

Г. Г. СКИБО, Н. Х. ПОГОРЕЛАЯ
**ПОСТСИНАПТИЧЕСКИЕ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ
В СПИННОМ МОЗГЕ КОШКИ**

(Представлено академиком П. Г. Костюком 10 VI 1975)

Изучение особенностей ультраструктуры синаптических контактов в центральной нервной системе представляет большой интерес для понимания механизма передачи сигналов между нейронами. Важные сведения в этом направлении получены при подробном выяснении ультраструктуры пресинаптических участков нервных окончаний. Что же касается их постсинаптической части, то имеются лишь отдельные данные о том, что, кроме самой постсинаптической мембраны, в ее формировании участвуют более глубокие цитоплазматические структуры, объединяемые под термином «постсинаптические специализации» (п.с.с.). Наличие таких постсинаптических специализаций отмечено в некоторых супрасегментарных образованиях центральной нервной системы позвоночных (¹⁻³, ⁶, ⁷).

В настоящем сообщении приводятся данные об ультраструктуре постсинаптических специализаций в нейронах спинного мозга. Для исследования использовался мозг кошек, фиксированный глутаральдегидом и осмием; ткань по общепринятой методике заключалась в эпоксидную смолу. Просмотр препаратов производился на микроскопе JEM-7A.

Просмотр большого количества синаптических соединений в нейронах спинного мозга показал, что постсинаптические специализации встречаются относительно редко — лишь в 3% из 2000 проанализированных синаптических соединений.

Наиболее распространенными являются постсинаптические плотные тельца различных размеров (от 100 до 400 Å в диаметре), расположенные параллельно постсинаптической мембране на расстоянии 800—1200 Å от нее и на одинаковом удалении друг от друга (рис. 1А). Количество таких электронно-плотных телец под одним синаптическим контактом может колебаться от 2 до 8—9, а в отдельных случаях они группируются в розетки по 3—4. Наличие электронно-плотных телец обычно ассоциируется с диффузным повышением электронно-оптической плотности цитоплазмы, непосредственно прилегающей к мембране. Такие уплотненные участки могут иметь одинаковую толщину на всем протяжении, иногда достигающую 1200 Å, неправильную форму с фестончатыми краями или форму треугольника с направленной в глубь цитоплазмы вытянутой вершиной. Можно видеть, что электронно-плотные тельца составляют единый комплекс с участками повышенной плотности постсинаптической мембраны. В синаптической щели при этом обнаруживаются точечные осmioфильные образования.

Постсинаптические тельца можно обнаружить как в аксо-соматических, так и в аксо-дендритных соединениях, иногда они выявляются в дендритных выростах, где располагаются по осевой линии выроста (рис. 1Б). Принцип организации таких выростов позволяет отнести их к «гребешковым» синапсам, описанным ранее (¹, ⁴). Во всех исследуемых нами синаптических контактах с такого рода специализациями аксонные терминали в пресинаптическом участке содержали синаптические пузырьки сферической формы.

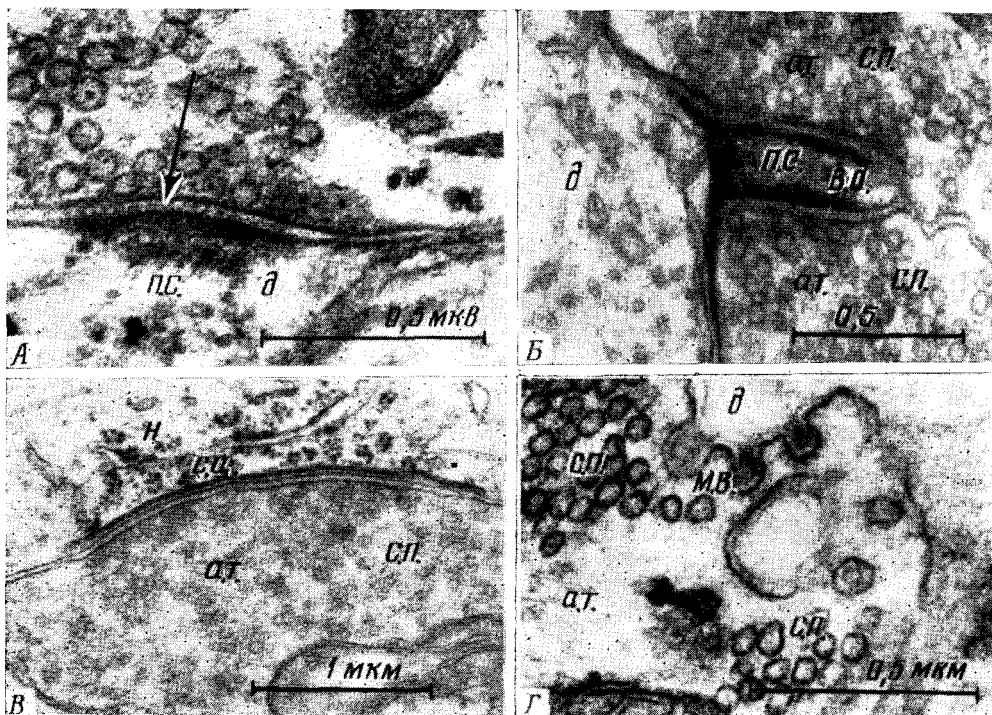


Рис. 1. А — постсинаптическая специализация (п.с.) в дендрите (д). Зона аксо-ден-
дритного синаптического контакта указана стрелкой. В синаптической щели видны
точечные уплотнения матрикса. Б — «гребешковый» тип синаптического соединения.
Постсинаптическая специализация в выросте дендрита (в.д.); а.т. — аксонная терми-
наль; с.п. — синаптические пузырьки. В — субсинаптическая цистерна (с.ц.) в пост-
синаптической зоне сомы нейрона (н). Г — микропиноцитозные выросты (м.в.)
дендрита в аксонную терминаль

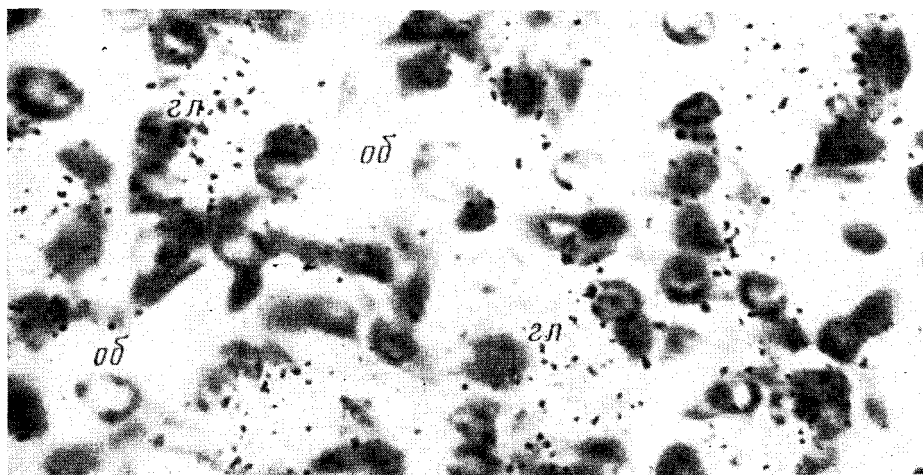


Рис. 1. Связывание ^3H -пентагастрина клетками базальных отделов желез кислото-секретирующей области желудка крысы. об — обкладочные клетки, гл — главные клетки. Гематоксилин — эозин, 300×

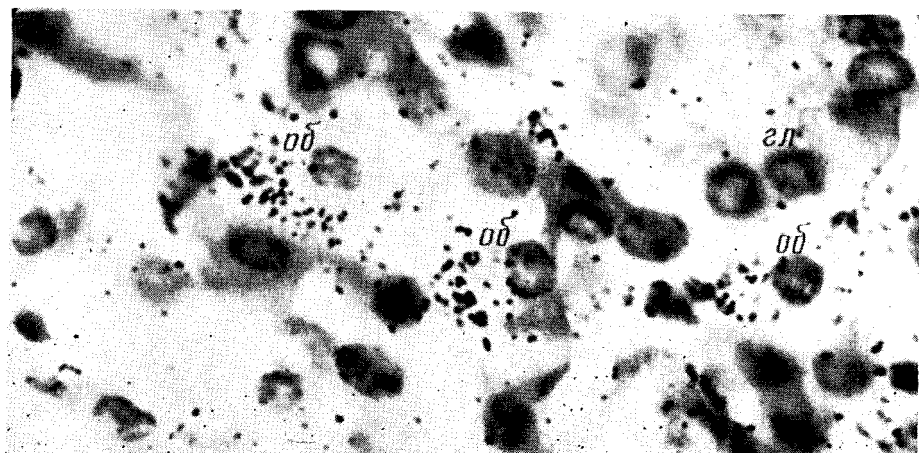


Рис. 2. Связывание ^3H -гистамина клетками желез кислото-секретирующей области желудка крысы. Обозначения те же, что на рис. 1. 300×

Вторым типом п.с.с в нейронах спинного мозга являются постсинаптические цистерны, которые представлены двумя цитоплазматическими мембранами; листки мембраны, соединенные по периферии, как правило, повторяют конфигурацию друг друга (рис. 1В). Щель между листками мембраны и расстояние между цистерной и цитоплазматической мембраной могут быть различной величины (40—100 Å). В отдельных случаях полюса субсинаптической цистерны могут соприкасаться с цитоплазматической мембраной, не открываясь в синаптическую щель. Поскольку субсинаптические цистерны, как правило, встречаются в цитоплазме соматических клеток, то можно предположить, что эти образования представляют собой цистерны агранулярного эндоплазматического ретикулума, отнесенные к периферии цитоплазмы.

Специализированные дендритные выросты с синаптическими контактами в настоящее время получили обобщенное название шпиков. В супrasegmentарных образованиях в шпиках всегда содержатся сложно организованные органеллы — так называемый шпиковый аппарат. Шпикам приписывается важная роль в приеме и переработке поступающей по синаптическим входам информации. Для нейронных структур спинного мозга характерно наличие лишь более простых шпикоподобных выростов. В отдельных случаях в таких выростах обнаруживаются вакуоли различной величины и формы, перемежающиеся с нейротубулярными образованиями.

Особое место среди постсинаптических специализаций занимают пиноцитозные впячивания постсинаптической мембраны. Такие впячивания могут носить различную форму, начиная с едва заметного искривления постсинаптической мембраны до явно выраженных микровыростов, имеющих шейку, образованную близко сошедшими листками постсинаптической мембраны. Возможно, что они представляют собой различные фазы развития процессов пиноцитоза.

Мультивезикулярные тельца — специализации, которые рассматриваются как вторичные лизосомы⁽⁵⁾. Эти специализации встречаются в нейронах спинного мозга кошки очень редко, могут локализоваться как в постсинаптических, так и в пресинаптических участках и представляют собой образования диаметром 2000—4000 Å, где определенное количество пузырьков охвачено одной мембраной. Матрикс, заполняющий такое образование, и иногда сами пузырьки, имеют повышенную электронно-оптическую плотность. Мультивезикулярные тельца могут располагаться на различном расстоянии от поверхностной мембраны, связи их с другими органеллами нейрона не обнаружены.

Функциональная роль описанных нами в структурах спинного мозга постсинаптических специализаций может быть оценена пока только предположительно. Наличие электронно-плотных телец возле постсинаптической мембраны впервые обнаружено в нейронах уздечки и межножкового ядра у кошки^(6,7); в этих же образованиях биохимически выявлялось повышенное содержание моноаминоксидазы⁽¹⁰⁾. К сожалению, это единственный случай такого совпадения; в других структурах, где описываются плотные субсинаптические тельца, не наблюдается увеличенного содержания моноаминоксидазы. Поскольку липиды обладают значительным сродством к солям тяжелых металлов, то повышение электронно-оптической плотности в определенных участках цитоплазмы нейронов может указывать на повышение концентрации здесь структур липидной природы. Некоторые авторы предполагают, что это указывает на увеличенную активность («проработанность») синапса⁽¹⁾. Во всяком случае, очевидно, что в процессе синаптической активности биохимический состав матрикса постсинаптической структуры может подвергаться определенной перестройке.

Функциональная роль гребешковых синапсов состоит, вероятно, в увеличении контактирующей поверхности дендритов; они могут рас-

смагиваться как предшественники более сложных пикиковых структур, посредством которых в надсегментарных образованиях осуществляется большинство синаптических контактов. Гребешковые синапсы выявлены именно в области окончания путей стволовых структур, древних в филогенетическом отношении (вестибулярных и ретикулярных ядер).

Микропиноцитоз — явление, широко распространенное в нервной системе. В работе ⁽¹¹⁾ указывается, что микропиноцитоз в постсинаптических мембранах встречается гораздо чаще, чем в пресинаптических. Электроно-микроскопические исследования нейронов спинного мозга обнаруживают преобладание микропиноцитозных образований различной величины и формы в пресинаптической мембране. По-видимому, в различных в функциональном отношении нервных структурах степень выраженности пиноцитозного транспорта может значительно варьировать. В литературе имеются указания на то, что пиноцитозная активность в пресинаптической области характерна для зон роста в культуре ткани ⁽⁸⁾.

Субсинаптическим цистернам приписывается важная роль в синтезе особых белков, определяющих химическую специфичность клеточной мембраны ^(3, 4). В подтверждение этого предположения можно привести данные ⁽⁹⁾, что в нейронах *nuc. hypoglossi* субсинаптические цистерны почти полностью исчезают после аксотомии. В то же время от постсинаптической мембраны отходят и синаптические терминали; количество цистерн восстанавливается через определенный срок, обычно до того, как синаптические терминали вновь начинают образовывать контакты с мембраной нейрона. Возможно, что в субсинаптических цистернах действительно вырабатываются вещества, каким-то образом определяющие таксис синаптических терминалей.

Институт физиологии им. А. А. Богомольца
Академии наук УССР
Киев

Поступило
20 V 1975

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ П. С. Косицын, ДАН, т. 189, № 6, 1404 (1969). ² K. Akert, K. Pfenninger, G. Sandri, Brain Res., v. 5, 118 (1967). ³ K. Akert, K. Pfenninger et al., In: Structure and Function of Synapses, N. Y., 1972. ⁴ D. Bodian, Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., v. 53, 418 (1965). ⁵ De Duve, In: Lysozomes, Boston, 1963. ⁶ M. Milhaud, G. D. Pappas, J. Cell Biol., v. 30, 437 (1966). ⁷ M. Milhaud, G. D. Pappas, Brain Res., v. 3, 158 (1966). ⁸ C. M. Pomerat et al., In: The Neuron., Amsterdam, 1970. ⁹ B. E. H. Sumner, Exp. Brain Res., v. 22, 175 (1975). ¹⁰ B. Smith, J. Anal. (London), v. 97, 81 (1963). ¹¹ S. G. Waxman, G. D. Pappas, Brain, Res., v. 14, 240 (1969).