

В. Ф. МАЙОРОВА, Л. П. ТРОИЦКАЯ

АКСО-СОМАТИЧЕСКИЕ СИНАПСЫ В ПЕДАЛЬНЫХ ГАНГЛИЯХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ (*LYMNAEA STAGNALIS*)

(Представлено академиком П. К. Анохиным 23 VIII 1971)

В нервной системе брюхоногих моллюсков крупные нейроны располагаются по периферии ганглия, а их отростки, идущие к центру, образуют нейропилль. Предполагается, что передача нервных импульсов осуществляется в нейропилле посредством синаптических контактов аксо-аксонального типа (^{1, 11}). Электронномикроскопические исследования, проведенные на нервных ганглиях брюхоногих моллюсков, также не обнаружили аксо-соматических контактов на телах крупных нейронов (^{3, 4, 8, 9}). Однако в самое последнее время появились работы, которые внесли существенные сомнения в сложившееся представление о том, что на теле брюхоногих моллюсков не существует аксо-соматических контактов. В 1968 г. в церебральном ганглии голожаберного моллюска — *Clossodoris* авторы (⁶) описали аксон, расположенный внутри цитоплазмы нейрона, и хотя предложенная электронограмма не может считаться бесспорной, авторы интерпретируют ее как аксо-соматический контакт. Надь и Сахаровым в 1969 г. (⁷) были описаны аксо-соматические синапсы на нейронах протоцеребрума брюхоногих моллюсков (*Helix pomatia* и *Limax cinerea niger*). Было показано, что в протоцеребруме нервные клетки диаметром около 10 мк разделены выростами клеток глии, и их тела и отростки образуют многочисленные сома-соматические и аксо-соматические контакты. Эти работы поколебали существующее представление об изоляции отдельных нейронов и об отсутствии аксо-соматических синапсов у брюхоногих моллюсков.

Новые данные об ультраструктуре центральной нервной системы брюхоногих моллюсков послужили основанием для проведения настоящего исследования с целью выяснения возможности существования аксо-соматических синапсов на телах крупных нейронов у местного вида пресноводных брюхоногих моллюсков (*Lymnaea stagnalis*), на которых проводятся электрофизиологические и нейрохимические исследования.

Педальные ганглии прудовика (*Lymnaea stagnalis*) извлекали из обездвиженных нембуталом моллюсков по методу (⁵). Нервные ганглии фиксировались в растворе 2% глютаральдегида и 1% осмия на фосфатном буфере pH 7,4, затем заливались в Эпон-812 и контрастировались уранилацетатом и моноокисью свинца.

В нашем предыдущем исследовании было показано, что педальные ганглии прудовика состоят из крупных нейронов, расположенных в кортикальной, поверхностной зоне, а нервные отростки этих нейронов лежат в центре ганглия. Между телами крупных и средних нейронов и их отростками находятся многочисленные разнообразные по форме мелкие глиальные нервные клетки с продолговатыми ядрами и многочисленными отростками. Глиальные отростки, продолжая друг друга, образуют непрерывную «капсулу», часто многослойную, в которую как бы одет каждый нейрон и начальный (вставочный) сегмент аксона. Эти глиальные клетки и их выросты изолируют тела клеток друг от друга и от отростков. И первое впечатление действительно подтверждает мысль об отсутствии каких-либо контактов на телах крупных нейронов. Однако пристальное изучение цитоплазматической мембраны на всем ее протяжении, изучение каждого нейрона в отдельности позволило обнаружить совершенно определенные аксо-соматические контакты.

На теле многих крупных и средних нейронов были найдены аксоны, образующие с телом нервной клетки аксо-соматические синапсы, с характерными для синапса признаками. Во-первых, контактирующие синаптические мембраны, принадлежащие соответственно цитоплазме нервной клетки и аксону, были утолщены. Во-вторых, в пресинаптическом участке аксона присутствовали синаптические везикулы различной величины и электронной плотности, а также митохондрии (рис. 1 см. вкл. к стр. 1469).

Цитоплазма крупного нейрона в месте аксо-соматического контакта часто образует цитоплазматический вырост, который охватывает прилежащий аксон. Такой аксо-соматический контакт снаружи покрыт отростками глиальных нервных клеток, которые образуют капсулу вокруг нейрона. Единичные аксо-соматические контакты были обнаружены на теле многих крупных нейронов. У некоторых нервных клеток в плоскости среза наблюдалось 2 или 3 аксо-соматических контакта, которые были разделены глиальными элементами.

Пресинаптические нервные окончания аксонов на теле нервных клеток могут быть трех типов. К первому типу синаптических контактов относятся аксо-соматические синапсы, в пресинаптическом отделе которых содержатся плотные пузырьки диаметром 800—1200 Å (dense core vesicles) и митохондрии. Ко второму типу синаптических контактов относится пресинаптическое окончание аксона с прозрачными везикулами диаметром 500—800 Å и митохондрии. К третьему типу можно условно отнести пресинаптические аксоны смешанного состава с везикулами различной величины и плотности. Нужно отметить, что у изученного вида моллюсков такой вид аксонов не является редким.

На основании ряда исследований (¹², ¹⁴) стало известно, что везикулы с плотным центром (dense core vesicles) представляют собой пузырьки моноплазменной природы. Биохимические и физиологические исследования показали существование серотонинэргических нервных волокон у моллюсков, а гистохимическими методами были обнаружены у легочных моллюсков, в том числе и у *Lymnaea stagnalis*, гигантские нейроны, содержащие 5НТ (5-Hydroxytryptamine) (², ¹³, ¹⁰). Сопоставление полученных нами и литературных данных позволяет предположить, что электронноплотные синаптические пузырьки (диаметр 800—1200 Å) обнаруженные нами в некоторых пресинаптических окончаниях, можно рассматривать как носители биологически активных веществ моноплазменной природы.

Таким образом, настоящим исследованием показано существование аксо-соматических синапсов на телах крупных нейронов педальных ганглиев легочного моллюска *Lymnaea stagnalis*. В области синаптических контактов имеет место сосредоточение митохондрий и различной величины и электронной плотности синаптических пузырьков, содержащих биологические активные вещества, что свидетельствует о том, что эти контакты обладают высоко активными физиологическими свойствами и можно полагать, что именно здесь происходит передача возбуждения на нейрон.

Первый Московский медицинский институт
им. И. М. Сеченова

Поступило
15 VI 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ T. H. Bullock, G. A. Herdridge, Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates, 2, 1965. ² T. W. Chase, G. R. Breise et al., Adv. Pharmacol., 6A, 351 (1968). ³ H. M. Gerschenfeld, Zs. Zellforsch., 60, 2, 258 (1963). ⁴ R. E. Goggeshall, J. Neurophysiol., 30, 6, 1264 (1967). ⁵ J. Leosse, J. Lever, Proc. Kon. Ned. Acad. V. Wetensch., Amsterdam, 62, 2, 145 (1959). ⁶ G. Nicaise, M. P. de Cucatty, C. Baleyrier, Zs. Zellforsch., 88, 470 (1968). ⁷ I. Zs-Nagy, D. A. Sakharov, Experientia, 25, 258 (1969). ⁸ J. Rosenbluth, Zs. Zellforsch., 60, 213 (1963). ⁹ D. A. Sakharov, V. Z. Borovjagin, I. Zs-Nagy, Zs. Zellforsch., 68, 5, 660 (1965). ¹⁰ D. A. Sakharov, I. Zs-Nagy, Acta Biol. Acad. Sci. Hung., 19, 145 (1968). ¹¹ L. Tanc, In: Physiology of Mollusca, 2, 1966, p. 387. ¹² L. S. Van Orden III, F. E. Bloom et al., J. Pharmacol. and Exp. Therap., 154, 185 (1966). ¹³ I. H. Welsh, M. Moorhead, J. Neurochem., 6, 146 (1960). ¹⁴ V. P. Whittaker, Progr. Biophys., 15, 39 (1965).