

Z Zakładu Histologii i Embriologii Akademii Medycznej w Lublinie
Kierownik: Prof. dr med. Stanisław Grzycki

Stanisław GRZYCKI

O nerwowym układzie siateczkowo-śródkomórkowym w gruczołach podniebienia ptaków (*Gallus gallus domesticus*)

Нервная ретикулярно-внутриклеточная система в небных железах у птиц
(*Gallus gallus domesticus*)

Über das reticuläre-intrazelluläre Nervensystem in den Gaumendrüsen bei Vögeln
(*Gallus gallus domesticus*)

Boeke (1925, 1926, 1949), Jaburek (1927), Jałowy (1939), Champy Coujard (1945/46) i inni omawiając zakończenia nerwowe w gruczole łzowym, potowym, trzustce oraz gruczołach śluzowych i surowiczych różnych zwierząt zastanawiali się nad zachowaniem się i przebiegiem włókien nerwowych spłotu podstawowego, a także nad stosunkiem włókien tego spłotu i jego odcinków końcowych do zaopatrywanych przez nie komórek gruczołowych.

Są to bowiem pytania, na które do dzisiaj nie otrzymano zadowalających odpowiedzi, a śródplazmatyczne zakończenia nerwów są przecież tak delikatne i nie wszystkimi metodami łatwe do wykazania, że istnienie ich i zachowanie się zawsze pozostawiają swobodę dyskusji.

Pojęcie „Terminalreticulum“ Stöhra i „Grundplexus“ Boekego są zasadniczo dwoma różnymi poglądami, które jednak po dokładnej bezstronnej ocenie dadzą się połączyć. Sieć końcowa Stöhra oplata pasmowato odcinki wydzielnicze gruczołów, jednak włókna jej nie posiadają ścisłego związku z komórkami i nie wytwarzają śródplazmatycznych zakończeń nerwowych.

Splot podstawowy Boekego natomiast wchodzi w bezpośrednią łączność z komórkami gruczołowymi i wytwarza śródplazmatyczne guziczki końcowe lub oczka końcowe, przy czym pojedyncze lub podwójne włókienka nerwowe tego splotu przebiegają przypadkowo przez kilka komórek gruczołowych.

Również ważnym zagadnieniem, które od czasu pojawienia się badań Cannona, Dalea, Bacquea i Loewiego stało się tematem badań są próby Champyego i Coujarda histochemicznego potwierdzenia istnienia neuroplazmy czynnościowej pomiędzy komórkami i w obrębie komórek gruczołowych i innych komórek, oraz obrona rzeczywistej sieci periterminalnej Boekego jako wiązania końcowego w przekazywaniu podniet z nerwu na komórkę.

Nie zaprzeczając ani jednemu, ani drugiemu zapatrywaniu postanowiliśmy przebadać zachowanie się włókien nerwowych i zaopatrywanych przez nie komórek gruczołowych w warunkach doświadczalnych pobudzania i hamowania procesów wydzielniczych.

M A T E R I A Ł I M E T O D Y K A

Badania przeprowadzono na gruczołach podniebienia kury domowej (*Gallus gallus domesticus*). Wszystkie gruczoły (*gl. maxillaris monostomatica*, *gl. palatinae laterales*, *gl. palatinae mediales*, *gl. sphenopterygoideae*) należą do typu gruczołów śluzowych, a zatem do gruczołów o bardzo żywej przemianie materii.

Materiał do badań pobierano: 1) z ptaków głodzonych przez 48 godzin, którym podawano jedynie wodę do picia, 2) z ptaków, którym przez 10 dni, codziennie, dwukrotnie, wstrzykiwano podskórnie roztwór pilokarpiny 0,01% w ilości 2 ccm, i 3) z ptaków, którym przez 10 dni, codziennie, dwukrotnie, wstrzykiwano domięśniowo w okolicę mostka roztwór atropiny 0,001%, również w ilości 2 ccm.

Każdy wycinek błony śluzowej podniebienia dzielono na dwie części, przy czym jedną utrwalano wg metody Bielschowskyego, a drugą wg metody M. Pereza. (Romeis, Taschenbuch d. mikroskop. Technik. § 1920, str. 664; wyd. R. Oldenbourg, Berlin 1943).

O B S E R W A C J E W Ł A S N E

Metody srebrze M. Pereza i Bielschowskyego, którymi posługiwaliśmy się w naszych badaniach wykazywały układ delikatnych bezrdzennych nerwów łączących się w siatkowaty splot podstawowy. Włókna nerwowe splotu jedne grubsze, drugie cień-

sze (rys. 1, 2 i 3) przebiegały w tkance łącznej międzypęcherzykowej i dokołapęcherzykowej dotykając niejednokrotnie podstaw komórek gruczołowych. Splot ten jednak stawał się gęstszy i bardziej rozgałęziony w odcinkach wydzielniczych gruczołu.



Rys. 1. Gruczoł podniebienny boczny, kury poddanej działaniu atropiny. Nerwowy układ siateczkowo-podstawowy. Barw. wg M. Pereza. Pow.: Imm 1/12, tub. 200, okul. 7x., ap. rys. Zeiss.

Włókna tworzyły siatkowaty spłot, który w ułożeniu naśladowując zrąb tkanki łącznej odgraniczającej poszczególne gronka gruczołowe, stawał się układem konstrukcyjnym obejmującym odcinki wydzielnicze gruczołów. Z konstrukcją siatkowatego spłotu podstawowego najlepiej zapoznać się rysując nerwy z kilkunastu skrawków mikrotomowych seryjnych, wówczas bowiem



Rys. 2. Gruczoł podnieb'enny przedni kury poddanej działaniu pilokarpiny. Nerwowy układ przestrzenny śródkomórkowy (Układ II). Widoczne pojedyncze włókna nerwowe przebiegające pomiędzy komórkami gruczołowymi. Przekrój skośny. Barw. wg M. Pereza. Pow.: Imm 1/12. tub. 200, okuł. 12 x., ap. rys. Zeiss.

udaje się prześledzić przebieg nerwów na dłuższej przestrzeni, a nawet stwierdzić anastomotyczne rozgałęzienia, które zasadniczo głównie przyczyniają się do stworzenia mniej lub więcej zwartej siatki. Nie wydaje się nam, by siatka splotu nerwowego tworzyła konstrukcję podstawową jednolicie dla całego gruczołu, jesteśmy bowiem skłonni przyznać na podstawie licznych i żmudnych obserwacji i rysunków, że raczej należy mówić o splocie podstawowym zrazika gruczołowego, a nawet o splocie podstawowym jednego lub kilku obok siebie znajdujących się gronek wydzielniczych, czyli, że w gruczole istnieją obok siebie terytoria komórek wydzielniczych posiadające własne sieci podstawowe, co nie przekreśla możliwości istnienia włókien nerwowych kojarzących międzyterytorialnych.

Splot podstawowy nie uległ zmianom w gruczołach ptaków poddanych działaniu pilokarpiny względnie atropiny, mimo, że same komórki gruczołowe wykazywały wyraźne różnicowania czynnościowe świadczące o pobudzeniu oraz zahamowaniu odbywających się procesów wydzielniczych. Na tej podstawie wydaje



Rys. 3. Gruczoł podniebienny przedni kury poddanej działaniu pilokarpiny. Nerwowy układ przestrzenny śródkomórkowy (układ II). Widoczny śródkomórkowy (?) przebieg włókien nerwowych i guziczkowate zakończenia. Przekrój skośny. Barw. wg M. Pereza. Pow.: Imm 1/12, tub. 200, okul. 12 x., ap. rys.

Zeiss.

się nam, że nie można przypisywać splotowi podstawowemu jakiejś ważniejszej roli fizjologicznej, a skoro przyjmujemy na podstawie badań De Robertisa i Schmitta, że włókna stanowią układ cewek nerwowych, zapatrywania nasze stają się jeszcze bardziej utwierdzone.

Do włókien nerwowych układu siatkowo-podstawowego dołączają się także włókna splotu okołonaczyniowego, te jednak ograniczają się tylko do okolicy naczyń krwionośnych i rzadko widoczne są gałązki odsyłane do pęcherzyków gruczołowych. Odróżnienie włókien splotu podstawowego od włókien splotu okołonaczyniowego nie przedstawia większych trudności jeśli tylko impregnacja nie jest zbyt mocna, a skrawki mikrotomowe odpowiednio grube. Jak mogliśmy bowiem zauważyć, włókna należące do naczyń są cieńsze i delikatniejsze, splot gęstszy, ale ograniczony do okolicy naczynia. Włókna natomiast układu podstawowego są grubsze, występują zwykle w wiązkach po 2, 3 i kilka włókien, splatają się między sobą, a towarzyszą tylko pęcherzykom i przewodom wyprowadzającym gruczołów.

Od układu podstawowego odchodzą pojedyncze gałązki nerwowe, które po krótszym lub dłuższym przebiegu wzdłuż podstaw komórek gruczołowych odginają się pod kątem prostym i wchodzi między komórki. Staraliśmy się prześledzić przebieg tych włókien i okazało się, że przebiegały one zawsze pomiędzy bocznymi powierzchniami komórek gruczołowych, tworząc układ nerwowy międzykomórkowy, a może nawet śródkomórkowy (rys. 2 i 3). Przebieg włókien najlepiej obserwować na przekrojach prostopadłych do długiej osi komórek, a to czasem trudne jest do osiągnięcia, ponieważ włókno nerwowe wije się w różnych kierunkach i przylega zwykle do kilku sąsiadujących komórek. W każdym razie, gdy dokładnie studiowaliśmy ułożenie włókien, zawsze widzieliśmy układ przestrzenny wchodzący w bezpośrednią łączność stycznią z komórkami gruczołowymi. Jest to więc drugi układ nerwowy przestrzenny, który znajduje się pod układem podstawowym i wchodzi w łączność z komórkami gruczołowymi.

Wprawdzie obserwacje nasze nad drogami przebiegu włókien przekonały nas, że są one międzykomórkowe, to jednak w licznych miejscach i te nawet zanotowaliśmy na rys. 2, można było stwierdzić śródkomórkowy przebieg włókna, a zatem potwierdzić

zapatrywania Boekego i Jałowego, tym bardziej, że w miejscu przejścia włókna przez komórki widziało się jasny pas nieodróżnicowanej cytoplazmy. Oprócz tego widziało się nawet małe, okrągłe lub owalne, rzadziej płytkowate, guziczki końcowe, które w formie czarno-brunatnej kropelki osadzone były na końcu włókna i albo przylegały ściśle do powierzchni komórki, albo, jak wydawało się, znajdowały się w cytoplazmie komórki. I w pierwszym i drugim przypadku zawsze guziczek końcowy otoczony był mniejszą lub większą aureolą jasnej cytoplazmy, odcinającej się wyraźnie od cytoplazmy otaczającej. Szerokość jasnego pasa, oraz wielkość aureoli były różne, a to mogło nasunąć przypuszczenie, że są one wyrazem albo zróżnicowania cytoplazmy pod wpływem włókna nerwowego, co może mieć tylko znaczenie morfologiczne, albo zróżnicowania czynnościowego, w którym dopatrywać się można wielkości i wartości impulsów przechodzących z nerwu na komórkę, oraz wpływu mediatora na komórkę. W każdym razie wyraźnie podkreślić musimy, że typowych sieci periterminalnych Boekego w naszych komórkach nie obserwowaliśmy.

Nie zaprzeczamy możliwości istnienia śródplazmatycznych zakończeń nerwów, ponieważ niejednokrotnie mieliśmy możliwość obserwowania periterminalnych sieci, ale pozostaje dla nas prawie całkiem niezrozumiałe tłumaczenie Boekego, Jaburka, Jałowego i innych autorów pracujących wg metod Boekego, którzy łączą siatkę periterminalną i siatkową strukturę cytoplazmy, zdajemy sobie bowiem sprawę, że z punktu widzenia cytologii nowoczesnej, tego typu struktury komórkowe należy oceniać jako sztuczne.

Już pewnym zaprzeczeniem istnienia kontaktów śródplazmatycznych są preparaty Champyego i Coujarda barwione odczynnikami osmowym Champyego. Wprawdzie są one bardzo podobne i w rysunku i w uzyskanych wynikach do tych, które zwykle widzi się w pracach Boekego i jego uczniów, jednak typowych periterminalnych splotów brak, a miejsce ich zajmuje nasycona sympatyną tak zwana „protoplasme nerveux” posiadająca właściwości redukujące i dlatego oddzielająca się wyraźnie od cytoplazmy otaczającej. Jaburek nazywa ją „Perifibrillärsustanz”, a Jałowy mówi o „zróżnicowaniu” protoplazmy spowodowanym śródplazmatycznym umiejscowieniem odcinków włókien nerwowych.

Zwraca więc na siebie uwagę strukturalnie odmienny albo czynnościowo zmieniony wycinek cytoplazmy komórkowej, któremu można przypisać dotychczasowe znaczenie sieci periterminalnej Boekego. Ten wycinek cytoplazmy posiada możliwości odróżnicowywania się i doróżnicowywania się, jak wskazują nasze obserwacje. U ptaków bowiem, które poddane były działaniu pilokarpiny, a u których komórki gruczołów podniebiennych wprowadzone zostały w stan długotrwałej nadczynności, wprawdzie nie stwierdzało się histologicznie wyraźniejszych zmian w przestrzennym układzie nerwowym śródkomórkowym, ale jednak całkowicie znikły jasne pola zróżnicowanej cytoplazmy. U ptaków natomiast, którym wstrzykiwano atropinę, i u których komórki gruczołowe miały wygląd trochę skurczonych, widziało się wyraźnie niezależność tej tzw. protoplazmy nerwowej od cytoplazmy komórki, przy niezmienionym rysunku nerwowego układu przestrzennego.

Nie mamy w tej chwili możliwości histochemicznego potwierdzenia istnienia protoplazmy nerwowej, co z jednej strony byłoby potwierdzeniem badań fizjologów, a z drugiej strony obecność periterminalnej sieci Boekego stałaby się tylko prawdopodobną i w końcu przestałaby być pojęciem bezpośredniego wiązania końcowego w przekazywaniu podnieć z nerwu na komórkę. Teorię łączności Boekego może dałoby się wówczas zastąpić teorią synaptycznych mediatorów i za tym kierunkiem raczej jesteśmy skłonni wypowiedzieć się na podstawie naszych dotychczasowych obserwacji nie tylko nad gruczołami śluzowymi, ale także nad gruczołami surowiczymi (gruczoł przyuszny).

Nerwowy układ siateczkowo-śródkomórkowy w gruczołach jest więc układem przestrzennym, konstrukcyjnym, prowadzącym do komórek impulsy chemiczne, które oddziałując na dynamikę procesów przemian toczących się w cytoplazmie mają charakter neurohormonalnego oddziaływania.

PIŚMIENICTWO

- 1) Boeke J.: Zeitsch. f. mikr. anat. Forsch. Vol. 2, str. 391, 1925.
- 2) Boeke J.: Zeitsch. f. mikr. anat. Forsch. Vol. 4, str. 442, 1926.
- 3) Boeke J.: Acta Anatom. Vol. 8, str. 18, 1949.
- 4) Champy C., Coujard R., Coujard-Champy Ch.: Acta Anatom. Vol. 1, str. 233, 1945/46.
- 5) Jaburek L.: Zeitsch. f. mikr. anat. Forsch. Vol. 10, str. 1, 1927.
- 6) Jałowy B.: Biol. Lek. 2, str. 121, 1939.

Р Е З Ю М Е

Исследованиям были подвергнуты печеночные железы домашней курицы, причем материал для исследований состоял: 1) из птиц моримых голодом в течение 48 часов, 2) из птиц, которым через 10 дней вводился подкожно раствор пилокарпина 0,01% в количестве 2 см³ ежедневно и 3) из птиц, которым ежедневно два раза в день через 10 дней впрыскивался внутримышечно раствор атропина 0,001% тоже в количестве 2 см³. Применение метода Bielschowsky'ого и М. Perez'a позволило обнаружить нервные волокна, образующие ретикулярное сплетение, которое, напоминая своим расположением соединительно-тканый остов, отделяющий друг от друга отдельные железистые дольки, становится конструктивной системой, охватывающей секреторные участки желез. Кажется мало вероятным, чтобы сетка нервного сплетения составляла основную конструкцию для целой железы, следует скорее говорить об основном сплетении железистой дольки, и даже об основном сплетении одной или нескольких друг возле друга находящихся долек т. е. что в железе выступают друг возле друга территории секреторных клеток, обладающие собственными основными сетками, что, однако, отнюдь не исключает возможности существования междольчатых ассоциативных волокон. К волокнам ретикулярной основной нервной системы присоединяются еще волокна околосоудистого сплетения. Однако последние волокна располагаются исключительно в области кровеносных сосудов и лишь очень редко можно наблюдать веточки отходящие от выше упомянутого сплетения к железистым фолликулам.

От основной системы отходят одиночные ветки, которые, пробегая на большем или меньшем протяжении вдоль оснований железистых клеток, загибаются под прямым углом и проникают в пространства между клетками. Они всегда пробегают между боковыми поверхностями железистых клеток, образуя межклеточную нервную систему, а быть может даже и внутриклеточную,

составляя при этом пространственную систему, входящую в непосредственную контактную связь с железистыми клетками. Следовательно это уже вторая пространственная нервная система, расположенная под основной системой и контактирующая с железистыми клетками.

Описывая внутриплазматические нервные окончания, автор обращает внимание на структурно совершенно иной или функционально измененный участок клеточной цитоплазмы, который, может быть, имеет значение, приписываемое до сих пор перитерминальной сети Воекке. Этот участок цитоплазмы обладает способностью уменьшаться или увеличиваться. У птиц, подвергнутых действию пилокарпина, у которых клетки небных желез принуждены были находиться в состоянии продолжительной гиперсекреции, хотя и не были обнаружены в пространственной нервной внутриклеточной системе какие-нибудь более резко выраженные гистологические изменения, тем не менее не удалось заметить светлых мест дифференцированной цитоплазмы. У птиц же которым впрыскивался атропин и у которых железистые клетки приобретали вид несколько скорченных, можно было ясно заметить независимость этой т. наз. нервной протоплазмы от цитоплазмы клетки при неизменной картине пространственной нервной системы.

Итак, ретикулярно — внутриклеточная нервная система в железах представляет собой систему пространственную, конструктивную, приводящую к клеткам химические импульсы, которые, оказывая влияние на динамику метаболических процессов, протекающих в цитоплазме, имеют характер неврогормонального воздействия. Следовало бы, быть может, теорию связи Воекке заменить теорией синаптических медиаторов. Автор на основании своих собственных наблюдений является скорее сторонником этой последней теории.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Untersuchungen betrafen die Gaumendrüsen des Huhnes, wobei das Untersuchungsmaterial folgendermassen entnommen wurde: 1) von Vögeln, welche 48 Stunden lang keine Nahrung erhalten hatten, 2) von Vögeln, welche 10 Tage lang mit subcutane 0,01% Pilokarpineinspritzungen behandelt wurden und 3) von Vögeln, welche 10 Tage lang und zwar zweimal täglich intramuskuläre 0,001% Atropininjectionen in einer Menge von 2 ccm erhielten. Die Anwendung der Methode von Bielschowsky und M. Perez erlaubte es Nervenfasern aufzuweisen, die ein reticuläres Geflecht bilden, welches in seiner Anordnung ein Bindegewebstroma nachahmt, das die einzelnen Drüsenzazini abgrenzt und dadurch zu einer konstruktiven Anordnung wird, welche die Sekretionsabschnitte der Drüsen umfasst. Das Netz des Nervengeflechtes scheint nicht eine fundamentale für die ganze Drüse einheitliche Konstruktion zu bilden, vielmehr sollte man von einem fundamentalen Geflecht des Drüsenläppchens sprechen, ja sogar von einem fundamentalen Geflecht eines oder mehrerer sich nebeneinander befindenden Sekretionsazini, d.h. also, dass sich in der Drüse nebeneinander Territorien von Sekretionszellen befinden, welche eigene fundamentale Netze besitzen, was die Möglichkeit des Vorhandenseins von associativen zwischenterritorialen Nervenfasern nicht ausschliesst. An die Fasern des reticulären, fundamentalen Nervensystems gliedern sich auch Fasern des perivascularären Geflechtes an, diese beschränken sich nur auf die Umgebung der Blutgefässe. Die Abzweigungen, welche zu den Drüsenbläschen führen, sind selten sichtbar.

Von dem Grundplexus zweigen sich einzelne Nervenzweige ab, welche nach einem kürzeren oder längeren Verlauf längs der Basis der Drüsenzellen unter einem rechten Winkel abbiegen und zwischen die Zellen eintreten. Sie verlaufen immer zwischen den Seitenflächen der Drüsenzellen indem sie ein zwischenzelliges, ja vielleicht sogar ein intrazelluläres Nervensystem bilden wobei

sie eine räumliche Anordnung bilden, die in eine direkte Kontaktverbindung mit den Drüsenzellen tritt. Wir haben hier also ein zweites räumliches Nervensystem, welches sich unter dem Grundsystem befindet und welches mit den Drüsenzellen in Verbindung tritt.

Bei der Besprechung der intraplasmatischen Nervenendigungen macht der Verfasser auf den entweder struktural abgeänderten, oder funktional veränderten Ausschnitt des Drüsenzcytoplasmas aufmerksam, dem man die bisherige Bedeutung des periternalen Netzes von Boeke zuschreiben kann. Dieser Zytoplasmaausschnitt hat die Fähigkeit der „Ab“ — oder „Zu“-differenzierung. Bei Vögeln nämlich, welche der Pilo-karpineinwirkung unterworfen worden waren und bei welchen die Zellen der Gaumendrüsen in einen dauernden Zustand der Hypersekretion versetzt worden waren, konnte man zwar keine histologisch deutlichere Veränderungen im räumlichen intrazellulären Nervensystem feststellen, aber dennoch waren die hellen Felder des differenzierten Protoplasma unsichtbar. Bei Vögeln dagegen, denen man Atropin eingespritzt hatte und bei denen die Drüsenzellen ein etwas zusammengeschrumpftes Aussehen hatten, sah man deutlich die Unabhängigkeit des sogenannten Nervenprotoplasmas (protoplasme nerveux) vom Zellenzytoplasma, wobei die Zeichnung des räumlichen Nervensystems unverändert blieb.

Das reticuläre-intrazelluläre Nervensystem in den Drüsen ist also eine räumliche, konstruktive Anordnung, die den Zellen chemische Impulse zuführt, welche, auf die Dynamik der sich abspielenden Veränderungsprozesse in dem Zytoplasma einwirkend, den Charakter einer neurohormonaler Einwirkung haben. Man sollte also, wie es scheint, die Verbindungstheorie von Boeke durch die Theorie von synaptischen Mediatoren ersetzen und gerade für diese Richtung ist der Verfasser auf Grund der bisherigen Beobachtungen bereit sich auszusprechen.