

М. А. БЕЛЕНЬКИЙ, В. К. ЧЕТВЕРУХИН

**УЛЬТРАСТРУКТУРА КАПИЛЛЯРОВ НАРУЖНОЙ ЗОНЫ
СРЕДИННОГО ВОЗВЫШЕНИЯ ЛЯГУШКИ *RANA TEMPORARIA*
В ПРОЦЕССЕ МЕТАМОРФОЗА**

(Представлено академиком Е. М. Кренсом 12 VII 1972)

Хорошо известна важная роль портальной системы гипофиза в реализации гипоталамического контроля трофных функций передней доли гипофиза (¹). В портальной системе гипофиза можно выделить два сплетения капилляров: первичное, расположенное в наружной зоне (н.з.) срединного возвышения (с.в.) и вторичное — представленное капиллярами передней доли гипофиза. Они соединены между собой так называемыми портальными венами (²). Особый интерес представляют капилляры первичного портального сплетения, поскольку именно с ними контактируют многочисленные окончания нервных волокон, принадлежащих различным гипоталамическим формациям. Из этих окончаний в капилляры первичного портального сплетения поступают непосредственно связанные с регуляцией функции передней доли гипофиза так называемые пептидные гипофизотропные нейrogормоны (releasing-факторы), а также моноамины.

Вопрос о формировании нейроваскулярных связей в н.з. с.в. в раннем онтогенезе позвоночных до последнего времени изучался преимущественно светооптически (³⁻⁶). Лишь в отдельных электронно-микроскопических работах описывается формирование капилляров первичного портального сплетения (⁷⁻⁹). Задача настоящего исследования — изучение ультраструктуры капилляров первичного портального сплетения у *R. temporaria* во время метаморфоза, когда наблюдается интенсивное вращение капилляров в н.з. с.в. и формирование нейроваскулярных связей.

В данной работе изучены личинки лягушки *R. temporaria* до метаморфоза, в разгар метаморфоза и непосредственно после метаморфоза (13, 21 и 25 стадии развития (¹⁰)). Гипоталамическую область мозга и гипофиз фиксировали глутаральдегидом с постфиксацией четырехокисью осмия и заключали в Эпон-812. Ультратонкие срезы изучали в электронном микроскопе JEM-7.

Рис. 1. Фрагмент капилляра первичного портального сплетения личинки лягушки до метаморфоза. В цитоплазме эндотелиальных клеток (э.к.) много пузырьков (п.), сходных с линцитозными. Стрелками показаны пузырьки с мелкозернистым осmioфильным материалом. Внутренняя базальная мембрана (в.б.м.) слабо выражена. н.б.м. — наружная базальная мембрана; э — эритроцит; ф — фибробласт; п.к.п. — перикапиллярное пространство; к — коллагеновые волокна. 29000 ×

Рис. 2. Капилляр из н.з. с.в. личинки лягушки в разгар метаморфоза. «Интерваскулярные каналы» (указано стрелками). П.э. — поры в эндотелии. 20400 ×. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Рис. 3. Капилляр первичного портального сплетения лягушки после метаморфоза. В эндотелиальных клетках хорошо развита гранулярная эндоплазматическая сеть (э.с.), много митохондрий (м). Заметно увеличивается количество пор. я — ядро. 18000 ×. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Рис. 4. Поры на тангенциальном разрезе эндотелиальной клетки. 22000 × (а) и пучок микротрубочек (м.т.) в цитоплазме эндотелиальной клетки. 26000 × (б)



Рис. 1



Рис. 2

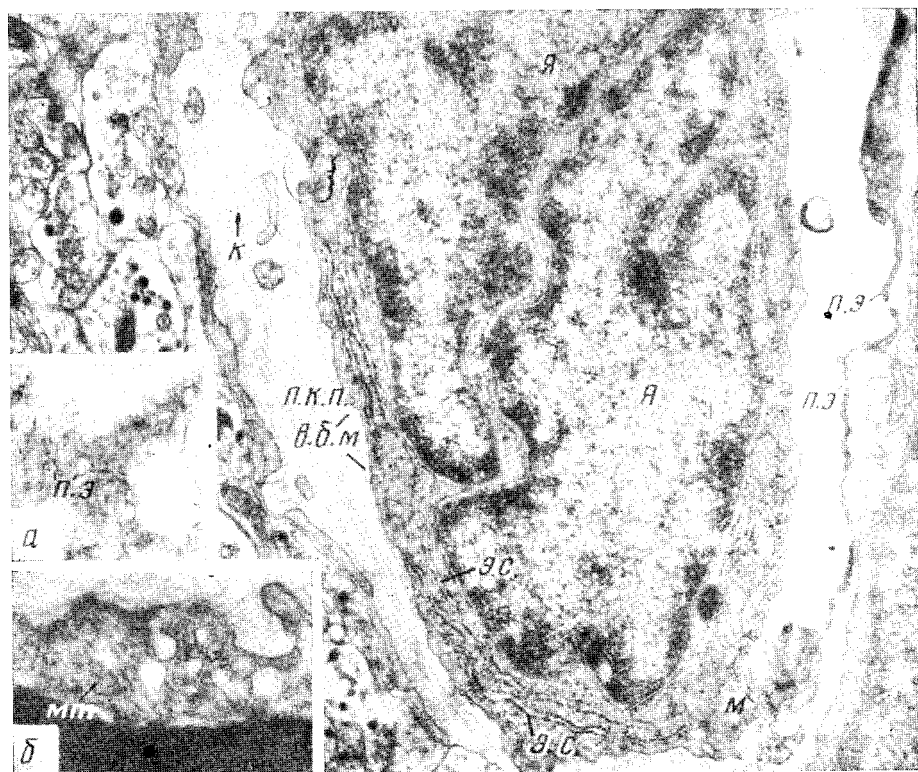


Рис. 3

Рис. 4

Капилляры первичного портального сплетения у личинок 13 стадии лишь незначительно вдаются в ткань н.з. с.в. Они образованы уплощенными эндотелиальными клетками с овальными или вытянутыми ядрами. В их цитоплазме содержится значительное количество цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума, полисомы, обнаруживаются элементы аппарата Гольджи, митохондрии овальной или палочковидной формы с матриксом умеренной плотности и хорошо выраженными кристами. Местами в цитоплазме обнаруживаются группы микротрубочек диаметром приблизительно 250 Å. Особенностью ультраструктуры эндотелиальных клеток является наличие большого количества овальной или неправильной формы пузырьков обычно без осмиофильного содержимого размером до 5000 Å. По расположению в цитоплазме эндотелиальных клеток они напоминают так называемые пиноцитозные пузырьки, но отличаются от них большими размерами и полиморфизмом (рис. 1). В истонченных местах в эндотелиальных клетках обнаруживаются поры, имеющие типичное для сосудов эндокринных и некоторых висцеральных органов строение (¹¹) (рис. 4a).

Интересно отметить, что непрерывная внутренняя базальная мембрана, примыкающая к эндотелию, практически отсутствует у личинок 13 стадии развития. Единичные ее фрагменты определяются лишь в местах контакта эндотелиальных клеток с фибробластами (рис. 1). Ширина перикапиллярного пространства варьирует в широких пределах. В нем содержатся тела и отростки фибробластов, умеренное количество коллагеновых волокон толщиной около 100 Å с нечетливо выраженной поперечной исчерченностью (рис. 1). Наружная базальная мембрана, отделяющая перикапиллярное пространство от ткани н.з. с.в., хорошо выражена на всем своем протяжении и представляет собой скопление мелкозернистого умеренно осмиофильного материала шириной 500—700 Å. Наружная базальная мембрана в целом имеет слегка волнистый характер. Иногда она образует неглубокие вдавления в н.з. с.в. (рис. 1.).

У личинок 21 стадии развития капилляры первичного портального сплетения довольно глубоко проникают в н.з. с.в. (рис. 2). Эндотелий капилляров более уплощенный, несколько увеличивается количество пор, но зато почти полностью исчезают крупные пузырьки, сходные по расположению в клетке с пиноцитозными пузырьками (рис. 2). Такие крупные пузырьки могут быть связаны с интенсивным транспортом различных продуктов через стенку капилляров в момент, когда поры еще недостаточно развиты. Также не исключено, что эти пузырьки могут иметь отношение и к формированию внутренней базальной мембраны, поскольку они иногда содержат мелкозернистый умеренно осмиофильный материал, сходный с материалом базальных мембран. Такие крупные пузырьки не были обнаружены ни в эндотелии капилляров у личинок *Nyctelia regilla* (⁹), ни в формирующихся капиллярах первичного портального сплетения мышей и крыс (⁷, ⁸).

Микротрубочки в цитоплазме эндотелиальных клеток встречаются несколько чаще, причем они нередко собраны в крупные пучки (рис. 4б). Такие образования не были ранее описаны в эндотелиальных клетках капилляров эндокринных органов. Не исключено, что микротрубочки могут определять контрактильные свойства эндотелия капилляров. Сейчас показано, что микротрубочки могут содержать фибриллярные белки близкие по свойствам к актину (¹²).

Внутренняя базальная мембрана капилляров первичного портального сплетения по-прежнему сохраняет фрагментированный характер (рис. 2). Ширина перикапиллярного пространства местами значительно возрастает. В нем чаще встречаются тела и отростки фибробластов, больше коллагеновых волокон. Особенно важно подчеркнуть, что на этой стадии развития наружная базальная мембрана образует многочисленные и глубокие инвагинации в н.з. с.в. (рис. 2). Дупликатуры наружной базаль-

ной мембраны — «интерваскулярные каналы» ⁽¹³⁾ — нередко охватывают целые группы нервных волокон и их окончаний. Часто «интерваскулярные каналы» веерообразно отходят от перикапиллярного пространства и глубоко внедряются в н.з. с.в. Последние особенно хорошо выражены в момент интенсивного врастания капилляров первичного портального сплетения в н.з. с.в. и, возможно, являются путями, по которым происходит врастание капилляров. Отдельные нервные окончания расположены в перикапиллярном пространстве и не окружены базальной мембраной.

У лягушек 25 стадии развития нейроваскулярные контакты в н.з. с.в. все более приобретают черты, характерные для взрослых животных. Петли капилляров первичного портального сплетения глубоко проникают в н.з. с.в. (рис. 3). Эндотелиальные клетки сильно уплощены, имеют большое количество пор и единичные пиноцитозные пузырьки. «Интерваскулярные каналы», образованные наружной базальной мембраной, встречаются значительно реже и лишь неглубоко вдаются в н.з. с.в. В перикапиллярном пространстве заметно возрастает количество фибробластов и коллагеновых волокон.

Внутренняя базальная мембрана по-прежнему сохраняет прерывистый характер, хотя у взрослых *Anura* ^(14, 15) отчетливо определяются как наружная, так и внутренняя базальные мембраны (рис. 3). Эта особенность организации капилляров первичного портального сплетения в раннем онтогенезе амфибий отмечена нами впервые. В последнее время было показано, что у эмбрионов человека на стадии 25 мм внутренняя базальная мембрана капилляров передней доли гипофиза имеет фрагментированный характер ⁽¹⁶⁾. Интересно отметить, что у филогенетически древних групп рыб, например у *Acipenseridae* и *Polypteridae*, в капиллярах проксимальной нейросекреторной контактной области (гомолог с.в. амфибий) и нейрогипофиза внутренняя базальная мембрана отсутствует даже у взрослых особей ⁽¹⁷⁻²⁰⁾. Таким образом, отсутствие внутренней базальной мембраны в капиллярах первичного портального сплетения у лягушки *R. temporaria* на ранних этапах онтогенетического развития можно рассматривать как явление рекапитуляции анцестральных признаков в раннем онтогенезе животных.

В капиллярах задней доли гипофиза у тех же животных уже на 13 стадии развития отчетливо выражены как наружная, так и внутренняя базальные мембраны. Можно предположить, что капилляры задней доли гипофиза несколько опережают в своем развитии капилляры первичного портального сплетения. Это полностью согласуется с представлением о более позднем развитии с.в. в сравнении с задней долей гипофиза в филогенезе позвоночных различных классов ⁽²¹⁾.

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

Поступило
19.VI.1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ J. Green, *Am. J. Anat.*, 88, 225 (1951). ² G. Popa, U. Fielding, *J. Anat.*, 65, 88 (1930). ³ R. St. J. Glyndon, *J. Anat.*, 91, 237 (1957). ⁴ H. J. Campbell, *J. Anat.*, 100, 381 (1966). ⁵ A. A. Voitkevich, *Gen. Comp. Endocrinol.*, Suppl., 1, 133 (1962). ⁶ W. Etkin, *J. Morphol.*, 116, 371 (1965). ⁷ L. Eurenus, R. Jarskar, *Zs. Zellforsch.*, 122, 488 (1971). ⁸ G. Fink, G. C. Smith, *Zs. Zellforsch.*, 119, 208 (1971). ⁹ C. G. Smoller, *Gen. Comp. Endocrinol.*, 7, 44 (1966). ¹⁰ A. C. Taylor, J. J. Kollros, *Anat. Rec.*, 94, 7 (1946). ¹¹ J. Rhodin, *J. Ultrastruct. Res.*, 6, 171 (1962). ¹² P. F. Davison, *Biochemistry of Simple Neuronal Models*, N. Y., 1970, p. 289. ¹³ R. Barer, K. Lederis, *Zs. Zellforsch.*, 75, 201 (1966). ¹⁴ E. M. Rodrigues, *Zs. Zellforsch.*, 93, 182 (1969). ¹⁵ J. Doerr-Schott, *Zs. Zellforsch.*, 111, 443 (1970). ¹⁶ P. Dubois, *Zs. Anat. Entwickl.-ges.*, 135, 242 (1971). ¹⁷ Л. Е. Гарлов, ДАН, 189, 1374 (1969). ¹⁸ M. D. Lagios, *Gen. Comp. Endocrinol.*, 11, 300 (1968). ¹⁹ T. Hayashida, M. D. Lagios, *Gen. Comp. Endocrinol.*, 13, 403 (1969). ²⁰ А. Л. Поленов, Р. Е. Гарлов et al., *Zs. Zellforsch.*, 128, 470 (1972). ²¹ А. Л. Поленов, М. А. Беленький, VI научное совещ. по эволюц. физиологии, повещ. акад. Л. А. Орбели, «Наука», 1972.