

УДК 576.2

ГИСТОЛОГИЯ

Е. Б. ХАЙСМАН

ИННЕРВАЦИЯ ВКУСОВЫХ ЛУКОВИЦ НАДГОРТАННИКА  
У ОБЕЗЬЯН

(Представлено академиком Е. М. Крепсом 17 XI 1972)

В ряде работ было показано наличие вкусовых луковиц в надгортаннике<sup>(1-4)</sup>, которые имеют общие черты строения с вкусовыми луковицами языка. Отмечен единый принцип их иннервации в том и другом органе. Наиболее подробное описание структуры и иннервации вкусовых луковиц надгортанника было дано в исследовании А. К. Плошко<sup>(5)</sup>. Методом суправитальной окраски нервных элементов метиленовым синим автору удалось показать непосредственный контакт чувствительных нервных терминалей с клетками вкусовых луковиц в надгортаннике различных млекопитающих. В последующем первый аппарат вкусовых луковиц надгортанника неоднократно привлекал внимание исследователей в связи с изучением морфологии чувствительной иннервации этого органа<sup>(6-14)</sup>. Полученные данные свидетельствуют о разнообразии структуры афферентных приборов, иннервирующих вкусовые луковицы надгортанника у разных видов млекопитающих. В то же время разрозненность и фрагментарность этих данных не позволяют составить целостного представления о структурной организации и иннервации вкусовых луковиц надгортанника в аспекте сравнительной морфологии. Отмеченное обстоятельство, в свою очередь, затрудняет понимание функциональной сущности вкусовых луковиц надгортанника.

В литературе имеются единичные указания о высокой степени развития вкусовых луковиц в надгортаннике у обезьян<sup>(12)</sup>. Вместе с тем приматы являются наименее изученными в этом отношении представителями млекопитающих. Поэтому мы сочли целесообразным провести специальное нейрогистологическое исследование по изучению иннервационного аппарата вкусовых луковиц надгортанника у макак (*Macacus rhesus*). Работа выполнена на материале более 15 практически здоровых половозрелых макак. Микроскопированию подвергались плоскогоризонтальные и тангенциальные срезы надгортанника, импрегнированные солями серебра по Кампосу и дополнительно окрашенные ядерными красителями (гематоксилин Эрлиха, Майера).

Подобно другим млекопитающим (кролик, кошка, собака) и человеку, в надгортаннике обезьян вкусовые луковицы располагаются преимущественно на ларингеальной (ресpirаторной) стороне органа. Наиболее полную картину иннервации вкусовых луковиц дают поверхностные срезы слизистой надгортанника, проходящие на уровне эпителиального пласта. Тем не менее для правильного представления о характере афферентной иннервации надгортанника в целом весьма важно было изучить всю толщу слизистой, содержащей разные уровни мощного сплетения афферентных нервных проводников и системы их ветвлений. Только учет особенностей структурной организации и архитектоники различных отделов этого сплетения позволил бы понять своеобразие иннервационных приборов, находящихся в непосредственной связи с вкусовыми луковицами в надгортаннике обезьян.

Основу указанного нервного сплетения составляют многочисленные пучки миелинизированных волокон разного калибра (от 5 до 12  $\mu$  в ди-

метре). По мере распространения в более поверхностные слои слизистой оболочки нервные пучки распадаются на отдельные волокна. Последние, в свою очередь, ветвятся с образованием коллатералей, нередко объединяющихся в новые пучки с другими группами волокон.

В самых поверхностных слоях слизистой надгортанника картина иннервационного аппарата существенно видоизменяется. В результате повторных ветвлений многочисленные миелинизированные проводники переходят в свои претерминальные и терминальные отделы, структура которых представляется чрезвычайно своеобразной. Первоначально создается впечатление, что перед нами феномен избыточного роста нервных волокон (так называемые «нервомы окончаний»), неоднократно описанный на патологическом материале. Однако детальный анализ препаратов показывает, что такова структура претерминальных отделов рецепторов, иннервирующих вкусовые луковицы надгортанника у обезьян. Как видно из приведенных иллюстраций (рис. 1, 2), претерминальные отделы таких рецепторов представляют собою сложные клубки и намотки, в образовании которых одновременно принимают участие 2–3 и более миелинизированных волокна. Это могут быть волокна одного и того же нервного пучка либо различных пучков, нередко отстоящих друг от друга на значительном расстоянии. Входящие в состав претерминальных клубков и намоток нервные волокна обнаруживают феномен неравномерности калибра, обусловленный наличием по ходу волокон множественных аксоноплазматических расширений. Обращает на себя внимание резко извитой, штопорообразный ход этих нервных волокон. Непосредственно перед входением внутрь вкусовой луковицы они теряют миелиновую оболочку и, ветвясь, переходят в тончайшие терминальные нервные нити. Последние устанавливают контакт с клетками вкусовых луковиц (рис. 2).

Следует заметить, что одновременное выявление претерминальных отделов рецепторов и структуры вкусовой луковицы достигается не всегда. В случае раздельного их обнаружения извитые претерминальные отделы могут быть приняты за рецепторные аппараты типа концевых клубочков (рис. 1). В этой связи уместно подчеркнуть, что от истинных терминальных клубочков, описанных в надгортаннике человека и некоторых млекопитающих в качестве самостоятельной формы рецепторов<sup>(7, 10, 12)</sup>, они отличаются не только значительно большими размерами, но и характерной поликсонной структурой.

Своеобразие структурной организации рецепторов, иннервирующих вкусовые луковицы в надгортаннике обезьян, по-видимому, составляет их специфическую видовую особенность. Судя по данным литературы и нашим собственным наблюдениям, у других представителей млекопитающих (кролик, кошка, собака), в надгортаннике которых в изобилии имеются вкусовые луковицы, подобного рода рецепторные приборы в этом органе отсутствуют. Отмечается лишь участие клубочковых окончаний (типа неинкапсулированных телец Мейсснера) в иннервации вкусовых луковиц в надгортаннике у человека за счет проникновения внутрь вкусовых луковиц отдельных концевых веточек клубочка<sup>(10)</sup>. Тем больший интерес представляет выполненная на обезьяне работа<sup>(12)</sup>, в которой указывается, что к вкусовой луковице надгортанника могут одновременно подходить несколько миелинизированных волокон. К сожалению, отсутствие соответствующего иллюстративного материала затрудняет сопоставление этих данных с нашими наблюдениями.

С точки зрения гистофизиологической характеристики рецепторных приборов, иннервирующих вкусовые луковицы в надгортаннике обезьян, особого внимания заслуживает феномен поликсонности. В свое время этот феномен был описан на примере телец Фатер — Пачини<sup>(15, 16)</sup>, но не получил надлежащего физиологического толкования. Применительно к интересующему нас объекту можно предположить, что благодаря одновременному участию нескольких чувствительных волокон в иннервации



Рис. 1. Претерминальные отделы рецепторов, иннервирующих вкусовые луковицы.  
Надгортаник обезьяны. Импрегнация по Кампосу. 500 $\times$  (а) и 650 $\times$  (б)

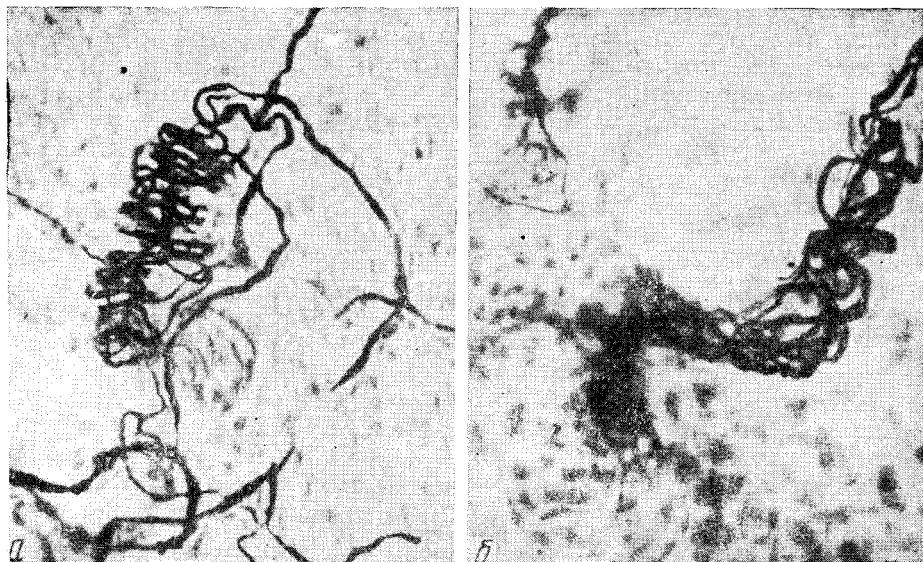


Рис. 2. Претерминальные и терминальные отделы рецепторов, иннервирующих вкусовые луковицы. Видны контакты концевых ветвлений с клетками вкусовых луковиц. Надгортаник обезьяны. Импрегнация по Кампосу. 500 $\times$  (а) и 650 $\times$  (б)

отдельной вкусовой луковицы афферентная импульсация от каждой вкусовой луковицы распространяется сразу по многим проводникам. В результате сравнительно небольшое число вкусовых луковиц становится источником возбуждения целой афферентной системы надгортаника и соответствующего первого центра. Таким образом, полиаксонный принцип структурной организации рецепторов можно рассматривать в данном случае как своеобразный механизм генерализации афферентных импульсов. Назначение этого механизма, по-видимому, состоит в том, чтобы обеспечивать приток необходимой афферентной импульсации в условиях относительно

слабой стимуляции каждой из вкусовых луковиц в отдельности. Считается, что естественными раздражителями для вкусовых луковиц надгортанника обычно служат те минимальные количества пищевых веществ, которые неизбежно приходят в соприкосновение с краевой зоной ларингеальной поверхности надгортанника при акте глотания. Быть может, в этом находит свое объяснение тот факт, что именно в пределах указанной зоны, как правило, располагается преобладающее большинство вкусовых луковиц надгортанника.

В литературе неоднократно поднимался вопрос о функциональном значении вкусовых луковиц надгортанника и гортани в целом. Высказывалось мнение, что эти образования являются подлинными чувствительными вкусовыми органами, аналогичными вкусовым луковицам языка (<sup>17</sup>, <sup>18</sup>). Согласно другой точке зрения, вкусовые луковицы надгортанника представляют собойrudimentарные бокаловидные органы, утратившие специфическую функцию вкусовой рецепции, но сохранившие способность к восприятию химических и механических раздражителей (<sup>2</sup>, <sup>3</sup>, <sup>10</sup>, <sup>19</sup>, <sup>20</sup>).

Исходя из последней точки зрения, уместно предположить, что пищевой раздражитель (одновременно механический и химический по своей природе) является адекватным стимулом для вкусовых луковиц надгортанника лишь постольку, поскольку он способен рефлекторно вызывать более плотное замыкание дыхательных путей. В этой связи иннервационный аппараткусовых луковиц надгортанника можно рассматривать как часть единой афферентной системы, составляющей морфологический субстрат чувствительности и рефлексогенности этого защитного органа. По всей вероятности, именно этой цели в полной мере соответствует мощно развитая чувствительная иннервация вкусовых луковиц в надгортаннике у обезьян.

В свете изложенных представлений о функциональной роликусовых луковиц надгортанника сам термин «вкусовые луковицы» по отношению к надгортаннику (и гортани в целом) едва ли является удачным. Будучи привнесенным на основе чисто морфологической общности описываемых образований с истинными аппаратами вкусовой рецепции языка, этот термин с функциональной точки зрения своему применению не отвечает. Правильнее, на наш взгляд, «вкусовые луковицы» надгортанника (так же как и других отделов гортани) именовать специальными структурами хеморецепторов, что полностью соответствовало бы гистофизиологической классификации рецепторов, предложенной Б. И. Лаврентьевым (<sup>21</sup>).

Институт нормальной и патологической физиологии  
Академии наук СССР  
Москва

Поступило  
13 XI 1972

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> K. Werson, Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissenschaft., Wien, 57, 1 (1868).  
<sup>2</sup> P. Schoffield, J. Anat. and Physiol., 10, 3 (1876). <sup>3</sup> L. Dawis, Arch. mikr. Anat., 14, 158 (1877). <sup>4</sup> H. Rabl, Anat. Anz., 11, 153 (1895). <sup>5</sup> A. K. Плопко, О первых окончаниях в гортани и дыхательном горле млекопитающих, Диссертация, СПб, 1896. <sup>6</sup> D. Kadanooff, Zs. Zellforsch. u. mikrosk. Anat., 6, 3, 337 (1927).  
<sup>7</sup> В. Ф. Лапков, Сборн. Морфология чувствительной иннервации внутренних органов, М., 207 (1948). <sup>8</sup> Т. А. Батырева, Сборн. Вопросы морфологии рецепторов внутренних органов и сердечно-сосудистой системы, Л., 1953, стр. 148. <sup>9</sup> Н. Коизуми, Tonoku J. Exp. Med., 58, 3—4, 211 (1953). <sup>10</sup> A. Gürrowski, Wiss. Arb. Med. Inst., Sofia, 1, 29 (1953). <sup>11</sup> М. С. Грачева, Морфология и функциональное значение первого аппарата гортани, М., 1956. <sup>12</sup> W. Feindel, J. Comp. Neurol., 105, 2, 269 (1956). <sup>13</sup> А. А. Волощенко, Арх. анат., гистол. и эмбриол., 39, 3, 33 (1960).  
<sup>14</sup> D. Kadanooff, A. Gürrowski, Morphologie der Rezeptoren des Atmungs- und Verdauungssystems beim Menschen, Jena, 1963. <sup>15</sup> А. А. Отелин, Сборн. Проблема межнейронных и нейротканевых отношений, Киев, 1953, стр. 128. <sup>16</sup> А. П. Маслов, Арх. анат., гистол. и эмбриол., 34, 3, 37 (1957). <sup>17</sup> R. Michelson, Virch. Arch. pathol. Anat. u. Physiol., 123, 2, (1891). <sup>18</sup> F. Kiesow, R. Hahn, Zs. Psychol. u. Physiol. d. Sinneorg., 27, 80 (1902). <sup>19</sup> G. Schwalbe, Arch. mikrosk. Anat., 4, 154 (1868). <sup>20</sup> N. Simonowsky, Arch. mikrosk. Anat., 22, 698 (1883). <sup>21</sup> Б. И. Лаврентьев, Усп. совр. биол., 18, 3, 277 (1944).