

М. В. УТРЮМОВ

УЛЬТРАСТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ МИТОТИЧЕСКИ ДЕЛЯЩИХСЯ ПИТУИЦИТОВ

(Представлено академиком Е. М. Крепом 23 V 1972)

Хорошо известно, что в условиях хронической активации функций гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы происходит заметное увеличение митотической активности глиальных элементов задней доли гипофиза — питуицитов (¹) и даже появляются картины патологических митозов (²). В известной нам литературе нет указаний об электронномикроскопических исследованиях митотически делящихся клеток глии ц.н.с., а также питуицитов. Большинство электронномикроскопических исследований, посвященных изучению митотически делящихся клеток, выполнено на тканях с повышенной естественной или стимулированной митотической активностью. Задачей нашей работы было изучение ультраструктурной организации митотически делящихся питуицитов.

Изучена задняя доля гипофиза интактных и дегидратированных половозрелых крыс-самцов линии Wistar весом 125—160 г. Подопытные животные в течение 25 дней получали вместо питьевой воды 2,5% раствор хлористого натрия. Материал фиксировали 2,5% глютаральдегидом с постфиксацией 1% раствором четырехоксида осмия. Серийные срезы исследованы под электронным микроскопом JEM-7.

В полученном материале обнаружены два митотически делящихся питуицита овальной формы размером до $10 \times 20 \mu$. В отличие от большинства питуицитов, находящихся в интерфазе, они лишены на препаратах отростков, однако на их поверхности много коротких инвагинаций цитоплазмы. В одной из клеток хромосомы неправильной формы, образованные хаотически лежащими фибриллами толщиной около 100 Å, веерообразно расположены по периферии (рис. 1). Такое расположение хромосом типично для клеток, находящихся в метафазе или анафазе (³). Фибриллярный материал в пределах каждой хромосомы распределен неравномерно.

Кинетохоры имеют вид пластинчатых или серповидных скоплений осмиофильного материала шириной около 600 Å и длиной 0,25 μ с неотчетливыми границами. Они отделены от основного хромосомного материала нечетко выраженным светлым промежутком шириной примерно 250 Å. К кинетохорам подходят пучки из 3—6 параллельно идущих микротрубочек диаметром 200—250 Å, проходящие через осмиофильную пластину и попадающие в светлый промежуток. Дальнейшего проникновения микротрубочек в материал хромосомы проследить не удастся (рис. 2а). Кинетохоры различных клеток (HeLa, фибробласты и других) имеют сходное строение и представляют собой осмиофильную пластину длиной 0,1—0,5 μ и толщиной 200—450 Å, отделенную от хромосомного материала светлым промежутком шириной 150—600 Å (⁴⁻⁶). В некоторых клетках в области кинетохоров дозначительно различается осмиофильный слой, прилежащий к хромосомным волокнам, и, возможно, из них состоящий (⁷). Кинетохоры связаны с несколькими микротрубочками, которые проходят через внешний, а иногда через средний и внутренний слои (⁷). Таким образом, кинетохоры питуицитов в основном аналогичны по строению кинетохорам других клеток. Отсутствие у них отчетливого внутреннего осмиофильного

слоя, возможно, объясняется слиянием его с собственно хромосомным материалом. Наши результаты согласуются с данными литературы о существовании «хромосомных» и «центральных» микротрубочек⁽⁵⁾, так как кроме связанных с кинетохорами были обнаружены упорядоченно лежащие микротрубочки, проникающие в хромосомы.

Кроме микротрубочек выявлены особые трубчатые структуры с умеренноосмиофильным содержимым диаметром 300–600 Å и длиной на срезах около 0,2 м, названные нами макротрубочками. Они располагаются недалеко от хромосом поодиночке или собраны в пучки, включающие до 50 макротрубочек (рис. 2*б*). Наблюдаются картины непрерывного перехода макротрубочек в пузырьки диаметром 600 Å с гомогенным умеренноосмиофильным содержимым и мембраной, усеянной снаружи электронноплотными зернами (рис. 2*е*). В известных нам электронномикроскопических исследованиях митотических делящихся клеток и интерфазных питуицитов макротрубочки не были обнаружены^(8, 9). В интерфазных питуицитах пузырьки диаметром 600 Å, усеянные электронноплотными зернами, связаны с канальцами аппарата Гольджи, что, возможно, указывает на сходство микротрубочек с элементами последнего.

Единичные фибриллы толщиной 100 Å хаотически разбросаны по всей клетке; однако они образуют массивные радиально направленные пучки, с двух противоположных сторон примыкающие к центральной зоне (рис. 3). По ходу некоторых фибрилл равномерно распределены электронноплотные зерна. Подобные фибриллы обнаружены лишь в единичных интерфазных питуицитах и в основном располагаются в их отростках.

В митотически делящихся питуицитах обнаружено крупное скопление митохондрий в центральной зоне и небольшие группы митохондрий по периферии клетки и вокруг хромосом. Чаще встречаются овальные, округлые или вытянутые митохондрии небольшого размера (0,4–0,7 м) с многочисленными преимущественно поперечно ориентированными кристами и матриксом повышенной электронной плотности. Вероятно, эти митохондрии находятся в активном функциональном состоянии⁽¹⁰⁾. Некоторые кристы таких митохондрий имеют вид четок или мелких пузырьков. Реже встречающиеся митохондрии с разрушенными кристами и с мелкогранулярным матриксом, по-видимому, отражают процессы их дегенерации (рис. 3). В биохимических исследованиях показано, что энергия для синтетических процессов, происходящих в интерфазе, для структурных перестроек и движений во время митоза генерируется в течение интерфазы⁽¹¹⁾. Нам известно небольшое количество морфологических работ, затрагивающих вопросы тонкого строения и характера распределения митохондрий во время митоза: в одних работах отмечено полное отсутствие митохондрий в зоне митотического аппарата, в других продемонстрировано увеличение количества митохондрий с расширенными кристами^(12, 13). Мы предполагаем, что наши данные свидетельствуют об активной роли митохондрий в процессе митоза.

По периферии питуицитов и вокруг хромосом сосредоточены многочисленные одноконтурные оптически пустые вакуоли размером до 0,5 м, имеющие овальную, вытянутую или полигональную форму. Встречаются как совершенно гладкие вакуоли, так и несущие на небольших участках своей поверхности электронноплотные зерна, напоминающие рибосомы и обуславливающие сходство таких вакуолей с элементами гранулярной эндоплазматической сети. Внутри многих вакуолей содержатся одно- или двухконтурные пузырьки размером от 500 до 2500 Å, пустые или заполненные гомогенным осмиофильным веществом (рис. 3). Удалось проследить переходные формы от инвагинации мембран вакуолей до пузырьков, находящихся в их просвете. Обнаружены переходы трубчатых образований в гладкие или несущие рибосомоподобные частицы вакуоли (рис. 2*г*). В интерфазных питуицитах подобные вакуоли отсутствуют. Наряду с вакуолями встречаются несколько расширенные типичные каналцы эндо-

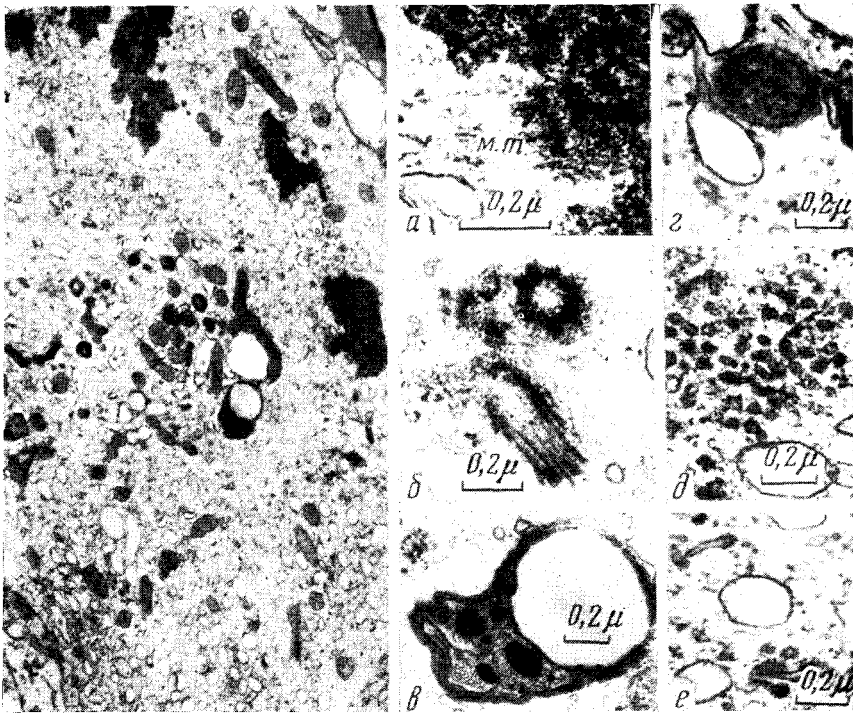


Рис. 1

Рис. 2

Рис. 1. Общий вид митотически делящегося питуицита: 8200 ×

Рис. 2. Ультраструктуры митотически делящегося питуицита. а — кинетохор (мт — микротрубочки); б — центриоли; в — лизосома; г — переход трубчатого образования в вакуоль с рибосомоподобными частицами; д — поперечно перерезанный пучок макротрубочек; е — переход макротрубочек в пузырьки, усиленные электроплотными зернами

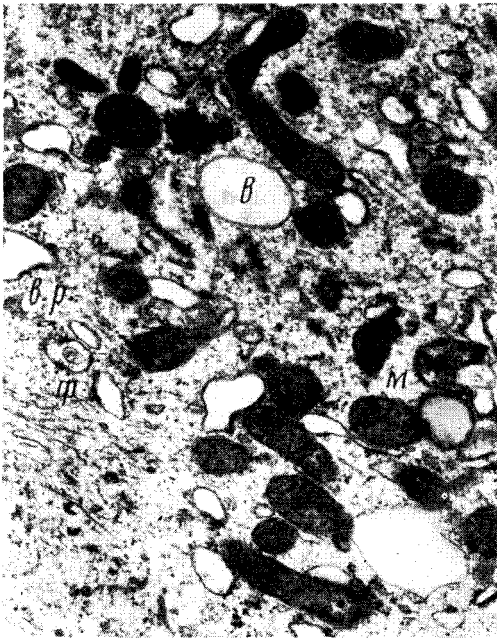


Рис. 3

Рис. 3. Центральная зона митотически делящегося питуицита, м — митохондрии, ф — фибриллы, в — вакуоли с хлопьевидным веществом, в.р. — вакуоли с рибосомоподобными зернами; 22000 ×



Рис. 4

Рис. 4. Фрагмент питуицита, находящегося в интерфазе. Центриоли (ц) располагаются около хорошо развитого аппарата Гольджи (а.Г.); 28000 ×

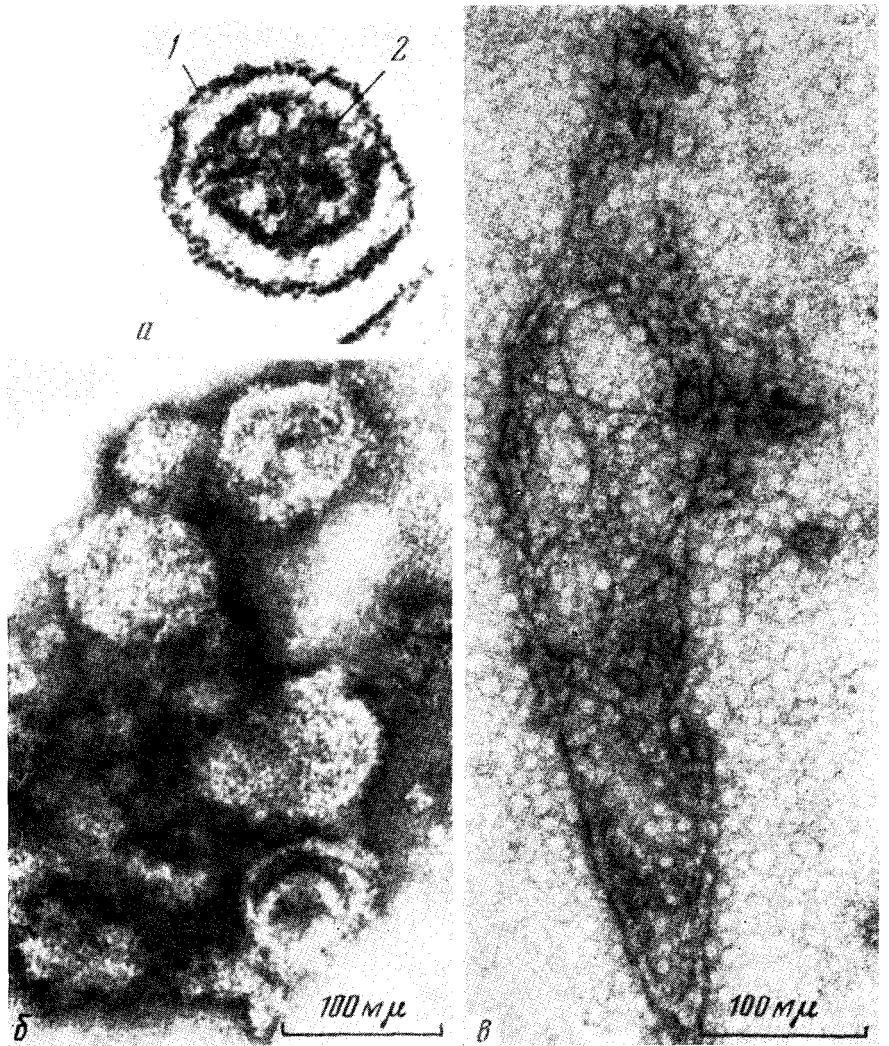


Рис. 1. Электронная микрофотография вируса, выделенного из плазмы обезьян, больных лейкезом. а — вирион (1 — оболочка, 2 — нуклеонд), ультратонкий срез; б — полуразрушенные вирионы, в — рибонуклеиновые тики после обработки препаратов вируса 0,5% леионым детергентом NP 40. 400000 ×

плазматической сети. Интересно отметить, что в клетках некоторых тканей в профазе происходит разрушение ядерной оболочки, а цитоплазма заполняется многочисленными вакуолями и цистермами эндоплазматической сети, которые в конце митоза окружают хромосомы и дают начало ядерной оболочке (³, ⁴). Возможно, наблюдаемые нами вакуоли тоже являются производными ядерной оболочки.

В центральной зоне попеременно с митохондриями лежат структуры, идентичные по строению лизосомам (рис. 3 и 2в). В области преимущественной локализации таких структур в клетках HeLa гистохимически продемонстрирована активность кислой фосфатазы, что косвенно подтверждает вывод об их лизосомальной природе (⁴). Накопление рибосом и тенденцию к образованию из них полисом, отмеченные в лимфоцитах тимуса (¹³), продемонстрировать не удалось, так как оказалось невозможным отличить рибосомы и полисомы от поперечно перерезанных фибрилл или их пучков. Вблизи от центральной зоны обнаружены овальные одноконтурные вакуоли размером 0,5 μ , содержащие хлопьевидный умеренно осmioфильный материал (рис. 3). По всей клетке, но чаще по ее периферии, разбросаны гранулы диаметром 1000–1200 Å с оболочкой и электронноплотным центром, в котором иногда выявляются пузырьки размером 200 Å. Между мембраной и центральным веществом прослеживается узкий светлый промежуток. Гранулы чаще лежат группами по 3–4. В интерфазных питуицитах такие гранулы не были обнаружены.

В известной нам литературе нет описания центриолей в питуицитах. Центриоли на ультратонких срезах митотически делящихся питуицитов не были обнаружены и изучены нами в интерфазных питуицитах у интактных животных. Они обычно расположены около ядра в зоне хорошо развитого аппарата Гольджи (рис. 4). Парные центриоли лежат под прямым углом друг к другу и представляют собой полые цилиндры высотой 0,56 μ , наружным диаметром 0,25 μ и внутренним 0,09 μ . На поперечном разрезе центриоль выглядит как многолопастное колесо, в котором лопасти, предельные девятые триплетами, образуют угол около 30° с касательной к окружности. Промежутки между триплетами заполнены осmioфильным материалом (рис. 2б). Выраженное перичентриолярное тельце отсутствовало, что также характерно для других клеток в интерфазе (¹³).

Таким образом, строение хромосом, кинетохоров, центриолей, микротрубочек и наличие многочисленных вакуолей, несущих на своей поверхности электронноплотные зерна, обуславливают сходство митотически делящихся питуицитов с другими клетками. В известных нам электронномикроскопических исследованиях питуицитов и митотически делящихся клеток не были обнаружены микротрубочки и гранулы диаметром 1000–1200 Å, а также не акцентируется внимания на большой концентрации митохондрий, находящихся, по-видимому, в активном функциональном состоянии.

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

Поступило
13 V 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ F. S. Stutinsky, Arch. Anat. Mikroskop. et Morph. Exp., 46, 93 (1957).
² А. Л. Поленов, Арх. анат., гистол. и эмбриол., 44, 93 (1963). ³ И. А. Алов, А. И. Брауде, М. Е. Аспиз, Основы функциональной морфологии клетки, 1969.
⁴ E. Robbins, N. K. Gonatas, J. Cell Biol., 21, 429 (1964). ⁵ B. R. Brinkley, E. Stubblefield, Advances in Cell Biol., 1, 119 (1970). ⁶ P. Harris, J. Cell Biol., 14, 475 (1962). ⁷ D. E. Comings, T. A. Okada, Exp. Cell Res., 67, 97 (1971). ⁸ J. Krsulovic, G. Bruckner, Zs. Zellforsch., 99, 240 (1969). ⁹ М. В. Угрюмов, Матер. XIII конфер. студентов и аспирантов морфол. кафедр и лаб. Ленингр. высш. учебн. завед. и н.-и. инст., 1970, стр. 69. ¹⁰ Ю. И. Сенчик, Электронномикроскопическое исследование супраоптического ядра белых мышей. Кандидатская диссертация, Л., 1969. ¹¹ Р. Г. Цанев, Г. Г. Марков, Биохимия клеточного деления, 1964. ¹² С. Я. Залкинд, Руководство по цитологии, 2, 199 (1966). ¹³ R. G. Murray, A. S. Murray, A. Pizzo, J. Cell Biol., 26, 601 (1970).