

УДК 611.839

МОРФОЛОГИЯ

В. П. БАБМИНДРА, Т. А. АГАДЖАНОВА

МЕЖНЕЙРОННЫЕ ОТНОШЕНИЯ В ВЕРТИКАЛЬНЫХ ПУЧКАХ ДЕНДРИТОВ ДВИГАТЕЛЬНОЙ ОБЛАСТИ КОРЫ КОШКИ

(Представлено академиком В. Н. Черниговским 16 IV 1973)

Внимание исследователей структуры и функции ц.н.с. все больше привлекают данные о колонкообразном строении коры головного мозга (¹⁻⁵). Однако межнейронные связи в этих колонках остаются совершенно неизученными. Между тем, их выяснение является решающим для утверждения структурного и, по-видимому, функционального единства апсамбля элементов.

При электронно-микроскопическом изучении нейронной организации двигательной области (поле 4) коры головного мозга кошки нами было установлено, что апикальные дендриты некоторых групп пирамидных нейронов V слоя образуют параллельные пучки. Чтобы получить детальную характеристику этих пучков, с одного и того же блока, подготовленного для электронной микроскопии, изготавливали вертикальные и тангенциальные срезы. Для определения границ слоев исследуемой области коры использовали вертикальные срезы толщиной 4μ. Затем блок поворачивали на 90° и после дополнительной заточки получали тангенциальные срезы на уровне II, III или V слоя коры.

На фронтальных или сагиттальных полутонких срезах, окрашенных парафенилендиамином, в составе колонок на уровне V слоя выявляются в среднем 3—4 пирамидные клетки. По размерам их можно отнести к крупным и средним нейронам. Чаще всего они располагаются уступом непосредственно друг под другом. В тех случаях, когда в составе колонки выявляется гигантская пирамида, она занимает центральное положение (рис. 1). Создается впечатление, что вокруг большинства гигантских пирамид группируются другие нейроны. Поскольку в двигательной коре кошки находится около 30 тыс. гигантских пирамид, можно предполагать существование примерно такого же числа колонок.

Апикальные дендриты, входящие в состав пучка, по мере восхождения приближаются друг к другу и, если их проксимальные части отстоят на расстоянии 5—10 μ, то более дистальные участки нередко контактируют между собой, обвивая друг друга. На уровне верхней части V слоя и нижнего края III слоя к колонке добавляются дендриты новых пирамидных нейронов. Однако наряду с пополнением комплекса наблюдается выход дендритов из него, причем эти дендриты могут входить в состав другого, рядом лежащего пучка. Поскольку вид комплексов одинаков на взаимно перпендикулярных вертикальных срезах коры, можно было полагать, что они имеют форму цилиндров. Послойный анализ полутонких тангенциальных срезов подтвердил это предположение. С помощью окуляр-микрометра были измерены диаметр самого пучка, а также количество, диаметр и плотность расположения составляющих их элементов. Оказалось, что диаметр пучков, количество волокон в них и плотность их расположения увеличиваются во II слое по сравнению с III слоем, а диаметр дендритов, входящих в комплекс, уменьшается.

Увеличение числа отростков в комплексах уровня II слоя происходит, вероятно, как за счет деления апикальных дендритов пирамид глубоких

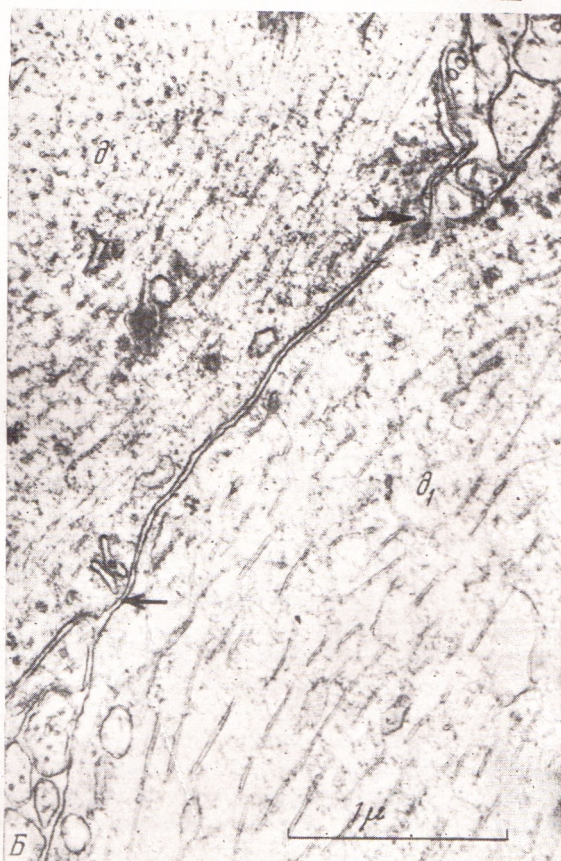
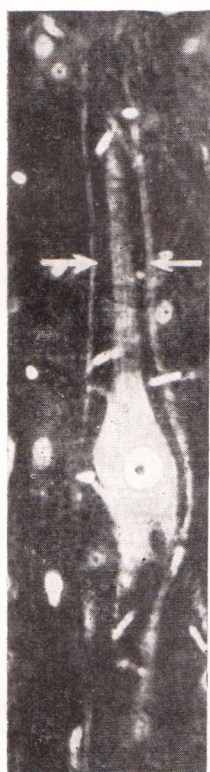


Рис. 1

Рис. 2

Рис. 1. Апикальные дендриты пирамидных клеток в V слое двигательной области (поле 4) коры кошки. Дендрит гигантской пирамиды и два дендрита вышележащих клеток образуют вертикально ориентированный пучок (стрелки). Полутонкий срез. Парафенилендиамп. 125×

Рис. 2. Отношения между нервными элементами в пучках, образованных апикальными дендритами пирамидных нейронов. А — поперечно ориентированные претерминальные веточки аксонов (а), аксонные терминалы (а.т.) и глиальные ламеллы (г.л.) располагаются между дендритами (δ, δ1, δ2), составляющими пучок. Б — участок непосредственного прилегания друг к другу двух апикальных дендритов (δ, δ1) в пучке. Границы участка указаны стрелками

слоев, так и за счет добавления к колонке отростков нейронов вышележащих слоев. Кроме сложно организованных колонок, состоящих из большого числа дендритов, в коре встречаются вертикальные тяжи, которые формируются апикальными дендритами последовательно расположенных один над другим 2—3 нейронов.

При электронно-микроскопическом изучении фронтальных срезов моторной коры довольно часто обнаруживаются 3—4 продольно расположенных дендрита диаметром 4—6 μ . Внутри них находятся многочисленные продольно ориентированные микротубулы, митохондрии и элементы гранулярного эндоплазматического ретикулюма, характерные для апикальных дендритов.

Пространство между стволами дендритов заполнено аксонами, мелкими отростками дендритов и глief (рис. 2А). Преобладают мелкие аксоны диаметром 0,1—0,3 μ . Они всегда ориентированы перпендикулярно к стволам дендритов и образуют с ними двухмерную объемную структуру.

Скопления синаптических пузырьков определяются в аксонах диаметром 1—2 μ , и именно такие аксоны формируют синаптические контакты со стволами дендритов. Аксонные терминали в виде муфты охватывают каждый из дендритов колонки, причем плотность расположения синапсов возрастает по мере удаления дендрита от тела клетки.

На поперечных срезах проксимальных частей дендритов пирамидных нейронов V слоя коры наблюдаются синаптические контакты, образованные аксонами с разным содержанием в них синаптических пузырьков (круглых и овальных). Чаще всего наблюдается конвергенция нескольких аксонов на дендрит и лишь изредка выявляются случаи, когда одна и та же аксонная терминаль формирует синапсы одновременно с двумя дендритами.

Стволы дендритов могут непосредственно прилегать друг к другу (рис. 2Б). В этом случае между контактирующими мембранами полностью отсутствуют какие-либо промежуточные элементы. Протяженность такого контакта между параллельными дендритами может достигать нескольких микрон. Поверхностные мембраны дендритов отделены друг от друга щелью шириной 18 м μ . Каких-либо дифференцированных зон в участках контакта не обнаруживается.

Наконец, еще одной формой отношений между дендритами комплексов могут быть так называемые дендро-дендритические контакты. Они наблюдаются между мелкими и крупными дендритами. При больших увеличениях микроскопа видно, что со стороны цитоплазмы обоих контактирующих дендритов к мембранам прилежит электронноплотное вещество. Это вещество в виде полоски шириной 20—30 м μ занимает около $\frac{1}{2}$ длины контакта дендритов. Полоска через равные промежутки расширяется до 50 м μ , формируя структуры, похожие на «плотные выступы» пресинаптической мембраны. На одном и том же срезе можно было видеть, что к каждому из дендритов, участвующих в образовании дендро-дендритического контакта, подходит один или несколько аксонов, которые формируют с ними аксодендритические синапсы.

В заключение следует отметить, что при изучении межнейронных отношений в коре до настоящего времени больше всего внимания уделялось связям, образованным афферентными и внутрикорковыми аксонами с телами и отростками нейронов. Наблюдавшимся как при помощи световой (⁶⁻⁷), так и электронной (⁸⁻¹⁰) микроскопии контактам между дендритами не придавалось значения. Они были отнесены к «десмосомам», т. е. пунктам механического соединения двух рядом лежащих структур. Вместе с тем известно, что еще в 1896 г. В. М. Бехтерев (¹¹) указывал на возможность функциональных связей между дендритами.

Накопление большого числа фактов о существовании дендро-дендритических контактов, наблюдаемых с помощью электронной микроскопии в

самых разных отделах нервной системы и у разных по высоте организации животных, а также находки дендро-дендритических синапсов (¹²⁻¹⁵) заставляют по-новому отнестись к этому рода контактам.

Ленинградский государственный университет
им. А. А. Жданова

Поступило
2 IV 1973

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ T. Woolsey, H. van der Loos, Brain Res., 17, 1 205 (1970). ² G. von Bonin, W. R. Mehler, Brain Res., 27, 1, 1 (1971). ³ K. Fleischauer, H. Petsche, W. Wittkowski, Z. Anat. Entwickl.-gesch., 136, 2, 243 (1972). ⁴ A. Peters, T. M. Walsh, J. Comp. Neurol., 144, 3, 253 (1972). ⁵ A. S. Batuev, V. P. Babmindra, In: Free Communications of 8-th National Congress of physiological Sciences, Bucharest, 1973. ⁶ F. de Castro, In: Cytology and Cell pathology of Nervous System, 1, 7, 317 (1932). ⁷ Л. Л. Каплан, В сборн. Морфология путей и связей ЦНС, М.—Л., 1965, стр. 11. ⁸ В. П. Бабминдра, Дегенерация и регенерация межнейронных синапсов. Автореф. докторской диссертации Л., 1969. ⁹ M. A. Matthews, W. D. Willis, V. Williams, Anat. Res., 171, 2, 313 (1971). ¹⁰ D. L. Tamarind, J. P. Quilliam, Med. and Biol. Illus., 21, 3, 121 (1971). ¹¹ В. М. Бехтерев, Обзор. психиатр., неврол. и эксперим. психол., 1, 12 (1869). ¹² H. J. Ralston, M. N. Herman, Brain Res., 14, 1, 77 (1969). ¹³ E. V. Famiglietti, Brain Res., 20, 2, 181 (1970). ¹⁴ J. J. Sloper, Brain Res., 34, 1 180 (1971). ¹⁵ A. R. Lieberman, K. E. Webster, Brain Res., 42, 1, 196 (1972).