Доклады Академии Наук СССР
1954. Том XCIX, № 4

ЦИТОЛОГИЯ

А. Л. ПОЛЕНОВ

О ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ДЕГЕНЕРАЦИИ И ВОССТАНОВЛЕНИИ НЕЙРОСЕКРЕТОРНЫХ КЛЕТОК NUCLEUS PRAEOPTICUS У САЗАНА И ЗЕРКАЛЬНОГО КАРПА

(Представлено академиком Л. А. Орбели 24 VIII 1954)

Задачей настоящего исследования является изучение процессов дегенерации и восстановления в нейросекреторных клетках Nucleus praepticus (N. p.) у сазана и зеркального карпа (Cyprinus carpio). Для решения поставленной задачи мы использовали как неполовозрелых (1—1,5 года), так и половозрелых (3—5 лет) особей.

Материал по сазану собирался в дельте Волги в течение апреля — октября. В качестве дополнительного зимнего материала использовался карп из прудовых хозяйств. Мозг фиксировался в жидкости Буэна, 96° спирте, нейтральном 12% формалине. Окраска срезов производилась азаном по Гейденгайну, железным гематоксилином, азур-эозином, гематоксилином + эозином, тионином по Ниссл ю и суданом III. Для выявления отростков, нейрофибрилл и аппарата Гольджи использовался метод импрегнации серебром по Гольджи — Дейнека.

Клетки N. p. в виде двух широких симметрично расположенных тяжей тянутся в вентро-дорзальном направлении вдоль боковых стенок III желудочка. Характерной особенностью этого ядра является полярность в расположении его клеточных элементов, выражающаяся в постепенном увеличении размеров нервных клеток в вентро-дорзальном направлении (см. рис. 1 на вклейке). Этот факт был отмечен, но не объяснен первыми исследователями ([3, 7–10]) нейросекреторных клеток этого ядра у костистых рыб. Путем детального изучения тонкой морфологии и архитектоники нейронов N. p. нам удалось, как нам кажется, вскрыть причину этой интересной закономерности.

В вентральной части N. p. в непосредственной близости с клетками эпендимы Recessus opticus расположены мелкие нервные клетки, имеющие размеры в пределах от 12 до 20 μ (см. рис. 2,*г*). На обычных препаратах мелкие клетки имеют овальную или округлую форму. На препаратах, обработанных серебром, видны клетки, имеющие один, два или три отростка. Цитоплазма их содержит большое количество мелких, диффузно расположенных базофильных зернышек нисслевского вещества. По периферии цитоплазмы эти зерна имеют грубое строение и образуют характерные для секреторных нейронов прерывистые скопления. Кроме них, в цитоплазме никаких включений не обнаружено. Округлое или слегка овальное ядро размерами от 7 до 12 μ расположено по периферии тела клетки. Ядро содержит значительное количество мелких зерен хроматина и одно округлое ядрышко диаметром от 1,5 до 2,5 μ, расположенное несколько эксцентрично. Ядрышко состоит из светлого промежуточного вещества и 2—3 интенсивно базофильных зерен, локализующихся по периферии.

Средняя часть N. p. представлена преимущественно клетками, имеющими размеры от 20 до 30 μ (рис. 2,*д*). Это настоящие мультиполярные нейроны, имеющие от 3 до 5 отростков. Нисслевское вещество имеет то же строение, только глыбки, особенно периферические, несколько увеличены в размерах. Кроме того, грубые глыбки Ниссля расположены в цитоплазме, заполняющей характерные углубления в полиморфных ядрах. В цитоплазме единичных клеток встречаются «пустые» вакуоли и единичные мелкие, голубые при окраске азан, гранулы. При окраске суданом III в цитоплазме выявляются диффузно расположенные очень мелкие капельки жира. Аппарат Гольджи в виде нежной сетки окружает ядро. Очень тонкие нейрофибриллы выявляются в отростках и по периферии тела клетки. Периферически расположенные ядра клеток имеют размеры от 13 до 18 μ. В отличие от ядер мелких нейронов, здесь мы наблюдаем первые признаки полиморфизма, которые выражаются в наличии у некоторых клеток ядер, имеющих одно или, реже, два вдавления оболочки. Встречаются клетки, в ядрах которых обнаруживаются два и даже три округлых неоднородных ядрышка.

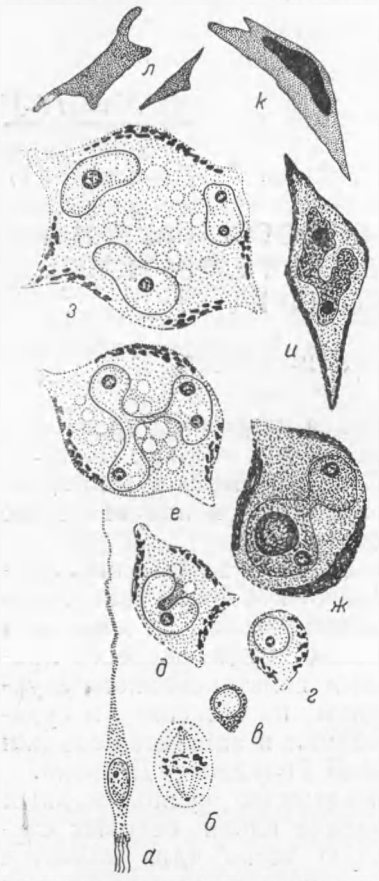


Рис. 2. Схема, демонстрирующая соотношение между различными клеточными элементами эпендимы и Nucleus praeopticus

В дорзальной части N. p. расположены нейроны, основная масса которых имеет размеры от 30 до 50 μ (рис. 2,*е*). Кроме пропорционального увеличения всех внутриклеточных структур, описанных у предыдущих нейронов, для этих нейронов характерно наличие в плазме включений, которые обычно принято считать секреторными ([1],[2]). Они представлены в виде отдельных мелких, голубых при окраске азаном, гранул и крупных до 2 μ в диаметре голубых капель, а также «пустых» бесцветных вакуолей диаметром от 1 до 6 μ. Все эти включения расположены в приядерной области, а также во вдавлениях полиморфных ядер. В распределении районов с вышеописанными включениями устанавливаются некоторые сезонные закономерности, выражающиеся в значительном преобладании этих клеток как у половозрелых, так и у неполовозрелых особей, фиксированных зимой или ранней весной. Крупные ядра, размерами до 35 μ, состоят из нескольких лопастей, соединенных только тонкими перемычками. Такие ядра содержат до пяти ядрышек, размеры которых колеблются от 4 до 8 μ. Самые крупные ядрышки часто имеют овальную форму. Ядрышки неоднородны и содержат до 8 базофильных частиц, а иногда и светлые вакуоли.

В дорзо-каудальном углу N. p. обычно располагается небольшое количество клеток размерами от 50 до 70 μ (рис. 2,*з*). Эти клетки отличаются от предыдущих только своей многоядерностью. Методом серийной реконструкции можно было установить наличие от 3 до 5 ядер, которые образуются, очевидно, в результате прямого деления. Такие гигантские клетки отсутствуют у неполовозрелых 1—1,5-годо-

валых особей. На наличие подобных многоядерных нейросекреторных клеток у костистых рыб неоднократно указывалось в литературе ([4, 5, 10]).

Все описанные выше формы нейронов в зависимости от количества вещества Ниссля в цитоплазме и хроматина в ядрах бывают двух видов: темно- и бледноокрашенные. Обычно темноокрашивающиеся нейроны (ср. рис. 2, *е*, *ж*) значительно меньше, чем светлые, и главная масса их расположена в дорзальной части N. p. Очень редко бывают темноокрашенные нейроны мелких размеров. Мы предполагаем, что темно- и бледноокрашивающиеся нейроны представляют собой различные функциональные состояния, возможно, связанные с секреторной деятельностью.

Вышеприведенное описание клеточных форм убеждает нас в том, что в вентро-дорзальном направлении N. p. происходит закономерное постепенное изменение клеточных форм, выражающееся в увеличении размеров от 12 до 70 μ, нарастание полиморфизма, появление многоядерности и разнообразных включений и др. Эти изменения трудно объяснить иначе как процессами роста и дифференцировки нейронов, которые в дорзальной части N. p. приобретают уже дегенеративный характер. Особенно ясно это следует из того, что именно в этой части N. p., наряду с крупными и гигантскими клетками, описанными выше, мы постоянно встречаем формы, свидетельствующие о происходящей здесь гибели нервных клеток. Такие погибающие клетки представлены на рис. 2 (*и, к, л*). Они имеют уменьшенные размеры, угловатую, соответственно количеству отростков, полигональную, несколько сжатую форму тела (рис. 2, *и*). Цитоплазма этих клеток интенсивно базофильна, но отдельных глыбок Ниссля невозможно различить. Голубые гранулы секрета встречаются редко. Часто в плазме наблюдается большое количество мелких «пустых» вакуолек. Ядра несколько сжаты, но сохраняют признаки полиморфизма и содержат большое количество грубых зерен хроматина, которые близко прилегают друг к другу. Ядрышки отчетливо видны. Далее мы наблюдаем клетки, имеющие еще более сильно сжатое тело (рис. 2, *к*). Их цитоплазма как в теле, так и в отростках интенсивно воспринимает красители, а иногда сильно вакуолизирована. Никаких секреторных включений нет. Сильно сжатые и интенсивно диффузно окрашенные ядра являются пикнотическими.

Среди вышеописанных дегенерирующих нейронов мы наблюдаем полиморфные глыбчатые безъядерные структуры, иногда обладающие отростками ломаной формы (рис. 2, *л*). Эти образования интенсивно и диффузно окрашиваются азокармином и железным гематоксилином. На наличие подобных дегенеративных процессов в N. p. у костистых рыб указывалось рядом исследователей ([4, 6—8, 10]).

Как правило, дегенерирующих нейронов среди клеток очень мало, но у нескольких половозрелых особей, фиксированных в мае, мы наблюдали большое их количество. Особенно редко встречаются дегенерирующие формы у неполовозрелых особей.

Мы считаем, что дегенерация нейронов связана с их интенсивной секреторной функцией, которая, повидимому, носит сезонный характер.

Установив наличие дегенерации и отмирания клеточных элементов N. p., необходимо решить вопрос, из каких источников может происходить пополнение растущих дифференцирующихся и отмирающих нервных клеток N. p.

Несмотря на то, что некоторые исследователи ([4, 6]) описывали деление нейросекреторных клеток митотическим путем, на нашем материале мы никогда не наблюдали делящихся нервных клеток. Изучение строения клеток эпендимы, выстилающей Recessus opticus, в непосредственной близости которых расположены мелкие нейроны N. p., дает основание нам представить себе этот источник.

Дорзальная стенка Recessus opticus выстлана эпендимными клетками, расположенными в 2—3 ряда. Клетка эпендимы состоит из тела овальной формы, которое с одной стороны переходит в плазматический выступ с ресничками, обращенный в просвет полости, а с другой — в несколько извитой длинный отросток (рис. 2, *а*). Размеры тела клетки по главным осям равны 5,5×9 μ. В теле клетки, занимая почти всю цитоплазму, лежит овальное ядро размером 5—8 μ, содержащее большое количество хроматина и одно ядрышко диаметром до 1 μ. Важной особенностью клеток эпендимы является часто встречающееся среди них митотическое деление (рис. 2, *б*). Делящиеся клетки встречаются только у особей, фиксированных в период май — сентябрь.

В глубоких слоях эпендимной выстилки, а также за ее пределами в близлежащем мозговом веществе между мелкими нейронами N. p. расположено множество клеток своеобразной морфологии (рис. 2, *в*). На препаратах, окрашенных тионином, эти клетки имеют округлую или несколько овальную форму. На препаратах, обработанных серебром, никаких отростков не обнаружено. Размеры этих клеток колеблются от 7 до 11 μ. Узенький ободок цитоплазмы, облегая округлое ядро, по одной из его сторон образует более массивное скопление базофильной цитоплазмы в виде колпачка. Ядро диаметром в 6—8 μ содержит мелкие глыбки хроматина и одно ядрышко диаметром от 1 до 1,5 μ, расположенное эксцентрично вблизи ядерной мембраны, а иногда и прилегающее к ней. Среди этих клеток мы никогда не наблюдали делений.

При внимательном наблюдении препарата можно установить все переходные формы между мелкими нейронами и вышеописанными клетками. Они, в свою очередь, связаны переходными формами с клетками эпендимной выстилки.

Таким образом, мы считаем, что пополнение нейронов N. p. происходит за счет клеток, которые, весьма вероятно, образуются в результате деления клеточных элементов эпендимы. Соотношения между различными формами изученных нами клеточных элементов N. p. и эпендимы представлены на рис. 2.

Мы надеемся, что дальнейшие исследования на других позвоночных животных подтвердят и расширят наши выводы.

Первый Ленинградский медицинский институт
им. И. П. Павлова

Поступило
30 VII 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] Л. Б. Левинсон, ДАН, **83**, 745 (1952). [2] А. Л. Поленов, ДАН, **73**, 1025 (1950). [3] H. H. Charlton, J. Comp. Neur., **54**, 237 (1932). [4] P. Florentin, C. R. Soc. Biol., **116**, No. 20, 439 (1934). [5] W. Hild, Zs. Zellforsch. u. mikroskop. Anat., **35**, 1—2, 33 (1950). [6] J. B. de Oliveira, Silva, C. R. Soc. Biol., **120**, No. 29, 72 (1935). [7] E. V. Scharrer, Zs. vergl. Physiol., **11**, 4, 767 (1930). [8] E. V. Scharrer, ibid., **17**, 3, 491 (1932). [9] E. V. Scharrer, Zs. Anatomie u. Entwicklungsgesch., **106**, 2, 169 (1936). [10] N. Takahashi, Arch. Zellforsch., **16**, 463 (1922).