Доклады Академии наук СССР
1955. Том 101, № 1

ГИСТОЛОГИЯ

С. И. ТЕРЕЗА

РАЗМНОЖЕНИЕ ГАНГЛИОЗНЫХ КЛЕТОК СЕТЧАТКИ

(Представлено академиком А. Д. Сперанским 27 XI 1954)

Длительное время в гистологии был распространен взгляд, что дифференцированные нервные клетки не способны к размножению. Согласно этому взгляду, невроны развиваются из невробластов, которые размножаются до тех пор, пока не имеют отростков. Невробласты утрачивают способность к размножению с момента превращения их в невроны, т. е. с момента образования аксонов (2).

Наряду с этим имеются работы, указывающие на возможность размножения нервных клеток у животных в постэмбриональном периоде. Так, Г. А. Коблов (7), описавший кариокинетическое деление нервных клеток симпатических ганглиев взрослых животных, хотя и считал, что размножаются только невробласты, однако допускал возможность существования невробластов в ганглиях взрослых. В. В. Троицкий и М. В. Руденская (14) нашли увеличение количества двуядерных ганглиозных клеток в симпатических узлах кролика после электрораздражения периферической нервной системы. Авторы нередко встречали в верхнем симпатическом узле и g. nodosum взрослых кроликов и собак попарно сближенные клетки в общей капсуле, которые производили впечатление только что отделившихся друг от друга. Найдены некоторые промежуточные стадии этого деления. З. С. Кацнельсон описывает амитотическое деление нервных клеток спинальных ганглиев у тритонов (5). Амитотическое деление нервных клеток в спинномозговых ганглиях щенков 5—7-дневного возраста обнаружила О. П. Ржевуцкая (12). Она описывает формирование и расхождение дочерних ядер. Что касается деления цитоплазмы, то чаще автор находил конечные стадии его — дочерние клетки, расположенные в одной капсуле попарно или группами. Л. Б. Левинсон и М. И. Лейкина (8) изучали нервные клетки коры головного мозга, промежуточного мозга, мозжечка и верхнего шейного узла разных животных. Во всех случаях удавалось наблюдать амитотическое деление ядер, приводящее к появлению двух- и трехядерных клеток. И. С. Ржаницина в интрамуральной нервной системе пищеварительного тракта свиней находила клетки двуядерные, с перетяжкой цитоплазмы и парные, плотно прилегающие друг к другу и как бы повторяющие форму одна другой.

С. Н. Пасько (10) в головном мозгу лошадей, погибших от депрессивной формы нуталлиоза, нашел, наряду с патолого-морфологическими изменениями нервной ткани, регенерацию пирамидальных клеток коры больших полушарий, серого бугра и аммоновых рогов. Амитотическое деление пирамидальных клеток было обнаружено в местах слабого дегенеративного изменения сосудистой системы.

Мы задались целью найти объект, у которого размножение нервных клеток было бы выражено достаточно ярко. В связи с этим мы остановились на сетчатке глаза норок, исходя из априорного положения, что в органе, подвергающемся интенсивным воздействиям среды и находящемся в состоянии высокой функциональной активности, морфологические изменения также должны быть интенсивными. Норка была выбрана еще пото-

му, что она, как большинство хищных, имеет повышенный обмен и сильно развитую нервную систему. По исследованиям Л. П. Каплан, строение невронов мозга хищных характеризуется большой сложностью, уступая по степени дифференцировки только приматам ([3], [4]).

Нами изучалось состояние ганглиозных клеток сетчатки 6-месячных норок. Материал фиксировался в жидкости Буэна, проводился через целлоидин; окраска — гематоксилин-эозином и по Нисслю.

В ганглиозном слое сетчатки норок имеются нервные клетки разной величины — малые, средние и большие, располагающиеся без строгой последовательности по размерам. Ядра в клетках крупные, округлые или овальные, разнообразного строения. В ядре находятся одно, два или несколько ядрышек и хроматофильные зернышки. Одно ядрышко имеет значительные размеры. Иногда видно, что оно сложное, состоящее из нескольких зерен, и что от него тянутся нити к более мелким ядрышкам. При подготовке ядра к делению от крупного ядрышка отделяется дочернее, меньших размеров. Протоплазма небольших клеток узким ободком окружает ядро, воспроизводя его форму. Форма средних и более крупных клеток грушевидная и конусообразная. От вершины клеток отходят первичные дендриты.

Ганглиозные клетки образуют в сетчатке неровный ряд, располагаясь на некотором расстоянии одна от другой в гнездах, образованных мюллеровскими волокнами. Местами клетки собираются в группы, тесно соприкасаясь друг с другом. Между ганглиозными клетками разбросаны глиальные элементы; в сторону краевой вуали отходят аксоны, из которых формируются волокна зрительного нерва. Вещество Ниссля в небольших клетках расположено диффузно, в крупных имеет вид неправильных глыбок, залегающих по периферии. Значительные скопления хроматофильного вещества располагаются у основания первичных дендритов и в базальных частях клеток. Иногда вещество Ниссля, сильно концентрируясь, приобретает вид овальных тел.

Ю. М. Жаботинский указывает, что, по современным данным, вещество Ниссля представляет концентрированный неорганический остов протоплазмы, в котором находятся нуклеопротеиды и органические соединения железа ([[1]], стр. 33—34). Вещество Ниссля характеризуется высоким содержанием рибонуклеиновой кислоты, имеющей большое значение для клеточного обмена вообще и для функции невронов в частности ([1], [6], [9]).

Несмотря на разнообразие структур, амитотическое деление ядер ганглиозных клеток происходит довольно однотипно. Наиболее распространенным способом деления является выпячивание части ядра. Перед этим хроматофильные зернышки располагаются вокруг крупного ядрышка, очерчивая сферическую зону. Затем эта зона начинает расширяться. Несколько позже по границам зернистости происходит выпячивание и отделение части ядра с большим ядрышком в центре. В оставшейся части ядра малое ядрышко вырастает в дальнейшем до размера большого. Таким образом, формирующиеся дочерние ядра являются не одинаковыми. Выпячивающееся из общей ядерной массы дочернее ядро с крупным ядрышком является, повидимому, более активным. Возможно также, что это влияет на характер последующего деления цитоплазмы.

Молодые ядра делящихся клеток расходятся перпендикулярно краевой вуали или параллельно ей. Последнее встречается наиболее часто. Поэтому по мере размножения ганглиозных клеток расстояние между ними уменьшается, могут возникать те скопления, о которых упоминалось ранее.

В связи со значительными размерами молодых ядер, а также особенностями выпячивания «активного» ядра несколько вкось, окончательно сформировавшиеся дочерние ядра располагаются при расхождении несколько в разных плоскостях, что определяет дальнейшее положение делящихся клеток относительно друг друга.

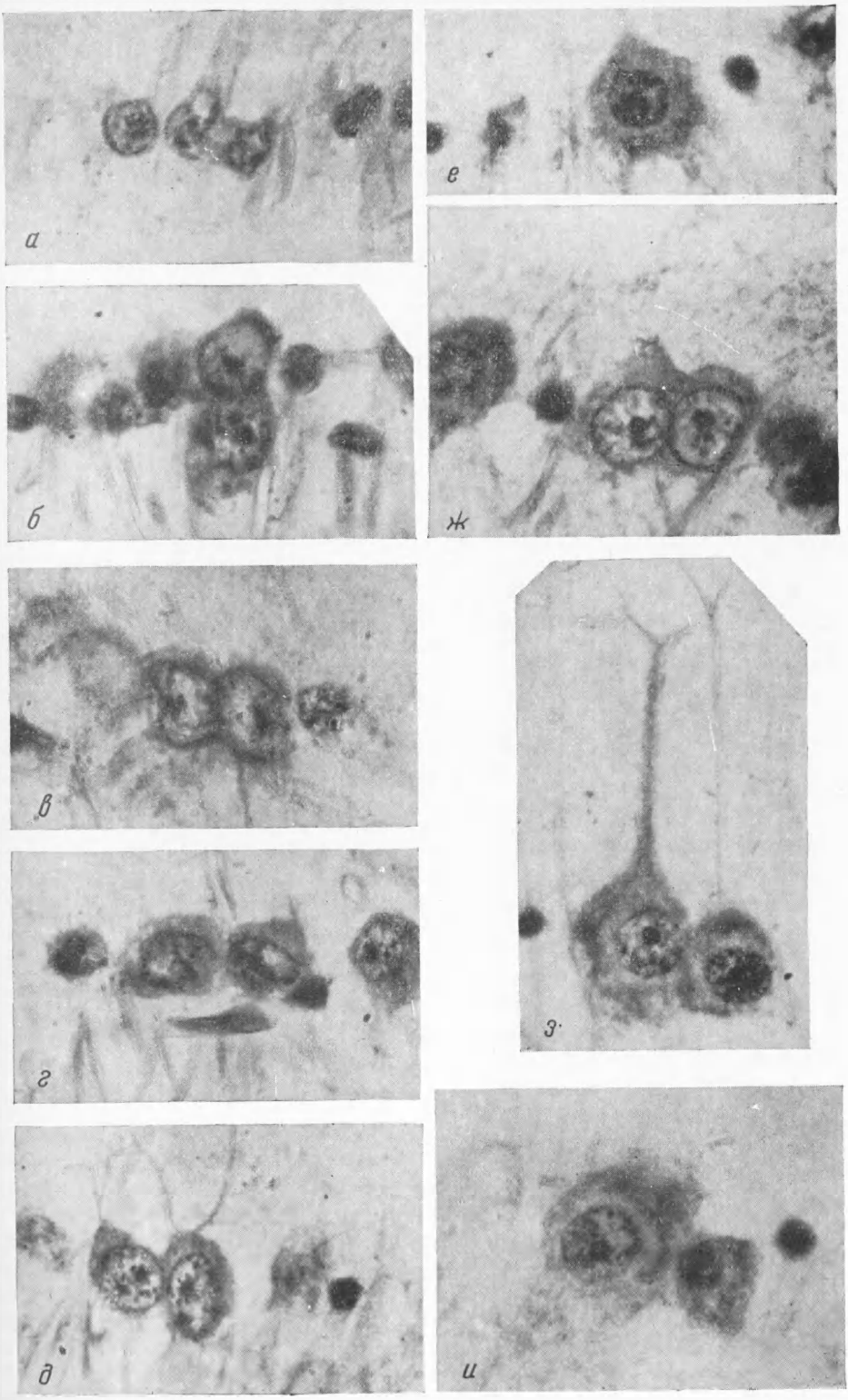


Рис. 1

При расхождении ядер малых клеток вокруг них нарастают ободки протоплазмы, отделяющие одну клетку от другой. При размножении средних и крупных клеток цитоплазма делится на равные или неодинаковые части. При неравномерном делении цитоплазмы неврон как бы почкуется, от большой клетки отделяется малая. Разделению цитоплазмы предшествует усиление на пограничных участках клеток-партнеров концентрации вещества Ниссля и появление светлой полоски, повидимому, уплотненной протоплазмы, по линии которой в дальнейшем и происходит разделение клеток. Клетки, у которых подобное изменение пограничной полосы произошло, остаются некоторое время не разъединенными. Часто в клетках, не закончивших полностью деление и еще сохранивших протоплазматическую связь друг с другом, ядра вступают в стадию последующего амитоза.

В качестве иллюстрации к изложенному приводятся микрофотографии. Все фотоснимки сделаны при одинаковом увеличении (объектив 150, окуляр 5, микрофотоустановка Рейхерта). В левом столбце показано деление малых и небольших клеток, в правом — средних и крупных.

На рис. 1 *а* видно расхождение дочерних ядер в малой клетке. Каждое ядро повторно раздвоено. Над ядрами — конусообразное нарастание протоплазмы, сильнее выраженное с левой стороны, где оно переходит в первичный дендрит; в средней части протоплазма еще не разделилась.

На рис. 1 *б* дочерние ядра расходятся в направлении, перпендикулярном краевой вуали. Нижнее ядро окружено бо́льшим количеством протоплазмы; верхнее, уходящее ядро окружено малым ободком протоплазмы, расположенной в виде шапочки в апикальной части.

На рис. 1 *в* клетки тесно соприкасаются друг с другом. Нарастающие ободки протоплазмы воспроизводят контуры ядер. Ядро каждой стороны увеличено в размерах и находится в стадии последующего амитоза.

На рис. 1 *г* клетки расходятся; окраска протоплазмы каждой клетки интенсивная и гомогенная. Между клетками тянется широкая тонкая полоса общей протоплазмы. Ядро левой клетки находится в состоянии последующего амитоза.

На рис. 1 *д* сформировавшиеся дочерние клетки еще не разошлись. В ядре каждой видно по нескольку ядрышек и хроматофильная зернистость, очерчивающая зоны ядер третьей генерации. От конусообразных выростов протоплазмы отходят первичные дендриты в виде тоненьких жгутиков.

На рис. 1 *е* показана ранняя стадия амитотического деления ядра неврона средней величины.

На рис. 1 *ж* дочерние ядра разошлись и увеличились в объеме; от больших ядрышек отделяются вторичные, малые ядрышки. Вокруг ядер видно нарастание протоплазмы, от вершин которого отходят первичные дендриты в виде еле заметных жгутиков.

На рис. 1 *з* и *и* представлено почкование двух крупных клеток. На рис. 1 *з* вещество Ниссля в виде глыбок и овальных тел расположено по периферии большой клетки; оно также концентрируется на границе между материнской и дочерней клетками. Протоплазма клеток не разделена, так как уплотнение ее пограничного участка еще не произошло. Материнская клетка имеет широкий и длинный первичный дендрит, доходящий до внутреннего зернистого слоя, где он не делится на вторичные. Дочерняя клетка имеет первичный дендрит, похожий по длине и по форме на материнский (на фото неполностью в фокусе). На рис. 1 *и* вещество Ниссля концентрируется около пограничной зоны клеток; уплотнение пограничной полосы протоплазмы еще не произошло и клетки остались не разъединенными. Дочерняя клетка лежит несколько в другой плоскости и полностью не фокусируется.

В сетчатке норок, наряду с амитозом ганглиозных клеток, амитотическое деление претерпевают ядра глиальных элементов сетчатки и зритель-

ного нерва в месте его отхождения, ядра эндотелия формирующихся капилляров, ядра эпителия цилиарных отростков. Картина множественного амитоза соответствует общей интенсивности роста и развития норок исследованного возраста.

Ранее, изучая другие объекты, мы пришли к выводу, что амитотическим делением размножаются клетки, богатые нуклеиновыми кислотами ([13]). Амитотическое деление нервных клеток, богатых рибонуклеиновой кислотой, подтверждает это положение. Возможно также, что амитотическое деление является такой формой размножения, которая не мешает специализированным клеткам, в данном случае нервным, пребывать во время деления в состоянии функциональной активности.

Московский технологический институт
мясной и молочной промышленности

Поступило
24 XI 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] Ю. М. Жаботинский, Нормальная и патологическая морфология вегетативных ганглиев. Изд. АМН СССР, 1953. [2] А. А. Заварзин, А. В. Румянцев, Курс гистологии, М., 1946. [3] Е. Д. Ильина, Звероводство, М., 1952. [4] Л. П. Каплан, Арх. анат., гист. и эмбр., **29**, 2 (1952). [5] З. С. Кацнельсон, ДАН, **76**, № 6 (1951). [6] Б. В. Кедровский, Усп. совр. биол., **31**, 1 (1951). [7] Г. А. Коблов, в книге: Н. Г. Колосов, Некоторые главы по морфологии автономной нервной системы, М., 1948. [8] Л. Б. Левинсон, М. И. Лейкина, ДАН, **84**, № 1 (1952). [9] П. В. Макаров, Основы цитологии, М., 1953. [10] С. Н. Пасько, ДАН, **91**, № 5 (1953). [11] И. С. Ржаницина, Усп. совр. биол., **38**, 1 (4), (1954). [12] О. П. Ржевуцкая, ДАН, **87**, № 3 (1952). [13] С. И. Тереза, ДАН, **93**, № 3 (1953). [14] В. В. Троицкий, М. В. Руденская, ДАН, 71, № 1 (1950).