

Я. А. ВИННИКОВ и Е. А. БЕРЛИН

ПРЕВРАЩЕНИЯ И ПРОЛИФЕРАЦИЯ ТЕЛЕЦ ФАТЕР-ПАЧИНИ В ТКАНЕВЫХ КУЛЬТУРАХ

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 11 XI 1947)

Изолированные от внешнего мира и погруженные во внутреннюю среду организма „несвободные“, инкапсулированные или неинкапсулированные, разнообразные чувствительные тельца или специальные клетки у птиц и млекопитающих один из нас⁽¹⁾ в свое время предложил выделить в качестве третичных рецепторов, что, естественно, совпадает с их более поздним появлением в онто-филогенезе. Возникает вопрос: каково происхождение и, следовательно, гистологическая природа третичных рецепторов? Ряд исследователей⁽²⁻⁶⁾ полагают, что все специальные клетки являются продуктом превращения шванновской глии, т. е. нейральными по своей природе. Другие, наоборот⁽⁷⁻¹⁰⁾, приписывают им даже мезодермальное или энтеродермальное происхождение.

В частности, если элементы внутренней колбы телец Фатер-Пачини (т. Ф-П) иногда рассматриваются в качестве производных шванновской глии, то покровные клетки концентрических пластинок наружной капсулы до последнего времени, напротив, рассматриваются только в качестве мезенхимных. Вместе с тем есть все основания предполагать, что в акте перцепции этого органа и те и другие элементы принимают одинаковое участие, поскольку функция т. Ф-П специфична и должна быть связана с нейральностью его субстрата.

Задачей настоящего исследования является выяснение тканевой природы и, следовательно, генеза клеток внутренней колбы и покровных элементов концентрических пластинок наружной капсулы т. Ф-П.

Исследование было проведено на т. Ф-П взрослых и молодых кошек. Эксплантационная среда состояла из смеси куриной или кошачьей плазмы и эмбрионального экстракта от 10—12-дневных куриных или свиных эмбрионов. Сроки культивирования с пересевами и вырезаниями обычно не превышали 30 дней. Всего было поставлено 20 серий опытов с 4—8 эксплантатами в каждом флаконе Карреля. Наблюдения велись как прижизненно, так и на зафиксированных препаратах. Гистологически было обработано около 120 культур.

Прижизненные наблюдения т. Ф-П и изучение гистологических препаратов позволяют установить характер покровных клеток концентрических пластинок наружной капсулы. Эти элементы весьма уплощены, отличаются незначительными размерами и палочковидным ядром. Они отделены друг от друга иногда прослеживающимися неправильными межклеточными границами и могут перебрасываться из одной пластинки на соседнюю. Вещество концентрических пластинок, на которых располагаются покровные клетки, не обнаруживает отчетливых тинкториальных свойств коллагена или эластина. Наличие в основном веществе концентрических пластинок тончайшей и неопределенной фибриллярности приближает его скорее к межклеточному

веществу глии. Пространство между пластинками заполнено жидкостью, благодаря чему все тельце находится в состоянии тургора. Клетки внутренней колбы отличаются цилиндрической или кубической формой, более компактным расположением и несколько более крупными размерами ядра. Они обычно беспорядочно накладываются друг на друга. Прослеживается также наличие капиллярной сети, а в центре — нервное волокно.

Как известно, механическое раздражение клеток, располагающихся на концентрических пластинках наружной капсулы, передается затем элементам внутренней колбы и воспринимается чувствительным волокном т. Ф-П.

Первые признаки роста эксплантатов т. Ф-П обычно прослеживаются на 4—7-й день от начала культивирования в виде отдельных выползающих из края кусочка отростчатых клеток. Они могут передвигаться изолированно или связываться между собой, вскоре образуя вокруг эксплантата равномерный ореол — зону роста. Последняя увеличивается в своих размерах как за счет пролиферации митотическим путем уже переселившихся элементов, так и за счет непрерывного поступления новых клеток из основного кусочка.

На гистологических срезах эксплантата прослеживаются превращения покровных элементов концентрических пластинок наружной капсулы и внутренней колбы, которые предшествуют их выселению в зону роста. Элементы обычно отрываются друг от друга, ядра набухают и делаются округлыми, общие размеры клеток увеличиваются, они округляются, а в цитоплазме обнаруживается появление значительного числа вакуолей. Постепенно внутри эксплантата могут стираться различия в строении и расположении элементов как внутренней колбы, так и наружной капсулы. Если же те и другие на ранних стадиях пролиферируют в отдельности из того или другого края высеянного кусочка, то, передвигаясь в зону роста, они вскоре делаются также совершенно неразличимыми. Обычно передвигаются на субстрат фибрина более периферически расположенные элементы эксплантата. Центральные участки эксплантата постепенно вовлекаются в процесс пролиферации при дальнейших пересевах. Такие участки эксплантата могут долго сохраняться без изменений и наличия некроза или дегенерации. Следует отметить длительное сохранение эксплантатами обычной формы и строения т. Ф-П, хотя благодаря отсутствию тургора кусочка органа при обычном наблюдении кажутся несколько жесткими. В случае выселения клеток форма тельца и, в частности, вещество концентрических пластинок долгое время сохраняются и без них. Капилляры заустевают, а выстилающий их эндотелий вскоре дегенерирует. Дегенерирует также и нервное волокно.

Зона роста, на первых порах состоящая из отдельных изолированных или связанных между собой крупных элементов, вскоре, благодаря усиленной пролиферации, может разрастаться на значительное расстояние и окружать более или менее равномерно основной кусочек. В особенности значительная пролиферация и увеличение общей площади зоны роста наблюдается после пересевов, сопровождающихся вырезанием эксплантата. Обычно зона роста располагается в нескольких плоскостях, причем, если в одной из них размещаются структуры, имеющие характер уплощенных мембран или пластинок, то в другой обычно располагаются клеточные тяжи разнообразной толщины и массивности, звездчатые комплексы клеток и отдельные изолированные элементы.

Мембраны зоны роста т. Ф-П отличаются большим своеобразием. Элементы, их строящие, могут располагаться на большом расстоянии друг от друга, в связи с чем такие структуры имеют разрыхленный характер. Напротив, в некоторых случаях в таких пластинках клетки

могут более плотно прилегать и накладываться друг на друга в разных направлениях, переплетаясь между собой, создавая, таким образом, сложные войлокообразные структуры. В особенности характерны очертания и абрис периферии зоны роста, где клетки, принимая отростчатую форму, поодиночке или в виде небольших переплетающихся и расходящихся комплексов, часто располагающихся радиально или лучеобразно, отбрасываются на большое расстояние в окружающий фибриносохраняя в то же время связь с основной зоной роста при помощи своих проксимальных концов.

Наряду с описанными попадаются объединения отростчатых элементов, располагающихся в виде своеобразных узких или более уплощенных тяжей, также далеко проникающих в глубь фибрина. Такие тяжи, в свою очередь, нередко накладываясь друг на друга в большом количестве и связываясь при помощи отдельных вытянутых клеток или их отростков, придают зоне роста весьма своеобразный и часто запутанный вид. Переплеты таких отростчатых клеток и более комплексных структур часто могут искажать свой первоначальный рельеф за счет небольших округлых полостей разжижения фибрина, благодаря чему в зоне роста наблюдаются отдельные концентрические участки, не заполненные элементами, хотя эти полости и окаймлены клетками. Следует вместе с тем оговориться, что фибринолитические свойства эксплантируемых т. Ф-П кошки в общем оказались незначительными.

Центральные участки зоны роста, так же как и располагающиеся ближе к основному кусочку, характеризуются более компактным расположением элементов, часто соединяющихся при помощи отчетливых цитоплазматических мостиков. В некоторых случаях возникают солидные массивы, имеющие вид арок, с весьма плотным прилеганием клеток, располагающихся в нескольких плоскостях.

С другой стороны, напротив, периферические клетки зоны роста могут иногда расплываться и, изолируясь от соседних элементов, не теряя при этом свой отростчатый характер, наподобие хроматофор. Такое сходство дополняется возникновением большого числа гранул в эндоплазме, в особенности в старых, давно не вырезавшихся эксплантах.

Следует отметить характер ориентации элементов зоны роста эксплантата. Как правило, вытянутые и снабженные овальным ядром клетки обладают в общем радиальной ориентацией. Однако часто эта последняя заменяется концентрической, что в особенности подчеркивается также и ориентацией ядер. Наконец, периферические элементы вновь располагаются радиально по отношению к основному кусочку. Такое чередование ориентации клеток зоны роста, сопровождающееся палисадообразным расположением ядер, неоднократно отмечалось при культивировании разнообразных тканей нейрального происхождения⁽¹¹⁾. Элементы зоны роста, как правило, отличаются своими крупными размерами. Овальные или слегка вытянутые, реже округлые ядра, снабженные одним или двумя ядрышками, занимают центральное положение. Хроматин обычно расплыв, ядерная мембрана отчетлива. В эндоплазме часто может наблюдаться вакуолизация, которая делается весьма отчетливой при жировом перерождении клеток старых, давно невырезавшихся или неосвежавшихся культур. В цитоплазме иногда также удается проследить отчетливые фибриллы, переходящие по цитодесмозам из одной клетки в другую. Клетки зоны роста, как правило, размножаются кариокинетическим путем. При этом они округляются, теряя часть своих отростков, при помощи которых они связываются с окружающими элементами. Сохраняющиеся же отростки могут претерпевать значительную ретракцию, вытягиваясь на значительное расстояние. Наблюдаются также амитозы и фрагментация ядер, в особенности на последних сроках культивирования.

Своеобразие и некоторая вариабильность гистологических структур зоны роста эксплантатов т. Ф-П кошки обусловлены особенностями роста и существования этих клеток вне организма. С другой стороны, тесная генетическая связь между отдельными структурами, их переход друг в друга, позволяют без колебаний рассматривать все эти клетки и образуемые ими структуры как различные формы существования в экспериментальных условиях тканевых культур покровных клеток концентрических пластинок наружной капсулы и внутренней колбы. Те и другие совершенно неотличимы по характеру своих превращений, которые в общем характеризуют глиоэпендимный тип ткани по классификации Н. Г. Хлопина (11).

Таким образом, покровные клетки концентрических пластинок наружной капсулы и клетки внутренней колбы т. Ф-П обладают своеобразной гистологической детерминацией, характерной для производных нейральной закладки. Следует отметить, что специфичность тканевых элементов наружной капсулы т. Ф-П подчеркивается также в опытах с их регенерацией (12, 13), которая оказывается возможной только при наличии остатков старой капсулы.

Вместе с тем следует указать, что несмотря на ряд специальных отличий, характеризующих превращение т. Ф-П в экспериментальных условиях, удастся также отметить значительное тождество с поведением в аналогичных условиях покровных клеток мягких мозговых оболочек (14), с картинами, описанными Н. Г. Хлопиным (11) при эксплантации периферической шванновской глии, и изученных в нашей лаборатории чувствительных элементов каротидного гломуса (15).

Изложенные данные заставляют признать, что специальные перцепирующие клетки третичных рецепторов не представляют собой результата превращения энтодермы, мезенхимы или шванновской глии. Последняя отличается собственной детерминацией и, по всей вероятности, совместно со специальными клетками т. Ф-П развивается из общего источника — ганглионарной пластинки. Такая возможность допустима также и для других третичных рецепторов, в особенности, если вспомнить, что элементы, берущие свое начало из ганглионарной пластинки, разбросаны по всему организму в виде самых разнообразных по своей гистологической структуре образований, навсегда (16) сохраняющих свою нейральную природу. На этом основании один из нас (1) и рассматривает все третичные рецепторы в качестве ганглионарных. Вместе с тем следует подчеркнуть нейральное (эктодермальное в конечном итоге) происхождение специальных клеток инкапсулированных т. Ф-П, обладающих специфичной способностью к барорецепции. Повидимому, только эктодермальные производные характеризуются способностью к специфической перцепции, которая в течение фил-онтогенеза закрепились за нейральной частью эктодермы.

Институт неврологии
Академии Медицинских Наук СССР

Поступило
11 XI 1947

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Я. А. Винников, Журн. общ. биол., 7, № 5 (1946). ² H. Held, Die Entwicklung des Nervensystems bei den Wirbeltieren, Leipzig, 1909. ³ J. Boeckke, Anat. Anz., 13 (1913). ⁴ G. C. Heringa, Arch. néerlandaises des Sc. exactes et natur., sér. III, 3 (1917). ⁵ М. Пилат, Русск. арх. анат., гист. и эмбриол., 3 (1925). ⁶ Б. И. Лаврентьев, Журн. общ. биол., 4 (1943). ⁷ P. Masson, Cyt. and Cell. Path. of the Nervous System, 3, 1932. ⁸ Klein, Réunion dermatol. de Strassburg, Séance du 7 VII (1935). ⁹ C. Dijkstra, Z. f. mikr.-anat. Forsch., 54 (1933). ¹⁰ E. van Camperhout, Quart. Rev. of Biology, 21, No. 4 (1946). ¹¹ Н. Г. Хлопин, Общ.-биол. и эксперим. основы гистологии, изд. АН СССР, 1946. ¹² F. C. Lee, J. Comp. Neur., 64, No. 3 (1936). ¹³ Н. И. Зазыбин, Гистол. конф. 5—9 VI 1947 г. Тезисы докладов, Л. ¹⁴ Н. Н. Каннегисер, ДАН, 18 (1938). ¹⁵ В. Н. Пономарева, Эксперим. исследование развития каротидного гломуса. Диссертация, 1946. ¹⁶ Я. А. Винников, ДАН, 48, № 4 (1945).