

Н. С. КОСИЦЫН

**УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ ДЕНДРИТИЧЕСКОГО
ШИПИКА КОРЫ МОЗГА И ИХ ОТНОШЕНИЕ К АКТИВНЫМ
ЗОНАМ СИНАПСА**

(Представлено академиком П. К. Анохиным 6 IV 1973)

Основная часть межнейрональных взаимодействий в мозгу осуществляется через аксодендритические синапсы. В коре головного мозга млекопитающих большая доля аксодендритических связей приходится на контакты с особыми выростами дендритов — дендритическими шипиками. Дендритические шипики являются филогенетически самыми молодыми образованиями в нервной системе, в онтогенезе они созревают значительно позже других структур^(1, 2) и представляют собой наиболее пластичный аппарат нервной клетки⁽³⁻⁵⁾. Все это заставило нас подробнее исследовать ультраструктуру этих замечательных образований нейрона, чтобы приблизиться к пониманию их функционального назначения, которое несмотря на ряд существующих гипотез⁽⁶⁻⁸⁾ до сих пор остается загадочным. Согласно одной из этих гипотез, шипиковый аппарат и субсинаптическая зона дендрита рассматриваются как субстрат химической трансформации пресинаптического возбуждения в плазматическое возбуждение дендритных образований⁽⁶⁾.

В настоящей работе объектом изучения служила цитоплазма дендритического шипика нейрона сенсомоторной коры крыс и кошек. Материал исследовался с помощью электронного микроскопа JEM-100B. Методика приготовления препаратов мозга включала в себя перфузию 5%-раствором глутаральдегида и все последующие этапы обработки, описанные нами ранее⁽⁹⁾. Для изучения некоторых частных вопросов применялся метод дифференциального ультрацентрифугирования гомогената мозга.

Как правило, дендритический шипик имеет в коре мозга млекопитающих характерную форму. От основного дендритного ствола отходит сравнительно узкая ножка, которая заканчивается расширением (рис. 1А, В). Хотя размеры головки и ножки шипиков могут меняться в зависимости от их положения на дендритном стволе⁽⁷⁾, геометрия дендритического шипика в основном сохраняется во всех отделах коры у всех млекопитающих. Какое значение имеет такая характерная форма шипика неизвестно, и на этот счет имеется несколько гипотез^(7, 8). Нам кажется, что такая форма дендритического придатка (наличие головки) в неокортексе связана, с одной стороны, с увеличением площади синаптического контакта с аксонной бляшкой, с другой, служит для размещения внутри шипика специализированных органелл, в частности шипикового аппарата, который имеется только в дендритических шипиках коры мозга млекопитающих. В этой связи уместна аналогия с формой синаптического аксонного окончания, когда тонкое претерминальное волокно образует расширение. Это расширение (синаптическая бляшка) образует обширный контакт с иннервируемым субстратом и содержит внутри большой набор ультраструктурных компонентов (синаптические пузырьки, митохондрии, нейрофиламенты, гранулы гликогена).

Если форма и размеры дендритических шипиков в коре мозга млекопитающих могут несколько варьировать, то наиболее постоянной специфи-

ческой их особенностью является наличие шипикового аппарата (¹⁰). Он представляет собой комплекс взаимосвязанных канальцев (цистерн), расположенных, как правило, в головке шипика (рис. 1). Кроме шипикового аппарата, имеется еще целый ряд отличительных черт, которые позволяют выделить дендритические шипики на электронно-микроскопических фотографиях. Несмотря на то что шипик является производным дендрита, в нем отсутствуют дендритические трубочки и нейрофиламенты, его цитоплазма не светлая, как у дендрита, а содержит грубо или тонко гранулированный матрикс. Еще одной характерной чертой шипика в коре мозга является постоянное присутствие синаптических контактов с аксонными терминалями (рис. 1). Эти синапсы классифицируются как асимметричные (¹¹), или I типа Грея. Для активной зоны аксо-шипикового синапса характерны все компоненты обычного аксодендритического контакта (⁹, ¹⁰). Цитоплазма шипика в области активной зоны обнаруживает повышенную электронную плотность. Эта осмиофильная субстанция распространяется по всей длине аксо-шипикового контакта на глубину 500 Å и более. Кроме данной структуры, в субсинаптической цитоплазме, прилегающей к активной зоне, можно отметить своеобразную электронно-плотную полосу (⁹, ¹²⁻¹⁴), рис. 1А. Правда, субсинаптическая полоска здесь не столь четко выражена, как, например, в синапсах ретикулярной формации рептилий (⁹) или симпатической цепочки лягушки (¹²), где приходящие импульсы более постоянны и регулярны. Синаптический контакт на шипике, а также осмиофильная субстанция и электронно-плотные треки, идущие от постсинаптической мембраны в глубь цитоплазмы шипика, являются довольно прочными образованиями. Они сохраняются даже при сильных повреждающих воздействиях, например высокоскоростном ультрацентрифугировании (рис. 1Д). При этом в головке шипика остается цитоплазматический мелко гранулированный матрикс, в то время как при сходных условиях центрифугирования дендриты лишаются своего содержимого, хотя синаптические бляшки и здесь остаются прочно прикрепленными к постсинаптической мембране. Следовательно, цитоплазма шипика имеет специальные компоненты, которые отличают его от дендритных стволов.

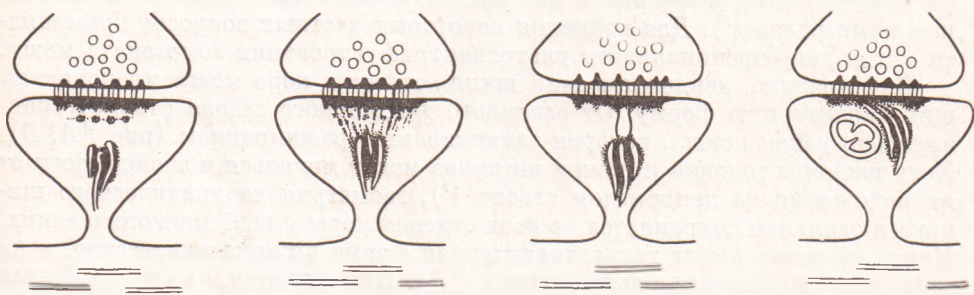


Рис. 2. Схема, иллюстрирующая различные варианты отношения компонентов цитоплазмы шипика к активной зоне синапса

Возникают вопросы, почему так специализирована цитоплазма шипика, какую роль в синаптической функции аксо-шипикового контакта играет шипиковый аппарат. Ответить на эти вопросы окончательно пока трудно, мы можем только при помощи доступных нам методов показать различные варианты взаимных отношений специфических органелл шипика с теми структурами, функция которых более или менее известна, — активными зонами синапсов. На препаратах коры мозга можно видеть, как в области аксо-шипикового синапса от активной зоны в глубь цитоплазмы до шипикового аппарата идут осмиофильные треки (рис. 1А, В). При этом наибо-

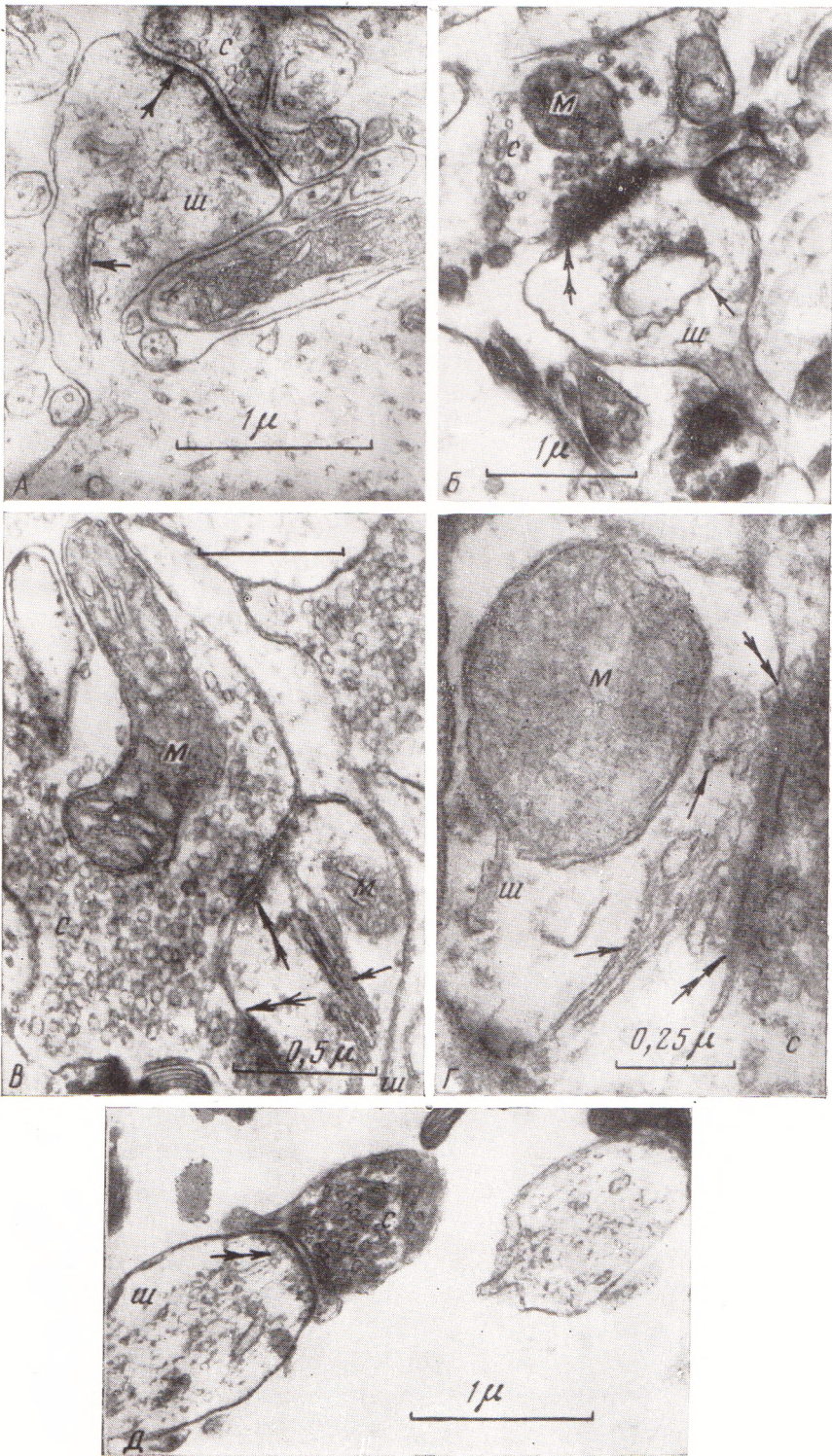


Рис. 1. Аксо-шиповые синапсы в сенсомоторной области коры млекопитающих: А — кора крысы; Б, В, Г — кора кошки; Д — центрифугат коры мозга крысы. (с — синаптическое окончание, ш — дендритический шипик, м — митохондрии). Простые стрелки показывают шипиковый аппарат, сложные стрелки — активные зоны синапса

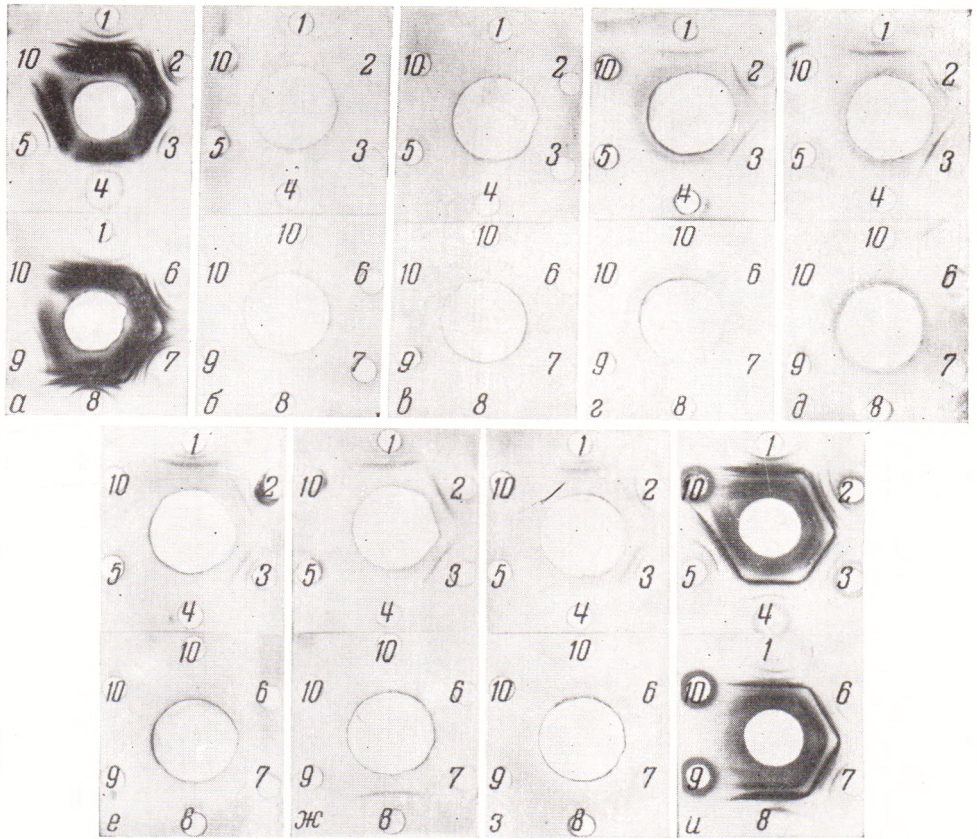


Рис. 1

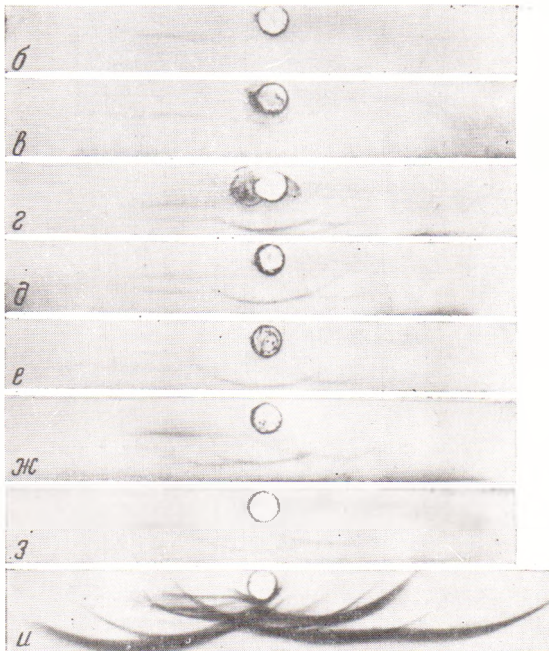


Рис. 3

Рис. 1. Двойная диффузия в гелягаре. В центральных лунках — неабсорбированная кроличья антисыворотка к сыворотке лисы (а) и антисыворотка, абсорбированная гетерологичными сыворотками песца (б), корсака (в), шакала (г), собаки динго домашней собаки (е), волка (ж), енотовидной собаки (з) и норки (и). В периферических лунках — сыворотки лисы (1), песца (2), корсака (3), собаки динго (4), шакала (5), домашней собаки (6), волка (7), енотовидной собаки (8), норки (9). В лунке 10 — физиологический раствор

Рис. 3. Иммуноэлектрофорез сыворотки лисы с антисывороткой, абсорбированной гетерологичными сыворотками

лее электронно-плотные участки наблюдаются непосредственно под постсинаптической мембраной и в области расположения шипикового аппарата. Как показали наши исследования, а также данные (¹⁵), при обработке ткани мозга 1% фосфорновольфрамовой кислотой (без фиксации осмием) цитоплазма шипикового аппарата обнаруживает те же тинкториальные свойства, что и активные зоны (мембранные структуры данной методикой не окрашиваются). Учитывая, что фосфорновольфрамовая кислота имеет сродство к основным белкам, можно говорить о химической общности цитоплазмы у активных зон и шипикового аппарата. В некоторых случаях видно, как от шипикового аппарата отходят электронно-плотные нити, которые направляются непосредственно к синаптической зоне и теряются в осмиофильной постсинаптической субстанции (рис. 1B). На наших препаратах сенсорной коры кошки было замечено, что шипиковый аппарат со всеми сложными его компонентами (цистернами, электронно-плотными нитями и др.) подходит прямо к активной зоне и соединяется с элементами осмиофильной постсинаптической субстанции (рис. 1Г). В непосредственной близости от шипикового аппарата и активной зоны иногда наблюдаются одиночные митохондрии (рис. 1B, Г). В данном случае можно говорить о своеобразной триаде в цитоплазме шипика: субсинаптическая специализация активной зоны — шипиковый аппарат — митохондрия. Учитывая многообразие сложных и важных функций, которые выполняют митохондрии, мы вправе ожидать также сложных функциональных проявлений в «триадах» при синаптической деятельности.

Таким образом, цитоплазма дендритического шипика коры мозга млекопитающих имеет целый ряд специфических компонентов, которые тесно связаны с активными зонами синапсов. Разные варианты этих связей показаны на схеме (рис. 2). Можно построить много гипотез о специфической функции шипика и, в частности, шипикового аппарата. Но уже сейчас вполне определенно можно заявить о том, что цитоплазма дендритического шипика и шипиковый аппарат могут иметь непосредственное отношение к синаптической функции.

Институт общей генетики
Академии наук СССР
Москва

Поступило
27 III 1973

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ С. А. Саркисов, Некоторые особенности строения нейрональных связей коры большого мозга, М., 1948. ² Г. И. Поляков, О принципах нейронной организации мозга, М., 1965. ³ A. Globus, A. B. Scheibel, Nature, 212, № 5064, 463 (1966). ⁴ F. Valverde, Exp. Brain Res., 3, 337 (1967). ⁵ Г. Д. Смирнов, Матер. XI съезда Всесоюз. физиол. общ. им. И. П. Павлова, Л., 1, 1970, стр. 24. ⁶ П. К. Анохин, Матер. 3-го семинара: Разработка принципов системной организации функций, М., 1973. ⁷ E. G. Jones, T. P. S. Powell, J. Cell. Sci., 5, 509 (1969). ⁸ M. E. Scheibel, A. B. Scheibel, Commun. in Behav. Biol., Part A, 1, 231 (1968). ⁹ Н. С. Косицын, ДАН, 189, 1404 (1969). ¹⁰ E. G. Gray, J. Anat. (London), 93, 420 (1959). ¹¹ M. Colonnier, Brain Res., 9, 268 (1968). ¹² J. Taxi, Bull. Assoc. Anat., XLVII Réun., p. 786 (1961). ¹³ M. Milhaud, G. Pappas, Brain Res., 3, 458 (1966). ¹⁴ K. Akert, K. Pfenniger, C. Sandri, Zs. Zellforsch., 81, 537 (1967). ¹⁵ A. A. Adinolfi, Exp. neurol., 34, 383 (1972).