

неї електричного струму: гіперполяризація блокує потенціали дії, і замість них у тому ж ритмі продовжують виникати ЗПСР. Освітлення ока приводило до збільшення частоти імпульсації в одних нейронах або зменшення її — в інших. У багатьох нейронів частота імпульсації при цьому не змінювалась.

Література

1. Бабичев Р. Н.— Электрофизиол. характер. передачи возбужд. в симпатич. ганглиях при различном содерж. гормонов щитовидной железы в крови. Автореф. дисс., Л., 1965.
2. Ефимова А. М.— Ежегодник Ин-та exper. мед. АМН СССР, 1956, 116.
3. Мельниченко Л. В., Скок В. И.— Физиол. журн. АН УРСР, 1968, 14, 368.
4. Миргородский В. Н., Скок В. И.— Тез. и реф. докл. V научн. совещ. посв. памяти Л. А. Орбели, «Наука», 1968, 176.
5. Ноздрачев А. Д.— Физиол. журн. СССР, 1966, 52, 46.
6. Ноздрачев А. Д.— Информ. матер. Объед. научн. Совета «Физиол. чел. и жив.» АН СССР, 1966, 9—10, 3.
7. Скок В. И., Миргородский В. Н.— В сб.: Всесоюзн. конфер. по супраспинальному контролю, «Научная думка», 1969.
8. Филистович В. И.— Ежегодник Ин-та exper. мед., АМН СССР, 1956, 109.
9. Bronk D., Ferguson L., Margaria R., Solandt D.— Amer. J. Physiol., 1936, 117, 237.
10. Pitts R., Larrabee M., Bronk D.— Amer. J. Physiol., 1941, 134, 359.

Надійшла до редакції
4.IV 1969 р.

ПРО НЕЙРОННІ КОНТАКТИ В ЦЕНТРАЛЬНІЙ НЕРВОВІЙ СИСТЕМІ ПСЕВДОКІНСЬКИХ П'ЯВОК

І. В. Торська, Л. М. Белова

Лабораторія морфології нервової системи Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця
АН УРСР;
кафедра зоології безхребетних Харківського університету

Описання нервової системи п'явок відомі з часів класичних досліджень Браша [8], Ретціуса [12], Роде [13], Хавета [11], Більшовського [7], Кахалія [10], Заншера [14], Біалковської та ін. [6].

Більшість із них виконано при пофарбуванні нервових елементів метиленовою синькою за Бете [5], що й дозволило описати загальну будову гангліїв і нейронів, а також фібрилярні сітки нервових клітин. Дальші повідомлення не внесли істотних доповнень до раніше встановлених фактів. У всіх цих працях найменш висвітленим залишалось питання про міжнейронні контакти.

Оскільки дані про міжнейронні контакти можуть мати значення для розуміння закономірностей поширення нервового імпульсу в нервовій системі п'явок та здійснення рефлекторних актів, ми викладаємо одержані нами дані.

Імпрегнація блоків за прописами Майорової [1], Роувела та Фразера [14] та дальше вивчення серійних зрізів гангліїв інтактних тварин у різні строки після видалення частини гангліозної маси дозволили виявити деякі форми внутрігангліонарних і позагангліонарних зв'язків нейронів центральної нервової системи п'явок.

Велика підглоткова гангліозна маса складається із скупчення клітин у вигляді півмісяця, які захоплюють глотку. Вона оточена щільною сполучнотканною капсулою, яка, стоншуючись, подовжується до центра, відмежовуючи окремі пакети гангліозних клітин і нейропіль,

і розділяючи нейропіль на симетричні сегменти. Зовнішня капсула переходить на нервові стовбури, які сполучають ланцюжок гангліїв, і на самі ганглії, тобто утворюють спільну захисну капсулу для усієї центральної нервової системи тварини.

Під капсулою підглоткової гангліозної маси кільцем лежать тіла нервових клітин. Їх відростки радіально спрямовані в нейропіль. Нейропіль займає велику частину гангліозної маси, тоді як нейрони утворюють навколо нього вузький шар клітин різного калібру. Серед них

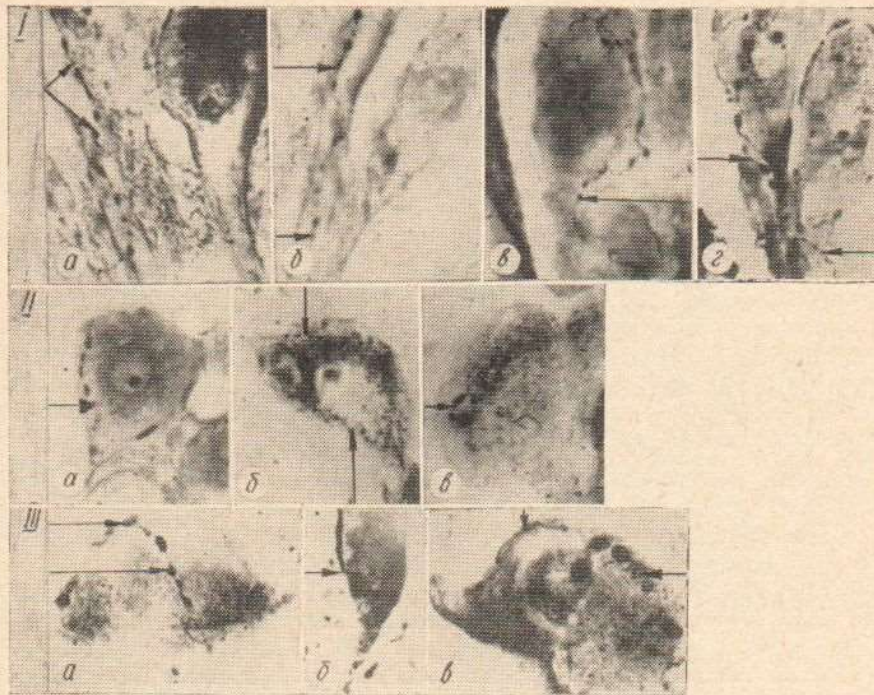


Рис. 1. Аксоаксональні і аксосоматичні синаптичні контакти:

I, II — норма: I, а, б, в, г — термінальні волокна піднімаються по відростках на тіла нейронів; численні бляшки варикозитетів утворюють контакти на протязі — аксоаксональні і аксосоматичні синапси; II, а, б, в — різні положення синаптичних бляшок на тілах нейронів; III — після екстирпації половини підглоткового ганглію: а — на крупному нейроні видні набряклі і деформовані синаптичні бляшки термінального волокна, б — різке набрякання термінального волокна і його синаптичні бляшки, в — на тілі нейрона одночасно видні дрібні незмінені і різко набряклі синаптичні бляшки. Метод Роувеля і Фразера. Мікрофото. $\times 800$. Уменьшение $\frac{1}{3}$.

кілька дуже крупних нейронів до 100 і більше $\mu\text{м}$, крупні нейрони у 50—60 $\mu\text{м}$, але більшість клітин середнього розміру 30—40 $\mu\text{м}$. Кожна нервова клітина вкрита тонкою прозорою гліозною капсулою, яка переходить на відросток. (Окремі нейрони можуть лежати не в гангліях, а в комісурах, де також завжди є округлі малодиференційовані нервові елементи.)

Шар нервових клітин відділений від нейрополя гратчастою перегородкою з пухкої сполучної тканини, на яку немов би спираються тіла нейронів (рис. 3, I). Очевидно, капсула і внутрішні перегородки гангліозної маси запобігають нейрони від зміщень і стиснень при постійних скороченнях і розтягненнях м'язів, а також різних змінах об'єму тіла при насмоктуванні рідини.

Відростки клітин проходять крізь грати в нейропіль, а частина з них крізь центральну перегородку у контралатеральну область нейро-

піля. При цьому вони перехрещуються так, що дендритичні і аксональні галуження нейронів лівої частини гангліозної маси закінчуються в області правої частки нейропіля і правої половини тіла.

З нейропіля до тіл нейрона, крізь ґратчасту перегородку піднімаються найтонші терміналі аксонів. Претермінальні ділянки — це безм'якушеві волокна калібром близько 1 мк; вони рівномірно потовщуються у вигляді варикозитетів, які у два-три рази перевищують діаметр волокна. Претермінальні волокна поступово стоншуються, а їх

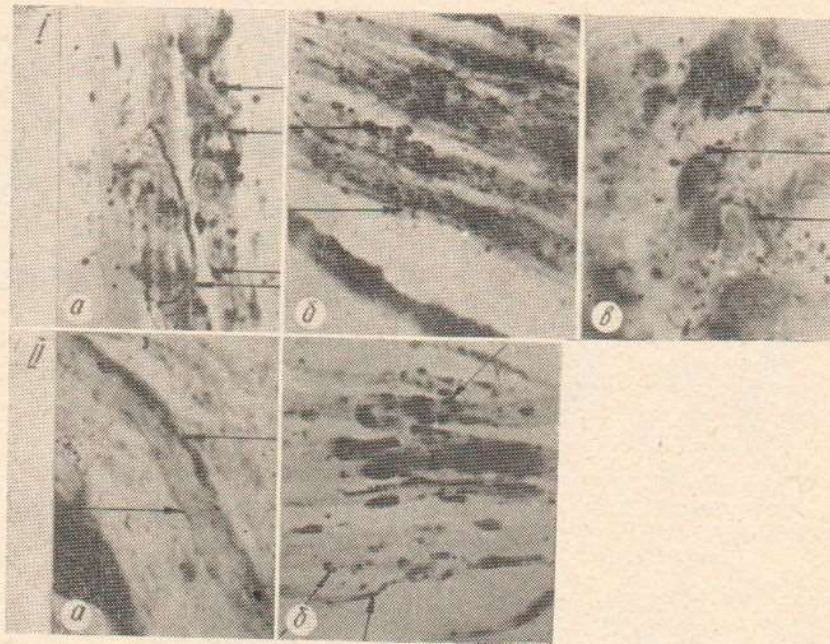


Рис. 2. Аксоаксональні і дендроаксональні синаптичні контакти на відростках нейронів у нейропілі.

I — норма; а, б — на протязі товстих відростків нейронів у нейропілі видні «висхідні» аксони і численні синаптичні бляшки; темно-імпрегновані товсті волокна є відростками хромафінних клітин; в — поперечні зрізи товстих відростків нейронів у нейропілі, видно термінальні волокна, оточуючі їх синаптичні бляшки, які контактують з ними. II — після екстирпації половини підглоткового ганглію. Кришкоподібний розпад термінальних волокон: а, б — на товстих відростках псевдоуніполярних нейронів.

Метод Роувела і Фразера. Мікрофото. $\times 800$. Уменьшение $\frac{1}{6}$.

варикозитети зменшуються. Найтонші волокна звичайно повзуть по потужних відростках нервових клітин, спираючись на них або обвиваючи їх (рис. 1, I, а, б). На всьому протязі претермінальних волокон варикозитети їх тісно стикаються з відростком. Досягаючи клітин, претермінальні волокна можуть оточувати поверхню гліальної капсули, але тонкі термінальні гілки проникають під капсулу і обвивають тіло самої клітини. Варикозитети вдавлюються в мембрану клітини і розплющуються на ній, утворюючи численні контакти на протязі термінального волокна — аксосоматичні контакти. Від термінальної частини волокна можуть відходити короткі гронавидні бляшки — додаткові аксосоматичні контакти. У зрізі товщиною 15 мк на боковій поверхні крупних нейронів налічується шість—вісім бляшок таких аксосоматичних синапсів (рис. 1, I, в, г). У молюсків такі синапси описані Абраамом [4] і нами [3], у дощового черв'яка Невмивакою [2].



Рис. 3. Хромафіні нейрони в ганглії.

г, а, б — положення хромафіних нейронів у ганглії, перехрещення відростків. Цитоплазма заповнена хромафіною зернистістю. Мікрофото. $\times 200$; а — відрізок відростка хромафіної клітини в нейроплі, видно його короткі бокові гілки; г — відрізок відростка хромафіної клітини в нейроплі, видно синаптичні контакти на його поверхні (аксоаксональні синапси). Мікрофото. $\times 800$; д, а, б — контакти термінальних ділянок відростків хромафіних клітин на м'язових волокнах. Метод Рувеля і Фразера. Мікрофото. $\times 800$.

Одна претермінальна гілка аксона, що проникає в ганглії, може галузитися, охоплюючи сусідні клітини, утворюючи аксосоматичні контакти з двома-трьома нейронами. Це явище у вищих тварин відоме як феномен мультиплікації.

Багато синаптичних бляшок різної величини покриває товсті відростки нейронів, що проходять крізь нейропіл (рис. 1, I, а, б). (Всупереч описанням Булока [9], товсті відростки — 15—20 мк, завжди є в нейропілі. Вони поширюються в довгастому і поперечному напрямках.)

Синаптичні бляшки на відростках, мабуть, полісинаптичного походження, тобто належать до терміналей багатьох дендритів і аксонів (місцевих і сторонніх), які галузяться в нейропілі.

Після екстирпації половини великої підглоткової гангліозної маси виникає переродження частини претермінальних і термінальних волокон у контралатеральній її половині. На різних строках після операції ми бачимо фрагментацію і розпад аксоаксональних і аксосоматичних терміналей (дегенерація нервових елементів у п'явок здійснюється уповільнено до півтора місяця). Спочатку стоншуються волокна і розриваються в міжварикозних ділянках, потім відбувається зернистий розпад варикозитетів і синаптичних бляшок (рис. 1, III, а, б, в).

Поширення перероджених волокон виявляє зв'язки між нейронами лівої і правої половини гангліозної маси, а також трансгангліонарні зв'язки з нейронами гангліїв, що віддалені, в оральному і каудальному напрямках.

Проте, у всі строки після операції (до 35 діб) на тілах збережених нейронів трапляються й незмінені аксосоматичні та аксоаксональні терміналі: вони можуть належати до аксонів периферичних нейронів або нейронів, розташованих у гангліях червеного ланцюжка.

На крупних нейронах можна відзначити одночасно перероджені термінальні волокна, синаптичні бляшки яких перебувають у стані зернистого розпаду, і нормальні незмінені термінальні волокна з нормальними синаптичними бляшками. Оскільки такі картини ми спостерігаємо на пізніх строках після операції, то, очевидно, на тілах цих нейронів закінчуються аксони як уражених, так і інтактних нейронів, тобто частина клітин гангліозної маси має полісинаптичну іннервацію. Це явище особливо демонстративно виявляється на товстих відростках нейронів, що проходять у нейропілі. На всіх цих відростках, як правило, трапляються змінені і незмінені синаптичні бляшки, що підтверджує висловлене нами припущення про полісинаптичне походження цих аксоаксональних і дендроаксональних контактів.

Окремо слід спинитись на хромафінних нейронах, які, як правило, розташовані у лівій і правій половині гангліозної маси і в гангліях червеного ланцюжка. Ці нейрони різко виділяються серед інших завдяки тому, що їх цитоплазма містить хромафінну зернистість. Зерна можна прослідкувати на всьому протязі ганглію, нервових шляхів, у нижче розташованих гангліях і на периферії тіла. В нейропілі можна бачити перехрещення їх відростків (рис. 3, I, а), спрямованих у комісури і нервові стовбури. Від товстих відростків хромафінних нейронів у нейропіл відходять короткі бокові гілочки, які закінчуються здуттями, заповненими хромафінною речовиною (рис. 3, II, в). У соматичних тканинах на периферії тіла ці відростки трапляються серед м'язових волокон у тісному контакті із залозистими клітинами оральної області (рис. 3, II, а, б, в). На хромафінних клітинах є аксоаксональні і аксосоматичні синапси нейронів даного ганглію.

Висновки

1. У центральних і периферичних гангліях п'явки існують аксо-аксональні, аксосоматичні і дендроаксональні контакти.

2. Синаптичні зв'язки можуть утворюватися між нейронами даного ганглію, між симетричних пакетів клітин і трансгангліонарно.

3. Тільки на частині нейронів є полісинаптичні аксосоматичні зв'язки, тоді як відростки всіх нейронів у межах нейропіля мають полісинаптичні контакти.

4. Аксони хромафінних клітин поширюються і закінчуються на протязі всього ланцюжка гангліїв, а в соматичних тканинах — серед м'язових і залозистих клітин.

Література

1. Майорова И. М.—Архив анат., гистол. и эмбриол., 1966, 4, 117.
2. Невмывака Г. А.—Нервная система дождевого червя, М.—Л., 1966.
3. Торская И. В., Белокриницкий В. С., Бурчинская Л. Ф., Генис Е. Д.—В сб.: Труды юбилейной сессии Харьков. ун-та, 1966, Харьков.
4. Abraham A.—Acta anat., 1963, 260.
5. Bethe A.—Allgemeine Anatomie und physiologie des nervensystems, Thieme Leipzig, 1903.
6. Bialkowska, Kulikowska — Anat. Anz., 1911, 38.
7. Bilshovsky M.—Neurol. Zentralblat, 1903, 21, 977.
8. Brusch C.—Z. Wiss. Zool., 1849, 164.
9. Bullock T., Horridge G.—Structure and Function of the Nervous System of Invertebrates. San—Francisco—London, 1965.
10. R.-y-Cajal—Trabajos del laborot. de investig. biol. de la univ. de Madrid, 1904, 3, 1.
11. Hevet J.—Structure du systeme nerveus des annelides (Nepheis Clepsine, Hirudo, Humbriculus Lumbricus. Cellule, 1900, 17, 63.
12. Retzius G.—Biol. Untersuch., 1891, 7, 2, 1.
13. Rohde E.—Lool. Beitr. Berl., 1892, 3, 1.
14. Rowell C., Fraser H.—Quart microscop. Sci., 1963, 104, 1, 81.
15. Sancher D.—El sistema nerviosa de los, 1909.

Надійшла до редакції
10.II 1968 р.