

FÉNY- ÉS ELEKTRONMIKROSKÓPOS VIZSGÁLATOK EMBERI CAROTIS TESTEKEN

ÁBRAHÁM AMBRUS

Szeged

Összefoglalás

A carotis testek funkcionálisan elsősorban számbajöhető alkatrészei a glomussejtek és az idegrostok. A glomussejtek két csoportot alkotnak. Az egyikbe a kemoreceptorsejtek, a másikba a toksejtek tartoznak. A kemoreceptorsejtek poligonális testek. Citoplazmájukban az organellumok kifejezettek. A sejtmag kerekded, a kromatin homogén. A sejteket jellemzik az ozmiofil testek. A toksejtek hosszúkas, nyúlványos testek, a kemoreceptorsejtekhez társulnak, néha lepelként ráborulnak ezekre. Az idegrostok egy része a Schwann sejtekben helyezkedik el mezaxonmembránba burkolva. A másik, a nagyobbik rész, a kemoreceptor sejtekből álló kerek sejtfészket sűrű fonadékkal veszi körül. A fonadékból rostok húzódnak a kemoreceptorsejtekhez és boutonok formájában ezeken végződnek. Az idegvégződések a kemoreceptorsejtekkel szinapszisosokat alkotnak. Ezeknek három formáját találtuk. Egyik a konvencionális szinapszis, a másik a zsákszinapszis, a harmadik a paralel kontaktus. A konvencionális szinapszisosokban megvannak mindazok az alkotórészek, amelyek a központi idegrendszer neuronjaiban megállapításra kerültek. A zsákszinapszisosok a boutonok felnagyított képei. Axolemmából, axoplazmából, szinaptikus vezikulumokból és mitokondriumokból állanak. A paralel kontaktusokban az axolemma és a citoplazma érintkezik egymással. Az axoplazmában szinaptikus vezikulumok és mitokondriumok vannak. A konvencionális szinapszisosok periférikusan, a zsákszinapszisosok és a paralel kontaktusok centrálisan vezetnek. A kemoreceptorsejtekben nincsenek neuronális bélyegek, következésképpen nem interneuronok. A reciprok szinapszisosokhoz hiányoznak a morfológiai alapok. A kemoreceptorsejtek érzéksejtek.

Bevezetés

Az emberi carotis test (glomus caroticum) a carotis communis bifurcációjában fekszik, RIEGELE (1928) szerint a mediális hátsó oldalon. Felső felével túlterjed az elágazáson és az artéria carotis interna falához simul. Vöröses, sár-

gás, tömör testecske. Hossza 5—7 mm, szélessége 2,5—4 mm, vastagsága 1,5 mm (HEYMANS—NEIL 1958). Először TAVBE tesz róla említést 1743-ban (KJAERGAARD 1973). Ő szimpatikus ganglionnak tartotta és kicsiny volta miatt ganglion minutumnak nevezte. HALLER (1762) ganglion exiguum, NEUBAUER (1772) ganglion parvum névvel illette. ANDERSCH (1797) ganglion intercaroticumnak, LUSCHKA (1862) glandula caroticanak, ARNOLD (1865) glomeruli arteriosi intercaroticinek, MARCHAND (1891) nodulus caroticus-nak nevezte. Manapság a legtöbben a glomus caroticum elnevezést használjuk.

Véréllátását a carotis internából vagy a carotis externából, esetenként mind a kettőből kapja. Idegrostjainak nagy része a nervus glossopharyngeusból, a kisebb a nervus vagusból, a még kisebb rész a nyaki szinpatikusból ered.

Anyag, módszerek

Vizsgálatainkat hullákból kapott és súlyos asthma bronchialéban műtét útján eltávolított carotis testeken végeztük. Fénymikroszkópos vizsgálatainkhoz az anyagot 20%-os neutrális formalinban rögzítettük. Az anyagból fagyaszott metszeteket készítettünk. Ezek egy részét hemateinnel, hematoxilinnel és eoizzinnel festettük, a másik részt a Bielsovsky — Ábrahám és az Ábrahám-féle eljárás szerint impregnáltuk.

Elektronmikroszkópos vizsgálatok céljára az anyagot mindjárt a műtét után 1%-os Sörensen szerint pufferolt ozmium savba helyeztük. Ezután víztelepítettük és aralditba ágyaztuk. Az anyagból LKB ultramikrotommal ultravékony metszeteket készítettünk és ezeket angol, holland és japán elektronmikroszkópokkal vizsgáltuk. A metszetek és a felvételek Londonban a Middlesex Hospital Medical School Anatómiai és Biológiai Intézetének elektronmikroszkópos laboratóriumában, Budapesten a Magyar Tudományos Akadémia Kísérleti Orvostudományi Kutató Intézetének és a Semmelweis Orvostudományi Egyetem I. sz. Anatómiai Intézetének elektronmikroszkópos laboratóriumában, Szegeden a József Attila Tudományegyetem Általános Állattani és Biológiai Intézetének elektronmikroszkópos laboratóriumában és a Szegedi Orvostudományi Egyetem Biokémiai Intézetének elektronmikroszkópos laboratóriumában készültek. Munkánk elvégzésében segített Eric Neil a Middlesex Hospital Élettani Intézetének az igazgatója, Peter Gould a Middlesex Hospital Anatómiai Intézetének readere, Szabó Dezső a Magyar Tudományos Akadémia Kísérleti Orvostudományi Kutató Intézete elektronmikroszkópos laboratóriumának a vezetője, Szentágothai János a Semmelweis Orvostudományi Egyetem I. sz. Anatómiai Intézetének igazgatója és Guba Ferenc a Szegedi Orvostudományi Egyetem Biokémiai Intézetének igazgatója. A segítségért mindnyájuknak ezúttal is köszönetet mondunk.

Fénymikroszkópos vizsgálatok

A glomus caroticumot vastag kötőszöveti tok veszi körül, amely túlnyomó részben kollagén rostokból áll. A tokból nyalábok lépnek a szerv belsejébe és ezt kisebb-nagyobb darabokra tagolják. A válaszfalakban húzódnak a véredények és az idegrostok.

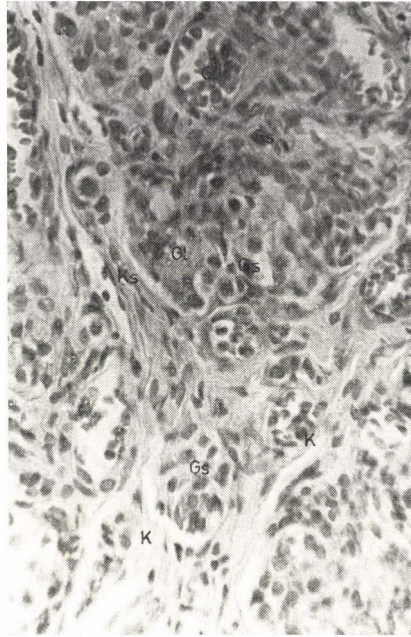
A kötőszöveti tokon belül helyezkedik el a tulajdonképpeni glomus állomány, amely kerekded fészkekbe rendeződő glomussejtekből áll. Egy ilyen sejtsoportosulásnak glomerulus a neve. A sejtek között vannak nagyobb, tömörebb magvú, kerekded, esetlegesen kissé megnyúlt formák és főleg a glomerulusok szélén sötétebbre festődő, hosszúkás magvú alakok. Az előbbieket kemoreceptorsejtek, az utóbbiak a toksejtek. Lebenyes tüdőgyulladásnál mind a két sejtféleség deformálódik, erősen argentofiliássá válik, egymáshoz tapad és együtt nagy formátlan csomókat alkot. Ugyanezt a képet kaptuk epevezetők gennyes gyulladása után is (1. ábra).

A glomus caroticum vérellátása rendkívül gazdag. A vért a glomus artériából kapja, amely az alsó póluson lép be a szerv belsejébe. Itt ágakra oszlik, amelyek a kötőszöveti tokban gazdag fonadékot formálnak. Ebből kisebb artériák lépnek az interglomeruláris kötőszövetbe és innen a glomerulusok belsejébe, ahol hajszálerekre hullanak szét. Az utóbbiak a glomerulusokban két vénában egyesülnek, amelyek az interglomeruláris kötőszövetben futó gyűjtővénákba nyílnak. Ezek lumenük általános növekedése közben kifelé haladnak és a glomust övező vénás fonadékba szakadnak. A hajszálerek és a kisvénák között rendkívül gyakoriak a szinuszok, illetőleg a szinuszoid tágulatok, amelyek különösen légzési zavarok (anoxia) esetében erősen kitágulnak.

Az emberi glomus caroticum rendkívül gazdag beidegzés alatt áll. A nervus glossopharyngeusból, vagusból és a nyaki szimpatikusból eredő idegrostok száma olyan nagy, hogy egy jól impregnált készítményen az idegrostoktól az alapszövetből alig lehet valamit látni.

A kötőszöveti tokban húzódnak idegtörzsekből és az idegrostnyalábokból a glomus belsejébe lépő fonadékoknak fénymikroszkóposan három formáját szoktuk megkülönböztetni. Egyik a periglanduláris fonadék (plexus periglandularis), a második a periglomeruláris fonadék (plexus periglomerularis) és a harmadik az intraglomeruláris fonadék (plexus intraglomerularis).

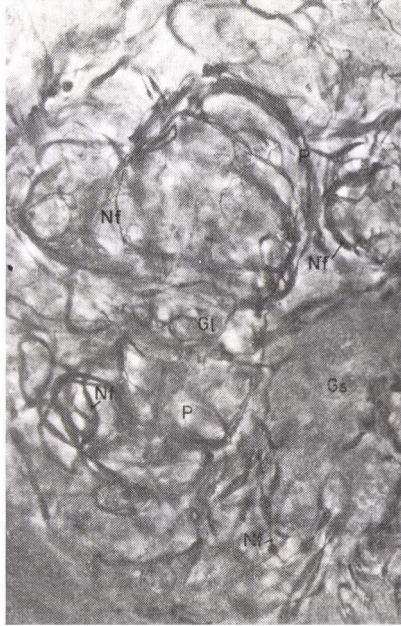
A plexus periglandularis elnevezés abból az időből származik, amikor a glomus caroticumot mirigynek tartották és glandula carotica névvel illették. Ez a fonadék a glomust határoló kötőszöveti rétegben helyezkedik el. Elég sok benne a velőhüvelyes rost, amelyek között sok velőtlen rostot lehet látni. Állatoknál (sündisznó, ló, sertés) idegsejtek is vannak benne (ÁBRAHÁM 1968). Kisebb számban az emberi glomusban is akadnak idegsejtek. Az idegsejtek, nem különben a fonadékok is az emlősök különböző fajaira jellemzők. A jellegzetesség főleg az egymástól távolabb eső fajok carotis testeinek a vizsgálata



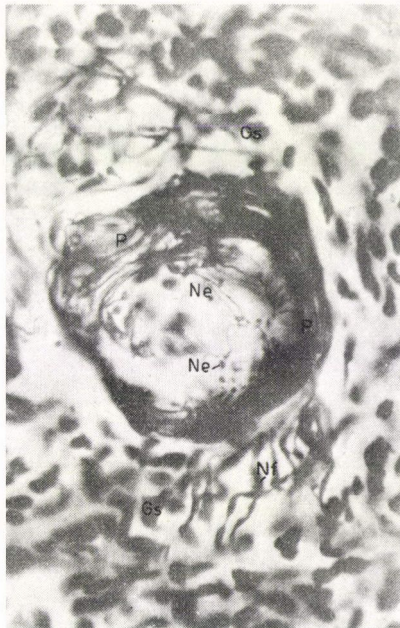
1. ábra. Homo: glomus caroticum. Bouin fixálás, hematein-eosin festés. Gs — glomussejt; Gl — glomerulus; Ks — kötőszöveti sejt; K — kollagén. Nagyítás: 600 ×



2. ábra. Homo: glomus caroticum. Bielszowszky—Gros-féle eljárás. Nf — idegrost; P — plexus periglomerularis; Gl — glomerulus; Gs — glomussejt. Nagyítás: 600 ×



3. ábra. Homo: glomus caroticum. Bielsowszky—Gros-féle eljárás. Nf — idegrost; P — plexus periglomerularis; Gl — glomerulus; Gs — glomussejt. Nagyítás: 640 ×



4. ábra. Homo: glomus caroticum. Bielsowszky—Ábrahám-féle eljárás. Gs — glomussejt; Nf — idegrost; P — plexus intraglomerularis; Ne — idegvégződés. Nagyítás: 800 ×

során válik szembetűnővé. Egyes állatfajoknál az idegsejtek, vagy ezeknek egy része paraszimpatikus típusú, bipolaris sejt, amely a nervus glossopharyngeus sejtszerebébe tartozik. Ilyeneket láttunk a sündisznó és a patkány glomus caroticumában. Máskor, ahogy ezt a disznó és a szarvasmarha carotis testeiben láttuk, az idegsejtek multipolárisak, a szimpatikus idegszerebe tartoznak és a nyaki szimpatikus sejtek elemei (2. ábra).

A periglomeruláris fonadék az egyes sejtfészkeket veszi körül és gazdag nyalábrendszereket küld a glomussejtek közé. Rostjait jellemzik a hosszúkás varixok, amelyekben élesen tűnnek elő a neurofibrillák (3. ábra).

A glomerulusba beépülő rostok alkotják az intraglomeruláris fonadékot (plexus intraglomerularis). Ez a fonadék az embernél annyira sűrű, hogy vastagabb jól impregnált metszeteken az idegrostoktól alig lehet benne glomussejtet látni. Az idegrostok néha spirális rendszereket formálnak, amelyeknek egyes rostjai főleg idősebb korban erősen varikózusak (ÁBRAHÁM 1964). Az intraglomeruláris fonadék végrostjai a kemoreceptor sejteken végződnek idegvégfejecskék formájában. Egy sejten rendszerint egy vagy két végződést látunk, de lehet három, sőt több is (4. ábra).

Elektronmikroszkópos vizsgálatok

Azok, akik a glomus caroticum szerkezetét elektronmikroszkóppal állati anyagon vizsgálták, a sejtfarmák és a szerkezet megítélésében eléggé különböző felfogást vallanak. Vannak, akik a két glomussejttípus mellett foglalnak állást és vannak, akik egy mellett kardoskodnak. Mi az emberi glomus caroticumban két egymás felé jól elhatárolható sejtfarmát látunk. Az egyik aránylagosan nagy és lekerekített, a másik hosszúkás és egyik vagy mind a két végén elkeskenyedik. Az első típusba tartozók a kemoreceptor sejtek (fősejtek, glomussejtek, epitheloidsejtek, receptorsejtek), a másodikba tartoznak a toksejtek (támasztó sejtek, szatellitasejtek, periglomeruláris sejtek). Az alábbiakban először a kemoreceptor sejtekkel, majd a toksejtekkel foglalkozunk. Később a véredényeket, az idegrostokat, a Schwann sejteket és a szinapszisokat ismertetjük.

Kemoreceptor sejtek

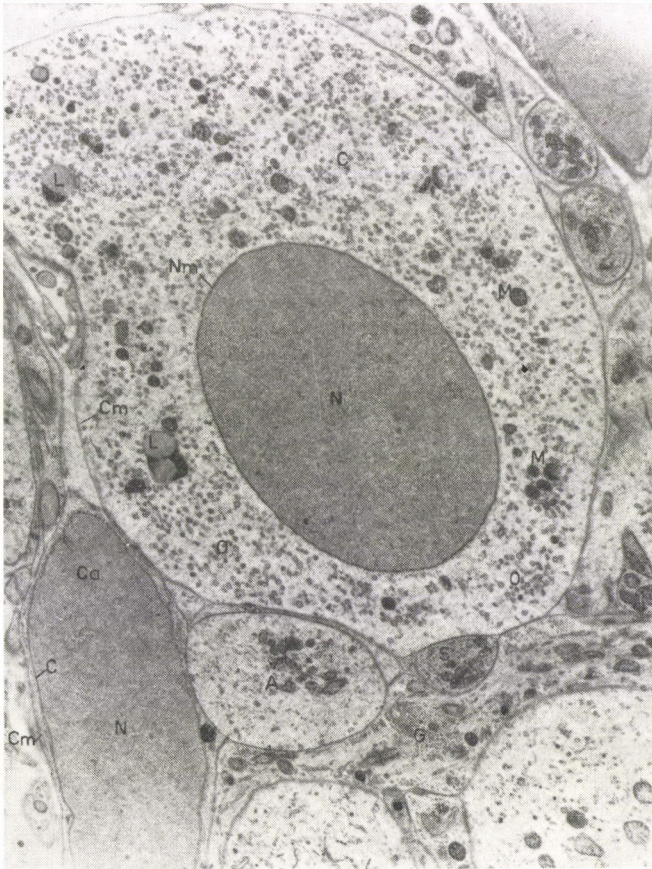
A kemoreceptor sejtek sejtthártyája éles, a citoplazma szemecskézett. A szemecskék legnagyobb részét az ozmiofil testek teszik ki, amelyek a legtöbb sejten az állomány minden részében megtalálhatók, hol kisebb, hol nagyobb mennyiségben. Ezek között helyezkednek el a sejtorganellumok, amelyek közül élesen rajzolódni ki a következők: 1. endoplazmatikus retikulum, 2. mitokondriumok, 3. a lizoszómák, 4. golgikomplex, 5. ozmiofil testek.

1. Az endoplazmatikus retikulum a sejten csak egyik részére terjed ki. Fejlettebb formájában a nyúlványokban látható. Kisebb-nagyobb lumenű

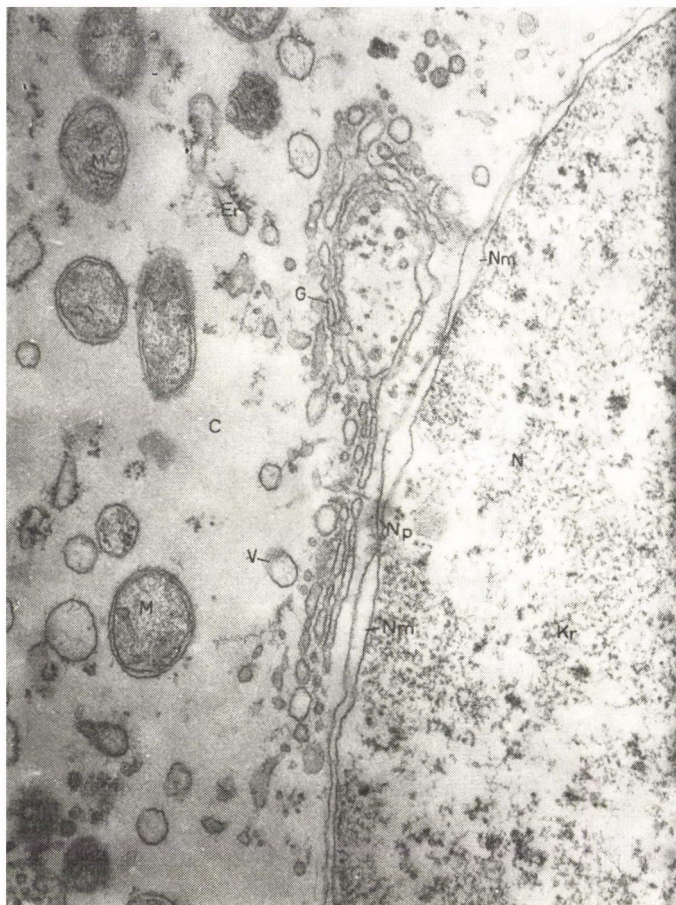
csövekből, illetőleg csatornákból áll, amelyek anasztomozálnak. Az utóbbiaknak mind a két ismert formája megtalálható. Vannak granuláris csatornák, amelyek mentén látszanak a sorba rendeződő riboszomák és vannak csatornaszakaszok, amelyek mentén nincsenek riboszomák.

2. A mitokondriumok tömegesen láthatók a citoplazmában. Általában kerekdedek, néha hosszúkásak, a cristás típusba tartoznak. A cristák iránya transzverzális, esetenként longitudinális, gyakori a befűződő forma. A két befűződő részt néha csak a vékony összekötő darab tartja össze (5. ábra).

3. A lizoszómák elég gyakran jelentkeznek. Csomócskás testek, amelyek szukróz-kakodilát formalin és ozmium fixálás után nagyobb tömegben láthatók. A csak ozmiummal fixált anyagból készült metszeteken, kevesebb a lizoszómák száma. Alakjuk és nagyságuk erősen variál. Többnyire félgolyó alakú testek. Megjelenésük és formájuk nem mondható állandónak. Szerkezetük



5. ábra. Homo: glomus caroticum. Kemoreceptor sejt. C — citoplazma; M — mitokondrium; L — lipid; O — ozmiofil granulum; Cm — sejthártya; A — axon; S — szinapszis; G — Golgi-komplexum; Ca — toksejt; N — sejtmag; Nm — maghártya. Nagyítás: 25 000 ×



6. ábra. Homo: glomus caroticum. Kemoreceptor sejt. C — citoplazma; Er — endoplazmatikus retikulum; G — Golgi-komplexum; M — mitokondrium; Nm — maghártya; Np — magpórus; N — sejtmag; Kr — kromatin; V — vezikulum. Nagyítás: 72 000 ×

amellett szól, hogy különböző eredetű anyagoknak a csoportosulásából és összetapadásából keletkeztek.

4. A Golgi-féle készülék klasszikus formájában jelentkezik és rendszeren a maghártya közelében fekszik. Állományában a csatornák rendszere és vezikulumok csoportja élesen határolódik el a citoplazma felé. A csatornák párhuzamosak a maghártya felületével. Mind a csatornák, mind a hólyagoknak a fele élesen elkülönül és mindkét oldalon sima (6. ábra).

5. A kemoreceptor sejtekben gyakoriak a különböző méretű homogén testek, amelyek egészben vagy részben nagymérvű ozmiofiliát mutatnak. Hártáival határolt testek, amelyek a citoplazmában mindenütt, de főleg a sejthártya közelében szoktak tömegesen megjelenni. Az ozmiofil testeknek a

glomussejtekben való jelenlétéről először GARNER—DUNCAN (1958) emlékszik meg. Szerintük nem állandó alkotóelemei a citoplazmának, hanem csak akkor jelennek meg, ha az anyag rosszul van fixálva.

LEVER, LEWIS és BOYD (1959) az ozmiofil testeket a glomussejtek állandó alkotórészeinek tartják, és azt állítják, hogy a GARNER—DUNCAN-féle felfogás helytelen, amennyiben a legjobb és a legrosszabb rögzítésű anyagon is mindig megtalálhatók a citoplazmában. Ők az ozmiofil testeket „dense cored” granulomoknak nevezik és katekolamin hordozóknak tartják. Az ő vizsgálataik értelmében az ozmiofil testek között vannak szabad formák és vannak membránnal körülvett alakok, olyanok, amelyeneket a patkány mellékveséjében találtak (LEVER 1955).

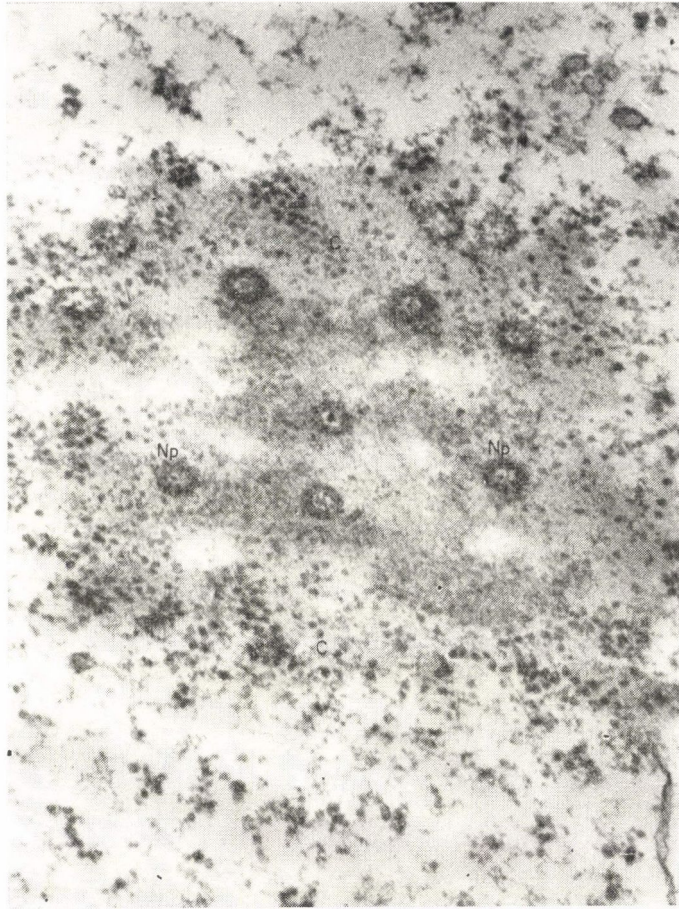
HESS (1968), DEARNELEY, FILLENZ és WOODS (1966) szintén megemlékeznek az ozmiofil testekről, amelyeket glutáraldehid ozmium fixálás után tömegesen találtak a sejtekben, néha a szélen közvetlenül a sejthártya alatt, máskor szétszórta az egész citoplazmában.

F. de CASTRO és RUBIO (1968) ozmium fixálás után szintén láttak ozmiofil testeket. Ezek között voltak membránnal határolt alakok és olyanok, amelyek körül nem volt membrán.

GRINLEY és GLENNER (1967), akik emberi anyagon dolgoztak, glutáraldehid-ozmium fixálás után tömegesen találtak ozmiofil granulákat. Ezek között voltak homogén formák és olyanok, amelyeknek centrális részét (mátrix) világos zóna választja el a határhártyától.

Az ozmiofil testek nagy tömegben tűntek fel azon metszeteinken, amelyek szukróz-kakodillát-formalin ozmiummal fixált anyagból készültek. Sajátságos, hogy a sejtek ama részein, ahol sok volt a mitokondrium, ott kevés volt az ozmiofil test. Viszont ott, ahol sok volt az ozmiofil test, ott kevés volt a mitokondrium vagy pedig egyáltalán nem lehetett mitokondriumot látni. Ozmiofil testeket csak ozmium fixálás után is sokat találtunk. Nagyobb részük, kompakt forma volt, a kisebb tipikus dense core alakot mutatott. Meg kell azonban jegyeznünk, hogy vannak sejtek, amelyek egészen tele vannak ozmiofil testekkel és vannak olyanok, amelyekben kevés az efféle test vagy egyáltalán nem fordul elő (5. ábra).

Az ozmiofil testeknek vagy ahogy ma általánosan nevezni szoktuk dense core testeknek az előfordulását újabb területre terjesztik ki azok a vizsgálatok, amelyeket a csíkbogár (*Dytiscus marginalis*) előagyán (ÁBRAHÁM 1969, 1976), a házi kacsa (*Anas boscas domestica*) ceromájában (ÁBRAHÁM 1979), az európai sünn (*Erynaceus europaeus*) orrbőrén és az éticsiga (*Helix pomatia*) gasterointestinalis rendszerén végeztünk. Ezek során megállapítottuk, hogy a csíkbogár protocerebrumában, a házi kacsa csőrbőrében levő Grandy-féle testek érzékszeteiben, az európai sünn orrbőrében a Merkell-féle sejtekben és az éticsiga gyomor-bél rendszerének a falában tömegesen fordulnak elő a dense core vezikulumok.

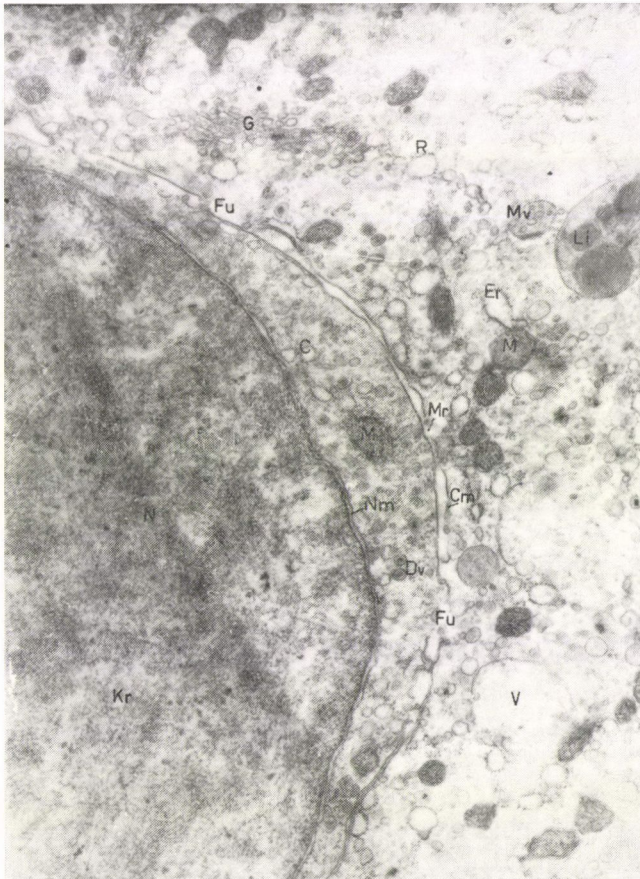


7. ábra. Homo: glomus caroticum. Kemoreceptor sejt. C — citoplazma; Np — magpórus.
Nagyítás: 92 000 ×

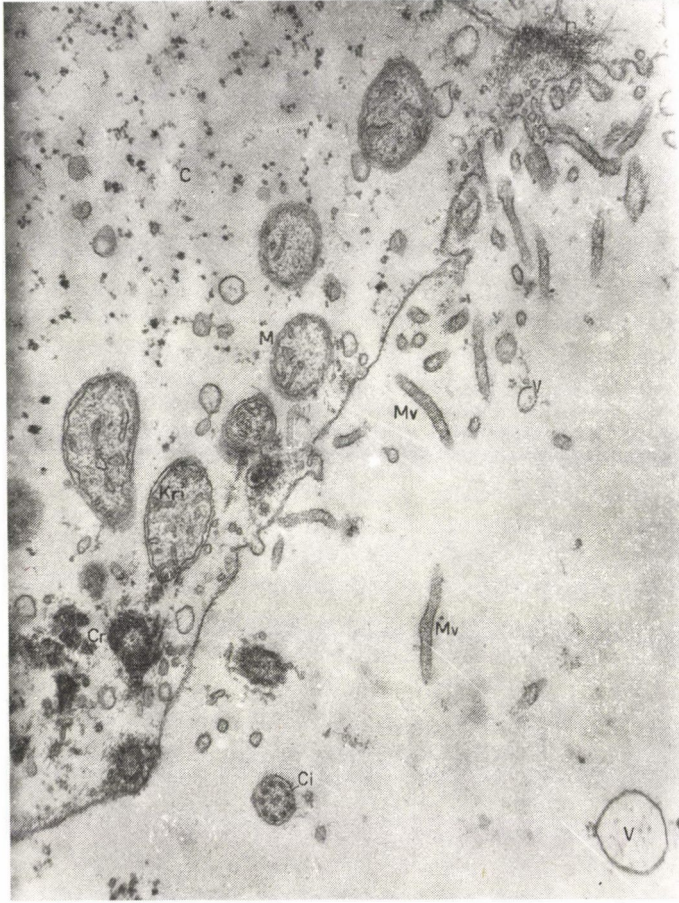
A kemoreceptor sejtek magva nagy, ovális test. A kromatin aprón szemcsézett. Állománya homogén. A belső maghártya egyenes, a külső helyenként ráncokat formál. A ráncok helyén a maghártyák közti terület kitágult. A maghártyák helyenként egészen elvékonyodnak, illetőleg eltűnnek. Ezeken a helyeken látszanak a magpórusok, amelyek keresztmetszetben jól definiáltak, de különösen tangenciális hosszmetsetben láthatók kitűnően. A magpórusok a kapott képeken sajátos mezőt formálnak, amelyen nagyjából egyforma távolságra kis kerekded nyílások formájában jelennek meg, amelyek mindegyikét apró szemcskékből álló tok veszi körül. A tok szemlélete nyomán arra lehet gondolni, hogy ez a formáció a pórusok lumenének a szabályozásában szerepel, ami a nukleoplazma és a citoplazma közötti forgalom szabályozását jelentené. A pórusokat közvetlenül határoló szemcsés réteg emlékeztet a Ciliá-

ták nephridialis csatornáinak a záró készülékeire, a pórusmező pedig a növényi stomákat juttatja eszünkbe (7. ábra).

Különleges folyamatokra utal a sejthártya kitűrődése, illetőleg rupturája. Egyik formájának az ismertetése úgy látszik legjobban keresztül vihetőnek, ha a kapott kép pontos leírására szorítkozunk (8. ábra). A képen baloldalt látjuk a sejtmagot. Szerkezetéből, illetőleg a kromatin állomány homogenitásából arra következtetünk, hogy kemoreceptor sejtről van szó, ami különben a sejt megjelenési formájából is rögtön kiviláglik. Jól szembetűnő a két maghártya. A két maghártya közötti hézag egész lefutásában egyforma szélességű. A helyenként jelentkező és kisméretű kitágulások nem szembetűnők. A hézag egész lefutásában üres. A citoplazmát a magplazmával összekötő sztómák elmosódottak.



8. ábra. Homo: glomus caroticum. Kemoreceptor sejt. C — citoplazma; Cm — sejthártya; V — vezikulum; M — mitokondrium; Dv — Dense core vezikulum; Er — endoplazmatikus retikulum; R — riboszóma; Mr — sejthártyaruptúra; Fu — citoplazma fúzió; Li — lizoszóma; Mv — multivezikuláris test; G — Golgi-komplexum; N — sejtmag; Nm — maghártya; Kr — kromatin. Nagyítás: 36 000 ×



9. ábra. Homo: glomus caroticum. Kemoreceptor sejt. C — citoplazma; M — mitokondrium; D — dezmoszóma; Kri — kriszta; Cr — csillagó gyökér; Mv — mikrovillus; Ci — cilium; V — vezikulum. Nagyítás: 72 000 ×

A citoplazma vékony szegélyként övezi a magot. Sok benne a kisebb-nagyobb clear vezikulum, kevés a dense core vezikulum és a mitokondrium. A sejthártya vékony, egyenletes vastagságú és szorosan kapcsolódik a szomszédos sejt sejthártyájához. A kettő közötti hézag jól szemebetűnő. Alul, közel a kép jobb széléhez mind a két sejtnek a membránján a degeneráció jeleit látjuk. Tovább mind a két membrán eltűnik. A kitágult membránközti hézag egyesül a szélső kemoreceptor sejt citoplazmájával. A két sejt fuzionál, ami mind a két sejtnek degenerációjához, majd a pusztulásához vezet. Erre utalnak a szélső sejtben látható tág vezikulumok, a lizoszóma, a nagyságban variálók mitokondriumok, a riboszóma koszorúval övezett tág endoplazmatikus ciszternák, a mikrovezikuláris test, a hatalmas és az endoplazmatikus retikulum ciszternáihoz kapcsolódó Golgi-komplexumok.

Degenerációs folyamatra utalnak a nagy vékony membránnal övezett hólyagok, amelyek több sima membránnal határolt vezikulum összeolvadására utalnak. Hogy mit jelentenek ezek az elváltozások, és mi az, ami ezeket létre hozta, nincs módunkban megmondani. Lehet gondolni táplálkozási és lélegzési zavarokra, de az asthma bronchialera is, amiért jó ideig az egyik oldali glomus caroticumot műtétilag eltávolították.

A magvacska kicsi, szabálytalan elektron dense csomó, amely a mag közepe táján helyezkedik el, de sok esetben szélállású helyzetet szokott felvenni. Olykor egy magban nem egy, hanem több magvacskát is lehet látni. Nem ritkák a sötét formák, amelyek azt a látszatot keltik, mintha több kerekded csomóból volnának összetéve.

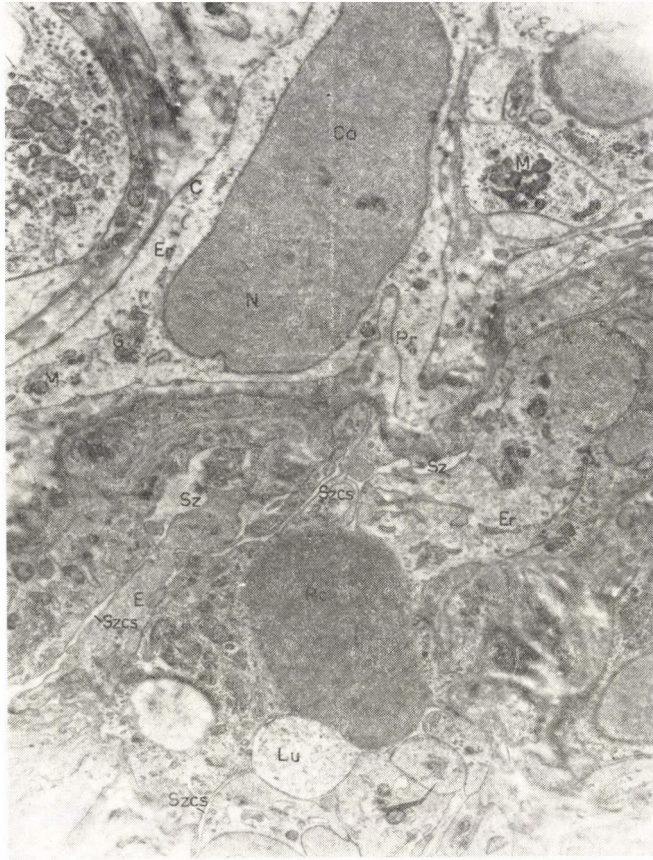
A kemoreceptor sejtek sajátosságai tartozékai a dezmoszómák, a mikrovillusok és a ciliák. A dezmoszómák két szomszédos sejt érintkezésénél jelennek meg. A szinaptikus hártályokra és az interkaláris korongokra emlékeztetnek, azzal a különbséggel, hogy sötétebbek és mélyebben nyúlnak be a perikarion területére. Az egymással érintkező hártályok vastagsága általában egyforma, de vannak esetek, amikor az egyik vastagabb, mint a másik. A dezmoszómák néha a sejthártya egész hosszára kiterjednek, de az is előfordul, hogy annak csak egy kis részére szorítkoznak.

A mikrovillusok cilindrikus homogén testek. A vastagabbak tövében elipszoid hólyagocskák vannak. Ezek csoportokat formálnak, amelyekben az egyes alakok nagyság tekintetében variálnak.

A kemoreceptor sejteknek jellemző alkatrészei a csillangók. Ezek az ismert szerkezetet mutatják. Keresztmetszetükön a membrán alatt látjuk a 9 kettős oszlopnak és centrálisan a kettős központi oszlopnak a keresztmetszetét. Helyenként tömegesen fordulnak elő. BISCOE és STEHBENS (1966) a macska glomus caroticumából 9+0 típusú csillangókat írtak le, olyanokat, amelyeket az amphibiák carotislabyrinthusából, az endokrin sejtekből, különböző érzékszervek érzékszejteiből és az idegrendszerből közöltek, és amelyeknek érző szerepet tulajdonítottak. Azok a csillangók, amelyeket mi találtunk, a 9+2 szerkezet alapján mozgó szerveknek minősülnek (9. ábra).

Toksejtek

A toksejtek a fészkeket határoló kötőszöveti nyalábok mellett, illetőleg a glomerulusok belsejében a kemoreceptor sejtek között helyezkednek el. Megnyúlt testek, magvuk hosszúak és homogén. A citoplazmából számos nyúlvány lép ki. A nyúlványok hosszúak, végükön lecsapottak vagy lekerekítettek, esetlegesen kihégyezettek. A kemoreceptor sejteket burkolják be vagy határolják el egymás felé. Citoplazmájuk üres vagy aprón szemecskézett. Keskeny szegély formájában övezi a magot. Gyakorikak bennük az apró hosszúak vezikulumok



10. ábra. Homo: glomus caroticum. Ca — toksejt; C — citoplazma; Er — endoplazmatikus retikulum; G — Golgi-komplexum; Pr — sejtnyúlvány; N — sejtmag; Sz — szinusz; Szcs — szinusz csatorna; E — endotél; M — mitokondrium; Lu — lumen; Rc — vörösvérsejt. Nagyítás: 25 000 ×

és párhuzamos lefutású halvány filamentumok. A Golgi-komplexum fejlett. Ritkák vagy teljesen hiányoznak az ozmiofil testek. A toksejteket, mivel egy vagy több, mezaxonikus hártóval körülvett tengelyfonalat szoktak tartalmazni, nehezen lehet elhatárolni a Schwann-féle sejtektől. Mi az egyedüli különbséget abban látjuk, hogy a Schwann-féle sejtek citoplazmája terjedelmesebb, belőlük sok nyúlvány ered, sok bennük a mezaxonnal körülvett tengelyfonál és az egymásba kapcsolódó bonyolult mezaxon rendszer (10. ábra).

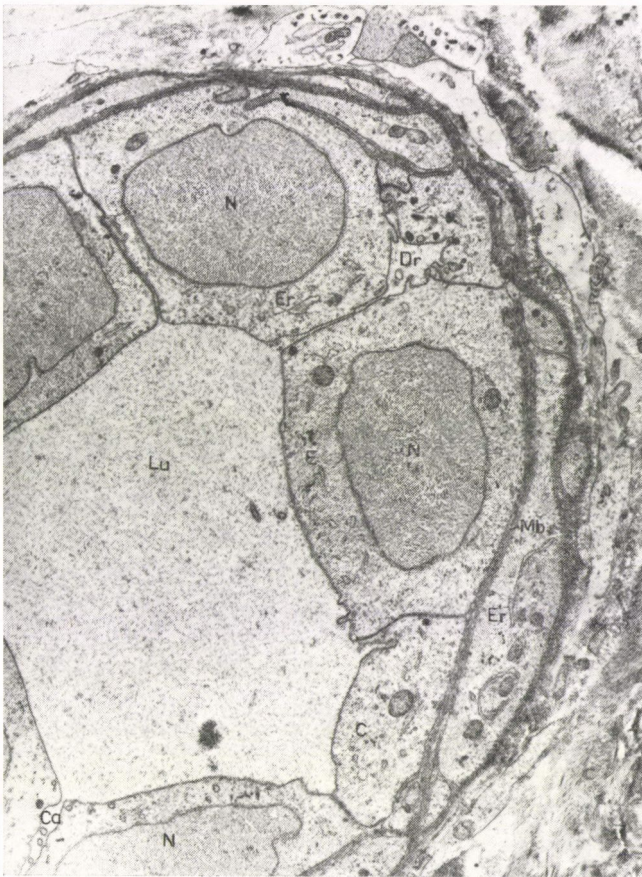
Véredények

A glomerulusok véredényeinek a legnagyobb részét a prekapillárisok, a kapillárisok, illetőleg szinuszok és szinuszoidok szolgáltatják. A kapillárisok lumenét endotélsejtek határolják. Ezek megnyúlt sejtformák, amelyeknek vég-

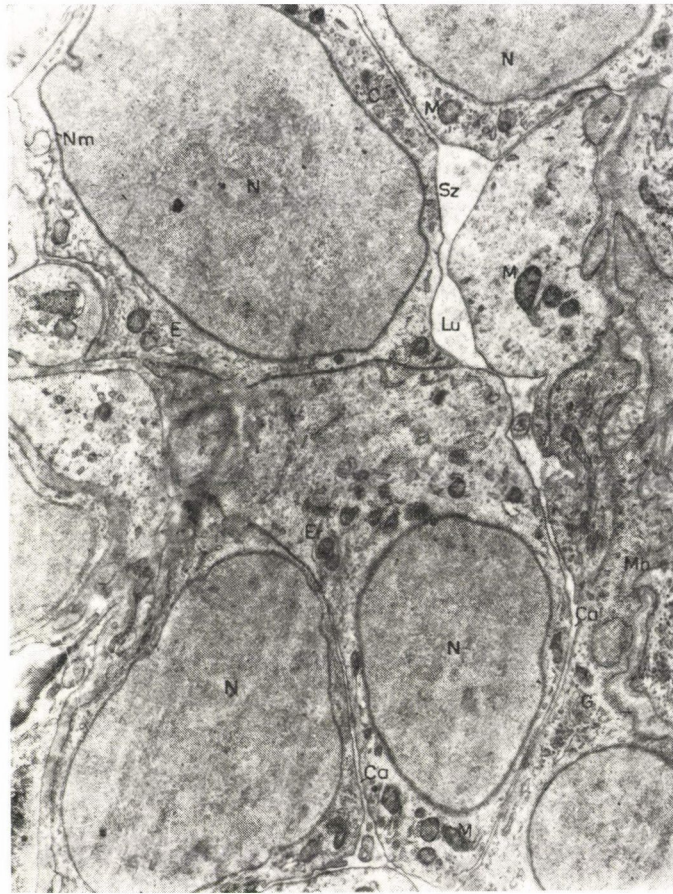
részei dezmoszómmakkal kapcsolódnak egymáshoz. Citoplazmájukban sok az apró vezikulum és az endoplazmatikus retikulum, amelyeknek egyenes csatornászkái helyenként kitágulnak. A mitokondriumok száma kevés, ozmiofil testeiket csak a legkritkább esetben lehet látni.

Az endotél sejtekre az amorf alaphártya és a finom kollagén fibrillák következnek, amelyek az endotél sejtek nyúlványait körülburkolják. A hajszálédények falát kifelé egy sejtés réteg határolja, amelynek sejtjei szerkezetileg megegyeznek az endotél sejtekkel azzal a különbséggel, hogy bennük több a vezikulum, kevesebb a mitokondrium és az ozmiofil test. Ezek a sejtek a periciták, amelyek nem alkotnak összefüggő réteget.

A hajszálerek lumene tágulékony. Ez azzal válik lehetségessé, hogy a lumenből két endotél sejt között egy keskeny hasadék húzódik az endotél sejtek alapjáig, ahol erősen kiszélesedik. Ez a sajátságos szerkezet, amely más szervek



11. ábra. Homo: glomus caroticum. Hajszálédény. Lu — lumen; E — endotél sejt; C — citoplazma; N — sejtmag; Dr — divertikulum; Mb — alaphártya; Er — endoplazmatikus retikulum; Ca — csatorna. Nagyítás: 32 000 ×



12. ábra. Homo: glomerulus caroticum. Szinusz. Sz — szinusz; Lu — lumen; E — endotél sejt; M — mitokondrium; N — sejtmag; Nm — maghártya; G — Golgi-komplexum; Ca — csatorna; Mb — alaphártya. Nagyítás: 25 000 ×

hajszálereiben nem fordul elő, arra való, hogy a vérnyomás fokozódásakor a lumen kitágulhasson és az ér nagyobb mennyiségű vér befogadására alkalmassá váljék.

A hajszálerek kiszélesedő, illetőleg összekötő szakaszai a szinuszok, illetőleg a szinuszoidok. Ezek sajátos fallal határolt cikk-cakkos lefutású üregrendszerek, amelyek a glomerulusok belsejét a szó igazi értelmében átszövik. Lumenük szabálytalan, helyenként szögleteszerűen kiugrik és kiszélesedik (11. ábra).

A szinuszoidok lumenét határoló endotél sejtek nyúlványokkal vannak ellátva. A nyúlványok vége lekerekített, s az érintkező darabok ízületyszerűleg kapcsolódnak egymáshoz. A centrális hosszúkás és homogén sejtmagot a citoplazma szegélyszerűleg veszi körül. A két maghártya egymás felé élesen elhatárolódik.

Mind a nyúlványokban, mind a centrális citoplazmában gyakoriak a mitokondriumok. A citoplazmában látszanak az endoplazmatikus retikulum ciszternái és a Golgi-komplex vezikulumai. Az endotél sejteket a homogén membrana bazalis határolja. Az artériák és vénák az általánosan ismert falszerkezetet mutatják (12. ábra).

Szinapszisok

Mivel a kemoreceptor sejtek és az intraglomeruláris idegrostok közötti kapcsolat a működés szempontjából nagy fontossággal bír, a valóságos helyzetnek a feltárására való törekvés az elmúlt idők során sok munkára és ezzel kapcsolatosan igen sok vitára szolgáltatott okot és alkalmat. Ezek során az idegrostoknak a kemoreceptor sejtekkel való kapcsolatát illetően a legkülönbözőbb megállapítások kerültek az irodalomba. A szerzők általában azon a véleményen voltak, hogy a glomerulusokban idegrost végződéseket nem lehet kimutatni. Magam már első vizsgálataim során úgy láttam, hogy az intraglomeruláris fona-dékokban szabad idegvégzódések vannak, de mivel a vizsgálatokat hullából eredő anyagon végeztem, a végzódések impregnálását ritkán lehetett sikerült-nek mondani. Ennek dacára a kapott képek alapján arra az álláspontra helyezkedtem, hogy az idegrostok a kemoreceptor sejteken végfejecskékben végződnek (ÁBRAHÁM 1942, 1964). A végződés mellett foglalt állást F. de CASTRO (1951), aki úgy találta, hogy az idegrostok a glomerulusokban végződnek és pedig a kemoreceptor sejtek citoplazmájában. Ő a végződéseket meniscusoknak nevezte. KNOCHE és SCHMIDT (1963) a nyúl glomus pulmonaléjában azt látta, hogy a vagus eredetű afferens rostok gyűrű alakjában a kemoreceptor sejteken végződnek.

Későbbi vizsgálataim során szép idegképeket szolgáltatottak azok az impregnálások, amelyeket saját impregnáló eljárással részben hullából eredő, részben operatív úton eltávolított glomus anyagból készült metszeteken végeztem (ÁBRAHÁM 1968). Ezek a metszeteken apró gyűrűk alakjában nagy tömegben tűntek elő az idegvégzódések. Ebből azt következtettem és azt később a mikroszkópos képek is igazolták, hogy egy kemoreceptor sejten nemcsak egy, hanem több idegrost is végződik (4. ábra).

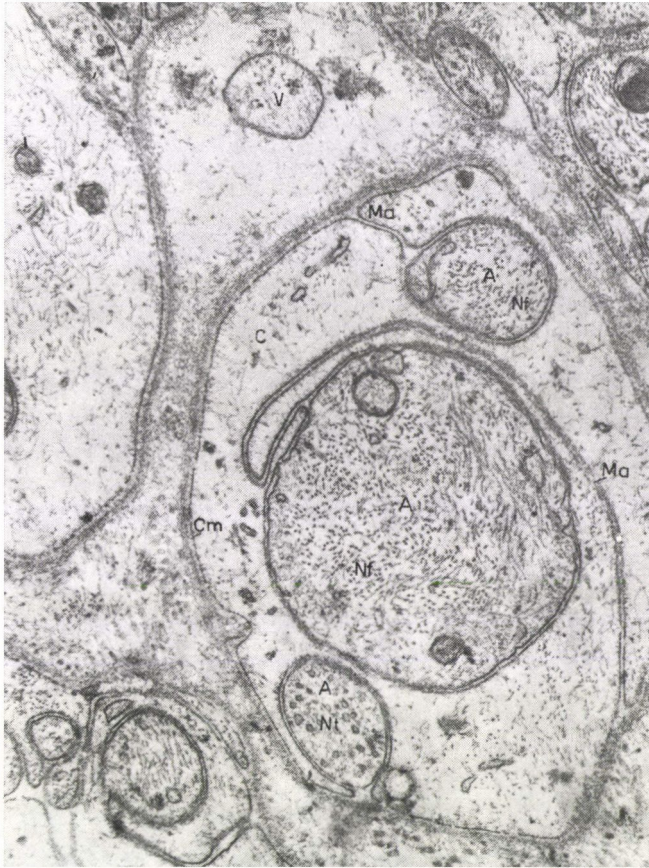
Az elektronmikroszkópos vizsgálatok szerint a glomerulusok területén található idegrostok velőtlenek, de a glomerulusok szélén alakuló és kész velőhüvelyes formák is akadnak. A velőtlen rostok Schwann-féle sejtekben húzódnak a kemoreceptor sejtekhez részben ezek felületén, részben a sejtek belsejében.

A Schwann-féle sejtekbe süllyedő mezaxon rendszerek között vannak egyszerűek. Ilyenkor a Schwann-féle sejt citoplazmájában kevés a tengelyfonalak száma. Természetesen az is előfordul, hogy egy Schwann-féle sejtben egyetlen egy axont lehet látni. Ezen ritkán ugyan, de azt is nyomon lehet követni, hogy

a sejtben levő axon körül, hogy alakulnak ki a velőhüvely párhuzamos lemezei. Mivel a citoplazmából kiinduló mezaxonnak a velőhüvellyel való kapcsolata épen maradt, plauzibilisnek látszik az a ma hangoztatott elképzelés, hogy az axon tengelykörüli forgásával rétegi magára a velőhüvelyt alkotó lemezeket (13. ábra). Nem ritkák azok a Schwann-féle sejtek, amelyekben igen különböző helyzetű és átmérőjű axonok sorakoznak egymás mellé. Ez a helyzet a következő képen, ahol mindössze három mezaxon hártáival körülzárt tengelyfonalat látunk (14. ábra). Egyik, amely a képen felül középen látható rövid mezaxonnal kötődik a citoplazmához. A másik, amely a sejt alsó kihegyesedő részében helyezkedik el, hosszabb mezaxonnal kapcsolódik a citoplazmához. A harmadik a legvastagabb, hosszú mezaxonnal kapcsolódik a Schwann-féle sejt membránjához. A felső axonban tubulusok keresztmetszete, a másik kettőben a neuro-



13. ábra. Homo: glomus caroticum. Schwann sejt. C — citoplazma; N — sejtmag; V — vezikulum; M — mitokondrium; Er — endoplazmatikus retikulum; R — riboszóma; Ma — mezaxon; A — axon; My — velőhüvely. Nagyítás: 56 000 ×



14. ábra. Homo: glomus caroticum. Schwann sejt. C — citoplazma; Cm — citomembrán; Ma — mezaxon; A — axon; V — vezikulum; Nf — neurofilamentum; Nt — neurotubulus. Nagytás: 96 000 ×

filamentumok hossz- és keresztmetszete látható. Ezzel szemben vannak esetek, amikor a mezaxonok száma egyetlen sejtben eléri a hatot vagy ennél jóval többet. Az egyes fonalakat, rendszeren egy-egy különálló mezaxon köti hozzá a sejthártyához. Máskor a Schwann sejtben futó mezaxon elágazik és mind a két új ág egy-egy axont zár magába. Néha a mezaxon rendszerek a szó szoros értelmében keresztül-kasul járnak a Schwann-féle sejt testét. Olykor annyira komplikáltak, hogy az egyes mezaxonok útját és kapcsolódási formáit alig lehet nyomon követni, annak dacára, hogy mind a mezaxonok, mind az axon-keresztmetszetek a legélesebb formában tűnnek elő. A komplikált mezaxon rendszerekben, illetőleg az ezeket tartalmazó sejtekben a mitokondriumok keskenyebbek, mint azok, amelyek a glomussejtekben találhatóak (15. ábra).

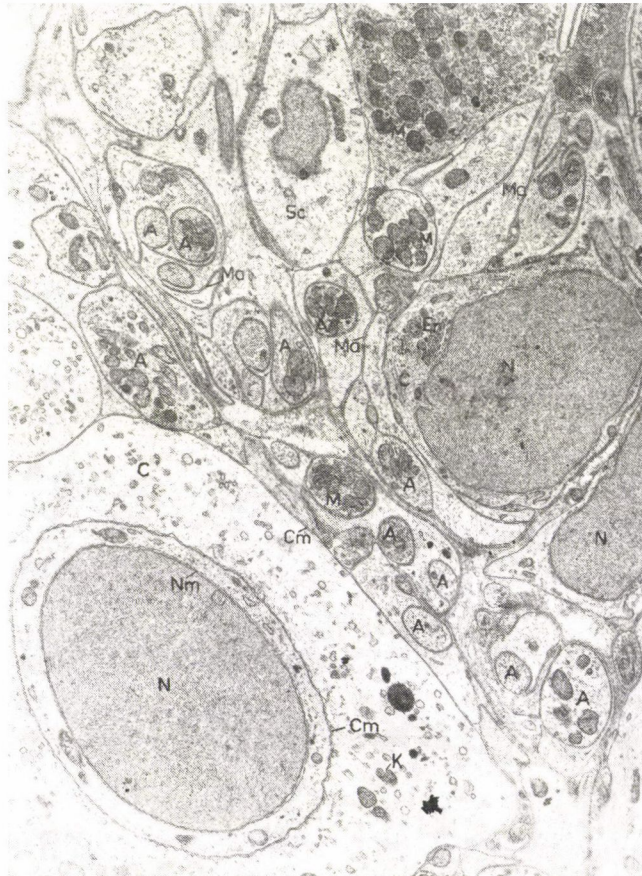
A Schwann-féle sejtekből kilépő idegrostok bensőséges kapcsolatba lépnek a kemoreceptor sejtekkel. Ez a kapcsolat az esetek legnagyobb részében az éle-

sen kirajzolódó kontaktus. Ami a kontaktusok helyét és formáját illeti, állatokon főleg a macskán, patkányon és nyúlön végzett vizsgálatok alapján különböző megállapítások kerültek az irodalomba.

Ross (1959) úgy találta, hogy a kontaktus helyén az axon és a kemoreceptor sejt között az érintkezés semmiféle elváltozást nem hoz létre. Nem halmozódnak fel sem a szinaptikus vezikulumok, sem a mitokondriumok.

LEVER, LEWIS és BOYD (1959) szerint az axolemma és kemoreceptor sejt sejtthártyája között közvetlen az érintkezés. A kettő közötti hézag nem nagyobb mint 300 Å.

KNOCHÉ és SCHMIDT (1963) a glomus pulmonale-ban semmiféle olyan jellegzetességet nem talált, amelynek alapján a pre- és posztszinaptikus szakaszt egymástól élesen el lehetne különíteni.



15. ábra. Homo: glomus caroticum. Schwann sejt. C — citoplazma; Nm — maghártya; A — axon; M — mitokondrium; Ma — mezaxon; N — sejtmag; Cm — citomembrán. Nagyítás: 12 000 ×

DE KOCK és DUNN (1964) a kemoreceptor sejteken a szinaptikus kontaktusnak semmi jelét sem látta. A sejhártyán semmiféle változást nem talált.

BISCOE és STEHBENS (1965) szerint a tengelyfonal és a kemoreceptor sejt közötti viszony arra a szinaptikus kontaktusra emlékeztet, amelyet a központi idegrendszerből ismerünk, amelyről az általánosan elfogadott vélemény az, hogy a kémiai transzmisszió helye és eszköze.

HÖGLUND (1967) a ló és a kutya glomus caroticumán végzett vizsgálatai során úgy találta, hogy az idegrostok és a kemoreceptor sejtek kontaktusban vannak. A kontaktusnak két formáját látta. Az egyikben az idegvégződésben láthatók a szinaptikus vezikulumok, a neurotubulusok és a mitokondrium csoportok, de a kontaktusban álló kemoreceptor sejtekben nincsenek efféle organellek. Ezt a kontaktus formát HÖGLUND tipikus szinapszissnak tartja. A másik formában, az a helyzet, hogy az idegrost, amely a kemoreceptor sejt közvetlen szomszédságában halad ismételt szoros kontaktusba kerül a kemoreceptor sejtrel anélkül, hogy a kontaktus valamiféle szinaptikus jelleget mutatna. Az érintkezésnek ezt a formáját HÖGLUND „en passant” szinapszissnak tartja.

HESS (1968) úgy találta, hogy az idegrost körülöleli a kemoreceptor sejtet. A szinapszissban láthatók a szinaptikus vezikulumok, a szinaptikus tér és a membrán megvastagodások.

DE KOCK és DUNN (1966, 1968) a kemoreceptor sejteken zsák alakú szinapszissokat, kicsi mezaxonikus idegvégződéseket és komplex membrán rendszerekkel összefüggő végrendszereket talált.

DEARNELEY, FILLENZ és WOODS (1968) szerint a tengelyfonalak kontaktusban állanak a kemoreceptor sejtekkel. A kontaktusokban látszanak a világos vezikulumok és a membrán megvastagodások.

F. DE CASTRO és RUBIO (1968) szintén kontaktust találtak az idegrost axolemmája és a kemoreceptor sejt sejhártyája között. A kontaktusban láttak mitokondriumokat, de valószínű szinapszissokat igen kevés helyen észleltek.

GRIMLEY—GLENNER (1967) az emberi glomus caroticumban olyan szinapszis kapcsolatokat találtak, amelyekben megvoltak a szinaptikus vezikulumok, a mitokondrium csoportok és a membrán megvastagodások. A membrán megvastagodásokból és a szinaptikus hólyagok csoportosulásából arra következtettek, hogy ezekben a szinapszis formában a periféria felé irányuló ingervezetés megy végbe.

KJAERGAARD J. (1973) emberi foetusokon végzett vizsgálatai során a kemoreceptor sejtek között sok idegrostot látott. Ezeknek az axoplazmája halvány, kevés benne a mitokondrium. Az utóbbiak kicsinyek és kerekdedek, jól látszanak a neurotubulusok. Velős rostokat nem talált. Szerinte az idegrostok a kemoreceptor sejtek között vagy a kemoreceptor sejtek és a toksejtek között helyezkednek el, vagy a toksejtekbe vannak beágyazva mezaxonnal. Ott, ahol

a kemoreceptor sejtek és a toksejtek kontaktusban vannak az idegrostokkal, sem az idegrostokon, sem a sejteken semmi jelét nem találta a szinaptikus organizációnak. Nem volt szinaptikus vezikulum akkumuláció, nem voltak specifikus granulumok, bouton alakú idegvégződéses és plazmamembrán megvastagodások a kontaktusok helyén.

DONALD M., Mc. DONALD és Robert MITCHELL (1975) átvágták a patkány glomus caroticumához vezető idegeket és a degenerációs folyamatok analízise alapján megállapították, hogy az afferens idegrostok, amelyeket reciprok szinapszisok kapcsolnak a glomussejtekhez, kemoreceptorok, a glomussejtek dopaminerg interneuronok, melyek a kemoreceptor idegvégződéses érzékenységet modulálják. Hasonlók DONALD M. és Mc. DONALD (1977) elgondolásai, amelyek lényegében az előbbi megállapításokra épülnek.

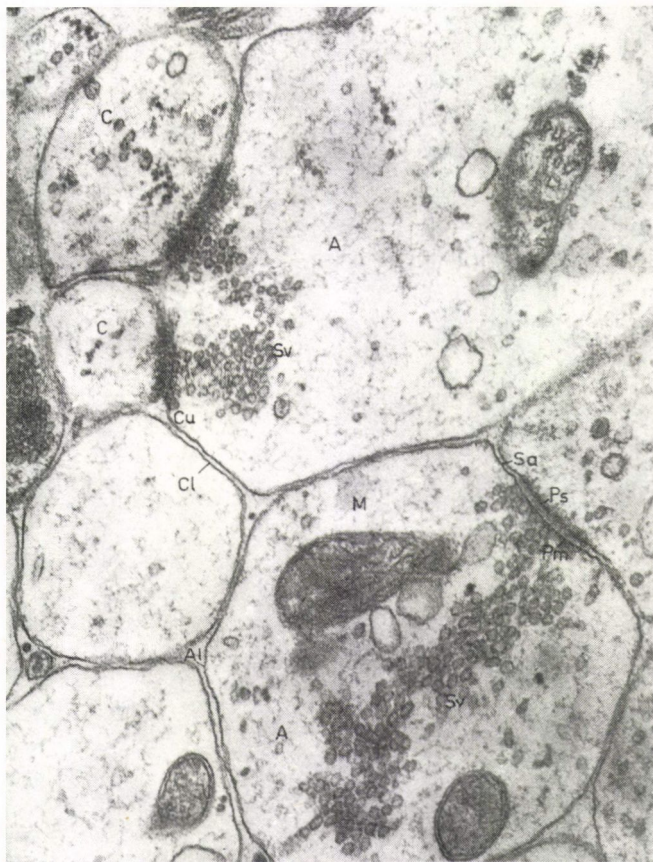
Mi az emberi glomus caroticumban a szinapszisoknak három formáját találtuk. Az egyik a konvencionális szinapszis, a másik a zsákszinapszis, a harmadik a paralel kontaktus.

Konvencionális szinapszisok

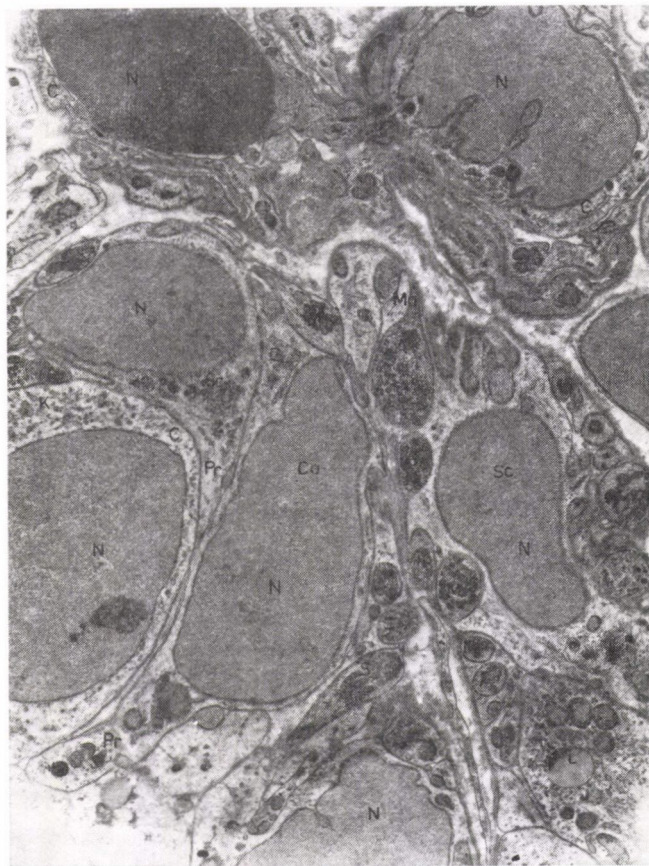
Konvencionális szinapszis névvel illetjük azokat a kontaktus formákat, amelyekben látható az axonvég, amely kontaktusban áll a kemoreceptor sejttel. Az axon terminalisban látszanak a szinaptikus vezikulumok, amelyeknek mennyisége és sűrűsége feltűnően megnő az axonnak ama szakaszán, amely közel áll a végszakaszhoz. Látszanak a szinaptikus membránok és a megvastagodás mind a preszinaptikus, mind a posztzinaptikus membránon. Látható továbbá a szinaptikus tér, amely minden esetben aránylagosan széles. A szinapszishoz ez a formája lehet egyes, amikor csak egy sejttel áll kapcsolatban az axon és kettős, amikor egy axon két sejttel áll kontaktusban (16. ábra). Az ábrán a konvencionális szinapszishoz minden bélyege tökéletesen látható. Különös figyelmet érdemel a cluster, ami mellett szól, hogy itt olyan szinapszisokról van szó, amelyek a periféria felé vezetnek.

Zsákszinapszisok

A szinapszisoknak második formája a zsákszinapszis. Ez a kontaktusforma azoknak a végformációknak felel meg, amelyeket fénymikroszkópos vizsgálataink során láttunk és boutonoknak neveztünk. Ezekben a szinapszisokban az axon terminalis zsákalakúlag kiszélesedő axolemmája kontaktusban áll a kemoreceptor sejt vagy a toksejt sejthártyájával. Ezekben a formákban a preszinaptikus szakaszban nagyon sok a mitokondrium, a szinaptikus vezikulumok aprók és kerekdedek. Jól látszanak a neurofilamentumok (17. ábra).



16. ábra. Homo: glomus caroticum. Konvencionális szinapszis. A – axon; Sv – szinaptikus vezikulum; Cu – cluster; Pm – preszinaptikus membrán; Sa – szinaptikus tér; Ps – posztzinaptikus membrán; C – citoplazma; Al – axolemma; Cl – citolemma. Nagyítás: 68 500 ×



17. ábra. Homo: glomus caroticum. Zsákszinapszis. C – citoplazma; N – sejtmag; A – axon; Ma – mezaxon; M – mitokondrium; Pr – sejtnyúlvány; Ca – toksejt; K – kemoreceptor sejt; Sc – Schwann sejt; G – Golgi-komplexum; L – lipid. Nagyítás: 20 000 ×

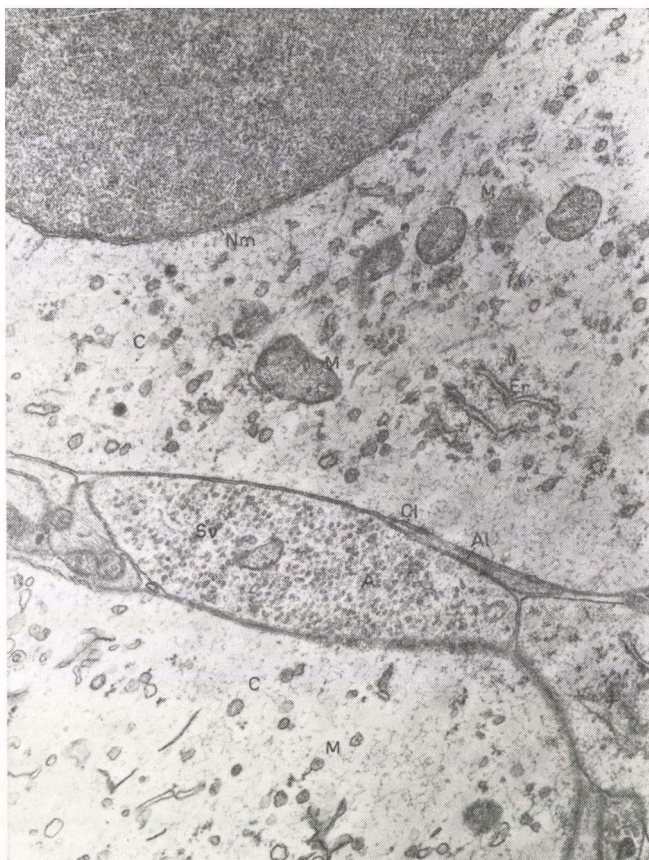
Paralel kontaktus

A paralel kontaktus a szinapszisoknak az a formája, amelyben az axolemma és a citolemma hosszabb darabon appozícióba kerül egymással. A poszt-szinapszisban a mitokondriumok csoportokat alkotnak. A preszinaptikus és poszt-szinaptikus hártya hosszú darabon fuzionál, a membrán vastagodás kifejezett (18. ábra). Az ábrán egy kemoreceptorsejt részletét látjuk, amellyel két egymástól lényegesen elütő axon van a kontaktusban. Az egyik tele van kerek szinaptikus vezikulumokkal és csak egyetlen mitokondriumot tartalmaz. A másikkban szintén sok a szinaptikus vezikulum, de tele van mitokondriumokkal, amelyek teljesen elütnek azoktól, amelyeket kemoreceptor sejtben látunk. A kép azt mutatja, hogy ugyanezt a kemoreceptorsejtet két idegrost idegzi be, de azt sem zárja ki, hogy itt szerkezetileg elütő idegrostról van szó. Érdekesekek a mitokondriumok, amelyek között a legkülönbözőbb formákat lehet látni.

A paralel kontaktusoknak egy sajátos formája az, amikor ugyanaz az axon két kemoreceptorsejttel áll szinaptikus kontaktusban. A két sejttest a köztük levő axonnal tökéletesen egyezik azzal a szerkezettel, amelyet a házikacsca ceromájában levő Grandy-féle testből közöltünk (ÁBRAHÁM 1979). Ott is két érzéksejt között húzódik az axon. Itt az axolemma és a citolemma között



18. ábra. Homo: glomus caroticum. Paralel kontaktus. C — citoplazma; M — mitokondrium; A — axon; Sc — Schwann sejt; Ma — mezaxon; Sv — szinaptikus vezikulum; Mt — membrán megvastagodás; Cl — citolemma; Al — axolemma; Nagyítás: 70 000 ×



19. ábra. Homo: glomus caroticum. Paralel kontaktus. C — citoplazma; Cl — citolemma; A — axon; Al — axolemma; Sv — szinaptikus vezikulum; M — mitokondrium; Er — endoplazmatikus retikulum; N — sejtmag; Nm — maghártya. Nagyítás: 42 000 ×

közvetlen az érintkezés, ott a két membrán között jól kivehető hézag húzódik végig. Az érzéksejtekben itt is, ott is megjelennek az ozmiofil testek. A két struktúra között az egyetlen, de jelentős különbség az, hogy a Grandy axon zsúfolásig tele van mitokondriummal és kevés a szinaptikus vezikulum. Itt nagyon sok a szinaptikus vezikulum és nincs mitokondrium (19. ábra).

Az elmondottak után felvetődik a kérdés, hogy funkcionálisan hogyan kell megítélni az ismertetett szinapszis formákat és van-e lehetőség arra, hogy ezeket a glomus caroticum kísérletileg igazolt működésével összhangba hozzuk. A kérdésekre a következőkben próbálunk választ adni.

A szinapszisoknak ama formái, amelyekben a szinaptikus vezikulumok a preszinaptikus membrán mentén csoportot (cluster) alkotnak, mivel ez az inger haladási irányát jelzi, a periféria felé vezetnek, tehát efferens szinapszisok (ÁBRAHÁM 1969, 1969/70). Azoknak a szinapszis formáknak egy része, amelyeket

BISCOE és STEHBENS (1966) a macskából, HÖGLUND (1967) a lóából és a kutyából, GRIMLEY és GLENNER (1967) az emberből közöltek, szintén ilyen irányú ingervezetésre utalnak. De ha ezek a mind állati, mind emberi anyagon megtalált szinapszis formák, efferens szinapszisok, pedig a szerkezetük alapján mások nem lehetnek, akkor arra a kérdésre kell választ adnunk, hogy a szerkezetükből ítélve, milyen funkció szolgálatában állanak. A kérdést BISCOE és STEHBENS (1966), úgyszintén GRIMLEY és GLENNER (1967) is felvetették, de az elfogadható válasszal adósok maradtak. Mi egyebeken kívül előbb is arra gondoltunk, hogy ezek a szinapszis formák a kemoreceptorsejtek működésének a moduláló készülékei (ÁBRAHÁM 1969/70). Erre gondolunk most is, mert jelenleg sem találunk más magyarázatot ennek az emberi glomus caroticumban aránylagosan ritkán található struktúrának az értelmezésére.

Azok a szinapszis formák, amelyeknél a központi idegrendszerből ismert szinapszisok általánosan ismert bélyegei hiányoznak szerkezetükből és nagy számukból ítélve afferens szinapszisok. Ezek azokra a szinapszis formákra emlékeztetnek, amelyeket az ízlelő szervekből a vesztibuláris hámból és az idegvégtestekből ismerünk. Ezekben hiányoznak a vezikuláris szerkezetek, illetőleg ha jelen vannak kérdéses, hogy lehet-e szinaptikus vezikulumoknak tartani. Ezeket a szinapszis formákat elektrotonikus szinapszisoknak (efapsis) tartják (ECCLES 1965).

Megbeszélés

Alig van az állati és az emberi szervezetnek olyan szerve, amelynek szerkezetéről és működéséről olyan kevés általánosan elfogadható megállapítás állana rendelkezésünkre, mint a glomus caroticum. A fénymikroszkóppal kapott képeket az elektronmikroszkóp megnagyította, apróra bontotta, és az alkotó elemekbe hasznosítható betekintést nyújtott. Azonban a struktúrára és a funkcióra vonatkozólag még az olyan részletes és minden fontos kérdésre kiterjedő experimentális és hisztokémiai vizsgálatok sem adnak elfogadható magyarázatot, amilyenek DONALD M., Mc. DONALD és Robert MITCHELLnek (1975) a patkány glomus caroticumán végzett vizsgálatai. Természetesen ugyanazt kell mondanom azokra a vizsgálatokra is, amelyekben az elgondolások és hipotézisek az előbbiben megbeszélt morfológiai alapokra támaszkodnak (DONALD M., Mc. DONALD 1977). Mivel ebben a két dolgozatban és KJAERGAARD J. (1973) nagy összehasonlító dolgozatában az egész mai irodalom méltatásra került, az alábbiakban csak néhány olyan megállapításra reflektálok, amelyeket készítményeim és felvételeim alapján elfogadhatatlannak vagy erősen vitathatóknak tartok. Amikor erre vállalkozom akkor azt is meg kell mondanom, hogy a ma erősen használatos experimentális vizsgálatokat nem tartom meggyőzőknek, mert ezek alapján nem vagy csak megközelítőleg lehet választ adni

azokra a kérdésekre, amelyeket a szerveknek és szöveteknek szoktunk feladni, azért, hogy bizonyos kérdésekre választ, illetőleg magyarázatot kapjunk. Az, amit szöveteltávolítások, idegátvágások után fellépő jelenségek és megfigyelések révén kapunk, csak védekezés a kísérleti állat részéről, kényszer szülte valami, aminek a normális viszonyokhoz vajmi kevés a köze. Az eltávolított, megcsönkített vagy megnyomorított szerkezet válasza, valami olyan féle mint a nagyot halló embernek a válasza a hozzá intézett kérdésre.

A fentiek előrebocsátása után szólni szeretnék a kemoreceptor sejtről, továbbá erről mint érzéksejtről és mint interneuronról. Ezután az efferens szinapszissal és reciprok szinapszissal kapcsolatos megjegyzéseimet szándékom közölni.

Kemoreceptor sejt. Mivel a glomus caroticumot együtt alkotják a kemoreceptor sejtek és a toksejtek magam a glomussejt elnevezést a két sejtfeleség együttes megnevezésére tartom használandónak. Ezért továbbra is a kemoreceptor sejt szó és a toksejt szó használata mellett maradok. A kemoreceptor sejtek között nem látok típusokat, annyit azonban meg kell mondanom, hogy az emberi glomus caroticumban vannak olyan kemoreceptor sejtek, amelyek tele vannak ozmiofil testekkel és viszont elég nagy számban vannak olyanok, amelyekben kevés az ozmiofil test, sőt olyanok is akadnak, amelyekben alig van vagy egyáltalán nincs ozmiofil test.

Magam a látottak alapján még arra sem mernék vállalkozni, hogy az ozmiofil testek nagyságában mutatkozó különbözőség alapján akárcsak két kemoreceptor sejtípust próbáljak elkülöníteni. Azt inkább keresztülvihetőnek tartanám, hogy a toksejteket soroljam típusokba, kettőbe, vagy akár többbe is, mert ezeknél látok egy-két olyan morfológiai bélyeget, amelyek alapján a csoportosítást el tudnám végezni. De mivel az általános felfogás szerint és erre utal a szerkezet és a helyzet is, a toksejtek, a kemoreceptorsejtek támasztékai és lehet, hogy táplálói, ennél fogva az ingertermelésben, ingerfelfogásban és továbbításban nem vesznek részt. A különbözőségekkel nem foglalkozom. Annyit azonban meg kell mondanom, hogy a toksejteknek, a gliasejtekkel való összehasonlítását nem tartom szerencsésnek, mert a gliasejtek sok hosszú nyúlvánnyal bíró testek, amelyek teljesen beburkolják az idegsejteket és az idegrostokat. Különleges ismertető jelük pedig az, hogy tele vannak glikogén granulomokkal. Ezekre pedig a glomus caroticumban a kapott képek vizsgálata alapján gondolni sem lehet.

A kemoreceptor sejt érzéksejt. Nagyon régi, annak idején megalapozott és bizonyított felfogás, hogy a kemoreceptor sejtek érzéksejtek, amelyek a vérgáztartalmának a változásáról tudósítják a magasabb rendű agyközpontokat. A kemoreceptor sejteknek ebbeli tevékenységét igazolják J. F. és C. HEYMANS (1927) experimentális vizsgálatait és az idegátvágások, amelyeket F. DE CASTRO (1928) végzett. Ezt igazolják elsősorban azok a bensőséges és gazdag vérellátást biztosító különleges berendezkedések, amelyek a kemoreceptor sejteknek a vér-

rel kapcsolatos szerepét különösen világossá teszik. Ugyanis az emberi kemoreceptor sejtek között olyan hajszálér és szinusz rendszer terül el, amelyhez fogható más emberi szervben sehol sem lehet találni. Ez amellet szól, hogy a véráramlás változása, illetőleg a vérmennyiségnek a változtatása a gondolat gyorsaságával következhetik be, ha ezt a szervezet összessége megköveteli. Alig a látás határán levő vékony csövecskék szakaszonként terjedelmes hordóyszerű képződményekbe mennek át, amelyek a vér raktározására, esetleg adagolására szolgálhatnak (10. ábra).

A kemoreceptor sejt érzéksejt volta mellett tanúskodnak az ozmiofil testek, ahogy ugyanezek szólnak amellet is, hogy a Grandry-féle testekben az idegrost két oldalán elhelyezkedő sejteket, és a Mergell-féle sejteket érzéksejteknek kell tartanunk (ÁBRAHÁM 1974). Mindezekhez járul a rendkívüli idegrostgazdagság, amely jellemzi a glomus caroticum glomerulusait. Ezzel kapcsolatban nagyon szeretném hangsúlyozni azt, hogy sok gerinces állat glomus caroticumának és az ember hasonló szervének az impregnálása során úgy tapasztaltam, hogy egyetlen olyan emlős állat sincs, amely ideggazdagságban megközelítené az ember glomus caroticumát. Ennek mint minden morfológiai különbözőségnek meg kell, hogy legyen a fiziológiai alapja. Ezért a kemoreceptor sejteket érzéksejteknek kell tartanunk, akkor is, ha feltételezzük, hogy az érzékülésen kívül más funkciót is végezhetnek.

A kemoreceptor sejtek interneuronok. Meg kell mondanom, hogy azzal az elgondolással, illetőleg felfogással, hogy a kemoreceptor sejteket idegsejteknek kell tekinteni, nem tudok egyetérteni. A kemoreceptor sejt nem neuron, és így természetesen nem interneuron. Én egyetlen olyan morfológiai bélyeget sem látok, amelynek alapján a kemoreceptor sejtet neuronnak lehetne, illetőleg kellene nevezni. Mielőtt azonban a neuron jellemző bélyegeiről néhányat szóvá tennék, azt is meg kell mondanom, hogy az elmúlt 27 esztendő alatt igen sok glomus caroticum metszetet impregnáltam, mind az emberi, mind az állati anyagból (kecskebéka, galamb, kutya, patkány, sertés, szarvasmarha, ló), de ezeken eddig még egyet sem találtam olyat, amelynek nyúlványa lett volna (1. ábra). Nemigen tudom elképzelni, hogy a nyúlvány, illetőleg a nyúlványok ha volnának ilyenek, miért ne volnának impregnálhatók és mért ne impregnálódtak volna, ha a kemoreceptor sejtek neuronok. Nagyon különlegesnek és, hogy enyhe kifejezéssel éljek, szokatlannak tartanám azt, hogy akkor, amikor az idegrostok az esetek legnagyobb részében a legélesebb formában tűnnek elő a készítményeken, a nyúlvány, amelyet ma dendrit néven emlegetnek, impregnálás nélkül maradjon. Ezért legnagyobb határozottsággal meg kell mondanom, hogy nem láttam olyan kemoreceptor sejtet, amelynek dendritje lett volna. A dendrit magas fejlettségű sejtnyúlvány, amely a filogenezis folyamán csak később jelenik meg, és ágrendszerének a sokasodásával követi azt az utat, amelyen az állati szervezet haladt a tökéletesedés felé vezető úton. Karakterisztikumai közé tartozik az, hogy a sejtől széles alap-

pal lép ki, egy ideig oldalágak nélkül húzódik tovább, majd faalakúlag elágazik, ahogy ez görög eredetű nevében is (dendron) kifejezésre jut. Az ágakon különösen a vékonyabbakon gyakoriak a várixok és a tüskék, amely utóbbiak szinaptikusan kapcsolódnak hozzá a más neuronokhoz. Az axoplazmában vastagok és élesen szembetűnek a neurotubulusok, a várixokban csoportokba rendeződnek a mitokondriumok. Mindezek a bélyegek hiányoznak a kemoreceptor sejteken. Valaki azt mondhatná, hogy azért nem láttam a kemoreceptor sejt dendritjét, mert nem impregnálódott. Ha az ember látja azt a rengeteg idegrostot, amely egyetlen emberi glomerulus körül és magában a glomerulusban impregnálás után előtűnik, érthetetlennek tartja az ellenvetést. Azonban mivel az idegrendszer impregnálása egyike a legnehezebb mikrotechnikai feladatoknak, mindenkinek jogában áll az efféle kérdés felvetése. Azt azonban lehetetlenségnek tartom, hogy elektronmikroszkóp alatt a sok felvételen ne találkoztunk volna egy-egy dendrit kereszt- vagy hosszszelvényekkel, abban a neurotubulusokkal és a várixokban csoportosuló mitokondriumokkal. Kizártnak tartom, hogy ezek vagy ezek közül legalább egy vagy kettő ne jelentkezett volna azon a rengeteg felvételen, amelyek világszerte készültek és készülnek a különböző állatfajok és az ember *glomus caroticum*-ából. De nem lehet neuronnak tartani a kemoreceptor sejtet, azért sem, mert ennek más a magva, mint a neuronoknak. A neuron magva annyira specifikus és karakterisztikus, hogy az idegsejtet a magról fel lehet ismerni és minden más szöveti sejttől biztosan meg lehet különböztetni. A neuron magva kerek, kromatinja csomócskázott és nagyobb tömegben közvetlenül a maghártya alatt helyezkedik el. A kromatinnak a jellegzetességét a tigroid szemecskék, illetőleg ezeknek a csoportosulása szolgáltatja.

Efferens szinapszisok. Arról, hogy a receptorokban az afferens szinapszisok mellett efferens szinapszisok vannak, már többen megemlékeztek. Azok közül, akik ilyen vonatkozásban úttörő munkát végeztek, SMITH (1956), FLOCK, KIMURA, LUNDQUIST és WERSÄLL (1962), SMITH és RASMUSSEN (1965) nevét kell megemléktenünk. Az Ő munkásságuk nyomán vált ismeretessé, hogy a magasabb rendű emlősök vesztibuláris hámjában két különböző típusú érzősejt helyezkedik el. Ezek közül egyiket első, a másikat második típusú szőrsejt névvel illették. Ezt a megállapítást követte annak a kiderítése, hogy az első típusú szőrsejteket szinte teljesen körülveszi a centripetális idegrost, a gyéren granulált helix, a második típusú szőrsejtek pedig két különböző szerkezetű, egymástól jól elütő idegvégződéssel vannak ellátva. Az egyik szórványosan granulált és az érzősejt plazma membránjával szinaptikus kontaktusban áll. Szerkezetéből ítélve posztzinaptikus. A másik végződés, amely kisebb számban jelentkezik, kör alakú és sűrűn granulált (ENGSTRÖM, ADES, HAWKINS 1965). A végződés kontaktusban áll az érzősejt felületével és az érintkezési területen mind a plazma membránon, mind az axolemmán distinkt megvastagodás látható. Ezt a szinapszis formát efferensnek minősítik. Hogy az emlősök vesztibuláris hámjá kettős beidegzés alatt áll, azt JURATÓ (1962) igazolta be, aki azt tapasztal-

ta, hogy az olivocochlearis nyáláb átvágása után a cochlearis receptorokban a szinaptikus elemek degenerálódnak.

Hasonló problémával foglalkozott HAMA (1969), aki az aranykárász (*Carassius auratus*) halló foltján (macula acustica) végzett vizsgálatai során a receptorsejtek közötti idegkapcsolódásnak és az idegvégződéseknek két formáját találta. Az egyikben mind az idegvégződés, mind a receptorsejt membránjának az elektron denzitása felfokozott. Főleg az axolemmán halmozódik fel nagyobb mennyiségben az elektron dense anyag. A szinaptikus vezikulumok a receptor sejtekben vannak felhalmozva.

A második kapcsolódási formában sem a receptor plazmahártyáján, sem az axolemmán nincsenek olyan specializációk, amilyenek a szinapszisokra általában jellemzők. Az idegvégződés tele van szinaptikus vezikulumokkal, amelyek közül egyesek az interszinaptikus tér felé nyitva vannak. A szinaptikus vezikulumok között kis számmal ugyan, de dense core vezikulumok is vannak.

Ami a két szinapszis formának a működését illeti, HAMAnak a következő, nézetünk szerint helyes elgondolásai vannak. Az első szinapszis forma, ahol a szinaptikus vezikulumcsoportok a receptor sejtben vannak és a vastagodás szembetűnőbb az idegvégződés oldalán mint a receptor sejt oldalán, afferens szinapszis, amelyben az inger a receptor sejtől tevődik át az idegvégződésre. A második szinapszis formában a vezikulum csoportok az idegvégződésben helyezkednek el, következésképpen az ingerátvitel útja az idegvégződésről vezet az érzékejt plazmájába. Ezért a kontaktus efferens szinapszissnak minősül. Működés tekintetében inhibitornak tartható.

ANDERSEN és NAFSTAD (1968), NAFSTAD és ANDERSEN (1970) a Herbst-féle testben két idegrostot látott. Egyik a centrális helyzetű afferens rost, a másikat a belső bunkó lemezrendszerében találták és efferens rostnak minősítették. A Pacini-féle testben a helyzetet ugyanilyenek találta CHOUCHKOV (1971), aki szintén afferens és efferens rostokról beszél. Ő az efferens rostot a külső és belső tok között találta.

Reciprok szinapszis. Nem tudok egyetérteni a szerzőknek azon állításával, hogy a kemoreceptor sejtek egymással és az afferens szinapszisokkal reciprok szinapszisban vannak (DONALD M., Mc. DONALD és Robert MITCHELL 1973). Ha ez így volna, akkor ennek az egymással érintkező kemoreceptorok membránjain és a citoplazmában nyomának kellene lennie. Magam membrán megvastagodást egyetlen esetben láttam, és ezt az axolemma és a kemoreceptor sejt közös membránján találtam, ahol a két membrán összeolvadt, illetőleg junkcióba került, de itt megvan az idegrost, benne a vezikulumok és mitokondriumok (18. ábra). Ezzel szemben a kemoreceptor sejtek között, ahol a szerzők reciprok szinapsziszról beszélnek semmiféle szinaptikus bélyeget nem találtam. Ha pedig a két citolemma pusztá érintkezését szinapszissnak tartjuk, akkor az érintkező kemoreceptor sejtek között mindenütt szinapszist kell feltételeznünk.

IRODALOM

- ADAMS, W. E.: The comparative morphology of the carotid body and carotid sinus. Thomas, Springfield, Illinois (1958).
- ANDERSCH, C. A.: Tractatio anatomico-physiologica de nervis humani corporis aliquibus, quam edidit Ernst. Philipp. Andersch, Pars II. Dissertationis inauguralis. Regiomonti: A. Fasch p. 132 (1797).
- ARNOLD, J.: Ueber die Structur des Ganglion intercaroticum. Virchows Arch. Path. Anat. **33**, 190—209 (1865).
- ÁBRAHÁM, A.: Über das Nervensystem des glomus caroticum bei Menschen Acta. Zool. Univ. Szeged **1**, 1—50 (1942).
- ÁBRAHÁM, A.: Beiträge zur Kenntnis der Interoreceptoren im Bereiche der cardiovascularen Systems. Acta Universitatis Szegediensis (Acta biologica) **4**, 179—202 (1958).
- ÁBRAHÁM, A.: Die mikroskopische Innervation des Herzens und der Blutgefäße von Vertebraten. Akadémiai Kiadó, Budapest (1964).
- ÁBRAHÁM, A.: Electron microscopic investigation on the human carotid body (preliminary communication) Z. mikr.-anat. Forsch. **79**, 309—315 Leipzig (1968).
- ÁBRAHÁM, A.: Species characteristics in the structure of the nervous system in the carotid body R. W. Torrance: Arterial chemoreceptors. Oxford et Edinburgh: Blackwell. p. 57—62 (1968).
- ÁBRAHÁM, A.: Microscopic Innervation of the heart and blood vessels in Vertebrates including Man. Akadémiai Kiadó and Pergamon Press. Budapest — Oxford (1969).
- ÁBRAHÁM, A.: Elektronmikroskopische Untersuchungen an menschlichen Karotis Körpern. Z. mikr.-anat. Forsch **81**, 413—452 (1969).
- ÁBRAHÁM, A.: Electron microscopic observation on the medial neurosecretory cells in the brain of the water beetle (*Dytiscus marginalis*) Zschr. mikr.;anat. Forsch **80**, 469—484 Leipzig (1969).
- ÁBRAHÁM, A.: Ultrastructural investigations on human carotid bodies Acta. Biol. Univ. Szeged **16**, 97—113 (1970).
- ÁBRAHÁM, A.: Recherches ultrastructurales sur les terminaisons nerveuses du «Corpuscule carotidien» humain. 54 Congrès (Sofia, 30 mars- 3 avril 1969) Bulletin de l'Association des Anatomistes Paris **146**, 393—400 (1970).
- ÁBRAHÁM, A.: Structure of synapses in the Supraoesophageal Ganglion of the Water Beetle (*Dytiscus marginalis*) Z. mikr.-anat. Forsch. Leipzig **99**, 226—238 (1976).
- ÁBRAHÁM, A.: Ultrastrukturelle Untersuchungen an der Wachshaut von Enten unter besonderer Berücksichtigung der Grandrischen und Herbstschen Körper. Z. mikr.-anat. Forsch. Leipzig **92**, 81—118 (1978).
- BISCOE, T. J. et W. E. STEHBENS: Electron microscopic observations on the carotid body. Nature (Lond.) **208**, 708—709 (1965).
- BISCOE, T. J. and W. E. STEHBENS: Ultrastructure of the carotid body. J. Cell. Biol. **30**, 563—578 (1966).
- BISCOE, T. J. and W. E. STEHBENS: Ultrastructure of the denervated carotid body. Quart. J. exp. Physiol. **52**, 31—36 (1967).
- BISCOE, T. J., A. LALL et S. R. SAMPSON: Electron microscopic and electrophysiological studies on the carotid body following intracranial section of the glossopharyngeal nerve. J. Physiol. (Lond.) **208**, 133—152 (1970).
- BOYD, J. D.: Observations on the human carotid sinus and its nerve supply. Anat. Anz. **84**, 386—399 (1937).
- de CASTRO, F.: Sur la structure et l'innervation de la glande intercarotidienne (glomus caroticum) de l'homme et des mammifères, et sur un nouveau système d'innervation autonome de nerf glossopharyngien. Trab. Inst. Cajal Invest. Biol. **24**, 365—432 (1926).
- de CASTRO, F.: Sur la structure et l'innervation du sinus carotidien de l'homme et des mammifères. Nouveau faits sur l'innervation et la fonction du glomus caroticum. Études anatomiques et physiologiques. Trab. Inst. Cajal Invest. biol. **25**, 331—380 (1928).
- de CASTRO, F.: Nuevas observaciones sobre la innervacion de la region carotidea. Los quimos y pressoreceptores Trab. Inst. Cajal. Invest. biol. Univ. Madrid. **32**, 297—384 (1940).
- de CASTRO, F.: Sur la structure de la synapse dans le chemorecepteurs: leur mecanisme de excitation et role dans la circulacion sanguine locale. Acta Physiol. Scand. **22**, 14—43 (1951).
- de CASTRO, F. and M. RUBIO: The anatomy and innervation of the blood vessels of the carotid body and the role of chemoreceptive reactions in the autoregulation of the blood flow. R. W. Torrance: Arterial Chemoreceptors. Oxford and Edinburgh: Blackwell 267—276 (1968).

- DEARNALEY, D. P., M. FILLENZ and R. I. WOOD: The identification of dopamine in the carotid body of the rabbit; in "The Proceedings of the Wates Foundation Symposium on Arterial Chemoreceptors" ed R. W. Torrance, Oxford (Edinburgh: Blackwell Sci. Publ.) (1968).
- DONALD, M., Mc. DONALD and ROBERT A. MITCHELL: The innervation glomus cells, ganglion cells and blood vessels in the rat carotid body: a quantitative ultrastructural analysis. *Journal of Neurocytology* **4**, 177—230 (1975).
- DONALD M., Mc. DONALD: Role of glomus cells as dopaminergic interneurons in the chemoreceptive function of the carotid body. *Adv. Biochem. Psychopharmacology*, **16**. New York: Costa and G. L. Gessa, Raven Press (1977).
- ECCLES, J. C.: Presynaptic inhibition in the central nervous system. *Acta Physiol. Acad. Sci. Hung.* **26**, 163—180 (1965).
- ENGSTRÖM, H., C. A. HAMBERGER, H. HOLMER and N. S. RIGNELL: The carotid body. *Acta otolaryng.* (Stockh.) **48**, 379—389 (1957).
- ENGSTRÖM, H., and J. WERSÄLL: The ultrastructural organisation of the organ Corti and of the vestibular sensory epithelia. *Exp. Cell. Res. Suppl.* **5**, 460 (1958).
- ENGSTRÖM, H.: On the double innervation of the sensory epithelia of the inner ear. *Acta otolaryng.* **49**, 109 (1958).
- ENGSTRÖM, H.: The innervation of the vestibular sensory cells. *Acta oto-laryng. Suppl.* **163**, 30 (1961).
- ENGSTRÖM, H., H. W. J. E. ADES and J. R. HAWKINS: The vestibular sensory cells and their innervation. *Modern Trends in Neuromorphology. Budapest Symposia Biologica Hungarica.* **5**, 21—41 (1965).
- EYZAGUIRRE, C., H. KOYANO and J. R. TAYLOR: Presence of acetylcholine and transmitter release from carotid body chemoreceptors. *J. Physiol. (Lond.)* **178**, 463—476 (1965).
- EYZAGUIRRE, C. et P. ZAPATA: Transmission chimique de l'excitation au niveau des chemorecepteurs carotidiens. *Actualités neurophysiol.* **8**, 73—88 (1968).
- EYZAGUIRRE, C., and P. ZAPATA: A discussion of possible transmitter or generator substances in carotid body chemoreceptors; in "The Proceedings of the Water Foundation Symposium on Arterial Chemoreceptors" ed. R. W. Torrance, Oxford (Edinburgh: Blackwell Sci. Publ.) (1968).
- FLOCK, A., R. KIMURA, P. G. LUNDQUIST and J. WERSÄLL: Morphological basis of directional sensitivity of the outer hair cells in the organ of Corti. *J. acoust. Soc. Amer.* **34**, 1351 (1962).
- FUCHS, E.: Zur chirurgischen Behandlung des Bronchial. Asthma. *Med. Welt.* **14**, 665—669 (1965).
- GANZ, P.: Die Extirpation des Glomus caroticum zur Behandlung des Asthma bronchiale. *Med. Welt.* **14**, 669—675 (1965).
- GARNER, C. M. and D. DUNCAN: Observations on the fine structure of the carotid body. *Anat. Rec.* **130**, 691—709 (1958).
- GRAY, K. G. and K. G. WATKINS: Electron microscopy of taste buds of the rat. *Z. Zellforsch.* **66**, 593—595 (1965).
- GREEN, M. A.: Observations on glomectomised asthmatic patients. *Ann. Allergy.* **23**, 213—217 (1965).
- GRIMLEY, P. M. and G. G. GLENNER: Histology and ultrastructure of carotid body paragangliomas. Comparison with the normal gland. *Cancer (Philad.)* **20**, 1473—1488 (1967).
- GRIMLEY, P. M. and G. G. GLENNER: Ultrastructure of the human carotid body. A perspective on the mode of chemoreception. *Circulation* **37**, 648—665 (1968).
- HALLER, A. von.: *Cerebrum. Nervi. Musculi, Tomus quartus. Elementa physiologia corporis humani.* Lausanne: Grasset. p. 256 (1762).
- HAMA, K.: A study on the fine structure on teh saccular macula of the gold fish. *Z. Zellforsch.* **94**, 155—174 (1969).
- HESS, A.: Electron microscopic observations of normal and experimental cat carotid bodies. R. W. Torrance: *Arterial Chemoreceptors.* Oxford and Edinburgh: Blackwell p. 51—54 (1968).
- HEYMANS, C. and J. J. BOUCKAERT: Dissociation des deux sensibilités réflexogènes de la bifurcation carotidienne: Sensibilité chimique et sensibilité à la pression. *C. R. Soc. Biol. (Paris)* **112**, 1240—1243 (1933).
- HEYMANS, C. and E. NEIL: *Reflexogenic areas of the cardiovascular system.* London: Churchill. Lt. (1958).
- HOLLINSHEAD, W. H.: The origin of the nerve fibers to the glomus aorticum of the cat. *J. comp. Neurol.* **71**, 417—426 (1939).

- HOLLINSHEAD, W. H.: Chromaffin tissue and paraganglia. *Quart. Rev. Biol.* **15**, 156—171 (1940).
- HOLLINSHEAD, W. H.: A comparative study of the glomus coccygeum and the carotid body. *Anat. Rec.* **84**, 1—16 (1942).
- HOLLINSHEAD, W. H.: A cytological study of the carotid body of the cat. *Am. J. Anat.* **73**, 185—213 (1943).
- HOLLINSHEAD, W. H.: Effects of anoxia upon carotid body Morphology. *Anat. Rec.* **92**, 255—261 (1945).
- HÖGLUND, R.: An ultrastructural study of the carotid body of horse and dog. *Z. Zellforsch.* **76**, 568—576 (1967).
- HRISTÓ NIKOLOV CHOUCHKOV: Ultrastructure of Pacinian Corpuscles in Man and Cats. *Z. Mikr.-anat. Forsch.* **83**, 17—32 (1971).
- ITO, T.: On the origin of the carotid body in the rabbit. *Okajimas Folia anat. jap.* **23**, 117—130 (1950).
- JOELS, N. and E. NEIL: The idea of a sensory transmitter; in "The Proceedings of the Wates Foundation Symposium on Arterial Chemoreceptors" ed. R. W. Torrance. Oxford (Edinburgh: Blackwell Sci. Publ.) (1968).
- JURATO, S.: Efferent fibres to the sensory cells of Cortis organ. *Exp. Cell. Res.* **27**, 162—164 (1962).
- KJAEERGAARD JOHAN: Anatomy of the Carotid Glomus and Carotid Glomus like Bodies (Non Chromaffin Paraganglia) With elektron Microscopy and Comparison of Human Foetal Carotid Aorticopulmonary Subclavian, Tympanojugular, and Vagal Glomera F.A.D.L's Forlag 1973. Copenhagen. Arhus. Odense.
- KIMURA, R. and J. WERSÄLL: Termination of the olivocochlear bundle in relation to the outer Hair cells of the organ of Corti in *Guinea pig*. *Acta oto-laryng.* **55**, 11—32 (1962).
- KNOCHE, H.: Beiträge zur Kenntnis der Gefäßversorgung der aortico-pulmonalen Glomera. *Z. mikr.-anat. Forsch.* **74**, 283—295 (1966).
- KOBAYASHI, S.: Fine structure of the carotid body of the dog. *Arch. Histol. jap.* **30**, 95—120 (1968).
- KOBAYASHI, S. and M. UEHARA: Occurrence of afferent synaptic complexes in the carotid body of the mouse. *Arch. histol. jap.* **32**, 193—201 (1970).
- de KOCK, LIL L.: The intra-glomerular tissues of the carotid body. *Acta anat. (Basel)* **21**, 101—116 (1954).
- de KOCK, LIL L.: The carotid body system of the higher vertebrates. *Acta anat. (Basel)* **37**, 265—279 (1959).
- de KOCK, LIL L. and A. E. G. DUNN: Ultrastructure of carotid body tissue as seen in serial sections. *Nature (Lond.)* **202**, 821—822 (1964).
- de KOCK, LIL L. and A. E. G. DUNN: An electron microscopic study of the carotid body. *Acta anat. (Basel)* **64**, 163—178 (1966).
- de KOCK, LIL L. and A. E. G. DUNN: Electron microscopic investigation of the nerve-endings in carotid body; in "The Proceedings of the Wates Foundation Symposium on Arterial Chemoreceptors" ed. R. W. Torrance. Oxford (Edinburg: Blackwell Sci. Publ.) (1968).
- KOHN, A.: Über den Bau und die Entwicklung der sog. Carotis drüse. *Arch. mikr.-anat.* **56**, 81—148 (1900).
- LEVER, J. D. et J. D. BOYD: Osmiophile granules in the glomus cells of the rabbit carotid body. *Nature (Lond.)* **179**, 1082—1083 (1957).
- LEVER, J. D., P. R. LEWIS et J. D. BOYD: Observations on the fine structure and histochemistry of the carotid body in the cat and rabbit. *J. Anat. (Lond.)* **93**, 478—490 (1959).
- LUSCHKA, H.: Ueber die drüsenartige Natur des sogenannten Ganglion intercaroticum. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin* 405—414 (1862).
- MARCHAND, F.: Beiträge zur Kenntnis der normalen und pathologischen Anatomie der Glandula carotica und der Nebennieren. *Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medicin* **1**, 536—581 (1891).
- MEIJLING, H. A.: Bau und Innervation von Glomus caroticum und Sinus caroticus. Eine Untersuchung unter Benutzung spezifischer Nervenfärbungsmethoden. *Acta neerl. Morph.* **1**, 193—288 (1938).
- MURATORI, G.: Contributo istologico all'innervazione della zona arteriosa glomo carotidea. *Arch. ital. Anat. Embriol.* **33**, 421—442 (1933).
- MURATORI, G.: Contributi morfologici allo studio dei recettori aortico-arteriosi dei riflessi cardipressoregolatori. *Arch. ital. Anat. Embriol.* **38**, 387—427 (1937).
- NAFSTAD, P. H. et A. E. ANDERSON: Ultrastructural investigation of the innervation of the Herbst corpuscle. *Z. Zellforsch. Mikr.-anat.* **103**, 109—114 (1970).

- NAKAYAMA, K.: Die Chirurgie des Glomus caroticum bei Asthma bronchiale. Münch. Med. Wschr. **103**, 181—185 (1961).
- NAKAYAMA, K.: Surgical removal of the carotid body for bronchial asthma. Dis. Chest **40**, 595—604 (1961).
- NEIL, E.: Chemoreceptor areas and chemoreceptor circulatory reflexes. Acta physiol. scand. **22**, 54—65 (1951).
- NIEDERMÜLLER, F. and W. WILTNER: Zur Indikationsstellung der Glomektomie bei Asthma bronchiale. Autorreferate der Vorträge zum Allergiekongreß 18—20. Juni, Dresden (1965).
- NIEMI, M. and K. OJALA: Cytochemical demonstration of catecholamines in the human carotid body. Nature **203**, 539—540 (1964).
- PALKAMA, A.: Histochemistry and electron microscopy of the carotid body. Ann. Med. exp. Fenn. **43**, 260—266 (1965).
- PEASÉ, D. C. and T. A. QUILLIAM: Electron microscopy of the Pacinian corpuscle. Biophys. Biochem. Cytol. **3**, 331—342 (1957).
- PICK, J.: The discovery of the carotid body. J. Hist. Med. allied Sci. **14**, 61—73 (1959).
- PRYSE-DAVIES, J., I. M. P. DAWSON and G. WESTBURY: Some morphologic, histochemical, and chemical observations on chemodectomas and the normal carotid body, including a study of the chromaffin reaction and possible ganglion cell elements. Cancer (Philad.) **17**, 185—202 (1964).
- RABL, H.: Die Entwicklung der Carotisdrüse beim Meerschweinchen. Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte **96**, 315—339 (1922).
- REES, P. M.: The distribution of biogenic amines in the carotid bifurcation region. J. Physiol. (Lond.) **193**, 245—253 (1967).
- ROGERS, D. C.: Possible baroreceptor nerve endings in the vicinity of the amphibian carotid body labyrinth. Acta Anat. **57**, 253—266 (1964).
- ROGERS, D. C.: The development of the rat carotid body. J. Anat. (Lond.) **99**, 89—101 (1965).
- ROSS, L. L.: An electron microscopic study of carotid body chemoreceptors. Anat. Rec. **127**, 481 (1957a).
- ROSS, L. L.: A cytological and histochemical study of the carotid body of the cat. Anat. Rec. **129**, 433—455 (1957b).
- ROSS, L. L.: Electron microscopic observations of the carotid body of the cat. J. Biophys. Biochem. Cytol. **6**, 253—262 (1959).
- ROSS, L. L.: Electron microscopic studies of the normal and denervated mouse carotid body. Anat. Rec. **157**, 313 (1967).
- SETO, H.: Über zwischen Aorta und Arteria pulmonalis gelegene Herzparaganglien. Z. Zellforsch. **22**, 213—231 (1935).
- SIMÁRSZKY, J. and K. LAPIS: Ultrastructure of the carotid body in bronchial asthma. Acta morph. Acad. Sci. Hung. **18**, 167—181 (1970).
- SMITH, CHRISTIANNA: The origin and development of the carotid body. Amer. J. Anat. **34**, 87—131 (1924).
- SEDLUND, H. A., L. I. HENDERSON, W. S. PAYNE and W. S. FOWLER: Glomectomy for chronic asthma. Mayo Clinic Proc. **40**, 895—897 (1965).
- TAMURA, O.: Die Folgen der Nervendurchschneidung am Entenschnabel. Arch. Entwicklungsmech. **51**, 552—574 (1922).
- TAVBE, H. W. L.: Dissertatio inauguralis de vera origine nervi intercostalis. Göttingen: Vandenhoeck p. 20 (1743).
- TORRANCE, R. W.: The nature of the transmitter, R. W. Torrance: Arterial Chemoreceptors. Oxford and Edinburg: Blackwell p. 15—20 (1968).
- TRAMEZZANI, J. H., SARA CHIOCCIO and G. F. WASSERMANN: A technique for light and electron microscopic identification of adrenalin and noradrenalin-storing cells. J. Histochem. Cytochem. **12**, 890—899 (1964).
- VAJDA, A., S. DUCA and A. LÁZÁR: Zur Innervation des Glomus caroticum des Menschen. Anat. Anz. **118**, 171—177 (1966).
- WATZKA, M.: Über die Entwicklung des Paraganglion caroticum der Säugetiere. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **108**, 61—73 (1938).
- WERSÄLL, J.: Studies on the structure and innervation of the sensory epithelium of the cristae ampullares in the guinea pig. Acta oto-laryng. Suppl. **126**, 1—85 (1956).
- WHITE, E. G.: Die Struktur des Glomus caroticum, eine Pathologie und Physiologie und seine Beziehung zum Nervensystem. Beitr. path. Anat. **96**, 177—227 (1935—36).
- WILIS, A. G. Ex. J. D. TANGE: The argentophil cells of the human carotid body. Amer. J. Anat. **105**, 141—163 (1959).
- WITZLEB, E.: Physiologie des Glomus caroticum. Med. Welt. (Stuttg.) **21**, 237—262 (1970).

- ZAPATA, P., A. HESS, E. L. BLISS and C. EYZAGUIRRE: Chemical electron microscopic and physiological observations on the role of catecholamines in the carotid body. *Brain Res.* **14**, 473—496 (1969).
- ZAPATA, P., A. HESS and C. EYZAGUIRRE: Reinnervation of carotid body and sinus with superior laryngeal nerve fibers. *J. Neurophysiol.* **32**, 215—228 (1969).