

В. В. ВШИВЦЕВА

СТАДИИ РАЗВИТИЯ РЕЦЕПТОРНОГО КУСТИКА В ГАНГЛИЯХ ПИЩЕВОДА ПЛОДОВ ЯГНЯТ И ОВЕЦ

(Представлено академиком В. П. Черниговским 30 VII 1970)

Имеющаяся литература по чувствительной иннервации внутренних органов свидетельствует о том, что строение рецепторных аппаратов в различные возрастные периоды различно (¹⁻⁴, ⁶, ⁷, ⁹). Отмечая бедность литературного материала по возрастной морфологии афферентных приборов, можно указать лишь на данные (⁷, ⁹), обобщающие развитие тканевых рецепторов. И. А. Соловьева различает 4 стадии в развитии рецепторного кустика с кольцевым аппаратом: 1) вращание афферентных волокон в стенку пищевода, 2) образование нейрофибриллярных пластин, 3) формирование подошвы рецептора, 4) бурный рост терминальных и претерминальных ветвей рецептора. По мнению С. Г. Кулькина, для тканевых рецепторов характерно стремление к увеличению контакта с иннервируемым субстратом.

Нам было интересно проследить стадии развития кустиковидного окончания в ганглии. Теперь, когда установлена и доказана чувствительная иннервация вегетативных нейронов (⁴, ⁵, ⁸), развитие афферентных приборов представляет собой интерес. Мы исследовали ганглии пищевода плодов, ягнят и взрослых овец во все стадии эмбрионального и постэмбрионального развития. Кусочки пищевода фиксировали 12% нейтральным формалином и импрегнировали по методу Бильшовского — Грос в обычной прописи.

Изучение препаратов показало, что рецепторные образования в ганглиях появляются очень рано. Первые афферентные приборы в межмышечном первом сплетении пищевода мы обнаружили в 2-месячном возрасте в начале раннего плодного периода. Они еще очень примитивны и представляют собой фибриллярные пластинки, расположенные по ходу и на концах аргентофильных варикозных волокон (рис. 1а). Аргентофильные волокна — это не что иное, как веточки развивающегося афферентного сплетения. Афферентные пластинки большей частью расположены в местах скопления нейробластов, а иногда образуют контакты с ними, о чем свидетельствует нейроплазматический светлый ободок.

К середине раннего плодного периода, к 2,5-месячному возрасту, первые рецепторные структуры подвергаются быстрому развитию. От места утолщения или пластинки по ходу афферентного волокна образуется боковой вырост с четкой концевой бляшкой (рис. 1б). Мы считаем, что такой примитивный рецептор находится на 2-й стадии развития — стадии образования боковых выростов из фибриллярных пластинок по ходу волокон афферентного сплетения. Иногда развитие идет дальше и образуется целая веточка, в месте деления которой имеются фибриллярные расширения. На концах веточки — также фибриллярные бляшки или пластинки. Отсюда мы приходим к выводу, что рецепторные структуры приобретают свои терминальные веточки с терминальными пластинками к 2,5-месячному возрасту, к началу первых делений афферентного волокна. Поэтому мы не можем подтвердить бытующее в литературе представление о первых свободных или «сходящих на нет» афферентных окончаниях в вегетативной нервной системе. Характерным признаком афферентного волокна в этот период является стремление к разволокнению.

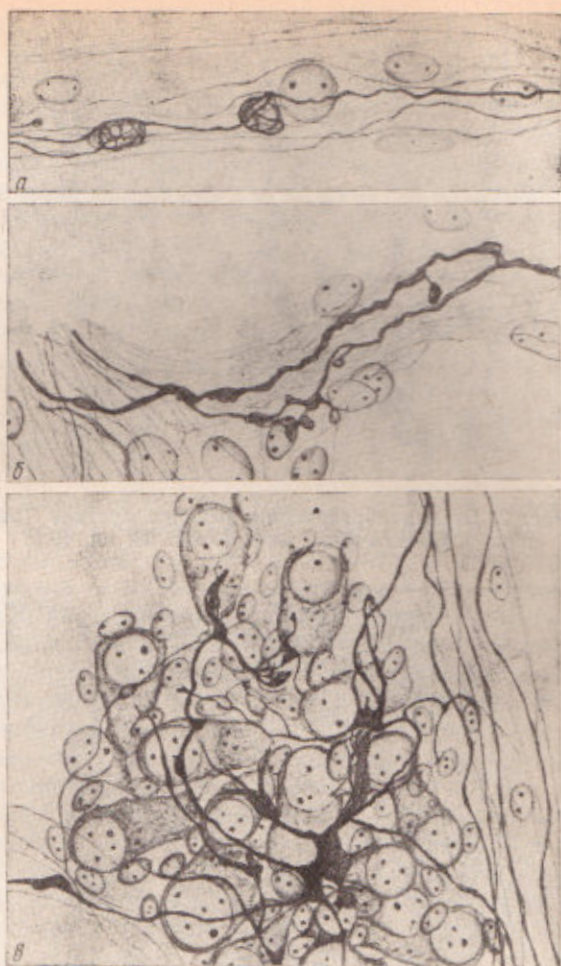


Рис. 1. Три стадии развития рецепторного кустика (пищевод 2- (а), 2,5- (б) и 3-месячного (в) плода овцы). а — образование фибриллярных пластинок по ходу волокон афферентного сплетения; б — образование бокового выроста из фибриллярных пластинок, рецептор сразу же приобретает терминальные пластинки; в — образование терминальных и претерминальных ветвей. Веточки равномерно распределены по ганглию. Бильшовский — Грос. Об. 100, ок. 20 ×

Дальнейшая дифференцировка рецепторов идет в направлении развития кустиковидных структур. Это происходит путем нарастания примитивного рецептора и образования у него боковых ответвлений и фибриллярных площадок деления в местах отхода терминальных веточек. Веточки примитивного рецептора в свою очередь делятся и продолжают интенсивно расти и ветвиться. Образуются терминальные и претерминальные ветви. Стадию образования терминальных и претерминальных ветвей мы считаем 3-й стадией в развитии рецептора. Она совпадает с концом раннего плодного периода. Рецептор на стадии образования терминальных и претерминальных веточек представляет собой маловетвящийся, но вполне сформированный кустик, который имеет почти равные по длине терминальные и претерминальные веточки (рис. 1в). Они равномерно распределены по ганглию.

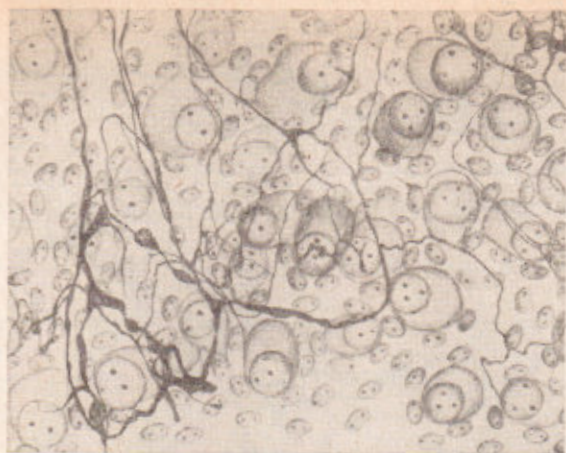


Рис. 2. Стадия образования рыхлого кустика (пищевод 4,5-месячного плода). Об. 90, ок. 10 ×

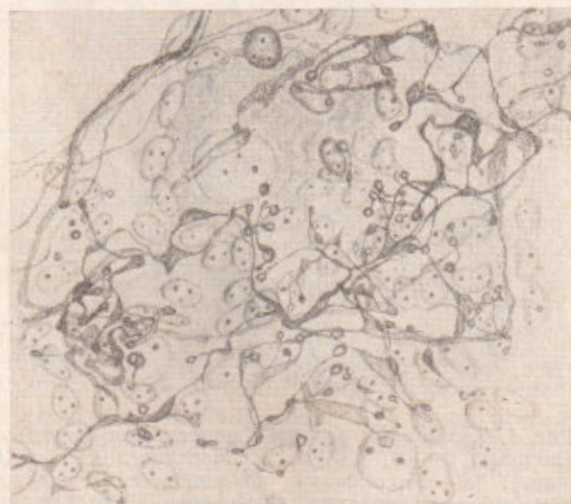


Рис. 3. Стадия образования компактного кустика (пищевод 1,5-месячного ягненка). Об. 60, ок. 10 ×

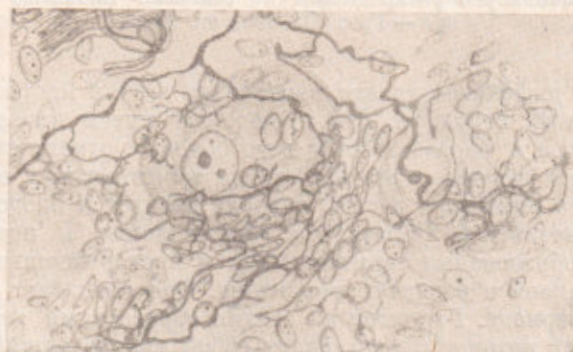


Рис. 4. Стадия дефинитивного кустика (пищевод взрослой овцы). Об. 90, ок. 10 ×

Вследствие изменения соотношения роста веточек рецептора образуется рыхлый кустик с различной величиной и количеством терминальных и претерминальных ветвей (рис. 2). Стадия образования рыхлого кустика совпадает с концом плодного периода и является конечной формой развития эмбриональных рецепторов межмышечного нервного сплетения пищевода овцы. К концу 1-го месяца жизни ягненка в ганглиях его пищевода мы наблюдали вытянутый или дазающий кустик. Он имеет относительно длинные претерминальные ветви, от которых через сравнительно большие интервалы отходят более короткие терминальные веточки.

Стадия вытянутого кустика путем интенсивного нарастания боковых веточек в области терминальных и претерминальных отделов рецептора сменяется стадией компактного кустика. Это происходит к 1,5-месячному возрасту ягненка, в период перехода от питания молоком к поеданию грубого корма. За счет боковых ответвлений наблюдается мощное усиление площади рецепции (рис. 3). Мы видим, что от претерминальных ветвей чаще отходят терминальные веточки, а число терминалей велико.

Примерно к 2,5-месячному возрасту ягненка строение рецепторов в ганглиях приближается к дефинитивному. Дефинитивный кустик взрослого животного очень напоминает строение кроны дерева. Ход его ветвей угловатый, а не плавный, как это было в более ранние возрастные периоды. Ветви толстые и разветвления рецептора четко выделяются на фоне других элементов ганглия (рис. 4). После потери миелина нервные волокна дихотомически делится и образовавшиеся претерминальные ветви по соединительнотканым прослойкам достигают места иннервации. Разветвления претерминальных ветвей уже не равномерно распределены по ганглию, а концентрируются в определенных местах. Так, например, терминали расположены среди удлинённых глиальных клеток или вокруг нейрона в глиальной капсуле и у оболочки.

В начале дифференцировки нейрона его терминали снабжаются рецепторными пластинками, колечками, бляшками. В ходе онтогенеза разнообразие концевых отделов еще увеличивается. Наибольшее разнообразие концевых образований мы наблюдали в 1,5-месячном возрасте ягненка. Дифференцировка рецепторного окончания в направлении рецепторного кустика ведет к расширению контакта с иннервируемым субстратом — развивающимися ганглиозными элементами. При этом происходит развитие феномена поливалентности и афферентного феномена мультипликации. Рецептор охватывает все развивающиеся структуры ганглия. Стремление к увеличению площади контакта с иннервируемым субстратом характерно и для тканевых рецепторов (?). Вполне возможно, что развитие ганглиозных и тканевых рецепторов идет односторонне.

Необходимо отметить, что прослеженные формы рецепторов встречаются в различные возрастные периоды. Во взрослом состоянии наблюдаются и примитивные, и вполне дифференцированные рецепторные формы. Особенно полиморфны рецепторы к концу плодного периода развития в результате гетерохроний, когда идет рост и формирование нейрона.

Дифференцировка рецептора тесно связана с дифференцировкой нейрона и требует дальнейшего исследования.

Институт физиологии им. И. П. Павлова
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
23 VII 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ И. М. Басова, Матер. XII конфер. студентов и аспи. морфол. кафедр и н.-и. инст. Ленинграда, Л., 1969. ² В. Д. Карев, Матер. XXI научн. конфер. Волгоградск. мед. инст., Волгоград, 1963. ³ Р. Е. Киселева, Морфология нервного аппарата книжки овец в возрастном аспекте, Кандидатская диссертация, Л.—Саранск, 1967. ⁴ Н. Г. Колосов, Нервная система пищеварительного тракта позвоночных и человека, Л., 1968. ⁵ Н. Г. Колосов, А. А. Милохин, Арх. анат., гистол. и эмбриол., 44, № 1 (1963). ⁶ С. И. Колосова, Там же, 36, № 1 (1954). ⁷ С. Г. Кулькин, К эмбриогенезу нервного аппарата мочевого пузыря, Автореф. диссертации, Сталинград, 1956. ⁸ А. А. Милохин, Чувствительная иннервация вегетативных нейронов, Л., 1967. ⁹ И. А. Соловьева, Возрастная морфология интрамуральной нервной системы пищевода птиц, Автореф. диссертации, Л., 1965.