

Т. А. АГАДЖАНОВА

АКСОДЕНДРИТИЧЕСКИЕ СИНАПСЫ С СУБСИНАПТИЧЕСКИМИ ТЕЛАМИ В ГИПОТАЛАМУСЕ КРЫСЫ

(Представлено академиком В. Н. Черниговским 21 IV 1972)

В ряде исследований (¹⁻³) подчеркивается важная роль участков постсинаптической мембраны в осуществлении изменений полной проницаемости. В опытах с микроаппликацией показано, что один и тот же медиатор, приложенный к разным участкам поверхности клетки, может вызвать разные постсинаптические потенциалы. Все эти факты заставляют обратить особое внимание на строение рецепторного отдела синаптического соединения. В настоящем сообщении приводятся данные об особенностях ультраструктуры постсинаптической территории в аксодендритических синапсах некоторых гипоталамических ядер крысы.

Работа проведена на взрослых белых крысах-самцах. Кусочки мозга из гипоталамической области, включающие вентромедиальное, дорзомедиальное или заднее гипоталамическое ядро, фиксировали в 6,25% глутаральдегиде и дофиксировали в 1,0% четырехоксида осмия по Паладе. После контрастирования в водном растворе уранилацетата и обезвоживания в спиртах материал заключали в эпон. Ультратонкие срезы, окрашенные цитратом свинца, изучали в электронном микроскопе JEM-7.

Анализ электронных микрофотографий показал, что среди аксодендритических синапсов во всех трех исследованных ядрах встречаются особого вида синапсы, содержащие в постсинаптическом компоненте осmioфильные образования — субсинаптические тела (рис. 1а). Аксонные терминалы в таких синапсах сходны с теми, которые образуют аксодендритические контакты, не содержащие субсинаптических тел. Среди светлых, обычного вида синаптических пузырьков, диаметром 350—550 Å, рассеянных по всему окончанию или собранных около пресинаптической мембраны, встречаются сложные пузырьки, несущие на своей поверхности осmioфильное окаймление (⁴). Часть окончаний содержит также гранулярные пузырьки, диаметр которых варьирует от 600 до 1600 Å (рис. 1б). Самые мелкие из них иногда вплотную прилегают к пресинаптической мембране, которая со стороны аксоплазмы снабжена «плотными выступами» (⁵) (рис. 1, см. вкл. к стр. 441).

Синаптическая щель расширена до 250 Å. В ней просматриваются осmioфильные нити, ориентированные перпендикулярно синаптолемме — «межламнарные элементы» (⁶). Некоторые из них направляются от постк пресинаптической мембране, но не достигают последней и заканчиваются булавовидными утолщениями, образующими полосу гранулярного материала, параллельную синаптической мембране.

К постсинаптической мембране с внутренней стороны прилегает электронно-плотный участок цитоплазмы — субсинаптическая сеть. Следом за ней вдоль постсинаптической мембраны и на одинаковом расстоянии от нее располагаются субсинаптические тела. Длина образованной ими прерывистой полосы всегда меньше протяженности постсинаптического утолщения. Расстояние от постсинаптической мембраны до субсинаптических тел колеблется в различных синапсах от 650 до 800 Å.

Субсинаптические тела представляют собой рыхлые скопления мелких осmioфильных гранул, не имеющие оболочки и лежащие на равном расстоянии (250–300 Å) друг от друга. На поперечном и на продольном срезе через дендрит субсинаптические тела выглядят отдельными округлыми тельцами, что является косвенным доказательством сферической формы этих образований. Диаметр их равен 250–350 Å, количество варьирует в различных синапсах от 3 до 7. Иногда удается проследить скопления осmioфильного материала, который в виде тяжей соединяет субсинаптические тела с субсинаптической сетью. Из цитоплазматических оргanelл, присутствующих в постсинапсе (митохондрии, эндоплазматический ретикулум, рибосомы, полисомы, дендритические тубули), в подавляющем большинстве случаев в непосредственной близости от субсинаптических тел находится цистерна эндоплазматического ретикулума, часто расширенная, с ограничивающей мембраной, лишенной гранулярного материала. Реже рядом с субсинаптическими телами располагается митохондрия (рис. 1а). По степени выраженности пре- и постсинаптических дифференцировок описываемые синаптические соединения относятся к асимметричному типу контактов по классификации Колонье⁽⁷⁾.

Постсинаптический компонент в синапсах с субсинаптическими телами представлен как крупным стволом дендрита, так и его тонкой (до 0,4 м в диаметре) веточкой. Если на дендрите оканчивается несколько аксонов, субсинаптические тела, как правило, сопровождают активную зону только одного синаптического контакта (рис. 1в). На дендритических шипиках синапсы с субсинаптическими телами не обнаруживаются. Не выявляются также и гребешковые синапсы^(8–10), в которых субсинаптические тела являются общими для двух аксонных терминалей, расположенных на гребневидном выросте дендрита.

Субсинаптические тела в гипоталамусе обнаружены в $6,6 \pm 1,2\%$ случаев из общего числа (437) проанализированных на электронных микрофотографиях асодендритических синапсов. При этом количество синапсов с субсинаптическими телами в заднем гипоталамическом ядре превышает их число в дорзомедиальном ядре в два раза и в вентромедиальном ядре — более чем в три раза. Согласно литературным данным⁽⁸⁾, такие синапсы в хабенуле и интерпедункулярном ядре у кошки составляют $1/3$ всех имеющихся там синапсов.

Образования, с которыми сходны субсинаптические тела, впервые были описаны в вегетативных ганглиях амфибий⁽¹¹⁾. На срезе они имели вид сплошной линии и получили название субсинаптической полоски. Позднее подобные структуры продемонстрированы у млекопитающих в коре головного мозга⁽¹²⁾, в ретикулярной формации мозгового ствола⁽¹³⁾, в ядрах мамиллярных тел⁽¹⁴⁾. По последним данным субсинаптические образования встречаются также в дендродендритических синапсах в обонятельных луковицах у крыс⁽¹⁵⁾. Относительно функциональной роли субсинаптических тел нет единого и окончательного мнения. Высказываются лишь отдельные суждения об их причастности к синаптической передаче^(10, 11, 16).

Анализ количественных данных, касающихся распространения синапсов с субсинаптическими телами в отдельных гипоталамических ядрах, наводит на мысль о существовании источника афферентации, общего для всех трех изученных ядер. Так как связи гипоталамуса обширны и на уровне ядер почти не изучены, можно строить лишь догадки о месте локализации нейронов, аксоны которых образуют синапсы с субсинаптическими телами. В этой связи интересны данные экспериментально-морфологического исследования распределения синапсов в вентромедиальном ядре гипоталамуса крысы⁽¹⁷⁾, в котором показано, что волокна, приходящие в это ядро из *stria terminalis*, образуют синапсы преимущественно на дендритических шипиках, но не на стволах дендритов. Поскольку в гипоталамических ядрах синапсы с субсинаптическими телами наблюдаются только

на стволах дендритов, следует исключить возможное предположение о принадлежности образующих их аксонов стриатопаллидарной системе.

В литературе ранее ⁽⁸⁾ была отмечена связь повышенной концентрации моноаминоксидазы (МАО) в хабенуле и интерпедункулярном ядре у кошки с наличием здесь синапсов с субсинаптическими телами. При исследовании гипоталамуса грызунов с помощью гистохимического метода ⁽¹⁸⁾ отмечена повышенная активность МАО в медиальных ядрах и слабая ее выраженность или полное отсутствие в нейросекреторных ядрах переднего гипоталамуса. Интересно отметить, что в супраоптических и паравентрикулярных ядрах, ультраструктура которых наиболее полно изучена, синапсы с субсинаптическими телами описаны не были.

Известна способность МАО разрушать свободные амины, в том числе норадреналин и серотонин, медиаторная роль которых в настоящее время считается установленной. Имеются также данные ^(19, 20), что в адренергических синапсах, в отличие от холинергических, в процессе синаптической передачи медиатор не только реагирует с активными центрами рецептора, но и проникает через мембрану внутрь постсинаптической территории. Все это позволяет предположить, что синапсы с субсинаптическими телами являются адренергическими, а сами субсинаптические тела имеют отношение к инактивации медиатора. Только специальные экспериментально-морфологические и гистохимические исследования на ультраструктурном уровне смогут внести ясность в вопрос о том, принадлежат ли аксонные терминали в синапсах с субсинаптическими телами определенным аксонным системам или особенность строения постсинаптической территории в таких синапсах обуславливается химизмом ее рецепторного участка.

Физиологический институт им. А. А. Ухтомского
Ленинградский государственный университета
им. А. А. Жданова

Поступило
6 IV 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ B. Katz, Nerve, Muscle and Synapse, N.Y., 1966. ² L. Tauc, M. Ito, In: The Interneuron, Berkeley—Los Angeles, 1969. ³ E. Робертис, Арх. анат., **60**, 5, 14 (1971). ⁴ E. G. Gray, R. A. Willis, Brain Res., **24**, 2, 149 (1970). ⁵ E. G. Gray, J. Anat., **97**, 1, 101 (1963). ⁶ H. Van der Loos, Zs. Zellforsch., **60**, 6, 815 (1963). ⁷ M. Colonnier, Brain Res., **9**, 2, 268 (1968). ⁸ M. Milhaud, G. Pappas, J. Cell Biol., **30**, 2, 437 (1966). ⁹ K. Akert, K. Pfenninger, C. Sandri, Brain Res., **5**, 1, 118 (1967). ¹⁰ Н. С. Косицын, ДАН, **189**, № 6, 1404 (1969). ¹¹ J. Taxi, C. R., **252**, 174 (1961). ¹² Т. В. Давыдова, Цитология, **11**, 3, 286 (1969). ¹³ Е. В. Озирская, В сборн. Электронная и флюоресцентная микроскопия клетки, М.—Л., 1965. ¹⁴ A. L. Mikeladze, Folia morphol., **17**, 4, 420 (1969). ¹⁵ A. J. Pinching, T. P. S. Powell, J. Cell Sci., **9**, 2, 379 (1971). ¹⁶ C. Sotelo, Exp. Brain Res., **6**, 294 (1968). ¹⁷ G. Raisman, R. M. Field, Science, **173**, 3998 (1971). ¹⁸ N. Shimizu, N. Morikawa, M. Okada, Zs. Zellforsch., **49**, 4, 389 (1959). ¹⁹ E. Bülbring, In: Ciba Foundat. Symp. on Adrenergic Mechanisms, London, 1960. ²⁰ Г. А. Бузников, Низкомолекулярные регуляторы зародышевого развития, М., 1967.