

УДК 612.82.015.14

Л. Ф. Бурчинская

## УЛЬТРАСТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕЙРОНОВ ГИГАНТОКЛЕТОЧНОГО ЯДРА РЕТИКУЛЯРНОЙ ФОРМАЦИИ ПРОДОЛГОВАТОГО МОЗГА КОШКИ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В НИХ АЦЕТИЛХОЛИНЭСТЕРАЗЫ

Гигантоклеточное ядро продолговатого мозга (*Rgc*) является одним из центральных ядер ретикулярной формации (РФ), нейроны которого устанавливают обширные связи с выше- и нижележащими структурами мозга. Нейронный состав, эфферентные и афферентные связи ядра изучены достаточно хорошо, тогда как медиаторная природа большинства нейронов *Rgc* до сих пор не известна. Ряд авторов [3, 16, 17] с помощью гистохимической реакции на ацетилхолинэстеразу (АХЭ) — фермент, связанный с метаболизмом ацетилхолина (АХ), светооптически показали ее наличие у небольшой части ретикулярных нейронов ядра. В связи с этим нас заинтересовала внутриклеточная локализация АХЭ на субмикроскопическом уровне, тем более, что данные по этому вопросу очень ограничены [9].

Поскольку ультраструктурная организация нейронов изучена недостаточно, нами дополнительно проведено электронномикроскопическое исследование.

### Методика исследований

Электронномикроскопическое изучение *Rgc* проведено на четырех наркотизированных кошках, которых перфузировали 2,5 % раствором глютаратальдегида, приготовленным на 0,1 M фосфатном буфере pH 7,4. Вырезанные кусочки заливали в эпон-812 по стандартной методике. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и лимоннокислым свинцом, по Рейнольдсу, и просматривали в электронном микроскопе «Тесла». Для электронномикроскопического выявления АХЭ мозг других четырех кошек перфузировали 2,5 % раствором глютаратальдегида или смесью 1 % параформальдегида с 2 % раствором глютаратальдегида, приготовленных на 0,1 M фосфатном буфере pH 7,4. Кусочки мозга после тщательной промывки в буфере инкубировали в среде Карновского — Рутса [5] при комнатной температуре или при 4°C. В качестве субстрата применяли ацетилхолиниодид. Для торможения активности холинэстеразы использовали фосфакол, который одновременно значительно снижал активность АХЭ, поэтому время инкубации кусочков удлинялось и варьировало в пределах от 2 до 4 ч. В местах активности фермента выпадал образовавшийся в процессе реакции электроноплотный осадок ферроцианида меди. Контрольные кусочки инкубировали в среде без субстрата или в среде, содержащей эзерин ( $10^{-4}$  моль). Методика заключения кусочков в эпон-812 стандартная. Срезы обычно не контрастировали. Тела ретикулярных нейронов измеряли в препаратах, окрашенных по методу Ниссля и Гольджи.

### Результаты исследований и их обсуждение

Измерения наибольшего диаметра тел нейронов, проведенные в препаратах, окрашенных по методу Ниссля и Гольджи, показали, что в гигантоклеточном ядре РФ помимо крупных (50—80 мкм) и гигантских (80—110 мкм) нейронов, благодаря которым ядро получило свое название, есть нейроны средней величины (20—50 мкм) и мелкие (10—20 мкм). Ветвящиеся дендриты нейронов ядра и их аксоны с многочисленными коллатеральями, переплетаясь между собой и с приходящими в ядро афферентными аксонами и их коллатеральями, образуют густой нейропиль.

Ультраструктурная с

Ульт

Перикарияльных нейронов, окруженные тельца, ограниченных границами интервалами между пленей грануляры, живут в толще ложке или расположены ретикулярных нейронов, чайное богатство санная ультраструктура белоксинтезирующими ретикулярными нейронами (1,5 мкм, густо заполненными на 1,28 мкм<sup>2</sup>), и в рионе обнаруживаются формы с гомогенным риксом и единично даются очаговые сужения в области неллами выявляются ных микротрубочек перикариона пучки ческой мембранны, а ся параллельно их

Ядра ретикулярных, центральное положение и гигантских, втячивания цитоплазмы ядра и ядра

В мелких и средних и гигантских, плазме перикариона умеренно развитый

Профиля ретикулярного окружены аксонами мало. Вероятно, и олигодендритами авторов [10, 11], осмотревшим срезом. С (т. е. имеющих много дритная поверхность лями. Это превышает на мотонейронах спицита, зубчатой фасции нейронах с небольшим по их данным, мало.

Интересная деталь области конуса отходит на соме, другая

К поверхности пучка (одного—трех), а также окружает аксо-соматическую бодную от них.

Дендриты. Структурных различий диаметров участков дендритов. М

Ультраструктурная организация нейронов *Rgs*

**ПЕРИКАРИОНЫ.** В цитоплазме крупных и гигантских ретикулярных нейронов обнаруживаются множественные, отчетливо выраженные тельца Ниссля, образованные параллельными рядами (3—6) ограниченных гранулярными мембранами цистерн шириной 31—46 нм, с интервалами между ними примерно 120 нм. Большинство таких скоплений гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР) обнаруживаются в толще цитоплазмы, реже они примыкают к ядерной оболочке или располагаются на периферии клетки. Характерным для ретикулярных нейронов как у кошек, так и крыс [8] является чрезвычайное богатство рибосомами, свободно лежащими в цитоплазме. Описанная ультраструктура вещества Ниссля свидетельствует о мощном белоксинтезирующем аппарате этих нейронов. Другой особенностью ретикулярных нейронов является обилие митохондрий длиной 0,8—1,5 мкм, густо заполняющих перикарион (в среднем одна митохондрия на 1,28 мкм<sup>2</sup>), и хорошо развитый аппарат Гольджи (АГ). В перикарионе обнаруживаются первичные лизосомы округлой или овальной формы с гомогенным или мелкозернистым электронноплотным матриксом и единичные вторичные лизосомы. Во многих нейронах наблюдаются очаговые скопления липофусциновых гранул, обычно расположенных в области отхождения дендритов. Между описанными органеллами выявляются по-разному ориентированные фрагменты одиночных микротрубочек и нейрофиламентов или их пучки. На периферии перикариона пучки нейрофиламентов располагаются вдоль плазматической мембранны, а, переходя в отростки, как и микротрубочки, тянутся параллельно их продольной оси.

Ядра ретикулярных нейронов крупные, округлой формы, занимают центральное положение. Их контуры не всегда ровные, особенно у крупных и гигантских нейронов, в которых образуются глубокие ветвистые впячивания цитоплазмы в ядро, густо заполненные рибосомами. Структура ядра и ядрышек — обычные для нервных клеток.

В мелких и средней величины нейронах вещество Ниссля представлено короткими фрагментами ГЭР, рассеянными по всей цитоплазме перикариона; обнаруживаются многочисленные митохондрии, умеренно развитый АГ и единичные лизосомы.

Профиля ретикулярных нейронов в одних случаях почти полностью окружены аксонными терминалами, в других случаях — терминалей мало. Вероятно, они соответствуют так называемым «полидендритным и олигодендритным» ретикулярным нейронам — по классификации авторов [10, 11], осуществивших их реконструкцию по серийным ультратонким срезам. Они показали, что у «полидендритных» нейронов (т. е. имеющих много радиально расходящихся дендритов) соматодендритная поверхность более чем на 80 % покрыта аксонными терминалами. Это превышает количество аксонных терминалей, выявляемых на мотонейронах спинного мозга, нейронах латерального коленчатого тела, звуковой фасции и т. д. На «олигодендритных» нейронах (т. е. нейронах с небольшим количеством дендритов) аксонных терминалей, по их данным, мало.

Интересная деталь выявляется в синапсах, наблюдавшихся нами в области конуса отхождения дендритов: одна из активных зон находится на соме, другая — на дендрите.

К поверхности перикарионов прилегают тела олигодендроцитов (одного—трех), а также пластинчатые отростки астроцитов, которые окружают аксо-соматические синапсы и поверхность перикариона, свободную от них.

**Дендриты.** Строение выявляемых в нейропиле профилей дендритов разного диаметра — обычное для проксимальных и дистальных участков дендритов. Митохондрии, расположенные в дендритах между

микротрубочками и нейрофиламентами, приобретают удлиненную форму, достигая иногда 5,0 мкм, хотя встречаются и мелкие округлые митохондрии. Обычно митохондрии концентрируются вблизи синаптических контактов, оставляя середину дендрита свободной. Этот принцип нарушается только в мелких дендритах, где митохондрии могут занимать все их внутреннее пространство. Поверхность дендритов неровная, местами обнаруживаются пальцевидные или грибовидные выросты

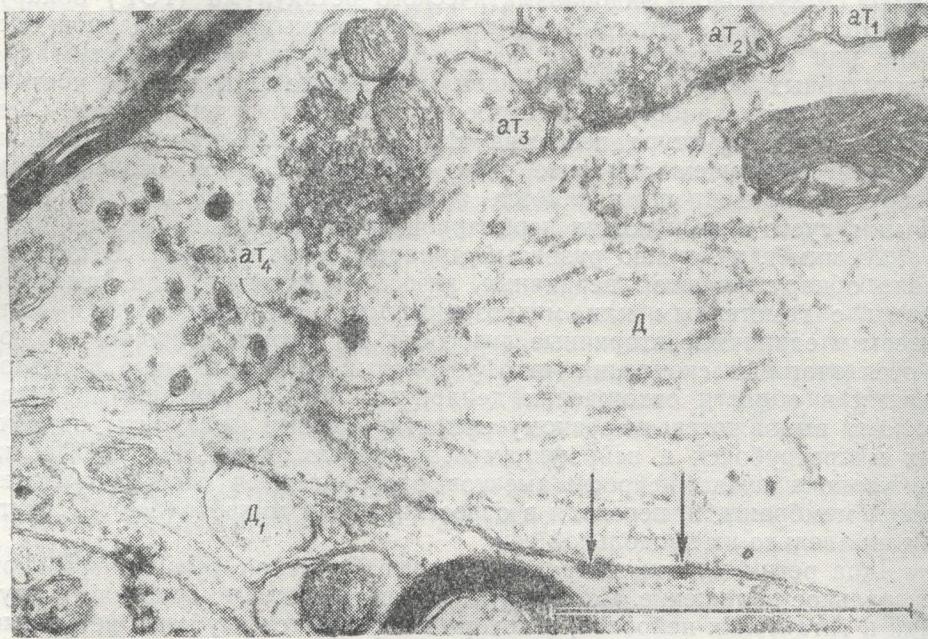


Рис. 1. На поверхности дендрита (Д) расположены аксонные терминалы (ат<sub>1</sub>, ат<sub>2</sub>, ат<sub>3</sub>, ат<sub>4</sub>), содержащие разные типы синаптических пузырьков.

Стрелками показаны дендро-дендритные (Д—Д<sub>1</sub>) соединения десмосомного типа. Двойное контрастирование. Масштаб — 1 мкм.

ты (0,3—2,0 мкм), часто погруженные в аксонные терминалы или окруженные ими (рис. 3). Нередко в крупных выростах располагаются единичные митохондрии и *coated vesicles*.

Многочисленные профили продольно и поперечно срезанных дендритов самого разного диаметра (от 0,5 до 25 мкм) являются наиболее характерной деталью нейропиля *Rgc*. Продольно срезанные дендриты (связанные или не связанные с перикарионом), благодаря их довольно прямому ходу, можно проследить на большие расстояния (до 100 мкм). На них часто последовательно друг за другом располагаются аксонные терминалы (рис. 1), содержащие разные типы СП. Такие структуры представляют собой синаптические глюмерулы конвергентного типа. Кроме них в *Rgc* встречаются, хотя и реже, синаптические глюмерулы дивергентного типа, когда один аксон контактирует с несколькими дендритами.

Все это позволяет считать, что поверхность дендритов, начиная от их проксимальных участков и до самых мелких разветвлений, усеяна аксонными терминалами. Это совпадает с полученными светооптическими данными [7] о том, что количество аксо-дендритных синапсов практически не зависит от удаленности дендрита от тела ретикулярного нейрона (длина изучаемых дендритов около 400 мкм).

Расположенные на дендритах аксонные терминалы обычно изолированы тонкими пластинчатыми отростками астроцитов, но иногда

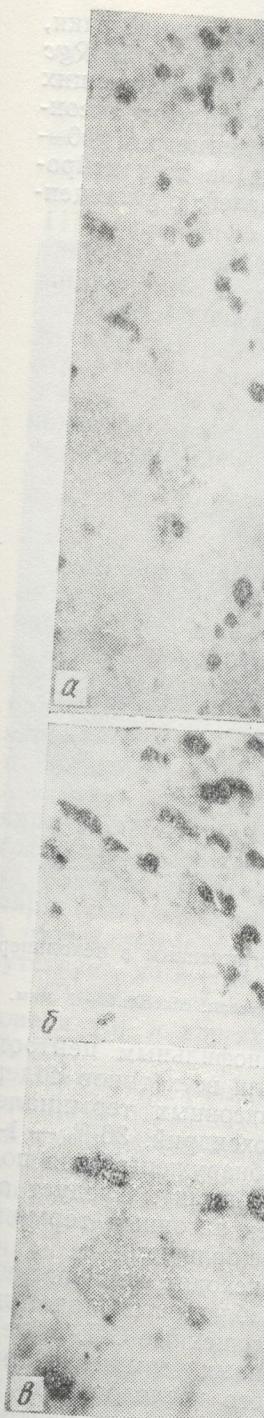


Рис. 2  
Продукты реакции располя цитоплазме; б — в цистерне пространстве. С

вплотную прилегают друг к другу, окружает несколько аксонов. Межнейронные синапсы всегда видны только тогда, когда они контактируют с теми же волокнами, реже — фрагментами

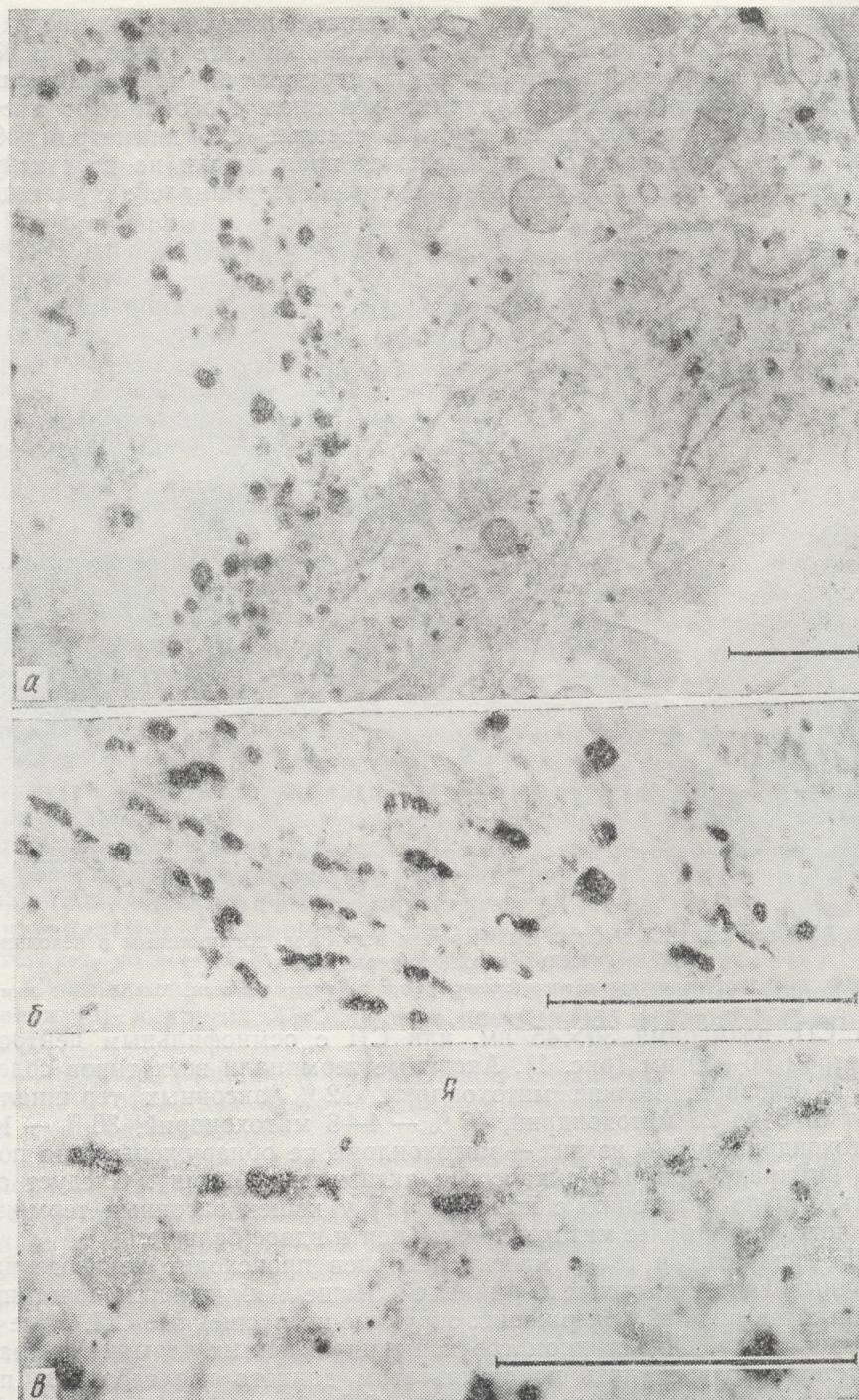


Рис. 2. Внутриклеточная локализация АХЭ.

Продукты реакции располагаются: *а* — на глыбках гетерохроматина в ядре и рассеяны в цитоплазме; *б* — в цистернах эндоплазматического ретикулума; *в* — в перинуклеарном пространстве. Срез не контрастирован. Я — ядро. Масштаб — 1 мкм.

вплотную прилегают друг к другу. Нередко один глиальный отросток окружает несколько аксонных терминалей.

**Межнейронные контакты.** В ультратонких срезах чаще всего видны только терминальные расширения аксонов без приводящих волокон, реже — фрагменты варикозных волокон и совсем ред-

ко — претерминальные волокна, распадающиеся на две-три веточки, которые заканчиваются на одном дендрите или теле нейрона. В *Rgc* обнаружены несколько типов аксонных терминалей, контактирующих с телами и дендритами ретикулярных нейронов. Преобладают аксонные терминалы, содержащие округлые светлые СП диаметром 40—50 нм. Такие терминалы обнаруживаются практически на всех нейронах. Реже встречаются другие типы аксонных терминалей: с уплощен-

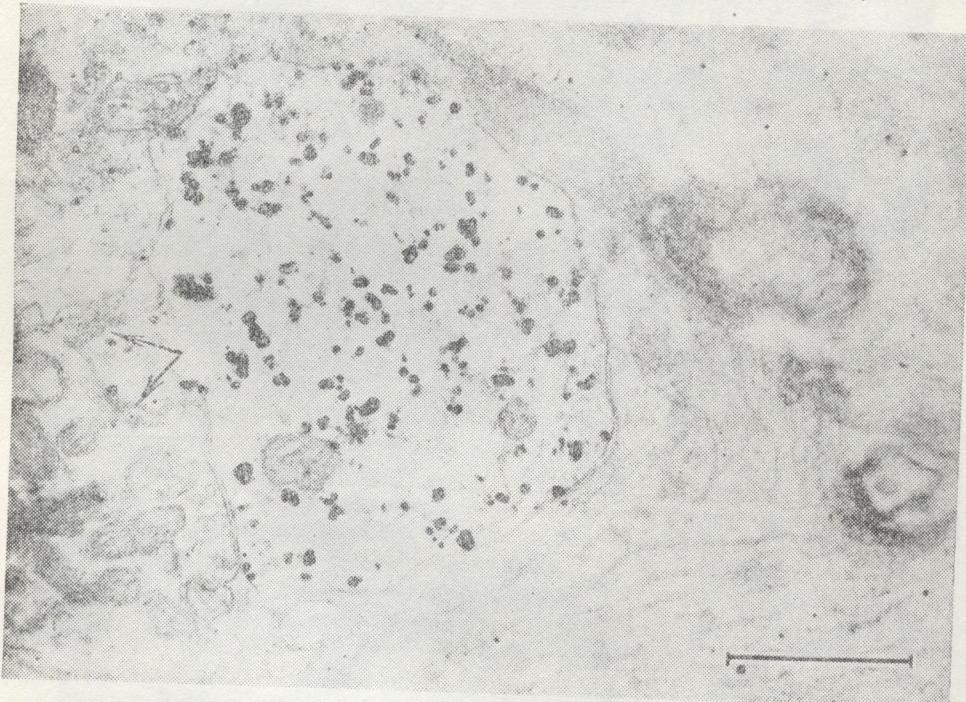


Рис. 3. АХЭ содержащий дендрит с небольшим выростом, погруженным в нехолинергическую аксонную терминал. Стрелки указывают на активные зоны синапса. Срез не контрастирован. Масштаб — 1 мкм.

ными СП, размерами 30×45 нм, или СП с осмиофильным центром, диаметром 60—80 нм (рис. 1). Аксонные терминалы всех типов содержат, в основном, мелкие митохондрии. 12 % аксонных терминалей имеют от 9 до 26 митохондрий, 46 % — 4—8 митохондрий, 36 % — 1—3 митохондрии, в 6 % из них — митохондрии не обнаружены (для подсчета выбирали профили синапсов с активными зонами). Следует отметить, что по сравнению с крысами [1] у кошек аксонные терминалы с четырьмя и более митохондриями почти вдвое больше.

На дендритах и телях многих нейронов происходит конвергенция различных типов аксонных терминалей. Чаще наблюдается сочетание аксонных терминалей, содержащих окружные и уплощенные СП, реже — всех трех типов. Об истинном соотношении аксонных терминалей разных типов трудно судить по результатам данного исследования, поскольку для максимального сохранения СП с осмиофильным центром, содержащими моноамины, необходимы специальные методы фиксации и обработки ткани [5]. Вероятно, вследствие лабильности СП такого типа, большинство исследователей, применявшим в работе стандартные методы, не обнаруживали подобные окончания в РФ. Более правильное представление о распространении моноаминергических терминалей мы получили, используя люминесцентный гистохимический метод Фалька, благодаря которому в *Rgc* светооптически были выявлены многочисленные катехоламинергические терминалы и в небольшом количестве — серотонинергические [4].

Следует отметить, что обладает над аксиомилем мощных ветвей синапсами. Помимо этого, не описанные сомнительного типа (рис. 11), но обнаруживаются у кошек. Они имеют окружные светлые

Таким образом, ретикулярных нейронов отражают их высокую конвергенцию на *Rgc*, подтверждая высокую активность этих нейронов.

#### Субъекты

Цитохимическая часть ретикулярных в перикарионах, дендритах или умеренная и распределена: на мембране заполняет их; на некоторых полисомах, свободно в цистернах АГ; на ядрах, в ядрах и ядерных сегментах на поверхности микротрубочек эндоплазматического ретикулума перикария не существует, но всегда в

Сходная локализация волека [9] и других [13, 20].

Продукты реакции в телях и отростках костных и олигодендроцитов.

Положительная реакция в волокнах, одиночных и групповых (до 15 мкм, идущих в разноклеточных нейронах). Активные участки расположены неравномерно: участки, где его нет или очень мало, не поступления АТФ.

В аксонных терминалах ХЭ синапсов (рис. 1) виде точечных отложений на мембране, и в терминалах и нередко — на. Продукты реакции сохраняются, но часто заполняют терминалы. Единичные синаптоплазмы среди СП продукты реакции локализованы (в цитоплазме видны

три веточки, нейрона. В *Rgc* контактирующих находят аксон диаметром 40— на всех нейропелей: с уплощен-



нным в нехолинергических синапсах.

Масштаб — 1 мкм.

ным центром, двух типов содержащих терминалей ии, 36 % — 1—жены (для под-). Следует от-иных термина-ше.

т конвергенцияется сочетание не СП, реже — терминалей раз-ледования, по-вым центром, оды фиксации СП такого боте стандарт-Ф. Более прак-тических терми-ческий метод ли выявлены с большом ко-

Следует отметить, что число аксо-дendритных синапсов в *Rgc* преобладает над аксо-соматическими, что по-видимому, связано с развитием мощных ветвлений дендритов ретикулярных нейронов, усеянных синапсами. Помимо этих распространенных форм контактов встречаются не описанные ранее в РФ дендро-дендритные соединения десмосомного типа (рис. 1). Вопрос о присутствии аксо-аксональных синапсов в *Rgc* до сих пор остается спорным: их не находили у кошек [10, 11], но обнаруживали у крыс [1]. Нам удалось выявить такие контакты у кошек. Они образованы аксонными терминалами, содержащими округлые светлые СП.

Таким образом, описанные нами особенности ультраструктуры ретикулярных нейронов (богатство органеллами, хорошо развитый ГЭР) отражают их высокую метаболическую и функциональную активность, а конвергенция на них разнородных по структуре афферентных входов подтверждает высказанное физиологами мнение об интегративной роли этих нейронов.

### Субмикроскопическая локализация АХЭ

Цитохимическую реакцию на АХЭ использовали для идентификации холинергических (ХЭ) структур в *Rgc*. ХЭ является небольшая часть ретикулярных нейронов (гигантские, крупные, среднего размера) в перикарионах, дендритах и аксонах которых обнаруживается высокая или умеренная активность АХЭ. В перикарионе продукты реакции располагаются: на мембранных и в цистернах ГЭР, в разной степени заполняя их; на некоторых рибосомах, прикрепленных к мембранам, и полисомах, свободно лежащих в цитоплазме; реже — на мембранных и в цистернах АГ; на поверхности микротрубочек, на гетерохроматине ядра, в ядрах и перинуклеарном пространстве (рис. 2). В дендритах и начальных сегментах аксонов гранулярные осадки локализуются на поверхности микротрубочек, на мембранных и в цистернах агранулярного эндоплазматического ретикулума (АЭР, см. рис. 3). Активность в плазмалемме перикариона и дендритов неравномерна: местами отсутствует, но всегда высокая в области ХЭ синапсов.

Сходная локализация АХЭ описана в ретикулярных нейронах человека [9] и других ХЭ нейронах центральной нервной системы [12, 13, 20].

Продукты реакции в значительном количестве часто выявляются в телях и отростках клеток-сателлитов: протоплазматических астроцитах и олигодендроцитах.

Положительная реакция обнаруживается в некоторых мякотных волокнах, одиночных или собранных в пучки, диаметром от 0,3 до 15 мкм, идущих в разных направлениях (среди них — аксоны ХЭ ретикулярных нейронов). АХЭ в них локализуется на поверхности микротрубочек, а также в аксолемме. По ходу волокна АХЭ распределяется неравномерно: участки скопления фермента чередуются с участками, где его нет или очень мало (рис. 4), что может указывать на периодичность поступления АХЭ из перикариона в аксон.

В аксонных терминалях, составляющих пресинаптический компонент ХЭ синапсов (рис. 5, 6), специфические гранулярные осадки в виде точечных отложений выявляются в первую очередь на пресинаптической мемbrane, и кроме того — на всем протяжении аксолеммы терминали и нередко — на аксолемме претерминального участка аксона. Продукты реакции обнаруживаются не только на поверхности мембран, но часто заполняют синаптическую и межклеточную щель вокруг терминали. Единичные электронноплотные гранулы встречаются в синаптоплазме среди СП. В постсинаптических структурах (рис. 6) продукты реакции локализуются либо только в постсинаптической мембране (в цитоплазме видны единичные гранулы), либо наряду с мембра-



Рис. 4. Неравномерное распределение АХЭ по ходу миелинизированного аксона.  
Срез контрастирован лимоннокислым свинцом по Рейнольдсу. Масштаб — 1 мкм.

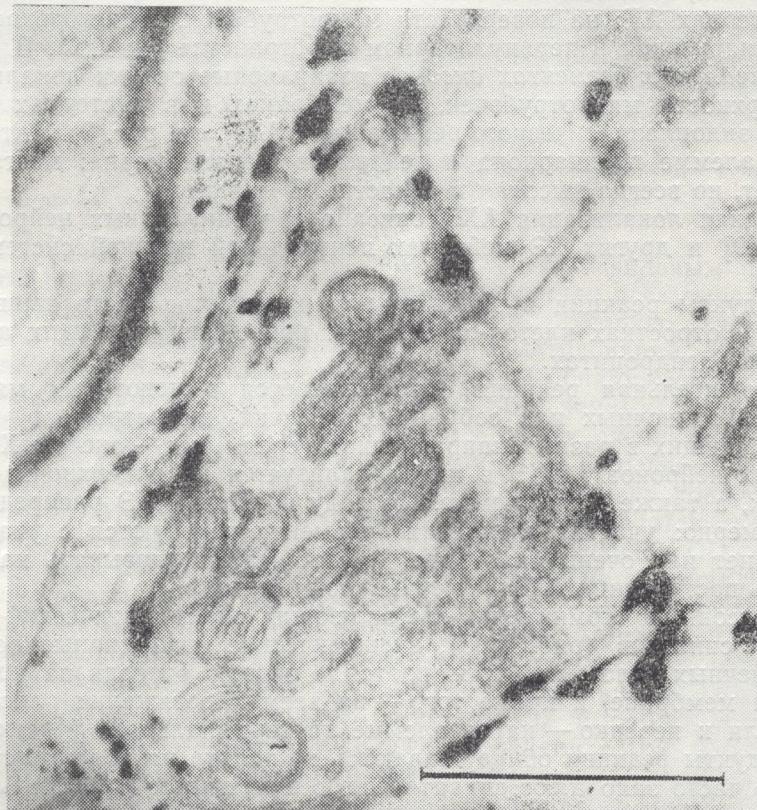


Рис. 5. Холинергическая аксонная терминал с продуктами реакции на аксолемме и в межклеточной щели вокруг терминалии.  
Срез не контрастирован. Масштаб — 1 мкм.

ной в значительной степени имеют обычную постсинаптическую инвагинацию пузырьки. Это является допустимым.

ПК

Рис. 5  
Продукты активности — на поверхности светлые

ся АХЭ путем ее поглощения [9, 13, 20] и интенсивность одних структур в настоящее время х

Из трех типов тельную реакцию на окружными светлыми аксо-дendритные синапсы микроскопии [3], ХЭ интенсивностью и разветвленностью, можно предположить, что они расположены на одноволокна. ХЭ волокна АХЭ ретикулярных нейронных систем.

Обращает на себя внимание, что ретикулярных нейронов входят с АХЭ отрицательно окружные светлые СП.

Холиноцептивным величинам (от гигантских до малых) наружаются ХЭ синапсов в перикарии и дендритах, чтобы варировать или варировать

ной в значительном количестве обнаруживаются в цитоплазме, где имеют обычную для дендритов или перикариона локализацию. Иногда постсинаптическая мембрана образует заполненные продуктами реакции инвагинации, которые постепенно превращаются в пиноцитозные пузырьки. Это явление наряду с часто наблюдаемым отсутствием положительной реакции в цитоплазме постсинаптических структур, позволяет допустить, что постсинаптическая мембрана может обеспечивать-

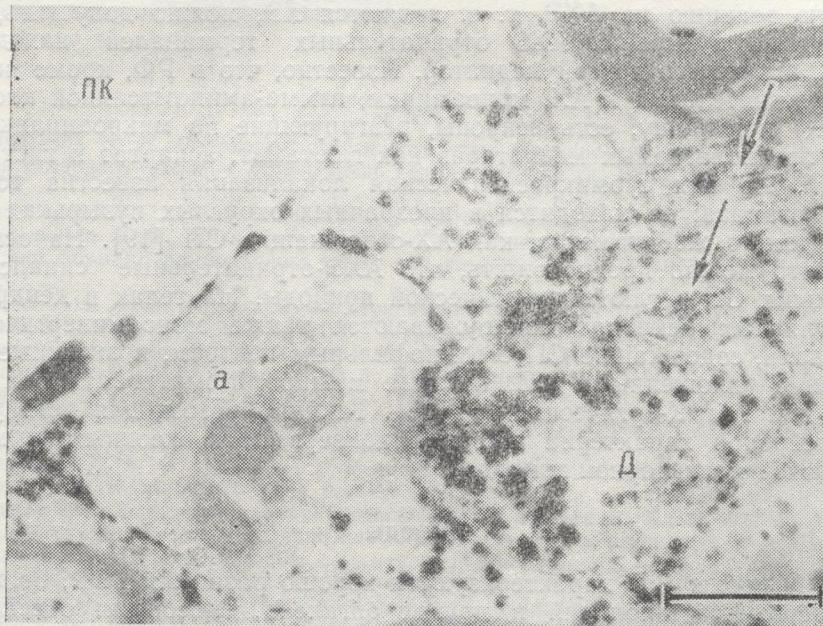


Рис. 6. Холинергический аксо-дendритный синапс.

Продукты активности АХЭ — в аксонной терминали (*a*) — на аксонемме, в дендрите — на поверхности микротрубочек (стрелки) и свободно в цитоплазме. ПК — просвет капилляра. Срез не контрастирован. Масштаб — 1 мкм.

ся АХЭ путем ее переноса из синаптической щели, где многими авторами [9, 13, 20] и нами были обнаружены продукты реакции. Способность одних структур секретировать АХЭ, а других — захватывать ее в настоящее время хорошо известна [12].

Из трех типов аксонных терминалей, описанных в *Rgc*, положительную реакцию на АХЭ дает только часть аксонных терминалей с округлыми светлыми пузырьками, образующих аксо-соматические и аксо-дендритные синаптические контакты. Согласно данным световой микроскопии [3], ХЭ волокна в РФ отличаются значительной протяженностью и разветвленностью претерминальных участков. Учитывая это, можно предположить, что значительная часть ХЭ синапсов, расположенных на одной структуре, образована ветвлением одного ХЭ волокна. ХЭ волокна, обнаруженные в *Rgc*, могут быть аксонами ХЭ ретикулярных нейронов, а также аксонами нейронов разных афферентных систем.

Обращает на себя внимание тот факт, что на телах и дендритах ретикулярных нейронов АХЭ положительные терминали часто соседствуют с АХЭ отрицательными аксонными терминалами, содержащими округлые светлые СП.

Холиноцептивными являются большинство нейронов *Rgc* разной величины (от гигантских до среднего размера), поскольку на них обнаруживаются ХЭ синапсы. Следует отметить, что активность АХЭ в перикарионе и дендритах холиноцептивных клеток может отсутствовать или варьировать от слабой (большинство) до такой же интен-

сивной, как в ХЭ нейронах, т. е. нет корреляции между холиноцептивностью нейрона и активностью в нем АХЭ. В то же время ХЭ терминали на некоторых ХЭ ретикулярных нейронах отсутствуют. Последнее свидетельствует о том, что интенсивная реакция на АХЭ еще не говорит о холиноцептивности этих нейронов, как считают некоторые авторы [2, 18]. Достоверным показателем холиноцептивности, вероятно, следует считать наличие на нейронах ХЭ терминалей.

В связи с тем, что не все синапсы с округлыми СП дают положительную реакцию на АХЭ, т. е. являются ХЭ, можно допустить, что в округлых пузырьках АХЭ отрицательных терминалей находится не АХ, а какой-то другой медиатор. Известно, что в РФ, кроме нейронов, чувствительных к АХ, моноаминам, гамма-аминомасляной кислоте (ГАМК) и глицину, есть нейроны, реагирующие на микроаппликации таких предполагаемых медиаторов как глутамат, аспартат и гистамин [6, 21]. Из них субмикроскопическая локализация известна только для глутамата: он находится в прозрачных округлых пузырьках примерно такого же диаметра, как АХ-содержащие СП [19]. На основании этого можно предположить, что АХЭ-отрицательные синапсы с округлыми СП — глутаминергической природы. На телах и дендритах ретикулярных нейронов обнаруживаются также моноаминергические терминали, содержащие СП с осмиофильтром центром, и аксонные терминали с уплощенными СП, которые можно рассматривать как глицин и/или ГАМК-ergicеские [14, 15]. Таким образом, для ретикулярных нейронов характерна широкая конвергенция аксонных терминалей разной медиаторной природы.

### Выводы

1. Нейроны *Rgc* характеризуются хорошо развитым ГЭР, большим количеством митохондрий и других органелл, способных обеспечить высокую метаболическую и функциональную активность. На них обнаруживается широкая конвергенция аксонных терминалей, различных по структуре, а следовательно, и химизму синаптической передачи.

2. Небольшая часть ретикулярных нейронов разной величины являются холинергическими. АХЭ в них локализуются на мембранах и в цистернах ГЭР, АЭР и АГ, на поверхности микротрубочек, на гетерохроматине ядра, в ядрышках, перинуклеарном пространстве и на плазмалемме.

3. Часть аксо-соматических и аксо-дендритных синапсов *Rgc*, заполненных округлыми светлыми СП, являются холинергическими и содержат продукты гистохимической реакции на пре- и постсинаптической мембранах и в синаптической щели.

4. Значительная часть нейронов *Rgc* разной величины обладают холиноцептивными свойствами, т. к. на них обнаруживаются ХЭ синапсы. Большинство холиноцептивных клеток — нехолинергической медиаторной природы и только небольшая их часть является холинергическими нейронами.

L. F. Burchinskaya

ULTRASTRUCTURAL ORGANIZATION AND DISTRIBUTION OF ACETYLCHOLINESTERASE IN THE GIGANTOCELLULAR NUCLEUS NEURONS OF THE CAT MEDULLAR RETICULAR FORMATION

### Summary

Most of neurons in the *Rgc* are characterized by a well developed GER, extremely numerous mitochondria and organelles capable of providing a high metabolic and functional activity of these neurons. They show an abundant convergence of the axon terminals

different in their size. Various-size cholinesterase was found on microtubules, vesicles lemma. In the ChE and within the synapses a small part of them

Department of Physiology  
A. A. Bogomoletz Institute  
Academy of Sciences,

1. Боголепов Н. Н. Физиология мозгового ствола. Том 1. М., 1978.
2. Буданцев А. Ю. Ультраструктура нервной системы. М., 1980.
3. Бурчинська Л. Ф. Ультраструктурна формування ретикулярних нервних волокон. Дис. канд. біол. наук. Київ, 1993.
4. Бурчинська Л. Ф. Ультраструктурна формування ретикулярного мозгу. Дис. канд. біол. наук. Київ, 1995.
5. Гайер Г. Электронная микроскопия. М., 1980.
6. Ильюченок Р. Ю. Ультраструктурные аспекты связей. — Л.: Наука, 1984.
7. Косицын Н. С. Миелопатия и болезнь нервной системы. М., 1984.
8. Озирская Е. В. Органы гигантоклеточного ретикулоэнцефалия крысы. — В кн.: Электронные методы изучения человека по данным гистологии и психиатрии, 1978, № 1.
9. Сальников В. В. Ультраструктурные аспекты изучения нервной системы человека по данным гистологии и психиатрии, 1978, № 1.
10. Bowsher D., Westmoreland B. L. Ultrastructural studies of the cat brain stem reticular formation using light and electron microscopy. *J. Comp. Neurol.* 1970, 193, p. 23–36.
11. Bowsher D., Westmoreland B. L. Ultrastructural studies of the cat brain stem reticular formation. *J. Comp. Neurol.* 1971, 196, p. 501–516.
12. Kreutzberg G. W. Ultrastructural studies of the cat brain stem reticular formation. *J. Comp. Neurol.* 1971, 196, p. 517–532.
13. Lewis P. R., Shute C. J. Ultrastructural studies of the cat brain stem reticular formation. *J. Comp. Neurol.* 1971, 196, p. 533–548.
14. Matus A. J., Dennis E. J. Ultrastructural studies of the cat brain stem reticular formation. *J. Comp. Neurol.* 1971, 196, p. 549–566.
15. McLaughlin B. J., Vandevert C. L. Ultrastructural studies of the rat cerebellum. *J. Comp. Neurol.* 1971, 196, p. 567–586.
16. Papp M., Bozsik G. Ultrastructural studies of the cat brain stem reticular formation. *J. Comp. Neurol.* 1971, 196, p. 587–606.
17. Papp M., Acetylcholinesterase distribution in the cat brain stem reticular formation. *J. Comp. Neurol.* 1971, 196, p. 607–626.
18. Parent A., Butcher L. Ultrastructural studies of the cat brain stem reticular formation. *J. Comp. Neurol.* 1971, 196, p. 627–646.
19. Sherman R. G. Ultrastructural studies of the crustacean nervous system. *J. Comp. Neurol.* 1971, 196, p. 647–666.
20. Shimizu N., Ishii S. Ultrastructural studies of the rat brain. *J. Comp. Neurol.* 1971, 196, p. 667–686.
21. Tebecis A. K. Ultrastructural studies of the cat brain stem reticular formation. *J. Comp. Neurol.* 1971, 196, p. 687–706.

Отдел физиологии ВНД  
Института физиологии им.  
АН УССР, Киев

холиноцептив-  
емя ХЭ терми-  
ют. Последнее  
еще не гово-  
рятые авто-  
сти, вероятно,

дают положи-  
допустить, что  
ей находится  
как нейро-  
мия кислоте  
коаппликации  
и гистамин  
вестна только  
пзырьках при-  
[9]. На основа-  
е синапсы с  
их дендритах  
аминергические  
аксонные тер-  
вать как гли-  
для ретикуляр-  
ных термина-

ГЭР, большим  
ных обеспечить  
сть. На них об-  
налей, различ-  
ской передачи.  
величины яв-  
мембранных и в  
щек, на гетеро-  
стве и на плаэ-

апсов Rgc, за-  
ргическими и  
постсинаптиче-

ины обладают  
ются ХЭ си-  
олинергической  
ается холинер-  
холинергиче-  
сий синапсов  
ионной систе-  
мой. Наиболее  
активными в  
нейронами  
являются синап-  
ты, расположенные  
на дендритах  
и аксиональных  
раковинах. На  
них обнаружены  
ХЭ, а также  
имеющие ХЭ  
синапсы.

активные синап-  
ты, расположенные  
на дендритах  
и аксиональных  
раковинах. На  
них обнаружены  
ХЭ, а также  
имеющие ХЭ  
синапсы.

different in their structure and consequently in chemistry of the synaptic transmission. Various-size cholinergic (ChE) neurons were found among reticular neurons. Acetylcholinesterase was located on the GER, SER, AG membranes and within their cisterns, on microtubules, nuclear heterochromatin, in nucleoli, perinuclear space and on plasmalemma. In the ChE axosomatic and axodendritic synapses containing clear round synaptic vesicles the reaction products are located both on the pre- and postsynaptic membranes and within the synaptic cleft. Most of cholinoreceptive cells are of nonChE nature and only a small part of them are ChE ones.

Department of Physiology of Higher Nervous Activity,  
A. A. Bogomoletz Institute of Physiology,  
Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev

### Список литературы

- Боголепов Н. Н. Некоторые особенности строения синапсов ретикулярной формации мозгового ствола.—Журн. высш. нерв. деятельности, 1965, 15, вып. 6, с. 1072—1078.
- Буданцев А. Ю.Monoaminergic systems of the brain.—M.: Наука, 1976.—196 с.
- Бурчинська Л. Ф., Коваль Л. М. Локалізація ацетилхолінестерази в ядрах ретикулярної формациї ромбовидного мозку кішки.—Фізіол. журн., 1975, 21, № 4, с. 486—493.
- Бурчинська Л. Ф., Коваль Л. М. Monoaminergic structures of the reticular formation of the cat brain.—Фізіол. журн., 1977, 23, № 4, с. 544—552.
- Гайдер Г. Электронная гистохимия.—М.: Мир, 1974.—488 с.
- Ильюченок Р. Ю., Гилинский М. А. Конструкция и медиаторы ретикуло-корковых связей.—Л.: Наука, 1971.—152 с.
- Косицын Н. С. Микроструктура дендритов и аксонодендритических связей в центральной нервной системе.—М.: Наука, 1976.—198 с.
- Озирская Е. В. О некоторых особенностях субмикроскопической организации нейронов гигантоклеточного ядра ретикулярной формации мозгового ствола белых крыс.—В кн.: Электронная микроскопия клеток животных. М.; Л.; 1966, с. 52—63.
- Сальников В. В. Распределение ацетилхолинэстеразы в различных отделах мозга человека по данным световой и электронной микроскопии.—Журн. невропатологии и психиатрии, 1978, 78, вып. 7, с. 966—974.
- Bowsher D., Westman J. The gigantocellular reticular region and its spinal afferents: a light and electron microscope study in the cat.—J. Anal. (Lond.), 1970, 106, N 1, p. 23—36.
- Bowsher D., Westman J. Ultrastructural characteristics of the caudal and rostral brain stem reticular formation.—Brain Res., 1971, 28, N 3, p. 443—457.
- Kreutzberg G. W., Toth L., Kaiya H. Acetylcholinesterase as a marker for dendritic transport and dendritic secretions.—Adv. Neurobiol., 1975, N 12, p. 269—281.
- Lewis P. R., Shute C. C. D. Distribution of cholinesterase in cholinergic neurons demonstrated with electron microscope.—J. Cell. Sci. 1966, 1, N 3, p. 381—390.
- Matus A. J., Dennison M. E. Autoradiographic localization of tritiated glycine at flat vesicle synapse in spinal cord.—Brain Res., 1971, 32, N 1, p. 195—197.
- Mc Laughlin B. J., Wood J. G., Saito K. et al. The fine structural localization of glutamate decarboxylase in developing axonal processes and presynaptic terminals of rodent cerebellum.—Brain Res., 1975, 85, N 3, p. 355—371.
- Papp M., Bozsik G. Comparison of the cholinesterase activity in the reticular formation of the lower brain stem of cat and rabbit.—J. Neurochem., 1966, 13, N 8, p. 697—703.
- Papp M. Acetylcholinesterase activity of the human low brain stem with special regard to the reticular formation.—Acta morphol. Acad. scient. hung., 1968, 16, N 4, p. 375—390.
- Parent A., Butcher L. L. Organization and morphologies of acetylcholinesterase-containing neurons in the thalamus and hypothalamus of the rat.—J. Comp. Neurol., 1976, 170, N 2, p. 205—226.
- Sherman R. G., Atwood H. L. Correlated electrophysiological and ultrastructural studies of a crustacean motor unit.—J. Gen. Physiol., 1972, 59, N 5, p. 586—615.
- Shimizu N., Ishii S. Electron microscopic histochemistry of acetylcholinesterase of rat brain by Karnovsky's method.—Histochemistry, 1966, 6, N 1, p. 24—33.
- Tebecis A. K. Transmitters and identified neurons in the mammalian central nervous system.—Bristol, 1974.—340 p.

Отдел физиологии ВНД  
Института физиологии им. А. А. Богомольца  
АН УССР, Киев

Поступила в редакцию  
25.III 1980 г.