

Н. С. КОСИЦЫН

УЛЬТРАСТРУКТУРА УЗЛОВ ВЕТВЛЕНИЯ ДЕНДРИТОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

(Представлено академиком П. К. Анохиным 27 XII 1970)

Нами описана геометрия дендритов и аксо-дендритных связей (¹⁻⁵). Изучение распределения синаптических окончаний по длине дендрита показало, что в местах ветвления дендритных стволов плотность синапсов на единицу площади увеличивается. Отмечено, что в месте деления общий дендритный ствол расширяется, образуя площадку.

Целью настоящей работы было подробное изучение узлов ветвления дендритов различными нейрогистологическими методиками. В качестве объекта использовали срезы разных отделов мозга позвоночных. Исследовались ретикулярная формация мозгового ствола, мозжечок, кора больших полушарий у различных животных (крыс, кошек, рептилий, рыб).

Материал обрабатывался методиками Гольджи, Кахала, Дейнеки, Бильшовского — Грос. Для электронномикроскопического исследования в качестве фиксатора использовали 2% раствор осмиевой кислоты в ацетат-вероналовом буфере с добавлением сахарозы. Кусочки мозга заключались в араалдит. Срезы приготавливались на ультрамикротоме LKB и обрабатывались двойной окраской (уранилацетат + цитрат свинца). Препараты просматривались и фотографировались в электронном микроскопе JEM-7.

На препаратах, обработанных методом Гольджи, можно часто наблюдать, что в местах дихотомического деления общий ствол дендрита расширяется и образуется как бы особая дендритическая площадка (рис. 1а). Эти расширения перед делением в 2—3 раза превышают диаметр общего дендритного ствола. Как известно, метод Гольджи, являясь методом тотальной импрегнации нейрона, хорошо вырисовывает контуры нервных клеток, но ничего не говорит о тонком внутреннем строении перикариона и дендритов. Кроме того, на препаратах, обработанных хромо-серебряным методом Гольджи, иногда наблюдаются осадки серебра на нейронах, которые могут имитировать неровности диаметра дендритов, площадок и т. д. Другие методики импрегнации (Бильшовского — Грос, Дейнеки) позволяют выявлять и контуры нейронов, и некоторые компоненты внутреннего содержимого последних, в частности нейрофибриллы. Нейрофибриллярные методы исключают образование грубых осадков серебра.

На препаратах мозга, обработанных методами Бильшовского — Грос и Дейнеки, мы также наблюдали дендритные площадки. Особенно отчетливы дендритные площадки с тончайшими нейрофибриллами у клеток Пуркинье мозжечка кошки (рис. 1б). Нейрофибриллярные методы укрепили нашу уверенность в существовании дендритных площадок в узлах ветвления как постоянных и специальных образований нейрона. Метод Дейнеки позволил получить сведения о повышенной плотности синапсов на площадках (^{1, 2, 5}). Этот факт привлек внимание исследователей при создании функциональной модели нейрона (⁶). Однако внутренняя организация цитоплазмы дендрита в местах деления оставалась неизвестной, пока не были проведены электронномикроскопические исследования.

Объектом исследования был выбран плексиморфный слой сенсомоторной коры крысы. На срезах этого слоя коры мозга можно было ожидать с

большой долей вероятности наиболее частые встречи с различными сечениями дендритов. При изучении под электронным микроскопом I слоя коры крысы мы наблюдали расширение общего ствола дендрита в узлах ветвления (рис. 2а). Эти дендритные площадки, так же как и на препаратах, импрегнированных серебром, были в 2—3 раза больше общего диаметра ствола до деления.

Особое внимание мы уделили изучению цитоплазмы в узлах ветвления дендритов. Дендриты, или протоплазматические отростки нейрона, являясь продолжением тела клетки, должны были бы содержать все компоненты цитоплазмы перикариона. Однако это справедливо только для прокси-

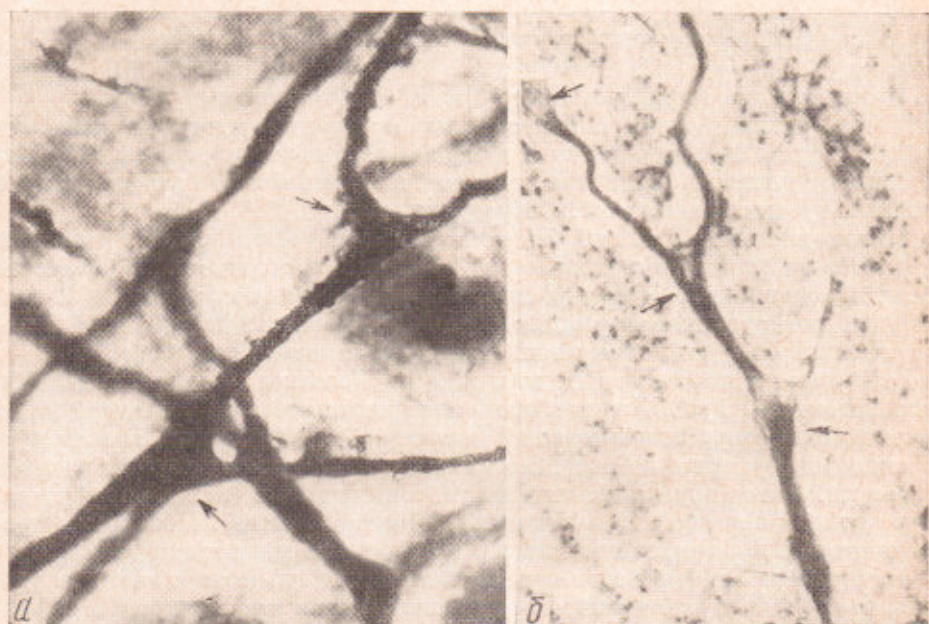


Рис. 1. Дендрит ретикулярной формации мозгового ствола агами (а), метод Гольджи, и клетки Пуркинье мозжечка кошки (б), метод Дейнеки. Стрелками показаны площадки в узлах ветвления. МБИ-6, об. 60 $\times$, ок. 10 $\times$

мальных отрезков дендритов, которые имеют хорошо выраженные каналцы эндоплазматического ретикулума (причем каналцы могут быть гладкими и гранулированными), отдельные рибосомы и полисомы, митохондрии и ориентированные по длине дендрита трубочки. Более удаленные от тела нейрона участки дендритов, как правило, содержат четкие дендритические трубочки, митохондрии и редкие вкрапления рибосом. Электронномикроскопические исследования в комбинации с гистохимическими методами показали, что характерная для перикариона нейрона зернистая субстанция Ниссля, хорошо выявляющаяся базофильными красителями, представляет собой рибосомы свободные и рибосомы, непосредственно связанные с мембраной эндоплазматического ретикулума (^{7,8}). Как известно, базофильные красители (метод Ниссля) четко выявляют тело нейрона и начальные участки дендритов, а более дистально расположенные сегменты дендритов не окрашиваются. Это, вероятно, связано с отсутствием в дистальных отрезках дендрита достаточного количества полисом и гранулированного ретикулума. На наших препаратах плексиморфного слоя коры мы имеем дело с дендритами, как правило, отдаленными от клеточных тел. На поперечно и продольно срезанных дендритах хорошо видны дендритные трубочки и митохондрии. При подробном исследовании дендритов оказалось, что в месте ветвления внутреннее содержимое денд-

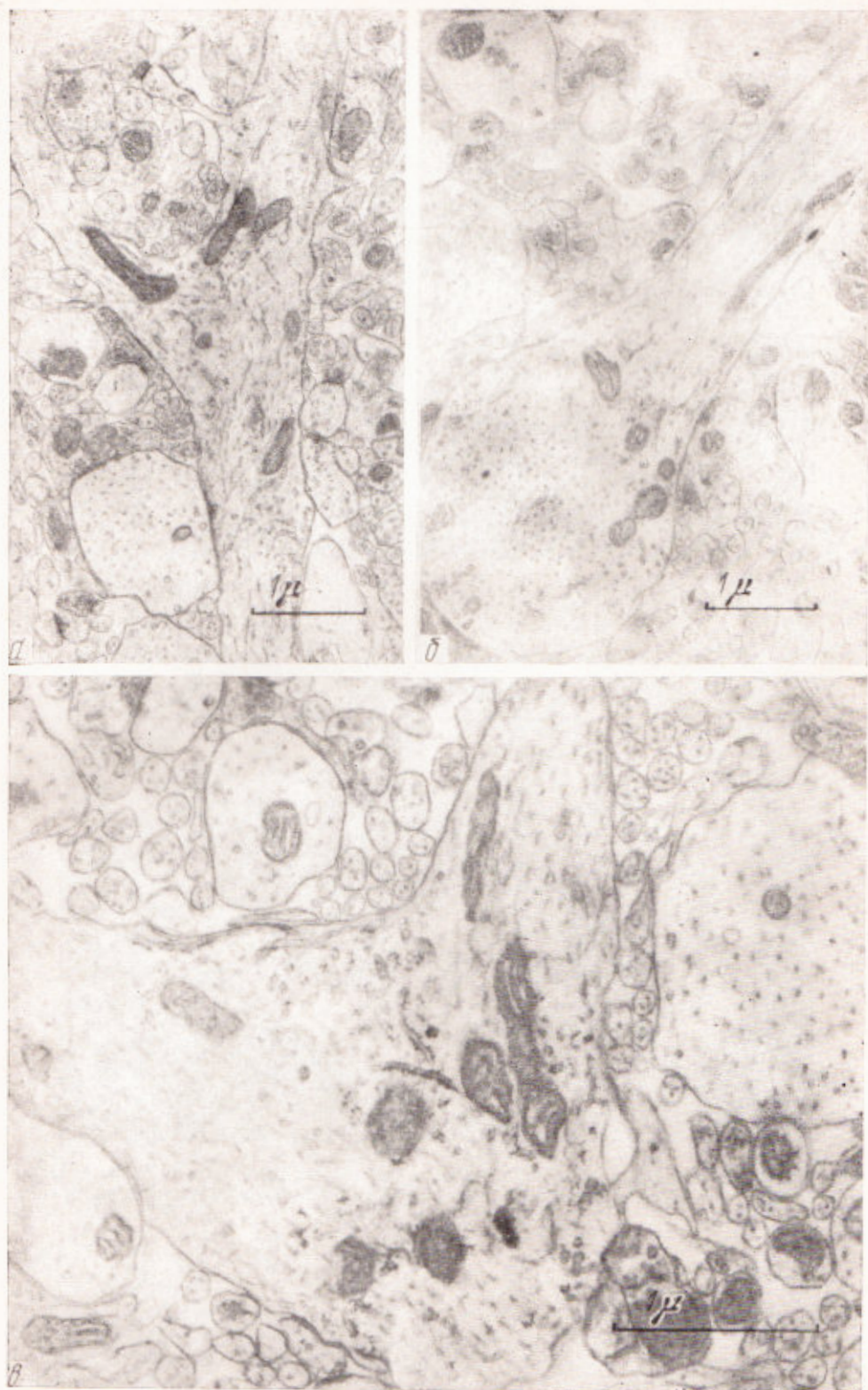


Рис. 2. Электронные микрофотографии плексиморфного слоя сенсомоторной коры крысы. *а* — продольный срез дендрита через узел ветвления, *б* — поперечный срез общего ствола дендрита в области узла ветвления, *в* — увеличенный фрагмент дендрита в области узла ветвления. В узлах ветвления видны скопления митохондрий, гладкий и гранулированный ретикулум, розетки рибосом и дендритические трубочки

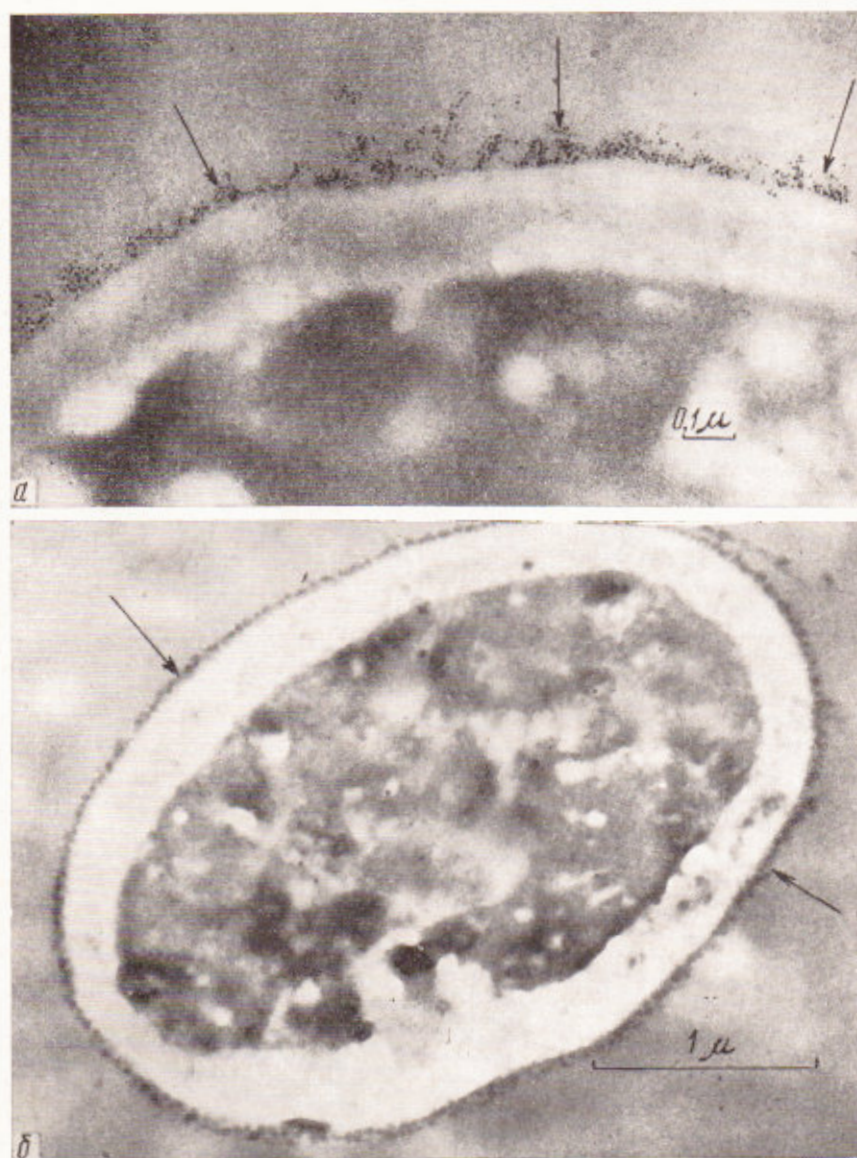


Рис. 1. Сорбция ферритина (а) и гемоглобина (б) на внешней поверхности клеточной оболочки (стрелки). *Saccharomyces cerevisiae*. Электронная микрофотография, 70 000 $\times$; 35 000 $\times$

рита резко отличается от строения цитоплазмы общего дендритного ствола и ветвей, полученных при делении (рис. 2).

В узлах ветвления увеличивается число митохондрий, появляется гранулированный и гладкий ретикулум, видны скопления рибосом, объединенных в розетки. Следовательно, в узлах ветвления мы встречаем все компоненты цитоплазмы, которые обычно характерны для тела нейрона. Создается впечатление, что участки клеточного тела как бы вынесены далеко на периферию (рис. 2).

В настоящее время доказано, что рибосомы, связанные с эндоплазматическим ретикулумом, а также объединенные в розетки, содержат РНК и принимают самое непосредственное участие в синтезе белка (^{7, 8}). Следовательно, в узлах ветвления дендритов имеются в большом количестве компоненты, обеспечивающие синтез белка. В митохондриях сосредоточены ферменты и коферменты, осуществляющие дыхание и перенос энергии. Большое скопление митохондрий в узлах ветвления указывает на интенсивность ферментативных окислительных процессов в этой области. Недавно появились работы, где доказывается возможность белкового синтеза в митохондриях (⁹). Более того, обнаружена способность митохондрий к синтезу ДНК, что позволяет говорить о некоторой автономной генетической системе этих органелл нейрона (⁹).

Наличие расширений в узлах ветвления дендритов, большая плотность синаптических окончаний, увеличенное скопление митохондрий, наличие разного вида эндоплазматического ретикулума, присутствие множества розеток рибосом позволяют нам с уверенностью говорить об особой функциональной значимости этих отделов нейрона.

Самое простое, что можно было бы приписать дендритным площадкам в узлах ветвления, — это трофическую функцию. Внутренняя организация этих площадок также соответствует этой предполагаемой функции. Описана трофическая функция узлов ветвления чувствительного волокна в зоне образования рецепторного кустика (¹⁰). Нам кажется, что имеется логическое соответствие между узлами ветвления дендритов ц.н.с. и расширениями в местах концевого разветвления рецепторных волокон. Однако, не отрицая этой трофической функции для узлов ветвления дендритов, мы не можем исключить возможности, что эти образования играют существенную роль при первичной оценке громадного количества синаптических влияний, которые приходят на дендриты.

Институт нормальной и патологической физиологии
Академии медицинских наук СССР
Москва

Поступило
19 XI 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н. С. Косицын, ДАН, 147, 477 (1962). ² N. S. Kositzyn, J. Comp. Neurol., 122, 9 (1964). ³ Н. С. Косицын, З. В. Елисеева, Бюлл. эксп. биол. и мед., № 8, 101 (1966). ⁴ N. S. Kositzyn, Z. V. Eliseyeva, Brain Res., 6, 610 (1967). ⁵ Н. С. Косицын, ДАН, 187, 942 (1969). ⁶ Ю. И. Аршавский и др., ДАН, 163, 994 (1965). ⁷ Х. Хиден, В кн.: Функциональная морфология клетки, ИЛ, 1963, стр. 185. ⁸ P. Glees, Dtsch. Nervenheilk., 184, 607 (1963). ⁹ Д. Рудин, Д. Уилки, Биогенез митохондрий, М., 1970. ¹⁰ В. И. Пилипенко, Арх. анат., гистол. и эмбриол., 44, 84 (1963).