

Е. Г. ШКОЛЬНИК-ЯРРОС

НЕЙРОНЫ СЕТЧАТКИ КОШКИ

(Представлено академиком В. Н. Черниговским 12 II 1970)

Морфологические исследования нейронов сетчатки кошки еще не являются исчерпывающими. Описаны четыре разновидности ганглиозных клеток, отличающихся по морфологии дендритных ветвлений⁽¹⁾. Данные о разделении этих нейронов на две основные группы с диаметром размаха дендритов 70—200 μ и 400—700 μ ⁽²⁾, хотя и подтвердились в ряде физиологических исследований⁽³⁾, не являются достаточно полными.

Целью настоящего сообщения является описание нейронов сетчатки кошки для возможной в дальнейшем корреляции с физиологическими данными. Материалом служили сетчатки молодых и взрослых кошек, 2-месячных и 15-дневных котят, импрегнированные по методу Гольджи. Всего было использовано 52 сетчатки.

Обнаружено большое разнообразие ганглиозных клеток, различающихся по величине тела, измеряемому по наибольшему диаметру (микрометрические 7—13 μ , малые 16—20 μ , средние 30 μ , крупные 40—50 μ , сверхкрупные 70 μ), и по размаху дендритов (60—180 μ , 180—260 μ , 300—400 μ и 400—850 μ). Имеются и промежуточные размеры. Решающими признаками, однако, определяющими синаптические связи нейрона, являются характер ветвления дендритов и их топография (глубина расположения в 7 слое). По характеру ветвления дендритов выделено семь основных разновидностей ганглиозных клеток: кустовидный густоветвистый нейрон, кустовидный редковетвистый, горизонтальный ширококоразмашистый крупный, горизонтальный ширококоразмашистый малый, горизонтальный ширококоразмашистый односторонний, диффузный и центральный (рис. 1 и 2). Кустовидные густоветвистые клетки преимущественно малого и среднего размера, кустовидные редковетвистые, как и односторонние горизонтальные, бывают любых размеров (от самых малых до крупных).

В *area centralis* наблюдается много нейронов с небольшим диаметром тела и малым размахом дендритов (рис. 3), что подтверждают данные⁽⁴⁾. Но, наряду с этими малыми, наблюдаются рядом лежащие клетки со значительно большим размахом ветвлений; дендриты распространяются на разной высоте слоя 7 (рис. 3).

Горизонтальная ширококоразмашистая односторонняя ганглиозная клетка обнаружена впервые (рис. 2). Подобные нейроны не описаны ни в сетчатке млекопитающих, изученных суммарно Кахалем⁽⁴⁾, ни в сетчатке приматов⁽⁵⁾.

Амакринные клетки в сетчатке кошки чрезвычайно густо ветвятся, количество ветвей отростков у одной клетки доходит до 120, размах их доходит до 600 и более микрон (рис. 1). Отростки этих клеток сплошь усыпаны крупными синаптическими образованиями. Сетчатка кошки также характеризуется широким ветвлением отростков горизонтальных клеток в слое 5. Шваброобразные биполярные клетки (по терминологии⁽⁶⁾), чаще всего оканчиваются крупным аксо-соматическим синапсом, тесно прилегающим к телу ганглиозной клетки (рис. 1). Плоские биполярные клетки оканчиваются аксодендритическими синапсами в области дендритов ганглиозных клеток и отростков амакринных клеток. Карлико-

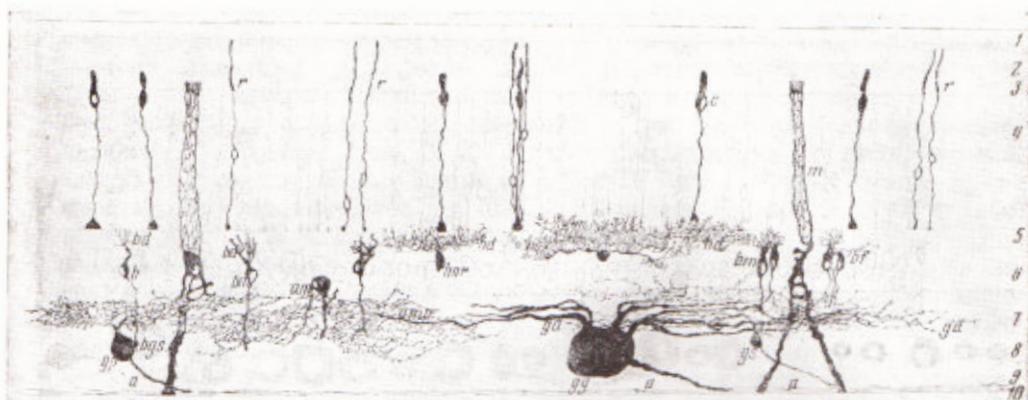


Рис. 1. Сводная зарисовка нейронов периферии сетчатки котенка 2 месяцев. Метод Гольджи, рисовальный аппарат (то же на рис. 2, 3), *r* — палочка, *c* — колбочки, *hor* — тело горизонтальной клетки, *hd* — дендриты горизонтальной клетки, *bm* — тело шваброобразной биполярной клетки, *bf* — тело плоской биполярной клетки, *am* — тело амакриновой клетки, *bgs* — аксо-соматический биполярно-ганглиозный синапс; ганглиозные клетки: *gp* — кустовидная густоветвистая, *gg* — гигантская широкоразмашистая, *gs* — миниатюрная широкоразмашистая; *m* — мюллерово волокно, специфическая глия сетчатки, *amp* — обилие ветвлений отростков амакриновой клетки, занимающих всю ширину внутреннего плексиформного слоя, *a* — аксон. Цифрами обозначены слои сетчатки

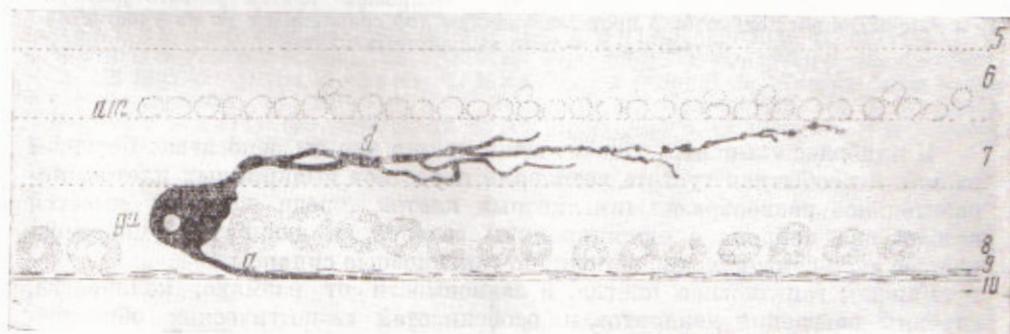


Рис. 2. Ганглиозная клетка периферии сетчатки кошки, *gu* — горизонтальная широкоразмашистая односторонняя, *am* — тени других ганглиозных и амакриновых клеток, *a* — аксон, *d* — дендриты

вые биполярные и ганглиозные клетки, найденные в сетчатке приматов^{5, 6} и характеризующиеся соответственно синаптической связью с одной колбочкой и одной карликовой биполярной клеткой, в сетчатке кошки, по-видимому, отсутствуют (рис. 1, 3).

Имеющиеся в настоящее время превосходные электронномикроскопические исследования сетчатки ((⁷⁻⁸) и др.) и построенные на этом основании схемы организации сетчатки (⁹) позволяют понимать многие детали, обнаруженные в сетчатке кошки при импрегнации серебром. Так, на рис. 1 отражены межрецепторные контакты, описанные ранее подробно в сетчатке морской свинки (⁹). На зарисовке видны также тесные взаимоотношения амакриновых отростков с аксонами биполярных клеток и дендритами ганглиозных клеток; как известно, при этом образуются ретикулярные синапсы (⁷⁻⁸). Крупные аксо-соматические синапсы биполярных клеток с телами ганглиозных клеток, часто встречающиеся в сетчатке кошки (рис. 1), упоминаются в электронномикроскопических исследованиях как слияние мембран.

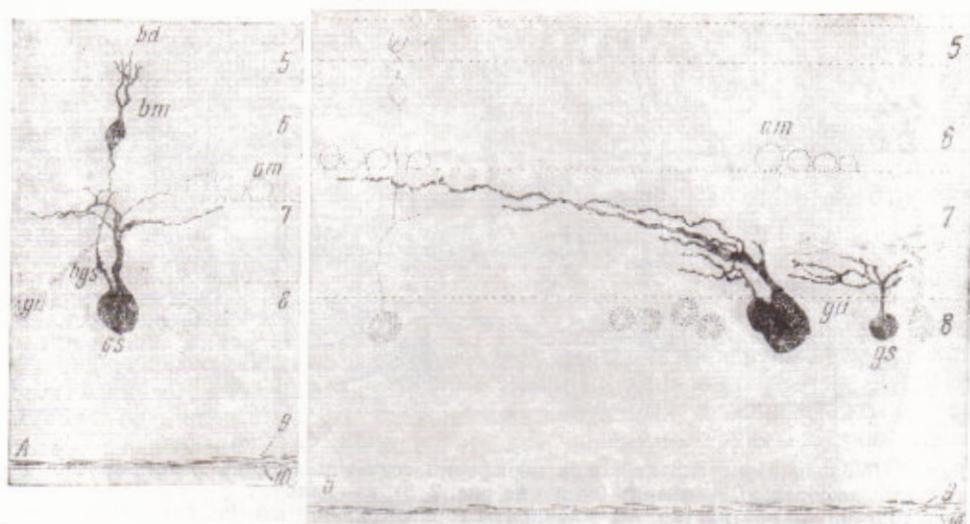


Рис. 3. Нейроны центра сетчатки кошки. Участок А среза: *bm* — шваброобразная биполярная клетка; *gs* — кустовидная редковетвистая ганглиозная клетка с ветвлением дендритов в наружном отделе внутреннего плексиформного слоя; *gu* — односторонняя ганглиозная клетка; *bgs* — биполярно-ганглиозный аксо-соматический синапс; *bd* — дендриты биполярной клетки. Участок В среза: *gs* — кустовидные ганглиозные клетки с ветвлением дендритов на разном уровне внутреннего плексиформного слоя, *gu* — односторонние ганглиозные клетки разного размера с направлением дендритов в противоположную (по сравнению с *gu* на участке А) сторону; *am* — тени амакриновых клеток

К наиболее типичным для сетчатки кошки чертам относятся: большой размах и необычная густота ветвлений отростков амакриновых клеток, поразительное разнообразие ганглиозных клеток, среди которых имеется особый вид нейрона с односторонним ветвлением дендритов, многочисленные аксо-соматические биполярно-ганглиозные синапсы.

Каждая ганглиозная клетка, в зависимости от размаха, количества, глубины ветвления дендритов и особенностей синаптических образований, вступает в различные комплексные сочетания с биполярными и амакриновыми клетками. Следовательно, обнаруженное в данном исследовании разнообразие этих нейронов соответствует различным структурно-функциональным сочетаниям в сетчатке кошки.

Представляет интерес сопоставление морфологических данных о большом разнообразии ганглиозных клеток с электрофизиологическими исследованиями. Такое сопоставление (¹⁰) позволило предположить соответствие между структурой различных ганглиозных клеток и типами детекторов, определяемых физиологически в сетчатке лягушки.

Электрофизиологические особенности сетчатки кошки тщательно исследованы ((¹¹⁻¹³) и др.). Представление о концентрической организации рецептивных полей (р.п.) сетчатки кошки (¹⁴) с антагонистическим окружением сейчас значительно дополнено. За последние годы обнаружено (¹²) некоторое количество ганглиозных клеток со свойствами детекторов края, полосы, следования, направления движения, присутствия; обычные концентрические on и off р.п. делятся на два подтипа. Однако еще отсутствует возможность сопоставления разновидностей ганглиозных клеток с детекторами, обнаруженными в (¹²), так как в электрофизиологических исследованиях отсутствует маркировка с точным определением разновидности нейрона, в котором находится электрод. (Наиболее удачно маркировка слоев сетчатки сделана у *Necturus maculosus* (⁸).)

Обычное концентрическое устройство р.п. наиболее удовлетворительно может быть объяснено структурой чаще встречающихся ганглиозных клеток, имеющих радиарный характер распространения дендритов (рис. 1—3), которые, вероятно, со всех сторон имеют сходные связи с биполярными и амакринными клетками. При наличии одностороннего ветвления дендритов (рис. 2, 3) связи с биполярными и амакринными клетками имеются лишь с одной стороны; в таких случаях можно предполагать соответствие либо р.п. неконцентрического характера (¹²), либо другим вновь выявленным детекторам (¹³), встречающимся редко в сетчатке кошки (например, реагирующим на направление движения). Такие гипотезы требуют дальнейших морфо-физиологических исследований с маркировкой клеток для определения разновидности нейрона, от которого получается данная реакция. Дальнейшие электронномикроскопические исследования позволят построить реальную схему синаптических взаимоотношений в сетчатке кошки, опирающуюся на данные о структуре ее нейронов.

Институт мозга
Академии медицинских наук СССР
Москва

Поступило
12 II 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ J. Leicester, J. Stone, *Vision Res.*, 7, 9—10, 695 (1967). ² J. E. Brown, D. Major, *Exp. Neurol.*, 15, 1, 70 (1966). ³ R. W. Rodieck, *J. Neurophysiol.*, 30, 5, 1043 (1967). ⁴ S. Ramon y Cajal, *Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés*, II, Paris, 1911. ⁵ S. Polyak, *The Retina*, Chicago, 1941. ⁶ J. E. Dowling, B. B. Boycott, *Proc. Roy. Soc., Ser. B*, 166, 1002, 80 (1966). ⁷ J. E. Dowling, *Proc. Roy. Soc., Ser. B*, 170, 1019, 205 (1968). ⁸ J. E. Dowling, F. S. Werblin, *J. Neurophysiol.*, 32, 3, 315 (1969). ⁹ F. S. Sjostrand, *Ergebn. Biol.*, 21, 128 (1958). ¹⁰ Дж. Летвин, X. Матурана и др., В кн.: *Теория связи в сенсорных системах*, М., 1964. ¹¹ S. W. Kuffler, *J. Neurophysiol.*, 16, 1, 37 (1953). ¹² D. N. Spinelli, *Exp. Neurol.*, 19, 3, 291 (1967). ¹³ В. Ф. Фокин, *Журн. высш. нервн. деят.*, 18, 6, 1035 (1968).