

Л. Малиновски

КЛАССИФИКАЦИЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНЫХ НЕРВНЫХ ОКОНЧАНИЙ

Первые классификации чувствительных нервных окончаний были основаны на данных световой микроскопии. Краузе (Krause, 1881), изучив так называемые чувствительные тельца «Endkolben» млекопитающих, разделил их на «*zylindrische*» и «*kugelige*». К первым он отнес тельца Кей-Ретциуса и Гербста птиц, тельца Пачини и генитальные тельца млекопитающих, ко вторым — генитальные тельца приматов и суставные тельца других млекопитающих. Он считал, что тельцам Грандри гомологичны «осязательные колбы» птиц, тельца Лейдига амфибий и пресмыкающихся и осязательные тельца приматов (тельца Мейснера). В основу классификаций чувствительных нервных окончаний Краузе, а позже и Меркель положили сравнительно-анатомический аспект.

Новое в классификацию чувствительных нервных окончаний внес Фрей (Freu, 1896). Тельца Мейснера, тактильные диски Меркеля и рецепторы волосяных сумок он считал осязательными; рецепторам типа телец Краузе он приписал функцию рецепторов холода; тельцам Руффини — функцию восприятия тепла; тельца Пачини и Гольджи-Маццони, по его мнению, воспринимают напряжения, а свободные окончания воспринимают болевые ощущения. Теория Фрея, которая выглядела логичной и соответствовала тогда представлениям физиологов, сразу же была включена в учебники и во многих остается до сих пор (Gapong, 1976). Недостаток этой концепции, по мнению Dallenbach (1927), состоит в том, что ее автор свои физиологические исследования не подкрепил собственными морфологическими данными, а соединил их с данными морфологов, имеющимися в литературе.

Из-за определенных трудностей классификации рецепторов на основе морфологических и физиологических критериев ряд авторов (особенно авторов учебников — см. Gapong, 1976) ограничивались классификацией нервных окончаний, исходя из названий их по авторам, впервые описавшим эти рецепторы. Однако известно, что некоторые идентичные образования были описаны разными авторами и получили разные названия (тельца Догеля и тельца Краузе). Была внесена путаница еще и потому, что описания определенных нервных окончаний не были всегда однозначными (тельце Гольджи-Маццони и Ретциуса и т. д.). Иногда одни и те же рецепторы в зависимости от их топографии были обозначены по-разному (генитальное тельце, шарообразное тельце Краузе и т. п.).

Только в середине нашего столетия делаются попытки более фундаментального подхода к классификации чувствительных нервных окончаний, хотя односторонний подход все же имел место. Так, Г. Ф. Иванов (1949) делил рецепторы лишь по топографии их (тендорецепторы, фасциорецепторы, периосторецепторы, эпикардиорецепторы и т. д.). В. И. Лаврентьев (1947) классифицировал рецепторы на «свободные» — без специальных клеток и «несвободные» — при наличии специальных клеток. Некоторые исследователи считали, что классификация, например, инкапсулированных нервных окончаний кожи млекопитающих вообще невозможна из-за большого количества переходных форм (Weddel, 1954). Walter (1964) считает, что типизация рецепторов за редкими исключениями — дело субъективное, что затрудняет создание общей классификации. Этот скептицизм обусловлен, вероятно, тем, что многие авторы пытались при классификации учесть абсолютно все выявленные

ими образования. Наш опыт (Malinovsky, 1967 и др.) показывает, однако, что определенную часть из выявляемых рецепторов следует исключить как не подлежащих пока оценке.

Г. И. Забусов и А. П. Маслов (1961) в своей классификации исходили из степени и характера развития периферийной глии рецепторов. На этом основании они выделили группу свободных окончаний, которые сопровождаются небольшим количеством глии, группу рецепторов с несколько большим количеством глии (ядер так называемых специальных клеток в области терминального разветвления аксона) и, наконец, группу инкапсулированных рецепторов или телец, содержащих самое большое количество глии, образующей внутренний столбик окончания, который состоит или из изолированных клеток, окружающих концевое разветвление аксона (тельце Мейснера) или представляют собой симпластическое образование, в котором разветвляется аксон (тельце Пачини).

Определенный вклад в решение этой проблемы внесли физиологи. Регистрируя импульсную активность рецепторов, они обнаружили, что некоторые из них генерируют потенциалы в течение всего времени стимуляции. Такие рецепторы были названы медленно адаптирующимися (тонические рецепторы). Это были в основном просто устроенные нервные окончания. Другие рецепторы были, наоборот, активны только в начале и в конце действия стимула. Они получили название быстро адаптирующихся (фазические рецепторы). Так реагируют, например, чувствительные тельца. Такую типизацию чувствительных нервных окончаний на основе адаптации их к стимулу провели Iggo и Gottschaldt (1974). Кроме крайних типов ими были выявлены и переходные типы.

Эти данные учел морфолог Polaček (1966) в своей классификации, которая является модификацией классификации Г. И. Забусова и А. П. Маслова (1961). Он различал три вида рецепторов: свободные нервные окончания с небольшим количеством глии; окончания, для которых характерно скопление глиальных клеток между ветвями одного аксона; рецепторы с пластинчатым внутренним столбиком.

По данным световой микроскопии, Н. Н. Ильенко (1978) представил свою (не совсем общую) классификацию. В группу свободных окончаний он включает простые волокна, кустики и клубочки. Во вторую — клубочковидные и кустиковидные рецепторы со скоплением глиальных элементов, но без капсулы. В третью — кустики, клубочки и более сложные образования с богатой глиальной составной частью, которая весьма часто образует внутренний столбик. Эти окончания всегда имеют соединительно-тканную капсулу. В эту группу автор включает тельца Руффи-ни, Краузе, Гольджи-Маццони и Пачини. Сюда же он относит сухожильные и мышечные веретена.

Большое разнообразие форм чувствительных нервных окончаний, наблюдаемое под световым микроскопом, далеко не всегда сопровождается таким же разнообразием их функций. Это связано, в частности, с тем, что нередко форма рецептора бывает изменена влиянием среды, например, ходом рядом расположенного сосуда, особенно это касается инкапсулированных нервных окончаний (Malinovský, Zemanek, 1969). Поэтому классификацию рецепторов нельзя, очевидно, сводить только к поиску структурных различий какого угодно вида — необходимо ориентироваться на различия, которые и с функциональной, и с морфологической точек зрения составляют новое качество.

Значительные коррективы в существующие классификации были внесены с приходом эры применения электронного микроскопа и с появлением новых электрофизиологических данных. Так, благодаря им была доказана быстрая адаптация телец Грандри, Мейснера и чувствительных систем волос. Было обнаружено (Parducz et al., 1977), что так называемые комплексы Меркеля в коже саламандры представляют собой также рецепторы с быстрой адаптацией. Это не только подтверждает

данные Iggo и Gottschaldt (1974) о переходном статусе тех же комплексов Меркеля у млекопитающих, но одновременно позволяет объяснить причины различных ответов одной и той же структуры у разных видов животных.

Первую классификацию рецепторов, основанную уже на результатах исследований с помощью электронного микроскопа, предложил Andres (1974). Он выделил следующие группы механорецепторов: 1) рецепторы, связанные с эпидермальными клетками; 2) комплексы Меркеля; 3) рецепторы, тесно контактирующие с соединительно-тканными фибриллами (тельце Руффини); 4) рецепторы, выступающие как единое целое с клетками Шванна (тельца Мейснера, тельца Краузе); 5) рецепторы, контактирующие с клетками Шванна пластинчатой формы (простые пластинчатые тельца, тельца Гольджи-Маццони и Пачини).

Halata (1975) различает три типа нервных окончаний кожи: 1) эпидермальные окончания, для которых характерно отсутствие клеток Шванна; 2) булавовидные окончания без периневральных капсул, терминали которых окружены пластинками клеток Шванна; 3) простые пластинчатые тельца, тельца Гольджи-Маццони и тельца Пачини. Это была прежде всего структурно-топографическая классификация, в которой не учтена скорость реакции окончания на различные виды стимулов. Кроме того, известно, что и нервные волокна в эпидермисе могут сопровождаться клетками Шванна, которые не всегда должны оканчиваться под базальной мембраной эпидермиса (Whitear, 1974; Pač, Malinovský, 1981).

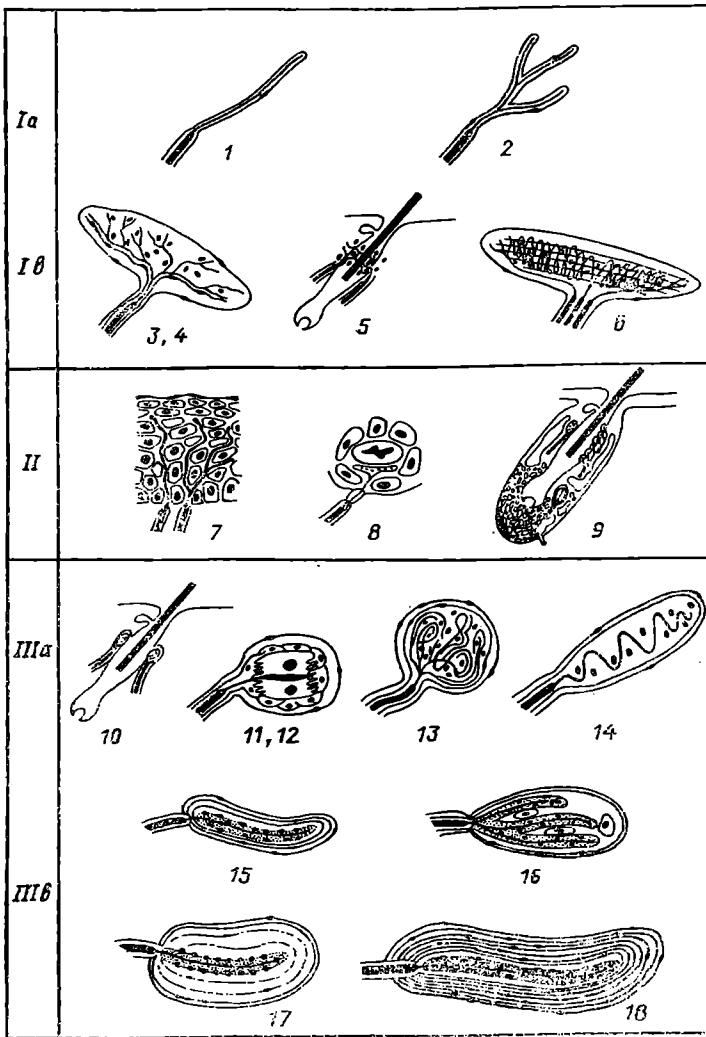
Последнюю классификацию, основанную к тому же на электронно-микроскопических картинах, представил Chouckov (1978). Его классификация касается также только кожных рецепторов. Автор различает рецепторы эпидермальные и дермальные. К сожалению, и эту классификацию нельзя признать общей с морфологической точки зрения, а данные физиологов автор игнорирует.

Что же касается рецепторов кожи, то Iggo (1977) справедливо отмечает, что не существует рецепторов в коже с абсолютной специфичностью, но они могут, однако, различаться по степени селективной чувствительности. Так, порог механической стимуляции по сравнению с порогом температурной чувствительности намного ниже. Терморецепторы никогда не сходны с рецепторами, имеющими капсулу. У приматов большинство кожных рецепторов холода имеют тонкие миелинизированные аксоны (1 или 2 мкм), в то время как волокна тепловых рецепторов вообще немиелинизированы. Все более сложно организованные окончания являются механорецепторами.

Данные Parducze и др. (1977), выявивших быструю адаптацию комплексов Меркеля у саламандры, а также данные Iggo и Gottschaldt (1974), установивших, что эти комплексы у млекопитающих представляют собой переходную форму к рецепторам с быстрой адаптацией, проливают новый свет на классификацию чувствительных нервных окончаний и представляют ценный вклад в понимание зависимости адаптации рецепторов от особенностей их морфологии. По существуемому ранее представлению способность к быстрой адаптации свойственна только капсуле и внутреннему столбику, имеющему пластинчатую структуру, инкапсулированных нервных окончаний (Ильинский и др., 1968; Hunt, 1974). Но в своей работе (Malinovský, 1977) мы отмечаем эквивалентность внутреннего столбика Мейснеровских, генитальных и простых пластинчатых телец. Цитированные ранее авторы позже признали, что и комплексы Меркеля могут проявлять быструю адаптацию. Этим можно объяснить и находки Widdicomb (1974), касающиеся быстрой адаптации рецепторов эпителия трахеи.

В своей классификации рецепторов представителей всех основных классов позвоночных мы использовали не только собственные данные, но и результаты исследований других авторов. При этом мы стремились

сочетать как морфологическую (структурную), так и физиологическую (характер импульсного ответа на механические стимулы) концепции. Мы, конечно, не рассматриваем эту классификацию как окончательную: дальнейшие успехи морфологии и физиологии внесут изменения и в нашу классификацию.



Классификация чувствительных нервных окончаний в зависимости от отношения аксонов к вспомогательным структурам и скорости адаптации:

I—III классы; 1 — самостоятельно оканчивающиеся аксоны; 2 — простые арборизации; 3 — кустикообразные окончания Руффини; 4 — сухожильное веретено Гольджи; 5 — кустикообразные чувствительные аппараты обычных (сторожевых) волос; 6 — нервно-мышечные веретена; 7 — интраэпидермальные или интраэпителиальные нервные терминалы; 8 — комплексы Меркеля; 9 — нервные аппараты волос-вибриссов; 10 — бульбообразные аппараты обычных (сторожевых) волос; 11 — тельца Гранди; 12 — тельца Меркеля; 13 — тельца Краузе; 14 — тельца Мейснера; 15 — простые пластинчатые тельца; 16 — тельца Гольджи-Маццони; 17 — тельца Гербста; 18 — тельца Пачини.

При анализе ультраструктуры чувствительных нервных окончаний мы установили следующее. В простых окончаниях, в кустикообразных окончаниях типа Руффини, в сухожильных веретенах Гольджи и нервно-мышечных веретенах нервные терминалы контактируют с элементами соединительной или мускульной тканей, т. е. тканей мезодермального происхождения. В отличие от этого все корпускулярные терминалы, комплексы Меркеля в эпидермисе или эквивалентные структурные единицы эпителия относятся к эктодермальным или энтодермальным клет-

кам. Из сказанного следует, что чувствительные единицы волос не образуют самостоятельной группы, но по структурному характеру терминалей относятся к одному из двух приведенных выше классов.

В предложенной нами классификации критериями для отнесения рецепторов к тому или другому классу служат, как отмечалось, их структурные и функциональные свойства, а также их эволюционная продвигенность (постепенное повышение качества). Мы вводим понятие морфологической и функциональной эквивалентной структуры — системы, основу которой образуют нервные терминалы и клетки Шванна или другие модифицированные клетки экто- или энтодермального происхождения. При этом не важно, каким способом эти вспомогательные клетки присоединяются к нервной терминали. Все чувствительные нервные окончания мы разделяем на три класса (рисунок).

I класс — нервные терминалы контактируют с элементами мезодермального происхождения. Эти рецепторы по отношению к клеткам или фибриллам могут быть (Ia) неорганизованными (1, 2) или (Ib) организованными (3—6). Функциональное сходство всех этих рецепторов — медленная адаптация.

II класс (переходный) — нервные терминалы контактируют с клетками экто- или энтодермального происхождения. Это быстро или медленно адаптирующиеся рецепторы (7, 8). Сюда же мы относим нервные аппараты волос-вибриссов (9), которые реагируют как с быстрой, так и с медленной адаптацией.

III класс — нервные терминалы тесно контактируют с клетками Шванна (эктодермальное происхождение). Эти клетки организованы в чувствительных тельцах параллельно. Они могут представлять (IIIa) эквивалент пластинчатого внутреннего столбика (10—14) или же образуют (IIIb) пластинчатый внутренний столбик вокруг центрального аксона (15—18). Функциональное сходство всех этих рецепторов — быстрая адаптация. Тельца Гербста (17) и Пачини (18) узко специализированы к восприятию вибраций.

SUMMARY

A review is given for the existing sensory nerve endings classifications. The following classification is proposed: 1 — nerve terminals related to the tissue elements of mesodermal origin; 2 — transitive class; 3 — sensory corpuscles with lamellar inner core or its equivalent (elements of ectodermal origin).

- Иванов Г. Ф. Морфология и классификация некоторых форм интерорецепторов.— В кн.: Проблемы кортико-висцеральной патологии. М., 1949, с. 135—153.
- Ильенко Н. Н. Рецепторы суставов грудной конечности млекопитающих.— Киев: Наук. думка, 1978.— 84 с.
- Ильинский О. В., Волкова Н. К., Черепнов В. Л. О строении и функции тельца Пачини.— Физиол. журн., 1968, 54, № 3, с. 295—302.
- Забусов Г. И., Маслов А. П. Опыт эволюционно-морфологической классификации чувствительных нервных окончаний.— В кн.: Проблемы морфологии и реактивности периферических отделов нервной системы. Казань, 1961, с. 41—58.
- Лаврентьев В. И. Чувствительная иннервация внутренних органов.— В кн.: Морфология чувствительной иннервации внутренних органов. М., 1947, с. 5—21.
- Andres K. H. Morphological criteria for the differentiation of mechanoreceptors in vertebrates.— In: Mechanoreception / Ed. J. Schwartzkopf. Opladen: Westdttsch. Ver., 1974.
- Dallenbach K. M. The temperature spots and end-organs.— Amer. J. Psychol., 1927, 39, p. 402—427.
- Frey M. V. Untersuchungen über die Sinnesfunktionen der menschlichen Haut.— Abh. sächs. Ges. (Akad.) Wiss., 1896, 23, S. 175—266.
- Ganong W. F. Přehled lékařské fysiologie.— Praha: Avicenum, 1976.— 81 p.
- Hałata Z. The mechanoreceptors of the mammalian skin.— Berlin etc: Springer, 1975.— 77 p.
- Hunt C. C. The Pacinian corpuscle.— In: Hubbard J. I.: Peripheral nervous system. New York; London: Plenum, 1974, p. 405—420.
- Chouchkov Ch. Cutaneous receptors.— Berlin etc: Springer, 1978.— 62 p.

- Iggo A. Cutaneous and subcutaneous sense organs.— Brit. Med. Bull., 1977, 33, N 2, p. 97—102.
- Iggo A., Gottschaldt K. M. Cutaneous mechanoreceptors in simple and in complex sensory structures.— In: Mechanoreception / Ed. J. Schwartzkopff. Opladen: Westdt. Ver., 1974, p. 153—176.
- Krause W. Die Nervenendigungen innerhalb der terminalen Körperchen.— Arch. mikr. Anat. Entwgsch., 1881, 19, S. 53—136.
- Malinovský L. Some problems connected with the evaluation of skin receptors and their classification.— Folia morphol. (Prague), 1967, 15, N 1, p. 18—25.
- Malinovský L. Ultrastructure of sensory nerve terminals in the penis in green monkey.— Z. mikrosk.-anat. Forsch., 1977, 91, N 3, p. 541—552.
- Malinovský L., Zemánek R. Sensory corpuscles in the beak skin of the domestic pigeon.— Folia morphol. (Prague), 1969, 17, N 3, p. 241—250.
- Páč L., Malinovský L. Sensory innervation in the hedgehog snout epidermis.— Brno: Scripta med., 1981, 54, N 2, p. 113—126.
- Parducz A. et al. The Merkel cells and the rapidly adapting mechanoreceptors of the salamander skin.— Neuroscience, 1977, 2, N 4, p. 511—521.
- Poláček P. Receptors of the joints.— Brno: Lékařská fak. UJEP, 1966.— 107 p.
- Walter P. Über den Tastsinn.— Tierärztl.— Umschau, 1964, Bd 4, S. 170—179.
- Weddell G. Cutaneous sensibility.— In: Mackenna R. M. B. Modern trends in dermatology. 2nd ser. New York: Hoeber, 1954, p. 48—56.
- Whitear M. The vesicle population in frog skin nerves.— J. Neurocytol., 1974, 3, N 1, p. 49—58.
- Widdicombe J. G. The initiation of action potentials in epithelial receptors of the respiratory tract.— In: Mechanoreception / Ed. J. Schwartzkopff. Opladen. Westdt. Ver., 1974, p. 37—56.

Университет им. Я. Э. Пуркине,
Брно, ЧССР

Поступила в редакцию
12.X 1981 г.

УДК 591.433.2:599.537

В. Л. Гуло, Н. Н. Морозова

ОСОБЕННОСТИ ТОПОГРАФИЧЕСКОЙ АНАТОМИИ ЖЕЛУДКА ОБЫКНОВЕННОГО ДЕЛЬФИНА И МОРСКОЙ СВИНЬИ

В сообщении сделана попытка рассмотреть некоторые вопросы топографической анатомии желудка двух видов черноморских дельфинов. В работе использован материал от 4 экз. обыкновенного дельфина (*Delphinus delphis*) и 10 экз. морской свиньи (*Phocoena phocoena*). В связи с отсутствием общепринятой терминологии для обозначения различных отделов желудка китообразных нами использованы термины из работ Харрисона и др. (Harrison, Johnson, Young, 1970) и В. Я. Луханина (1982).

Обыкновенный дельфин (рис. 1). Анатомия и топография желудка обыкновенного дельфина в основном сходна с таковой у афалины (Луханин, 1982). Пищевод, проникая сквозь диафрагму, впадает в преддверие, которое относительно меньше, чем у афалины. Средняя наибольшая длина — 9—10 см. Средняя наибольшая ширина — 4—6 см. Преддверие расположено почти точно под позвоночником, иногда смещаясь влево, сообщается соответствующими отверстиями с пищеводом, передним и основным отделами желудка. Передний отдел расположен на уровне 10—14-го реберных сегментов. Средние размеры: длина 12—14, ширина — 7—8 см. По форме представляет собой треугольник с закругленными краями, вытянутый в кранио-каудальном направлении. При сильно сокращенной собственной мускулатуре передний отдел принимает форму рожка, выпуклостью направленного латерально. На передней вентральной поверхности переднего отдела находится нерасправленное вдавление со средними размерами 4×4 см, которое соответствует по форме выпуклости краниальной части дорсальной поверхности основного отдела желудка.

Образование, аналогичное переднему отделу желудка дельфиновых, описано в ряде работ у представителей зубатых и усатых китов (Бетишева, Сергиенко, 1964; Бетишева, 1965; Сергиенко, 1965; Клейнинберг