

УДК 597.8:591.486

Э. Г. КОСТЯНЯН

ИЗУЧЕНИЕ УЛЬТРАСТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ОБОНЯТЕЛЬНОГО НЕРВА И ОБОНЯТЕЛЬНОЙ ЛУКОВИЦЫ ЛЯГУШКИ

Показано, что в составе обонятельного безмякотного нерва лягушки имеются волокна различных диаметров. В обонятельной луковице, имеющей четкое слоистое строение, выявляется 4 типа клеток. Описываются аксодендритические и дендродендритические синапсы. Аксодендритические синапсы относятся к асимметричным, в то время как дендродендритические могут быть как асимметричными, так и симметричными.

Обонятельная луковица, занимающая промежуточное звено в обонятельном анализаторе между обонятельными рецепторными клетками и высшими обонятельными центрами, привлекает внимание большого круга исследователей: физиологов, морфологов, биофизиков и др. Это объясняется тем, что обонятельная луковица является первым центром, куда по волокнам обонятельного нерва поступает информация о запахах и где происходит анализ и последующая передача этой информации в высшие обонятельные центры. Обонятельная луковица привлекает внимание многих исследователей и тем, что имеет относительно простую нейрональную систему, является удобным объектом для изучения синаптической организации и выяснения механизмов синаптической передачи нервных клеток. В связи с этим представляет интерес изучение тонкого строения обонятельного безмякотного нерва, относящегося к медленнопроводящим С волокнам по классификации Gasser [5].

Сравнительное изучение строения обонятельного нерва и обонятельной луковицы показало, что у всех позвоночных они имеют в основном сходное строение [1, 3, 7]. Относительно подробные электронно-микроскопические данные получены к настоящему времени лишь для обонятельного нерва и обонятельной луковицы млекопитающих [2, 8, 9, 10]. Данные об ультратонком строении обонятельного нерва и обонятельной луковицы низших позвоночных весьма немногочисленны. В связи с этим в настоящем исследовании поставлена задача изучить тонкое строение обонятельного нерва и обонятельной луковицы амфибий, в частности у лягушки.

В качестве объекта для изучения были использованы лягушки *Rana temporaria*. Кусочки обонятельного нерва и обонятельной луковицы лягушки фиксировались два часа на холоду в 1% растворе четырехокси осмия по Колфилду. Применялся также 3% раствор глутаральдегида на фосфатном буфере с последующей дофиксацией в четырехокси осмия. Фиксированные и обезвоженные кусочки обонятельного нерва и обонятельной луковицы заливались в эпон-аралдит. Ультратонкие срезы изготовлялись на ультратоме LKB-4800 и дополнительно контрастировались уранилацетатом и цитратом свинца. Срезы изучались в электронном микроскопе Tesla BC-613.

Результаты и обсуждение

Веточки безмякотного обонятельного нерва представляют собой сгруппированные в пучки центральные отростки обонятельных клеток. Каждый такой пучок погружен в цитоплазму шванновской клетки, оболочка которой образует вокруг него типичный мезаксон (рис. 1а). Некоторые пучки могут содержать от 15—20 до 50—60 волокон. По мере удаления от рецепторного обонятельного слоя и приближения к обонятельной луковице количество волокон в пучках возрастает, достигая 120—130 волокон (рис. 1б), по-видимому, за счет слияния ряда соседних пучков. Пучки, окруженные оболочками шванновской клетки, могут отделяться друг от друга соединительноткаными прослойками—эндоневрием (рис. 1а). На поперечных срезах обонятельные волокна подразделяются на две группы—тонкие диаметром 0,1—0,3 мкм и более толстые диаметром 0,6—1,0 мкм. Нейроплазма тонких волокон содержит значительное количество нейротрубочек (диаметр 200—250 Å) и так называемых нейронитей (диаметр порядка 50 Å), а также отдельные вакуоли диаметром 600—800 Å. В нейроплазме толстых волокон количество нейротрубочек и вакуолей относительно меньше, и поэтому они на электронограммах кажутся более светлыми (рис. 1а). Следует отметить, что митохондрии с плотным осmioфильным матриксом обнаруживаются главным образом в толстых волокнах (рис. 1а, б). Это обстоятельство наводит на мысль, что, возможно, толстые волокна представляют собой локальные расширения тонких волокон, тем более что вблизи обонятельной луковицы состав волокон становится одинаковым и встречаются лишь единичные толстые волокна (рис. 1б). Вместе с тем не исключается возможность функционального различия между этими волокнами!

Обонятельная луковица лягушки состоит из пяти слоев: 1) поверхностный волокнистый, 2) слой обонятельных гломерул, 3) плексиформный, 4) слой митральных, 5) зернистых клеток. Первый поверхностный слой состоит из описанных выше волокон обонятельного нерва, которые на поперечном срезе имеют круглую или овальную форму. В

составе обонятельной луковицы диаметр волокон немного уменьшается, составляя в среднем от 0,1 до 0,15 мкм. Все волокна немиелинизированы, плотно упакованы и образуют нервные пучки, которые отделяются друг от друга отростками глиальных клеток. В более поверхностных слоях пучки располагаются параллельно, в то время как в глубоких слоях они распределяются менее упорядоченно. Волокна обонятельного нерва разветвляются на тонкие терминали и входят в состав так называемых обонятельных гломерул, которые и образуют второй слой—слой гломерул. Гломерулы формируются за счет тонких

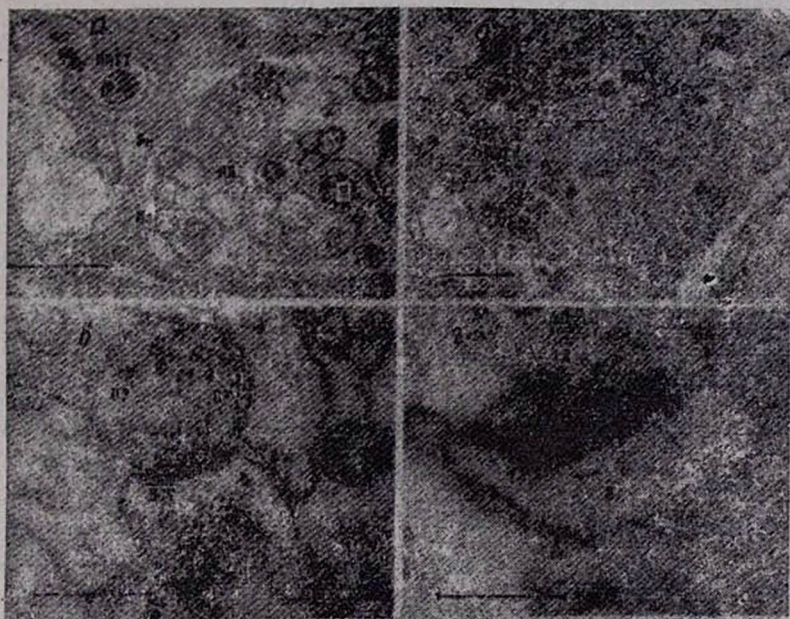


Рис. 1. а. Волокна обонятельного нерва вблизи обонятельного рецепторного слоя. Увел. 30 000. НВІ—нервное волокно с малым диаметром, НВІІ—с большим, Эн—эндоневрий, Мз—мезаксон, М—митохондрий. б. Волокна обонятельного нерва вблизи обонятельной луковицы. Увел. 18 000. в. Аксодендритический синапс. Пр—пресинаптическое образование, П—синаптический пузырь. Увел. 35 000. г. Дендродендритический синапс. Д—дендрит. Увел. 38 000. Масштаб 1 мкм.

волокон обонятельного нерва и разветвляющихся дендритов митральных клеток. В образовании гломерул участвуют также дендриты перигломерулярных клеток, которые впервые появляются у амфибий, у рыб они отсутствуют. Перигломерулярные клетки имеют несколько более электронноплотную цитоплазму в отличие от более светлых дендритов митральных клеток. Однако на электронограммах не всегда удается отличить друг от друга дендриты этих двух клеток. Слой гломерул характеризуется наличием аксодендритических синапсов, образующихся между волокнами обонятельного нерва и дендритами митральных кле-

ток. Пресинаптические окончания волокон обонятельного нерва имеют электронноплотную цитоплазму с круглыми синаптическими пузырьками (рис. 1в). Постсинаптические образования характеризуются электроннопрозрачной цитоплазмой и выраженной электронноплотной постсинаптической мембраной, от которой вглубь цитоплазмы идут осmioфильные треки (рис. 1в). Описанные аксодендритические синапсы, по всей вероятности, относятся к асимметричным синапсам по классификации Colonnier [4] или к I типу синапсов по Gray [6].

Третий плексиформный слой состоит из отростков всех клеток, представленных в обонятельной луковице, в частности, из дендритов митральных и зернистых клеток. Здесь попадают также перикарионы митральных клеток. Последние являются самыми крупными клетками обонятельной луковицы (диаметр перикариона составляет 10—12 мкм), поэтому идентификация этих клеток на электронограммах не представляет трудности. Ядросодержащая часть митральных клеток составляет четвертый слой—слой митральных клеток. В цитоплазме перикариона митральных клеток обнаруживаются концентрически расположенные каналцы комплекса Гольджи, митохондрии, элементы шероховатой эндоплазматической сети. По всей цитоплазме разбросаны свободные рибосомы. В слое митральных клеток иногда обнаруживаются перикарионы некоторых зернистых клеток, хотя большинство зернистых клеток располагается в зернистом слое. Перикарион зернистой клетки меньше, чем у митральной клетки (диаметр составляет 5—7 мкм). Ядра зернистых клеток занимают большую часть перикариона и имеют неправильные контуры. В цитоплазме зернистых клеток выявляются те же органеллы, что и в митральных клетках, однако эндоплазматическая сеть здесь плохо развита. Дендриты зернистых клеток более тонки, чем дендриты митральных клеток и снабжены шипиками, цитоплазма которых характеризуется наличием значительного количества пузырьков и отсутствием микротрубочек. Шипики зернистых клеток входят в синаптический контакт с дендритами митральных клеток, образуя дендродендритические синапсы как асимметричные, так и симметричные (рис. 1г). В асимметричных синапсах дендриты митральных клеток являются пресинаптическими образованиями, а дендриты зернистых клеток постсинаптическими окончаниями. В симметричных синапсах имеется обратное взаимоотношение. Очень часто эти два типа синапсов обнаруживаются на одном и том же срезе в виде реципрокных синапсов.

В зернистом слое также обнаруживаются симметричные и асимметричные синапсы. Однако нам не удалось установить в этом слое, с какими нейронами входят в синаптический контакт дендриты зернистых клеток. В самых глубоких слоях встречаются короткоаксонные клетки, которые характеризуются своими небольшими размерами и бедностью цитоплазматических органелл.

Таким образом, наличие волокон различного диаметра в составе обонятельного нерва, четкое слоистое строение обонятельной луковицы,

синаптические взаимоотношения между клетками обонятельной луковицы свидетельствуют о том, что обонятельный нерв и обонятельная луковица лягушки имеют сходную с другими позвоночными ультраструктурную организацию.

Институт физиологии АН Арм. ССР

Поступила 11/X 1979 г.

Է. Գ. ԿՈՍՏԱՆՅԱՆ

ԳՈՐՏԻ ՀՈՏԱՌԱԿԱՆ ՆԵՐՎԻ ԵՎ ՀՈՏԱՌԱԿԱՆ ԿՈՃՂԵԶԻ
ԱՆԴՐԿԱՌՈՒՅՎԱԾՔԻ ՈՒՍՈՒՄԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Հոտառական ներվի ուսումնասիրությունը էլեկտրոնային մանրադիտակի միջոցով ցույց է տվել, որ հոտառական ներվի կազմում կան տարբեր տրամաչափի ներվաթելեր՝ բարակ ($0,1-0,3$ մկմ) և հաստ ($0,6-1,0$ մկմ):

Հոտառական կոնդեզի մոտ հաստ ներվաթելի քանակը նվազում է և հոտառական ներվը ստանում է ավելի համասեռ կառուցվածք: Հոտառական կոնդեզում, որը աչքի է ընկնում իր շերտավոր կառուցվածքով, նկարագրվում են 4 տեսակի բջիջներ՝ միտրալ, հատիկավոր, շուրջկծիկային և կարճ աքսոն ունեցող: Այդ բջիջները փոխադարձ կապի մեջ են մտնում աքսո-դենդրիտային և դենդրո-դենդրիտային սինապսների միջոցով: Աքսո-դենդրիտային սինապսները դասվում են ասիմետրիկ սինապսների շարքը, այն դեպքում երբ դենդրո-դենդրիտային սինապսները լինում են ինչպես ասիմետրիկ, այնպես էլ սիմետրիկ:

E. G. KOSTANYAN

ULTRASTRUCTURAL STUDY OF THE OLFACTORY NERVE
AND OLFACTORY BULB OF THE FROG

The fibers of various diameters were observed in the olfactory nerve of the frog. There are 4 types of neurons (mitral, granule, periglomerular and short-axon) in the olfactory bulb of the frog. Axodendritic and dendro-dendritic synapses are described. The axodendritic synapses seem to correspond to the assymetrical synapses, while the dendro-dendritic ones may belong both to assymetrical and symmetrical synapses.

ЛИТЕРАТУРА

1. Винников Я. А., Титова Л. К. Морфология органа обоняния. М., 1957.
2. Andres K. H. Z. Zellforsch., 1965, 65, 530.
3. Andres K. H. Ciba Foundation Symposium, Taste and Smell in Vertebrates, Churchill, London, 1970, 177.
4. Colonnier M. Brain Research, 1971, 9, 268.
5. Gasser H. S. J. General Physiology, 1956, 39, 4, 473.
6. Gray E. G. J. Anatomy (London), 1959, 3, 420.
7. Nieuwenhuys R. Progress in Brain Research, 1967, 23, 1-64.
8. Phillips C. G., Powell T. P. S., Shepherd G. M. J. Physiology (England), 1961, 156, 26.
9. White E. L. Brain Research, 1972, 37, 69.
10. Willey T. J. J. Comparative Neurology, 1974, 152, 211.