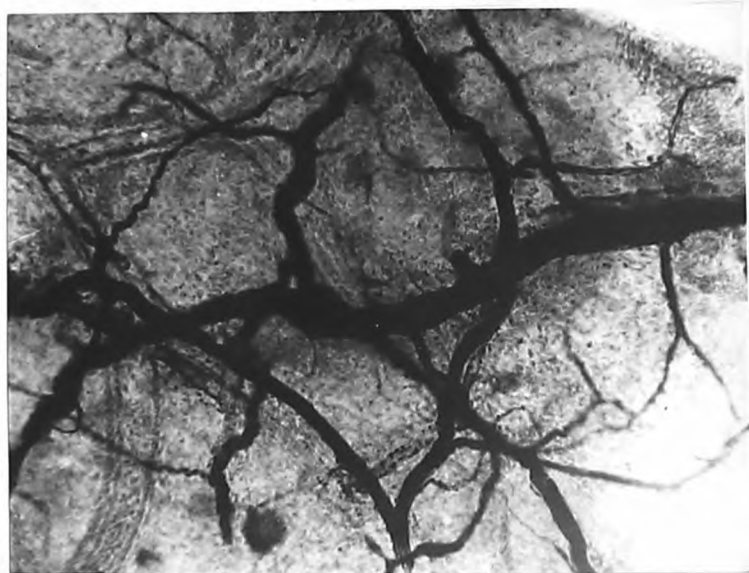


Рис.2. Нервное сплетение в подкожном слое кожи лягушки. Обработка по методу Бильшовского-Грос. Микрофото, об. 9х, ок. 7х.

Мы не будем останавливаться на подробной характеристике кожных сплетений, так как этот вопрос с исчерпывающей полнотой изложен в работах предшествующих авторов, в частности в работе Аккерман (1932). Подкожное сплетение образует нервные стволы, состоящие из мякотных и безмякотных волокон. Эти стволы вертикально пробивают компактный слой, следуя по специальным каналам, и достигают губчатого. По своему ходу они отдают волокна, иннервирующие структурные элементы компактного слоя (рис.3).

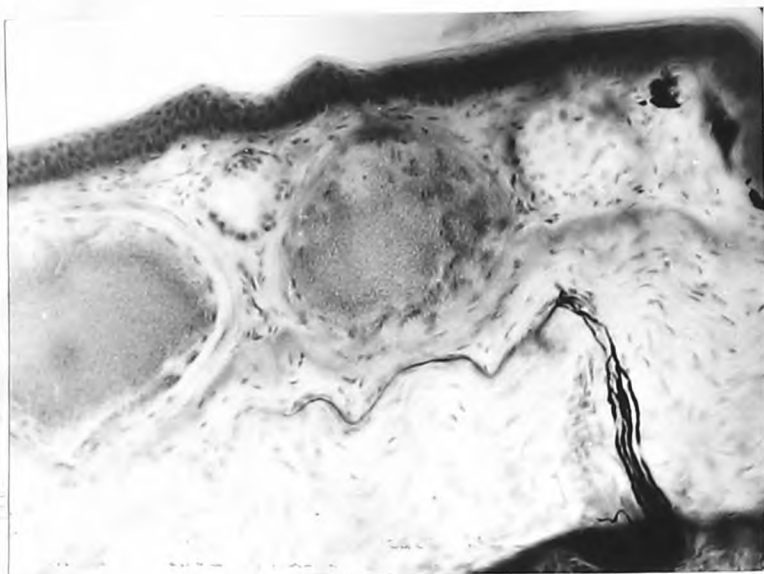


Рис.3. Поперечный срез кожи спины. Виден ствол, пробивающий компактный слой и отходящее от него волокно, образующее окончание. Обработка по методу Бильшовского - Грос. Микрофото, об.20х, ок. 7х.

Проникшие в губчатый слой нервные стволы образуют в нем второе нервное сплетение кожи (рис.4). Оно снабжает нервными волокнами соединительнотканые структуры губчатого слоя, железы и эпидермис. При описании структуры рецепторов, расположенных в различных слоях и областях кожи, мы сочли возможным придерживаться принципа, основанного на учете степени сложности строения чувствительных нервных окончаний, принципа, положенного в основу существующей морфологической классификации рецепторов (Б.И.Лаврентьев, 1943; Г.И.Забусов и А.П. Маслов, 1961).

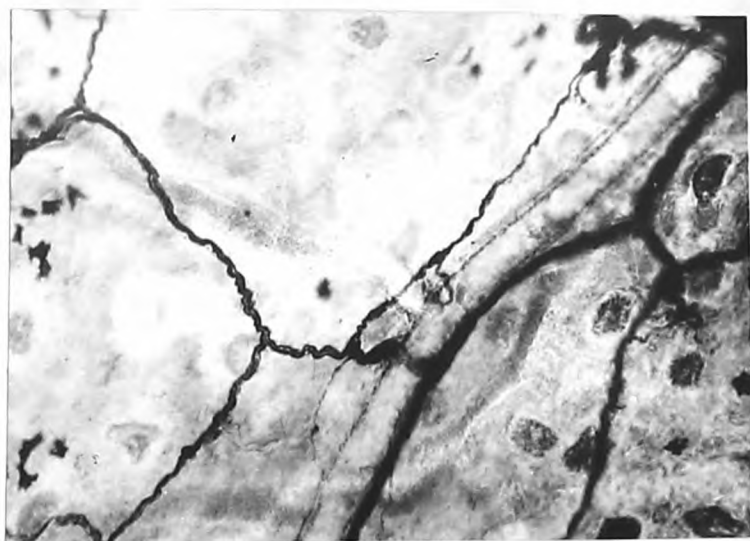


Рис.4. Нервное сплетение в грубчатом слое кожи лягушки. Обработка по методу Бильшовского-Грос. Микрофото, об.9х, ок.7х.

Исходя из этого, мы приводим вначале описание свободных нервных окончаний во всех слоях кожи, затем рецепторов, имеющих в своем составе не-нейронный элемент - "специальные" клетки и, наконец, "особые" виды рецепторов, заслуживающие, по нашему мнению, рассмотрения и обсуждения.

А. Свободные окончания

Этот вид рецепторов встречается во всех слоях кожи. При рассмотрении в световом микроскопе видно, что разветвления осевых цилиндров нервных волокон лишены каких-либо дополнительных сопровождающих структур. Они различаются главным образом количеством ветвлений терминалей и степенью их распространенности.

В наиболее глубоком слое кожи, наружной стенке лимфатического мешка свободные рецепторы образуются мякотными нервными волокнами, выходящими из крупных нервных стволов лежащего здесь сплетения. Пройдя небольшие расстояния среди соединительнотканых структур, нервные волокна теряют миелин и образуют типичные для этой области окончания. Последние характеризуются небольшим числом ветвлений и очень большой распространенностью. Как правило, терминалы уже с первых ветвлений выглядят в виде тонких плотных нитей. В местах ветвлений терминалей и по ходу не наблюдаются варикозные расширения. Закачиваются они обычно заострениями среди соединительнотканых волокон (рис.5).

Толща компактного слоя бедна свободными нервными окончаниями. Здесь редко встречаются кустиковидные рецепторы, образованные мякотными нервными волокнами, выходящими из прободающих компактный слой стволиков. После потери миелина осевые цилиндры их несколько раз повторно дихотомически ветвятся, образуя тонкие, равномерной толщины терминалы, снабженные редкими небольшими варикозными расширениями по их ходу (рис.6).

Сравнительно многочисленны свободные нервные окончания в наиболее поверхностной части компактного слоя, точнее на границе последнего с губчатым. Здесь располагаются, распластаваясь параллельно поверхности губчатого слоя, свободные нервные окончания двух своеобразных и резко отличающихся друг от друга видов. Одни из них образуются толстыми нервными волокнами, которые переходят в свободные окончания с очень

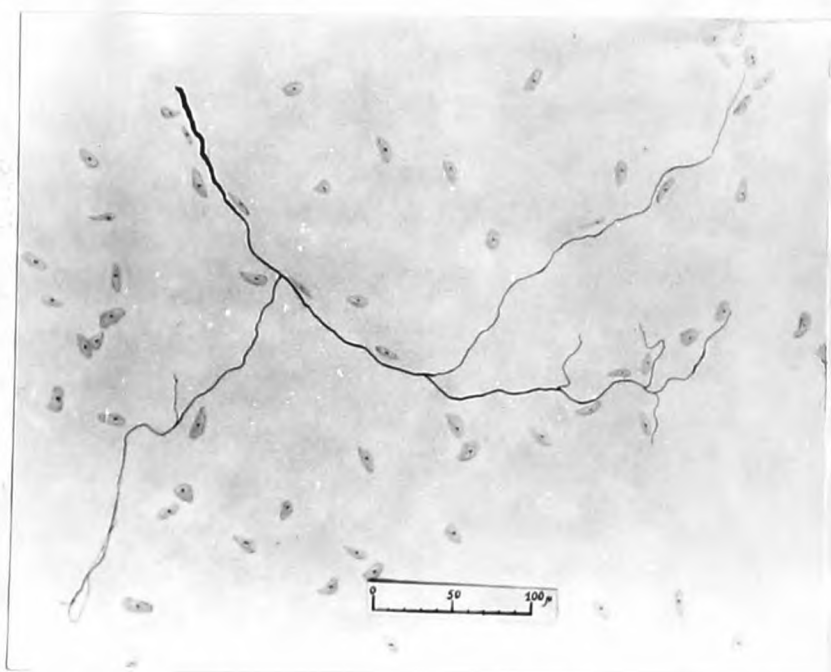


Рис.5. Свободное окончание в соединительной ткани наружной стенки лимфатического мешка. Кожа спины. Обработка по методу Хабонеро.



Рис.6. Свободное нервное окончание в компактном слое кожи спины лягушки. Обработка по методу Хабонеро.

небольшим числом коротких тонких терминалей (рис.7). В сущности, окончание состоит из одной "главной" терминали, идущей параллельно пучкам коллагеновых волокон. От нее отходят несколько коротких и тонких боковых веточек.

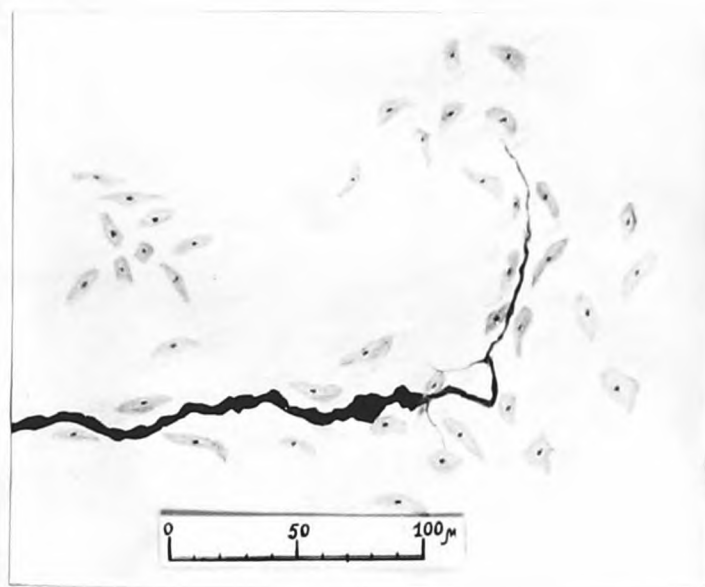


Рис.7. Свободное окончание на границе компактного слоя с губчатым. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

Второй вид располагающихся здесь свободных рецепторов образован сравнительно тонкими мягкотными нервными волокнами, возникающими из прободающих нервных пучков и тотчас же по выходе из пучка переходящих в окончания (рис.8). Последние характеризуются тонкими длинными терминалями, повторно ветвящимися и снабженными крупными, легко наблюдаемыми варикозными расширениями. Такими же варикозными расширениями овальной, а иногда треугольной формы заканчиваются отдельные терминали этих окончаний (рис.9).



Рис.8. Свободные рецепторы компактного слоя, образование волокнами, выходящими из прободящего пучка. Обработка по методу Хабонеро.

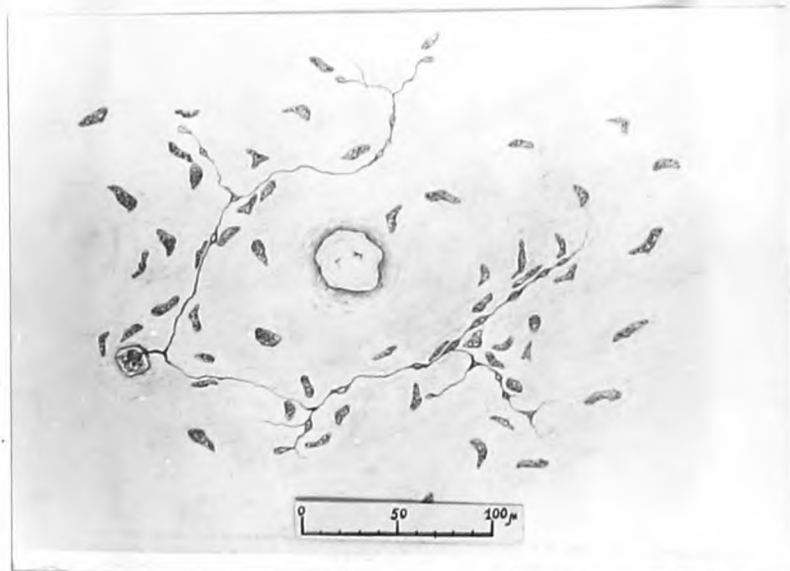


Рис.9. Свободное окончание образованное волокном, выходящим из пучка прободящего компактный слой. Обработка по методу Хабонеро.

Особое место среди свободных нервных аппаратов компактного слоя занимают так называемые плексиформные или сплетениевидные окончания, встречающиеся наиболее часто. Подобные концевые приборы образуются мягкотными нервными волокнами, которые после потери миелина разветвляются на большое количество терминалей. Последние проникают на разных уровнях в пластины, составляющие компактный слой, и там продолжают ветвиться, образуя систему тонких концевых веточек, идущих параллельно пучкам коллагеновых волокон (рис. 10). Нервные аппараты такого типа всегда отличаются распространенностью.

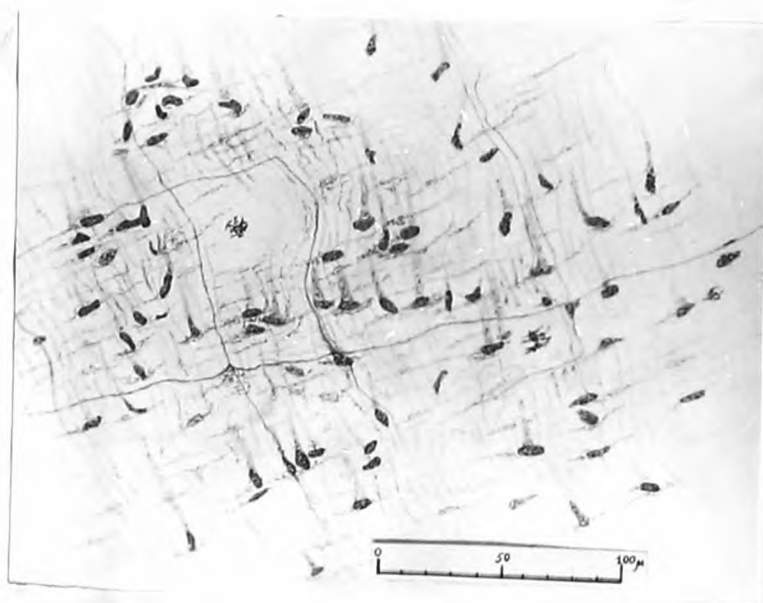


Рис. 10. Часть терминалей плексиформного окончания в компактном слое кожи лягушки. Обработка по методу Хабонеро.

Их терминали занимают большой участок соединительной ткани, простирающийся иногда на несколько полей зрения микроскопа. Терминали одного такого окончания образуют перекресты и переплетаются с концевыми веточками других таких же рецепторов так, что очень часто невозможно отграничить один нервный аппарат от другого (рис. II).

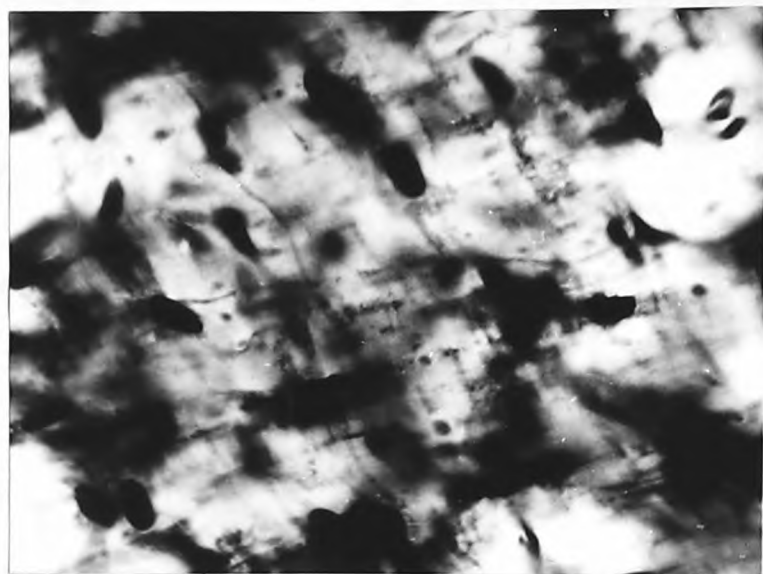


Рис. II. Плексиформные окончания в компактном слое кожи лягушки. Обработка по методу Хабонеро. Микрофото, об. 40х, ок. 7х.

Интерес представляют также редко наблюдаемые свободные рецепторы компактного слоя, отличающиеся некоторыми особенностями тонкого строения концевых отделов терминалей. Эти окончания образуются, как и большинство нервных аппаратов компактного слоя, толстыми мякотными волокнами. Терминали их не обнаруживают большого распространения. Вначале они довольно толсты и часто имеют фибриллярный характер. В местах

расхождения более тонких веточек располагаются обширные тонковолокнистые пластинки. Главную особенность подобных рецепторов представляет способ окончания терминалей в иннервируемой ткани (рис.12).

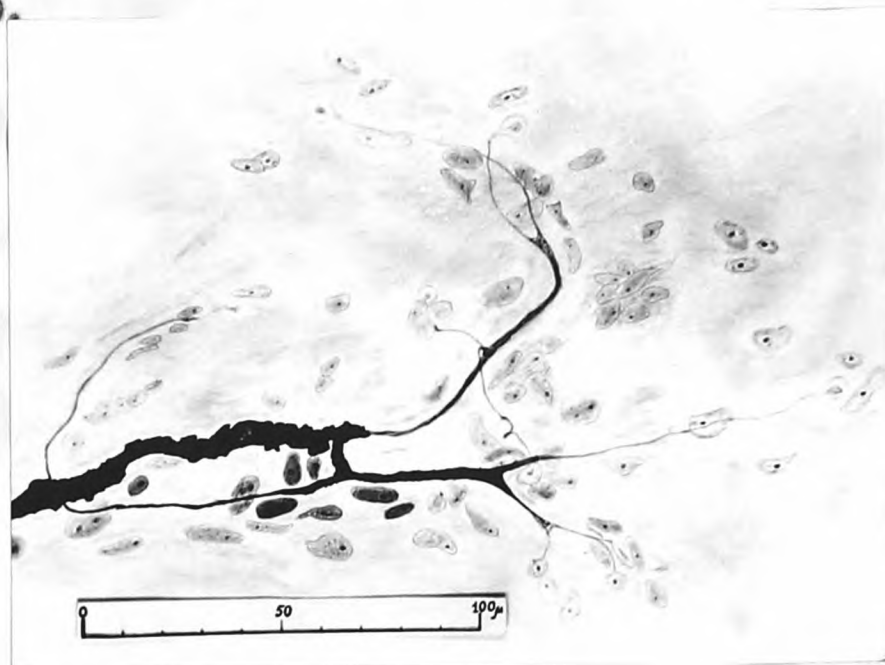


Рис.12. Свободное окончание с особенностями строения терминалей в компактном слое кожи. Обработка по методу Бильмовского-Грос. Объяснение в тексте.

Каждая терминаль заканчивается, очевидно, натеком аксоплазмы, представляющим собой довольно крупный прозрачный пузырек, хорошо различимый при рассматривании в фазовом контрасте. В центральной части таких пузырьков иногда наблюдается незначительное уплотнение (рис.13).

В губчатом слое свободные нервные окончания многочисленны. Одни из них по морфологическим признакам весьма сходны с окончаниями в подкожном слое. Они имеют вид распространенных кустиков с длинными тонкими, повторно ветвящимися терминалями (рис.14).

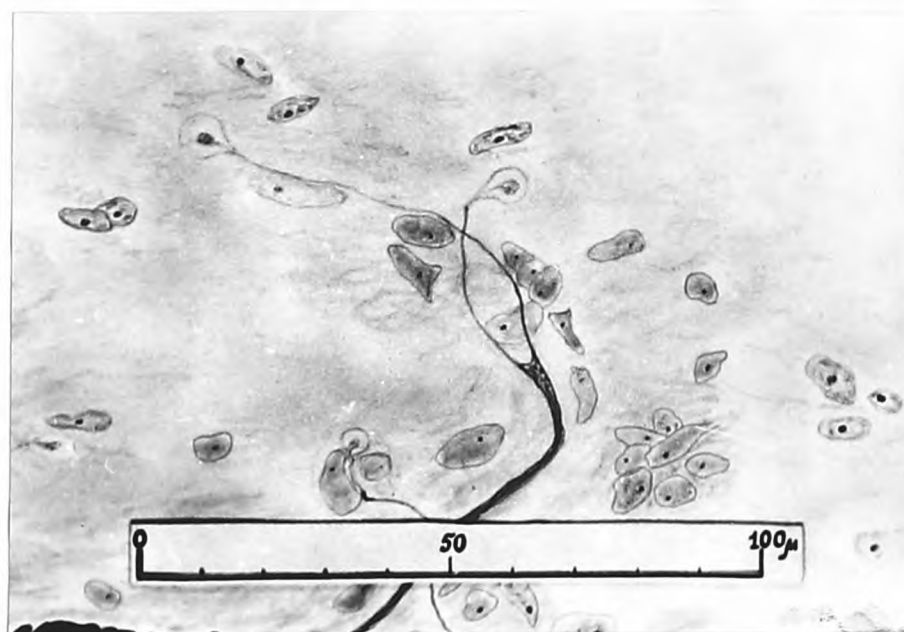


Рис.13. Часть терминалей окончания изображенного на рис.12 под более сильным увеличением



Рис.14. Свободное окончание в губчатом слое кожи лягушки. Обработка по методу Хабонеро.

Встречаются здесь также рецепторы с очень короткими и мало ветвящимися концевыми нитями (рис.15). Наиболее распространенным и часто встречающимся видом свободных нервных окончаний в губчатом слое являются рецепторы, отличающиеся по своим морфологическим признакам от окончаний в вышеописанных слоях. Эти окончания образуются очень толстыми моточными нервными волокнами (рис.16). После потери миелина эти волокна образуют системы терминальных ветвлений, характеризующиеся многочисленными повторными ветвлениями, расположенными на сравнительно ограниченном участке ткани и пересечением друг с другом (рис.17).

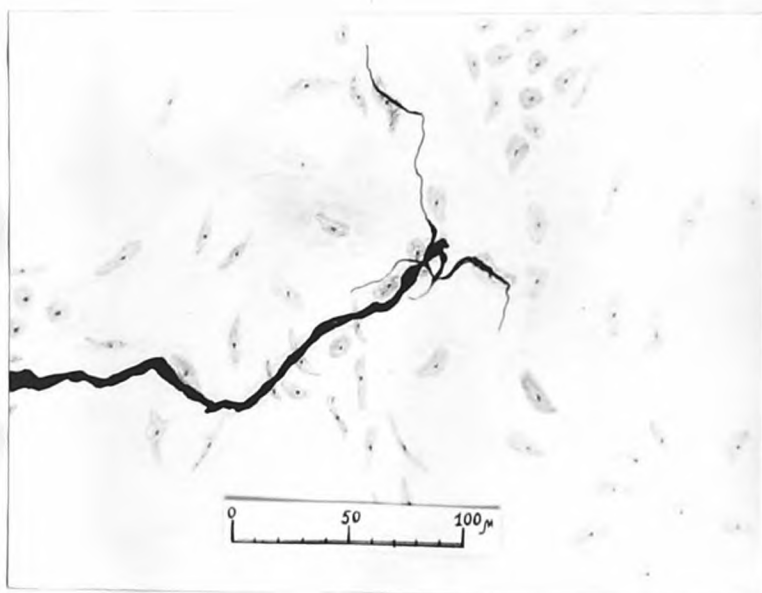


Рис.15. Свободное окончание с небольшим количеством ветвлений терминалей в губчатом слое. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

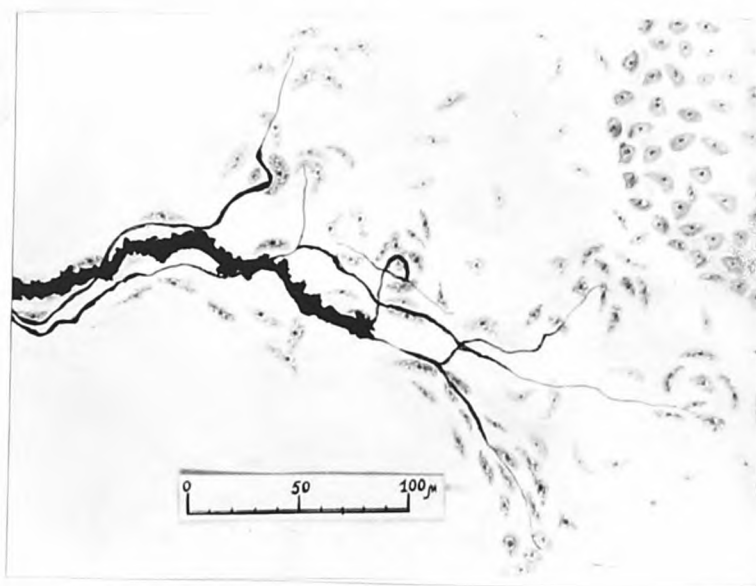


Рис.16. Свободное нервное окончание в губчатом слое кожи лягушки. Обработано по методу Вильмовского-Грос

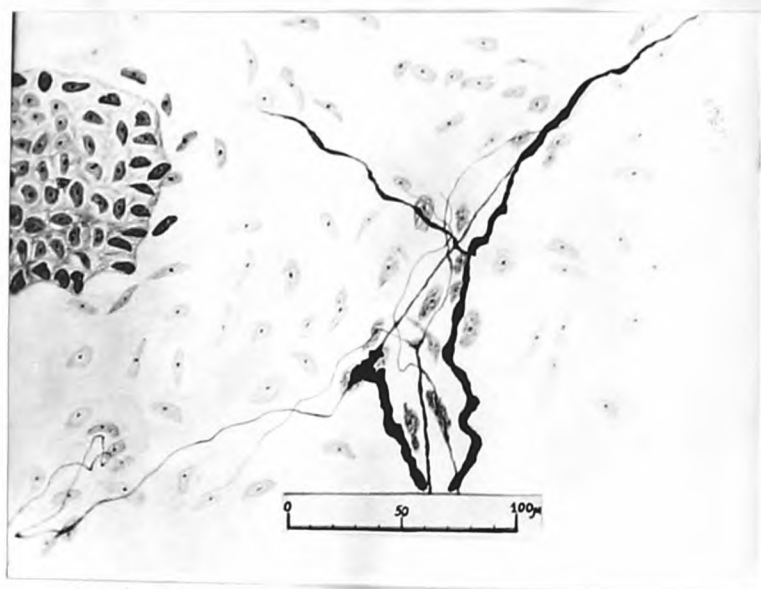


Рис.17. Свободные нервные окончания в губчатом слое кожи лягушки. Обработка по методу Вильмовского-Грос

Своеобразен также и характер терминалей, они имеют отчетливую фибриллярность и широки вначале, по мере ветвления истончаются, но фибриллярность сохраняется почти до конца (рис.18). Такие рецепторы встречаются по всей толще губчатого слоя. Наконец, в подэпителиальной ткани этого слоя не редки свободные нервные окончания, типичным для которых является очень малое число ветвлений, и очень большая протяженность (рис.19). Часто такие рецепторы имеют всего 1-2 ветвления, терминали же их распространяются на несколько сот микронов.

При изучении терминалей таких окончаний с помощью фазово-контрастного устройства, даже при сильных увеличениях микроскопа, не удастся обнаружить каких-либо клеточных элементов сопровождающих их и отделяющих от иннервируемой ткани.

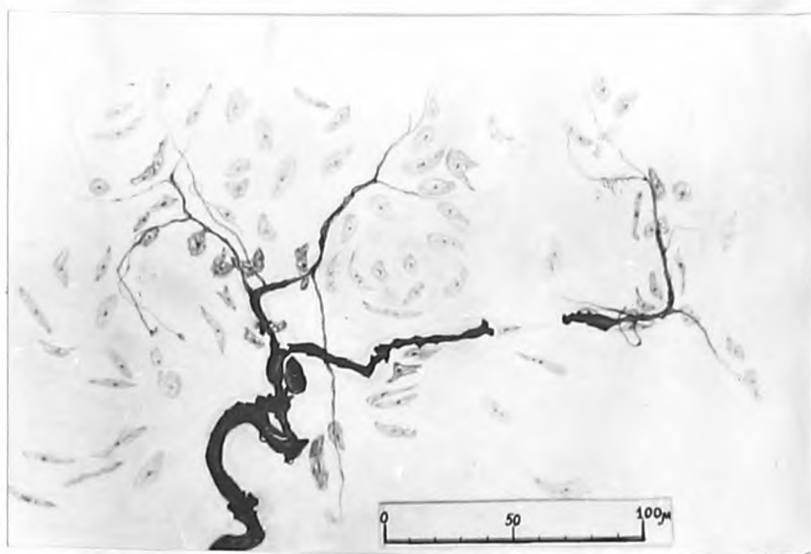


Рис.18. Свободные окончания губчатого слоя с фибриллярным строением терминалей. Обработка по методу Бильшовского-Грос.



Рис.19. Свободный рецептор в подэпители-
альной ткани губчатого слоя кожи лягушки.
Обработка по методу Бильюзовского-Грос.

Свободные рецепторы губчатого слоя иннервируют распо-
лагающиеся здесь железы. Характер чувствительных окончаний
желез весьма однообразен. Чаще всего рецептор образован
толстым мягкотным волокном, которое, подойдя к основанию же-
лезы, теряет миелин и разветвляется на несколько концевых
нитей, лежащих в тонкой соединительнотканной капсуле желе-
зы и образующих на ее поверхности петли и завитки различной
формы (рис.20). Весма часто отдельные терминалы, из опле-
тающих основание железы, проникают в окружающую ткань где
и заканчиваются (рис.21).

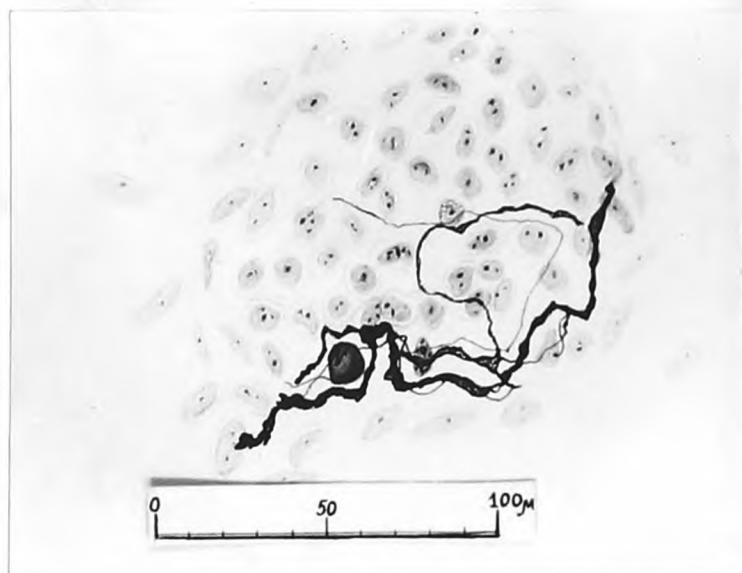


Рис.20. Свободное нервное окончание в стенке слизистой железы. Срез губчатого слоя, параллельный поверхности. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

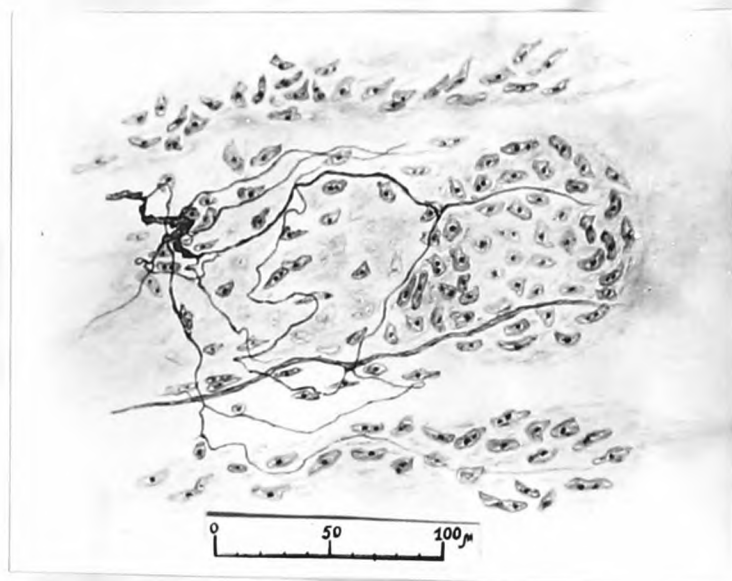


Рис.21. Свободные рецепторы слизистой железы, некоторые из терминалей которых заканчиваются в окружающей ткани. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

Нередко в иннервации железы принимает участие одна из ветвей свободного рецептора, другие же ветви его заканчиваются в ткани между железами (рис.22,23).

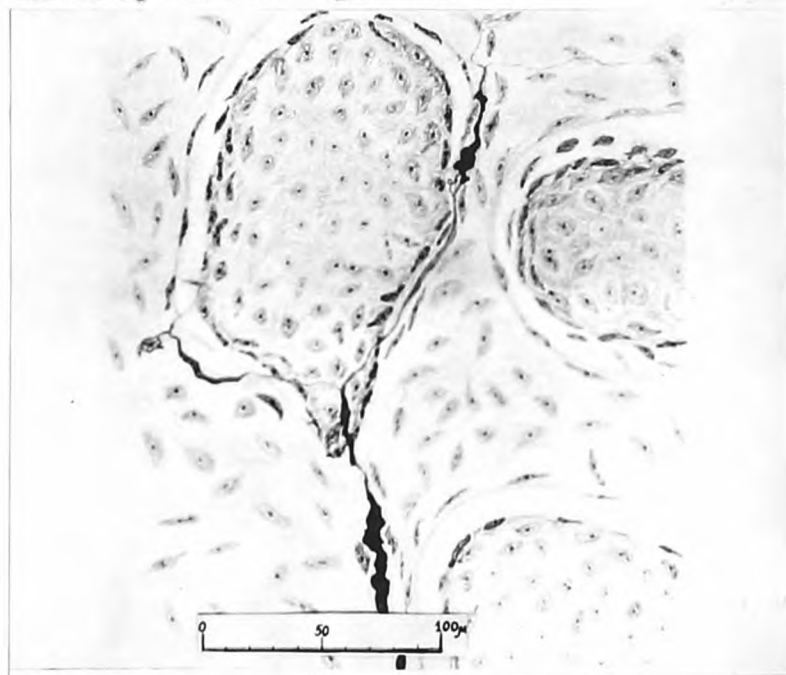


Рис.22. Свободное окончание на железе
и в окружающей ткани.
Обработка по методу Бильшовского-Грос.

В некоторых случаях в соединительной ткани кожи лягушки можно наблюдать своеобразные свободные нервные окончания. Образуются они, как обычно, миелиновыми волокнами. При подробном же рассмотрении оказывается, что вместе с миелиновым волокном, сопровождающая его, идет и безмиелиновое, которое затем разделяется на тонкие веточки, также сопровождающие терминалы рецептора. В губчатом слое кожи такие "двоенные" окончания обычно участвуют в иннервации желез (рис.23).

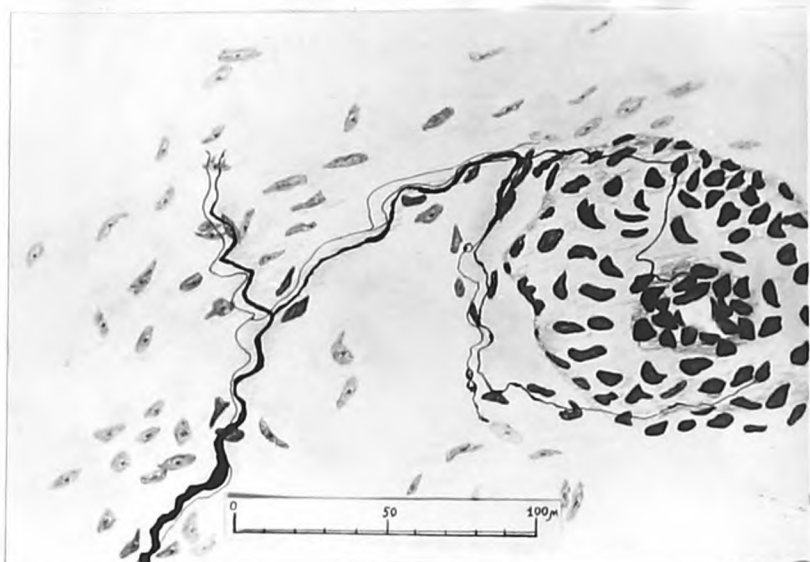


Рис.23. "Сдвоенное" окончание на железе и в окружающей ткани. Губчатый слой кожи. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

В наружной стенке лимфатических мешков подобные нервные аппараты имеют исключительно-большую протяженность, их терминали занимают несколько полей зрения микроскопа и заканчиваются среди волокон соединительной ткани (рис.24).

В губчатом слое и в наружной стенке лимфатических мешков кожи лягушки встречаются также нервные аппараты, терминали которых иннервируют различные тканевые структуры. Концевые ветви таких рецепторов имеют большое протяжение, одни из них заканчиваются среди волокон соединительной ткани, а другие образуют контакт с кровеносными сосудами. Подобные чувствительные окончания получили наименование сосудисто-тканевых (Т.А. Григорьева, 1954; А.П.Маслов, 1955 и др.). В исследованном органе они особенно распространены в стенке лимфатических мешков (рис.25).

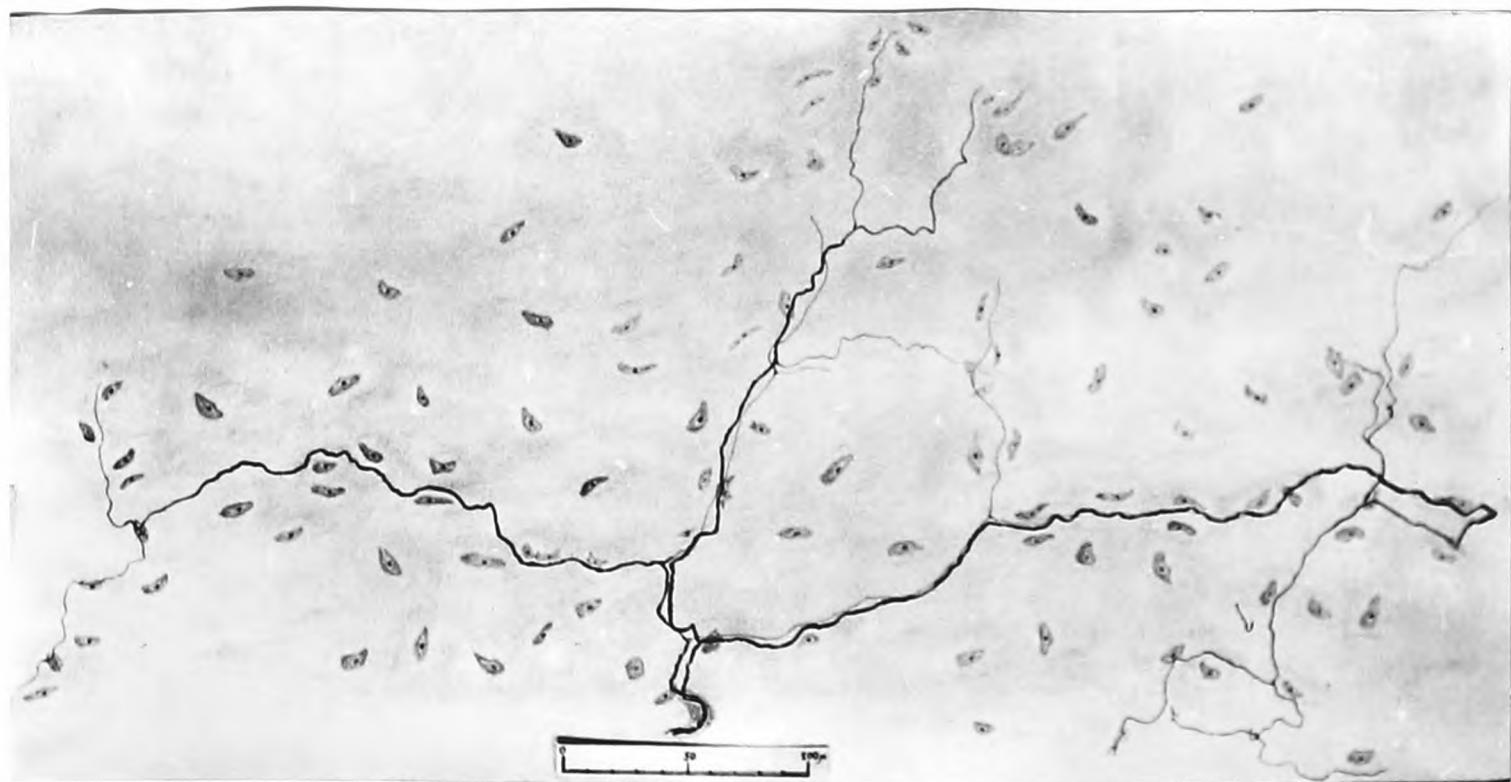


Рис. 24. Распространенное "двойное" окончание в соединительной ткани наружной стенки лимфатического мешка кожи лягушки.
Обработка по методу Бильшовского-Грос.



Рис.25. Сосудисто-тканевой рецептор в наружной стенке лимфатического мешка.

Обработка по методу Бильшовского-Гросс.

Значительная часть нервных волокон из сплетения в губчатом слое кожи достигает, после повторных ветвлений, эпидермиса и проникает в него, образуя свободные окончания (рис. 26).

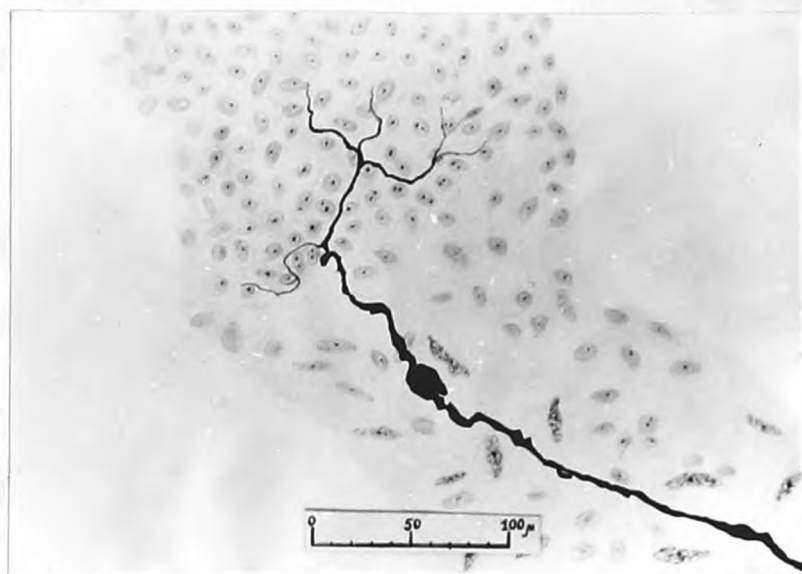


Рис. 26. Свободное окончание в эпидермисе кожи лягушки. Срез сделан под углом к поверхности. Обработка по методу Бильшовского-Гросс.

В толще эпидермиса можно различить несколько их видов. Особенно многочисленны нервные окончания в базальных слоях эпидермиса. Они представлены свободными окончаниями, имеющими вид кустиков, распространяющих свои терминальные ветвления параллельно поверхности кожи между клетками базального слоя (рис. 27). Такие окончания не захватывают большую площадь, но зато располагаются недалеко друг от друга (рис. 28). Концевые ветвления этих окончаний обычно ровные, гладкие, не имеют варикозностей и заканчиваются заострениями (рис. 29).

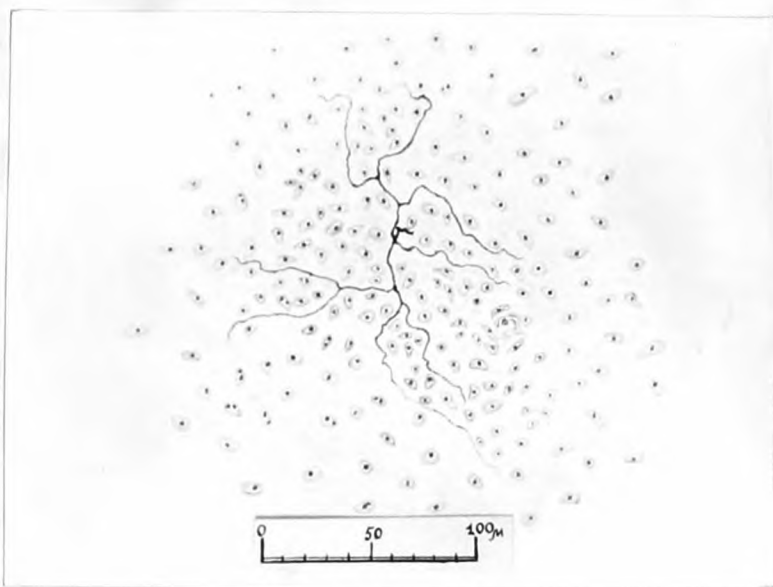


Рис.27. Свободный рецептор в базальном слое эпидермиса. Срез, параллельный поверхности. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

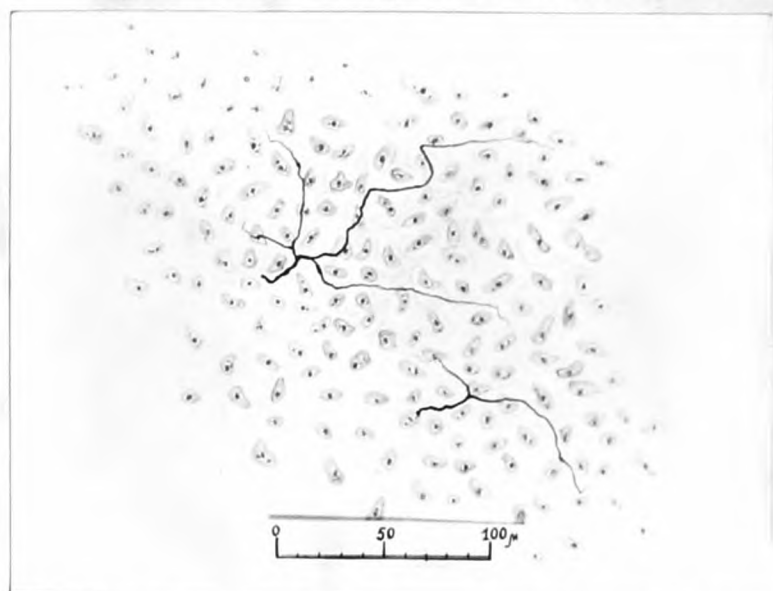


Рис.28. Окончания в базальном слое эпидермиса. Срез, параллельный поверхности кожи. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

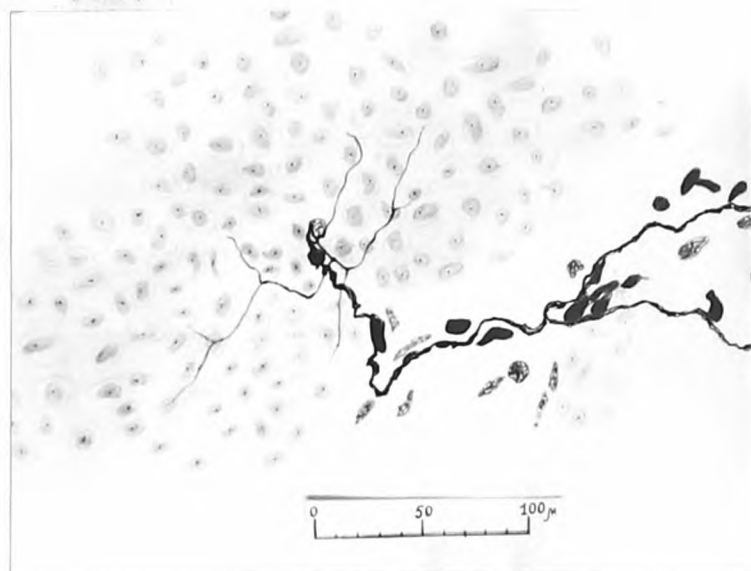


Рис.29. Свободное окончание в базальном слое кожи лягушки. Обработка по методу Бильневско-Го-Грос.

Несколько отличается от этих рецепторов окончания, также лежащие среди клеток базального слоя, но имеющие незначительные ветвления терминалей и большое протяжение (рис.30). Эти рецепторы часто выглядят в виде толстой гладкой нити, идущей параллельно поверхности кожи и изредка образующей тяжи в сторону слоя шиповатых клеток.

Наконец, особым видом свободных рецепторов в эпидермисе являются окончания, терминали которых проникают во все его слои. Они образованы толстыми мякотными волокнами, почти вертикально направляющимися из губчатого слоя к эпидермису. Непосредственно под ним они теряют миелин и осевой цилиндр проникает в базальный слой, затем следуют многочисленные дихотомические ветвления (рис.31).



Рис.30. Рецептор в эпидермисе кожи лягушки. Срез базального и отчасти шиповатого слоев. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

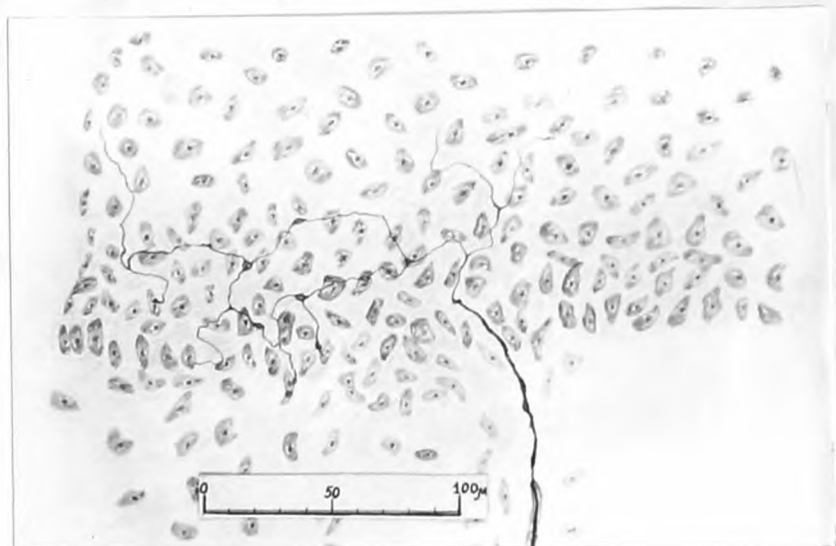


Рис.31. Свободное окончание в эпидермисе кожи лягушки. Срез, почти перпендикулярный поверхности. Обработка по методу Хабонеро.

Возникающие в результате ветвлений терминали распространяются как в вертикальном направлении, поднимаясь к поверхностным слоям, так и в горизонтальном, распространяясь на значительную площадь. Отдельные терминали оканчиваются во всех слоях эпидермиса, от базального до поверхностного. Характерным для этого вида окончаний является многочисленные варикозные расширения, встречающиеся как в местах ветвления терминалей, так и по ходу их.

В терминальных ветвлениях осевого цилиндра свободных рецепторов удалось обнаружить наличие активности некоторых из ферментов биологического окисления. Особенно четко выявляется активность НАД и НАДФ-диафораз. Синий осадок формазана, указывающий на локализацию данных ферментов, закономерно обнаруживается во всех разветвлениях осевого цилиндра, вплоть до полного истончения и исчезновения терминалей. В клетках соединительной ткани, в которой располагаются окончания, также выявлена активность окислительных ферментов (сукцинатдегидрогеназа, диафоразы). Ядра клеток, как правило, осадков ферментной реакции не содержат (рис. 32, 33).

При проведении реакций с целью обнаружения ШИК-положительных веществ и кислых ~~мукополисахаридов~~ мукополисахаридов/положительных результатов в отношении свободных нервных окончаний кожи лягушки получить не удалось.

Можно предположить, что указанные вещества не содержатся в терминалях осевого цилиндра свободных рецепторов или же количество их настолько мало, что не обнаруживается применяемыми методами.

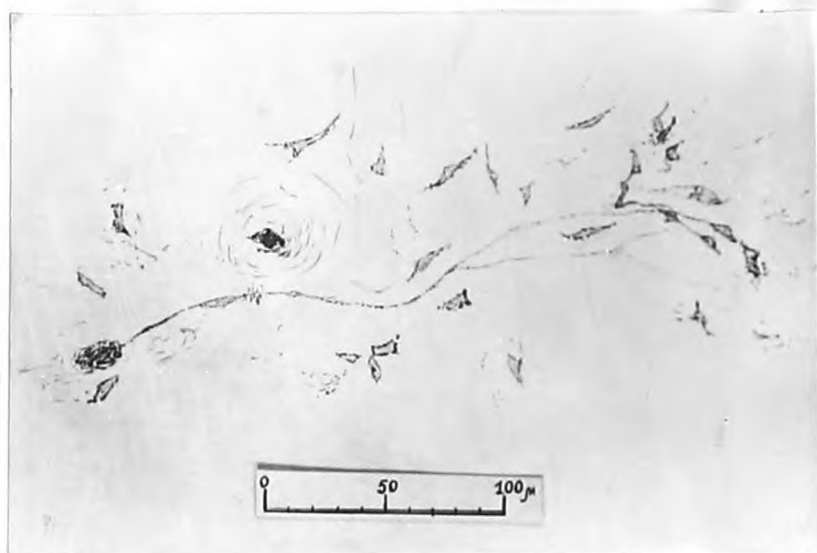


Рис.32. Свободное нервное окончание в компактном слое кожи лягушки. Выявлена активность НАДФ-диафоразы.



Рис.33. Часть плексиформного окончания в компактном слое кожи лягушки. Выявлена активность НАДФ-диафоразы. Метод с нитросиним тетразолием. Микрофото, об.40х, ок.10х.

Б. Несвободные окончания

Уже при беглом рассмотрении в обычном - световом - микроскопе легко обнаруживается, что несвободные рецепторы резко отличаются от вышеописанных свободных окончаний наличием каких-то дополнительных структур, сопровождающих их терминали.

При более подробном изучении становится очевидным, что здесь мы имеем дело с двумя группами нервных аппаратов, различающихся по степени сложности и дифференцировки дополнительных структур.

Для окончаний первой группы характерно отсутствие дифференцировки вспомогательного компонента - по крайней мере, при изучении в световом микроскопе применяемыми нами методами исследования - на какие-либо гистологические структуры, т.е. в нем не видно клеточных границ, волокнистых образований; ядра, обнаруживаемые в составе компонента, однообразны по морфологии.

Рецепторы второй группы характеризуются тем, что вспомогательный компонент дифференцирован на отдельные сильно вытянутые клетки, весьма напоминающие таковые в чувствительных пластинчатых колбах высших позвоночных.

Рассмотрим строение этих двух типов рецепторов.

а) Первая группа несвободных окончаний

Рецепторные аппараты этой группы обнаружены лишь в компактном слое собственно кожи, ближе к губчатому. Они образуются мягкотными волокнами, отходящими от стволиков, которые покидают подкожное нервное сплетение и пробивают толщу компактного слоя. Волокна, дающие начало окончаниям, имеют до-

вольно крупный калибр. Осевой цилиндр их неравномерно утолщен, на нем имеются значительные наплавы нейроплазмы, сменяющиеся резкими истончениями. Шванновская оболочка волокон всегда хорошо заметна. Мякотные нервные волокна, после того как они покинут идущие вертикально стволики, направляются параллельно поверхности, далеко не распространяясь. По ходу их сразу же начинают образовываться окончания. На одном волокне их может быть несколько (2-4). Нервные аппараты образуются на концах потерявших миелин волокон или же на местах пережатия Ранвье. Осевой цилиндр при образовании окончания, как правило, истончается и, почти сразу же, делится на небольшое количество терминалей. Иногда последние повторно ветвятся. Для рецепторов этого типа характерна небольшая протяженность концевых ветвлений. Терминали их могут быть представлены тонкими, равномерной толщины плотными нитями, лишенными варикозностей (рис.34). Но чаще в местах расхождения терминалей осевого цилиндра находятся расширения в виде тонковолокнистых пластинок. Утолщения различной величины изредка могут наблюдаться также по ходу терминалей (рис.37). Последние в некоторых из окончаний на большом протяжении имеют вид рыхлых фибриллярных нитей (рис.35). Ход терминалей окончаний соответствует направлению волокон окружающей соединительной ткани. Все ветвления осевого цилиндра рецепторов погружены в более или менее толстый слой протоплазмы с находящимися в ней ядрами. Протоплазма в составе окончаний заметна довольно хорошо. Она имеет вид сероватой массы, непосредственно являющейся продолжением цитоплазмы шванновских клеток (рис.34,35,36). Границ клеточных

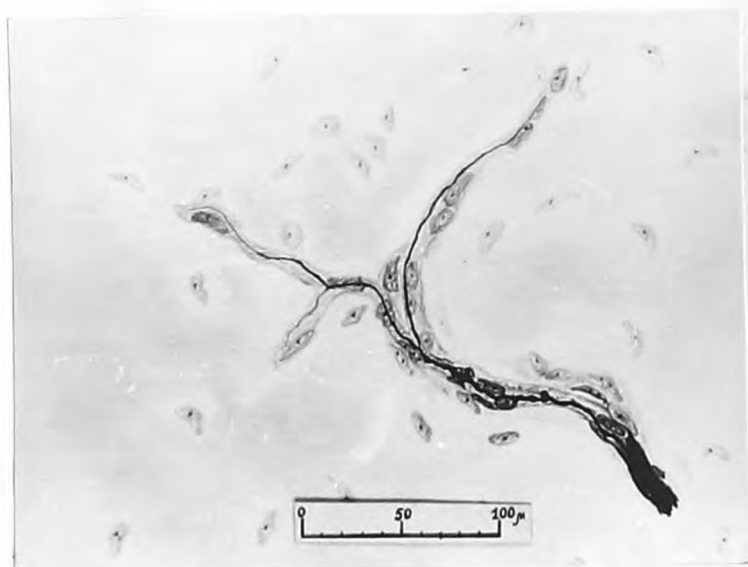


Рис.34. Несвободное окончание в компактном слое
кожи лягушки. Обработка по методу Бильшовского-
Гросс.

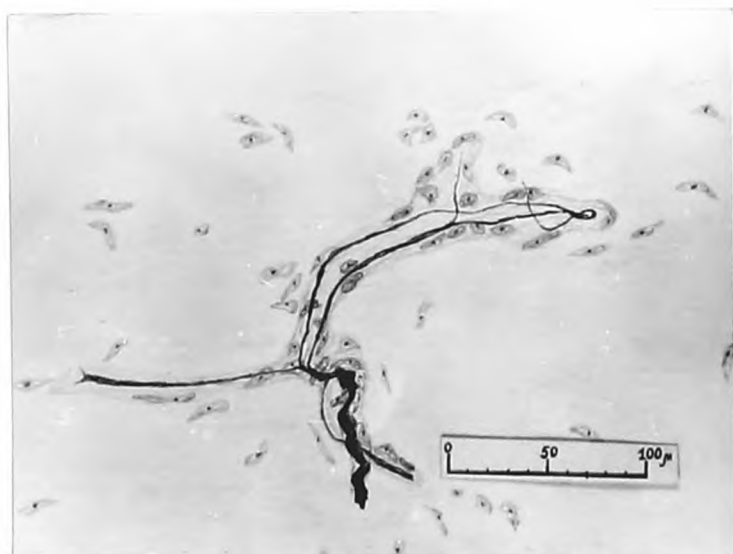


Рис.35. Несвободное окончание в компактном слое.
Терминали имеют фибриллярное строение. Обработка
по методу Бильшовского-Гросс.

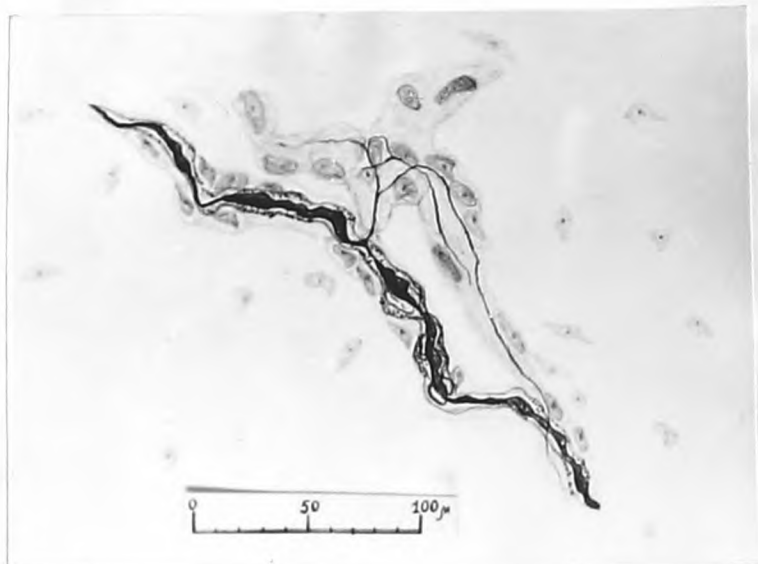


Рис.36. Несвободный рецептор в компактном слое кожи лягушки. Обработка по методу Бильшовского-Грос.



Рис.37. Несвободное нервное окончание в компактном слое кожи лягушки. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

элементов в протоплазме окончаний наблюдать не удастся. Терминали рецепторов могут быть окружены сравнительно тонким слоем протоплазмы, довольно равномерно распределенным по их длине (рис.34,35,37). В некоторых же случаях масса протоплазмы настолько значительна, что все терминали, не расходящиеся далеко друг от друга, могут находиться в общем, более толстом, слое ее (рис.36). Во всех случаях терминали, обычно заканчивающиеся заострениями, целиком покрыты протоплазматическим футляром. Ядра, находящиеся в протоплазме окончаний, — крупные, округлой или несколько удлинённой формы. Они располагаются в массе протоплазмы неравномерно, без определенного порядка окружая терминали то группами, то поодиночке. Окрашиваются ядра, находящиеся в протоплазматической массе, темнее таковых же клеток соединительной ткани. Разнообразия формы их в составе окончаний не наблюдается (рис.34,35,36,37,38).

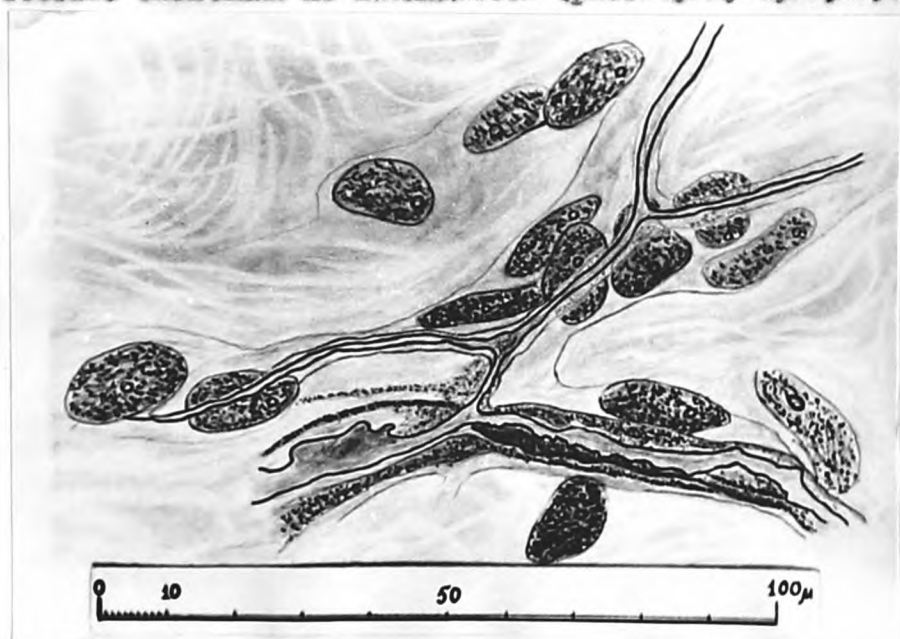


Рис.38. Часть терминалей окончания, изображенного на рис.37. Зарисовка с установкой для фазового контраста КФ-4.

При рассматривании препаратов с фазовым контрастом протоплазматическая масса вспомогательного компонента таких окончаний, хорошо заметная уже при обычном микроскопировании вследствие более сильной способности импрегнироваться солями серебра, становится очень отчетливой. Никаких структурных особенностей в ней не выявляется. Клеточных границ в ней так же не удается обнаружить, она выглядит совершенно однородной. Поверхность футляра всегда резко выделяется на фоне окружающей ткани. Здесь, повидимому, имеется разграничительная мембрана. Аксоплазма терминалей осевого цилиндра также отграничивается от протоплазматической массы вспомогательного компонента. На препаратах она окрашена несколько более сильно, чем протоплазма футляра (рис. 38).

б) Вторая группа несвободных окончаний

Чувствительные нервные аппараты этой группы представлены в значительном количестве. Они обнаруживаются как в компактном слое кожи, так и в соединительной ткани, образующей наружную стенку лимфатических мешков. Рецепторы этого типа в компактном слое образуются толстыми мякотными волокнами, отходящими от вертикально идущих нервных стволиков. В некоторых случаях начало им дают волокна, идущие еще в составе пучков, но чаще мякотные волокна выходят из их состава и проходят значительные расстояния среди волокнистых структур компактного слоя; иногда они могут ветвиться. Осевой цилиндр таких волокон неровно контурирован, имеются значительные наплывы нейроплазмы.

Перехваты Ранье волокон, дающих начало таким рецепторам, располагаются очень часто. Шванновская оболочка всегда хорошо заметна.

Первые окончания образуются чаще на концах потерявших миелин волокн, иногда — на месте перехвата. Терминали, образовавшиеся в результате исчезновения миелиной оболочки осевого цилиндра, имеют вид нитей с ровными контурами, интенсивно импрегнирующихся серебром. Чаще всего они кажутся гомогенными, т.е. и нейрофибриллы, и нейроплазма их импрегнируются одинаково интенсивно. Иногда все же удается отметить наличие расширений, носящих фибриллярный характер (рис.39).

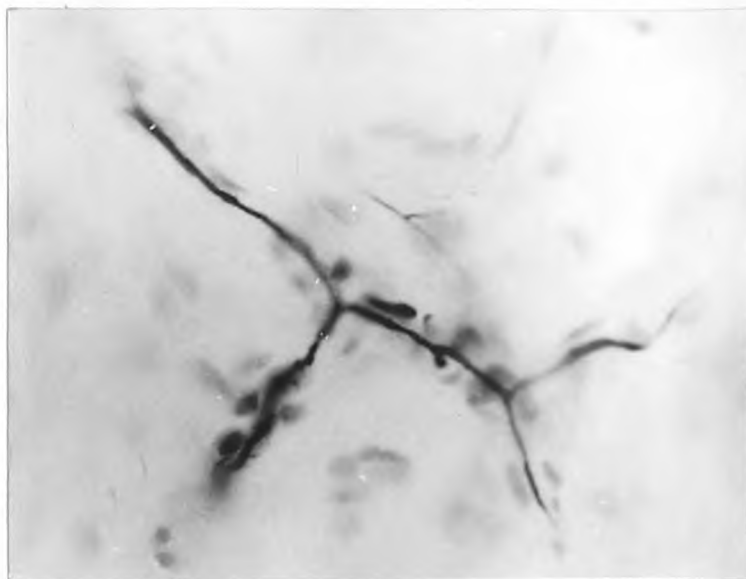


Рис.39. Несвободное окончание в компактном слое кожи лягушки. Обработка по методу Биельшовского-Гросс. Микрофото, об.40х, ок.7х.

Характер ветвления осевого цилиндра очень разнообразен. Встречаются рецепторы, имеющие одну неразветвленную терминаль. Иногда окончания представлены двумя концевыми веточками, образовавшимися в результате дихотомического деления

аксона. Очень часто такие терминали несут на концах небольшие веточки.



Рис.40. Схема ветвления осевого цилиндра несводных окончаний второй группы.

В некоторых случаях осевой цилиндр окончания сильно разветвлен, и все оно состоит из большого количества терминалей, причем последние, большей частью, незначительны по длине (рис.40). Ветвления осевого цилиндра располагаются между пучками коллагеновых волокон, образующих пластину компактного слоя. Способ окончания терминалей в большинстве случаев

одинаков и выражается в постепенном их истончении. Распространенность окончаний различна. В некоторых случаях все концевые веточки располагаются на ограниченном участке ткани, иногда они уходят далеко от нервного волокна и длина их может достигать 500 микрон и даже больше. Особенно это относится к рецепторам, имеющим I-2 терминали (рис.41). Изучая место перехода нервного волокна в окончание удается отметить, что здесь существует непосредственная связь между шванновскими клетками и дополнительными структурами окончания. Там, где миелиновое волокно теряет миелин, в некоторых случаях наблюдается утолщение шванновской оболочки и увеличение количества ядер ее. Вслед за этим утолщенная шванновская оболочка сливается с дополнительными структурами рецептора (рис.42).

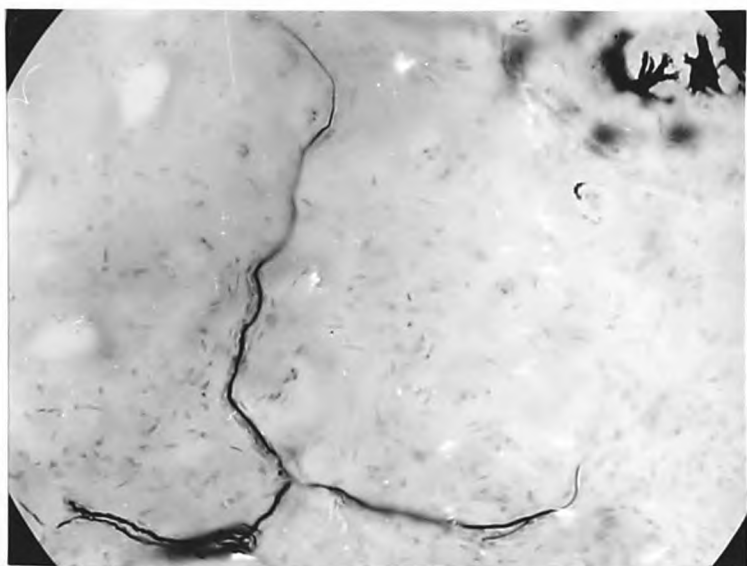


Рис.41. Несвободное окончание распространенного типа в компактном слое. Обработка по методу Бильшовского-Грос. Микрофото, об.20, ок.7х.

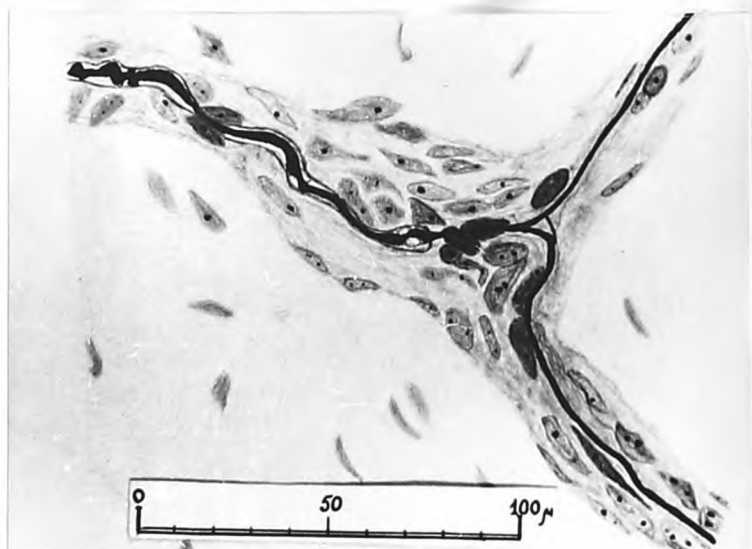


Рис.42. Место перехода нервного волокна в окончание. Шваннская оболочка утолщена. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

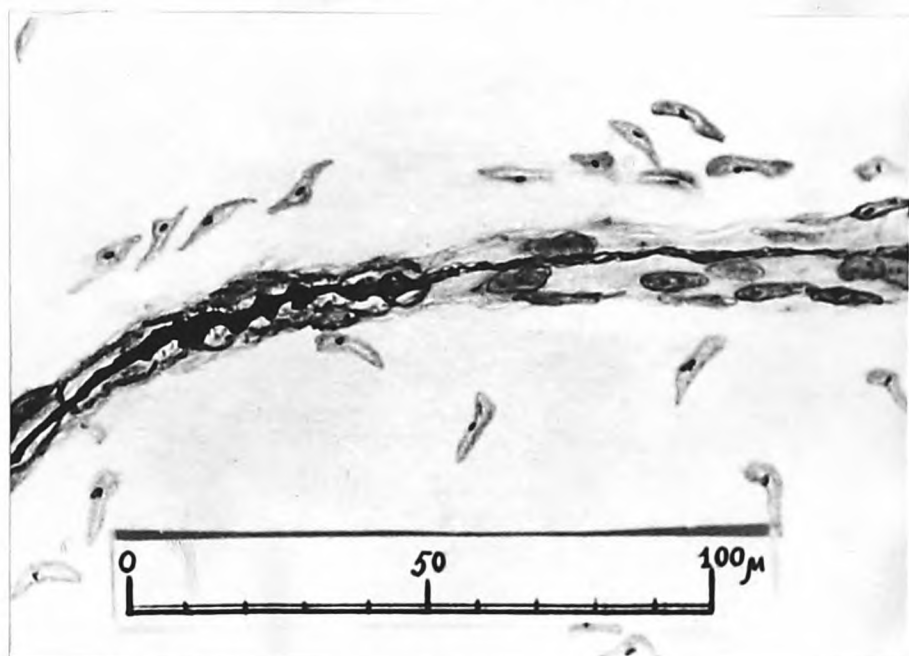


Рис.43. Место перехода нервного волокна в окончание. Неврилема не утолщена. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

В других же случаях такого массивного скопления ядер и утолщения шванновской оболочки не происходит, последняя постепенно переходит на лишенный миелина осевой цилиндр рецептора (рис.43).

Связь между шванновской оболочкой волокна и вспомогательной частью терминальных ветвлений окончания в обоих случаях (рис.42 и 43) выражена еще сильнее, чем у несвободных окончаний первой группы.

Дополнительные структуры окружают терминальные ветвления осевого цилиндра в виде сплошного футляра. Толщина его не одинакова и в некоторых случаях может превышать таковую терминали в несколько десятков раз. В этом футляре ядра располагаются большей частью неравномерно. Они могут образовывать более или менее крупные скопления по ходу терминалей или же располагаться поодиночке. В некоторых случаях футляр терминалей имеет отдельные участки, совершенно лишенные ядер. Форма ядер самая различная. Они могут быть круглые, овальные, слегка вытянутые и, наконец, веретенообразные (рис.44). По форме и расположению ядер не все окончания равнозначны. У одних рецепторов ядра разнообразны: круглые, овальные, слегка вытянутые. Какой-либо закономерности расположения их по отношению к терминалям не наблюдается. В непосредственной близости к разветвлениям осевого цилиндра могут лежать ядра любой формы (рис.45).

В других же рецепторах отмечается появление определенной закономерности в расположении ядер в их составе. Круглые и овальные крупные ядра концентрируются вокруг осевого цилиндра в области разветвлений окончания. Вытянутые, продолговатые ядра становятся мельче и занимают поверхностное положение.

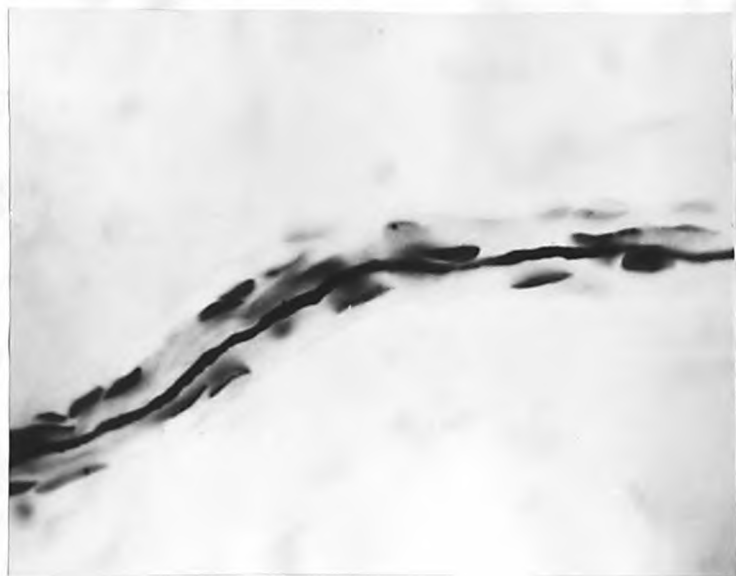


Рис.44. Часть терминали несвободного окончания в компактном слое. Обработка по методу Бильшовского-Грос. Микрофото, об. 40х, ок.10х.



Рис.45. Несвободное окончание в компактном слое кожи лягушки. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

Ядер последнего типа очень мало - они единичны (рис.46).

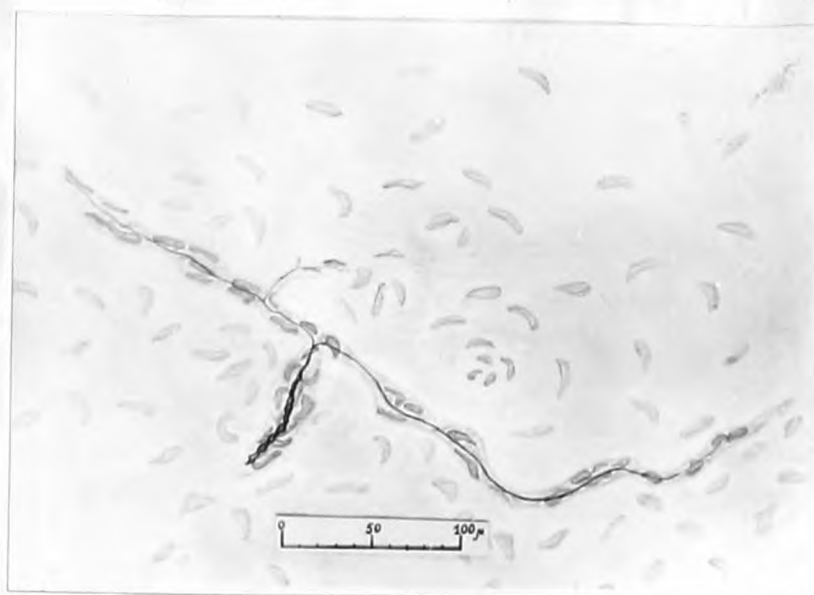


Рис.46. Рецептор несвободного типа в компактном слое кожи лягушки. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

У некоторых концевых приборов имеются легко отличимые и в значительном числе представленные ядра двух видов, занимающие различное положение в составе рецептора. В непосредственной близости к терминалям лежат округлые или овальные ядра. По периферии окончания располагаются сильно вытянутые веретенообразные ядра (рис.47).

Наконец, имеются рецепторные аппараты, характеризующиеся значительным разнообразием ядер. Ядра округлой, овальной или слегка вытянутой формы лежат в толще футляра так, что совершенно не приближаются к осевому цилиндру. Более кнаружи находятся сильно вытянутые, веретенообразные ядра, повидимому, входящие в состав протоплазматических пластинок (рис.48).

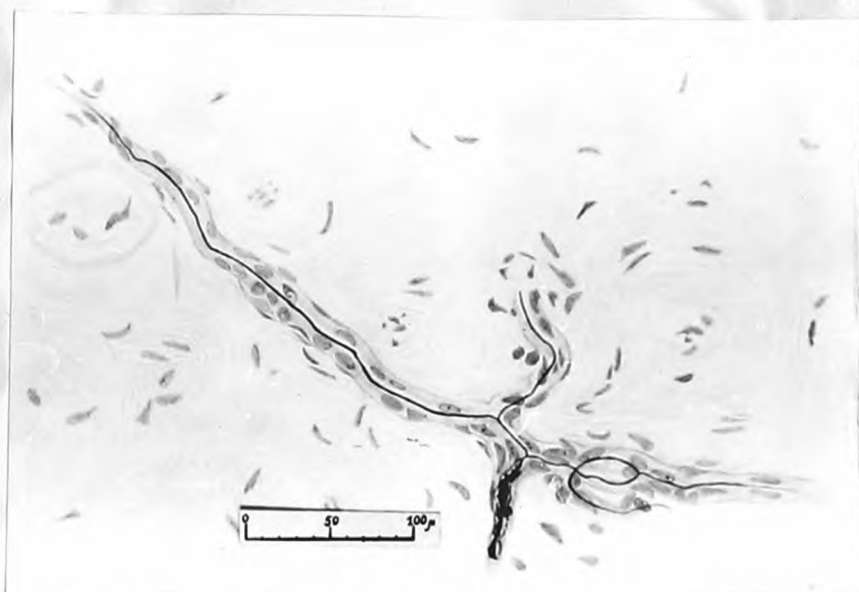


Рис.47. Несвободное нервное окончание в компактном слое кожи лягушки. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

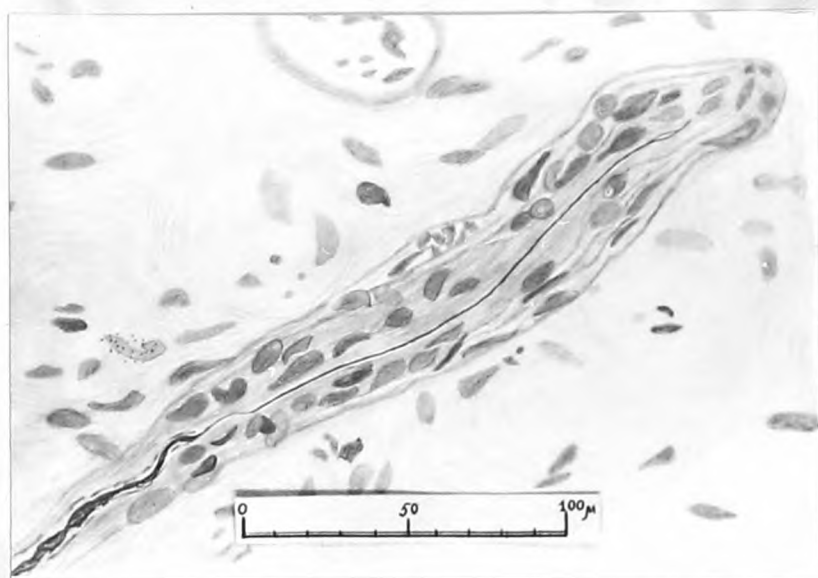


Рис.48. Несвободный рецептор в компактном слое кожи лягушки. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

Протоплазматический футляр, входящий в состав всех нервных окончаний этой группы, не гомогенен по своей структуре. В нем обнаруживается продольная струйчатость. Иногда последняя заметна очень слабо, но в некоторых случаях она так резко выражена, что может быть наблюдаема при обычном микрокопировании, например, без применения фазового контраста. В этом случае терминали окончания оказываются окруженными сероватой массой, в которой очень четко видна продольная исчерченность, состоящая из нитчатых уплотнений (рис.49).

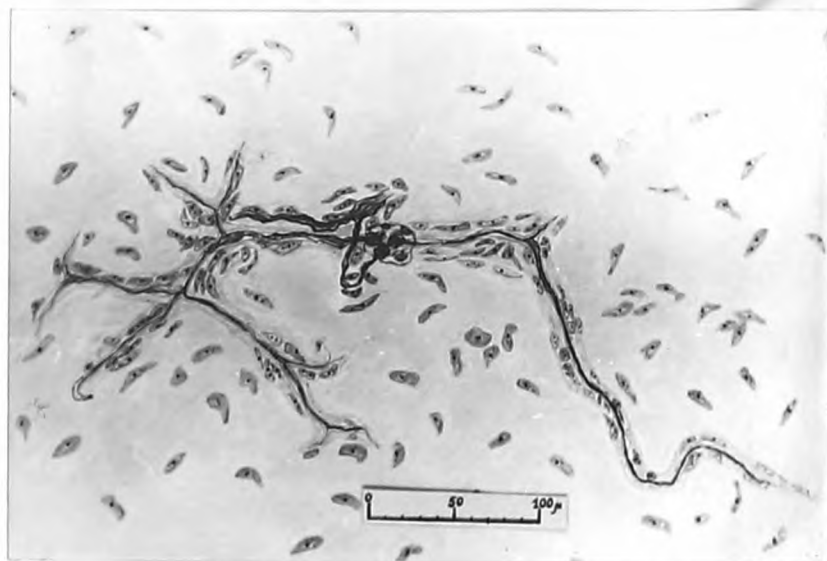


Рис.49. Нервное окончание несвободного типа
в компактном слое кожи лягушки.
Обработка по методу Бильшовского-Грос.

В окончаниях, не имеющих закономерности в расположении ядер, исчерченность футляра при обычном микрокопировании практически не наблюдается (рис.50).

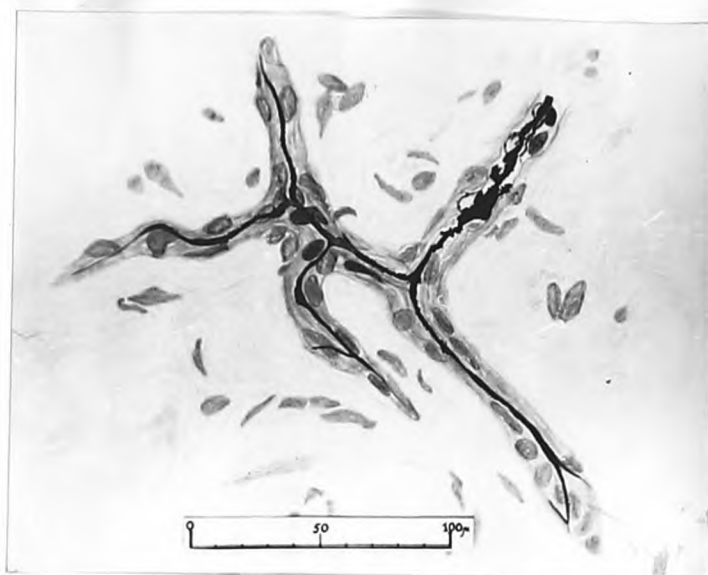


Рис.50. Компактный слой. Несвободный рецептор.
Обработка по методу Бильшовского-Грос.

В рецепторах, у которых появляется закономерность в расположении ядер, одновременно становится более заметной продольная исчерченность футляра и, кроме того, выявляется тонкая разграничительная пластинка на его поверхности, т.е. на границе с соединительной тканью (рис.51).

В нервных окончаниях, имеющих в своем составе ядерные элементы двух видов, различающихся расположением, исчерченность видна хорошо. Разграничительная пластинка становится более массивной и под ней располагаются многие из веретенообразных ядер (рис.52).

Концевые нервные приборы, обладающие большим разнообразием ядер, обнаруживают наиболее сильно исчерченный футляр. Поверхность его состоит из наслаивающихся друг на друга пла-

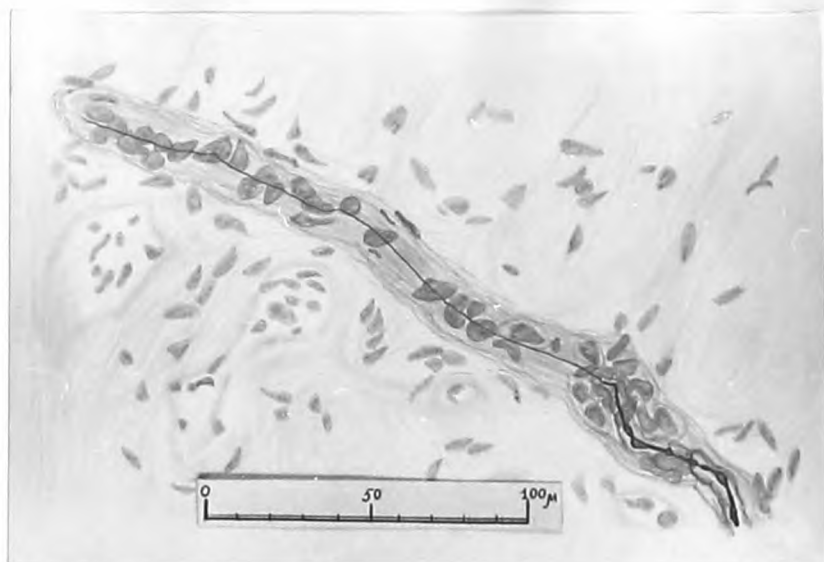


Рис.51. Несвободный рецептор в компактном слое кожи лягушки. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

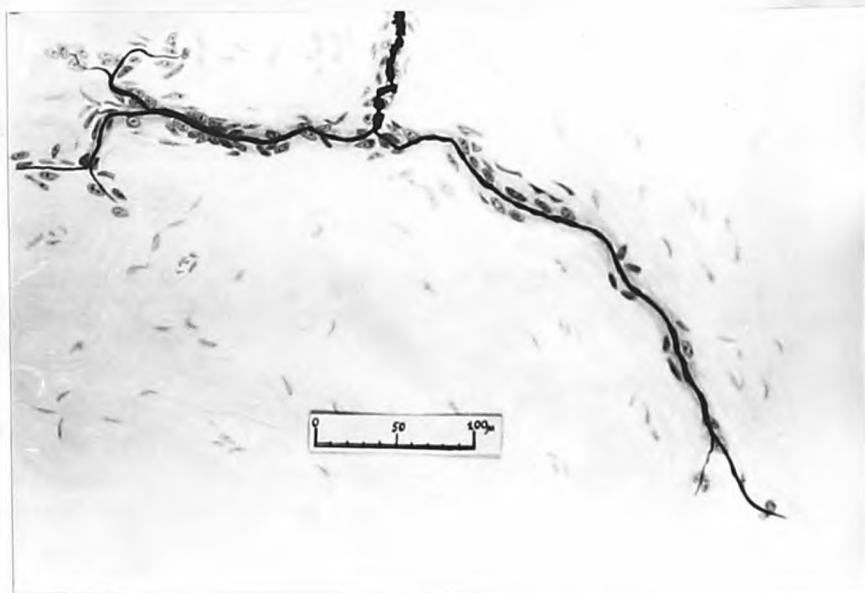


Рис.52. Несвободное нервное окончание в компактном слое кожи лягушки. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

стинок. В составе этих пластинок, а иногда лишь касаясь их поверхности, и располагаются описанные выше сильно вытянутые, веретенообразные ядра. Разграничительная пластинка, у рецепторов этого типа, развита наиболее сильно (рис.53).

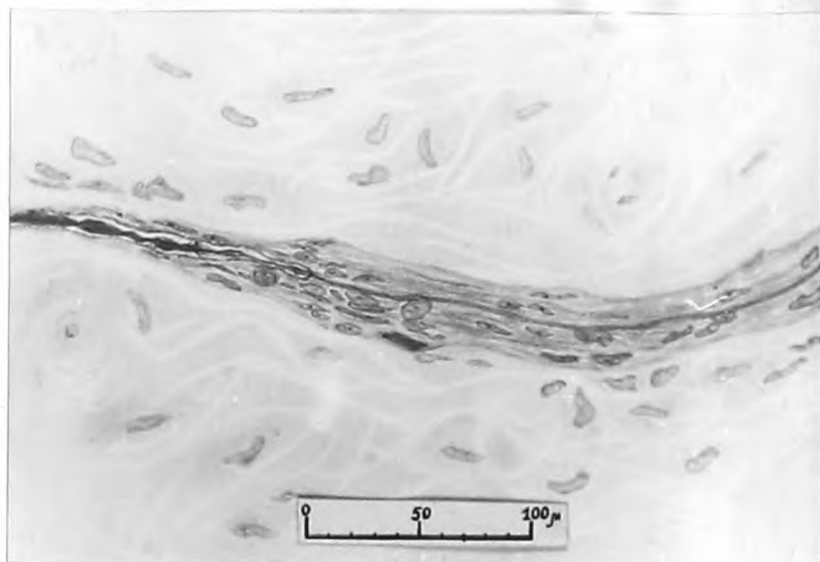


Рис.53. Часть рецептора с хорошо выраженной исчерченностью футляра. Компактный слой. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

В некоторых случаях можно наблюдать контакт несвободных окончаний этой группы со свободными рецепторами. При образовании такого контакта терминаль свободного окончания подходит к несвободному рецептору и образует несколько коротких веточек, вплотную прилегающих к его поверхности. Другие терминали свободного нервного аппарата обычно заканчиваются в окружающей ткани (рис.54).

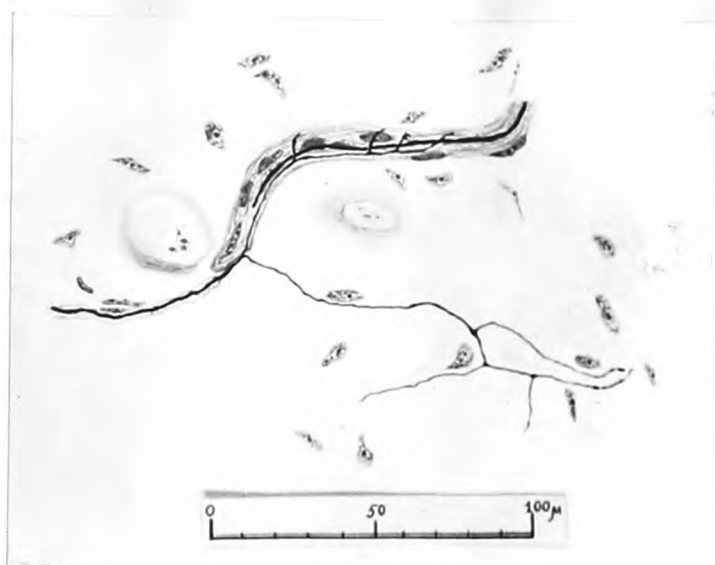


Рис. 54. Контакт свободного окончания с несвободным рецептором. Компактный слой кожи лягушки. Обработка по методу Хабонеро.

Способ образования рецепторов второй группы не всегда таков, как описано выше. В очень редких случаях имеет место возникновение такого окончания по ходу миелинового нервного волокна. Миелиновая оболочка такого волокна исчезает, осевой цилиндр истончается и образует терминаль, иногда от последней отходят короткие боковые веточки. Шванновская оболочка волокна утолщается, в ней появляются разнообразные по форме ядра, и она переходит в дополнительный компонент рецептора. Образуется нервный аппарат, полностью соответствующий по строению несвободным рецепторам второй группы. Затем терминаль снова утолщается и окружается миелиновой оболочкой, а футляр окончания теряет ядра и переходит в шванновскую оболочку. Снова образуется миелиновое волокно, которое в дальнейшем заканчивается обычным окон-

чением такого же типа (рис.55).

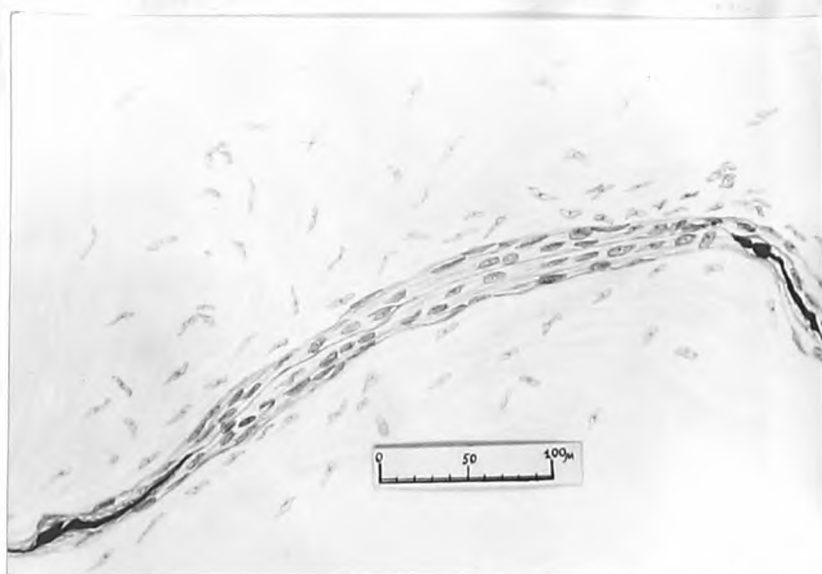


Рис.55. Несвободное окончание, образованное по ходу мякотного волокна. Компактный слой. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

Изучение рецепторов этой группы с сильными иммерсионными системами микроскопа с применением фазового контраста позволило выявить тонкую структуру футляра. Продольная исчерченность, не всегда заметная при рассматривании в обычном микроскопе, становится хорошо видимой при ^{ис}пользовании фазового контраста. Она создается благодаря наличию громадного количества тончайших нитей, пробегających параллельно длинной оси рецептора. Протоплазматические нити часто собираются в пучки или пластинки, что еще более подчеркивает картину продольной исчерченности. Такое пластинчатое строение протоплазматического футляра наблюдается у всех описанных выше несвободных рецепторов второй группы (рис.56,57,58).

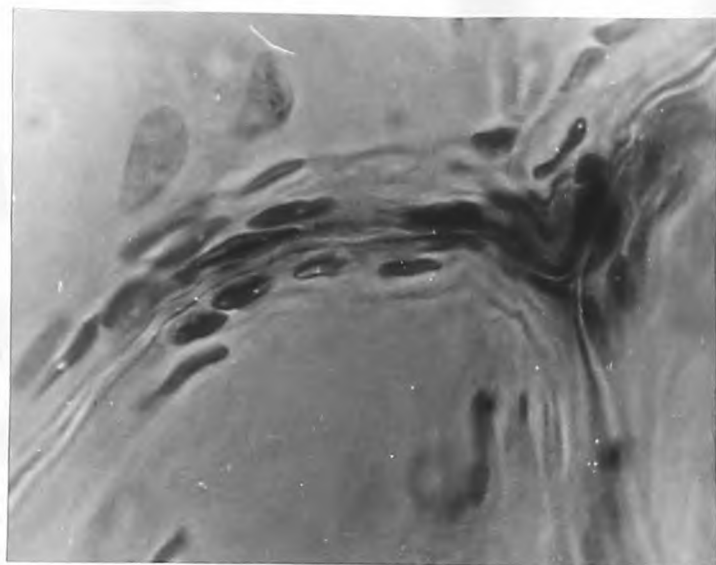


Рис.56. Часть терминалей несвободного рецептора второй группы. Компактный слой кожи лягушки. Обработка по методу Бильшовского-Грос. Микрофото, фазовый контраст КФ-4, об.90 х, ок. 7 х.

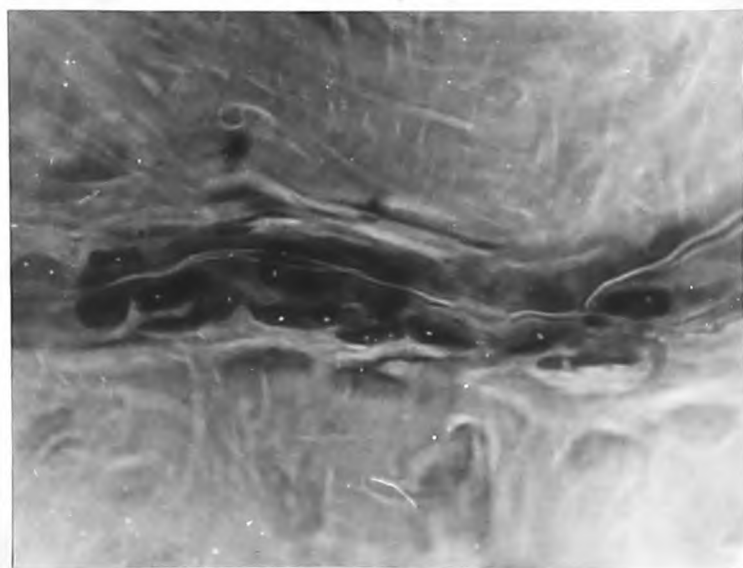


Рис.57. Часть терминали несвободного окончания. Обработка по методу Бильшовского-Грос. Микрофото, фазовый контраст КФ-4, об.90х, ок.70х

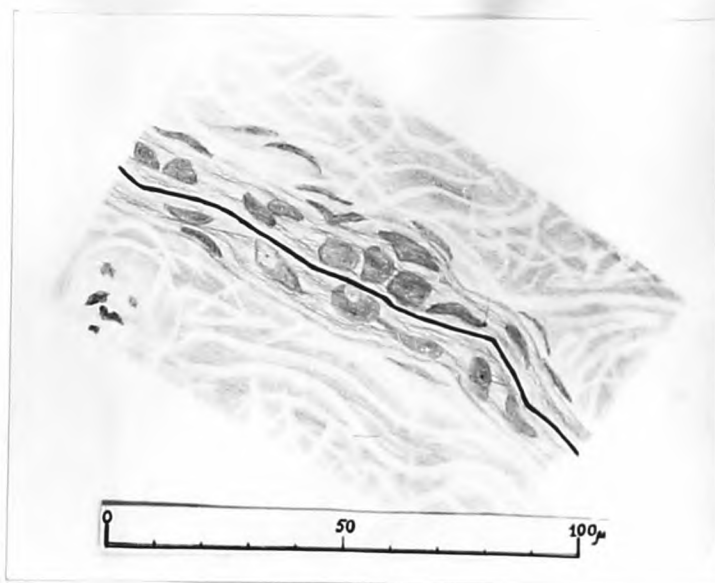


Рис.58. Часть терминали несвободного рецептора. Обработка по методу Вильшовского-Грос. Зарисовка с установкой фазового контраста КФ-4.

При изучении срезов кожи лягушки, обработанных различными методами гистохимического исследования, были выявлены некоторые особенности их тонкой структуры. Так, при выявлении ШИК-положительных веществ обнаружилось, что они довольно широко представлены в описываемых окончаниях (рис.59). Изучение этих препаратов с сильными иммерсионными системами показало характерное распределение этих веществ в составе нервного аппарата. Пространство, окружающее осевой цилиндр, окрашивалось сильно, образуя узкую, четко отграниченную, яркую полосу. Остальная часть футляра при этом имела умеренную окраску. Чрезвычайно ярко ШИК-положительные вещества окрашивались на границе рецептора с окружающей тканью (рис.60).



Рис.59. Часть терминалей несвободного окончания. Обработка методом с реактивом Шиффа. Микрото, об.90 х, ок. 7 х.

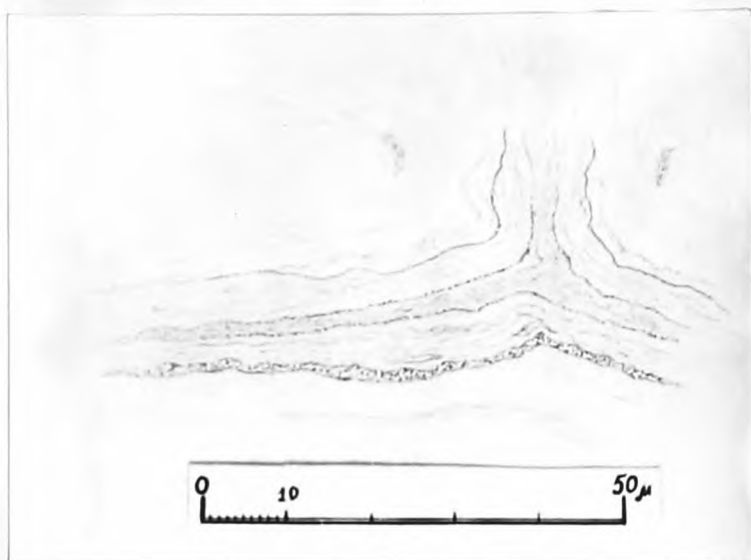


Рис.60. Часть терминалей несвободного окончания. Компактный слой кожи лягушки. Обработка методом с реактивом Шиффа.

При реакции на кислые мукополисахариды с альциановым синим все окончание, исключая осевой цилиндр, окрашивается в отчетливо голубой цвет (рис.61).

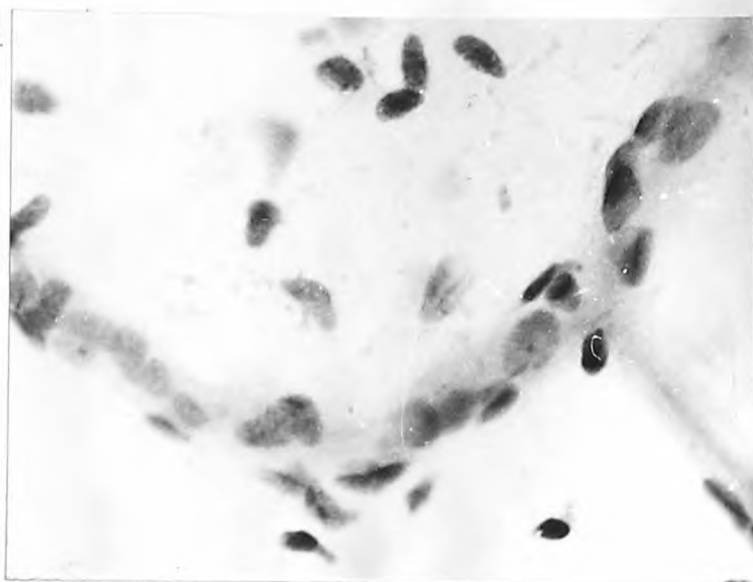


Рис.61. Часть терминали несвободного рецептора. Обработка методом с альциановым синим. Микрофото, об. 60 х, ок. 7 х.

При проведении реакций для определения сукцинатдегидрогеназы обнаружилось, что осадки деформазана совершенно закономерно располагались в определенных частях рецепторов. Больше всего осадков наблюдалось по периферии терминальных ветвлений осевого цилиндра, которые вследствие этого часто выглядят тонкими трубочками. Во вспомогательном компоненте окончаний содержалось очень небольшое количество осадков (рис.62).

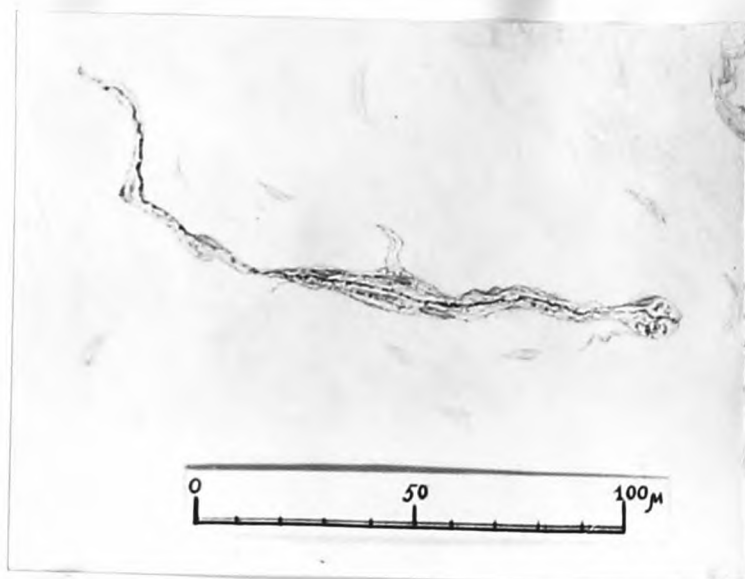


Рис.62. Несвободное нервное окончание в компактном слое кожи лягушки. Выявлена активность сукцинатдегидрогеназы.

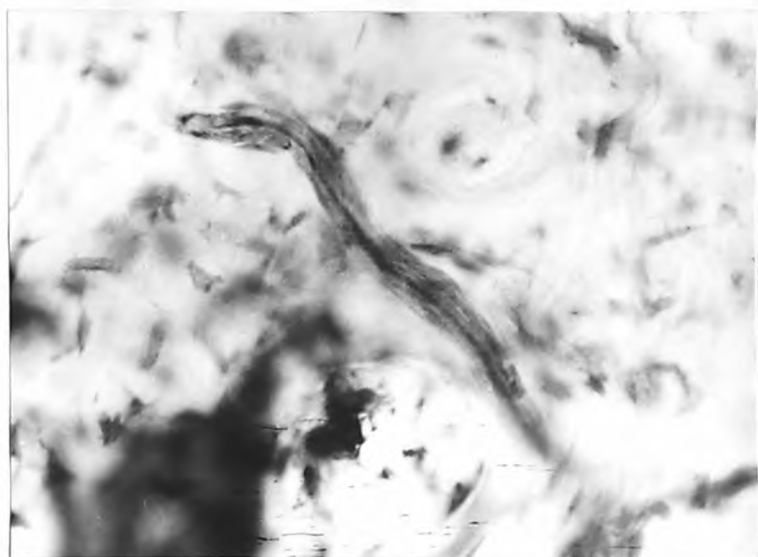


Рис.63. Несвободный рецептор в компактном слое кожи. Выявлена активность НАД-диафоразы. Метод с нитросиним таразолием. Микрофото, об. 40х, ок. 7х.

Такое же закономерное распределение окрашенных осадков в концевых нервных аппаратах обнаруживалось при выявлении активности НАД и НАДФ-диафораз. Осадки диформаза, указывающие на локализацию НАД-диафоразы, обнаруживались также по периферии терминалей аксона. Однако в этом случае и в дополнительных элементах имелось отчетливое окрашивание (рис. 63, 64).

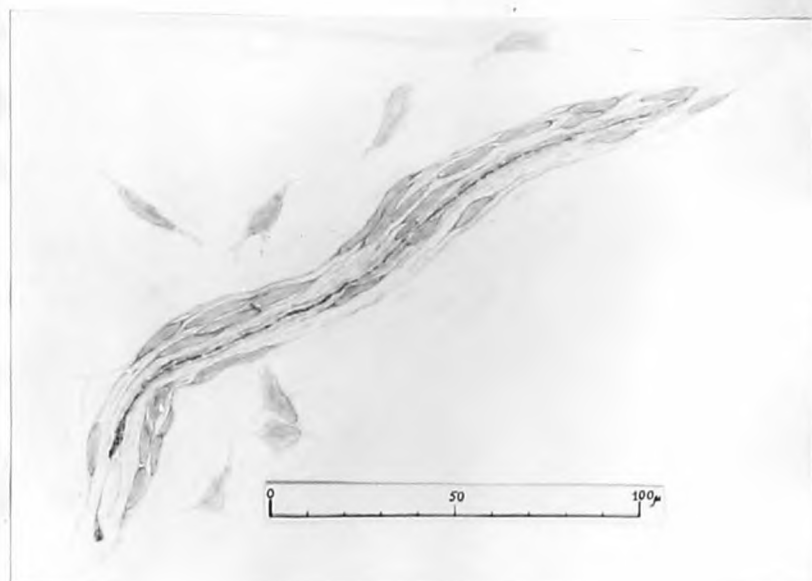


Рис. 64. Несвободное окончание в компактном слое кожи лягушки. Выявлена активность НАД-диафоразы. Метод с нитросиним тетразолием.

При выявлении НАДФ-диафоразы картина несколько менялась, и осадки диформаза наблюдались равномерно в элементах футляра окончаний. Периферическая часть терминалей осевого цилиндра рецепторов в этих случаях резко не выделялась (рис. 65).

В соединительной ткани, составляющей наружную стенку лимфатических мешков, располагаются несвободные окончания второй группы, отличающиеся рядом особенностей от таковых компактного слоя (рис. 66).

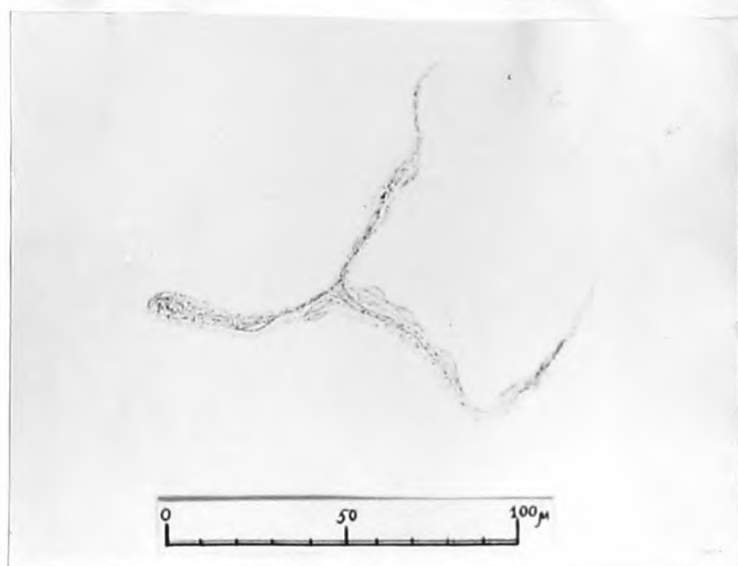


Рис.65. Несвободный рецептор в компактном слое кожи лягушки. Выявлена активность НАДФ-диафоразы. Метод с нитросиним тетразолием.

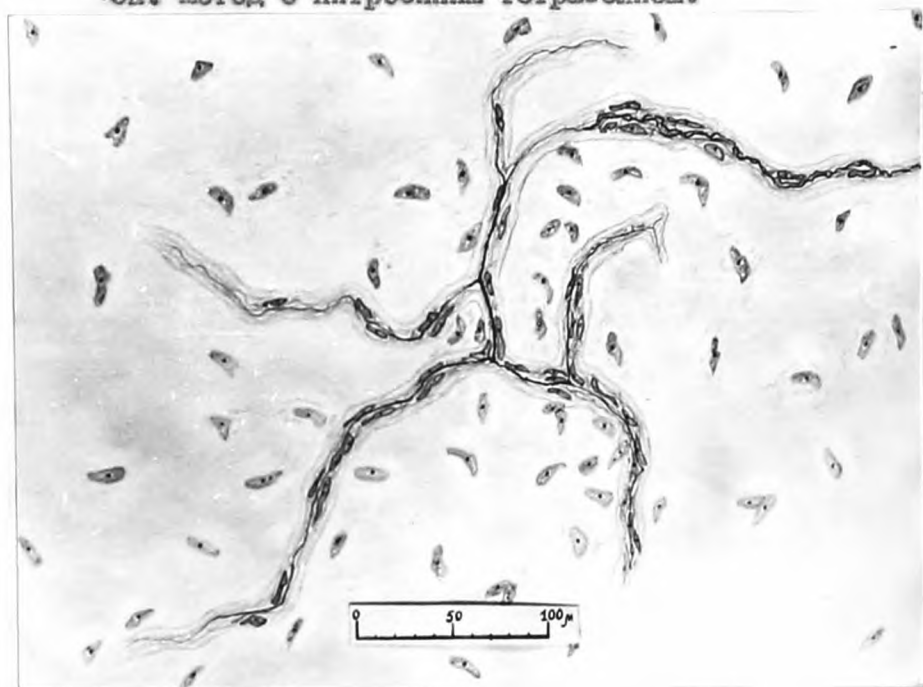


Рис.66. Несвободное окончание второй группы в наружной стенке лимфатического мешка. Обработка по методу Хабонеро.

Этим рецепторам дают начало мягкотные нервные волокна, выходящие из подкожного нервного сплетения. Волокна обычно проходят очень большие расстояния, давая время от времени боковые ответвления. По своему строению они весьма схожи с волокнами несвободных окончаний компактного слоя. Рецепторы образуются на концах как основных волокон, так и боковых ветвей. Осевой цилиндр их всегда образует большое количество боковых разветвлений, причем все они имеют большую протяженность, благодаря чему весь рецептор занимает очень большую площадь (рис.66,67,68). Протоплазматический футляр, окружающий терминали осевого цилиндра, обнаруживает хорошо выраженную продольную пластинчатость (рис.67,68). Ядерные элементы имеют однообразную форму. Они не образуют больших скоплений, а почти всегда распо-

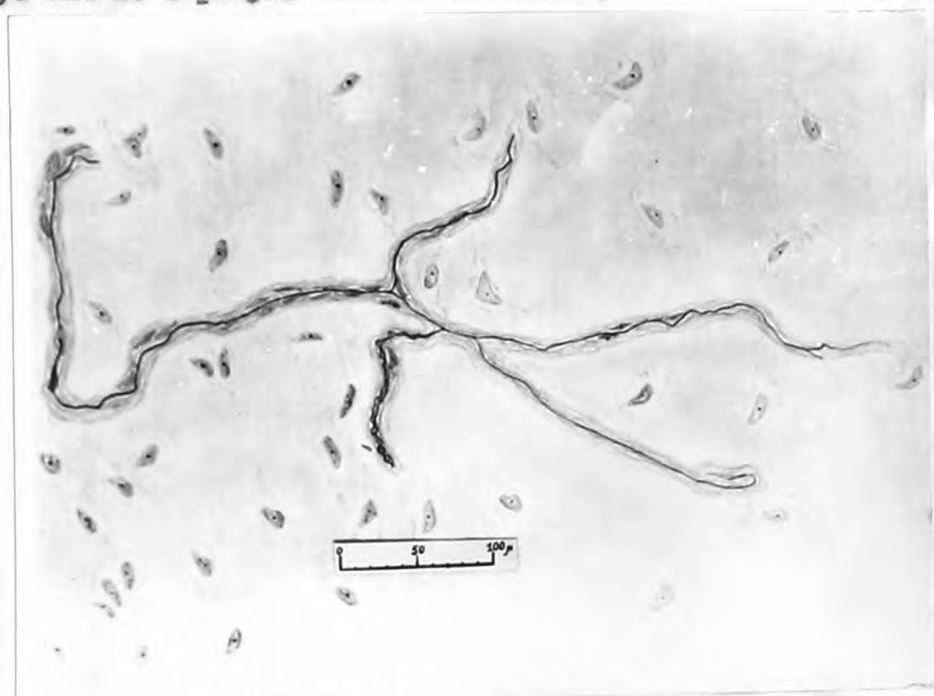


Рис.67. Несвободный рецептор второй группы в ткани наружной стенки лимфатического мешка. Обработка по методу Хабонеро.

лагаются поодиночке. На месте перехода микотного волокна в окончание никогда не образуется утолщения шванновской оболочки и увеличения количества ядер ее (рис.66,67,68).



Рис.68. Несвободное нервное окончание второй группы в наружной стенке лимфатического мешка. Обработка по методу Хабонеро.

в) "Осязательные" пятна (диски) Лейдига-Меркеля

Третий вид несвободных рецепторных нервных окончаний представляет собой сложно устроенные образования, в построении которых принимает участие как эпидермис, так и соединительная ткань губчатого слоя. Расположение нервных окончаний этого типа в коже исследованных лягушек не равномерна. Наибольшее количество их обнаруживается в коже околоанальной части спины и верхней поверхности бедер животных. Другие отделы задних ног содержат гораздо меньше этих образований. Мало их

и в коже передних конечностей. В коже спины количество этих окончаний закономерно убывает по направлению к голове, и в области последней они встречаются редко. К боковым поверхностям тела число их также постепенно убывает, и в коже живота встречаются только единичные образования подобного вида, отличающиеся меньшими размерами и отсутствием пигмента в их составе. Структура этих рецепторов до некоторой степени соответствует классическим описаниям авторов конца XIX и начала XX веков.

Чувствительные нервные образования, известные под именем "осязательных" пятен или "осязательных" дисков Лейдига-Меркеля состоят из нескольких морфологически легко различимых частей: эпителия, подэпителиальной части соединительной ткани губчатого слоя с находящимися в ней "специальными" и нервными элементами и, наконец, кровеносных сосудов.

Эпителий, располагающийся в области окончаний, состоит из крупных светлых клеток, образующих возвышающееся над поверхностью эпидермиса шаровидное скопление. Последнее резко выделяется при рассматривании плоскостного среза эпидермиса (рис. 69). Эпителиальные клетки, занимающие вершину скопления, несколько мельче и светлее, чем таковые, располагающиеся ближе к основанию шара (рис. 69, 70). Базальные клетки шаровидного скопления очень крупные, цилиндрической формы и, большей частью, содержат в цитоплазме зернышки пигмента (рис. 71). Эпидермис, окружающий скопление клеток "осязательного" пятна, не содержит пигмента, но эпителиальные клетки его сильнее окрашиваются и поэтому кажутся более темными.

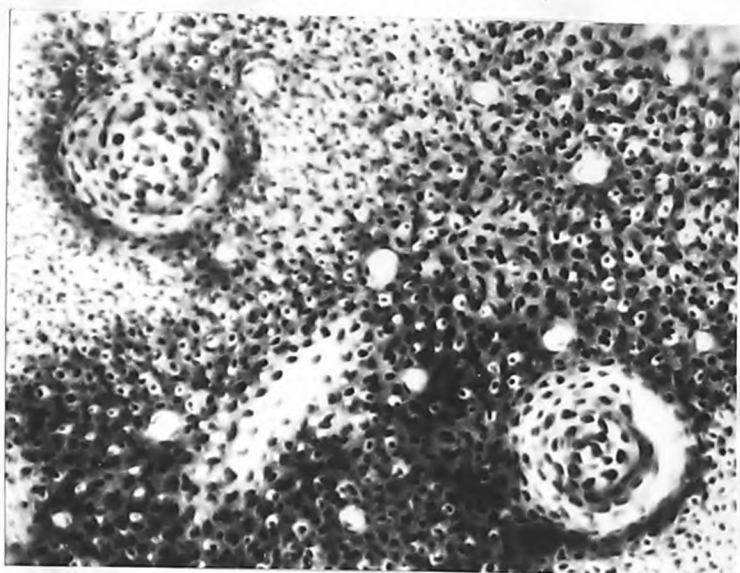


Рис.69. Тельца Лейдига-Меркеля. Вид с поверхности эпидермиса. Обработка по методу Хабонеро. Микрофото, об. 20х, ок. 7х.

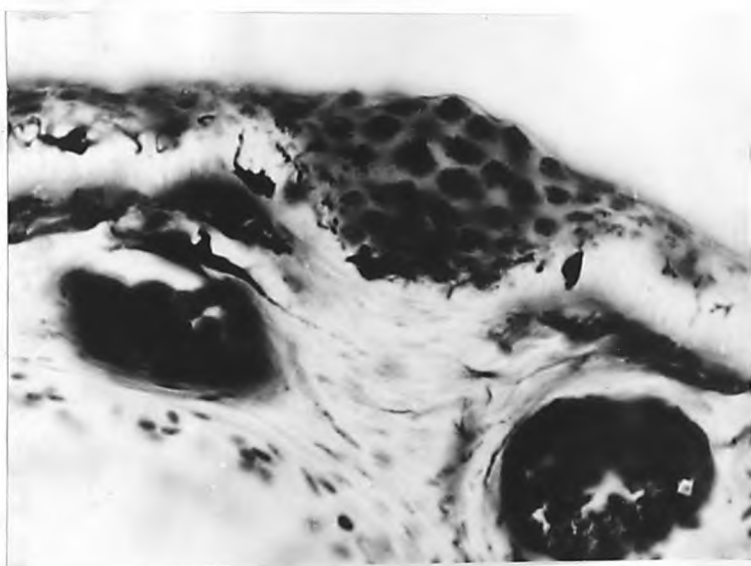


Рис.70. Тельца Лейдига-Меркеля. Несколько скошенный срез кожи спины. Обработка по методу Хабонеро. Микрофото, об.40х, ок. 7х.

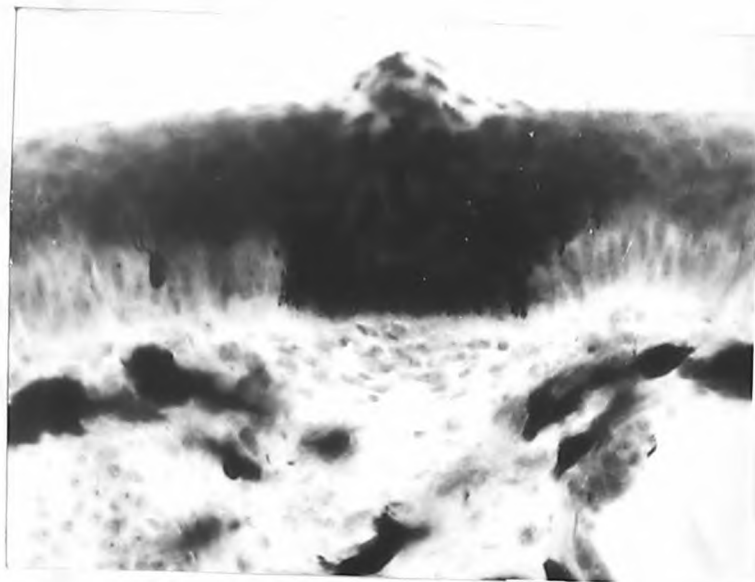


Рис. 72. Тельце Лейдига-Меркеля. Срез кожи, перпендикулярный поверхности. Обработка по методу Хабонери. Микрофото, об. 40х, ок. 7х.

Рыхлая волокнистая соединительная ткань на месте расположения "осязательного" пятна отличается от таковой вне его. Коллагеновые волокна, обычно переплетающиеся в разных направлениях, образуют здесь тонкую капсулу, отделяющую концевой нервный аппарат от окружающей ткани. От капсулы отходят тонкие пучки коллагеновых волокон и направляются радиально к базальной мембране эпителия и сливаются с ней. (рис. 72). Меланофоры располагающиеся обычно сразу же под эпидермисом как бы отодвигаются от него за пределы участка, ограниченно-го капсулой. Последний всегда выглядит светлее окружающей ткани (рис. 73, 74).

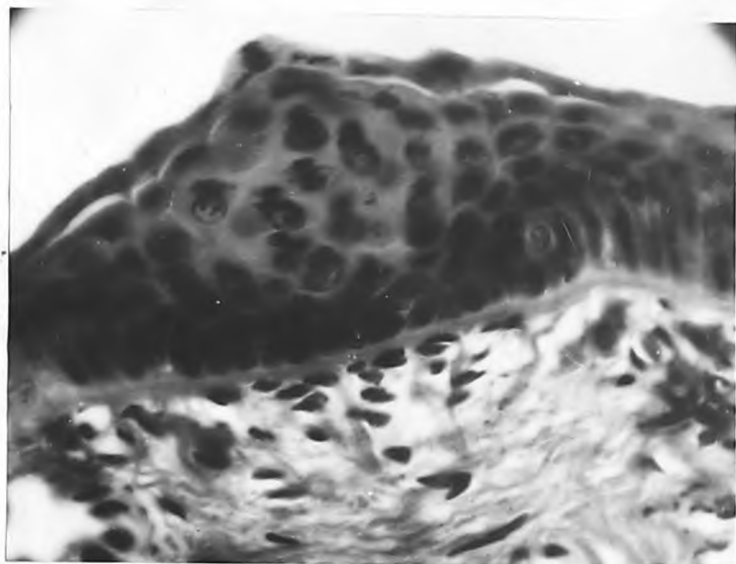


Рис. 72. "Осязательное" пятно в коже лягушки. Окраска гематоксилин-пикроиндигокармин. Микрофото, об. 40х, ок. 10х.

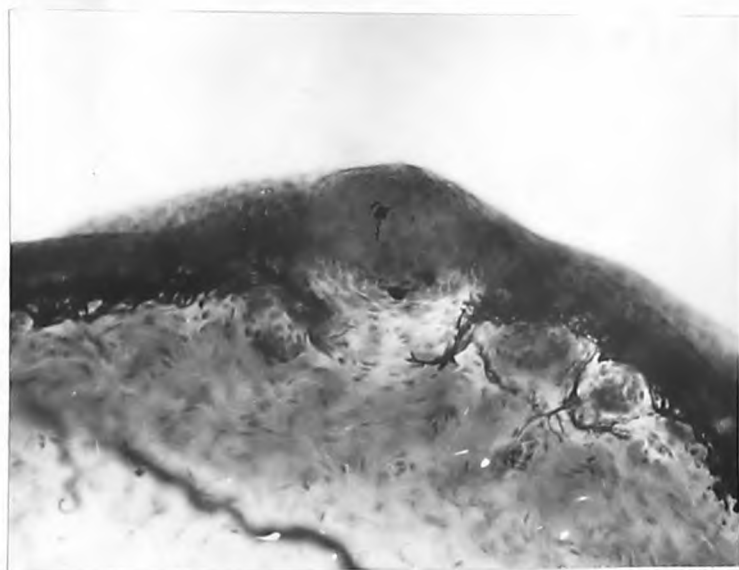


Рис. 73. Тельце Лейдига-Меркеля в коже лягушки. Обработка по методу Бильшовского-Грос. Микрофото, об. 20х, ок. 7х.

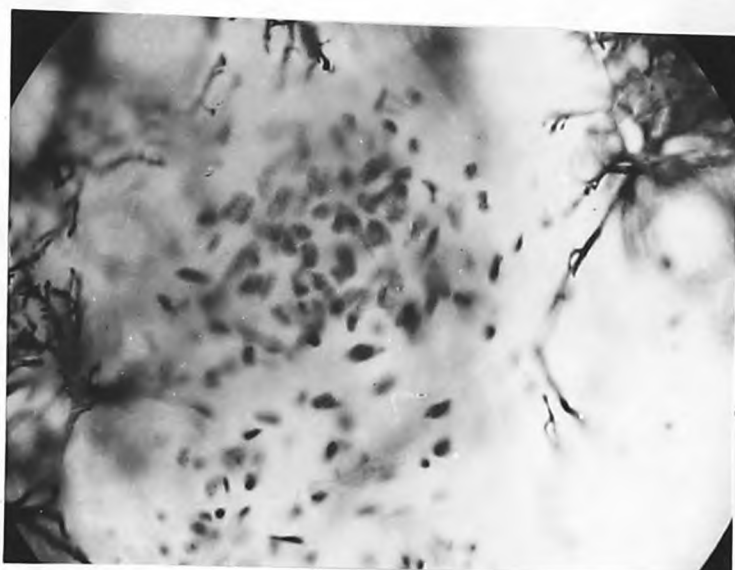


Рис.75. Соединительнотканная часть "осязательного" пятна. Срез, параллельный поверхности кожи. Обработка по методу Бильшовско-го-Грос. Микрофото, об.40х, ок. 7х.

Соединительнотканная часть "осязательных" пятен содержит в своем составе клетки. Последние по некоторым своим свойствам довольно резко отличаются от соединительнотканых клеток. Клеточные элементы в составе пятен имеют сильно уплощенную форму, располагаются в виде плотного диска, лежащего параллельно поверхности кожи. Ядра этих клеток овальные, окрашиваются они интенсивнее ядер соединительнотканых клеток. Цитоплазма их обычными красителями выявляется слабо. Периферическая часть диска образована более крупными клетками (рис.73,75,79).

При выявлении НАДФ-диафоразы в клетках, составляющих диски "осязательных" пятен, наблюдается более сильное отложение осадков диформаза, чем в таковых соединительной ткани (рис.76).

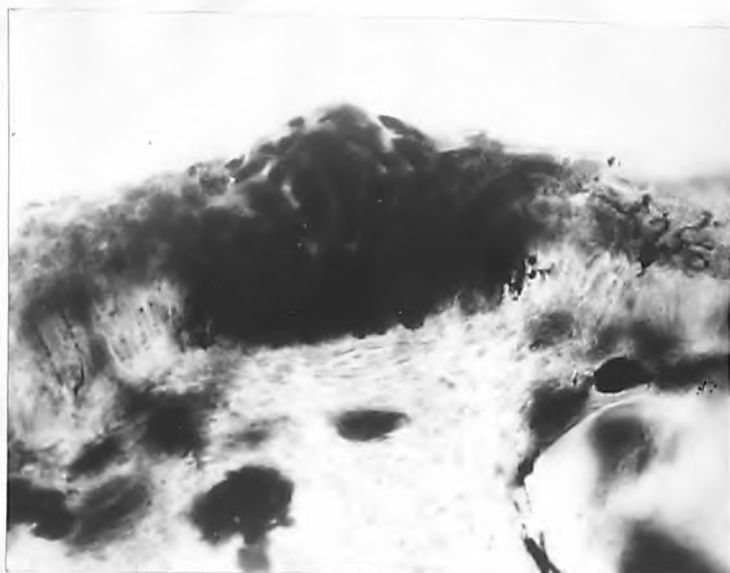


Рис.75. Тельце Лейдига-Меркеля. Срез, перпендикулярный поверхности. Обработка по методу Хабонеро. Микрофото, об.40х, ок.7х.



Рис.76. Тельце Лейдига-Меркеля. Выявлена активность НАДФ-диафоразы. Метод с нитросиним тетразолием. Микрофото, об.40х.ок.7х.

Нервная часть "осязательных" пятен образуется несколькими мякотными нервными волокнами, происходящими из стволика, прободающего компактный слой (рис.79).

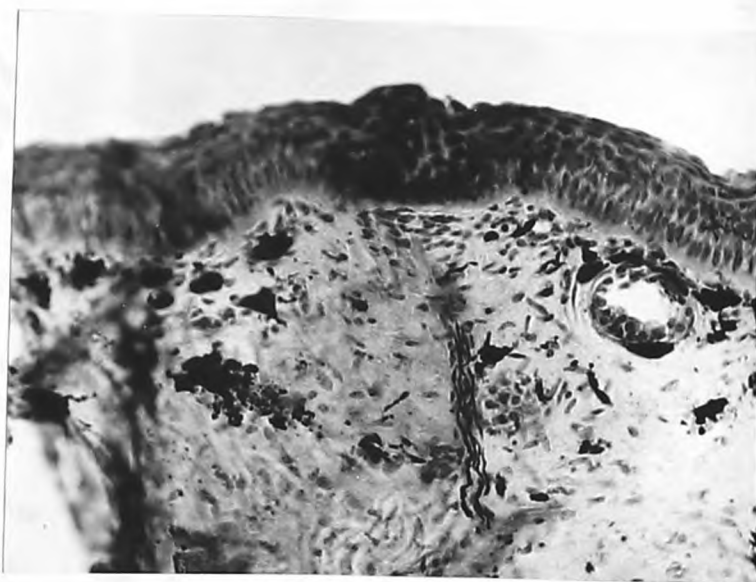


Рис.79. "Осязательное" пятно в коже спины лягушки. Обработка по методу Хабонеро.
Микрофото, об.20х, ок.7х.

Нервные волокна с разных сторон подходят к основанию пятна, проникают в его соединительнотканную часть с находящимися в ней уплотненными клетками, разделяются на лишенные миелина осевые цилиндры (рис.79). Последние продолжают ветвиться, и проникают на разных уровнях между клетками диска. Концевые веточки имеют варикозные расширения и контактируют с клетками, образуя заострения, колечки и пуговики (рис.80)

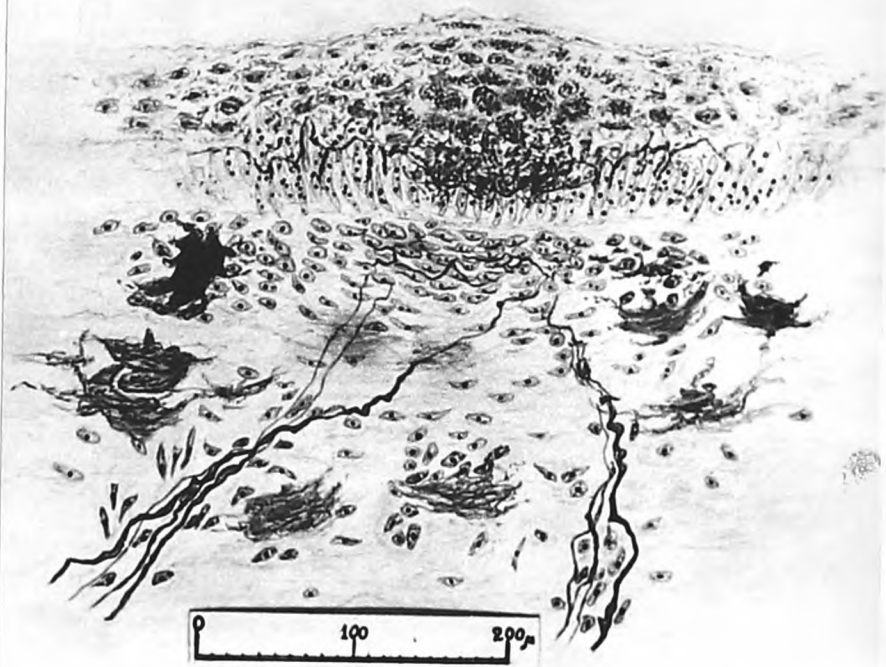


Рис.78. Перпендикулярный поверхности кожи срез тельца Лейдига-Меркеля. Обработка по методу Хабонеро.

"Осязательные" пятна имеют хорошо развитое кровоснабжение. К каждому тельцу подходит сосудистый пучок, образующийся из подкожного сосудистого сплетения и прободающий компактный слой (рис.80).

Около основания пятна артерии, выходящие из пучка, распадаются на ряд капилляров, окружающих со всех сторон соединительнотканную часть образования, но не проникающих внутрь (рис.79).

В целом, для строения "осязательных" пятен, как это следует из приведенных выше данных, характерно наличие большого количества структурных элементов не-нейронной природы. Действительно, даже при беглом знакомстве с об-

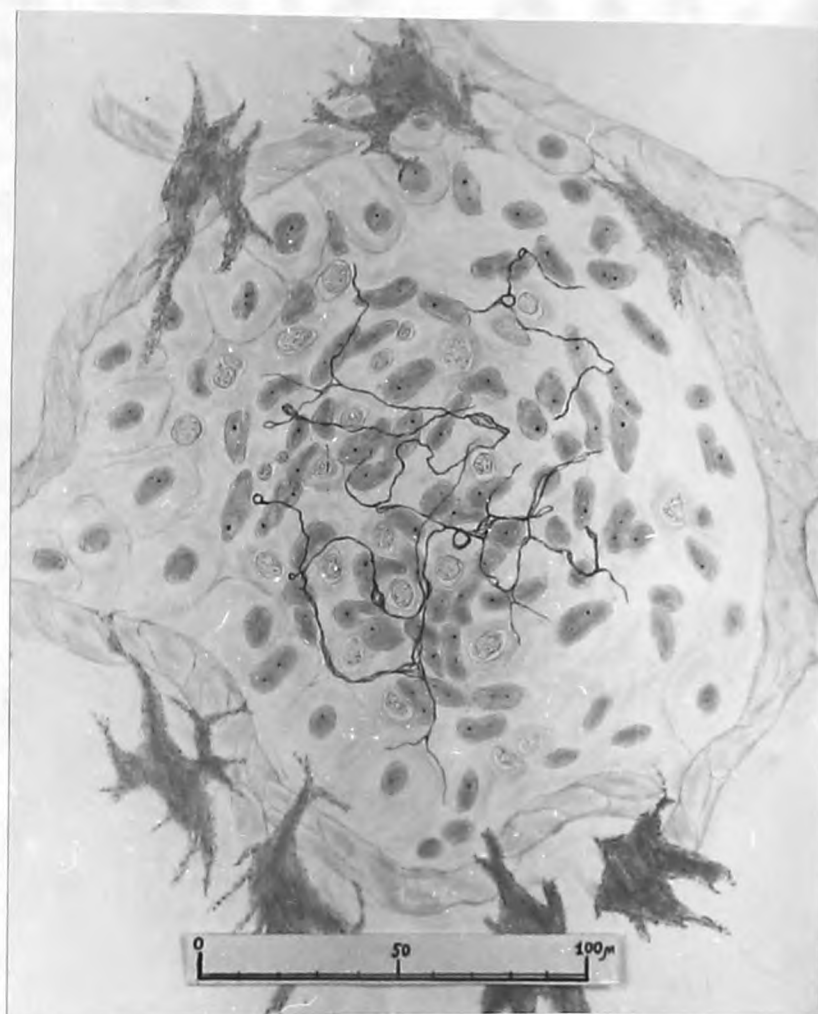


Рис. 89. Параллельный поверхности кожи срез соединительнотканной части тельца Лейдига-Меркеля. Обработка по методу Хабонеро.

разованиями подобного вида обращает на себя внимание эпителиальный шар - скопление измененных эпителиальных клеток (рис. 82 /1/). Последние не все одинаковы - поверхностные мельче по размерам, а клетки, лежащие ближе к основанию шара - крупнее. Волокна соединительной ткани (5) образуют капсулу, ограничивающую тельце (8). От нее отходят радиальные

пучки коллагеновых волокон (3), сливающиеся с базальной мембраной эпидермиса. Пигментные клетки соединительной ткани (6) на месте расположения тельца отходят от эпидермиса. Подэпителиальная часть рецептора содержит в своем составе уплотненные клетки (2), располагающиеся в виде диска. Мякотные нервные волокна (7) подходят к тельцу, прободают его капсулу и образуют терминали (4), проникающие между клетками диска и контактирующие с ними. Таково общее строение "осязательного" пятна, основанное на изучении препаратов, обработанных различными методами.

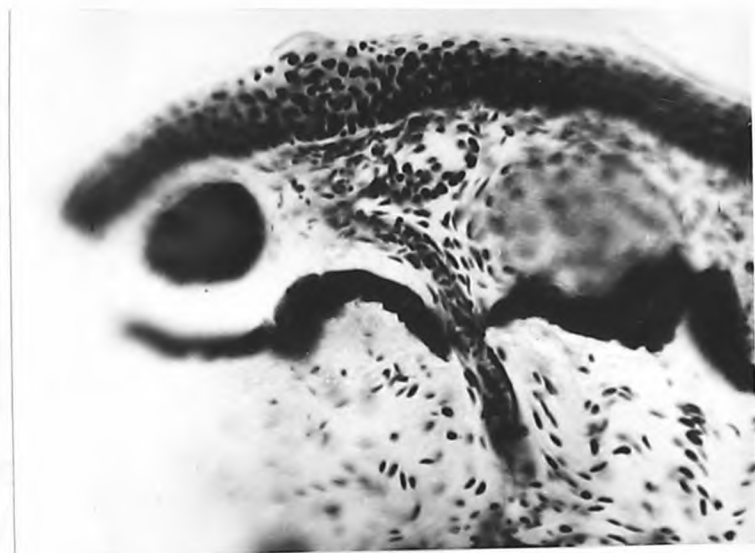


Рис. 80. Сосудистый пучок, подходящий к основанию тельца. Обработка по методу Кабо-норо. Микрофото, об. 20х, ок. 7х.

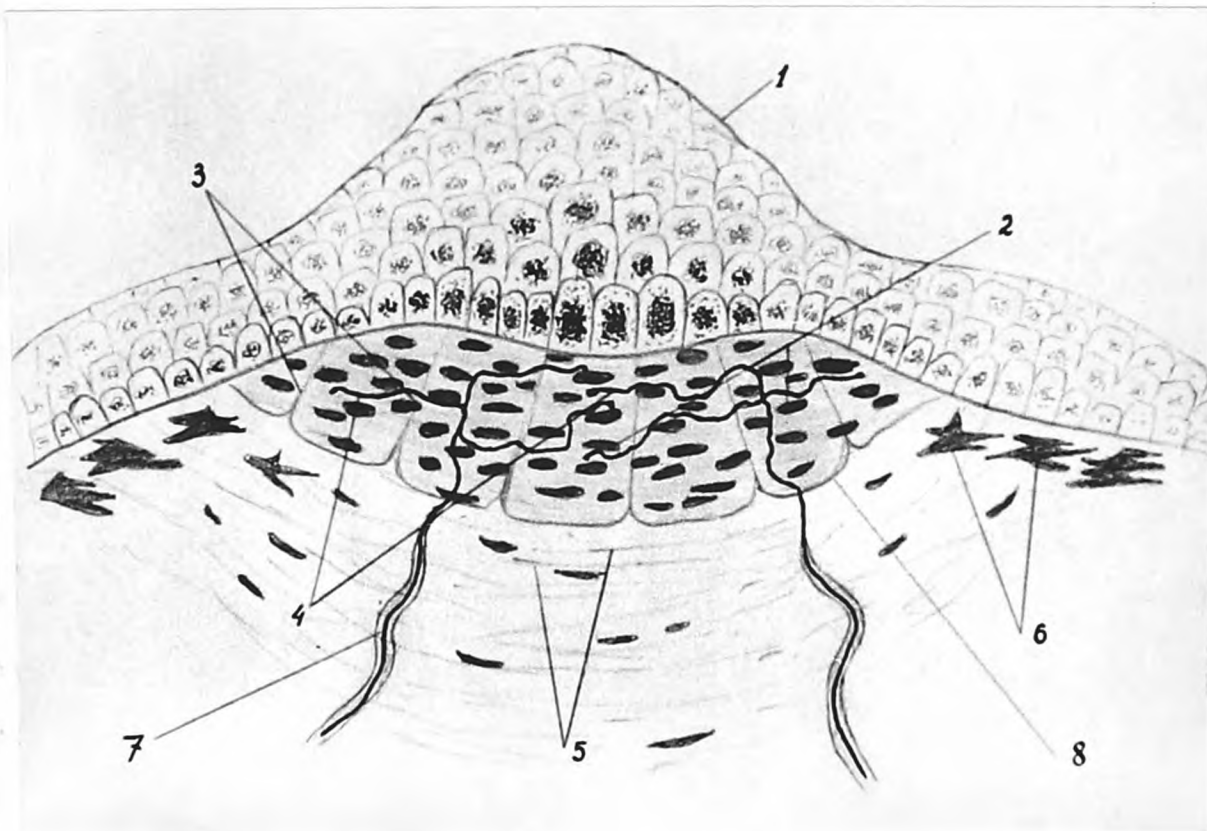


Рис.81. Схема строения тельца Лейдига-Меркеля ("осязатель-
ное" пятно или диск). Пояснения в тексте.

3. Сезонные изменения морфологии рецепторов

Изучение микроморфологии чувствительных нервных окончаний кожи лягушек, взятых для исследования в разные времена года, показало, что не все они имеют идентичное строение в разные периоды жизни животного: 1) активный — с мая по август, 2) подготовка к спячке — сентябрь, 3) зимняя спячка — с октября по апрель, пробуждение — с конца апреля по май. Наиболее ярко выраженные и четкие различия строения в зависимости от времени года наблюдаются у несвободных рецепторов второй группы компактного слоя кожи. Единичные измененные нервные аппараты можно обнаружить, начиная с августа месяца (у наиболее крупных экземпляров, залегающих в спячку раньше). В сентябре уже в большей части окончаний данного вида наблюдаются дегенеративные изменения. Процессам дегенерации подвержены исключительно ветвления осевого цилиндра внутри концевой нервной аппаратуры. Морфологически заметных изменений вспомогательного компонента окончаний обнаружить не удалось. Дегенеративные процессы в терминалах несвободных окончаний второй группы могут протекать различно. Встречаются концевые нервные аппараты, ^{терминали} некоторых из разветвлений которых резко истончены, а в других они совсем не обнаруживаются. По всей вероятности, часть концевых веточек, в этих случаях, подвергается резорбции. Остатков терминалей в виде мелкой аргирофильной зернистости почти не наблюдается (рис. 82). В других изменяющихся рецепторах осевой цилиндр представлен рыхлыми, сильно разволокненными нитями. Концевые части их всегда оказываются распавшимися на мелкие зерна (рис. 83).

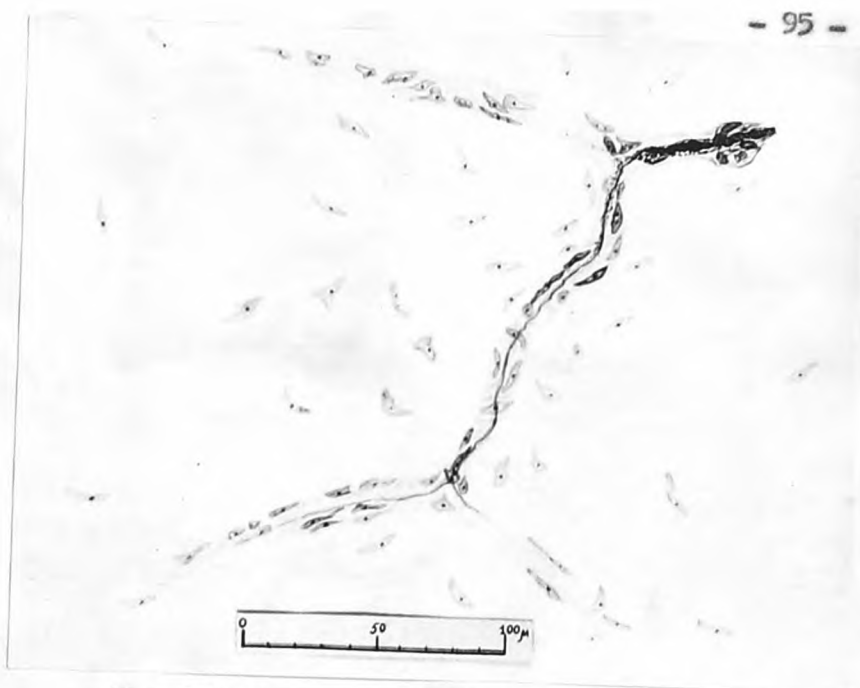


Рис.82. Рецептор в компактном слое. Животное зафиксировано в августе. Обработка по методу Бильшовского-Гросс.

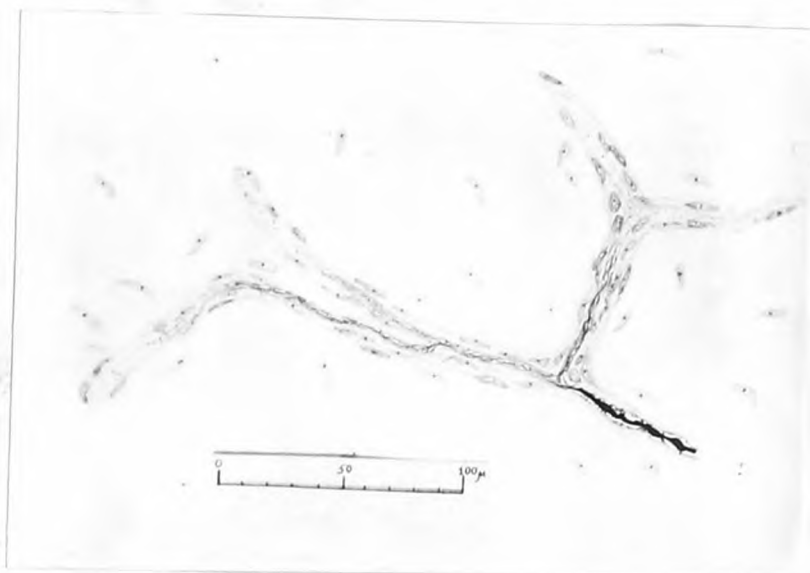


Рис.83. Несвободное окончание в компактном слое. Животное зафиксировано в сентябре. Обработка по методу Бильшовского-Гросс.

В несвободных окончаниях второй группы у животных, пойманных в более позднее время осени (конец сентября, начало октября), наблюдается полная дегенерация терминалей осевого цилиндра. Часть ветвлений рецептора еще содержит фрагменты распавшихся терминалей, а другие представлены только футляром (рис.87).

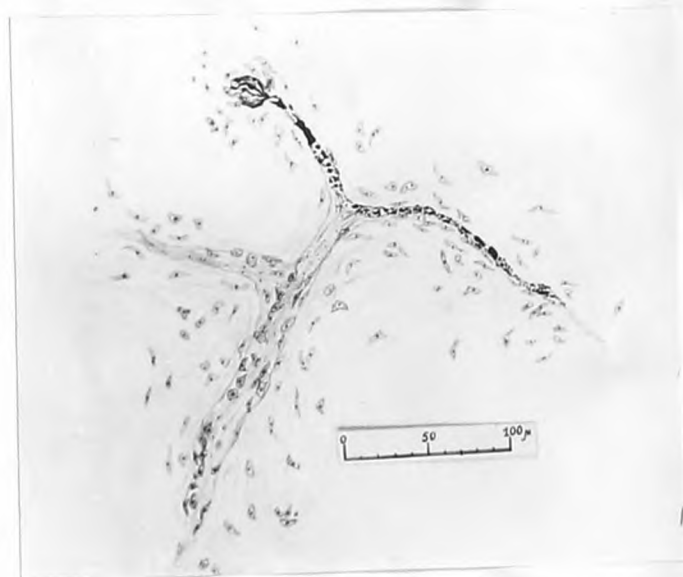


Рис.87. Нервное окончание компактного слоя. Животное зафиксировано в конце сентября. Обработка по методу Бильшовского-Гросс.

В течение всего зимнего периода большинство несвободных рецепторов второй группы, располагающихся в компактном слое кожи лягушки, выглядит пустыми. В них остаются только дополнительные элементы в виде футляра, сохраняющего форму, которую, очевидно, имело окончание до дегенерации терминалей. В нервных волокнах обычно не обнаруживается изменений, но в некоторых случаях и в них можно наблюдать явление фрагментации осе-

вого цилиндра (рис.85).

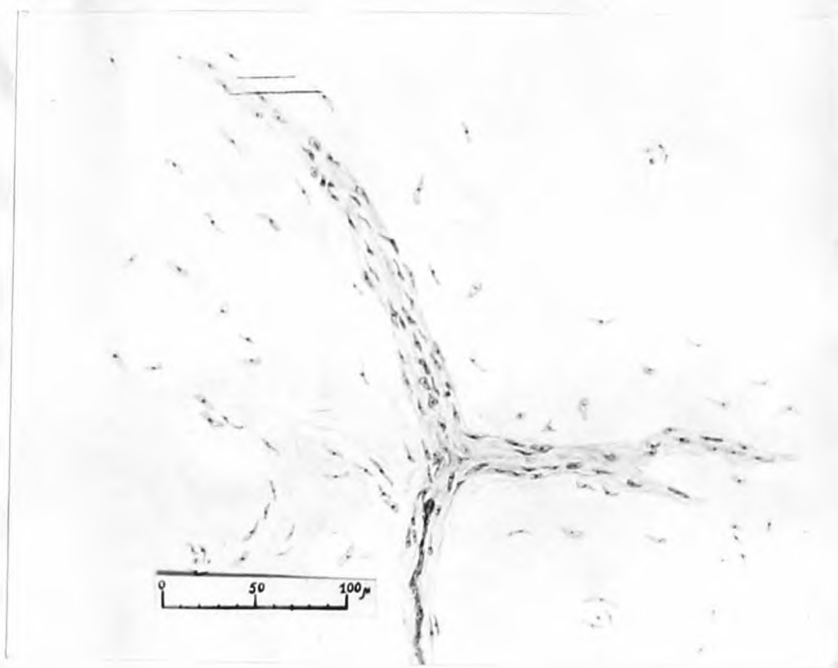


Рис.85. Рецептор в стадии полной дегенерации терминалей. Животное зафиксировано в октябре. Обработка по методу Бильшовского-Гросс.

Во второй половине зимы (февраль, март) у лягушек, содержащихся в животнике, а у животных, пойманных в природных условиях - в конце апреля, в мае, появляются первые признаки регенерации осевых цилиндров несвободных нервных окончаний второй группы. Восстановление терминалей, так же как дегенерация, происходит по-разному. В начальных стадиях можно наблюдать прорастание осевого цилиндра во вспомогательный компонент рецептора в виде колбы роста (рис.86,87).



Рис.86. Начальная стадия вставания терминалей. Животное, содержащееся в виварии, зафиксировано в феврале. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

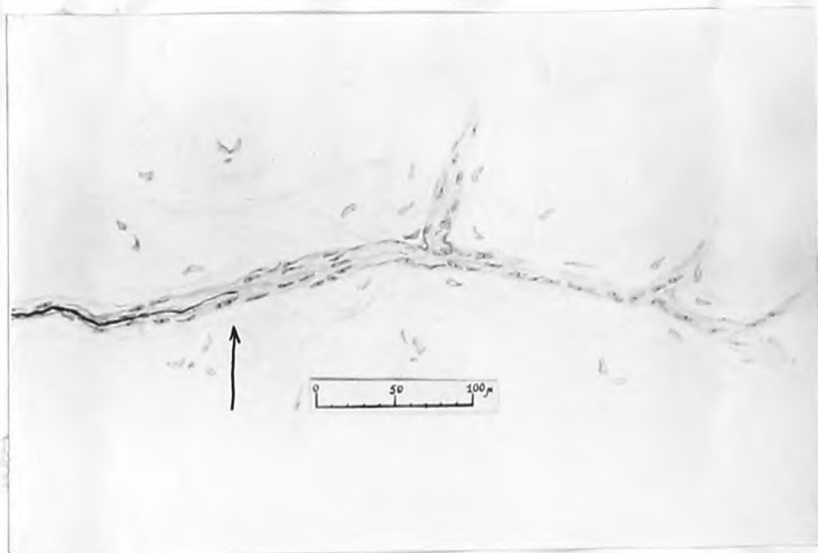


Рис.87. Вставание осевого цилиндра в виде колбы роста (указано стрелкой). Животное зафиксировано в марте. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

В некоторых случаях можно наблюдать вращание тонкой терминали в одну из ветвей футляра нервного аппарата, в то время как остальные еще остаются пустыми (рис.88). В дальнейшем осевой цилиндр прорастает в значительную часть дополнительного компонента окончаний, разветвляясь соответственно пустым рукавам его (рис.89,90).

Стадия регенерации рецепторов заканчивается полным восстановлением всех концевых разветвлений аксона, но очень часто можно наблюдать, в первое время, явление слабой импрегнации серебром вновь образовавшихся терминалей (рис.91).

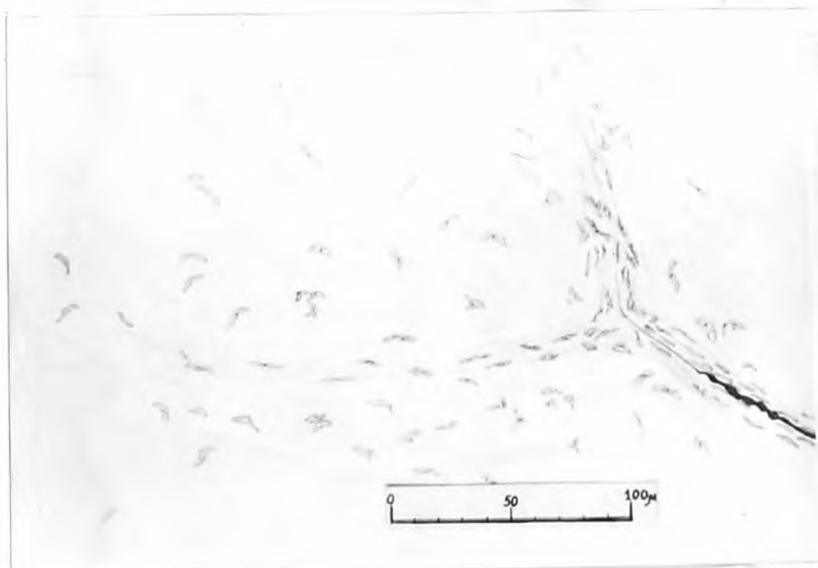


Рис.88. Вращение терминали в часть футляра окончания. Животное зафиксировано в марте. Обработка по методу Бильшовского-Гросс.

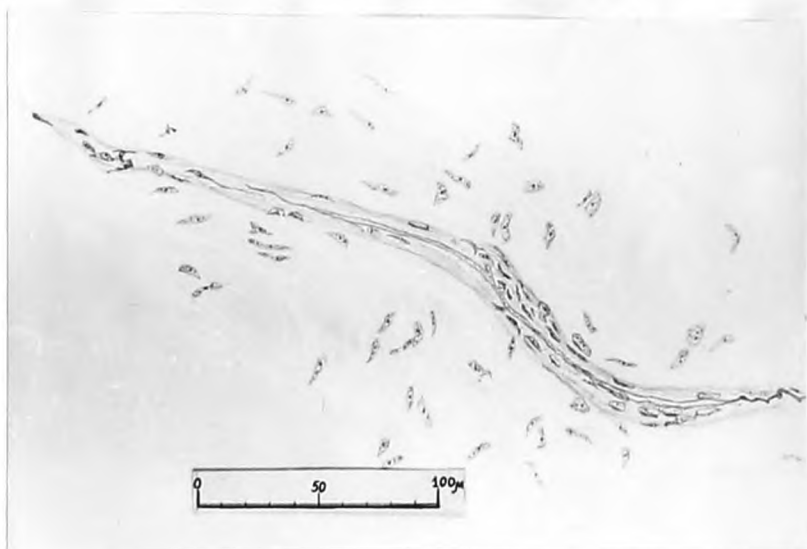


Рис. 89. Прорастание терминали на значительную часть футляра окончания. Животное зафиксировано в мае. Обработка по методу Хабонеро.

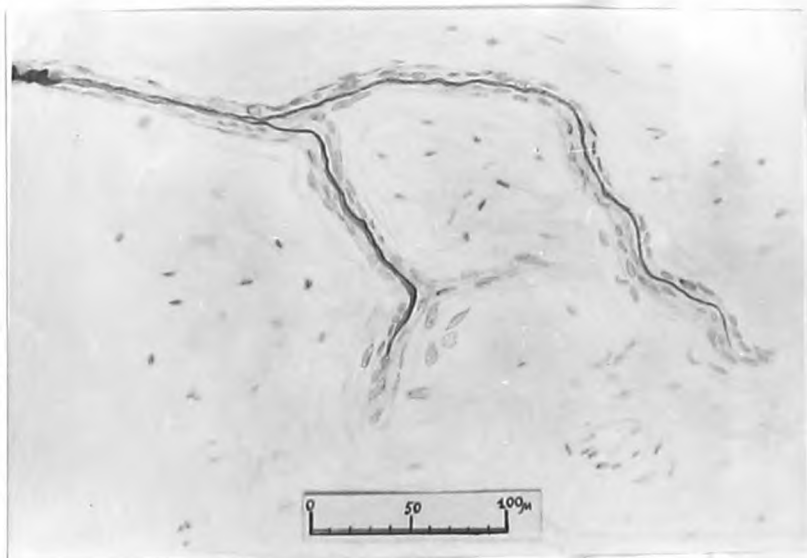


Рис. 90. Регенерировавшие терминали занимают почти весь футляр. Животное зафиксировано в марте. Обработка по методу Бильшовского-Гросс.

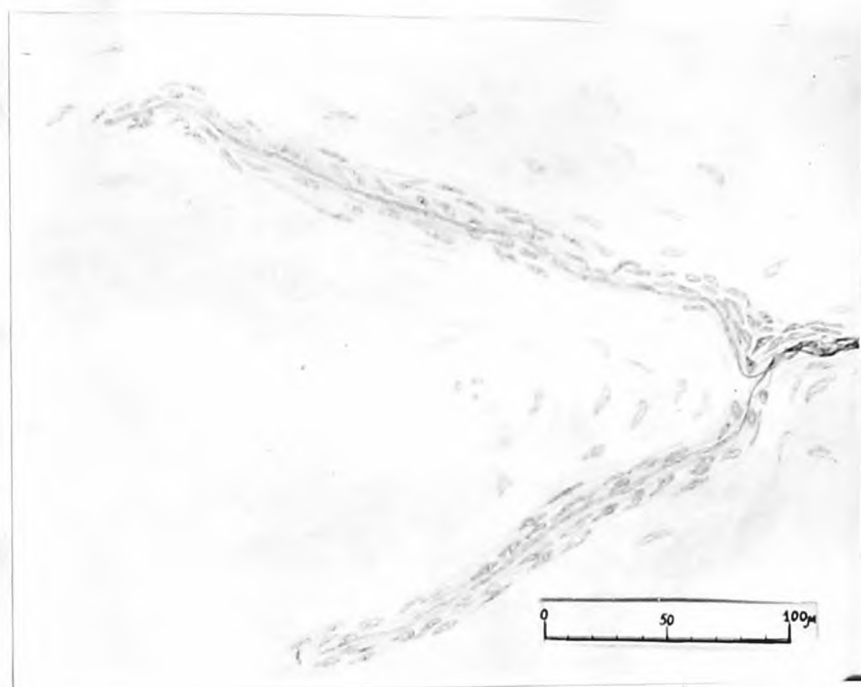


Рис. 91. Регенерировавшее несвободное окончание второй группы, терминали которого слабо аргентофильны. Животное зафиксировано в марге. Обработка по методу Бильшовского-Грос.

4. Топография рецепторов

Расположение различных чувствительных нервных окончаний в толще кожи лягушки оказалось неодинаковым в отдельных ее слоях. Для выяснения соотношений различных рецепторов по слоям кожи мы воспользуемся схемой, составленной на основании изучения многих препаратов (рис.92).

Основное, наиболее мощное нервное сплетение, являющееся источником иннервации для всех слоев кожи, располагается в наружной стенке лимфатического мешка (1). От него отходят вертикальные стволы, прободающие компактный слой и проникающие в губчатый (2). Здесь они образуют второе нервное сплетение, снабжающее нервами губчатый слой и эпидермис (3).

В эпидермисе располагаются только свободные окончания, представленные несколькими формами (4). Эпителиальные клетки также образуют шаровидные скопления, составляющие часть "осязательных" пятен Лейдига-Меркеля (5). В губчатом слое находятся двоякого рода свободные рецепторы. Одни из них иннервируют соединительную ткань (6), а другие - железы (7). Здесь же находятся другие составные части "осязательных" пятен (8). Нервные аппараты компактного слоя представлены более разнообразно. Среди пластинок, образующих его, обнаруживаются плексiformные окончания (9). В части этого слоя, граничащей с губчатым, располагаются несвободные нервные окончания первой группы (10). Для компактного слоя характерно наличие несвободных концевых нервных приборов второй группы, представленных большим многообразием форм (11). В наружной стенке лимфатических мешков обнаружено два типа нервных образований, отличающихся

большим протяжением терминалей. Это — свободные нервные окончания (12) и несвободные рецепторы второй группы, отличающиеся рядом особенностей от таковых же компактного слоя (13).

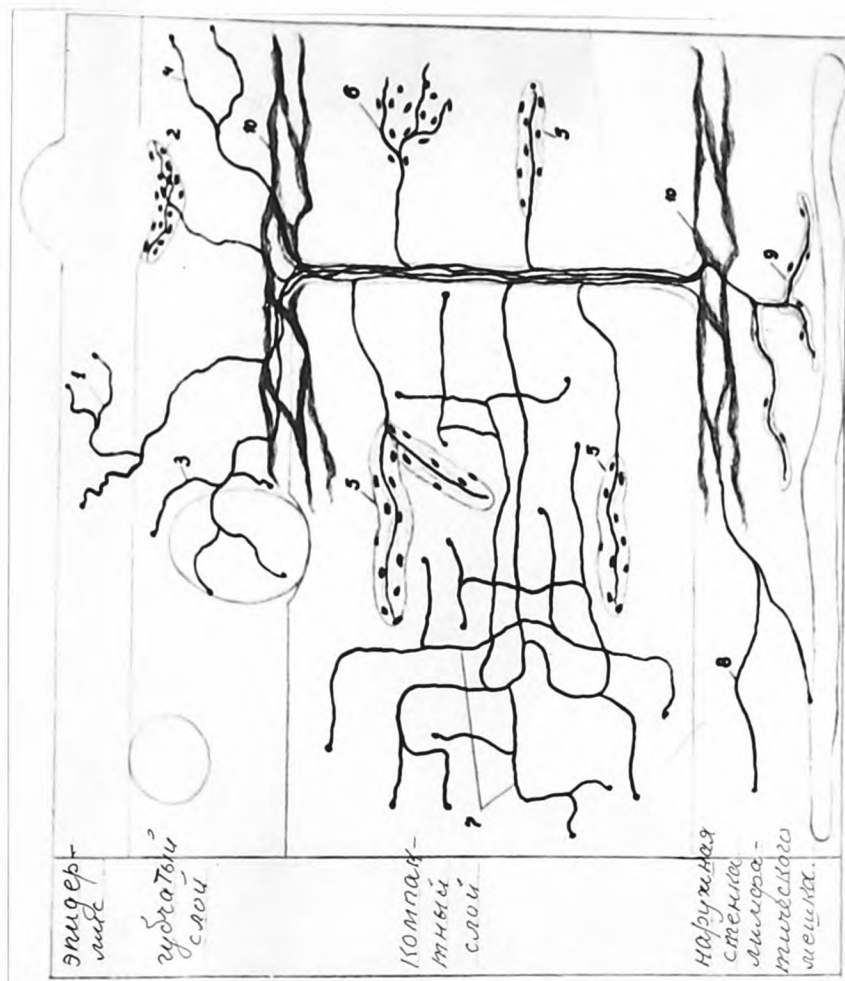


Рис. 92. Схема расположения различных рецепторов в слоях кожи лягушки. Пояснения в тексте.

IV. ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Имеющийся в нашем распоряжении материал собственных исследований, как нам кажется, позволяет приступить к обсуждению его в рамках поставленных задач. В главе I основной круг вопросов, поставленных для разрешения в настоящем исследовании был сформулирован следующим образом: 1) структурная, отчасти цитохимическая, характеристика рецепторов кожи амфибий, 2) экологические особенности рецепторов изучаемых животных, 3) сравнительно-гистологический анализ и сопоставление изучаемых рецепторов с таковыми высших позвоночных.

Проведенное нами изучение концевых аппаратов кожи лягушек *Rana esculenta* и *Rana ridibunda*, расположенных в эпителии, дерме и подкожной соединительной ткани позволяет считать, что в образовании всех описанных выше концевых аппаратов принимает участие периферический отросток ганглиозных (чувствительных) нейронов спинномозговых узлов. Нами, как это видно из изложения результатов собственных исследований, не проводилось экспериментального доказательства источников происхождения волокон (например, путем экстирпации узлов), входящих в состав концевых приборов. Однако, нейрогистологическая практика выработала довольно убедительные косвенные доказательства, позволяющие достаточно уверенно идентифицировать системную принадлежность различных по морфологии проводников. Следующие морфологические особенности изучавшихся нервных образований позволяют нам с уверенностью сделать вывод о чувствительной их природе: 1/ Все концевые нервные приборы образованы осевыми цилиндрами, выходя-

циями из толстых мякотных нервных волокон. Это относится, как к свободным нервным окончаниям (см.рис.7,14,16,18,26,28,30,31), так и к нервным окончаниям, снабженным различной сложности дополнительными структурами (см.рис.34,36,41,47,50,52,67). В современной нейрогистологической литературе принято считать, что такие волокна берут начало от клеток спинальных ганглиев, т.е. являются чувствительными по природе. Этот прием довольно часто применяется различными авторами (А.Н.Ливен, 1953; В.А.Тихова, 1953; К.Г.Валиев, 1961; Г.Н.Шмелева, 1963 и др.).

2/ Указанные концевые нервные приборы находятся, главным образом, среди волокнистых структур соединительной ткани и в эпителии, покрывающем кожу, т.е. в гистологических элементах, имеющих преимущественно чувствительную иннервацию. При изучении нейрогистологии эпидермиса у млекопитающих ряд авторов (Винкельман / Winkelmann /, 1960 "а"; Миллер, Релстон и Касахара / Miller, Ralston and Kasahara /, 1960) вообще считают, что эти образования не имеют другой иннервации, кроме чувствительной, хотя, может быть, такое мнение и является крайней точкой зрения.

3/ В литературе довольно часто описывают рецепторные образования на разных тканевых структурах, например, на сосудах и в окружающей волокнистой соединительной ткани. Такие рецепторы по введенному Б.И.Лаврентьевым в 1943 году термину носят название поливалентных, например, сосудисто-тканевых рецепторов. Чувствительная соматическая природа этих рецепторов несомненна (А.П.Маслов, 1950, 1955; Е.М.Крохина, 1952; Н.Г.Колозов, 1953; Т.А.Григорьева, 1954 и др.). Другими словами, образование таких рецепторов каким-либо волокном служит косвен-

ным доказательством его чувствительной природы. На нашем материале мы неоднократно наблюдали сосудисто-тканевые рецепторы (см.рис.25), образованные осевым^и цилиндрами, происходящими из толстых мягкотных волокон.

4/ При описании иннервации различных органов многочисленные авторы (Т.А.Батырева, 1953; Т.В.Крестинская, 1953; А.А.Зорина, 1956; В.И.Ильина, 1960 и др.) сообщают, что прежде чем распасться на отдельные концевые приборы, мягкотные волокна образуют сплетения. В состав этих сплетений, очевидно, входят, главным образом, волокна чувствительной природы. Описаны такие сплетения и в коже высших позвоночных и человека (А.П.Маслов, 1955; Е.А.Сквирская, 1956; Н.А.Комарова, 1956; Винкельман, 1960 "б" и др.). Характер сплетений в коже лягушек (наличие двух сплетений - глубокого и поверхностного, образование сплетений преимущественно толстыми мягкотными волокнами) позволяет нам со значительной долей уверенности считать, что концевые приборы, образуемые волокнами, происходящими из этих сплетений, являются соматическими рецепторными.

5/ В чувствительной природе разбираемых концевых приборов убеждает нас также то обстоятельство, что описанные нами свободные нервные окончания по своей морфологии ничем не отличаются от таковых, описанных у высших позвоночных. Так, осевые цилиндры их имеют тенденцию к многократному ветвлению, очень часто распространяясь на значительные расстояния (см.рис.5,8,24). Напротив, в других случаях образуются довольно компактно расположенные терминалы аксонов, занимающие ограниченные участки иннервируемой ткани (см.рис.7,15,26). Концевые отделы терминалей заканчиваются заострениями, петельками и пу-

говками (см.рис.9,20,21). Что касается несвободных нервных окончаний, т.е. снабженных дополнительными структурами, то при дальнейшем обсуждении мы приведем некоторые данные, касающиеся их тонкого строения и химической организации, которые явятся дополнительными доказательствами афферентной их природы.

Приведенные факты, как нам кажется, позволяют с уверенностью считать описанные нами разнообразные нервные окончания в различных отделах кожи амфибий рецепторными соматическими, т.е. принадлежащими ганглиозным клеткам спинальных узлов.

Следующие факты заслуживают особо тщательного рассмотрения. Во-первых, рецепторные образования, найдены среди всех структурных элементов кожи: среди волокнистых структур соединительной ткани, рыхлой (см.рис.14) и плотной (см.рис.51), на сосудах (см.рис.25), в эпителии, как в глубоких, так и в поверхностных его частях (см.рис.27,31), на железах (см.рис.20,21). Во-вторых, описываемые рецепторы на различных структурных компонентах кожи не являются единичными находками, но встречаются закономерно и с большой частотой. В-третьих, нередко мы находили волокна заканчивающиеся рецепторами на разных тканевых структурах. Выше мы уже упоминали о сосудисто-тканевых поливалентных рецепторах, найденных в коже лягушек. Описаны также многочисленные другие разновидности поливалентных рецепторов (см.дисс.А.Н.Маслова, 1955). Однако, кроме таких видов рецепторов, нами обнаружена еще одна разновидность этого типа рецепторов. На рис.20 представлено волокно, ветвления осевого цилиндра которого заканчиваются типичными рецепторными приборами среди рыхлой волокнистой со-

единительной ткани губчатого слоя кожи и среди клеток секреторного отдела слизистой железы. По аналогии с общепринятым термином (сосудисто-тканевой рецептор), это окончание может быть названо железисто-тканевым чувствительным нервным окончанием.

Все вышеизложенное позволяет нам считать, что все тканевые элементы кожи изученных нами амфибий имеют богатую чувствительную иннервацию, во многом схожую с таковой высших позвоночных, в частности млекопитающих животных и человека.

Прежде чем перейти к анализу тонкой структуры чувствительных нервных окончаний, считаем необходимым обратить внимание на следующее обстоятельство, подробное рассмотрение которого не входит в рамки настоящей работы. На рис. 23 представлены "сдвоенные" рецепторы, оканчивающиеся на секреторных клетках желез кожи. Вместе с толстым мякотным волокном, повторяя его ход, идет тонкое, очевидно, безмякотное нервное волокно, которое и входит в состав рецептора, образуемого толстым волокном. Такие рецепторы обнаружены преимущественно на слизистых железах, точнее, на секреторных клетках, входящих в их состав. Возникает вопрос о природе второго волокна. Вопрос этот не нов. Физиологами давно установлен факт трофического влияния нервной системы на протекание разных процессов в различных органах и тканях, в особенности таких как поперечнополосатая и гладкая мышцы, железы и т.д. Морфологами делались неоднократные попытки показать морфологический субстрат адаптационно-трофического влияния вегетативного отдела нервной системы на функционирование разных органов и тканей. Делались такие попытки и по отношению к рецепторным образованиям.

Со времени описания Д.А.Тимофеевым в 1896 году дополнительного тонкого безмякотного нервного волокна, входящего в состав нукансулированных рецепторов, многие авторы подтвердили на обширном материале (Б.И.Лаврентьев и В.В.Лавренко, 1933; В.В.Лавренко, 1938; Н.Г.Колосов и Г.А.Поликарпова, 1936; Е.К.Плечкова, 1942; Т.А.Назарова, 1953; А.П.Маслов, 1955) справедливость наблюдения Д.А.Тимофеева. Однако, никому убедительно не удалось показать, что это волокно является симпатическим, хотя такие попытки и делались (Е.Т.Орьева, 1927; Л.А.Орбели, 1938). Напротив, наблюдения Б.И.Лаврентьева и В.В.Лавренко, 1933; В.В.Лавренко, 1938; Е.К.Плечковой, 1942; Т.А.Назаровой, 1953; А.П.Маслова, 1955 и др.авторов заставляют считать, что дополнительное волокно или является коллатералью толстого мякотного волокна, образующего рецепторное окончание, либо происходит от ганглиозных клеток из другого сегмента, т.е. является чувствительным по своей природе.

Не пытаясь вступать в дискуссию по этому вопросу, отметим, что обнаруженный нами факт наличия толстого и тонкого волокна в описанном случае интересен по следующим соображениям: а) рецепторы подобного строения не были описаны в коже амфибий, б) окончание, в состав которого входит тонкое дополнительное волокно, повидимому, относится к свободным. Во всяком случае оно имеет значительно более простое строение, нежели те несвободные рецепторы, в составе которых обычно находят данное волокно.

Существующая морфологическая классификация тканевых рецепторов основана на первоначально предложенным Б.И.Лаврентьевым принципа: участие или неучастие "специальных" кле-

ток в составе окончаний и на выраженности их структурной дифференцированности. Все тканевые рецепторы делятся по этой классификации на свободные чувствительные нервные окончания, т.е. представляющие ветвления голых осевых цилиндров среди элементов иннервируемого органа и несвободные, т.е. такие, где между осевым цилиндром и иннервируемой тканью располагаются "специальные" клетки. Среди второй группы выделяют инкапсулированные окончания. Типичными примерами первых являются внутриэпителиальные чувствительные нервные окончания, вторых - различной сложности клубочки, находящиеся в соединительной ткани разных органов. Тельца Фатер-Пачини млекопитающих относятся к инкапсулированным окончаниям. В последнее время эта классификация была существенно дополнена рассмотрением становления рецепторов в эволюционном плане (Г.И. Забусов и А.П. Маслов, 1961). Основное заключается в том, что в ходе прогрессивной эволюции происходит усложнение структуры тканевых рецепторов за счет постепенного увеличения доли элементов периферической нейроглии в составе чувствительных нервных окончаний.

Как видно из анализа литературы, проведенного нами в главе I в нейростологии сложилось твердое мнение (основанное, главным образом, на работах выполненных методом окрашивания тканей метиленовой синью), что рецепторы кожных покровов амфибий представлены исключительно свободными нервными окончаниями, в них нет ни несвободных рецепторов, ни тем более инкапсулированных. Это положение представлялось незыблемым на протяжении многих лет. Однако, следующие факты и представления, полученные в последние годы, заставляют с сомнением отнестись к этому утверждению:

1/ Выяснено, что многие чувствительные нервные окончания, ранее считавшиеся свободными, на самом деле окружены клетками, которые рассматриваются как шванновские (В.В.Португалов, 1955; Уитер, 1957, 1960; Г.И.Забусов и А.П.Маслов, 1961, 1963; Кауна (Cauna), 1961, 1963). Тем самым, само существование истинно свободных нервных окончаний в тканях не-эктодермального происхождения, по крайней мере у млекопитающих, поставлено под сомнение.

2/ Установлено, что в стенке пищеварительной трубки и аорты, в межмышечной соединительной ткани передних лап, в тканях легкого амфибий, в частности у представителей рода лягушка (Rana), имеются несвободные рецепторы (Н.Бухалов, 1889; А.П.Победоносцев, 1953; Г.Н.Шмелева, 1963; А.Г.Коротков, 1963 и др.).

Сказанное побудило нас специально изучить рецепторы кожи амфибий (как органа наиболее подверженного воздействию внешней среды, и тем самым являющегося источником многочисленных и разнообразных раздражений для рецепторных образований) для окончательного выяснения этого вопроса. Как видно из приведенного нами материала собственных исследований, в соединительной ткани кожи (губчатый и компактный слой, стенки лимфатических мешков), наряду с существованием окончаний свободных, имеются многочисленные рецепторы, которые никак не могут рассматриваться как свободные нервные окончания. Подробное описание таких рецепторов приведено в разделе несвободные окончания главы III. Окончания, снабженные дополнительными компонентами встречаются в коже изученных нами амфибий не как редкие находки, но, напротив, закономерно. Они с постоянством обнаружи-

зависят по ходу коллагеновых волокон дермы, в стенке лимфатических мешков. Такие рецепторы состоят из осевого цилиндра или его ветвлений, отграниченных от иннервируемой или соединительной ткани футлярами, в которых имеются ядра, резко отличающиеся по морфологии от ядер клеток соединительной ткани. Исследования при помощи фазового контраста (см. рис. 57, 58), применение гистохимических реакций (см. рис. 59, 60) позволили увидеть на границе футляра и окружающей соединительной ткани разграничительную пластинку, которую можно расценить как базальную мембрану, разделяющую футляр и соединительную ткань. Таким образом, в большой группе рецепторов, находящихся в дерме лягушек осевой цилиндр окончаний оказывается отграниченным от иннервируемого им субстрата. Исходя из существующей классификации, такие окончания с полным правом могут быть отнесены к несвободным рецепторам. Другими словами, представление о наличии в коже амфибий только свободных нервных окончаний должно быть оставлено как несостоятельное.

Это положение представляется нам принципиально важным, так как оно, во-первых, расширяет наши представления об участии дополнительных компонентов в строении рецепторов, во-вторых, указывает на сходство в строении рецепторов высших позвоночных и изучаемых нами бесхвостых амфибий по признаку включения в состав окончаний компонента не-нейрональной природы. В задачи настоящей работы не входит подробное обсуждение принципов построения чувствительных нервных окончаний с конечной целью: отыскание принципов, лежащих в основе процесса рецепции. Тем не менее, мы считаем необходимым еще раз подчеркнуть факт наличия дополнительных структур в составе рецепторов, ра-

нее считавшихся свободными. Весьма возможно, что появление дополнительного компонента может быть поставлено в причинную связь с более богатым внешним окружением у амфибий, ведущих смешанный (водно-наземный) образ жизни сравнительно с их непосредственными предшественниками — рыбами. При этом, разумеется, не может не возрасти количество спецификаций внешних раздражителей, что, очевидно, должно найти отражение в строении рецепторов. Естественно, изложенные взгляды могут быть рассмотрены только как гипотетические предположения. С этой точки зрения, как нам кажется, имеет существенное значение выяснение природы дополнительных структур несвободных рецепторов. Другими словами, необходимо установить, каков генез протоплазматических футляров, окружающих ветвления осевого цилиндра. Как нам кажется, имеющийся в нашем распоряжении материал позволяет обсудить этот вопрос.

В соединительной ткани кожи изучавшихся нами амфибий имеются следующие чувствительные нервные окончания: ветвления осевых цилиндров, непосредственно контактирующих с окружающими волокнистыми структурами ^{х)} (см. рис. 9); осевые цилиндры и их ветвления окружены протоплазматическим футляром с разбросанными в нем однообразного строения ядрами (см. рис. 34); осевые цилиндры окружены футляром, который отчетливо ограни-

х) Эти окончания мы называем свободными, так как применяемыми методами исследования (фазовый контраст, гистохимические методы исследования) нами не обнаружены в этих рецепторах дополнительные структуры. Однако, это вовсе не значит, что мы настаиваем на абсолютной правоте этого положения.

чивается от окружающих тканей разграничительной пластинкой (см. рис.47); в составе футляра имеются ядра морфологически различных типов и, кроме того, намечается продольная исчерченность (см.рис.51); осевой цилиндр погружен в продольно исчерченный футляр с округлыми или овальными ядрами, по периферии футляра находятся ясно выраженные продольно расположенные пластинки, лежащие параллельно по отношению друг к другу, между которыми ^{х)} располагаются удлиненные ядра. Отчетливо выражена разграничительная пластинка (см.рис.48).

Как видно, все вышеперечисленные виды рецепторов, расположенных в соединительной ткани кожи, представляют картину постепенного перехода одной формы в другую. Важно также отметить, что выбор приведенных нами видов рецепторов является в какой-то мере случайным, так как при просмотривании препаратов можно с легкостью найти формы рецепторов, переходные между названными.

Таким образом, среди рецепторов, найденных в коже амфибий имеются все переходные формы от свободного нервного окончания до окончаний с выраженной продольной исчерченностью протоплазматического футляра, наличием ядер нескольких морфологически отличных типов, параллельным расположением пластинок по периферии футляра, наличием разграничительной пластинки. Другими словами, имеется последовательный ряд рецепторов, построенный нами по признаку различной дифференцированности дополнительного компонента окончаний. Повидимому, можно предположить, что

^{х)} Истинные взаимоотношения пластинок и ядер нами не установлены. Возможно что пластинки являются клетками, ядра которых мы видели на препаратах лежащими между пластинками.

рецепторы с более дифференцированными дополнительными структурами развились на основе окончаний с менее выраженной дифференцировкой, а те в свою очередь произошли от свободных окончаний соединительной ткани. А если это так, то следовательно необходимо найти фактор подобной дифференцировки. Имеющийся в нашем распоряжении материал не позволяет нам решить этот вопрос, но предположительно можно считать, что таким фактором является выход амфибий на сушу со следующей вслед за этим необходимостью адекватно отражать более сложную сравнительно с предшествующей экологическую обстановку. Таким образом, не исключена возможность, что между сменой факторов внешней среды в сторону увеличения их многообразия и прогрессивным усложнением (дифференцировкой) структуры вышеуказанных рецепторов должна иметься причинная связь. С этой точки зрения представляется чрезвычайно важным разрешение вопроса о генезе дополнительных структур описываемых рецепторов.

Для разбираемых нами рецепторных приборов, находящихся в соединительной ткани, возможно представить два пути происхождения дополнительных структур: 1) дополнительные структуры происходят из элементов окружающей соединительной ткани, т.е. имеют мезенхимное происхождение и 2) эти структуры являются производными от шванновской глии, т.е. имеют нейроэктодермальное происхождение. Как будет видно из дальнейшего изложения, маловероятен двойной генез разбираемых элементов, т.е. часть дополнительных элементов происходит из нейроэктодермы, другая часть из мезенхимы.

Просматривая внимательно полученные нами препараты мож-

но видеть, что у любого несомненного рецептора, находящегося в соединительной ткани, имеется непрерывный переход шванновской оболочки в протоплазматический футляр рецептора (см. рис. 38, 42, 43). Более того, у рецепторов с ясно выраженной разграничительной мембраной отчетливо прослеживается непрерывный ее переход в базальную мембрану, окружающую шванновскую оболочку (см. рис. 53). По всей видимости, базальная мембрана вокруг шванновской оболочки аналогична волокнистому компоненту периневральной оболочки (Коузи и Пальмер / Causey and Palmer /, 1957; Коузи, 1960). В неврологии группой американских авторов (Шантаверана и Бурн / Shanthaveerappa and Bourne /, 1962 а, 1963, 1964) в серии статей по периневральному эпителию этот способ доказательства родственного генеза структур, находящихся внутри от периневрия, был применен по отношению к пластинчатому компоненту телец Фатер-Пачини млекопитающих, миелиновому синапсу и периферическому нерву. Таким образом, непрерывность перехода шванновских клеток в протоплазматический футляр рецепторов и непрерывность базальной мембраны и разграничительной мембраны рецепторов, как нам кажется, убедительно свидетельствуют о родственном генезе тех и другой. Напротив, эти же факты указывают на то, что трудно предполагать, что протоплазматический футляр происходит из элементов окружающей соединительной ткани, т.е. имеет мезенхимное происхождение. Точно также трудно представить что по мере усложнения строения дополнительных структур, какая-то часть их может произойти из мезенхимы. Это обусловлено тем, что четко прослеживаются все стадии дифференцировки различных структур из ранее недифференцированного материала протоплазматиче-

ческого футляра, а также тем, что весь футляр в целом ограничен мембраной типа базальной от окружающих тканей.

На наш взгляд имеется еще несколько косвенных доказательств нейроэктодермального происхождения элементов дополнительных структур. Во-первых, окружающие элементы соединительной ткани являются более дифференцированными структурами, нежели протоплазматический футляр рецепторов. В последнем, как это было указано выше, в некоторых случаях при помощи примененных методов исследования не удается обнаружить клеточных границ, хотя в таком футляре содержится довольно большое количество ядер (до нескольких десятков), разбросанных в разных отделах рецептора. Форма и величина ядер, характер хроматина резко отличаются от таковых клеток соединительной ткани. Во-вторых, при просматривании препаратов, полученных от летних и зимних лягушек, установлено, что несмотря на то, что протоплазматический футляр у зимних лягушек имеется, в нем не удается обнаружить осевого цилиндра. Как выяснилось при изучении препаратов кожи лягушек, взятых в осенние и весенние месяцы, осевой цилиндр осенью подвергается распаду, так что зимой многие рецепторы лягушки, хотя и сохраняют протоплазматический футляр, но не имеют в его составе осевого цилиндра — это состояние можно обозначить как денервацию нервного окончания. В весенние месяцы по оболочкам нервного волокна происходит врастание регенерирующего осевого цилиндра в сохранившийся протоплазматический футляр (см. рис. 85, 89). Другими словами, происходит сезонная де- и регенерация осевого цилиндра. Известно, что при экспериментальной денервации вкусовых луковиц (Олме-

тед / Olmsted /, 1920, 1921; Олмстед и Рингер / Ringer /, 1936; В.Ф.Лашков, 1945; Гут / Guth /, 1958 и др.), перерезке кожных нервов происходит дедифференцировка клеток вкусовых луковиц и меркелевских клеток, т.е. клеток, имеющих несомненное эпителиальное происхождение. При этом дедифференцировка достигает такой степени, что на месте бывших луковиц или скоплений меркелевских клеток нельзя обнаружить других клеток, кроме типичных покровных эпителиальных. При регенерации чувствительных волокон происходит постепенная дифференцировка этих клеток с превращением их в клетки вкусовых луковиц или меркелевские. Сказанное можно суммировать так, что дополнительные элементы рецепторов, имеющие иное происхождение чем нейроэктодермальное (в разбираемом случае эктодермальное) подвергаются дедифференцировке и исчезают на время денервации.

Совершенно непохожая картина наблюдается в рецепторах кожи амфибий. Как видно из наших данных, протоплазматический футляр во время денервации окончания не подвергается рассасыванию и не исчезает. Очевидно, что при этом происходит его дедифференцировка, но изучение этого процесса не входит в задачи проводимого нами исследования. Указанное обстоятельство может явиться дополнительным свидетельством в пользу нейроэктодермального происхождения протоплазматического футляра разбираемых нами рецепторов.

Таким образом, суммируя вышесказанное, на основании ряда доказательств следует считать, что дополнительные структуры несвободных рецепторов кожи изучаемых нами амфибий имеют нейроэктодермальную природу.

В соединительнотканной части кожи изучавшихся нами амфи-

бий, найден ряд усложняющих структуру рецепторов. Как было кратко рассмотрено на стр. 115 появление этих рецепторов может быть предположительно связано с изменением экологической обстановки, т.е. с выходом земноводных на сушу. При этом претерпевают изменения многие их органы и системы органов. В современной литературе изменения эти расцениваются как проявление прогрессивной эволюции (А.Н. Северцов, 1939; И.И. Шмальгаузен, 1964). Обращаясь к нашему материалу, мы можем в предположительной форме представить, что появление и постепенная дифференцировка нейротглияльного компонента рецепторов дермы бесхвостых амфибий, очевидно, также можно расценить как морфологическое выражение процесса прогрессивной эволюции, претерпеваемой этими животными. Если это так, то в этом случае можно ставить вопрос о модальности дифференцирующихся рецепторов. Другими словами, какие раздражения внешней среды, опосредованные через кожу, могут воспринимать эти рецепторы. К сожалению, ответить на этот вопрос по имеющимся в нашем распоряжении данным в категорической форме не представляется возможным. Совершенно очевидно, что с изменением окружающей обстановки (выход на сушу, двойственный образ жизни, водный и наземный) резко возрастает количество информации, получаемой животным и повышаются требования к разграничению отдельных модальностей раздражения. К таким модальностям в равной степени могут относиться изменения условий освещенности, температуры, химических и механических факторов. Прямой ответ на вопрос о модальности разбираемых рецепторов могли бы дать электрофизиологические исследования с применением определенного адекватного раздражителя. Однако, как это следует из

настоящего положения дел с исследованиями по электрофизиологии рецепторов, подобных решающим доказательствам в ближайшее время ожидать не приходится. Тем не менее, материал, имеющийся в нашем распоряжении позволяет косвенно разрешить этот вопрос. При этом мы полагаем, что единственным методом, могущим помочь при решении этого вопроса является сравнительный метод, т.е. сопоставление имеющихся в нашем распоряжении гистологических и цитохимических особенностей строения рецепторов амфибий с таковым высших позвоночных. При этом предполагается, что однозначные изменения во внешней (по отношению к чувствительным нервным окончаниям) среде, например, механические, должны восприниматься рецепторами, имеющими сходные черты строения, независимо от классовой и видовой принадлежности животного.

Обращаясь к структуре рецепторных аппаратов высших позвоночных, мы убеждаемся, что среди них с достоверностью определенная модальность может быть отнесена к довольно небольшой группе рецепторов. К ним, в частности, относятся, механорецепторные пластинчатые тельца типа телец Фатер-Пачини и концевых колб пластинчатого строения. Механорецепторная функция этих чувствительных нервных окончаний с очевидностью вытекает из характерного — пластинчатого строения их дополнительных компонентов, а для телец Фатер-Пачини показана прямыми электрофизиологическими экспериментами (Ловенштейн /Loewenstein /, 1959, 1961; О.Б.Ильинский, 1963, 1966 и др.). Наиболее характерной чертой их строения с разбираемой точки зрения — отношение к виду воспринимаемого раздражения — является пластинчатое строение вспомогательного, не-нейронального компонента.

При обсуждении результатов, полученных нами при изучении рецепторов кожи амфибий, мы обратили внимание на факт последовательной дифференцировки дополнительного компонента чувствительных нервных окончания, заключающийся, главным образом, в том, что в этих концевых приборах постепенно появляется продольная (по отношению к осевому цилиндру) исчерченность, которая на более поздних фазах развития заменяется появлением настоящих пластинок, особенно в периферических частях футляра. Другими словами, наблюдается определенное структурное сходство в строении механорецепторов высших позвоночных и изучаемых нами рецепторов. В связи с этим мы считаем, что описанные нами в соединительной ткани кожи лягушек рецепторы с большой долей уверенности могут быть рассмотрены как механорецепторы, т.е. окончания, воспринимающие механические перемещения в окружающей их соединительной ткани. Следующие факты, как нам кажется, подтверждают эту точку зрения.

В главе "Результаты собственных исследований" мы неоднократно подчеркивали соответствие хода коллагеновых волокон и хода терминалей рецепторов, что, бесспорно, создает наилучшие условия для восприятия смещений волокнистых структур.

Проведенное нами гистохимическое изучение этих рецепторов показало, что активность окислительных ферментов в них локализована таким образом, что наибольшая активность наблюдается в периферических частях осевого цилиндра, т.е. непосредственно под плазматической мембраной отростка нейрона. Однако, именно это является весьма характерным для телец Фатер-Пачини и пластинчатых колб млекопитающих (Э.Г. Улумбеков, 1964), механорецепторная функция которых несомненна.

Таким образом, имеющиеся в нашем распоряжении факты позволяют нам считать, что описанные нами в дерме кожи амфибий несвободные чувствительные нервные окончания являются механорецепторами.

Становление механорецепторов пластинчатого типа в соединительной ткани, на наш взгляд, интересно еще и тем, что во-первых, в существующей нейрогистологической литературе нами не найдено сходных по строению окончаний у рыб, т.е. у класса, стоящего ниже на эволюционной лестнице, во-вторых механорецепторы пластинчатого строения уже имеются (причем более сложного строения) у представителей классов, берущих начало от амфибий. К таким рецепторам относятся колбы пластинчатого строения кожи рептилий (Г.И. Забусов, А.П. Маслов и К.А. Болгарский, 1963), тельца Гербста птиц, и уже упоминавшиеся пластинчатые рецепторы млекопитающих, находящиеся в соединительной ткани. Другими словами можно думать, что описанные нами механорецепторы соединительной ткани кожи лягушек являются прообразом пластинчатых рецепторов высших позвоночных.

Наконец, при обсуждении материала мы считаем необходимым остановиться еще на двух, казавшихся нам интересными с точки зрения адекватного отражения экологической обстановки, особенностях организации рецепторов кожи амфибий. Как уже говорилось выше, известна способность кожи амфибий воспринимать световые раздражения (стр. 4). Факт этот известен давно, однако, описания материально-структурного субстрата световосприятия кожей амфибий по настоящее время в литературе не известно. При внимательном рассмотрении "тактильных" телец Лейдига-Меркеля, нам бросились в глаза следующие особенности их строения.

Каждое тельце имеет шаровидное скопление эпителиальных клеток эпидермиса, строение которых резко отличается от соседних клеток покровного эпителия упорядоченностью расположения в шаровидном скоплении и отсутствием пигментных клеток. Однако, хроматофоры имеют необычайно высокую концентрацию по краям шаровидного образования, а также по периферии расположенной в соединительной ткани части рецептора. В последней находятся довольно крупные клетки, резко отличающиеся по тинкториальным свойствам от клеток соединительной ткани. На этих клетках заканчиваются терминали, образуемые из толстых микотных нервных волокон (см. рис. 79). В целом, это рецепторное образование по общему плану строения чрезвычайно схоже с простыми глазками насекомых, несущих, как известно, функцию восприятия света, но неспособных давать изображение окружающих предметов (Аллингем, 1934; В.А. Догель, 1940).

Сопоставляя эти факты со способностью воспринимать свет покровами лягушек, мы считаем возможным в осторожной форме высказать предположение, не является ли "тактильные" тельца Лейдига-Меркеля светочувствительным рецептором.

Разумеется, окончательный ответ на этот вопрос может дать лишь эксперимент.

Нет необходимости указывать на важность этой способности в поведении бесхвостых амфибий.

Наконец, следует сказать о приспособленности организма лягушки к годовому ходу температуры. Факт этот общеизвестен. Можно предположить, что прилиней спячке наступает выключение части кожных рецепторов в связи с общим снижением активности

животных. Однако, по настоящее время было неясно, как именно происходит этот процесс.

На основании собственных наблюдений мы можем сказать, что отчасти приспособленность организма лягушек к названному фактору экологической обстановки выражается в сезонной де- и регенерации осевых цилиндров значительного количества кожных рецепторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенного гистологического, нейрогистологического и цитохимического изучения чувствительной иннервации кожи бесхвостых амфибий (*Rana esculenta*, *R. ridibunda*) и сопоставления результатов изучения с данными литературы считаем возможным сделать следующие выводы:

1. Все тканевые структуры кожи лягушек имеют богатую чувствительную иннервацию.

2. Чувствительные нервные окончания кожи лягушек представлены свободными и несвободными различной сложности строения рецепторами. Общепринятое мнение об отсутствии в коже амфибий несвободных окончаний должно быть оставлено как несостоятельное.

3. Установлено, что дополнительные структуры несвободных рецепторов дермы лягушек имеют нейромаксимальную природу.

4. Показано, что в коже лягушек несвободные рецепторы ведут свое происхождение от свободных окончаний путем их дифференцировки и усложнения.

5. Несвободные нервные окончания соединительной ткани кожи лягушек являются механорецепторами.

6. Дифференцировка механорецепторов пластинчатого строения — прообразов механорецепторов высших позвоночных — наблюдающаяся у лягушек, повидимому, обусловлена выходом амфибий на сушу и является морфологическим выражением прогрессивной

эволюции, претерпеваемой этими животными.

7. Подробно описано строение "тактильных" телец Лейдига-Меркеля и высказано предположение об их фоторецепторной природе.

8. Установлено, что одним из проявлений экологической приспособленности лягушек является сезонная де- и регенерация осевых цилиндров рецепторов кожи как адекватный ответ на меняющуюся обстановку.

В заключение считаю своим долгом выразить глубокую благодарность моим учителям:

Профессору Георгию Ипполитовичу ЗАБУСОВУ и

Профессору Аркадию Павловичу МАСЛОВУ

за постоянное руководство при выполнении работы.

Приношу также искреннюю благодарность ассистенту кафедры гистологии Эрнсту Галимовичу УЛУМБЕКОВУ за большую помощь при оформлении работы.

ЛИТЕРАТУРА

1. БАТЫРЕВА Т.А. - К вопросу о морфологии нервного аппарата надгортанника.
В кн. "Вопросы морфологии рецепторов внутренних органов и сердечно-сосудистой системы". А.Н. СССР, М.-Л., 1953, стр. 148-164.
2. БОЛГАРСКИЙ К.А. - Некоторые особенности рецепторных структур кожи амфибий.
В кн. Проблемы морфологии, патоморфологии и реактивности периферических отделов нервной системы. Казань, 1961, стр. 117-125.
3. БОЛГАРСКИЙ К.А. - К микроморфологии чувствительных нервных окончаний кожи амфибий.
В кн. Проблемы морфологии нейротканевых и сосудистотканевых отношений. Казань, 1963, стр. 37-39.
4. БОЛГАРСКИЙ К.А. - Zur Frage über die Besonderen Formen der rezeptorischen Nervenapparate in der Haut der Amphibien.
Anat. Anz., 1964, Bd. 114, S. 38-47.
5. БУХАЛОВ Н. - Периферические нервные аппараты мышечно-го чувства у лягушек.
Труды общества Естественных наук при имп. Казанском университете, т. XX, 1889, стр. 241-244.
6. ВАЛИЕВ У.Г. - Концевые рецепторные нервные структуры височно-челюстного сустава.
В кн. Проблемы морфологии, патоморфологии и реактивности периферических отделов нервной системы. Казань, 1961, стр. 126-133.
7. ВВЕДЕНСКИЙ Н. - Über die Athmung des Frosches (Rana temporaria).
Zflüg. Archiv, 1881, Bd. 25.

8. ВИННИКОВ Я.А. - Структурная и цитохимическая организации рецепторных клеток органов чувств в свете эволюции их функции.
Бурн. Эволюц. биохим. и физиологии. 1965, т. I, № I, стр. 67.
9. ВИННИКОВ Я.А. - О некоторых общих структурных и цитохимических механизмах функции рецепторов органов чувств.
В кн. Первичные процессы в рецепторных элементах органов чувств. Изд. "Наука", 1966, стр. 189-192.
10. ГРИГОРЬЕВА Т.А. - Иннервация кровеносных сосудов.
Медгиз, 1954.
11. ГУБАРЬ В. - Односторонняя проницаемость покровов лягушки.
Булл. экспер. биол. и мед., 1942, № 8, 85-88.
12. ДИНЕСМАН Л. - Адаптация амфибий к различным условиям влажности воздуха.
Зоологический журнал. 1948, т. 3, 231-240.
13. ДОГЕЛЬ В.А. - Сравнительная анатомия беспозвоночных.
ч. 2, Ленинград, 1940.
14. ЗАБУСОВ Г.И. и МАСЛОВ А.П. - Опыт эволюционно-морфологической классификации чувствительных нервных окончаний.
В кн. Проблемы морфологии, патоморфологии и реактивности периферических отделов нервной системы. Казань, 1961а, стр. 41-58.
15. ЗАБУСОВ Г.И. и МАСЛОВ А.П. - К вопросу о структурной организации ядерно-плазматического компонента рецепторных аппаратов.
В кн. Проблемы морфологии, патоморфологии и реактивности периферических отделов нервной системы. Казань, 1961б, стр. 59-66.
16. ЗАБУСОВ Г.И. и МАСЛОВ А.П. - Некоторые данные об участии периферической глии в строении рецепторных аппаратов в различных классах позвоночных.
В кн. Вопросы морфологии нервной и сосудистой систем. Казань, 1966, стр. 9-16.

17. ЗАБУСОВ Г.И.,
МАСЛОВ А.П. и
БОЛГАРСКИЙ К.А. - Некоторые данные по иннервации кожи
рептилий.
В кн.Проблемы морфологии нейротканевых
и сосудистотканевых отношений. Казань,
1963, стр.159-163.
18. ЗОРИНА А.А. - Об афферентной иннервации влагалища
конки.
В кн.Проблемы морфологии нервной систе-
мы. Медгиз, 1956, стр.162-168.
19. ИЛЫНА В.И. - Чувствительная иннервация глотки и пи-
щевода.
В кн.Строение и реактивные свойства аф-
ферентных систем внутренних органов.Моск-
ва, 1960, стр.44-57.
20. ИЛЫНСКИЙ О.Б. - Свойства одиночных механорецепторов
(телец Фатер-Пачини).
Физиологический журнал СССР, 1963, т.49,
в 2, стр.201.
21. ИЛЫНСКИЙ О.Б. - Электрофизиология механорецепторных
элементов.
В кн.Первичные процессы в рецепторных
элементах органов чувств. Наука, 1966,
стр.154-171.
22. КОЛОСОВ Н.Г. - Морфология рецепторов внутренних орга-
нов.
В кн.Вопросы морфологии рецепторов вну-
тренних органов и сердечно-сосудистой си-
стемы. А.Н.СССР, М.-Л., 1953, стр.241-260.
23. КОЛОСОВ Н.Г.и
ПОЛИКАРПОВА Г.А. - Опыт экспериментально-морфологического
анализа нервного аппарата *gl. prostaticae*.
Труды Татарского научно-исследовательс-
кого института теоретической и клиничес-
кой медицины.Казань, 1936, вып.3, стр.3-17.
24. КОМАРОВА Н.А. - Иннервация кожи и ее производных.
В кн.Проблемы морфологии нервной систе-
мы. Медгиз, 1956, стр.108-111.

25. КОРОТКОВ А.Г. - Иннервация стенки аорты лягушки.
Архив А.Г.Э., 1963, т.45, № II, стр.98-101.
26. КРЕСТИНСКАЯ Т.К. - К вопросу об иннервации молочной железы.
В кн. Вопросы морфологии рецепторов внутренних органов и сердечно-сосудистой системы. А.Н. СССР, М.-Л., 1953, стр.200-212.
27. КРОХИНА Е.М. - Чувствительная иннервация толстой кишки млекопитающих.
Архив А.Г.Э., 1952, т.29, № 5, стр.43-57.
28. КУЗЬМИНСКАЯ Г.Н. - Аfferентная иннервация пищеварительного тракта судака.
Вестн. Лен. гос. универс., серии биол., 1958, вып.2.
29. ЛАВРЕНКО В.В. - К вопросу об участии симпатических нервных волокон в строении чувствительных нервных окончаний.
Бюлл. экпер. биол. и мед., 1936, т.5, вып. I., стр.37-38.
30. ЛАВРЕНТЬЕВ Б.И. и ЛАВРЕНКО В.В. - Les fibres sympathiques, participent-elles a la structure des appareils sensitifs peripheriques. Trav. Lab. Rech. Biol., Madrid, 1955, v. 28, p. 187.
31. ЛАВРЕНТЬЕВ Б.И. - Чувствительная иннервация внутренних органов.
Журнал общей биологии. 1943, т.4, вып.4, стр.232-249.
32. ЛАШКОВ В.Ф. - О трофическом действии языкоглоточного нерва.
Изв. А.Н. СССР, серия биол., 1945, вып.3, стр.78.
33. ЛЕБЕДЕВА И.Ф. - Об иннервации плавательного пузыря некоторых видов костистых рыб.
Уч. зап. Саратовск. пед. ин-та. Вып.41, 1963, стр.41-46.

34. ЛИВЕН А.Н. - К вопросу о морфологии рецепторов пищевода человека.
В кн. Вопросы морфологии рецепторов внутренних органов и сердечно-сосудистой системы. А.Н. СССР, М.-Л., 1953, стр. 42-55.
35. ЛИХАЧЕВ Л.Я. - О нервных сплетениях пищеварительного тракта рыб.
В кн. Вопросы нормальной и патологической морфологии периферической нервной системы. Волгоград, 1962, стр. 99-105.
36. МАСЛОВ А.П. - Морфология рецепторной иннервации кровеносных сосудов эректильных органов млекопитающих.
Кандидатская диссертация. Казань, 1950.
37. МАСЛОВ А.П. - Микроморфология рецепторной иннервации наружных мужских половых органов человека и некоторых млекопитающих.
Докторская диссертация. Казань, 1955.
38. МИЛОХИН А.А. - Об афферентной иннервации пищеварительного тракта.
В кн. Вопросы морфологии рецепторов внутренних органов и сердечно-сосудистой системы. А.Н. СССР, М.-Л., 1953, стр. 77-97.
39. МИЛОХИН А.А. - Афферентная иннервация пищеварительного тракта рыб.
Архив А.Г.Э., 1960, т. 38, № 6, стр. 37-49.
40. МИЛОХИН А.А. - Интерорецепторы пищеварительного тракта некоторых низших позвоночных.
Изв. Акад. Наук СССР, 1963.
41. МЛЧУРИНА В.В. - О нервных элементах желудка щуки.
Уч. зап. Саратовск. пол. ин-та. Вып. 41, 1963, стр. 31-35.
42. НАЗАРОВА Т.А. - К вопросу о морфологии нервного аппарата языка.
В кн. Вопросы морфологии рецепторов внутренних органов и сердечно-сосудистой системы. А.Н. СССР, М.-Л. 1953, стр. 9-29.

43. ОРБЕЛИ Л.А. - Лекции по физиологии нервной системы.
Ленинград, 1938.
44. ПЛЕЧКОВА Е.К. - Чувствительная иннервация мочевого пузыря.
Изв. А.Н. СССР, серия биол., 1942, вып. 4,
стр. 231-244.
45. ПОБЕДОНОСЦЕВ А.П. - О рецепторных аппаратах пищеварительного тракта костнохрящевых рыб.
Уч. записки Саратовск. пед. ин-та, вып. 16,
1961.
46. ПОБЕДОНОСЦЕВ А.П. - О рецепторах пищеварительного тракта амазний.
В кн. Вопросы морфологии рецепторов внутренних органов и сердечно-сосудистой системы. А.Н. СССР, М.-Л. 1953, стр. 98-106.
47. ПОБЕДОНОСЦЕВ А.П. - Иннервация стенок пищевода налима.
Уч. записки Саратовск. пед. ин-та, вып. 41,
1963, стр. 5-15.
48. ПОРТУГАЛОВ В.В. - Очерки гистофизиологии нервных окончаний.
Медгиз, М., 1955.
49. СЕВЕРЦОВ А.Н. - Морфологические закономерности эволюции.
Изв. Акад. Наук СССР, 1939.
50. СЖИРСКАЯ Е.А. - Структура нервнорецепторных образований некоторых участков кожи морских свинок.
В кн. Проблемы морфологии нервной системы. Медгиз, 1956, стр. 162-168.
51. ТЕРЕНТЬЕВ П.В. - Лягушка.
Советская Наука, Москва, 1950.

52. ТИМОФЕЕВ Д.А. - О нервных окончаниях мужских половых органов млекопитающих и человека.
Диссертация, Казань, 1896.
53. ТИХОВА В.А. - К вопросу об иннервации цилиарной мышцы.
В кн. Вопросы морфологии рецепторов внутренних органов и сердечно-сосудистой системы. А.Н. СССР, М.-Л., 1953, 232-240.
54. УЛУМБЕКОВ Э.Г. - О некоторых дегидрогеназах инкапсулированных нервных окончаний.
Архив А.Г.Э., 1964, т.47, № 12, стр.89-92.
55. ШМАЛЬГАУЗЕН И.И. - Происхождение наземных позвоночных.
Изд. Наука, 1964.
56. ШМЕЛЕВА Г.Н. - Микроморфология афферентной иннервации легких амфибий.
В кн. Проблемы морфологии нейротканей и сосудистотканевых отношений. Казань, 1963, стр.192-195.
57. ЮРЬЕВА Е.Т. - О природе второго тонкого волокна, входящего в инкапсулированным чувствительным нервным аппаратам.
Русский архив анат. гистол. и эмбриол., 1927, т.6, вып.2, стр.209-215.
58. Ackermann J. - Über die Innervierung der Haut des Frosches Rana esculenta.
Bulletin international de l'Academie polonaise des sciences et des lettres. 1932, B. II, N. 7, S. 187-201.
59. Andrew W. - Textbook of comparative histology.
New York, 1959.

60. BUNGE R. - Die Nervenendigungen in der Froschhaut.
Hallenser Diss. Guben, 1892.
61. CAUNA N. - The submicroscopical relationships between the nervous and non-nervous elements of the cutaneous receptor organs and its significance.
From: Cytology of nervous tissue.
Taylor a. Francis Ltd. London, 1961, pp. 17-19.
62. CAUNA N. - Functional significance of submicroscopical, histochemical and microscopical organisation of the cutaneous receptor organs.
Anat. Anz. 1963, 111, Ergänzungsch., pp. 181-197.
63. CAUSEY C. - The cell of Schwann.
Pergamon Press, 1960.
64. CAUSEY C and PALMER E. - The epineural sheath of nerve as a barrier to the diffusion of phosphate ions.
J. Anat., London, 1953, 87, pp. 30-36.
65. CIACCIO G. - Intorno alla minuta fabbrica della pelle della rana esculenta.
Palermo, 1867.
66. CONNHEIM J. - Über die Endigung der sensiblen Nerven in der Hornhaut der Säugetiere.
Zentralblatt für med. Wiss., 1866.
67. DOLK H und POSTMA N. - Über die Haut- und Lungenatmung von Rana temporaria.
Zeitschrift vergl. Physiol., 1927, B. 5, S. 417-444.

68. EBERTH C. - Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anatomie der Froschhaut. Leipzig, 1869.
69. EBERTH C. - Die Endigung der Hautnerven. Archiv für mikr. Anat. 1870, B. 6.
70. EBERTH C und BUNGE R. - Die Endigungen der Nerven in der Haut des Frosches. Anatomische Hefte, 1893, B. II, S. 173-203.
71. АЛТРИНГЕМ Г. - Строение и деятельность органов чувств насекомых. Биомедгиз, М.-Л., 1934.
72. GUTH L. - Taste buds in circumvallatae papillae after reinnervation by glossopharyngeal, vagus and hypoglossal nerves. Anat. Rec. 1958, 130, pp. 25-37.
73. HERBST G. - Die Pacinischen Körper und ihre Bedeutung: Ein Beitrag primitivfasern. Göttingen. Wandenholz und Ruprecht, 1848.
74. HOYER H. - Über den Austritt der Nervenfasern in das Epithel der Hornhaut. Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1866, S. 180-195.
75. HUBER O. - Über Brunstwarzen bei Rana temporaria. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, 1887, B. 45, S. 664-668.
76. HULANICKA R. - O zakonczeniach nerwowych w skorze zaby jadalnej (Rana esculenta).

Bull. int. Acad. Cracovie, 1909,
p. 687.

77. HULANICKA R. - O zakonczeniach nerwowych w brodawkach godowych samicy i w puszcze samca zaby (*Rana temporaria*).
Bull. int. Acad. Cracovie, 1912,
p. 337.
78. HUXLEY. - On the structure and relation of the corpuscula tactus.
quart. journal of micr. science,
1855, vol. 2.
79. KOLLIKER A. - Über den Bau der Cutispapillen und die sogenannten Tastkörperchen.
Zeitschrift f. wiss. Zoologie, 1853,
B. 4, S. 43-57.
80. KRAUSE W. - Über Nervenendigungen.
Zeitschr. f. ration. Med., 1858,
B. 5, S. 28-43.
81. KRAUSE W. - Die terminalen Körperchen der einfach sensiblen Nerven.
Hanover, 1860.
82. KRAUSE W. - Anatomische Untersuchungen. II. Die Nervenendigungen beim Frosch.
Hannover, 1861.
83. KRAUSE W. - Die Nervenendigungen innerhalb der terminalen Körperchen.
Archiv f. mikr. Anat. 1881, B. 19,
S. 53-136.
84. KRAUSE W. - Die Nervenendigungen in der Tastkörperchen.

Archiv f. mikr. Anat. 1882, B. 20,
S. 212.

85. LANGER C.

- Über das Lymphgefäßsystem des
Frosches.

Sitz.- Ber. Akad. Wiss. Wien, 1867,
B. 55, S. 593-636.

86. LEYDIG F.

- Über die Vater-Pacinischen Körperchen
der Taube.

Zeitschrift f. wiss. Zoologie, 1854,
B. 5.

87. LEYDIG F.

- Über Tastkörperchen und Muskel-
struktur.

Archiv f. Anat. und Physiol. 1856,
S. 150-159.

88. LEYDIG F.

- Über die Organe eines sechsten Sinnes.
Verh. Leopold.-Carolin. Akad. 1868,
B. 34.

89. LEYDIG F.

- Zur Kenntnis der Sinnesorgane der
Schlangen.

Archiv f. mikr. Anat. 1872, B. 8,
S. 317-357.

90. LEYDIG F.

- Über die allgemeine Bedeckung der
Amphibien.

Archiv f. mikr. Anat. 1876, B. 12,
S. 119-242.

91. LEYDIG F.

- Über die Schwanzflosse, Tastkörper-
chen und Endorgane der Nerven bei
Batrachiern.

Archiv f. mikr. Anat. 1876 b, B. 12,
S. 513-527.

92. LEYDIG F.

- Integument brünstiger Fische und
Amphibien.

Biologisches Zentralblatt, 1892,
B. 12, S. 205-221.

93. LINDBLOM U. - The relation between stimulus and discharge in a rapidly adapting touch receptor.
Acta physiol. Scand. 1962, v. 56, p. 349.
94. LINDBLOM U. - Phasic and static excitability of touch receptors in toad skin.
Acta physiol. Scand. 1963, v. 59, p. 410.
95. LOEWENSTEIN W. - The generation of electric activity in a nerve ending.
Ann. N. Y. Acad. Sci. 1959, v. 81, p. 367.
96. LOEWENSTEIN W. - Excitation and inactivation in a receptor membrane.
Ann. N. Y. Acad. Sci. 1961, v. 94, p. 510.
97. MAURER F. - Die Epidermis und ihre Abkömmlinge.
Leipzig, 1895.
98. MAZZONI V. - Della terminazione dei nervi nella pelle della rana rubra.
Mem. R. Accad. sc. Istit. di Bologna, 1887, Ser. 4, B. 8, S. 271-282.
99. MEISSNER G. - Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Haut.
Leipzig, 1853.
100. MERKEL F. - Tastzellen und Tastkörperchen bei den Haustieren und beim Menschen.

Archiv f. mikr. Anat. 1875, B. 11,
S. 636-652.

101. MERKEL F.

- Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock, 1880.

102. MERKEL F.

- Bemerkungen zu Herrn Krauses Aufsatz "über die Nervenendigungen innerhalb der terminalen Körperchen".
Archiv f. mikr. Anat. 1881, B. 19, S. 523-527.

103. MILLER H,
RALSTON H and
KASAHARA M.

- The pattern of cutaneous innervation of the human hand, foot and breast.
In: Advances in biology of skin. Vol. 1, Cutaneous innervation. Pergamon press, 1960.

104. OLNSTED J.

- The results of cutting the seventh cranial nerve in *Amiurus nebulosis*.
J. exper. Zool., 1920, v. 31, pp. 369-401.

105. OLNSTED J.

- Effect of cutting the lingual nerve of the dog.
J. Comp. Neurol., 1921, v. 33, pp. 149-154.

106. OLNSTED J and
RINGER R.

- Regeneration of taste buds after suture of the lingual and hypoglossal nerves.
Am. J. Physiol., 1936, v. 116, pp. 225-227.

107. ШИРС Э.

- 1 Гистология теоретическая и прикладная.
Москва, ИЛ., 1962.

108. RUBIN M and SYROCKI B. - On mechanism of adaptation of free ending tactile receptors in frog skin. J. Cell. Comp. Physiol., 1936, v. 9, pp. 29-35.
109. SHANTHAVEERAPPA T.- and BOURNE G. A perineural epithelium. J. Cell. Biol., 1962 a, v. 14, no. 2, pp. 343-346.
110. SHANTHAVEERAPPA T.- and BOURNE G. The perineural epithelium, a metabolically active, continuous, protoplasmic cell barrier surrounding peripheral nerve fasciculi. J. Anat., Lond., 1962 b, v. 4, pp. 527-537.
111. SHANTHAVEERAPPA T.- and BOURNE G. The perineural epithelium. Nature and significance. Nature, 1963, v. 199, no. 4893, pp. 577-579.
112. SHANTHAVEERAPPA T.- and BOURNE G. The perineural epithelium of sympathetic nerves and ganglia and its relation to the pia-arachnoid of the central nervous system and perineural epithelium of the peripheral nervous system. Z. Zellforsch., 1964, v. 61, no. 5, pp. 742-753.
113. WAGNER R. und MEISSNER G. - Über das Vorhandensein bisher unbekannter eigenthümlicher Tastkörperchen (Corpuscula tactus) in den Gefühlswärzchen der menschlichen Haut und über die Endausbreitung sensitiver Nerven. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, 1852, N. 2, S. 17-32.

114. WHITEAR M. - Dermal Nerve-endings in Rana and Bufo.
Quart. J. of Micr. Scien., 1955,
v. 96, part 3, pp. 343-349.
115. WINKELMANN R. - Similarities in cutaneous nerve end-organs.
In: Advances in biology of skin.
Vol. I. Cutaneous innervation.
Pergamon press, 1960 a.
116. WINKELMANN R. - Nerve ending in normal and pathologic skin.
Charles C. Thomas, Springfield Ill.
U.S.A., 1960 b.
117. WUNDERER H. - Über Terminalkörperchen der Anamnien.
Archiv f. mikr. Anat., 1909, B. 71,
S. 504-569.