

К ВОПРОСУ О СИНАПТИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ВЕНТРАЛЬНОГО ЛАТЕРАЛЬНОГО ЯДРА ТАЛАМУСА КОШКИ

А. Б. МЕЛИК-МУСЯН

Методом электронной микроскопии изучена синаптическая организация вентрального латерального ядра таламуса кошки. Обнаружено пять типов синапсов, являющихся терминальными окончаниями миелиновых и немиелинизированных волокон, поступающих в VL из разных отделов центральной нервной системы. Выявлены также аксо-аксонные синапсы. Кроме обычных синапсов аксо-дендритного типа в вентральном латеральном ядре отмечаются также сложные комплексные соединения, образующие двойные и тройные связи.

Ключевые слова. вентральное латеральное ядро таламуса, синапсы, релейные клетки.

Согласно литературным данным, местом локализации эфферентных восходящих волокон, образуемых аксонами нейронов центральных ядер мозжечка, является в основном вентральное латеральное ядро таламуса [1—8]. Оно располагается среди других таламических ядер, тесно соприкасаясь с ними и протягиваясь на 2,5 мм в ростро-каудальном направлении.

Границы ядра нечетки, особенно в каудальном направлении, благодаря чему сильно затрудняется его топографическое распознавание. Яснее всего обозначается его ростральная граница. Форма ядра неправильно-пирамидальная с усеченной верхушкой, обращенной к каудальному концу. Ядро постепенно расширяется кпереди, затем несколько суживается и, вновь расширяясь в ростральном направлении, образует основание пирамидки.

Цитоархитектонически оно состоит из мелких и крупных нейронов, расположенных без специфического подразделения на пояса, группы или разделы. Рядом исследователей было показано, что ядро это состоит из нейронов двух типов: таламо-корковых релейных и промежуточных. Более детальное изучение импрегнированного по Гольджи материала выявило несколько видов релейных и промежуточных клеток [4, 15, 19, 20]. Был также изучен количественный состав его [20]. Однако, несмотря на такой тщательный анализ, ультраструктурная организация этого ядра освещена недостаточно.

Материал и методика. Исследование проводилось на взрослых нормальных 2,5—3 кг кошках. Под нембуталовой внутримышечной анестезией из расчета 50—55 мг на кг проводилась перфузия путем интракардиального введения раствора глютаральдегида, приготовленного на фосфатном буфере. Через час после перфузии мозг разрезался на стереотаксе во фронтальной плоскости. Из блока области таламуса, справа и слева от средней линии соответственно вентральному латеральному ядру, вырезались кусочки мозговой ткани, которые затем нарезались на более мелкие, пронумеровывались в rostro-каудальном направлении в соответствии с rostro-каудальным расположением ядра. После соответствующей обработки материал нарезался на ультратонкие срезы и исследовался на электронном микроскопе типа Tesla BS-613. Стереотаксические координаты брались согласно атласу кошки [18].

Результаты и обсуждение. Наблюдения показали, что вентральное латеральное ядро таламуса кошки электронномикроскопически состоит из большого количества крупных и мелких нейронов и глиальных клеток, синапсов, образуемых афферентными волокнами, идущими в VL из разных отделов центральной нервной системы, миелиновых и немиелинизированных волокон, сосудов и профилей, содержащих пузырьки. Благодаря такому количеству структурных элементов в нейропиле вентрального латерального ядра образуются многочисленные сложные контакты, основную массу которых составляют аксо-дендритные синапсы; встречаются также аксо-аксонные и дендро-дендритные соединения. Аксосоматические контакты в вентральном латеральном ядре отмечались очень редко. Согласно литературным данным, они образуют небольшой процент (около 1) [17]. Гораздо чаще в нем встречаются многочисленные сложные контакты типа дуплексов и триплексов, т. е. двойных и тройных связей в виде сериальных синапсов и триад.

Идентификация различных типов синапсов проводилась по Ринвику и Грофовой [17], которые основывались на следующих морфологических показателях: размере бутонов, числе митохондрий, электронной плотности цитоплазматического матрикса, форме и размере синаптических пузырьков. Мы также наблюдали в этом ядре несколько типов аксо-дендритного контакта. Наиболее часто встречающийся тип синапсов—мелкие бутоны SR-типа (рис. 1А); они наблюдаются в нейропиле ядра в большом количестве. Такие синаптические бутоны плотно заполнены оvoidными пузырьками и в ядре отмечаются повсеместно, но с большой их концентрацией в ростральном отделе. Они контактируют с дендритами обоих типов нейронов, часто конвергируя на один и тот же дендрит (от 3 до 8). Этот тип синапсов представляет окончания немиелинизированных аксонов моторной коры.

Более крупные синапсы—LR бутоны—являются окончаниями миелиновых волокон, идущих к VL из центральных ядер мозжечка, наружного и внутреннего коленчатых тел и вентробазального комплекса. Они имеют крупную лопатную форму с неровными контурами и большим количеством митохондрий в центре бутона, заполненного оvoidными пузырьками. Бутоны этого типа нами наблюдались в ростральной и срединной частях ядра (рис. 1Б). Они образуют одиночные и множественные контакты с одним и тем же дендритом и синаптируют с дендритом

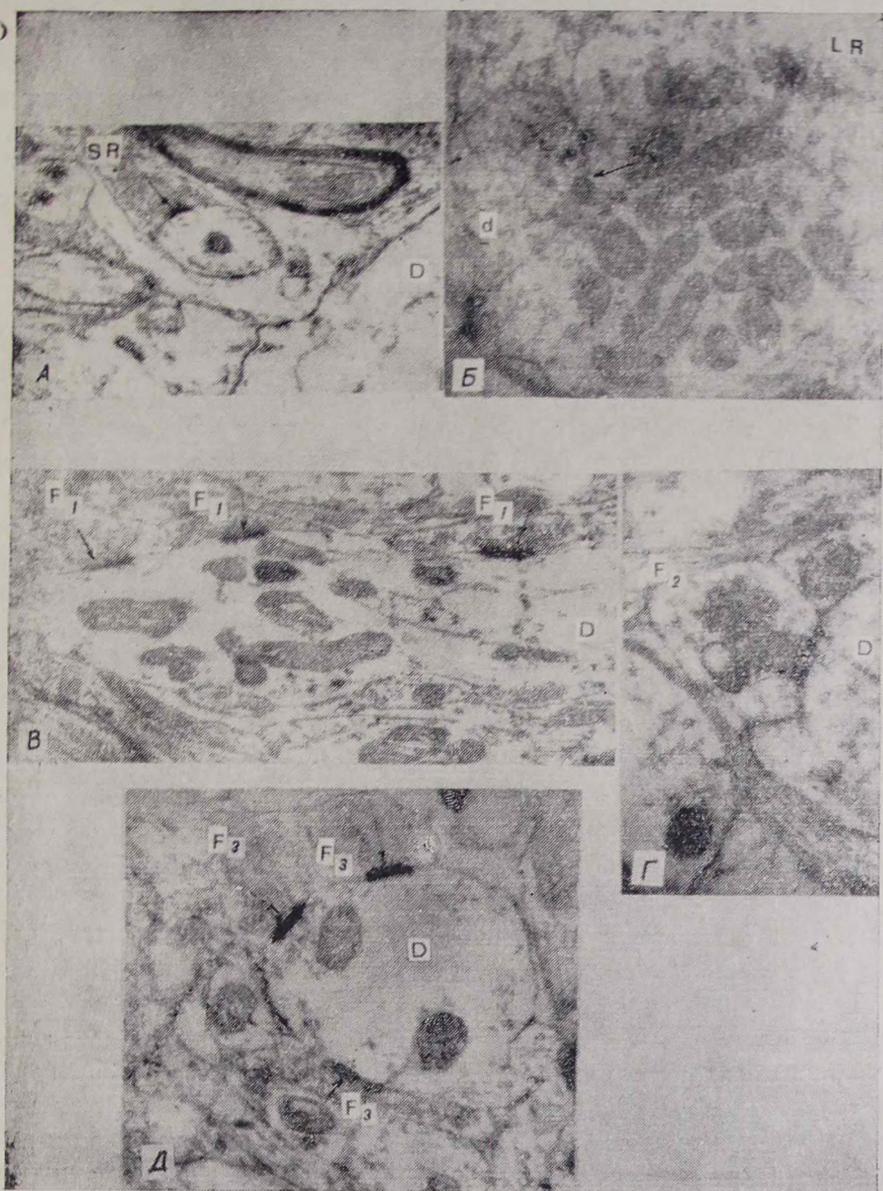


Рис. 1. А—синапсы типа SR; Б—синапсы типа LR; В—синапсы с плоскими пузырьками типа F₁; Г—синапсы с плоскими пузырьками типа F₂; Д—синапсы с плоскими пузырьками типа F₃. Обозначения: а—аксон, d—дендрит промежуточного нейрона, содержащий пузырьчки. D—дендрит релейной клетки, SR—мелкие синапсы, S—сочма нейрона, LR—крупные синапсы, F₁, F₂, F₃—синапсы с плоскими пузырьками. Стрелками обозначены места контактов.

как релейной, так и короткоаксонной клетки. Как правило, эти синапсы включаются в состав гломерул—сложных синаптических соединений.

Труднее отличить остальные три типа синапсов с плоскими пузырьками— F_1 , F_2 , F_3 , напоминающими окончания дендритов, содержащих пузырьки. Основным их отличием от таких дендритов являются размеры и форма пузырьков. В дендритах они крупнее и менее удлиненной формы, чем и отличаются от любого из типов синапсов, содержащих плоские пузырьки. Легче распознаются синапсы F_1 -типа (рис. 1В). Они образуют контакты с проксимальными дендритами таламо-корковых релейных нейронов и никогда не контактируют с дендритами, содержащими пузырьки. Часто можно наблюдать конвергенцию таких синапсов на один и тот же релейный дендрит. Обычно они окружены глиальными пластинками и содержат митохондрии, нейрофиламенты и гранулы гликогена. Этот тип синапсов образует контакты «en passant» и представляет окончания миелиновых аксонов энтопедункулярного ядра.

Второй тип синапсов с плоскими пузырьками—это синапсы типа F_2 (рис. 1Г). Они крупнее SR-бутонов и содержат несколько митохондрий, заполнены плеоморфными пузырьками разной формы и размеров. Эти синапсы являются завершениями аксонных терминалей черной субстанции и других таламических ядер, посылающих свои афференты в VL. В отличие от синапсов типа F_1 и F_3 эти бутоны плотнее забиты синаптическими пузырьками, чем и отличаются от других типов.

Синапсы F_3 отличаются дисперсным расположением пузырьков в светлой цитоплазме; имеют неправильные контуры, 1—2 митохондрии и никогда не содержат свободных рибосом и грубого эндоплазматического ретикулума (рис. 1Д). Эти синапсы являются окончаниями демиелинизированных аксонов таламических ядер и черной субстанции и образуют контакты «en passant». Чаще их можно видеть в вентральных частях ядра. Однако распределение указанных аксо-дендритных синапсов в rostro-каудальном направлении не строго определено. Так, синапсы типа SR встречаются больше в ростральных отделах ядра, но отмечаются также и в срединной части его и ближе к каудальному концу. Такое же расположение имеют и другие типы синапсов.

Кроме описанных аксо-дендритных синапсов в VL мы видели и аксо-аксонные синапсы (рис. 2А), хотя некоторые авторы не наблюдали такие синапсы в VL [17]. Этот тип контактов образуется между двумя терминальными окончаниями аксонов, а не связью аксонной терминали с пресинаптическим дендритом, содержащим пузырьки. Это подтверждается тем, что оба компонента синапса представлены аксонами, и синаптические пузырьки тесно связаны с одним из компонентов (рис. 2А, 3В). Дендриты же, содержащие пузырьки или пресинаптические дендриты, также принимают участие в образовании синаптических контактов, образуя дендро-дендритные синапсы (рис. 3Б). Подобные контакты отмечались во многих образованиях: в сенсорных ядрах таламу-

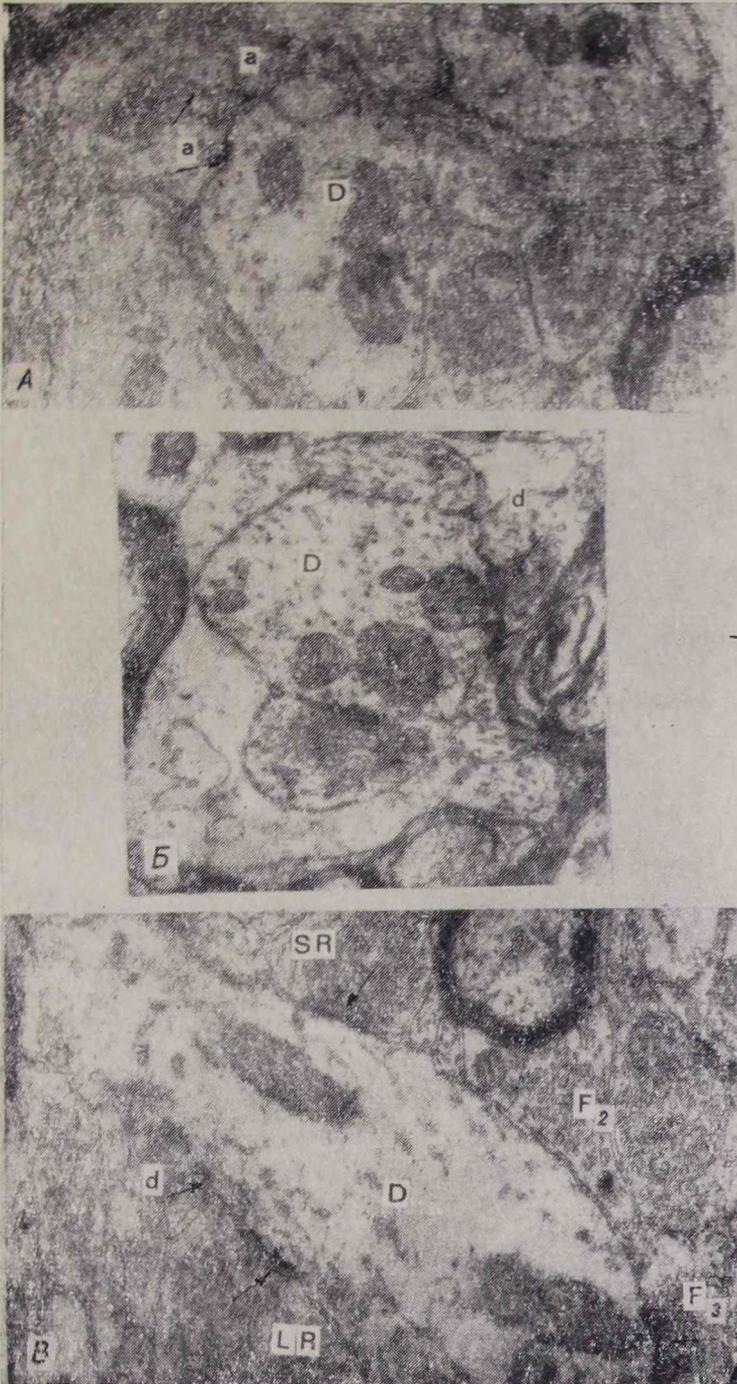


Рис. 2. А—аксо-аксонный синапс в нейроне VL; Б—дендро-дендритный синапс; В—гломерула. Обозначения те же.

са, коленчатых телах—латеральном и медиальном, а также в вентральном латеральном ядре таламуса [13, 14, 17].

Морфологические исследования последних лет показали, что дендриты, содержащие пузырьки, относятся к промежуточным нейронам,

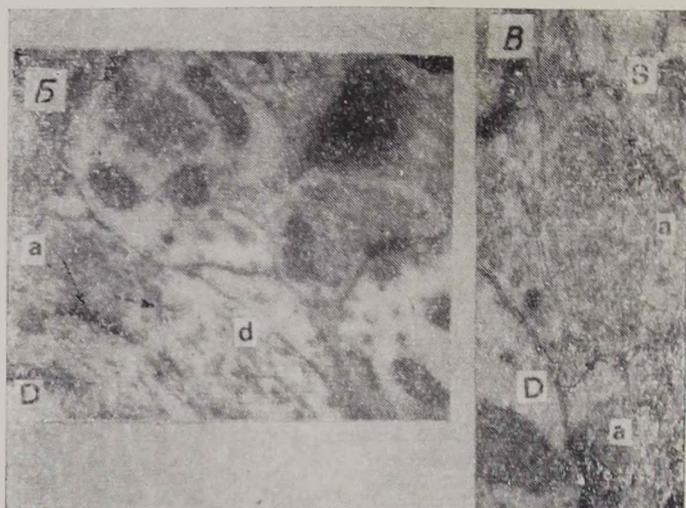
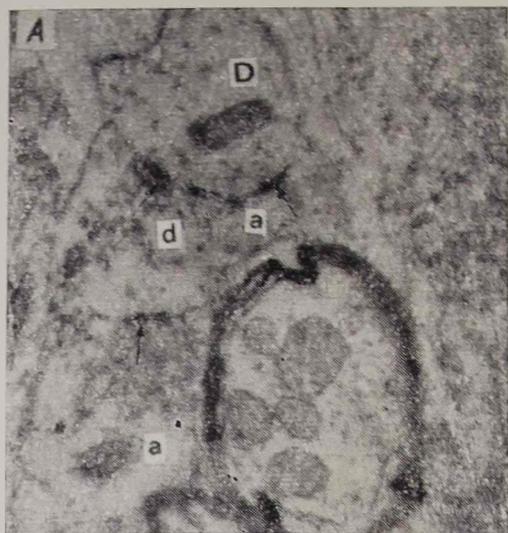


Рис. 3. А—сериальный синапс в нейронуле VL; Б—триада; В—триада.
Обозначения те же.

которые рассматриваются как клетки Гольджи II типа [11, 12, 16], хотя и считается, что не все короткоаксонные клетки содержат дендриты с пузырьками [22]. В синапсах такого рода пресинаптический контакт образуется дендритом, содержащим пузырьки, а постсинаптический—

дендритом релейной клетки [9, 10]. Однако синаптический контакт между двумя дендритами пресинаптического типа (т. е. содержащими пузырьки) никогда не отмечается. Почти все указанные аксо-дендритные синапсы принимают участие в образовании гломерул (рис. 2В)— сложных синаптических образований, состоящих из дендритов релейных и короткоаксонных нейронов, с которыми вступают в контакты синапсы всех типов, за исключением типа F_1 [17]. Кроме вышеописанных контактов, Хамори и др. [11, 12] в различных таламических ядрах и колеччатых телах наблюдали сложные комплексные соединения в виде серийных синапсов и триад. Такие связи отмечались и в центральных ядрах мозжечка. В сложных сериальных синапсах аксонное волокно является пресинаптическим в отношении дендрита, содержащего пузырьки, который в свою очередь образует пресинаптический компонент с дендритом релейной клетки. Получаются двойные связи. Такого рода сложные соединения наблюдались нами в вентральном латеральном ядре (рис. 3А), что подтверждается и литературными данными [17]. Особый интерес представляют еще более сложные соединения в виде триад, описанных в различных таламических ядрах и колеччатых телах [11, 12]. Хамори и др. [11, 12] считают, что подобные контакты обуславливаются морфологическим устройством интернейронов, а именно их дендритов, содержащих пузырьки, благодаря чему создается возможность образования сложных синаптических комплексов. Триады образуются при комбинации трех элементов: аксонной терминали, которая является пресинаптической в отношении дендрита, содержащего пузырьки, и пресинаптического дендрита и дендрита релейной клетки, а также контакта между дендритом интернейрона и дендритом релейной клетки. Таким образом, в тройной связи третьим пресинаптическим волокном является дендрит короткоаксонного нейрона, завершающийся синапсом на дендрите релейной клетки. Иногда дендрит (интернейрона или релейной клетки) может быть заменен сомой или шипиком.

Триады наблюдались нами в нейропиле вдоль всего ядра в rostro-каудальном направлении (рис. 3Б, В). Они образуются афферентным пресинаптическим волокном с дендритом интернейрона и релейной клетки, а третье звено замыкается между дендритами двух типов нейронов. Триады, как и сериальные синапсы, играют тормозную роль [11]. Воздействуя на дендриты релейных клеток, сериальные синапсы оказывают непосредственное тормозящее влияние на них. Триады же оказывают торможение не прямо, а через пресинаптические дендриты других интернейронов, участвующих в образовании соседних триад. По существу, сериальные синапсы играют ту же роль, а потому в функциональном отношении могут считаться теми же триадами.

В нашем материале наблюдалось очень мало аксо-соматических контактов (рис. 3В). Не было ни сомато-соматических, ни сомато-дендритных, ни дендро-соматических контактов. Интересным, на наш взгляд, является факт большой конвергенции синапсов на одни и те же образования. Так, на один и тот же дендрит, чаще проксимальный,

можно видеть конвергенцию нескольких синапсов. Здесь дендрит как бы обсажен различного или одинакового типа синапсами. Такие же контакты образуются и на дистальных его отделах, что говорит об активном участии дендритов в межнейронных отношениях.

Наблюдения показали, что контакты, образуемые дендритами, довольно сложны и идут по десмосомному типу. При таком типе контактов, которым приписываются электротонические свойства, можно видеть как дендрит контактирует с одним и тем же аксоном в нескольких точках активной зоны.

Все вышеизложенное позволяет предположить, что вентральное латеральное ядро таламуса кошки является сложным образованием, содержащим контакты как классического типа (аксо-соматические, аксо-аксонные, аксо-дендритные и дендро-дендритные), так и сложные соединения в виде сериальных синапсов и триад.

Такая структура сложных комплексов обусловлена морфологическими особенностями нейронов, составляющих VL. Сюда относятся главным образом короткоаксонные нейроны с особым типом строения как дендритов, так и аксонного дерева. Эти короткоаксонные нейроны, согласно нашему материалу, содержат несколько типов аксонной арборизации [4]. Электронномикроскопическое исследование дендритов этих нейронов показало наличие пузырьков в них. Именно благодаря этим особенностям промежуточных нейронов и образуются сложные синаптические соединения типа сериальных синапсов и триад.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели
АН АрмССР

Поступило 29.X 1979 г.

ԿԱՏՈՒՆԵՐԻ ԹՎԱՄՈՒՍԻ ՎԵՆՏՐԱԼ ԼԱՏԵՐԱԼ ԿՈՐԻՉԻ ՍԻՆԱՊՏԱԿԱՆ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԸ

Ա. Բ. ՄԵԼԻՔ-ՄՈՒՍՅԱՆ

Կատունների թվամուտի վենտրալ լատերալ կորիզի էլեկտրոնային մանրադիտակային ուսումնասիրությունը բացահայտել է 5 տեսակի սինապսների որոնք ներկայացնում են միելինացված և ոչ միելինացված աֆերենտների վերջավորությունները:

Միսոմամանակ բացահայտված են ակսո-ակսոնային և դենդրո-դենդրոտային կապերը: Բացի սովորական կոնտակտներից, այդ կորիզում բացահայտված են նաև բարդ կոմպլեքսային երկտակյա և երեքտակյա սինապտիկ կապեր:

ON THE SYNAPTIC ORGANIZATION OF VENTRAL LATERAL NUCLEUS OF CAT THALAMUS

A. B. MELIK-MOUSSIAN

The synaptic organization of ventral lateral nucleus of cat thalamus has been studied by electron-microscopy. Five types of synapses which

are afferent terminals coming to VL from different parts of central nervous system have been revealed. Axo-axonic and dendro-dendritic synapses have been also established. Besides the usual synaptic structures in Nucleus ventralis lateralis the complex combinations forming double and triple connectons have been observed.

ЛИТЕРАТУРА

1. Карамян А. И., Косарева А. А. Структура и функция нервной системы. 229—238, М., 1962.
2. Косарева А. А. Эволюция функции. 264—273, М., 1964.
3. Мелик-Мусян А. Б. Биолог. ж. Армении, 29, 12, 41—46, 1976.
4. Мелик-Мусян А. Б. Биолог. ж. Армении, 32, 2, 121—129, 1979.
5. Angaut P., Gullbaud G. M. C. Reymond J. Comp. Neurol., 134, 1, 9—20, 1968.
6. Angaut P. Brain Research, 13, 1, 186—189, 1969.
7. Angaut P., Conde H. Brain Research, 20, 1, 107—119, 1970.
8. Angaut P., Bowsheer D. Brain Research, 24, 1, 44—68, 1970.
9. Famigletti E. V. Brain Research, 20, 181—191, 1970.
10. Famigletti E. V., Peters A. J. Comparative Neurology, 144, 25—60, 1972.
11. Hamori J., Pasik P., Pasik T., Szentagothai J. Brain Research, 80, 4, 379—393, 1974.
12. Hamori J., Pasik T., Pasik T. Neuron Concept today. Symposium in Tihany, Hungary, 26—28, August, 1976, Budapest, 1977.
13. Harding B. N. Brain Research, 34, 181—195, 1971.
14. Harding B. N. Brain Research, 54, 335—346, 1973.
15. Kiss A., Tombol T. Brain Research, 47, 2, 303—315, 1972.
16. Pasik P., Pasik T., Hamori J., Szentagothai J. Brain Research, 17, 18—34, 1973.
17. Rinvik E., Grofova I. Anatomy and Embryology, 146, 1, 57—93, 1974.
18. Suarez F. Topographisches Hirnatlas der Katze. Darmstadt, 1961.
19. Tombol T. Brain Research, 3, 4, 307—326, 1967.
20. Tombol T. Acta Morphologica Academia Sci Hungarica, 17, 285—297, 1969.
21. Tombol J., Hajdu F., Somogyi Gy. Neuron Concept today. Symposium in Tihany, 26—28, August, 1976, Budapest, 1977.
22. Wong-Riley M. T. J. Comparative Neurology, 144, 25—60, 1972.