

О. Б. ИЛЬИНСКИЙ, Н. М. ЧЕКМАСОВА, В. Л. ЧЕРЕПНОВ

СТРОЕНИЕ АМПУЛИРОВАННЫХ ОРГАНОВ СИСТЕМЫ БОКОВОЙ ЛИНИИ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ АКУЛООБРАЗНЫХ

(Представлено академиком В. Н. Черниговским 11 II 1974)

Специализированные образования сенсорной системы органов боковой линии делятся на бугристые и ампулированные образования^(5, 10). Последние представлены малыми ямкообразными органами костистых рыб и ампулами Лоренцини акулообразных и некоторых костистых рыб. В настоящее время значительное число физиологов и морфологов рассматривают ампулы Лоренцини как рецепторные образования, чувствительные к изменениям электрических полей^(1, 2, 4-7, 9, 11). Среди акулообразных рыб имеются представители, обладающие электрическими органами различной степени развития. В связи с этим представлялось интересным провести сравнительное исследование ампул Лоренцини неэлектрических, слабоэлектрических и сильноэлектрических рыб этого подкласса. В качестве объекта исследования служили сильноэлектрический скат Средиземного моря *Torpedo torpedo* (*ocellata*), слабоэлектрический скат Черного моря *Raja clavata*, а также рыбы Черного моря, лишенные электрических органов — скат *Dasyatis (Trygon) pastinaca* и акула *Squalus acanthias*. У животных средних размеров под уретановым наркозом извлекали скопления ампул и под контролем бинокулярной лупы отпрепаровывали отдельные ампулярные органы. Материал фиксировали в 1% *OsO₄* на фосфатно-цитратном буфере при pH 7,4—7,6 и заливали в эпон. Срезы делали на ультрамикротоме УМТП-01 и просматривали в электронном микроскопе УЭМВ-100В.

На рис. 1 показано схематическое строение ампул Лоренцини различных животных. Ампула Лоренцини представляет собой канал, который со стороны кожной поверхности сообщается с наружной (водной) средой, а в проксимальной части оканчивается расширенной колбой, снабженной альвеолярного типа выпячиваниями. К каждой ампуле подходит нерв, состоящий из нескольких миелинизированных волокон. Ампулы Лоренцини *R. clavata* и *D. pastinaca* имеют сходное строение и отличаются лишь размерами канала и размерами его альвеолярных выпячиваний (рис. 1 a, b). Так, диаметр канала *R. clavata* составляет около 650 мкм, *T. torpedo* 400—1500 мкм. *D. pastinaca* — всего 200 мкм. Соответственно и альвеолярные выпячивания канала *D. pastinaca* имеют меньшие размеры, тогда как число их у обоих видов довольно постоянно и равно 4—5. Ампулярные органы черноморских акул сложнее по своей организации (рис. 1 c). Ампулярный канал у этих рыб в дистальной части разделен перегородками на несколько изолированных ходов, тогда как в проксимальной части эти перегородки отсутствуют. От ходов сохраняется лишь складчатость наружной общей стенки ампулярного канала. Диаметр его в среднем составляет 800—900 мкм. Для ампул Лоренцини *S. acanthias* характерно наличие большого числа альвеолярных выростов канала (от 20 до 30—40). Проксимальный конец канала у всех трех описанных рыб покрыт плотным слоем коллагеновых волокон, среди которых располагается сеть фибробластов. Ампулы Лоренцини *T. torpedo* имеют особенность в своей организации, которая заключается в том, что в проксимальной



Рис. 2. Поперечный срез через сенсорный эпителий ампулы Лоренцини ската *D. pastinaca*. *п.д.* — полость ампулы, *р.к.* — рецепторная клетка, *о.к.* — опорная клетка, *я* — ядро

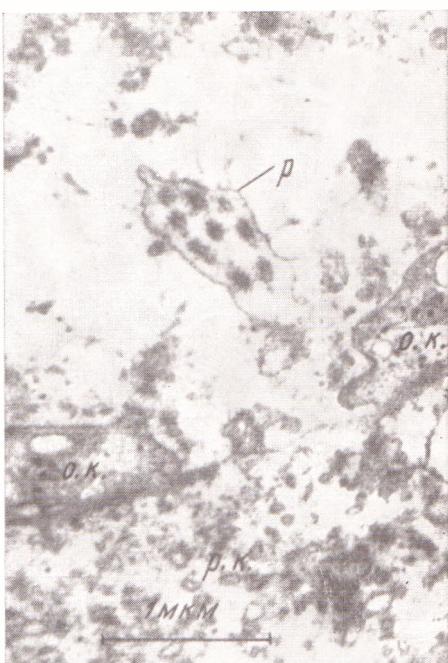


Рис. 3. Выход рецепторной клетки в ампулярную полость *D. pastinaca*. *р* — ресничка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2

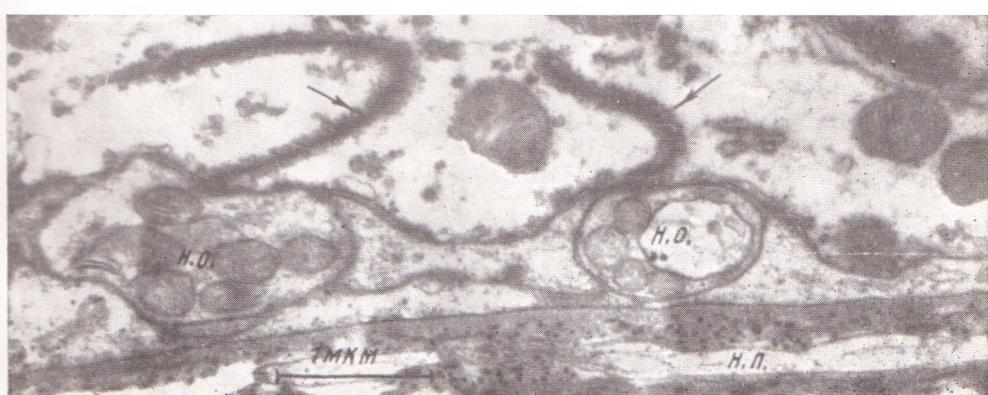


Рис. 4. Синаптический аппарат сенсорного эпителия *D. pastinaca*. *н.о.* — первое окончание, *н.п.* — наружная поверхность ампулы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2. Стрелками обозначены синаптические ленты

части канала имеется капсула, которая полностью изолирует альвеолярные выпячивания (рис. 1 ε). Кроме того, ампулярный канал в области основания капсулы значительно сужается. Диаметр канала в области сужения уменьшается примерно вдвое.

Альвеолярные полости канала ампулярных органов выстланы рецепторным эпителием, который состоит из бокаловидных чувствительных и пирамидальных опорных, или дополнительных, клеток. Рецепторные

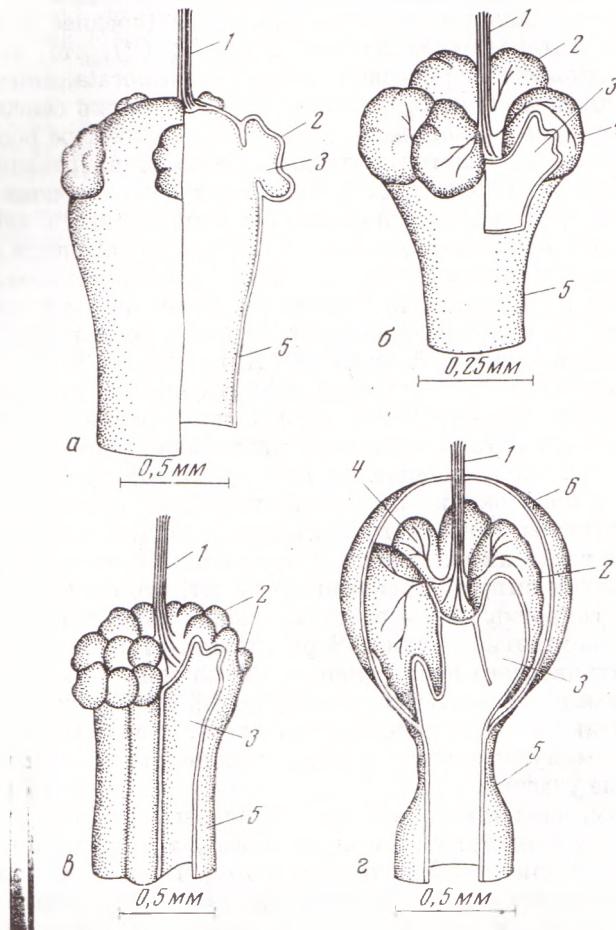


Рис. 1. Схематическое строение ампул Лоренцини акулообразных. *a* - слабоэлектрический скат *R. clavata*, *б* - скат *D. pastinaca*, *в* - акула *S. acanthias*, *г* - электрический скат *T. torpedo*. 1 - нервный ствол, 2 - альвеолярное выпячивание канала, 3 - полость ампулы, 4 - разветвления нервных волокон, 5 - стенка канала ампулы, *б* - капсула ампулы. *a*, *в*, *г* - 0,5 мм; *б* - 0,25 мм

клетки имеют крупные ядра (рис. 2) и значительное количество митохондрий. Каждая рецепторная клетка соединяется с полостью ампулы, причем этот участок составляет очень незначительную часть общей площади поверхности клетки. На апикальной поверхности рецепторной клетки, выступающей в ампулярную полость, расположена ресничка, фибрillы которой организованы по типу 8+1 либо 9+0 (рис. 3). Необходимо заметить, что у сильноэлектрических рыб *T. marmorata* реснички не были обнаружены (³), что, по-видимому, явилось следствием отсутствия срезов через соответствующую область рецепторной клетки. Рецепторные

клетки разделены между собой, а также изолированы от полости ампулы и наружной среды дополнительными (опорными) клетками. Опорные клетки по сравнению с рецепторными имеют более высокую осмиофильность и в результате этого обладают повышенной электронной плотностью (рис. 2, 3).

Каждая ампула иннервируется пучком миелинизированных нервных волокон, число которых максимально для *T. torpedo* (10—29, среднее 19) и минимально для *D. pastinaca* (6—16, среднее 9). Для *R. clavata* и *S. acanthias* оно составляет соответственно 8—20 (среднее 12) и 11—19 (среднее 14). Из литературных данных известно ⁽¹⁰⁾, что ампулы Лоренцини другой сильноэлектрической рыбы, *T. marmorata*, иннервируются также большим числом нервных волокон (26—32). Около сенсорного эпителия нервные волокна разветвляются, теряют миелиновую оболочку, и к основанию рецепторных клеток подходят немиелинизированные афферентные окончания. В окончаниях наблюдается большое количество митохондрий. Между нервными окончаниями и рецепторными клетками образуются синаптические контакты (рис. 4). Одна рецепторная клетка может иметь несколько синаптических контактов, а одно нервное окончание может образовывать синаптические контакты сразу на двух соседних рецепторных клетках. Синаптический контакт имеет вид ленты. Мембрана лентовидного синапса шириной около 300 Å проникает вглубь рецепторной клетки на значительное расстояние и окружена с обеих сторон рядом пузырьков диаметром 400—600 Å. Округлые или овальные пузырьки таких же размеров располагаются по всей цитоплазме рецепторной клетки. Нервные окончания, за исключением области контакта с рецепторной клеткой, со всех сторон окружены дополнительными клетками.

Подобная структура сенсорного эпителия в общих чертах одинакова для всех четырех видов ампулированных органов. Некоторые авторы ⁽¹¹⁾, изучавшие структуру ампул Лоренцини, считают, что опорные клетки обладают высоким сопротивлением электрическому току, тогда как сенсорные клетки — сравнительно низким. В результате этого чувствительные к изменениям электрического поля рецепторные элементы оказываются как бы вмонтированными в замкнутый изолирующий слой. Кроме того, очень небольшая площадь контакта рецепторных клеток с ампулярной полостью приводит, по-видимому, к значительному увеличению плотности тока через их апикальные участки.

Таким образом, сравнительный анализ показывает, что ампулы Лоренцини различных представителей акулообразных имеют принципиально сходное строение. Различие заключается в том, что сильноэлектрические рыбы обладают более сложно устроенной ампулой, которая иннервируется большим числом нервных волокон по сравнению с неэлектрическими. Слабоэлектрические рыбы по степени иннервации ампул занимают промежуточное положение. Общим характерным признаком в строении ампул Лоренцини акулообразных является также отсутствие эфферентной иннервации сенсорного эпителия.

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

Поступило
6 I 1974

Горьковский государственный университет
им. Н. И. Лобачевского

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Г. Н. Акоев, Н. П. Алексеев, О. Б. Ильинский, УФН, т. 2, 3 (1971). ² Г. Н. Акоев, О. Б. Ильинский, ДАН, т. 205, 499 (1972). ³ A. Barets, T. Szabo, J. Microscopie, v. 1, 47 (1962). ⁴ S. Obara, M. V. Bennet, J. Gen. Physiol., v. 60, 534 (1972). ⁵ S. Dijkgraaf, Biol. Rev., v. 38, 51 (1963). ⁶ S. Dijkgraaf, A. Kalmijn, Zs. vergl. Physiol., B. 47, 438 (1963). ⁷ S. Dijkgraaf, A. Kalmijn, Zs. vergl. Physiol., B. 53, 187 (1966). ⁸ J. M. Jorgensen, A. Flock, G. Wersäll, Zs. Zellforsch., B. 130, 362 (1972). ⁹ R. W. Murray, J. Physiol., v. 180, № 3, 599 (1965). ¹⁰ T. Szabo, J. Morphol., v. 117, 229 (1965). ¹¹ B. Waltman, Acta physiol. scand., v. 66, Suppl. 264, 60 (1966).