

Особливості нейронів центральної нервової системи прісноводного черевоногого молюска *Planorbis corneus**

І. В. Торська, В. С. Білокриницький, Л. Ф. Бурчинська, Є. Д. Геніс

Лабораторія морфології нервової системи Інституту фізіології
ім. О. О. Богомольця АН УРСР, Київ

Нервова система молюсків, завдяки доступності препарування, простоті та компактності будови, наявності гігантських нейронів і здатності їх тривало переживати в сприятливому середовищі, становить зручний об'єкт для прижиттєвого вивчення структури, цитохімічних і функціональних особливостей нейронів та міжнейрональних зв'язків. Саме тому в останні роки електрофізіологи і морфологи велику увагу приділяють нервовій системі молюсків.

На молюску *Planorbis* вивчені електрофізіологічні характеристики гігантських нейронів [1, 3]. В ці ж роки гігантські нейрони були обслідувані електронномікроскопічно [4, 12]. На жаль, ці спеціальні дослідження були проведені при відсутності цитологічного і нейроморфологічного опису особливостей будови нейронів і нервової системи цього молюска.

Виконане групою співробітників лабораторії морфології нервової системи обслідування молюска *Planorbis corneus* проведено комплексом різних методів: живого об'єкта *in toto* за допомогою фазовоконтрастної і поляризаційної мікроскопії; оглядовими гістологічними методами; гістохімічними методами, за допомогою яких виявляли: нуклеїнові кислоти (реакції Унна-Браше і Фельгена), ліпіди (реакція з суданом чорним і нильським голубим), полісахариди (реакція Леві і Шабадаша з контрольною обробкою амілазою), кислі мукополісахариди (за Стідменом і Шубічем), ферменти, які забезпечують процеси окисного фосфорилування і гідролізу — сукциндегідрогеназу і лужну фосфатазу (реакції за Нахласом і за Гоморі). Нейросекреторні клітини виявляли класичними методами і за методом Штерба. Для виявлення структури і зв'язку нервових і гліальних елементів були застосовані нейрогістологічні методи: Ніссля, Кахала, Цімермана, Більшовського, Майорової, Багінського.

Нервові клітини *Planorbis corneus*, як і у інших молюсків, характеризуються надзвичайно високим ядерно-плазменим відношенням. Ядра кулясті або бобовидні заповнюють основну частину клітини, форма і величина їх непостійні і, мабуть, змінюються під час трофічних і синтетичних процесів в каріо- і цитоплазмі. Вони можуть звужуватись,

* За новою класифікацією В. І. Жадіна, 1964, *Planorbis corneus* виділено в самостійний рід *Coretus corneus*.

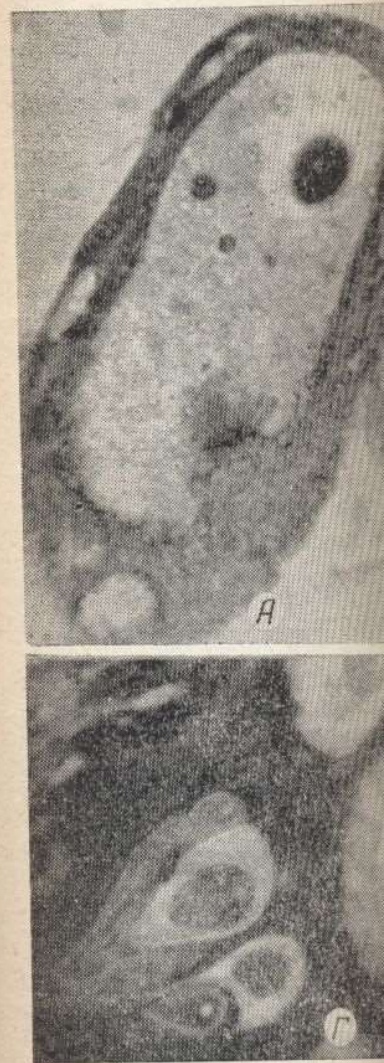


Рис. 1. Ц

А — Гігантський нейрон. Реакція Унна-Браше. Збільшення 40х. Г — Нейрон. Реакція Фельгена. Збільшення 40х. Г — Нейрон. Реакція Штерба. Люмінесцентна мікроскопія.

втягуючись в бік відростку «арку» над аксонним горбком. Сленими виросами вклиню-

Каріоплазма незабарвл контрастному і поляризованому світлу. Дрібні гранули, які скалізуються на внутрішній чіткої контурує, але утворює

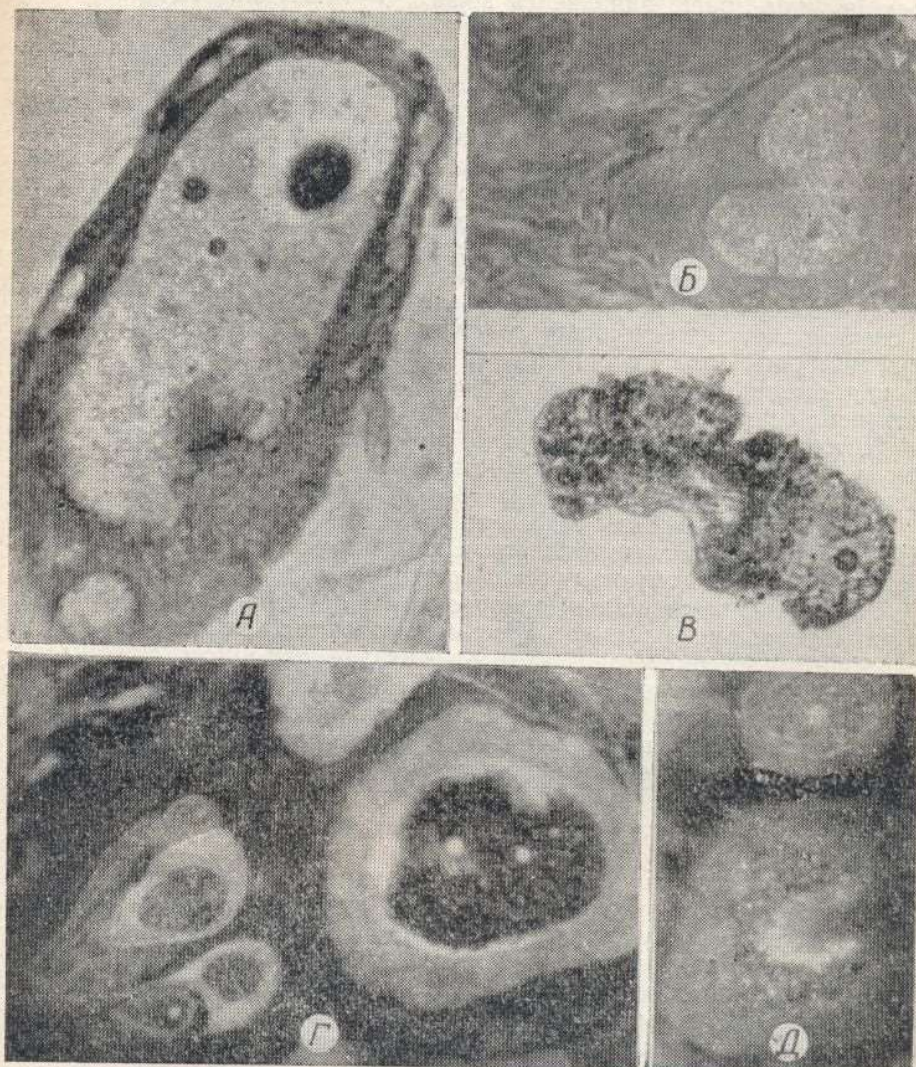


Рис. 1. Цитоплазма і ядро нейронів.

А — Гігантський нейрон. Реакція Унна-Браше. Зерна ДНК в каріоплазмі, ядрця, вклинювання цитоплазми в каріоплазму. Збільшення 40×10 . Б — Лопатева форма ядра. Гранулярна будова каріоплазми, ядрця, вп'ячування цитоплазми в ядро в ділянці аксонного горбка, вакуолі на периферії цитоплазми. Гематоксилін — еозин. Збільшення 20×10 . В — Розподіл хроматину в ядрі нейрона. Реакція Фельгена. Збільшення 40×10 . Г — Жовта флюоресценція секрету в цитоплазмі і каріоплазмі нейронів. Метод Штерба. Люмінесцентна мікроскопія, зйомка в ультрафіолетовому спектрі. Збільшення 40×10 . Д — Жовта флюоресценція гранул в каріоплазмі і приядерній цитоплазмі. Метод Штерба. Люмінесцентна мікроскопія, зйомка в ультрафіолетовому спектрі. Збільшення 40×10 .

втягуючись в бік відростка або, навпаки, вдавлюватись, утворюючи «арку» над аксонним горбком. В ділянці такої «арки» цитоплазма численними виростами вклинюється в мембрану ядра (рис. 1, Б, Д).

Каріоплазма незабарвлених клітин при спостереженні у фазово-контрастному і поляризованому світлі містить нерівномірно розподілені дрібні гранули, які скупчуються в центрі ядра і закономірно локалізуються на внутрішній поверхні його мембрани. Мембрана ядра чітко контурює, але утворює численні складки або дрібні вп'ячування.

Реакція Унна-Браше виявляє (в зрізах 5—7 мк) надзвичайно тонку сітку, заповнену зернами і брилками ДНК, забарвленими в синьо-зелений колір. Частина їх вистилає внутрішню поверхню мембрани. Багато хроматину в ядрі виявляє також реакція Фельгена. При реакції Унна-Браше в каріоплазмі, крім того, виявляються малиновозабарвлені зерна РНК і поліхромно забарвлені ядерця, що складаються з малинових і синіх зерен. В центрі ядерця можуть з'являтися вакуолі; збільшуючись, вони розтягують їх до кільцеподібного стану. В щільних ядерцях краї кришаться, відщеплюючи зерна РНК; ядерця і зерна РНК можуть щільно підходити до мембрани ядра (рис. 1, А, В, Г).

Крім того, в каріоплазмі деяких нейронів, при пофарбуванні за методом Штерба з наступною мікроскопією в ультрафіолетовій частині спектра виявляється жовте свічення окремих гранул, а також на межі мембрани ядра і в приядерних ділянках цитоплазми. Оскільки ця реакція специфічна для нейросекреторних речовин, то, очевидно, ми виявляємо синтез їх в ядрах цих клітин.

Цитоплазма вузькою смужкою оточує велике ядро, в поляризованому світлі видно її гранулярність і скупчення темних зерен біля полюса клітини (рис. 2, А).

Реакція Унна-Браше диференціює зерна малиново забарвленої РНК, які заповнюють цитоплазму і концентруються навколо ядра в гранулярному або дифузному стані (рис. 1, А).

Застосовуючи спеціальні забарвлення і реакції, ми виявили органіди цитоплазми: речовину Ніссля, мітохондрії, апарат Гольджі і нейрофібрили. Реакція за Нахласом виявляє активність сукциндегідрогенази, локалізованої в мітохондріях, що дозволяє встановити градієнт концентрації самих мітохондрій на протязі нейрона. Інтенсивно синьозабарвлені при цій реакції мітохондрії нерівномірно розподілені в цитоплазмі; навколо ядра вони утворюють густу темну кайму, кількість їх наростає до нижнього полюса ядра і досягає найбільшої концентрації в ділянці аксонного горбка (рис. 2, Г). У відростках мітохондрій менше, ніж у перикаріоні, вони скупчуються біля перехватів Ранв'є і дещо розріджуються в інтернодальних ділянках.

Апарат Гольджі у вигляді лусочок, що оточують ядро клітини, можна чітко розрізнити при імпрегнації за методом Гольджі—Речченіко. Однак ми поки що не можемо встановити зв'язку лусочок з гранулами глікогену або краплинами ліпоїдів, як це описав Калачов [2] на нейронах даного молюска. Буллок [8] цитує Калачова [2] і відтворює його рисунки, але інших підтверджень цього факту в монографії не наведено.

Нейрофібрили в перикаріоні і відростках імпрегнуються солями срібла і забарвлюються метиленовою синню, однак в живих нейронах при поляризованому і фазовоконтрастному освітленні їх виявити не вдалося.

До спеціальних органодів цитоплазми нейронів слід, мабуть, віднести утворення, яке називають «аксонним горбком». Його можна розрізнити в тотальних прижиттєвих препаратах і при всіх гістологічних обробках, як чітко обмежене значне ущільнення цитоплазми. Аксонний горбок локалізується біля місця виходу «збірного» відростка. В нейронах даного молюска він досягає великих розмірів, заповнюючи простір між ядром і конусом відростка (рис. 2, А). Аксонний горбок подібно до воронки охоплює ядро і може вклинюватись у відросток. Ця ділянка цитоплазми містить зернисті або брилчасті тілця різних включень і ферменти. Ми виявляємо в ній позитивну реакцію на полісахариди, на мукополісахариди, ліпіди, сукциндегідрогеназу. В цій



Рис. 2. Включення

А — Ізольовані живі нейрони. В цитоплазмі скупчення глікогену. Фазовоконтрастне освітлення. В — Вакуолі на периферії цитоплазми, др. топлазми. Реакція на глікоген за Шабдаша. Реакція Шабдаша. Збільшення навколо мембрани ядра. Реакція Ніссля; рівномірний розподіл. Збільшення 20×10. Е — Простір між ядром і вакуолями, які містять брилчасті тілця.

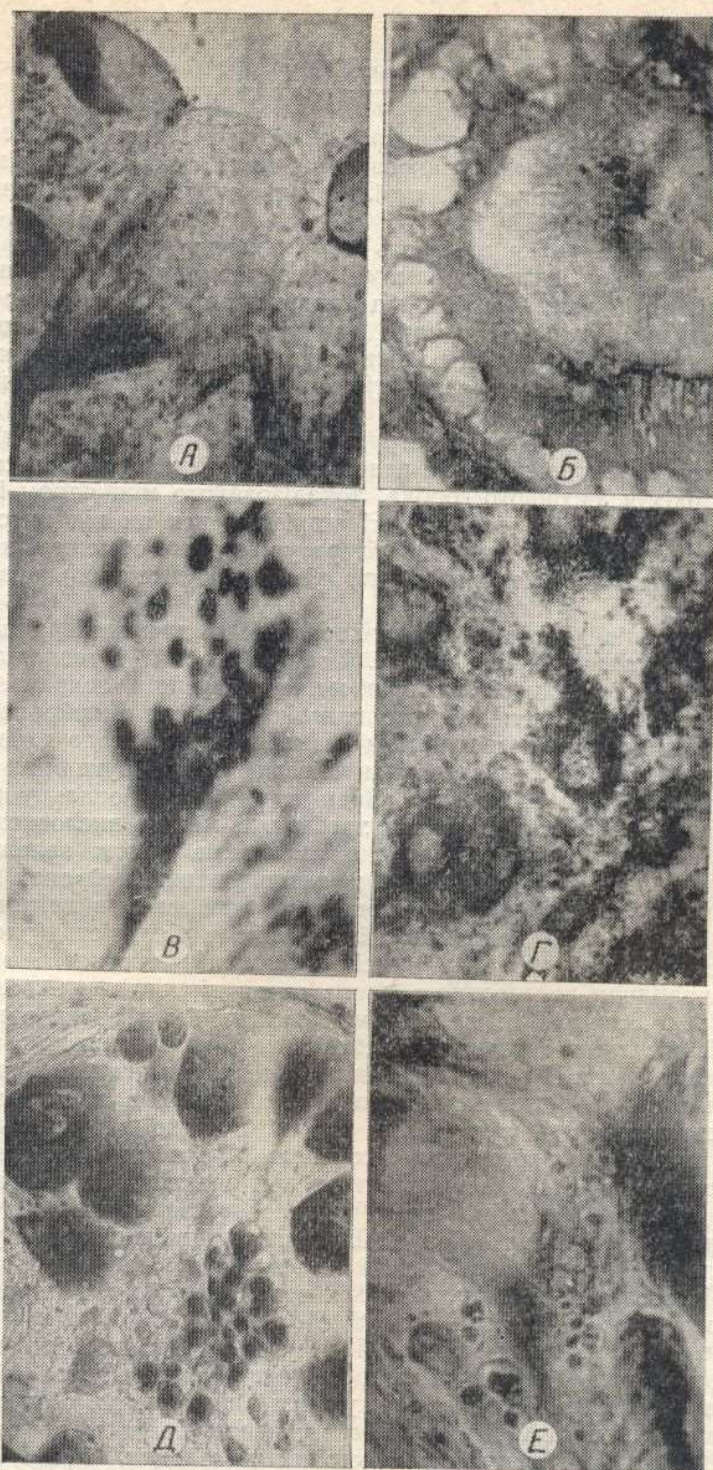


Рис. 2. Включення та органоїди цитоплазми, глія.

А — Ізольовані живі нейрони. В цитоплазмі видно пігментні включення та орієнтовані між фібрилами скупчення глікогену. Фазовоконтрастна мікроскопія. Збільшення 40×6 . Б — Гігантський нейрон, вакуолі на периферії цитоплазми, дрібнозернистий стан глікогену, рівномірно розподіленого в цитоплазмі. Реакція на глікоген за Шабалашем. Збільшення 40×10 . В — «Глікогенові тільця» в ектоплазмі нейрона концентруються в ділянці аксонного горбка та в роздіреному вигляді проникають в аксон. Реакція Шабалаша. Збільшення 40×6 . Г — Мітохондрії у перикаріоні і відростках, згущення навколо мембрани ядра. Реакція Нахлеса. Збільшення 10×15 . Д — Ділянка церебрального ганглію. Реакція Ніссля; рівномірний розподіл пилувидної хроматофільної речовини в цитоплазмі нейронів. Збільшення 20×10 . Е — Простір між нейронами заповнений гліальними клітинами. В їх цитоплазмі видно вакуолі, які містять брилки секрету. Імпрегнація за Майоровою. Збільшення 40×10 .

ділянки концентруються: мітохондрії, пігментні зерна. Включення аксонного горбка так щільно упаковані, що при мікроскопічних зрізах весь вміст його може вилущитись, вивільнюючи округлу порожнину в цитоплазмі.

Наші спостереження вказують не тільки на надзвичайно активні процеси, що відбуваються в самому аксонному горбку, а й про просування ліпідів і полісахаридів від аксонного горбка до відростка.

Цікаво, що Буллок [8] згадує про різку межу між цитоплазмою тіла і відростка клітини. «Ця межа настільки різка, що виникає думка про функціональну переривчатість в цій ділянці», — закінчує він свій висновок.

Слід сказати, що вловити структурні або цитохімічні відмінності між цитоплазмою і аксоплазмою не вдається, але різко виділяються структура і цитохімія аксонного горбка, локалізованого між ядром і місцем виходу відростка. Його особливості відрізняються як від цитоплазми, так і від аксоплазми. Поки що в літературі є дуже обмежені відомості про субмікроскопічну структуру, цитохімію і функціональне значення аксонного горбка.

Для нейронів даного молюска характерний дифузний, рідше дрібнозернистий стан речовини Ніссля. Концентрація її і розподіл в клітинах ганглію неоднакові. Реакція може дифузно і яскраво забарвлювати цитоплазму клітин одного ганглію, тоді як в нейронах сусіднього ганглію забарвлюється тільки вузька кайма навколо ядра клітин. Такі ж відмінності в стані речовини Ніссля можуть бути між групами клітин одного і того ж ганглію. Знаючи про функціональну реактивність речовини Ніссля в нейронах хребетних, можна висловити думку, що різна її концентрація в нейронах молюсків також залежить від стану виснаження або скупчення в активізованих нейронах або таких, що перебувають в стані спокою, а групові зміни в клітинах свідчать про групове залучення нейронів ганглію в діяльність (рис. 2, Д).

З непостійних включень у нейроплазмі з'являються і зникають вакуолі, краплини нейтрального жиру, зерна пігментів, глікоген, речовина Ніссля. Вакуолі різної величини лежать безпосередньо під мембраною, їх більше в апікальній частині, але вони виникають і в аксонному горбку. Вакуолі видні в нефіксованих тотальних препаратах при поляризаційному і фазовоконтрастному освітленні, а також при всіх гістологічних забарвленнях. Більш крупні помітно вибухають на поверхні у вигляді прозорих овальних тілець. Однак їх вміст не імпрегується солями срібла, не виявляється при реакціях Унна-Браше, при реакціях на жири, на нейросекрет, на кислі мукополісахариди, і тільки реакції на полісахариди (Леві і Шабадаша) ідентифікують у вакуолях відкладення глікогену. Завдяки вакуолям, що вибухають під мембраною, і сателітам, які вклинюються в тіла нейронів, контури клітин часто бувають фестончастими (рис. 2, Б).

Пігментні включення у вигляді округлих зерен чорного або жовтого кольорів чітко видні в незафарбованих живих клітинах (рис. 1, А, 2, Б). Звичайно вони не розповсюджуються в цитоплазмі, а скупчуються біля полюса клітини. Кількість пігменту непостійна і не залежить від розмірів клітин, ми зустрічаємо його як у молодих, так і у старих молюсків. Створюється враження, що жовтого пігменту більше буває восени і менше навесні.

Реакції з нильським голубим і суданом чорним виявляють краплі ліпідів, розсіяні в цитоплазмі. Їх більше в ділянці полюса клітини, вони зовсім відсутні у вакуолях. Ці краплі можуть мати природну жовту пігментацію і тоді видно, що вони утворюються з гранул жовтого піг-

менту, які між собою зливаються при обробці ацетоном, залишаю-

Реакції на полісахариди включення глікогену в цитоплазмі змінюють розподіл і концентрацію. Специфічне малинове забарвлення в цитоплазмі або мембранах вакуолях під мембраною клітин у вакуолях, зливаються в бруківку тільця, що цілком заповнює такі «глікогенні тільця» зміщуються навколо аксонного горбка — розчинення «глікогенних тільць» починають потім у відростках нервових стовбурів. Волокна глікогену.

Глікоген виявляється не тільки в цитоплазмі сателітних клітин, фіксуючі суміші його вимиваються. Шабадаша максимально забарвлює його. Завдяки цьому ми бачимо, що глікоген і вкорінюються трофосомними глікогену.

Глікоген в сателітах, як і в гранулярному стані, тобто заповнює її у вигляді дрібних гліальних клітин. Трофосомними гліальними клітинами.

Зіставлення всіх виявлених і нервових клітин створює враження і глікогеннакоплення у гліальних і нервових клітинах глікоген здійснювали, вплив

Щоб остаточно відділити глікогену в цитоплазмі, бувають за методом Стьодарта слабо позитивні реакції, яскраві реакції мукополісахаридів у мембранах клітин, ядра і яскраві реакції для нервових клітин змін мукополісахаридів

До включень цитоплазми. З літературних джерел відомо, що є групи нейросекреторних клітин, містять нервові клітини, містять періоди. Однак, незважаючи на мовний гематоксилін, паралельні картини нейросекреторних, а залозистих клітин, і яка оточує мозок молюска позитивну реакцію при всіх концентраціях від 0,5—3 мк скупчували лишньої пухкої сполучної тканини

Був застосований новий метод ціанінхлоридом з наступною

менту, які між собою зливаються. І ті, і інші легко розчиняються після обробки ацетоном, залишаючи в цитоплазмі округлі порожнини.

Реакції на полісахариди за Леві і Шабадашем забарвлюють включення глікогену в цитоплазмі і дають можливість простежити зміни розподілу і концентрації глікогену в перикаріоні і відростках. Специфічне малинове забарвлення глікогену може дифузно поширюватись в цитоплазмі або малинові зерна з'являються в описаних вище вакуолях під мембраною клітини. Зерна поступово нагромаджуються у вакуолях, зливаються в брилки, які ущільнюються, утворюючи «глікогенні тільця», що цілком заповнюють вакуолі. З течією цитоплазми такі «глікогенні тільця» зміщуються до полюса клітини і концентруються навколо аксонного горбка. В цій ділянці відбувається роздрібнення — розчинення «глікогенних тілець», брилки, зерна чи гранули проникають потім у відростки клітин і поширюються по комісурах і нервових стовбурах. Волокна нейропілю дуже багаті на включення глікогену.

Глікоген виявляється не тільки в нервових клітинах, а й у глії. Очевидно, в цитоплазмі сателітів глікоген зв'язаний неміцно, оскільки фіксуючі суміші його вимивають або розчиняють. Тільки фіксатор Шабадаша максимально зберігає наявний в тканинах глікоген і завдяки цьому ми бачимо, що цитоплазма клітин сателітів, які прилягають і вкорінюються трофоспонгіями в тіла нейронів, заповнена зернами глікогену.

Глікоген в сателітах, як і в нервових клітинах, буває в дифузному або гранулярному стані, тобто рівномірно розподілений в цитоплазмі або заповнює її у вигляді дрібних зерен, що скупчуються вздовж мембрани гліальних клітин. Трапляються спустошені або густо заповнені глікогеном гліальні клітини.

Зіставлення всіх виявлених станів глікогену в цитоплазмі сателітів і нервових клітин створює уявлення про динаміку глікогеноутворення і глікогенонакоплення і про закономірний зв'язок цих процесів у гліальних і нервових клітинах. Контроль специфічності реакції на глікоген здійснювали, впливаючи на зрізи амілазою слини.

Щоб остаточно віддиференціювати локалізацію і концентрацію глікогену в цитоплазмі, були поставлені реакції на кислі мукополісахариди за методом Стідмена і Шубіча. В результаті ми одержали слабо позитивні реакції, які вказували на рівномірне дифузне поширення мукополісахаридів у цитоплазмі з деяким згущенням в області мембран клітини, ядра і ядерця і відсутністю їх у вакуолях. Такий стан постійний для нервових клітин усіх гангліїв, тобто ознак циклічних змін мукополісахаридів у нейронах не виявляється.

До включень цитоплазми нейронів слід віднести і нейросекрет. З літературних джерел відомо, що в гангліях молюска *Planorbis corneus* є групи нейросекреторних клітин [12, 13]. Прагнучи виявити секреторні нервові клітини, ми обслідували ганглії в літній та осінній періоди. Однак, незважаючи на застосування класичних методів (хромовий гематоксилін, паральдегідфуксин), ми не одержали переконливих картин нейросекреції. Були виявлені парні комплекси не нервових, а залозистих клітин, що лежать між гангліями в межах капсули, яка оточує мозок молюска. Зерна секрету в цих клітинах давали позитивну реакцію при всіх нейросекреторних методах. Гранули розміром 0,5—3 мк скупчувались в цитоплазмі, лакунах і протоках навкололишньої пухкої сполучної тканини.

Був застосований новий метод Штерба (пофарбування псевдоіоціанінхлоридом з наступною мікроскопією в ультрафіолетовому спект-

рі), який дає можливість виявити мінімальні кількості нейросекрету, бачити яскравожовту флюоресценцію цитоплазми окремих псевдоуніполярних нейронів, розташованих на периферії гангліїв, а також гранул в лакунaх і протоках капсули.

Оскільки у вивідних протоках літніх молюсків ми виявили гранули і за допомогою класичних методів, то слід гадати, що в літній період частина нейронів у всіх гангліях мозку здійснює нейросекрецію.

При забарвленні мозку осінніх молюсків (у листопаді), які перебувають в умовах більш низької температури, в цитоплазмі частини нейронів виявляється чітка позитивна реакція як з паральдегідфуксином, так і за методом Штерба. Цитоплазма і відростки цих клітин виявились заповненими паральдегідфуксинофільними і гоморі-позитивними брилками. Кількість нейронів, які містять нейросекрет, не перевищувала 8—10 клітин на 40—50 клітин даного ганглію. В паралельних зрізах, пофарбованих за методом Штерба, яскраво-жовта флюоресценція нейронів збігалась з локалізацією гоморі-позитивних гранул зрізів тих самих клітин. На фоні слабого зеленуватого свічення цитоплазми виявлялись жовті брилки в зоні перикаріону і в каріоплазмі.

Останнє свідчить про участь ядра в синтезі нейросекрету (рис. 1, Г, Д). Яскраво флюоресціюючі гранули нейросекрету можна бачити також в аксонах, дендритах і сплетеннях нейропілю. Отже, комплекс застосованих методів дозволив виявити секретуючі нейрони молюска *Planorbis corneus*, визначити локалізацію секрету і концентрацію його при різних сезонних умовах.

Всі описані спостереження виявляють дивовижну неоднорідність і несталість стану цитоплазми різних ділянок перикаріону нейронів. На периферії під мембраною знаходиться зона вакуолей, які періодично заміщаються щільними «глікогенними тільцями», що в міру «визрівання» зсуваються до полюса клітини — різко ущільненої ділянки аксонного горбка. Ядро, яке постійно змінює свою форму і об'єм, виділяє в цитоплазму РНК, що то у вигляді найдрібніших зерен, то щільними шарами оточує його.

Сама шаруватість приядерної РНК — свідчення періодичності її появи в цитоплазмі. На великих уніполярних нейронах молосків чітко простежується циклічна, полярноспрямована діяльність цитоплазми і ядра, властива всім нервовим клітинам взагалі. Ця діяльність забезпечує синтез білка, ферментів та енергетичних речовин в ядрі та перикаріоні і транспорт їх у відростки.

Уявлення про ядерний синтез білка в гангліозних клітинах сітчатки було викладено В. Я. Бродським у 1961 р. Існування ядерного синтезу білка в нейронах молюсків припускає Манохіна [5]. За допомогою авторадіографії він був простежений Нолт Анжела в нейронах *Helix pomatia*.

Нейроглія гангліїв задовільно виявлялась методами Майнорової, Багінського та Шабадаша. В одержаних препаратах одночасно з нейронами виявляються границі та ядра гліальних клітин. Глія заповнює всі простори між нейронами на периферії і в центрі ганглію. Буллок [8] припускає можливість еволюції гліального складу гангліїв молюсків від нижчих представників до вищих. Не маючи порівняльного матеріалу, ми можемо сказати, що у данного молюска глія надзвичайно розвинена. Гліальні клітини тісно прилягають до тіл і відростків нервових клітин. В електронограмах відстань між мембраною гліальної і нервової клітини даного молюска, за Майським [3], становить 100—200 Å; за повідомленням Нісбет [11], у виноградного слима-

ка вона дорівнює 60 А. Більш того, на крупних нейронах можна бачити вrostання відростків глії — «трофоспонгіїв» у тіла нейронів, завдяки чому апікальна частина останніх і основи аксонів мають немов би розсічений вигляд. Це явище, описане для нейронів молюсків, підтверджується в електронограмах Розенблюта [14] на *Aplysia* і Майським [3] на *Planorbis cognatus*.

Такі відношення гліальних і нервових клітин можуть мати функціональне значення, оскільки завдяки заглибленню відростків сателітів у цитоплазму нервових клітин багаторазово збільшується поверхня мембрани нейрона і тому зростає відношення площі поверхні нейрона до його об'єму, що неминуче позначається на проведенні збудження в даних клітинах [3].

Водночас вкорінення гліальних відростків у нейроплазму має істотно впливати на трофіку нейрона, тому що в цих умовах багаторазово збільшується поверхня стикання сателітів і нервових клітин.

Вдається розрізнити своєрідну гліоархітектуру гангліїв: гліальні клітини, розташовані під капсулою в кільці нервових клітин, заповнюють простори між нейронами. Вони мають циліндричну форму (25 мк по довгій осі і 5 мк в поперечнику), межі їх імпрегнуються як паралельні лінії. Клітини орієнтовані перпендикулярно капсулі і вишиковуються між нейронами у вигляді суцільних стільників, кожна чашечка яких становить гліальну клітину, витягнуту вздовж осі нейрона. Верхні краї гліальних клітин розплатуються по внутрішній поверхні капсули ганглію, тоді як нижні краї кількома стоншеними відростками вrostають в тіло нейрона, стеляться по поверхні або закінчуються серед інших гліальних клітин.

Про співвідношення кількості нервових і гліальних клітин в ганглії можна судити на підставі того, що на крупних нейронах виноградного слимака нараховується кілька сот відростків гліальних клітин [8].

Відомо, що в пухкій сполучній тканині капсули гангліїв проходять лакуни субкапсулярних і інтракапсулярних синусів, наповнені гемолімфою [14]. Звідти вихідні продукти можуть надходити в цитоплазму гліальних клітин, що прилягають до капсули, резервуватись в ній або в переробленому вигляді доставлятися до нейронів, що простежено нами на прикладі полісахаридів.

Глія, яка оточує відростки нейронів і проникає в нейропіль, утворює губчастий каркас. Її багатовідросткові клітини мають зірчасту форму (тіло близько 5 мк); вони включають в свою цитоплазму аксони, дендрити та всі їх гілки. Ми вважаємо, що у молюска *Planorbis cognatus* нема підстави диференціювати різні типи глії, як це робить Клайтон [9]. Очевидно, відмінність їх форми і розміру (полігональні і зірчасті клітини в нашому об'єкті) залежить від місця локалізації і впорядкованості навколишніх структур.

Щільність глії в центрі ганглію настільки велика, що викликає подив, як розміщується там густе сплетення нейропіля. Живлення цієї маси гліальних клітин забезпечується гемолімфою каналів, які пронизують внутрішні ділянки ганглію (рис. 3, Д).

Як було сказано вище, в цитоплазмі гліальних клітин (за допомогою реакції Шабадаша) вдалося простежити напромадження і зникнення глікогену. В них, як і в нервових клітинах, можна натрапити на прижиттєво забарвлені пігментні зерна. Реакція на сукциндегідрогеназу виявляє мітохондрії, що групуються навколо ядра гліальних клітин і поширюються у відростки.

Крім цього, в цитоплазмі гліальних клітин з'являються і зникають особливі включення, зміну яких можна простежити в серіях препара-

Виявлена нами закон гангліїв, яка забезпечує тісний зв'язок між гемолімфи і тілами нейронів, що забезпечує вичерпання глікогену в гліальній клітині секреторної діяльності гліальних клітин, які утворюють опорний каркас, а й сполучену з діяльністю нер...

Оскільки поверхня стінок нейронів не постійна, а трофоспонгієва — у нейронах існують єдині перичелювувати гемолімфа. Очевидно, живлення нейронів здійснюється через гліальні елементи. Мабуть, що гліальні клітини живлять нейронами. Цілковито імовірно, що спортують живильні речовини, можливо, здійснюють їх

Привертає до себе ув ганглію. Спеціальними виявити тільки в капсулі, каналів, які пронизують суваючи густе сплетення лузяться (рис. 3, Д). Їх ширяється, то звужується 15 мк). Тонкі стінки такі рожнинні можна бачити ді

Особливості будови ц
з'язків нервових клітин.
ставлений п'ятьма парни
плевральними, паріетальн
церальним. Комплекс з'єд
глоткове кільце-мозок мо
нута вперед і з'єднана з о
до гангліїв і від гангліїв
стовбури (рис. 3, А). Вес
оболонкою. Під нею кож
сполучної тканини, вистел
тинами. Сполучнотканинні
нервові стовбури, стоншу

Ганглії мають сферич



Рис. 3 Булова центральної частини нервової системи та її гангліїв.

Рис. 3. Будова центральної частини нервової системи та її гангліїв.

тів. Їх появі передують утворення прозорих вакуолей, вміст яких не забарвлюється застосованими гістологічними і гістохімічними методами. Вакуолі виникають навколо ядра, яке в таких клітинах з овального поступово перетворюється на чашоподібне. Потім ядра розправляються, а вміст вакуолей ущільнюється, і якщо спочатку імпрегнувались тільки чорні контури прозорої вакуолі, то тепер уся вакуоль виявилась заповненою аргентофільним вмістом, тобто в цитоплазмі гліальних клітин утворювались гранули якоїсь речовини. Ці гранули групуються в брилки, навколо них виникає вакуоль, що збільшується в міру того, як зменшуються щільність і аргірофілія гранул і починається їх обтавання по краях (див. рис. 2, E). Про дальшу долю вакуолей ми спостережень не маємо, але описані картини характеризують секреторну діяльність цитоплазми та ядра гліальних клітин.

Виявлена нами закономірна архітектоніка гліального каркаса гангліїв, яка забезпечує тісний зв'язок гліальних клітин з вмістилищем гемолімфи і тілами нейронів, виявлення єдиного циклу накопичення і вичерпання глікогену в глії та нейронах, можливість нейрокринії — секреторної діяльності глії — усі ці особливості свідчать про те, що гліальні клітини, які утворюють строму ганглію, являють собою не тільки опорний каркас, а й елементи, що виконують трофічну функцію, сполучену з діяльністю нервових елементів.

Оскільки поверхня стикання відростків гліальних клітин з мембраною нейронів непостійна і глибина проростання відростків глії — трофоспонгіїв — у нейроплазмі різна, то навколо нейрона не може існувати єдиного перичелюлярного простору, в якому могла б циркулювати гемолімфа. Очевидно, що при такій цитоархітектоніці ганглію живлення нейронів здійснюється не безпосередньо від гемолімфи, а через гліальні елементи. Можливість такого шляху обміну зумовлена тим, що гліальні клітини немов би вклинені між синусами гемолімфи і нейронами. Цілком імовірно, що гліальні клітини не тільки активно транспортують живильні речовини, а й резервують їх (наприклад, глікоген) і, можливо, здійснюють їх попередню переробку.

Привертає до себе увагу відсутність сполучної тканини в стромі ганглію. Спеціальними методами (Ван Гізон і Маллорі) її вдається виявити тільки в капсулі, навколо нервових стовбурів і в стінках каналів, які пронизують нейропіль. На різних рівнях нейропіля, розсуваючи густе сплетення нервових волокон, проходять канали, що галузяться (рис. 3, D). Їх русло має неправильну форму: воно то розширюється, то звужується (діаметр його коливається в межах 5—15 мк). Тонкі стінки таких каналів забарвлюються на колаген. У порожнині можна бачити дрібні гранули секрету.

Особливості будови центральних гангліїв, особливості будови і зв'язків нервових клітин. Як відомо, мозок *Planorbis cognatus* представлений п'ятьма парними гангліями: церебральними, педальними, плевральними, паріетальними, букальними та одним непарним — вісцеральним. Комплекс з'єднаних комісурами гангліїв утворює навколо-глоткове кільце-мозок молюска (тільки пара букальних гангліїв висунута вперед і з'єднана з основною масою конективами). Від периферії до гангліїв і від гангліїв на периферію тягнуться численні нервові стовбури (рис. 3, A). Весь цей комплекс вкритий сполучнотканинною оболонкою. Під нею кожний з гангліїв має свою капсулу з пухкої сполучної тканини, вистеленої по внутрішній поверхні гліальними клітинами. Сполучнотканинні і гліальні оболонки гангліїв переходять на нервові стовбури, стоншуючись з просуненням на периферію.

Ганглії мають сферичну витягнуту чи сплюснену форму з кількома

місцями виходу або входу комісур і нервових стовбурців. Розміри гангліїв залежать від кількості і величини зібраних в них клітин. В одному ганглії є нейрони різної величини — від 15—20 до 200 мк в діаметрі. Переважають клітини діаметром 50—70 мк, поодинокі «гігантські» нейрони діаметром від 100 до 200 мк, вони бувають у буганському, педальному, паріетальному і вісцеральному гангліях. Нервові клітини в гангліях розташовані концентрично по окружності, їх відростки спрямовані до центра ганглію або до одного з полюсів. На периферії, безпосередньо під капсулою, лежать найкрупніші нейрони, оточені нейронами середнього калібру, а між їх відростками, на межі з нейропілем, групуються дрібні нейрони (рис. 3, В). Крім диференційованих нервових клітин під капсулою, біля місця виходу комісур локалізуються скупчення нейросимпластів, в яких можна бачити міотичні ділення ядер з вичлененням окремих нейробластів, у цитоплазмі яких міститься речовина Ніссля.

Нейрони всіх гангліїв у своїй більшості мають грушовидну форму. Однак застосування різних нейрогістологічних методів (Кахала, Білшовського, Цімермана, Майорової), і деяких цитохімічних методів дало можливість диференціювати в гангліях навколوجلткового кільця шість типів нервових клітин:

1. Крупні і гігантські нейрони (діаметром 100—200 мк), єдиний відросток яких, не галузячись, перетинає ганглії і в складі периферичного нерва залишає його. Від основи таких відростків відділяються найтонші колатералі. Колатералі сусідніх уніполярів збираються в пучки, які, дугоподібно вигинаючись, слідуєть під тілами цих клітин, ліаноподібно обвивають зустрічні відростки і утворюють дотичні аксо-аксональні контакти. Справжніх уніполярів, що не галузяться в нейропілі свого ганглію, небагато.

2. Крупні і середніх розмірів (80—40 мк) псевдоуніполярні, єдиний відросток яких роздвоюється поблизу від тіла клітини на аксон і дендрит (тобто основний відросток є збірним). Аксон також спрямовується до одного з полюсів і виходить з периферичним нервом. Дендрит псевдоуніполярів, як і аксон, росте радіально до центра ганглію, але на рівні шару дрібних клітин, дихотомічно ділиться, утворюючи систему вторинних і третинних гілок. Псевдоуніполярні становлять основну масу всіх нервових клітин гангліїв молюсків (рис. 4, А).

3. Крупні і середніх розмірів багатовідросткові нейрони (80—40 мк) від зверненого до центра полюса грушовидної або округлої клітини відходять два-три-чотири відростки однакової товщини. Аксон відрізнити неможливо, відростки галузяться в нейропілі. Багатовідросткові нейрони спостерігаються групами.

4. Крупні двополюсні багатовідросткові нейрони (60—80 мк): від полюса, зверненого до центра, відходить тонкий аксон, губиться в нейропілі або перетинає його і залишає ганглії. Від полюса, зверненого до капсули, відходять кілька дендритів (три-чотири), які утворюють деревовидні закінчення між сусідніми нейронами, що свідчить про чутливу природу цих клітин. Нейрони такого типу нечисленні.

5. Крупні і середніх розмірів біполярні (80—40 мк): тіло клітини має два полюси — воно сплюснене або веретеноподібне, товсті однакового калібру відростки відходять у різні боки і по комісурах можуть проникати в сусідні ганглії. Така будова типова для чутливих нейронів (рис. 4, Г). Ці клітини лежать звичайно під капсулою над нейронами гангліозного кільця, вони трапляються і в



Ри
А — Група крупних двоівідросткових за Шабдашем. Збільш. 40×10. Б — Двоівідростковий нейрон під капсулою ганглію, видно численні аксо-

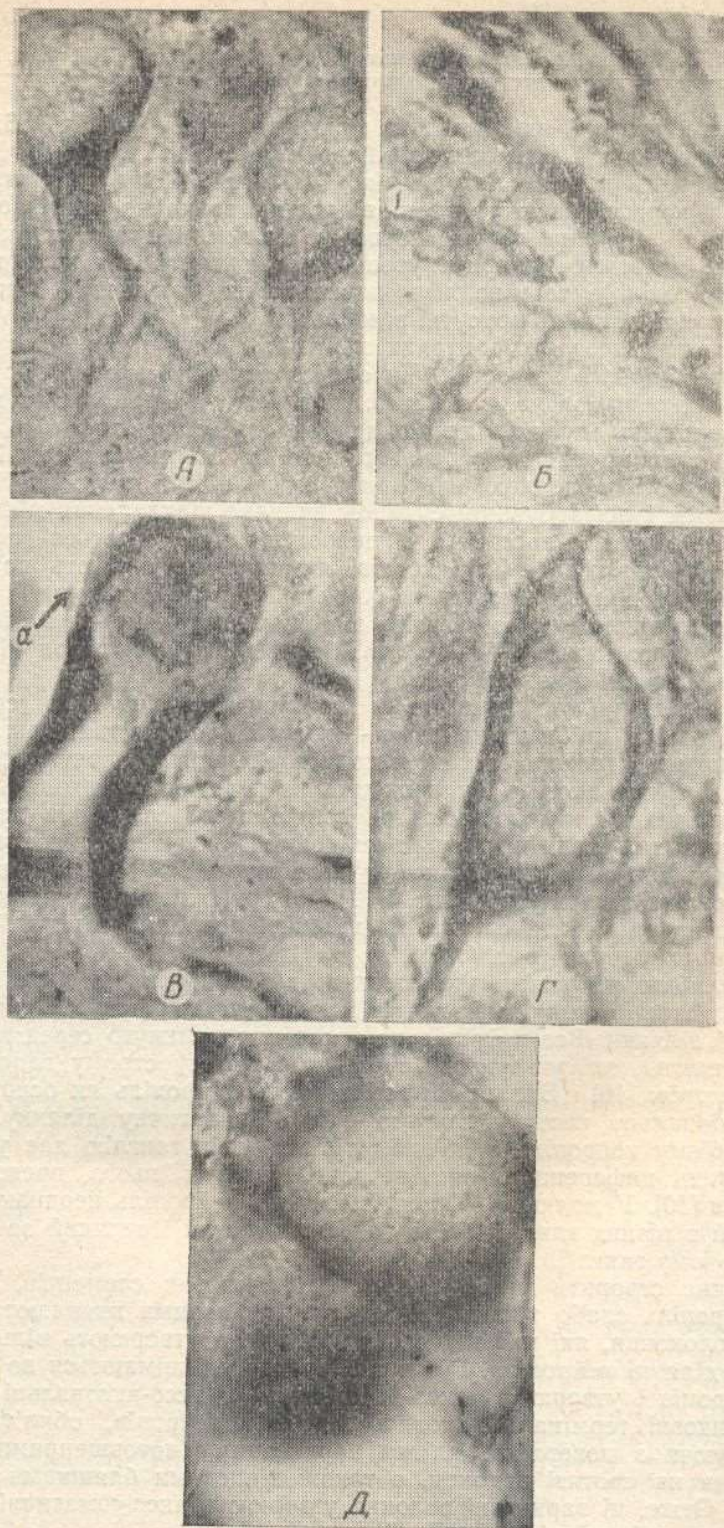


Рис. 4. Типи нейронів і форми їх зв'язків.

А — Група великих двовідросткових нейронів (третього типу) на периферії ганглію. Реакція на глікоген за Шабдашем. Збільшення 40×8 . Б — Колатералі, що відходять від аксонів великих уніполярів. Г. Гломерули — сплетення дендритів сусідніх нейронів. Імпрегнація за Майоровою. Збільшення 40×10 . В — Двовідростковий нейрон середнього розміру (третього типу), на його поверхні видно синаптичну пляшку (а). Збільшення 60×10 . Г — Великий біполярний нейрон (четвертого типу), який лежить під капсулою ганглію. Збільшення 40×12 . Д — Термінальні волокна на тілі великого нейрона, видно численні аксосоматичні контакти. Імпрегнація за Ціммерманом. Збільшення 60×10 .

комісурах і можуть здійснювати міжгангліонарні зв'язки. Біполярні нейрони в невеликій кількості постійно є в усіх гангліях.

6. Дрібні мультиполярні (близько 10 мк): округле тіло клітини і короткі багатогалузеві відростки звичайно розташовуються в нейропілі або біля основи нервових клітин. Відрізнити аксон цих клітин не вдається, дендрити утворюють контакти з тілами нейронів або в нейропілі з терміналами навколишніх галузень. Такі дрібні мультиполярні постійно присутні в нейропілі.

У частини псевдоуніполярних нейронів перші гілки відходять ще від основи збірного відростка. Чи становлять вони аксони або є колатералами аксонів визначити важко, так само як неможливо віддиференціювати гілки аксонів від гілок дендритів у нейропілі.

Відростки крупних і середнього калібру клітин від самої основи бувають вкриті оболонкою, яка при поляризаційній мікроскопії, обробленні осмієм і пофарбуванні суданом виявляє відкладення мієліну. На первинних гілках відростків у нейропілі розрізняються перехвати Ранв'є, тоді як колатералі аксонів, як правило, бувають позбавлені оболонки (їх діаметр становить близько 1 мк). Комісури і нервові стовбури (в прилеглих до гангліїв ділянках) складаються з мієлінових волокон різного калібру (3—20 мк), безм'якушевих волокон (1—2 мк) і найтонших варикозних волокон.

Нейропіль займає центральну частину ганглію, його склепіння утворюють тіла дрібних нейронів — нижній ряд клітин гангліозного кільця кожного ганглію, а також колатералі, що горизонтально вистілаються, і пучки аксонів, які виходять на периферію і входять в ганглії. Центральний нейропіль являє собою густе сплетення первинних і вторинних галузень численних дендритів і колатералей аксонів клітин даного ганглію і гілок аксонів вегетативних і чутливих нейронів, які приходять з периферії (рис. 3, Г). У поверхневих ділянках нейропіля можна розрізнити сплетення дендритів окремих груп нейронів — дендритні гломерули (рис. 4, Б).

В глибині нейропіля трапляються дрібні мультиполярні нервові клітини (шостий тип), які своїми короткими відростками охоплюють прилеглі ділянки. Все нейропільне сплетення замкнуто серед маси гліальних клітин, які утворюють суцільну губчасту строму ганглію.

Ханстрём [10] і Буллок [8] розглядають нейропіль як основну нейрофункціональну частину ганглію — його синаптичну ділянку. Порівняння об'єму нейропіля з об'ємом тіл нейронів ганглію дає уявлення про ступінь диференціювання нервової системи цього представника молюсків [10]. У молюска *Planorbis corneus* нейропіль неоднаково роздвинутий в різних гангліях. Він найбільш густий і великий за об'ємом в педальному ганглії.

Можна створити умови імпрегнації нервових елементів, за яких сам нейропіль слабо тонується, але аргірофільними виявляються найтонші волоконця, які проникають у ганглії та утворюють вільне сплетення в ділянці нейропіля. Гілки цих волокон піднімаються по відростках нейронів і утворюють аксо-дендритичні й аксо-аксональні контакти. Варикозні термінали доходять і до тіл нейронів, обплітають їх, контактуючи з поверхнею клітин варикозними потовщеннями, розташованими на протязі волокон, а також кінцевими бляшками бокових гілочок. Отже, ці варикозні волокна утворюють аксо-соматичні контакти на тілах нейронів (рис. 4, Д).

Такі форми контактів описали в гангліях молюска *Limax* Вератті [15], у вісцеральному ганглії *Aplysia Californica* Абраам [6, 7]. Вератті [15], який імпрегнував за методом Гольджі, наводить рисунки найтон-

ших аргірофільних сіт. На рисунках Абраама [6, 7] ми бачимо рідкі варикозні контакти з мембраною галузень аксонів афферентної формації від екстероцепторів. Такі контакти існують у ганглії і утворюються в аксонах, так і на тілах клітин. На рисунках експериментальних

Крім плетивоподібних кінцевих бляшок іншої формації (рис. 4, В). Їх походження невідомо. Вони є на периферичних нервах або сусіднього ганглію. Цей тип контактів нам довелося спостерігати в ганглії.

Ми імпрегнуємо ганглії аксонами, дендритами, щоб важко уявити, щоб такі контакти були відростками малих нервових клітин.

Підсумовуючи наведені дані, можна креслити такі особливості ганглію.

1. Високий ядерний об'єм, мінливість об'єму клітин, зміни локалізації Гольджі в ганглії і глікогену, а в частині гангліїв свідчить про надзвичайно велику кількість нейронів у ганглії, а не в нервах, як у інших молюсків, а не в нервах, як у інших молюсків, а не в нервах, як у інших молюсків.

2. До складу ганглію входить багато біполярних і мультиполярних клітин, а також периферичні зв'язки з гангліями, які забезпечують вступ нервових імпульсів у ганглії, які забезпечують вступ нервових імпульсів у ганглії, які забезпечують вступ нервових імпульсів у ганглії.

3. Міжнейронні контакти між аксо-аксональними контактами і дендро-дендритичними

1. Герасимов В. Д. — *Мед.*, 1964, 12, 3.
2. Колачев А. — *Цитол. архив. анат., гистол.* 1964, 12, 3.
3. Майский В. А., Ге...
4. Майский В. А., Хо...
5. Манохина М. С. — *Acta Bergh. Нуклеон. и эмбриол.*, 1966, 5, 93.
6. Abraham A. — *Acta a...*
7. Abraham A. — *Z. f. p...*
8. Bullock T. H. and...
9. Clayton D. E. — *J. E...*
10. Hanström B. — *Z. M...*

щих аргірофільних сіточок, які охоплюють грушовидні тіла клітин. На рисунках Абраама [6, 7], зроблених при більш значних збільшеннях, ми бачимо рідкі варикозні волокна, які оплітають нервові клітини і контактують з мембраною. Автор вважає, що вони становлять кінцеві галузження аксонів аферентних периферичних нейронів, які несуть інформацію від екстероцепторів. Ми підтверджуємо спостереження Абраама про існування термінальних варикозних волокон, що проникають у ганглії і утворюють дотичні контакти і кінцеві бляшки як на аксонах, так і на тілах клітин (рис. 4, Д). Однак ми не маємо поки що експериментальних даних для визначення природи цих волокон.

Крім плетивоподібних контактів на тілах нейронів імпрегнуються кінцеві бляшки іншої природи: більш крупні, але нечисленні (рис. 4, В). Їх походження не ясне, вони можуть бути синаптичними терміналями периферичних нейронів, міжнейронними контактами даного або сусіднього ганглію (оскільки перехід аксонів з одного ганглію в інший нам довелося спостерігати).

Ми імпрегуємо також дотичні контакти колатералей аксонів з аксонами, дендритами і збірними відростками сусідніх клітин. Проте важко уявити, щоб такі численні контакти колатералей з усіма зустрічними відростками мали функціональне значення.

Підсумовуючи наші спостереження, ми вважаємо за потрібне підкреслити такі особливості:

1. Високий ядерно-плазмений коефіцієнт нейронів молюска *Planorbis*, мінливість об'єму і форми ядра, великий вміст хроматину, циклічні зміни локалізації РНК, накопичення та зникнення речовини Ніссля і глікогену, а в частині нейронів і нейросекрету — вся ця динаміка свідчить про надзвичайно високу активність трофічних процесів у нейронах молюсків, а також про те, що ці нейрони можуть бути віднесені до клітин з переважно ядерним типом синтезу білка.

2. До складу гангліїв центральної частини нервової системи молюска *Planorbis corneus* входять: а) еферентні — уніполярні, псевдоуніполярні і мультиполярні нейрони, які утворюють внутрігангліонарні і периферичні зв'язки; б) аферентні біполярні нейрони, які забезпечують міжгангліонарні зв'язки; в) аферентні багатовідросткові нейрони, які забезпечують внутрігангліонарну рецепцію; г) проміжні мультиполярні нейрони, які утворюють внутрінейропільні зв'язки; д) нейросекреторні клітини.

3. Міжнейронні зв'язки здійснюються шляхом аксо-соматичних і аксо-аксональних контактів у гангліозному шарі та аксо-дендритичних і дендро-дендритичних контактів у нейропіль.

Література

1. Герасимов В. Д., Костюк П. Г., Майский В. А. — Бюлл. exper. биол. и мед., 1964, 12, 3.
2. Колачев А. — Цитол. исследования над нервными клетками моллюсков. Русск. архив. анат., гистол. и эмбриол., 1916, 1, 2, 400.
3. Майский В. А., Герасимов В. Д. — Бюлл. exper. биол. и мед., 1964, 9, 22.
4. Майский В. А., Хомутовский О. А. — Журн. эволюц. биохим., 1965, 1, 4, 352.
5. Манохина М. С. — Цитохим. исследование гигантских нейронов *Tritonia diomedea* Bergh. Нуклеиновые кислоты, полисахариды и липиды. Архив анат., гистол. и эмбриол., 1966, 5, 93.
6. Abraham A. — Acta anat., 1963, 260.
7. Abraham A. — Z. f. mikroskop. anat. Forsch., 1965, 73, 96.
8. Bullock T. H. and Horridge G. A. — Structure and function in the nervous systems of invertebrates. San Francisco and London, 1965.
9. Clayton D. E. — J. Ent. Zool., 1932, 24, 3.
10. Hanström B. — Z. Morph. ökol. Tiere, 1929, 16, 101.

11. Nisbet R. H.—Proc. roy. Soc., 1961, 154, 276.
12. Nolte Angela—Naturwissenschaften, 1964, 51, 6, 148.
13. Nolte Angela—Naturwissenschaften, 1966, 53, 11, 281.
14. Rosenblut J.—Z. f. Zellforsch. mikroskop. Anatomie, 1963, 60, 2, 213.
15. Veratti E.—Med. Ist. Lombardo, 1900, 18, 163.

Надійшла до редакції
8.III 1967 р.

Особенности нейронов центральной нервной системы пресноводного брюхоногого моллюска *Planorbis Corneus*

І. В. Торська, В. С. Білокриницький, Л. Ф. Бурчинська, Є. Д. Геніс

Лабораторія морфології нервної системи Інституту фізіології
ім. А. А. Богомольця АН УРСР, Київ

Резюме

Для нейронов моллюсков *Planorbis corneus* характерно высокое ядерно-плазменное отношение, богатство ядер хроматином и присутствие в них многочисленных крупных структурированных ядрышек, содержащих РНК. В цитоплазме нейронов прослежены циклические изменения концентрации РНК, интенсивная реакция сукциндегидрогеназы и фосфатаз, накопление и исчезновение вещества Ниссля и гликогена, а в части нейронов синтез и выведение нейросекрета. Обнаруженная динамика углеводного обмена и обмена нуклеиновых кислот указывает на чрезвычайно высокую активность трофических процессов в нейронах моллюсков, которые следует отнести к числу клеток с преимущественно ядерным типом синтеза белка. Закономерная концентрация белков, жиров, углеводов, нуклеиновых кислот и ферментов в области аксонного холмика и определенная структурированность этого участка свидетельствует об особом функциональном значении аксонного холмика, что ставит вопрос о том, не следует ли выделить это образование, как специфический органоид нервной клетки.

Применение комплекса нейрогистологических методов позволило выявить шесть типов нервных клеток. В ганглиях центральной нервной системы моллюсков *Planorbis corneus* имеются: а) эфферентные — униполярные, псевдоуниполярные и мультиполярные нейроны, образующие внутриганглионарные и периферические связи; б) афферентные биполярные нейроны, обеспечивающие межганглионарные связи; в) афферентные многоотростчатые нейроны, обеспечивающие внутриганглионарную рецепцию; г) промежуточные мультиполярные нейроны, образующие межнейронные и внутринеуропильные связи; д) нейросекреторные клетки.

На телах нервных клеток и их отростках обнаружены терминалы аксонов, образующие сплетениевидные синаптические контакты en passant, а также типичные концевые синаптические бляшки. Межнейронные связи осуществляются путем аксо-соматических и аксо-аксональных контактов в ганглиозном слое и аксо-дендритических и дендродендритических контактов в нейропиле.

Peculiarities of of the Fresh

I. V. Torskaya, V.

Laboratory of Morphology
of Physiology

The high nuclear-p and multiplicity of the cal for the neurons of of the concentration of nase and phosphatase, stance and glycogen we excretion of the neurose

The revealed dyna of nucleic acids testifie rons of the molluscs ar should be considered a sis. The regular conc acids and enzymes in this part of the cell e axon hillock. This form of a nerve cell.

The complex of reveal six types of ne the mollusc *Planorbis* nipolar and multipola ral connections; b) th between ganglia; c) t lionic reception; d) t interneuronal and int

The axons' termi their processes. They pical synaptic buds. I tic and axo-axonal co dendro-dendritic cont

Peculiarities of the Central Nervous System Neurons of the Fresh - Water Mollusc *Planorbis Corneus*

I. V. Torskaya, V. S. Belokrinitsky, I. F. Burchinskaya, E. D. Genis

Laboratory of Morphology of Nervous System, the A. A. Bogomoletz Institute of Physiology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR

Summary

The high nuclear-plasmic ratio, saturation of the nuclei by chromatin and multiplicity of the large structural nucleoli containing RNA are typical for the neurons of the molluscs *Planorbis corneus*. Cyclical changes of the concentration of RNA, the intense reaction of succinicdehydrogenase and phosphatase, accumulation and disappearance of the Nissl substance and glycogen were observed. In a part of neurons the synthesis and excretion of the neurosecret were also observed.

The revealed dynamics of carbohydrate metabolism and metabolism of nucleic acids testifies to the fact that the trophic processes in the neurons of the molluscs are of extremely high activity and that such neurons should be considered as cells with mainly nuclear type of protein synthesis. The regular concentration of proteins, fats, carbohydrates, nucleic acids and enzymes in the axon hillock region and certain structurness of this part of the cell evidence for a special functional importance of the axon hillock. This formation is also suggested to be a specifical organoid of a nerve cell.

The complex of the neurohistological methods made it possible to reveal six types of nerve cells. Ganglia of the central nervous system of the mollusc *Planorbis corneus* have: a) the efferent — unipolar, pseudounipolar and multipolar neurons which form intraganglionic and peripheral connections; b) the afferent bipolar neurons which provide connections between ganglia; c) the efferent multipolar neurons providing intraganglionic reception; d) the intermediate multipolar neurons which provide interneuronal and interneuropile connections; e) neurosecreting cells.

The axons' terminals were discovered on the nerve cells body and on their processes. They form climbing synaptic contacts en passant and typical synaptic buds. Interneuronal connections are provided by axo-somatic and axo-axonal contacts in the ganglionic layer and axo-dendritic and dendro-dendritic contacts in the neuropile.