

ПРО АКСО-СОМАТИЧНІ СИНАПТИЧНІ ТЕРМІНАЛИ
НА НЕЙРОНАХ ПРІСНОВОДНОГО ЧЕРЕВОНОГО МОЛЮСКА
PLANORBIS CORNEUS

Л. Ф. Бурчинська

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

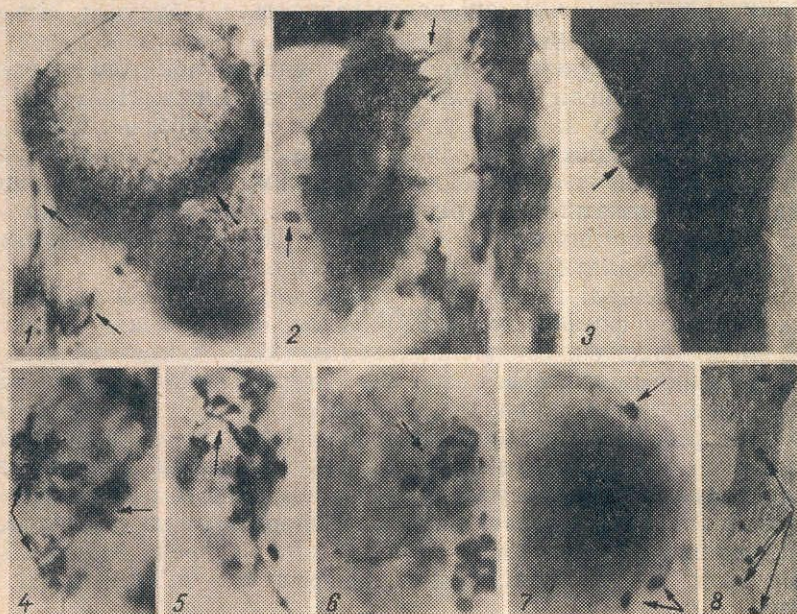
Питання про існування у гангліях молюсків аксо-соматичних між-нейронних контактів широко дискутується. З одного боку, електрофізіологічні дослідження [10, 21] і деякі дані світлової [5, 11—13] та електронної мікроскопії [4, 13, 14, 20] останніх років створили уявлення про те, що для мозку молюсків характерні тільки аксо- аксональні синаптичні контакти. З другого боку, нагромаджені морфологічні дані про наявність аксо-соматичних терміналей на прикладі різних представників молюсків. Вперше терміналі на сомі нейронів молюсків *Limax* були описані [24] при імпрегнації гангліїв методом Гольджі. Автор демонструє найтонші аргірофільні варикозні сітки, які обплітають тіла нейронів. При обслідуванні вісцерального ганглію *Aplysia* сучасними методами імпрегнації (методи Більшовського і Агдура) виявлені [9] аналогічні перичелюлярні сплетення варикозних волокон. Деякі волокна цих сплеть закінчуються колючками, трикутними площадками чи пуговками на тілах нейронів». У нашій лабораторії (за допомогою імпрегнаційних методів Кахаля, Циммермана, Майорової, Агдура та осмій-цинк-йодатного методу Хабонеро) транзиторні терміналі та кінцеві синаптичні бляшки виявлені на тілах і відростках нейронів *Planorbis corneus* [1, 7].

Обговорюючи причину негативних результатів, одержаних електронномікроскопічними методами, Абраам справедливо підкреслював, що в ультратонкі зрізи потрапляє мізерна площа поверхні величезних нейронів молюсків, і тому імовірність виявлення синаптичних терміналей менша, ніж у зрізах, виготовлених для світлової мікроскопії. Однак, останнім часом з'явилися і електронномікроскопічні докази існування аксо-соматичних контактів на нейронах молюсків, які виявлені на поверхні нейронів церебрального ганглію *Anodonta* [22]. У 1969 р. електронномікроскопічним методом [23] був підтверджений факт існування аксо-соматичних контактів на представниках черевоних молюсків (*Limax* та *Helix*). Автори відзначають, що «іноді вся поверхня нейронів вкрита пресинаптичними закінченнями». На нейронах молюсків *Elliptio complanatus* методами світлової та електронної мікроскопії також виявлені аксо-соматичні синапси [17].

Невдачі виявлення терміналей на сомі та відростках нейронів пояснюються труднощами імпрегнації нервових елементів молюсків взагалі. В пошуках результативної імпрегнації на гангліях *Anodonta* було проведено порівняльне дослідження 12 імпрегнаційними методами [15], яке довело, що жоден з них в оригінальному пропису не дає задо-

вільних результатів. Найбільш вдалою автори вважають модифікацію методу Роуела. Однак, за допомогою й цього методу їм вдалося виявити тільки тіла нейронів та волокна нейропілю, але не термінали.

Для вивчення міжнейронних зв'язків у гангліях *Planorbis corneus* ми також користувалися різними методами імпрегнації солями срібла (метод Кахаля для безхребетних, методи Циммермана, Більшовського-Коротченка [2], Майорової [3] та Агдура [9]). Ці методи виявились мало ефективними, і нам з великим трудом вдалося виявляти пооди-



Кінцеві синаптичні бляшки та транзиторні синаптичні термінали (стрілки) на тілах та збиральних відростках нейронів *Planorbis corneus*, виявлені з допомогою різних методів.

1 — імпрегнаційний метод Циммермана; 2, 3 — осмій-цинк-йодатний метод Хабонеро; гістохімічні реакції: на сукциндегідрогеназу — 4, 5, кислу фосфатазу — 6, зв'язані ліпіди — 7, ацетилхолінестеразу — 8.

нокі синаптичні бляшки на сомі нейронів. Кращі наслідки дало застосування осмій-цинк-йодатного методу Хабонеро [16], який виявляє перичелюлярний апарат нейронів.

Зовсім несподівано для нас кращі результати у виявленні терміналей були одержані на гістохімічних препаратах, виготовлених для вивчення сукциндегідрогенази (метод Нахласа [19], кислої фосфатази (метод Гоморі [19]), зв'язаних ліпідів (метод Беренбаума [19], глікогену (метод Шабаша [18]), ацетилхолінестерази (метод Карновського — Рутса [18]) та біогенних моноамінів (модифікація гістохімічного флюоресцентного методу Фалька для холоднокровних [6]).

Як ми вже відзначали, імпрегнаційні методи виявились мало придатними для виявлення синаптичних терміналей. Лише в поодиноких препаратах можна було бачити варикозні волокна (0,5—1,0 мк), які проникають у ганглії, піднімаються по відростках на сому нейронів та контактують з їх поверхнею варикозитетами та кінцевими бляшками (див. рисунок, 1). З допомогою методу Хабонеро на відростках та тілах більшості нейронів виявлені численні великі (3—5 мк) синаптичні бляшки округлої, овальної або трикутної форми з чітко окресленими

контурами та ясным вмістом (див. рисунок, 2, 3). Претермінальні волокна дуже тонкі, ясно-забарвлені, частіше підіймаються з нейропілью, але іноді тонкий пучок претермінальних волокон проходить під капсулою гангліїв. Окремі волокна з цього пучка опускаються на сому нейронів і закінчуються щільно розташованими групами синаптичних бляшок. На тілах нейронів середнього розміру (60—80 мк) можна бачити до 20—30 синаптичних бляшок цього типу. Метод Хабонеро виявляє ще другий тип термінальних волокон. Це найтонші варикозні волокна (не більше 0,5 мк) з надзвичайно маленькими круглими варикозитетами (близько 1 мк), які часто галузяться і будують сітковидні сплетення між клітинами та на їх поверхні.

При реакції на сукциндегідрогеназу видно пучок тонких волокон, які проникають у ганглії по комісурах та конективах. Найтонші варикозні волокна такого ж калібру, як і виявлені імпрегнаційними методами, обплітають відростки та тіла нейронів і стикаються з їх поверхнею варикозитетами та численними великими (1—2 мк) кінцевими гронovidними бляшками (див. рисунок, 4, 5). Все тіло нейрона виявляється усіяним термінальними бляшками [20—25]. Одне термінальне волокно може надсилати колатералі до кількох клітин.

Подібні терміналі на сомі та відростках нейронів знайдені при реакціях на кислу фосфатазу (див. рисунок, 6), зв'язані ліпіди (див. рисунок, 7) та глікоген. Виявлення терміналей з допомогою цих гістохімічних реакцій пояснюється тим, що у терміналях містяться ті ферменти та речовини, які виявляють ці реакції.

Отже імпрегнація нейрофібрилярних структур солями срібла та осміювання за методом Хабонеро, а також гістохімічні реакції на сукциндегідрогеназу, кислу фосфатазу, зв'язані ліпіди та глікоген виявляють терміналі, розташовані на тілах нейронів та на їх відростках. Для ствердження синаптичної природи цих утворень ми спробували ідентифікувати в них медіатори чи ферменти, зв'язані з їх метаболізмом.

Застосування модифікованого методу Фалька [6] (реакція на медіатори-катехоламіни і серотонін) дозволило виявити специфічне свічення таких самих транзиторних терміналей, які ми бачили при імпрегнаційних методах та гістохімічних реакціях. На поверхні тіл та відростків, нейронів, які світяться зеленим кольором (катехоламініергічні нейрони), стеляться тонкі волокна з множинними варикозитетами, що інтенсивно флюоресціюють яскраво зеленим (катехоламіни) чи жовтим (серотонін) кольором. Яскраво зелені терміналі знайдені на катехоламініергічних, серотонінергічних та на нефлюоресціюючих нервових клітинах гангліїв. Серотонінергічні терміналі видно на катехоламініергічних та на нефлюоресціюючих нервових клітинах. На частині нейронів визначаються водночас ті та інші терміналі.

З допомогою реакції на ацетилхолінестеразу (АХЕ) — фермент, який розщеплює ацетилхолін, виявлені холінергічні терміналі на тілах та відростках нейронів (див. рисунок, 8). Вони представлені найтоншими АХЕ-вмісними транзиторними волокнами (0,5 мк). Максимальна інтенсивність реакції проявляється у варикозитетах та в більш великих кінцевих бляшках. Вони частіше трапляються вздовж збірного відростка нейронів, в конусі росту та на сомі. Холінергічні терміналі локалізуються як на холінергічних нервових клітинах, так і на клітинах зі слабко позитивною чи негативною реакцією. Отже, для АХЕ терміналей також характерна аксо-соматична та аксо-аксональна локалізація. Слід підкреслити, що холінергічні транзиторні терміналі та холінергічні кінцеві бляшки у гангліях *Planorbis corneus* нечисленні.

Оцінюючи медіаторний склад синаптичних терміналей у гангліях *Planorbis corneus*, слід зауважити, що найбільша частина терміналей є катехоламінергічними, менше трапляється серотонінергічних терміналей і найменше — холінергічних терміналей.

Привертає увагу, що на тілах і збірних відростках нейронів визначаються синаптичні термінали різних типів: великі кінцеві синаптичні бляшки, які виявляються тільки методом Хабонеро, і «синапси на протязі», утворені тонкими варикозними волокнами з варикозитетами, що тісно прилягають до тіл і відростків нейронів; вони виявляються усіма застосованими методами. Іноді обидва типи синаптичних терміналей трапляються водночас, тобто має місце конвергенція синаптичних терміналей різної природи. Це підтверджується при ідентифікації медіаторів, коли ми виявляємо катехоламінергічні, серотонінергічні термінали на тілі одного нейрона.

Оскільки всі застосовані методи виявили на нейронах *Planorbis corneus* аксо-соматичні синаптичні термінали, ми на основі власних та літературних даних вважаємо доведеним факт існування аксо-соматичних синапсів на нейронах молюсків.

Висновки

За допомогою нейрогістологічних та гістохімічних методів на тілах та збірних відростках нейронів *Planorbis corneus* виявлені синаптичні контакти різних типів: кінцеві синаптичні бляшки і «синапси на протязі». Більша частина терміналей є катехоламінергічними, менше — серотонінергічних, найменше число холінергічних терміналей. На частині нервових клітин має місце конвергенція катехоламінергічних та серотонінергічних терміналей.

Література

1. Бурчинская Л. Ф. — Вестник зоол., 1968, 4, 59.
2. Коротченко В. В. — Фізіол. журн. АН УРСР, 1969, 15, 571.
3. Майорова И. М. — Архив анат., гист., эмб., 1966, 50, 117.
4. Майский В. А., Хомутовский О. А. — Журн. эвол. биол. и физиол., 1965, 1, 352.
5. Сахаров Д. А. — Успехи соврем. биол., 1965, 60, 365.
6. Сахарова А. В., Сахаров Д. А. — Цитология, 1968, 10, 389.
7. Торська І. В., Білокриницький В. С., Бурчинська Л. Ф., Геніс Є. Д. — Фізіол. журн. АН УРСР, 1968, 14, 456.
8. Шабаш А. Л. — Гистохимия гликогена нормальной нервной системы, М., Медгиз, 1949.
9. Abraham A. — Acta anat., 1963, 54, 260; Z. mikrosk.-anat. Forsch., 1965, 73, 96.
10. Arvanitaki A., Chalazonitis N. — Arch. Sci. Physiol., 1949, 3, 547.
11. Bullock T. — Nervous Inhibition (ed. by E. Florey), Lond., 1961, 233.
12. Bullock T., Horridge G. — Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates, San-Francisco—Lond., 1965.
13. Coggeshall R. — J. Neurophysiol., 1967, 30, 1263.
14. Gerschenfeld H. — Ztschr. Zellforsch., 1963, 60, 258.
15. Gubicza A., Zs.-Nagy I. — Annal. Biol. Tihany, 1964, 31, 15.
16. Jabonero V. — Acta Neurovegetat., 1964, 26, 184.
17. Japha J., Wachtel A. — Comp. Biochim. Physiol., 1969, 29, 561.
18. Karnovsky M., Roots L. — J. Histochem. Cytochem., 1964, 12, 219.
19. (Pearse E.) Пирс Е. — Гистохимия, ИЛ, 1962.
20. Rosenbluth J. — Z. Zellforsch. mikrosk., Anat., 1963, 60, 213.
21. Tauc L. — J. Physiol. (Paris), 1957, 49, 396; C. R. Acad. Sci. (Paris), 1960, 250, 1560; Physiol. Rev., 1967, 47, 521.
22. Zs.-Nagy I. — Annal. Biol. Tihany, 1964, 31, 147.
23. Zs.-Nagy I., Sakharov D. — Experientia, 1969, 25, 258.
24. Veratti E. — Med. Ist. Lombardo, 1900, 18, 163.

Надійшла до редакції
21.IX 1971 р.

ON THE AXO-SOMATIC SYNAPTIC TERMINALS ON THE FRESH-WATER
GASTROPODA *PLANORBIS CORNEUS* NEURONES

L. F. Burchinskaya

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

Summary

Various types of synaptic terminals were found on the *Planorbis corneus* neuronal somata and their collective processes: the end synaptic buds and "synapses en passant" (by neurohistological methods of Gajal, Bielschowsky-Korotchenko, Zimmerman, Maiyova, Agdur, Jabonero; by histochemical reactions to succinic dehydrogenase, acid phosphatase, bound lipids, glycogen, acetylcholinesterase, biogenic monoamines). Catecholamines are transmitters in most numbers of the synaptic terminals, serotonin occurs in smaller numbers of the terminals, acetylcholine is contained in an insignificant number of the terminals. Convergence of the catecholaminergic and serotonergic terminals was found on some of *Planorbis corneus* nerve cells.