

М. А. БЕЛЕНЬКИЙ

**УЛЬТРАСТРУКТУРА ОКОНЧАНИЙ НЕЙРОСЕКРЕТОРНЫХ
ВОЛОКОН В ЗАДНЕЙ ДОЛЕ ГИПОФИЗА БЕЛЫХ МЫШЕЙ
В УСЛОВИЯХ ДЛИТЕЛЬНОЙ СОЛЕВОЙ НАГРУЗКИ**

(Представлено академиком Е. М. Крепом 6 IV 1971)

Экспериментальный подход к изучению структуры и ультраструктуры задней доли гипофиза (з.д.г.) во многом способствовал правильному пониманию гистофизиологии этого органа. В литературе достаточно подробно освещены изменения ультраструктуры з.д.г. при введении гистамина, при эфирном наркозе, кровопускании, действии ионизирующей радиации, дегидратации, вызванной лишением животных питьевой воды или ее заменой гипертоническими солевыми растворами (¹⁻⁸). Во всех известных нам работах, за исключением наших предшествующих сообщений (^{5, 7}), изменения ультраструктуры з.д.г. изучены лишь при кратковременном экспериментальном воздействии, стимулирующем функцию гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы (г.г.н.с.), и отсутствуют сведения об изменениях ультраструктуры этого органа в процессе приспособления животных к разнообразным, но длительным экспериментальным воздействиям. В настоящей работе обобщаются данные, полученные в нескольких сериях опытов при изучении ультраструктуры окончаний нейросекреторных волокон (н.с.о.) у животных, приспособляющихся к длительной солевой нагрузке. Согласно схеме опыта, ранее разработанного в нашей лаборатории (^{9, 10}), подопытные животные — половозрелые белые мыши (самцы) получали в качестве питья 5% раствор хлористого натрия и сухой корм. Животных забивали путем декапитации на 3, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20 и 32 сутки опыта; з.д.г. фиксировали 1% раствором четырехоксида осмия или 6,5% раствором глутаральдегида с постфиксацией 1% раствором четырехоксида осмия и заключали в эпон и аралдит. Ультратонкие срезы изучены под электронным микроскопом JEM-7. Ультраструктура н.с.о. у интактных белых мышей была неоднократно описана нами (^{5, 7, 11-13}) и другими исследователями (¹⁴).

Большинство н.с.о. у интактных животных содержит значительное количество лежащих тесно друг к другу нейросекреторных гранул, среди которых можно выделить несколько типов (рис. 1): 1) элементарные гранулы, состоящие из оболочки и гомогенного электронноплотного центра; 2) зернистые гранулы, содержащие умеренно осмиофильный мелкозернистый материал; их размеры превышают размеры элементарных гранул; 3) распадающиеся гранулы, образующиеся путем фрагментации оболочки и содержимого зернистых и, возможно, элементарных гранул; 4) гранулы «тени», представляющие собой лишенные оболочки скопления мелкозернистого слабо осмиофильного материала нейросекреторных гранул; 5) остаточные гранулы, лишенные центрального материала и образующиеся из зернистых гранул путем растворения их содержимого или, возможно, из элементарных гранул при постепенном уменьшении размеров центрального материала при сохранении его плотности. В н.с.о. у

интактных животных элементарные гранулы составляют не более 25—30% от общего числа гранул. Большинство нейросекреторных гранул является зернистыми гранулами; другие типы гранул встречаются намного реже. Синаптические пузырьки в н.с.о. у интактных животных содержатся в небольшом количестве. Гораздо реже встречаются н.с.о. с большими скоплениями синаптических пузырьков и еще реже н.с.о., содержащие только последние.

В н.с.о. в начале опыта (3, 6, 8 сутки) наблюдается выраженное уменьшение количества нейросекреторных гранул и увеличение содержания синаптических пузырьков (рис. 2). При этом в большинстве н.с.о. резко снижается плотность расположения нейросекреторных гранул. Кроме того, заметно изменяется качественный состав нейросекреторных гранул. Так, на 6 сутки опыта процент элементарных гранул снижается до 5, а во многих н.с.о. они вообще отсутствуют. В н.с.о. содержатся зернистые, распадающиеся гранулы, гранулы «тени», умеренное количество остаточных гранул. Многие н.с.о. содержат лишь единичные нейросекреторные гранулы или вообще лишены их. Почти во всех н.с.о. содержится значительное количество синаптических пузырьков. Последние распределены диффузно по всему окончанию или образуют агрегаты, нередко соприкасающиеся с плазмалеммой н.с.о. в местах ее контакта с сосудами и реже питуцитами. При этом синаптические пузырьки иногда вступают в непосредственный контакт с плазмалеммой и даже «встраиваются» в нее. Изредка наблюдаются картины, которые можно трактовать как фрагментацию плазмалеммы н.с.о. в местах внедрения синаптических пузырьков. В этих случаях она имеет неровные контуры, и при больших увеличениях не выявляется характерная для остальных участков трехслойность элементарной мембраны н.с.о. Отдельные н.с.о. вообще не содержат ни нейросекреторных гранул, ни синаптических пузырьков, в них обнаруживаются единичные митохондрии и расширенные нейротрубочки.

Обычно н.с.о., содержащие нейросекреторные гранулы или лишенные последних, располагаются группами по несколько в каждой. Это создает определенную мозаичность препаратов, которая сохраняется на всем протяжении опыта.

Н.с.о. с большим количеством нейросекреторных гранул чаще обнаруживаются на границе с промежуточной долей гипофиза, а также вблизи соединительнотканной оболочки, покрывающей дорсальную поверхность з.д.г.

Начиная с 10 суток опыта наблюдается постепенное накопление нейросекреторных гранул в нейросекреторных волокнах и их окончаниях (рис. 3, 4). При этом заметно увеличивается, в сравнении с предшествующими сроками опыта, количество н.с.о., содержащих нейросекреторные гранулы, увеличивается плотность расположения гранул в н.с.о. и, кроме того, заметно увеличивается количество элементарных гранул. Так, на 12 сутки опыта в отдельных н.с.о. содержится до 15% элементарных гранул; на 18 сутки их около 25%. К 32 суткам процент элементарных гранул несколько снижается (около 20%), но зато заметно возрастает общее содержание нейросекреторных гранул в н.с.о. Следует подчеркнуть, что даже на 32 сутки опыта количество нейросекреторных гранул в пределах каждого окончания и количество н.с.о., содержащих нейросекреторные гранулы, значительно ниже контрольного уровня и многие н.с.о. заполнены синаптическими пузырьками.

У подопытных животных, особенно начиная с 6 суток опыта, наблюдается набухание нейротрубочек. Часть из них имеет цилиндрическую форму и заполнена слабо осмиофильным гомогенным материалом, другие напоминают пузырьки или цистерны и часто вообще лишены электронноплотного содержимого. К 18 суткам опыта количество набухших нейротрубочек заметно снижается.

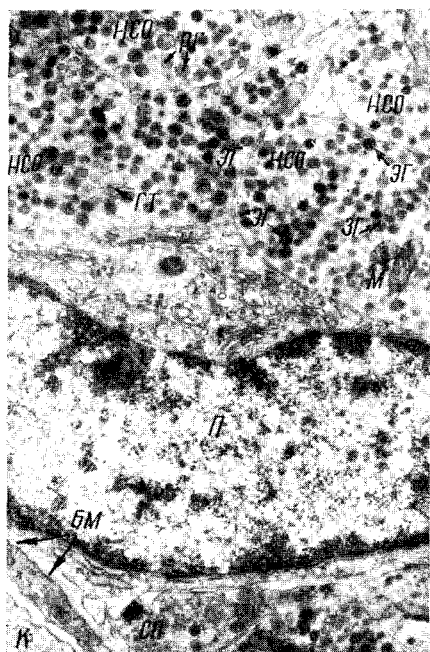


Рис. 1

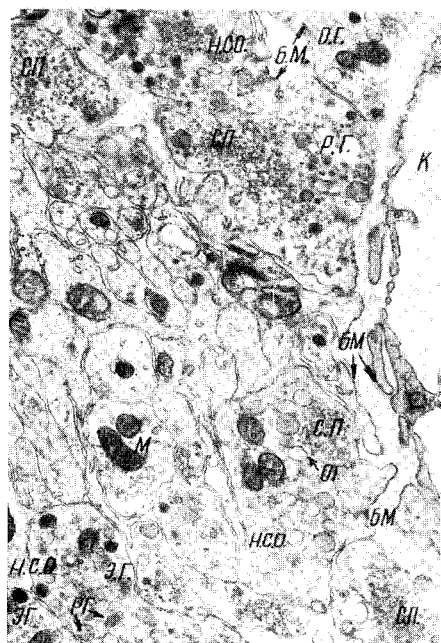


Рис. 2

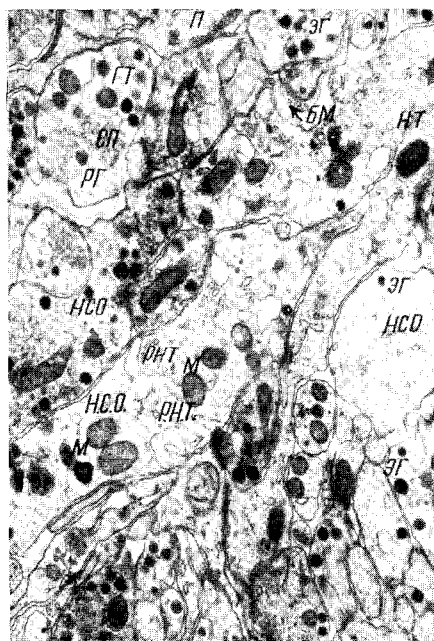


Рис. 3

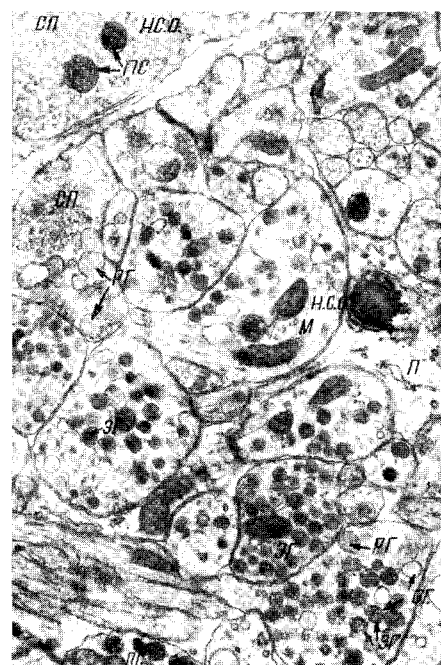


Рис. 4

Рис. 1. З.д.г. intactной белой мыши. н.с.о.—нейросекреторные окончания, с.п.—синаптические пузырьки; м.—митохондрии, э.г.—элементарные, з.г.—зернистые, п.г.—распадающиеся нейросекреторные гранулы, г.г.—гранулы «тени», к.—капилляр, б.м.—базальная мембрана, п.—питуицит. 28 000 ×. Такие же обозначения на рис. 2, 3, 4

Рис. 2. З.д.г. подопытной мыши, 6 сутки опыта. о.г.—остаточные гранулы. 28 000 ×

Рис. 3. З.д.г. подопытной мыши, 18 сутки опыта. н.т.—нейротрубочки, р.н.т.—расширенные нейротрубочки. 28 000 ×

Рис. 4. З.д.г. подопытной мыши, 32 сутки опыта. п.с.—полиморфные структуры. 28 000 ×



Рис. 1. А — архиспориальная комплексная клетка в пыльнике F_1 пшенично-пырейного гибрида № 641. На «архиспориальном» полное ядро в стадии зиготемы — пахинема, на «тапетальном» — два тапетальных ядра в интерфазе; Б — нормальная архиспориальная клетка и В — нормальная (двуядерная) тапетальная клетка того же гибрида; Г — архиспориальная комплексная клетка в пыльнике того же гибрида (на «архиспориальном» полное ядро в зиготе, на «тапетальном» полное одно тапетальное ядро); Д — архиспориальная комплексная клетка того же гибрида (два ядра в профазе мейоза, разделившиеся в результате сегрегации геномов, и два тапетальных ядра с характерной сетчатой структурой), близкая по форме к клеткам первичного архиспория; Е — архиспориальная клетка из пыльника F_1 пшенично-ржаного гибрида на стадии профазы мейоза, дифференцирующаяся в образование типа зародышевого мешка (произошла определенная сегрегация цитоплазмы, которая разместила ядра и ядерные элементы по плану зародышевого мешка и придала ядрам определенную структуру); Ж — воспроизводящие деление (алейроновые клетки в зерновке (F_0) отдаленного гибрида пшеницы); З, И — архиспориальная (з) и тапетальная (и) клетки из пыльника F_1 пшенично-ржаного гибрида, на обеих клетках видна дифференциация оболочек. В архиспориальной клетке профазы мейоза

В н.с.о. в начале опыта увеличивается количество митохондрий, а также их размеры. На 6, 8 сутки опыта во многих н.с.о. средних размеров, содержащих небольшое количество нейросекреторных гранул или только синаптические пузырьки, число митохондрий достигает 10—12, а в отдельных н.с.о. 15—20 (в контроле до 5—7 митохондрий). К 18, 20, 32 суткам количество митохондрий несколько уменьшается, но не достигает уровня в контроле. В н.с.о. у контрольных и особенно подопытных животных на поздних сроках опыта нередко обнаруживаются особые полиморфные включения нескольких типов, подробно описанные в одном из наших предшествующих сообщений (¹³).

Полученные в настоящей работе данные о наличии в з.д.г. интактных и подопытных животных н.с.о., содержащих нейросекреторные гранулы или лишенных последних, видимо, указывают на определенную асинхронность в функционировании н.с.о., а следовательно, и нейросекреторных клеток в целом. Обнаруженные на 6—12 и даже на 18 сутки опыта н.с.о., лишенные нейросекреторных гранул, а иногда и синаптических пузырьков, свидетельствуют о том, что отдельные нейросекреторные клетки находятся в состоянии функционального истощения. Эти выводы вполне согласуются с данными, полученными в нашей лаборатории при изучении ультраструктуры нейросекреторных клеток (¹⁵).

Приведенные в настоящей работе данные о существовании локальных зон деструкции плазмалеммы н.с.о. в местах внедрения синаптических пузырьков, возможно, указывают на участие последних в изменении проницаемости плазмалеммы н.с.о. в момент активного транспорта нейроморфогенов, что вполне согласуется с гипотезой Келле (¹⁶).

Хотя подопытные животные постепенно приспособляются к условиям эксперимента, все же даже на поздних сроках опыта (18, 20, 32 сутки) ультраструктура н.с.о. значительно отличается от контроля и имеются отчетливые признаки повышенной функциональной активности нейросекреторных клеток г.г.н.с. Это полностью согласуется с результатами светооптических исследований, выполненных в нашей лаборатории (¹⁰). Видимо, приспособление животных к дегидратации гипертоническими солевыми растворами в значительной степени обеспечивается за счет компенсаторных возможностей г.г.н.с. Кроме того, не исключено участие в этом процессе других механизмов, в частности, связанных в регуляцией обмена натрия.

Институт эволюционной физиологии и биохимии
им. И. М. Сеченова
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
19 III 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ S. L. Palay, Anat. Rec., **121**, 3, 348 (1955). ² J. F. Hartmann, Zs. Zellforsch., **48**, 3, 291 (1958). ³ R. Barer, H. Heller, K. Lederis, Proc. Roy. Soc. B, **158**, 972, 388 (1963). ⁴ А. А. Войткевич, И. И. Дедов, ДАН, **169**, 5, 1230 (1966). ⁵ М. А. Беленький, Экспериментально-гистологическое исследование нейрогипофиза. Кандидатская диссертация, Л., 1967. ⁶ A. R. Daniel, K. Lederis, J. Endocrinol., **34**, 1, 91 (1966). ⁷ М. А. Беленький, Тр. Лен. общ. анат., гистол. и эмбриол., в. 1, 16 (1969). ⁸ J. L. Boudier, J. A. Bodier, D. Picard, Zs. Zellforsch., **108**, 3, 357 (1970). ⁹ И. А. Красновская, А. Л. Поленов, Пробл. эндокринол. гормонотерапии, **7**, 5, 18 (1961). ¹⁰ И. А. Охонская, Функциональная морфология гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы белых мышей в условиях длительной солевой нагрузки. Кандидатская диссертация, Л., 1969. ¹¹ А. Л. Поленов, М. А. Беленький, ДАН, **154**, № 4, 940 (1964). ¹² М. А. Беленький, Сборн. Электронная микроскопия клеток животных, «Наука», 1966, стр. 26. ¹³ М. А. Беленький, ДАН, **186**, № 3, 695 (1969). ¹⁴ Y. Oota, J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, **4**, 10, 1, 155 (1963). ¹⁵ Ю. И. Сенчик, Электронномикроскопическое исследование супраоптического ядра белых мышей. Кандидатская диссертация, Л., 1969. ¹⁶ G. B. Koelle, Nature (London), **190**, 208 (1961).