

В. П. БОТКИН

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СИНАПСОВ ЦЕНТРАЛЬНЫХ ЯДЕР МОЗЖЕЧКА КОШКИ

(Представлено академиком В. Н. Черниговским 6 XII 1972)

Существует множество работ, посвященных изучению межнейрональных связей, в которых имеются попытки объяснить процесс передачи нервного импульса и связать процессы возбуждения и торможения с определенными морфологическими структурами. В связи с этим появились различные классификации синапсов, в основу которых положены определенные морфологические признаки: протяженность активных зон, соотношение толщины пре- и постсинаптических мембран, ширина синаптической щели, локализация синаптического окончания, форма синаптических пузырьков и т. д. Выделяя два основных типа синапсов, Грей (⁴, ⁶) высказал предположение, что при дальнейшем изучении будут выявляться все новые и новые формы синаптических приборов, которые по тем или иным соображениям трудно отнести к 1 или 2 типу.

При изучении ядер мозжечка кошки нами обнаружены синапсы, сочетающие признаки разных классификационных типов. Это послужило поводом для исследования их на серийных срезах. В доступной литературе подобных работ не найдено.

Настоящее исследование выполнено с помощью обычной электроно-микроскопической техники. Применялись глутар-осмиевая фиксация, контрастирование уранилацетатом в кусочках и цитратом свинца на сетках. Серийные срезы изучались в электронном микроскопе JEM-7A.

В результате исследования установлено, что активные зоны межнейрональных синапсов независимо от локализации аксонных терминалей имеют сложное и неоднородное строение. Отмечается непостоянство в соотношении толщины пре- и постсинаптических мембран на различных участках каждого конкретного синапса, а также неравномерное отношение протяженности активных зон к длине противолежащих мембран. Синапсы 1 типа (⁴) характеризуются непрерывными активными зонами, образованными асимметрично уплотненными мембранами, длина которых составляет около 90% противопоставленных мембран. Однако эти критерии являются непостоянными (рис. 1а — б).

На снимках, полученных нами с серийных срезов, обнаружено, что электронно-плотные выступы на пресинаптической мембране (⁵) не являются постоянным признаком синапсов 1 типа. Если учитывать гексагональное расположение их на расстоянии 1000 Å друг от друга, то на срезах толщиной 400—500 Å они должны прослеживаться с определенной регулярностью. Отмечено, что на некоторых пресинаптических мембранах, участвующих в образовании синапса, эти выступы отсутствуют (рис. 1а, б). В других синапсах они имеют тенденцию к слиянию, в результате чего происходит переход синапса из асимметричного в симметричный. Необходимо подчеркнуть, что понятия «симметричный» или «асимметричный» (²) не отражают истинного состояния активной зоны синапса на всем ее протяжении, а поэтому не могут служить основой для классификации. На рис. 1ж можно видеть, что один из участков активной зоны имеет симметричные пре- и постсинаптические уплотнения. Нам представляется не-

обоснованным относить подобные контакты к *puncta adhaerentia* ⁽⁸⁾, так как мы неоднократно наблюдали непосредственный переход специализированных мембран из асимметричных в симметричные, поэтому на плоскостной проекции активных зон соотношение толщины пре- и постсинаптических мембран выглядит довольно мозаично (рис. 1к). Во многих случаях симметричность или асимметричность синаптических мембран сохраняется на протяжении всего контакта. Это в большей мере относится к симметричным синапсам при локализации их на перикарионах.

Распределение и состав синаптических пузырьков в терминалях также зависит от уровня среза, но и здесь отмечается некоторая закономерность. Синапсы с асимметричными мембранами имеют меньшую электронную плотность аксоплазмы. Они содержат, как правило, округлые синаптические пузырьки одного или нескольких размеров, которые часто группируются у пресинаптической мембраны. Контакты с симметричным утолщением пре- и постсинаптических мембран характеризуются повышенной электронной плотностью аксоплазмы, особенно в участках, прилежащих к активной зоне. Увеличение электронной плотности матрикса бутона происходит за счет наличия неорганизованного осmioфильного вещества, иногда сохраняющего контуры мембранных профилей разрушенных синаптических пузырьков, а также за счет осmioфильного вещества, образующего полосу параллельную активной зоне. Эта полоска располагается между прилегающей митохондрией и пресинаптическим утолщением, на расстоянии 1700—3000 Å от последнего, и соединена с ним осmioфильными тяжами. В подобных терминалях имеются округлые и уплощенные синаптические пузырьки, которые могут отсутствовать, особенно в участках бутона, прилежащих к активной зоне. Все сказанное выше в равной мере относится и к отдельным участкам синапсов, сочетающих в себе признаки 1 и 2 типов ⁽⁴⁾, симметричных и асимметричных ⁽²⁾, со сплошными и с пунктирным утолщением синаптических мембран ⁽¹⁾, что служит основанием для отнесения их к группе возбуждающих или тормозных ^(3, 9).

Что касается сложных и гранулярных синаптических пузырьков, то можно с уверенностью сказать, что независимо от уровня среза изменяются только их размеры, но не форма. Сложные пузырьки большей частью расположены в периферических отделах бутона и часто находятся в непосредственном контакте с его мембраной. Их больше в терминалях с повышенной электронной плотностью аксоплазмы, содержащих незначительное количество синаптических пузырьков других форм.

Встречающаяся в постсинаптической части синапса полоска осmioфильного вещества ⁽⁷⁾, по нашим данным, не является постоянным признаком особого типа синапсов ⁽¹⁾.

Таким образом, существующие морфологические классификации межнейрональных синапсов требуют критического рассмотрения. На основании изложенного нам представляется, что строение отдельных участков каждого конкретного синапса непостоянно. Можно предположить, что это зависит прежде всего от того функционального состояния, в котором он находился в момент начала фиксации, что утолщение пресинаптической мембраны является следствием активных физико-химических процессов, происходящих в нейроне в связи с передачей импульса. В этом случае электронно-плотные выступы на пресинаптической мембране ⁽⁸⁾ есть отражение начальной стадии этого процесса, а участки с более значительными пресинаптическими утолщениями свидетельствуют о поздних стадиях того же процесса. Своим происхождением пресинаптические утолщения обязаны синаптическим пузырькам, которые разрушились под влиянием сил, возникающих при деполяризации или гиперполяризации нейрона.

Если принять эту гипотезу, то постсинаптическое возбуждение, равно как и торможение, будет зависеть не от формы и строения синапсов, а от их локализации ⁽³⁾. Отсюда важно знать, на какие отделы каких нейронов направлено действие нейрона, генерирующего импульс.

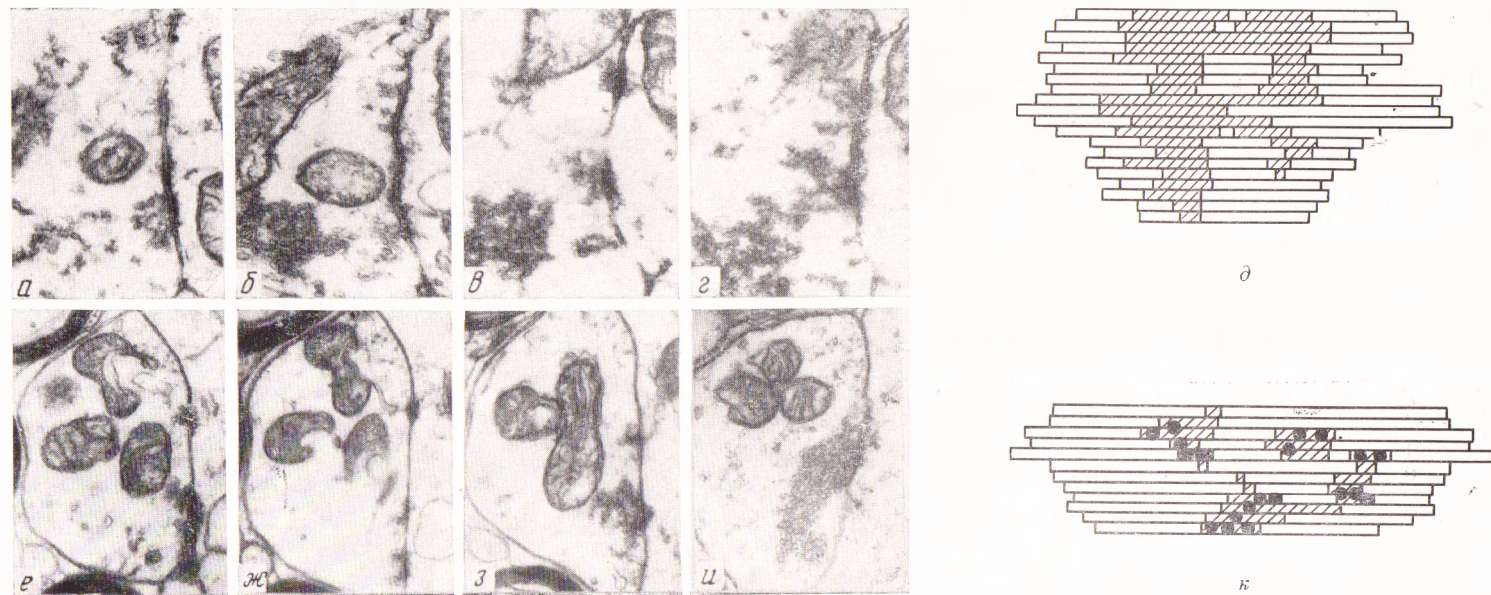


Рис. 1. Электронные микрофотографии отдельных серийных срезов аксодендритического синапса из латерального ядра мозжечка кошки (а—д) и из переднего отдела медиального ядра мозжечка кошки (е—к), д—к — проекция активной зоны этого синапса на плоскость. Заштрихованные участки соответствуют асимметричным пре- и постсинаптическим утолщениям, темные участки — симметричным утолщениям, темные участки — симметричным утолщениям и электронно-плотным выступам. а—д — 2500 $\times$, е—к — 21 000 $\times$

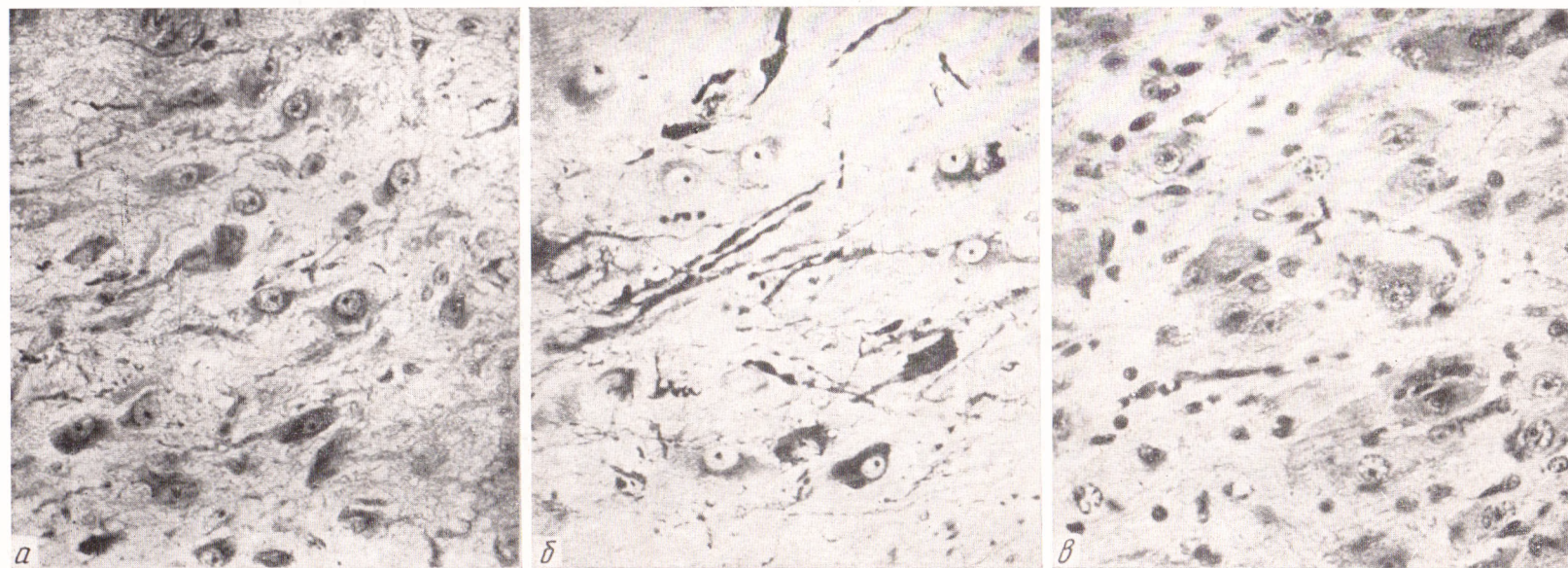


Рис. 1. Супраоптическое ядро intactного животного (а), то же ядро через 1 год после удаления двенадцатиперстной кишки (б), то же ядро через 1 год после изоляции двенадцатиперстной кишки. Окраска паральдегид — фуксин + азокармин. Ок. 10 ×, об. 40 ×

Все сказанное выше естественно касается центральных ядер мозжечка кошки. Пока мы не имеем оснований переносить полученные результаты на другие отделы центральной нервной системы.

Институт физиологии им. И. П. Павлова
Академии наук СССР
Ленинград

Поступило
1 XII 1972

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ С. А. Саркисов, Н. Н. Боголепов, Электронная микроскопия мозга, 1967.
² M. Colonnier, Brain Res., 9, 2, 268 (1968). ³ J. C. Eccles, The Physiology of Synapses, Berlin, 1964. ⁴ E. G. Gray, J. Anat. London, 93, 420 (1959). ⁵ E. G. Gray, J. Anat. London, 97, 101 (1963). ⁶ Э. Грей, Центральная нервная система, В кн. Электронно-микроскопическая анатомия, М., 1967. ⁷ M. Milhaud, G. D. Pappas, J. Cell. Biol., 30, 437 (1966). ⁸ А. Питерс, С. Палей, Г. Уэбстер, Ультраструктура нервной системы, М., 1972, стр. 113. ⁹ K. Uchizono, Nature, 207, 642 (1965).