

УДК 591.483:599.53(262.5)

Г. И. Василевская, Н. И. Роман

РЕЦЕПТОРНЫЕ НЕРВНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ В ЭКСТРАОКУЛЯРНОЙ МУСКУЛАТУРЕ ЧЕРНОМОРСКИХ ДЕЛЬФИНОВ

Для морских дельфинов, обладающих анатомически развитым и активно используемым органом зрения, характерно отчетливое развитие экстраокулярной мускулатуры (ЭОМ). Ее иннервация представляет интерес как в сравнительном морфологическом, так и функциональном аспектах, однако данные о строении рецепторного аппарата глазных мышц дельфинов в литературе отсутствуют.

Нами изучены нервные структуры ЭОМ, взятые у обитающих в Черном море взрослых афалины (*Tursiops truncatus* Mont.), обыкновенного дельфина (*Delphinus delphis* L.) и морской свиньи (*Phocaena phocaena* L.) (всего 16 животных). Материал фиксировали в 10 %-ном растворе формалина или жидкости Буэна. Импрегнировали по Бильшовскому-Грос замороженные срезы четырех прямых, двух косых мышц и ретрактора глаза, извлеченных из орбит с перibuльбарным жиром (впоследствии полностью удаленным).

Несмотря на то, что по сравнению с другими млекопитающими у дельфинов спектр движений глазного яблока сужен, их ЭОМ интенсивно иннервирована. Проприорецепторы встречаются во всех участках самой мышцы, в области перехода ее в сухожилие и в самом сухожилии. Особенностью иннервации ЭОМ названных дельфиновых является отсутствие, во-первых, настоящих (т. е. имеющих типичное строение) нервно-мышечных веретен, во-вторых, несвободных окончаний других типов, например, телец Гольджи — Маццони, особенно сильно развитых в прямых глазных мышцах рогатого скота (Догель, 1906).

Насыщенность нервными окончаниями ЭОМ дельфинов, по-видимому, намного выше, чем других соматических мышц; это определенно подтверждают предыдущие наши исследования (Василевская, 1975). В ЭОМ различимы мышечные волокна двух типов — тонкие, обычно на периферии мускула, и толстые — в центральной части. Нам не удалось выявить каких-либо морфологических различий в афферентной иннервации тех и других, хотя, как известно, разные типы мышечных волокон отличаются своими сократительными и электрическими свойствами (Гранит, 1973). Кроме того, толстые волокна глазных мышц ответственны за быстрые движения глаз, тонкие — обеспечивают медленные движения тонического характера (Шумахер и др., 1971).

В ЭОМ дельфинов ветвятся миелинизированные и немиелинизированные волокна различного диаметра. Сильно извиваясь, они следуют вдоль мышечных волокон на расстоянии до половины их длины, затем переходят на сухожилие, где извилистость сглаживается. Истонченные концевые части нервных волокон оплетают мышечные волокна. Многие разветвления, зайдя в сухожилие, загигаются и возвращаются в мышцу, после чего, многократно разделившись, заканчиваются свободно на мышечных волокнах (рис. 1).

Афферентные окончания расположены по всей длине ЭОМ, но наиболее многочисленны в местах начала и прикрепления отдельных мышц. Вблизи перехода мышечных пучков в сухожильную ткань заложены сложные сухожильные рецепторы. В области формирования мякотного отводящего волокна сходятся несколько претерминальных нервных волокон. Они распадаются на более тонкие веточки, которые охватывают большой участок сухожилия. Толщина претерминалей непостоянна, они сильно ветвятся, образуют клубочки, петельки. По ходу их часты обширные расширения, образованные наплывами нейроплазмы. В своей концевой части такие волокна всегда очень тонкие, заостренные, иногда предварительно разделены дихотомически и обычно распространяются на большие расстояния. Терминали залегают между сухожильными волокнами. Весь афферентный прибор имеет вид рецепторного поля

(рис. 2). Иногда такой сухожильный рецептор является только частью поливалентного рецептора, захватывающего и мышечное волокно. В этом случае терминальные волокна выходят за пределы сухожилия и проникают в концевые участки мышцы. Здесь, сохраняя общий тип строения, они заканчиваются в мышечной соединительной ткани и на мышечных волокнах. В некоторых случаях мышечная часть рецептора резко отличается от сухожильной.

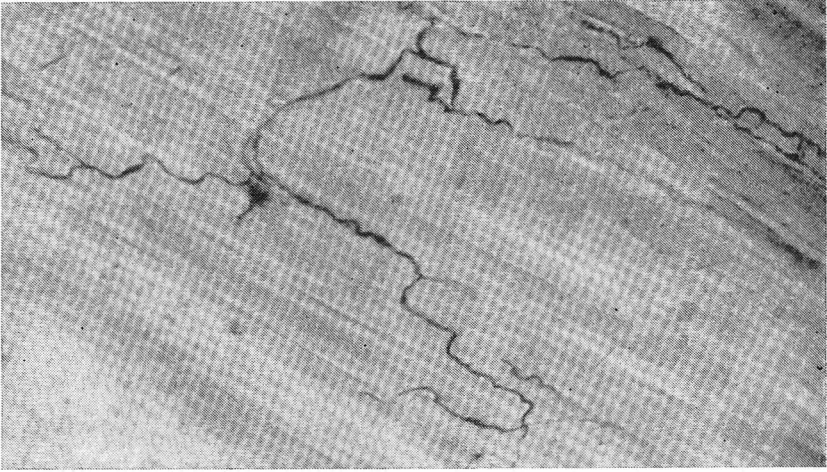


Рис. 1. Свободные нервные окончания в наружной прямой мышце глаза афалины (импрегнация по Бильшовскому—Грос, об. 10, ок. 10).

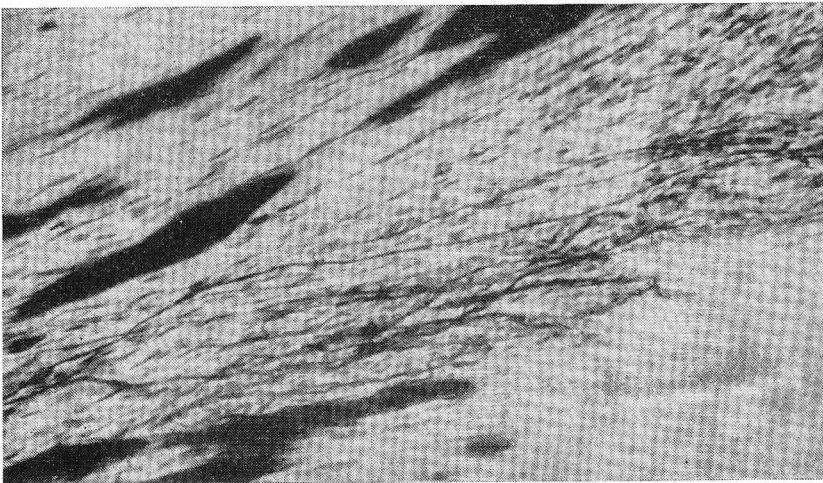


Рис. 2. Аfferентная иннервация сухожилия прямой мышцы глаза афалины (импрегнация по Бильшовскому—Грос, об. 10, ок. 8).

В периферических участках мышц встречаются также рецепторы иного типа. Они образованы безмиелиновыми волокнами, которые распространяются вдоль мышечного волокна. Претерминальная часть такого нервного волокна спиралеобразно извивается, тогда как ее терминаль 2—3 раза обвивает мышечное волокно. Терминаль заканчивается заострением или небольшим фибриллярным расширением на мышце. Сдвоенные спирали не обнаружены как и значительной толщины прослойки соединительной ткани вокруг мышечных волокон, охваченных спиралями нервного волокна.

Хотя рецепторы нервного волокна указанного типа в периферических участках мышц немногочисленны, мы обратили на них пристальное внимание, стремясь обнаружить в их строении признаки нервно-мышечных веретен, так как по данным Купера и Дениела (Cooper, Daniel, 1949), для этих волокон в ЭОМ коровы, белой антилопы, гну, свиньи, жирафы, шимпанзе, овцы характерны очень тонкая капсула и небольшое различие в толщине экстра- и интрафузальных волокон. Однако у дель-

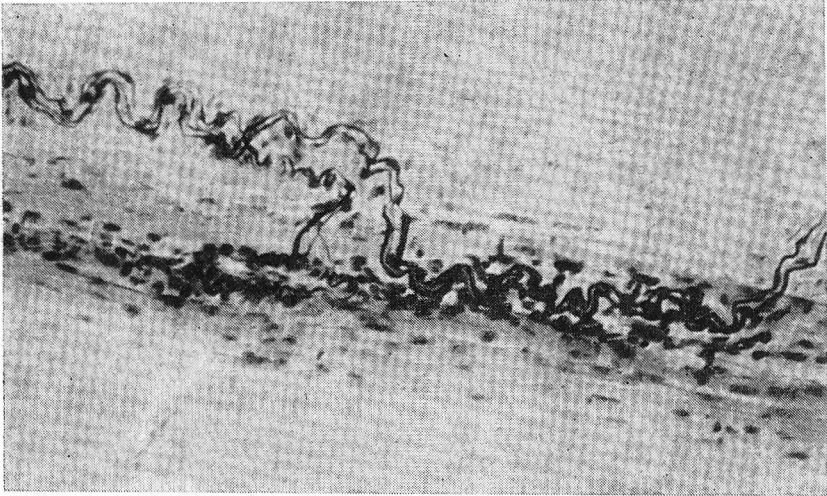


Рис. 3. Пучок нервных волокон в ЭОМ морской свиньи с типичной синусоидальной извитостью (импрегнация по Бильшовскому—Грос, об. 10, ок. 3, 5).

финов отсутствуют достаточно отчетливые признаки настоящих нервно-мышечных веретен, хотя в функциональном отношении эти рецепторы, возможно, и являются аналогами веретен ЭОМ других млекопитающих.

В полярных участках мышц часто встречаются рецепторы лазающего типа. Их претерминальные волокна, как правило, значительной протяженности, обычно с периодическими наплывами нейроплазмы. В концевом отделе волокно распадается на несколько терминалей, каждая из которых подходит к отдельному мышечному волокну. Афферентные волокна таких рецепторов по своему калибру близки к волокнам спиралевидных окончаний и образуют вместе с ними нервные пучки.

Одной из особенностей нервных пучков, снабжающих ЭОМ, является наличие в них волокон разного диаметра. В пучке бывает не больше 5—6 волокон. Наряду с тончайшими безмякотными волокнами проходят толстые мякотные. Такие нервы распространяются в мускуле на значительные расстояния, синусоидально изгибаясь. Извитой ход волокон в пучках присущ большинству афферентов и эфферентов. В основном он сохраняется и после разделения пучка на отдельные волокна, в некоторых случаях исчезая только в терминальных участках (рис. 3).

Рецепторы, образуемые этими волокнами в центральной части мышц, часто отличаются от описанных выше. Отводящие волокна под разными углами расходятся от основного пучка. Некоторые из них идут параллельно мышечным волокнам или под небольшим углом, а другие распространяются перпендикулярно вплоть до терминального участка. Безмиелиновые волокна, в основном сильно извитые, уходят далеко от нервного пучка и свободно заканчиваются простыми заострениями, изредка усиками или петельками, эпилеммально. Мякотные волокна в претерминальной части уже слабо извитые. До исчезновения миелина залегают почти перпендикулярно мускульным волокнам и только после его исчезновения распадаются на ряд фибрилл, которые в виде кисточек или

кустиков располагаются на мышечном волокне. Иногда терминали мякотных волокон имеют более сложный вид. Терминаль делится дихотомически, образовавшиеся волокна расходятся в разные стороны на значительные расстояния и заканчиваются на разных мускульных волокнах расширениями, пуговками, пластинками и т. д.

В описываемой ЭОМ обнаруживаются, кроме того, сосудисто-тканевые рецепторы, а также образования невыясненного пока функционального значения. Они представлены безмиелиновыми волокнами очень

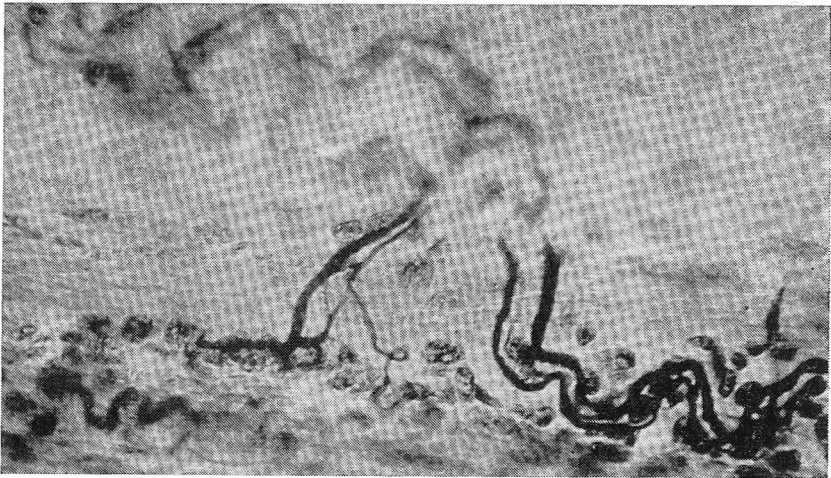


Рис. 4. Аfferентное нервное окончание в области протоплазматической подошвы моторной бляшки в ЭОМ морской свиньи (импрегнация по Бильшовскому—Грос, об. 10, ок. 15).

малого калибра, которые сопровождают миелинизированные нервные волокна, формирующие двигательную бляшку. Терминаль такого тонкого волокна, имеющая простую форму, расположена в области протоплазматической подошвы эfferентного окончания (рис. 4). Возможно, описываемое волокно — рецепторное образование и принадлежит симпатической нервной системе. Такая сопутствующая иннервация эfferентных мякотных нервов в соматической мускулатуре дельфинов ранее не обнаруживалась (Василевская, 1980). Общее строение сосудисто-тканевых рецепторов, образованных тонкими безмиелиновыми волокнами, полностью соответствует строению подобных рецепторов в скелетных мышцах дельфиновых и других позвоночных.

Сопоставление приведенных здесь данных с описаниями рецепторных образований в ЭОМ представителей различных классов позвоночных позволяет заключить, что в строении этих образований у черноморских дельфинов, как и у других млекопитающих, выявляются весьма древние и широко распространенные среди позвоночных черты. Например, усложненная форма терминалей, высокая концентрация безмякотных волокон в местах перехода мышцы в сухожилие присущи аfferентам глазных мышц рептилий (ящерицы), птиц (прежде всего хищных), у которых ветвление рецепторных волокон в ЭОМ усложнено (Старшинова, 1968), а также различных по экологии млекопитающих, например, кролик и гепард (Соорег, Daniel, 1949). Следует отметить, что особенности иннервации ЭОМ выяснены все же у довольно ограниченного числа видов млекопитающих. Тем не менее сопоставление наших наблюдений с литературными данными (Догель, 1907; Соорег, Daniel, 1949) свидетельствует, что и глазные мышцы дельфинов и чувствительные нервные окончания в них очень близки по своему строению таковым самых разнообразных наземных млекопитающих, в частности, жвачных, свиньи, лошади, собаки, медведя, некоторых обезьян и человека.

С другой стороны, среди рецепторных образований изученных нами дельфинов нет нервно-мышечных веретен. Эта особенность, хотя она и достаточно характерна для исследованных нами видов, не может, однако, расцениваться как специфичная для дельфинов, поскольку этих волокон нет и в ЭОМ кролика, собаки, кошки, гепарда, медведя и макака — представителей различных отрядов млекопитающих (Cooper, Daniel, 1949). Следовательно, в контроле деятельности ЭОМ этих дельфинов используются широко распространенные среди наземных позвоночных афферентные окончания, хотя сам вспомогательный аппарат глаза, не говоря уже об оптическом, достаточно своеобразен (мощный refractor, особенности строения век, кровоснабжения ЭОМ, сосудистой оболочки глаза).

Обилие рецепторных окончаний и обширность иннервируемых территорий в глазной мускулатуре дельфинов являются свидетельством ее высокой функциональной активности. Примером тому может служить наблюдавшаяся у афалины способность «выдвигать» глаз на 10—15 мм и «прятать его обратно» (Яблоков и др., 1972). Отсутствие нервно-мышечных волокон — столь совершенного регулятора мышечной активности не может тем не менее рассматриваться как свидетельство резко ограниченной возможности выполнения ЭОМ морских дельфинов функции подстройки положения глазного яблока, поскольку «...для измерения длины мышц могут служить и более простые рецепторы, например, такие, как у кошки» (Гранит, 1973).

Василевская Г. И. Общие закономерности иннервации мышц грудного плавника дельфина.— Бионика, 1977, вып. 11, с. 105—109.

Василевская Г. И. Особенности строения двигательных нервных окончаний в мускулатуре конечности черноморских дельфинов.— Докл. АН УССР, 1980. Сер. Б, № 10, с. 66—70.

Гранит Р. Основы регуляции движений.— М.: Мир, 1973.— 363 с.

Догель А. С. Окончания чувствительных нервов в глазных мышцах и сухожилиях у человека и млекопитающих.— Зап. имп. Академии наук, 1907, 20, № 11, с. 1—23.

Старшинова В. М. Морфологические изменения рецепторного аппарата внешних мышц глаза позвоночных в ходе филогенеза.— Тр. Смолен. мед. ин-та, 1968. 22, с. 38—44.

Шумахер Г. Х., Фангхенель И., Бринкман В. К функциональному строению наружных глазных мышц человека.— Архив АГЭ, 1971, 60, № 5, с. 89—93.

Яблоков А. В., Белькович В. М., Борисов В. И. Киты и дельфины.— М.: Наука, 1972.— 462 с.

Cooper S., Daniel P. M. Muscle spindles in human extrinsic eye muscles.— Brain, 1949, 72, p. 1, p. 1—24.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 21.12.81

ЗАМЕТКИ

Новые для фауны Советского Союза и Украины виды цестод птиц. При обработке материалов, собранных в июне 1982 г. в Черниговской обл., выявлены гименолепидиды *Echinocotyle minutissima* Singh, 1952 (чирок-трекунок, 5 из 9 вскрытых, 6—56 экз.) и *Lomnolepis annandalei* (Southwell, 1922) (большой веретенник, 1 из 7 вскрытых, 1 экз.). Оба вида были описаны в Индии от тех же хозяев. Впервые на Украине зарегистрирован *Aploraksis leonovi* S p a s s k y, 1961 (травник, 1 из 4 вскрытых, 1 экз.).

У стрижа, исследованного в г. Киеве в июле 1983 г., найдены два сколекса дилептиды *Pseudochoanotaenia collocacaliae* Burt, 1938, ранее известной от стрижей из Шри Ланки и Заира. Эта же птица была заражена дилептидами *Neoliga depressa* (Siebold, 1836) и *Neoliga* sp., до сих пор на Украине не регистрировавшимися — В. В. Корнюшин, А. В. Пронина (Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена АН УССР, Киев, Киевский университет им. Т. Г. Шевченко, Киев).