

МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ Р.С.Ф.С.Р.
СВЕРДЛОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ МЕДИЦИНСКИЙ ИНСТИТУТ

К.А. БОЛГАРСКИЙ

РЕЦЕПТОРЫ КОЖИ ЛЯГУШКИ
(нейрогистологическое и гистохимическое
исследование)

(773-гистология)

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Казань - 1969

МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ Р.С.Ф.С.Р.
СВЕРДЛОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ МЕДИЦИНСКИЙ ИНСТИТУТ

На правах рукописи

К.А. БОЛГАРСКИЙ

РЕЦЕПТОРЫ КОЖИ ЛЯГУШКИ
(нейрогистологическое и гистохимическое
исследование)

(773-гистология)

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Казань - 1969

Работа выполнена на кафедре гистологии (зав. – профессор Г.И. Забусов) Казанского государственного ордена Трудового Красного Знамени медицинского института имени С.В. Курашова (ректор – профессор Х.С. Хамитов).

Научные руководители:

доктор медицинских наук, профессор Г.И. Забусов и
доктор медицинских наук, профессор А.П. Маслов.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Л.Ф. Мавринская,
кандидат биологических наук, доцент Н.А. Ольшванг.

Научное учреждение, дающее отзыв о работе –
Институт медико-биологических проблем МЗ СССР.

Рассылка автореферата „ . . . ” 1969 г.

Защита диссертации состоится „ . . . ” 1969 г.
на заседании Ученого Совета Свердловского государственного
медицинского института (Свердловск, ул. Репина, 3).

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке
института (Свердловск, ул. Ермакова, 7).

Ученый секретарь Совета
доцент А.П. Боярский.

ВВЕДЕНИЕ

ПОСТАНОВКА ВОПРОСА

Изучение морфологии чувствительных нервных окончаний классическими методами нейростологии в 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 даже о самых общих морфологических чертах рецепторов низших позвоночных до крайности скудны и расплывчаты. 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, 1953; Л.Я.Лихачев, 1962; М.Ф.Лебедева, 1963; В.В.Мичурина, 1963 и др.).

Что же касается других органов и их систем у представителей всех классов низших позвоночных, то описания чувствительных окончаний, в них заложены, единичны и разрознены, сделаны разными авторами в разное время и основаны зачастую на использовании методов, обладающих малой эффективностью в отношении выявления нервных структур. Сказанное полностью относится и к рецепторам представителей класса амфибий в целом и к таковым кожных покровов этих животных.

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 дифференциальных 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) Своеобразные условия жизни современных амфибий, двойственная среда их обитания, пребывание длительное время на суше и не менее продолжительное в воде представляет основу для изучения их кожных рецепторов в экологическом аспекте. Можно предполагать существование в структурах и свойствах кожных рецепторов амфибий

специфических черт, возникших и развившихся в связи с особенностями экологической обстановки этих животных.

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 фактором. Однако, неизвестно, как именно могла бы осуществляться эта корреляция в структурном плане.

4) сопоставление данных по рецепторам нижних позвоночных с таковыми высших позвоночных, может быть, даст сведения об общих принципах структурной организации рецепторов в плане поисков общих принципов их работы.

КРАТКИЙ ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Со второй половины XIX века в гистологической литературе стали появляться сообщения о нахождении в коже лягушки каких-то образований, связанных с нервами. Так Лейдиг в 1856 году сообщил, что им обнаружены в кожных сосочках передних лап лягушек - самцов своеобразные тельца, к которым, по его наблюдениям, подходили нервы. Это сообщение вызвало ожесточенные споры. Одни из исследователей подтверждали правильность наблюдений Лейдига и сообщали о нахождении телец, названных его именем (Краузе, 1858, 1860, 1881, 1882; Меркель, 1880, 1881). Другие сомневались в реальности существования этих телец (Чиачио, 1867; Эберт, 1870; Лангер, 1867 и др.). В 1880 году Меркель обнаружил под эпидермисом кожи лягушки скопле-

ния осевательных клеток в виде плоских кружков, имеющих контакт с нервными волокнами. Эти образования получили в дальнейшем наименование "осевательных" пятен Меркеля. Мнения относительно существования этих телец также были противоречивы. Краузе (1881) пришел к заключению, что осевательные пятна Меркеля и тельца Лейдига представляют собой одно и то же образование. Ряд авторов сомневался или категорически отрицал существование осевательных пятен (Хубер, 1887; Эберт и Бунге, 1893; Вундерер, 1909). Однако, взгляды Меркеля были поддержаны многими исследователями, которые в своих работах сообщали подробности строения осевательных пятен (Маццони, 1887; Маурер, 1895; Гуланичка, 1909, 1912; Аккерман, 1932). Последними были описаны в коже лягушки свободные нервные окончания, хотя в позднейших исследованиях подробные описания их строения, полученные, главным образом, методом окрашивания метиленовым синим, занимают главное место в нейрогистологической литературе по коже амфибий (Эберт и Бунге, 1893; Гуланичка, 1909, 1912; Аккерман, 1932; Рубин и Сярожки, 1936; Уитер, 1955).

ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЯ

Приведенные литературные сведения по морфологии рецепторов кожи лягушки, позволяют прийти к следующему заключению. Во-первых, интерес к изучению морфологии чувствительных нервных окончаний кожи амфибий в течение последних десятилетий значительно упал. Это положение представляется нам парадоксальным, имея ввиду 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 зна-

чение 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.

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 характера сенсорной информации, необходимой для выживания в сменявшихся условиях. В связи с этим 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.

В-третьих, все вышеперечисленные работы относятся к чисто описательному периоду нейростологии. 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.

Таким образом, круг задач настоящего исследования можно сфор-

мулировать следующим образом:

- 1) структурные и, отчасти цитохимические характеристики рецепторов кожи лягушки;
- 2) сопоставление структуры рецепторов с экологией животного;
- 3) сопоставление структурной организации рецепторов класса амфибий с таковой высших классов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В настоящей работе обобщены полученные нами на протяжении нескольких лет данные по микроморфологии, топографии, особенностям строения, сезонным изменениям и некоторым гистохимическим чертам рецепторов кожи представителей рода лягушка (лягушка прудовая, лягушка озерная), наиболее широко распространенных в средней полосе России.

Материалом исследования послужила кожа лягушек - озерной - 50 экз. и прудовой - 35 экз. Для исследования выбирались взрослые экземпляры обоего пола. Отлов животных производили 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 продолжение первой и второй половины зимы в животнике. Несколько лягушек, пойманных осенью (сентябрь), выдерживали в холодильнике при температуре от 0° до +4°, т.е. при температуре нормальной зимовки животных, до апреля. Для проверки состояния рецепторов отдельные экземпляры животных в течение этого срока брали для исследования. Животных забивали и фиксировали в нейтральном формалине целиком. Замороженные срезы кожи импрегнировали солями серебра по методам Бильшовского-Грос и Хабонеро. Гистохимические реакции (метод ШИК, окрашивание альциановым синим,

определение окислительных ферментов) проводили согласно общепринятых методик.

СОБСТВЕННЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Чувствительные нервные окончания обнаруживаются во всех слоях кожи лягушки. Рецепторы образованы мягкотными волокнами, входящими из двух основных нервных сплетений кожи (подкожное сплетение, сплетение губчатого слоя). При описании структуры рецепторов, расположенных в различных слоях и областях кожи, мы придерживались 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). Исходя из этого, мы приводим вначале описание свободных нервных окончаний во всех слоях кожи, затем рецепторов, имеющих в своем составе не-нейрональный элемент - "специальные" клетки и, наконец, "особые" виды рецепторов.

СВОБОДНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ

Свободные нервные окончания встречаются во всех слоях кожи. Можно видеть, что разветвления осевых цилиндров нервных волокон лишены каких-либо дополнительных сопровождающих структур. Они различаются главным образом количеством ветвлений терминалей и степенью их распространенности.

В терминальных ветвлениях осевого цилиндра свободных рецепторов гистохимически обнаруживаются некоторые ферменты биологического окисления. Особенно высока активность НАД и НАДФ-диафораз.

НЕСВОБОДНЫЕ РЕЦЕПТОРЫ

Несвободные рецепторы подразделяются по степени сложности и дифференцированности 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 однообразны по морфологии. Рецепторы второй группы характеризуются тем, что вспомогательный компонент представлен в виде отдельных сильно вытянутых клеток, весьма напоминающих таковые в чувствительных пластинчатых колбах высших позвоночных.

Несвободные рецепторные аппараты первой группы найдены лишь в компактном слое собственно кожи, ближе к губчатому. Они образуются мягкотными волокнами, отходящими от стволиков, которые покидают подкожное нервное сплетение и прободают толщу компактного слоя. Волокна, дающие начало окончаниям, имеют довольно крупный калибр, осевой цилиндр их неравномерно утолщен, шванновская оболочка всегда хорошо заметна. Нервные аппараты образуются на концах потерявших миелин волокон или же на местах перехватов Ранвье. Осевой цилиндр при образовании окончания, как правило, истончается и, почти сразу же, делится на небольшое количество терминалей, последние иногда повторно ветвятся. Для рецепторов этого типа характерна небольшая протяженность концевых ветвлений. Терминали их могут быть представлены тонкими, равномерной толщины плотными нитями, лишенными вариковностей. Но чаще в местах расхождения терминалей осевого цилиндра находятся расширения в виде тонковолокнистых пластинок. Изредка утолщения различной величины могут

наблюдаться также по ходу терминалей. Расположение терминалей окончаний соответствует направлению волокон окружающей соединительной ткани. Все ветвления осевого цилиндра рецепторов погружены в более или менее массивный слой протоплазмы с находящимися в ней ядрами. Протоплазма в составе окончаний заметна довольно хорошо. На препаратах, импрегнированных солями серебра она имеет вид сероватой массы, непосредственно являющейся продолжением цитоплазмы шванновских клеток. Во всех случаях терминали, обычно заканчивающиеся заострением, целиком покрыты протоплазматическим футляром. Ядра, находящиеся в протоплазме окончаний, - крупные, округлой или несколько удлинённой формы. Они располагаются в массе протоплазмы неравномерно. Никаких структурных особенностей протоплазмы, в том числе с применением фазового контраста, выявить не удалось. Футляр всегда отделен от окружающей ткани разграничительной пластинкой, переходящей в базальную мембрану отводящего нервного волокна и окрашивающейся по методу ШИК.

Несвободные чувствительные аппараты второй 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 образуются толстыми мягкотными волокнами, отходящими от идущих вертикально в дерме нервных стволиков. Осевой цилиндр таких волокон неровно контурирован, имеются значительные наплывы нейроплазмы. Шванновская оболочка всегда хорошо заметна. Нервные окончания образуются чаще всего на концах потерявших миелин волокон, иногда - на местах перехватов. Терминали имеют вид нитей с ровными контурами, интенсивно импрегнирующихся серебром. Чаще всего они кажутся однородными, т.е. и нейрофибриллы, и нейроплазма их импрегнируются одинаково интенсивно. Иногда все же удается отметить наличие расширений,

носящих фибриллярный характер. Разновидности ветвлений осевого цилиндра очень разнообразны. Способ окончания терминалей в большинстве случаев одинаков и выражается в постепенном их истончении. Распространенность окончаний различна. Изучая место перехода нервного волокна в окончание, удается отметить, что здесь существует непосредственная связь между шванновскими клетками и дополнительными структурами окончания (непрерывность базальной мембраны волокна и окончания). Эта связь более выражена, чем у несвободных окончаний первой группы.

Дополнительные структуры окружают терминальные ветвления осевого цилиндра в виде сплошного футляра. Толщина его неодинакова и в некоторых случаях может превышать толщину терминали в несколько десятков раз. В этом футляре ядра располагаются большей частью неравномерно. Форма ядер самая различная. Они могут быть круглые, овальные, слегка вытянутые и, наконец, веретенообразные. По форме и расположению ядер не все окончания разнозначны. У одних рецепторов какой-либо закономерности расположения ядер по отношению к терминалям не наблюдается. В непосредственной близости к разветвлениям осевого цилиндра могут лежать ядра любой формы.

В других же рецепторах отмечаются определенные закономерности в расположении ядер в их составе. Круглые и овальные крупные ядра концентрируются вокруг осевого цилиндра в области разветвлений окончания. Вытянутые, продолговатые, более мелкие ядра занимают поверхностное положение. Ядер последнего типа очень мало.

Наконец, имеются рецепторные аппараты, характеризующиеся значительным разнообразием ядер. Ядра округлые, овальные или слегка вытянутой формы лежат в толще футляра; более снаружи находятся вытянутые, веретенообразной формы ядра, по-видимому, вхо-

дящие в состав протоплазматических пластинок.

Протоплазматический футляр нервных окончаний этой группы, не гомогенен по своей структуре. В нем обнаруживается продольная струйчатость. Иногда последняя заметна очень слабо, но в некоторых случаях она настолько выражена, что может быть наблюдаема даже без применения фазового контраста. В этом случае терминали окончания оказываются окруженными сероватой массой, в которой четко видна продольная исчерченность, состоящая из нитчатых уплотнений. На границе протоплазматического футляра и окружающей соединительной ткани выявляется тонкая разграничительная пластинка. Последняя может быть более массивной и под ней располагаются многие из веретенообразных ядер. В некоторых случаях на поверхности протоплазматического футляра имеются наслаивающиеся друг на друга пластинки. В составе этих пластинок, а иногда лишь касаясь их поверхности, и располагаются описанные выше сильно вытянутые, веретенообразные ядра. Разграничительная пластинка у рецепторов этого вида развита наиболее сильно.

При изучении срезов кожи лягушки, обработанных различными гистохимическими методами, были выявлены некоторые особенности тонкой структуры несвободных рецепторов второй группы.

Так, при применении метода ШИК в описываемых окончаниях оказалось довольно много окрашенных структур. Пространство, окружающее осевой цилиндр, было интенсивно окрашенным и казалось узкой, четко отграниченной яркой полоской. Остальная часть футляра имела окраску умеренной яркости. Чрезвычайно интенсивно методом ШИК окрашивались вещества, расположенные на границе рецептора с окружающей тканью.

При реакции на кислые мукполисахариды с альциановым синим

всё окончания, исключая осевой цилиндр, окрашивалось в отчетливо голубой цвет.

При определении сукцинатдегидрогеназы осадки диформазана закономерно располагались в определенных отделах рецепторов. Больше всего осадков наблюдалось по периферии терминальных ветвлений осевого цилиндра, которые на препаратах часто выглядели тонкими трубочками. Во вспомогательном компоненте окончаний содержалось очень небольшое количество осадков. Такое же распространение осадков диформазана в концевых нервных аппаратах обнаружилось при выявлении НАД и НАДФ-диафораз. Осадки диформазана, указывающие на локализацию НАД-диафоразы, обнаруживались также по периферии терминалей аксона. Однако в этом случае в дополнительных элементах распознавались отчетливые осадки.

ОСЯЗАТЕЛЬНЫЕ ПЯТНА "ЛЕЙДИГА - МЕРКЕЛЯ"

Этот 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 равномерно. Наибольшее количество их обнаруживается в коже околоанальной части спины и верхней поверхности бедер животных. Мало их в коже конечностей. В коже спины количество этих окончаний убывает по направлению к голове. К боковым поверхностям тела число их также постепенно убывает. В коже живота встречаются единичные образования подобного вида, отличающиеся меньшими размерами и отсутствием пигмента в их составе.

Для строения "осязательных" пятен характерно наличие большого количества структурных элементов не-нейрональной природы.

"Осязательные" пятна состоят из эпителиального шара и клеток, находящихся под ним и окруженных капсулой. Эпителиальный шар - скопление эпителиальных клеток. Последние не все одинаковы - поверхностные мельче по размерам, а клетки, лежащие ближе к основанию шара - крупные. Волокна соединительной ткани образуют капсулу, ограничивающую тельце. От нее отходят радиальные пучки коллагеновых волокон, сливающиеся с базальной мембраной эпидермиса. Пигментные клетки располагаются на границе тельца и окружающей соединительной ткани. Подэпителиальная часть рецептора состоит из уплощенных клеток, располагающихся в виде диска. Мякотные нервные волокна подходят к тельцу, прободают его капсулу и образуют терминали, проникающие между клетками диска и контактирующие с ними.

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; 4) пробуждение - с конца апреля по май. Наиболее ярко выраженные и четкие различия строения в зависимости от времени года наблюдаются в несвободных рецепторах 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 из-

менений вспомогательного компонента окончаний обнаружить не удалось. У животных, пойманных в более позднее время осени (конец сентября, начало октября), наблюдается дегенерация терминалей осевого цилиндра. Часть ветвлений рецептора еще содержит фрагменты распавшихся терминалей, а другие представлены только футляром. В течение всего зимнего периода большинство несвободных рецепторов второй группы, располагающихся в компактном слое кожи лягушек, выглядят пустыми. В них остаются только дополнительные элементы в виде футляра, сохраняющего форму, которую, очевидно, имело окончание до дегенерации терминалей. 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 происходит по-разному. В начальных стадиях можно наблюдать прорастание осевого цилиндра во вспомогательный компонент рецептора в виде колбы роста. В некоторых случаях можно наблюдать врастание тонкой терминали в одну из ветвей футляра нервного аппарата, в то время как остальные еще остаются "пустыми". В дальнейшем осевой цилиндр прорастает в значительную часть дополнительно компонента окончаний, разветвляясь соответственно "пустым" рукавам его. Стадия регенерации рецепторов заканчивается полным восстановлением всех концевых разветвлений аксона, но очень часто можно наблюдать, на более ранних сроках это стадии, слабую импрегнацию серебром вновь образовавшихся терминалей.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ полученного материала позволяет считать, что все тканевые структуры изученных нами бесхвостых амфибий имеют богатую

чувствительную иннервацию, во многом схожую с таковой высших позвоночных, в частности, млекопитающих животных и человека. В соединительной ткани кожи (губчатый и компактный слои, стенки лимфатических мешков), наряду со свободными окончаниями, имеются многочисленные рецепторы, которые никак не могут рассматриваться как свободные нервные окончания. Такие рецепторы состоят из осевого цилиндра или его ветвлений, отграниченных от иннервируемой ими соединительной ткани футлярами, в которых имеются ядра, резко отличающиеся по морфологии от ядер клеток соединительной ткани. Исследования при помощи фазового контраста и применение гистохимических реакций позволили увидеть на границе футляра и окружающей соединительной ткани разграничительную пластинку, которую можно расценивать как базальную мембрану, разделяющую футляр и соединительную ткань. Таким образом, в большой группе рецепторов, находящихся в дерме кожи 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.

В соединительной ткани кожи изучавшихся амфибий имеются следующие чувствительные нервные окончания: ветвления осевых цилиндров, непосредственно контактирующих с окружающими волокнистыми структурами; осевые цилиндры и их ветвления окружены протоплазматическим футляром с разбросанными в нем ядрами однообразного строения; осевые цилиндры окружены футляром, который отчетливо отграничивается от окружающей ткани разграничительной пластинкой; в составе футляра, окружающего ветвления осевого цилиндра, имеются ядра морфологически различных типов и, кроме того, намечается продольная исчерченность футляра; осевой цилиндр по-

гружен 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 располагаются удлинённые ядра. Отчетливо выражена разграничительная пластинка.

Как видно, все вышеперечисленные виды рецепторов, расположенных в соединительной ткани кожи, представляют картину постепенного перехода одной формы в другую.

Таким образом, среди рецепторов, найденных в коже лягушек имеются все переходные формы от свободного нервного окончания до окончаний с выраженной продольной исчерченностью протоплазматического футляра, наличием ядер нескольких морфологически отличимых типов, параллельным расположением пластинок по периферии футляра, наличием разграничительной пластинки; другими словами, можно выделить ряд рецепторов с различной степенью дифференцировки дополнительного компонента окончаний. По-видимому, рецепторы с более дифференцированными дополнительными структурами развились из окончаний с менее выраженной дифференцированной, а те, в свою очередь, очевидно, произошли от свободных окончаний, лежащих в соединительной ткани.

Просматривая наши препараты, можно видеть, что у любого не-свободного рецептора, находящегося в соединительной ткани, имеется непрерывный переход шванновской оболочки в протоплазматический футляр рецептора. Более того, у рецепторов с ясно выраженной разграничительной мембраной отчетливо прослеживается непрерывный ее переход в базальную мембрану, окружающую шванновскую оболочку. Непрерывность перехода шванновских клеток в протоплазматический футляр рецепторов и непрерывность базальной мембраны и разграни-

чительной мембраны рецепторов, как нам кажется, убедительно свидетельствуют о родственном генезе этих структур. Эти наблюдения дают основания считать, что протоплазматический футляр не происходит из элементов окружающей соединительной ткани, т.е. не имеет мезенхимного происхождения.

При обсуждении результатов изучения рецепторов кожи лягушки, мы обратили внимание на последовательное усложнение дополнительного компонента чувствительных нервных окончаний. Это усложнение проявляется в том, что в футлярах концевых нервных приборов постепенно появляется продольная исчерченность, которая на более поздних фазах развития сменяется настоящими пластинками, особенно в периферических частях футляра. Другими словами, наблюдается определенное сходство в структурной организации механорецепторов высших позвоночных и описанных нами рецепторов бесхвостых амфибий. Это дает основание рассматривать расположенные в соединительной ткани кожи лягушки рецепторы как механорецепторы, т.е. нервные окончания, способные воспринимать механические смещения в окружающей их соединительной ткани.

Механорецепторы пластинчатого типа, обнаруженные нами в соединительной ткани кожи лягушки, интересны прежде всего тем, что, судя по литературным данным, у рыб не найдено сходных по строению нервных окончаний, т.е. у класса животных, стоящего ниже на эволюционной лестнице их еще нет, а механорецепторы пластинчатого строения 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 пластинчатые рецепторы млекопитающих, находящиеся в соединительной ткани. Можно думать, что описанные нами механорецепторы соедини-

тельной ткани кожи лягушек являются прообразом пластинчатых рецепторов высших позвоночных.

Наконец, мы считаем необходимым остановиться еще на двух кажущихся нам интересных с точки зрения адекватного отражения экологической обстановки особенностях организации рецепторов кожи амфибий. Известна способность кожи амфибий воспринимать световые раздражения. Однако, материальный субстрат световосприятия кожей амфибий по настоящее время в литературе не известен. При внимательном рассмотрении "тактильных" тельц Лейдига-Меркеля нам бросились в глаза следующие особенности их строения. Каждое тельце представляет собой шаровидное скопление клеток эпидермиса, имеющее необычайно высокую концентрацию хромофоров по его краям, 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, образующиеся из толстых мягкотных нервных волокон. Тельца Лейдига-Меркеля представляет собой образование по общему плану строения чрезвычайно схожее с простыми глазками насекомых, несущих, как известно, функцию восприятия света, но неспособных давать изображение окружающих предметов (Элтрингем, 1934; В.А. Догель, 1940).

Данные морфологических исследований позволяют нам пока еще в очень осторожной форме высказать предположение о том, не являются ли "тактильные" тельца Лейдига-Меркеля светочувствительными рецепторами.

Нами представлены также материалы указывающие на наличие у лягушек механизмов приспособления к годовым изменениям температуры. По-видимому, имеется все основания считать, что при зим-

ней спячке наступает полное выключение части кожных рецепторов. До настоящего времени было неясно, как осуществляется этот процесс. Наши наблюдения показывают, что приспособленность лягушек к колебаниям температуры связана с сезонной де- и регенерацией осевых цилиндров значительного количества кожных рецепторов.

В ы в о д ы

На основании проведенного гистологического, нейрогистологического и цитохимического изучения чувствительной иннервации кожи бесхвостых амфибий (лягушки прудовой и лягушки озерной) и сопоставления полученных результатов 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 нейроглиальную природу.

4. Показано, что в коже лягушек несвободные рецепторы ведут свое происхождение от свободных окончаний путем постепенной 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, по-видимому, обусловлена выходом амфибий на сушу и

является морфологическим выражением процесса прогрессивной эволюции, претерпеваемой этими животными.

7. 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.

--000--

Диссертация оформлена в виде одного тома машинописи объемом в 142 страницы. Работа иллюстрирована 24 микрофотографиями, 65 фотокопиями с рисунков и 3 схемами. Список литературы включает 117 названий работ, из них 57 - отечественных авторов.

Материалы диссертации докладывались на заседаниях Татарского отделения Всесоюзного научного общества анатомов, гистологов и эмбриологов 24.9.59; 20.6.62; на Всесоюзной научной конференции, посвященной 90-летию Казанского ветеринарного института 14.6.63 и на Всесоюзной конференции, посвященной памяти Академика А.А.Заварзина (Ленинград, 1968).

Содержание исследований отражено в опубликованных статьях:

1. Некоторые особенности рецепторных структур кожи амфибий. В книге: Проблемы морфологии, патоморфологии и реактивности периферических отделов нервной системы. Казань, 1961, стр.117-125.
2. К микроморфологии чувствительных нервных окончаний кожи амфибий. В книге: Проблемы морфологии нейротканевых и сосудистотканевых отношений. Казань, 1963, стр.37-39.

3. Естественная, сезонная де- и регенерация рецепторов в коже некоторых холоднокровных. Материалы докладов Всесоюзной научной конференции, посвященной 90-летию Казанского ветеринарного института. Казань, 1963, стр.761-762.

4. Zur Frage über die besonderen Formen der rezeptorischen Nervenapparate in der Haut der Amphibien. Anatomischer Anzeiger, 1964, Bd. 114, S. 38-47.

5. Наблюдения по гистохимии рецепторов кожи амфибий. В книге: Вопросы морфологии нервной и сосудистой систем. Казань, 1966, стр.273-278.

6. К вопросу о наличии фоторецепторов в коже амфибий. Юбилейный сборник трудов Казанского медицинского института, посвященный 50-летию Советской Власти. Казань, 1967, стр.62-63.

7. Цитология и цитохимия дифференцировки механорецепторов позвоночных. Материалы конференции, посвященной памяти академика А.А.Заварзина. Ленинград, 1968, стр.56-57.

8. Механорецепторы кожи лягушки. В печати.