

# A SYNAPSISOK SZERKEZETE A FÜRGEGYÍK (LACERTA AGILIS L.) NAGYAGYKÉRGÉBEN\*

Írta:

ÁBRAHÁM AMBRUS

(József Attila Tudományegyetem Állattani Tanszéke, Szeged)

A tulajdonképpeni agykéreg a gyíkoknál jelenik meg először, bár már a kétéltűek előagyának a dorzális részében is vannak sejtsoportosulások, amelyeket az agykéreg előfutárainak lehet tekinteni.

A gyíkok agykérgében a ventriculus lateralis falától kiindulólág az agy felszíne felé haladva első réteg az endyma sejtek rétege, amely egyetlen sejtsorból áll. A sejtek hengeresek. Minden sejt egy endyma rostban folytatódik, amely az agy állományában felfelé haladva, gazdagon elágazik. Az ágak az egyes rétegeken áthaladnak és végfejecskék formájában az agy felszínén végződnek. Az endyma rostok GOLGI szerint impregnált készítményeken olyan tömegesen szoktak megjelenni, hogy a kéregnek a többi rétegeit szinte teljesen elfedik. Az endyma sejtek rétegére a velőréteg következik.

A velőréteg hosszában futó velőhüvelyes idegrostokból áll. Ezek részben a kéreg idegsejtjeinek a neuritjei, részben centripetális rostok, amelyek az agy más tájékain főleg a szagló agyban erednek és a kéregben végződnek. A velőrétegre a piramis-sejtek rétegei következnek.

A piramis-sejtek több réteget alkotnak. Nevüket piramishoz hasonló alakjuktól kapták. Sejttestük háromszögletű. A háromszög alapja az agykamra felé tekint. A sejtnek az agyfelszín felé irányuló és megnyúló része egy vastag dendritbe, az úgynevezett csúcsdendritbe fut ki, amely igen gazdagon elágazik. Az ágak, amelyek fokozatosan elvékonyodnak, a külső molekuláris rétegbe lépnek és ebben végződnek. A piramis-sejt alapjából a közép tájékon ered a neurit és a két sarokból a két bazális dendrit. Az utóbbiak gazdagon elágaznak és erősen elvékonyodó végágaik a mély molekuláris réteget alakítják ki (KRAUSE, 1921).

A piramis-sejtek rétegében a tipikus piramis-sejteken kívül más sejtformák is vannak, természetesen jóval kisebb számban. Ilyen sejtformák a háromszögletű sejtek, amelyek csúcsa az agykamra felé, két bazális fődendritje az agy felülete felé irányul. A piramis-sejtek között bipoláris sejtek is vannak, amelyek a kéregnek főleg a dorzális és laterális részén fordulnak elő. A piramis-sejtek rétegére a külső molekuláris réteg következik.

A külső molekuláris réteg túlnyomó részben a csúcsdendritek elágazásából keletkező végágakból és centripetális rostokból áll. A rétegben a rostokon, illetőleg a rostvégeken kívül ritkán, de nagyobb terjedelmű bipoláris sejteket is lehet látni, amelyeknek hossz tengelye párhuzamos az agy felszínével. A kéreg külső rétege a tangenciális réteg.

\* Elhangzott az Állattani Szakosztály 1972. június 2-án tartott 635. ülésén.

A tangenciális réteg az agy felületével párhuzamosan futó finom velőtlen rostokból áll. A rostok egy része centripetális rost, a másik azoknak a neuriteknek az ágaiból adódik, amelyek a piramis-sejtekből erednek. Ugyanis nem minden piramis-sejt neuritje irányul a velőréteg felé, hanem olyanok is vannak, amelyek visszahajolnak, a külső molekuláris rétegbe lépnek, itt elágaznak és az ágak a tangenciális rétegben végződnek.

Hogy a gyíkok agykérgét alkotó neuronok synapticus kapcsolódásainak a formáit megismerjük, a füрге gyík agykérgén elektronmikroszkópos vizsgálatokat végeztünk.

### Vizsgálati anyag, módszerek

A vizsgálat céljára a telencephalon dorzális részéből kis darabokat vágunk, ezeket MILLONING szerint pufferolt ozmiumsavban rögzítettük, fokozatosan emelkedő koncentrációjú alkoholban víztelenítettük és araldidba ágyaztuk. Az anyagból L.K.B. ultramikrotommal metszeteket készítettünk, és ezeket TESLA D 242 és JEM 6 elektronmikroszkópokkal tanulmányoztuk. A vizsgálatok egy részét a Magyar Tudományos Akadémia Tihanyi Biológiai Kutató Intézetében, a másikat a Szegedi Orvostudományi Egyetem Biokémiai Intézetének elektronmikroszkópos laboratóriumában végeztük. Az alábbiakban az idegsejtekre és synapsisokra vonatkozó megfigyeléseink eredményeit foglaljuk össze.

### Idegsejtek

Az idegsejtekre jellemző a keskeny, szegélyszerű cytoplasma (pericarion), a centrális helyzetű kerekded mag, továbbá a nyúlványok, a neurit és a dendritek. A cytoplasmában különböző ciszterna rendszerek formájában jelentkezik az endoplasmaticus reticulum, amely a sejt legterjedelmesebb organellumának tekintendő. Alakja, megjelenési formája, az egyes ciszternáknak a terjedelme, lefutása, kapcsolódása a különböző sejtekben igen különböző és esetenként sajátosan speciális képet mutat. Vannak esetek, amikor egyes ciszterna szakaszok rendkívüli módon kiszélesednek és igen tág üregeket formálnak. Mások a hosszúságban egyforma és átmérőben is nagyjából azonos, egyenes lefutású üregek, illetőleg üregrendszerek egymás mellé rendeződve a lant húrjaira emlékeztető formát mutatnak. Vannak esetek, amikor a reticulumnak az egyes csövei aránylagosan szűk lumenűek, de helyenként kisebb-nagyobb mérvű tágulatokat mutatnak. Az így kialakult ciszterna szakaszok, amelyeken a tágulatok és szűkületek egymással szabálytalanul váltakoznak, esetenként hullámos formát vesznek fel, és egymással párhuzamosan húzódó csőrendszereket formálnak. A ciszternák között néha kerekded, vékony fallal határolt képződmények jelennek meg, amelyeknek centrális állományában igen apró és csak kis mértékben elektron-dense szemecskéket lehet látni (1. ábra).

A cytoplasmában különleges helyet foglalnak el a Golgi-féle komplexek. Meg kell mondanunk, hogy a vizsgálataink során, amelyek sokféle agyra és ennek majdnem minden szakaszára kiterjedtek, annyi Golgi komplexet, mint a füreggyík agykérgi idegsejtjeiben sehol sem találtunk. Vannak mikroszkópi képek, amelyeken 5–6, sőt több érdekes és specifikus formációt mutató

Golgi complexet lehet látni. Ezekre általában jellemző, hogy a vesiculáris csoportozat fejlettebb és gazdagabb, mint a tubuláris szakasz. A vesiculumok nagyok, tökéletesen kerek formát mutatnak, és a sok egyforma méretű üres vesiculumhoz a mező szélén nagy elektronvilágos hólyagok szegődnek. A vesiculumoknak a sokasága, konformitása, a nagyméretű hólyagok társulása, a rövid, vastag csövek és az üregrendszer gazdag volta amellettszól, hogy a gyíkoknál az agyi Golgi complexnek különleges szerepe lehet. Természetesen az is lehetséges, hogy éppen a rendkívül érzékeny és hihetetlen gyorsan mozgó fürgegyíknál jelentkeznek ezek a bélyegek (2. ábra).

A cytoplasmában mind pericarionban, mind a dendritekben nem nagy számban, de éles formában és aránylagosan nagy méretben jelennek meg a multivesiculáris testek. Általában kerekdedek vagy hosszúkásak, faluk vastag, homogén, és belsejükben egymástól jól elhatárolva több aránylag egyforma méretű vesiculumot lehet látni. Az utóbbiak egymással nem érintkeznek, stromájuk laza szerkezetű.

A cytoplasmában tömegesen láthatók a ribosomák. Helyzetük és csoportosulásuk különböző. Vannak mikroszkópi képek, amelyekben a ribosomák az endoplasmaticus cyszternák mellett sorokba rendeződve pontosan követik az utóbbiak lefutását. Az ilyen képek mellett azok sem ritkák, amelyekben a ribosomák csoportokat alkotnak, sőt az általános helyzet az, hogy ugyanazon a képen mind a két formáció egyformán megtalálható. A csoportok közepében szinte egymást éri a ribosomák, de a széle felé erősen megritkúlnak (1. ábra).

Mind a pericarionnak, mind a nyúlványoknak jellegzetes alkotó részei a mitochondriumok. A cristás típusba tartoznak. Szerkezetükben jól megkülönböztethető a kettős membrán és a centrális matrix, amelyben a belső membrán betűródése révén keletkező cristák kerge és központi világos része mindig élesen jelenik meg. A cristák között itt is, mint általában a mitochondriumokban mindenütt, elektron-világos matrix állományt látunk. A mitochondriumok alakja rendkívül érdekes és változatos. A legtöbb közülük a szokásos ellipszoid, illetőleg ellipszis formát mutatja, bár helyenként olyanok is akadnak, amelyek inkább a szferikus típusba sorolhatók. Ezek mellett nem ritkák a különleges formák. Említésre méltók azok, amelyek szélességben, vagy hosszúságban mutatnak abnormitást. Főleg a hosszirányban való túlzott növekedés látszik a gyakoribb jelenségnek. Nem ritkák a kifli és a pásztorbot alakok. Ritkák azok a formák, amelyek osztódásra utalnak. A cristák alakja, mérete és iránya sokféle, csoportosulásuk különleges (3. ábra).

A sejtmag általában nagy, a sejtnék szinte a háromnegyed részét teszi ki. Elektron-dense szemecskézett test, amelyet olykor csak igen vékony pericarion szegély vesz körül. Állománya laza, a chromatin rögök formátlanok, helyenként nagyobb csomókat alkotnak. A magban rendszeresen excentrikusan helyezkedik el a magvacska. Alakja szabálytalan, néha kerekded. Állománya jóval elektron-densebb mint a magé, sűrűn egymás mellé rendeződő kerekded csomókból áll. A magot jól kivehető kettős maghártya veszi körül. A kettő közötti terület aránylagosan széles és minden esetben élesen szembetűnő. A két maghártya itt is, mint általában, helyenként egymáshoz simul, majd megszakad. Ezeken a helyeken látszanak a magpórusok (4. ábra).

A neurit változó átmérőjű és egyenletes vastagságú nyúlvány, amelyet az élesen szembetűnő, de aránylagosan vékony és homogén axolemma a szomszédos szövetelemek felé, elsősorban a többi neuritek felé élesen elhatárol.

Az axoplasmában, ha nem is mindig, láthatók a különböző vastagságú és általában hosszában futó neurofilamentumok. A neurofilamentumok között olyanok is vannak, amelyek lefutása nem párhuzamos az axon tengelyével. A neurit specialis alkotó részei a synapticus vesiculumok. Ez utóbbiak kerekded üres hólyagok, amelyek az axon terminálisok legnagyobb részét teljesen kitöltik, esetenként a presynapticus hártya tájkára szorítkoznak. Ilyen vesiculum tömeg a dendritekben soha sem fordul elő. Ez a bélyeg adja a lehetőséget arra, hogy a különböző méretű dendriteket meg tudjuk különböztetni a neuritektől, és hogy a synapsisok kapcsolódásainak, illetőleg a kontaktusoknak a különböző formáiban el tudjunk igazodni (3. ábra).

A dendritek igen különböző alakú és terjedelmű sejtnyúlványok. Szerkezetük egyezik a cytoplasmáéval. Állományuk laza. Jellemzik a hosszában és keresztben húzódó neurotubulusok és helyenként a multivesiculáris testek. Synapticus vesiculumok nincsenek, bár helyel-közzel nagyon kis számban ugyan, de ezek is megjelennek. A hártya (dendrolemma) jól szemebetűnő. Az átmérő ingadozó.

### Synapsisok

Az agykéregre és itt elsősorban a rostos rétegekre jellemzők a synapticus kontaktusok. Ezeknek a száma általában nagy. Egy-egy felvételünkön 4–6 sőt esetlegesen több synapsist is meg lehet különböztetni. Szerkezetileg vegyi synapsisok, amelyeknek alkotó részei, PALADE és PALAY (1954), ESTABLE RESSING és ROBERTIS (1954), PALAY (1956, 1958). FERNANDEZ MORAN és BROWN (1958), ROBERTIS (1955–1958–1959), LORENZO (1959), ROBERTIS és IRALDI (1961), WHITTACKER és GRAY (1962), LOOS (1963), VESTRUM (1966) és JONES (1969) szerint a presynapticus plasma, a presynapticus membrán, a synapticus tér, a postsynapticus membrán és a postsynapticus p<sub>2</sub> sma (5 ábra).

A presynapticus plasma alkotó részei a presynapticus organellumok. Ezek közé tartoznak a synapticus vesiculumok, a mitochondriumok, továbbá a neurofilamentumok. A synapticus vesiculumok közül a legnagyobb mennyiségben jelennek meg az üres vesiculumok, amelyeknek a nagysága 250–600 Å között ingadozik. Érdekes, hogy anyagunkon nemesak az axonterminálisok vannak tele synapticus vesiculumokkal, hanem az axonoknak ama részei is, amelyek nem tartoznak synapsishoz. A neuritoknak synapticus vesiculumokkal való teltsége állatunk nagyagyára különösen jellemző. Nincs kizárva, sőt valószínűnek látszik, hogy vesiculumokban való különleges gazdagság az oka annak, hogy ez az állat, mint már említettük, olyan mozgékony és annyira érzékeny. Ha ugyanis a synapticus vesiculumok szállítják a transmitter anyagot, akkor ez természetes, hiszen a gyors mozgásokhoz sok ingerre és az inger útjának a felszabadításához, illetőleg a postsynapticus membrán depolarizálásához sok transmitter anyagra van szükség. Akkor, amikor a fürgegyíknak az agykérgét rögzítettük, mindjárt az volt a gondolatunk, hogy itt a vesiculumszámának gazdagabbnak és sűrűbbnek kell lennie, mint más, lassabban és lomhábban mozgó állatoknál. Sőt arra is gondoltunk, és ezt most is nagyon valószínűnek tartjuk, hogy az ökológiai viszonyok és általában az évszakok nagyobb mérvű befolyást gyakorolhatnak a synapticus vesiculumok helyére, számára és a hozzájuk kapcsolódó acetylcholin mennyiségére. A vesiculumok

a synapticus membrán közvetlen közelében néminemű csoportosulást (cluster) mutatnak.

A presynapticus plasmában a synapticus vesiculumok mellett olykor 1000 Å vastagságú elektron dense vesiculumokat is lehet látni. Ezek lényegében változó nagyságú, gömbalakú elektronopak testek. Jellemzi őket a finom struktúráltság és az osmium tetraoxiddal való intenzív pozitív reakció. Három típusukat szokták megkülönböztetni. Az elsőbe tartozók átmérője 2000–5000 Å között váltakozik. Ide tartoznak a mellékvese velőállományának a vesiculumai. A második típusba tartozók átmérője 800–1000 Å. Ilyeneket látunk a sympatheticus idegsejteknek és általában az idegsejteknek a pericarionjában és axonterminálisaiiban. Sokan úgy vélik, hogy ezek a leggyakoribb dense-core típusú vesiculumok. A harmadik típusba 450 Å nagyságú, egyszerű vagy kettős szemcse tartalmú vesiculumokat sorolják, amelyek főleg a postganglionáris neuronokban gyakoriak. A mi anyagunkon az axonterminálisokban láthatók dense-core vesiculumok, és ezek megítélésünk szerint a második típusba tartoznak (6. ábra).

A presynapticus protoplasmának egyik jellegzetességeként szokták emlegetni, hogy benne a mitochondriumok felhalmozódnak, és a presynapticus hártya közelében csoportosulnak. Ez a megállapítás anyagunkra egyáltalán nem vonatkoztatható. Jónéhány synapsist átvizsgáltunk, és úgy találtuk, hogy a mitochondriumok száma 0 és 3 között ingadozik. Nagyjából egyformának találtuk a 0 és az 1-es számú előfordulást. Kevés volt a 2-es és még kevesebb a 3-as.

A presynapticus protoplasma organellumai közül felvételeinken a legkevésbé tűntek elő a neurofilamentumok. Véleményünk szerint ennek az okát abban kell keresnünk, hogy ezeknek a finom rostozatoknak a darabjai a felismerhetetlenségig elkeverednek a synapticus vesiculumok között, amelyek minden esetben nagy tömegben és szokatlan élességben tűnnek elő. Természetesen a hiányosság okát a fixálásban vagy az ökológiai valenciák változásában is lehet keresni.

A presynapticus membrán élesen elkülönülő, szerkezetileg egységes hártya. A synapticus megvastagodás szembetűnő, de nem széles. A denzitás általában egységes és összefüggő, de anyagunkon igen gyakori az az eset, amikor a megvastagodásban kisebb-nagyobb megszakadások vannak, amelyek a presynapticus hártját kettő vagy három részre tagolják. A tagolódás érdekessége, hogy ilyenkor a vesiculumok cumulációja, az ún. cluster, szintén kettős, illetőleg hármas tagozódást mutat. Néha az a helyzet, mintha a megvastagodott szakaszokon junkciók volnának, ez azonban nem látszik bizonyíthatónak (7. ábra).

A synapticus rés általában egyforma szélességű, jól szembetűnő elektronvilágos állomány, amely kisebb nagyítással semmiféle tagoltságot vagy szerkezetet nem mutat. Nagyobb nagyítású képeken az a helyzet, mintha a synapticus hártýákra merőlegesen álló párhuzamos helyzetű lécekkel lenne megrakva. Megfigyeléseink szerint minden synapsisunkban egyforma szélességű.

A postsynapticus membrán a postsynapticus plasma felé mindig bizonyos mértékű rojtózottságot mutat, illetőleg a postsynapticus plasma centrális szakasza felé nincsen elhatárolva, és ebbe mélyen bele nyúlik. Az esetek jó részében vastagabb mint a presynapticus hártya (8. ábra) A jelenségre GRAY (1959) figyelt fel elsőnek a nagyagykéreg synapticus kapcsolódásainak a vizsgálata során. Később, mivel úgy látta, hogy az agyi synapsisok egy részénél a postsynapticus hártya vastagabb, mint a presynapticus, másoknál viszont

mind a kettő egyforma, a synapsisokat két csoportba osztotta. Az elsőbe azokat sorolta, amelyeknél a postsynapticus hártya vastagabb, a másodikba azokat, amelyekben a két hártya megvastagodása egyforma. A későbbiek során az előbbit GRAY-egy, az utóbbit GRAY-kettő típusú synapsisnak nevezték el. Később az első, ahol a postsynapticus hártya vastagabb, aszimmetrikus synapsisnak, a másodikat, ahol a synapticus hárttyák egyforma vastagok, szimmetrikus synapsisoknak kezdték nevezni.

Az újabb vizsgálatok alapján leírt összes synapsis formák jellemző bélyegeit mérlegelve, GRAY (1969) a synapsisoknak három kategóriáját különböztette meg. Az elsőbe sorozta a nem sorozatos rés-synapsisokat (non serial left synapses). A másodikba a rövid junkciókkal felszerelt synapsisokat (nonserial synapses with tight junctions) és a harmadikba a rövid junkciók nélküli sorozatos synapsisokat (serial synapses with no tight junctions).

Az első kategóriába tartoznak GRAY szerint azok az egyszerű kontaktus formák, amelyek két komponensből állanak. Lehetnek axodendriticus, axosomaticus és axo- „IS” (initialis segmentum) formák. Az utóbbiakat azért illeti ezzel a névvel, mivel segmentálisan kapcsolódnak a nagyobb multipoláris idegsejtek axonjához közel az eredési helyhez. Ezeknek a synapsisoknak a presynapticus zsákjában — ahogy az axonterminalis kiszélesedő végdarabját nevezni szokták — lehetnek synapticus vesiculumok, amelyek a synapticus rés szomszédságában csoportosulnak. Ezeknek az átmérője 200–300 Å, de lehet 600, sőt ennél több is, ahogy ezt a gerincesek motorikus véglemezeiben látjuk. A synapticus rés 200–300 Å széles. Gyakori benne a sötét proteinszerű anyag, amelynek élettani szerepét illetőleg találgatásokra vagyunk utalva. A synapticus rés egész hosszában nyitott, a synapticus hárttyák között nincs érintkezés. A synapsis-formák amelyeket ábráinkon (1, 3, 4, 5) láttunk, mind ebbe a kategóriába tartoznak.

A második kategóriába tartozó synapsisok szintén egyszerű kontaktusok, amelyek ugyancsak 2 komponensből állanak. A submammalis gerincesek központi idegrendszerében mindenütt előfordulnak, de az emlősökből nincsenek leírva. Axo-axonikus és axo-„IS” formák. Fő jellegzetességük, hogy a synapticus hárttyák a synapticus rés lefutásában egy vagy több helyen fuzionálnak, és rövid junkciókat alkotnak. Ilyenforma képeket anyagunkon is találtunk, bár ezeken a junkció tökéletes volta nem minden esetben konstatálható (5. ábra).

A harmadik csoportba tartozó synapsisok 3 komponensből állanak. Axo-axo-dendriticus és axo-axo-somaticus formák. Ilyeneket írt le a gerincesek központi idegrendszerének különböző részeiből KIDD (1962), GRAY (1962) és GRAY, GUILLERY (1966). Axo-axo-muscularis kontaktusokat közölt a rákok izmaiból DUDEL és KUFFLER (1961).

A postsynapticus plasma semmiféle különlegességet nem mutat. Esetenként itt is megjelennek az üres vesiculumok és a neurotubulusok. Mitochondriumokkal csak elvétve találkozunk.

### Axo-dendriticus synapsisok

Az anyagunkon tömegesen és rendkívüli élességben előtűnő vegyi synapsisoknak a 95–96, sőt talán ennél is nagyobb százaléka az axodendritikus formába tartozik. Alakjuk és nagyságuk igen különböző. Mind a kettő a talál-

kozó formáknak a függvénye. Vannak esetek, amikor a kontaktusba kerülő synapticus végek nagyjából egyformák. Azonban általában az a helyzet, hogy az axon terminális nagyobb terjedelmű, mint a vele kontaktusban levő dendrit-felület. Azonban olyan esetek is előfordulnak, amikor a dendrit-felület nagyobb mint az axon-részlet. Az érintkező axonvég általában egyenes vagy lekerekített. Ez esetben a dendrit vájulatába illeszkedik bele. De olyan esetek is vannak, amikor az axon-terminálison van a vájulat, és ebbe fekszik bele a dendrit-terminális vagy a dendritnek valamelyik része. Érdekesekek azok a synapsisok, amelyekben egy axon végének vagy egy hosszabb preterminális darabjának az oldala fekszik hozzá egy kis dendrit véghez, vagy a dendrit kisebb terjedelmű preterminális darabjához. Ezek a képek amellet szólnak, hogy az ingerátvitelben mind a két komponens részéről szerepelhetnek olyan rostszakaszok is, amelyek távolabb esnek a végektől.

Az axo-dendritikus synapsisoknak különleges és anyagukon ritkán jelentkező formája az invaginációs synapsis. Ez a kontaktusnak az az alakja, amikor egy axon keresztmetszetében egy dendrit-tüskének a keresztmetszetét látjuk, amellyel az axon synapsist alkot. A képek az érdekessége az, hogy ugyanez az axon egy másik dendrit tüskével is synaptizál, amely kívül fekszik az axon állományán. Itt egy olyan invaginált synapsis-formáról van szó, amelyet egyetlen axon alkot két dendrit-tüskével (9. ábra).

Mint különlegességről szólnunk kell egy axodendritikus synapsisformáról, amelyben két cluster között egy nagy méretű synapticus vesiculum helyezkedik el. Lényegében az a helyzet, hogy a presynapticus hártya megszakad, s a szakadás helyén átlépőben van egy synapticus vesiculum, amely a postsynapticus hártját maga előtt tolja. Feltehetően itt egy valószínű exocytosisról, illetőleg vesiculum vándorlásról van szó, amelynek során a vesiculum a dendritbe igyekszik bejutni. Ez a kép, amely a synapsisok irodalmában egyedülálló, két fontos és világszerte nagy erővel kutatott probléma felé irányítja a tekintetünket. Egyik a transmitter anyag, a másik a transmisszió. Ami az elsőtti, ezideig általában beigazoltnak és elfogadhatónak látszott, hogy a transmitter anyag mind a serkentő, mind a gátló synapsisokban az acetylcholin. Az is elfogadható ténynek bizonyult, hogy a transmitter anyag a synapticus vesiculumokhoz van kötve. Azonban a kérdések egész özöne vette körül a vesiculumok eredetét, útját és általában a transmitter anyaghoz való viszonyát. Ami az eredetet illeti elfogadhatónak látszott az a feltevés, hogy a Golgi testek vesiculumai alakulnak át synapticus vesiculumokká, de azt sem lehetett valószínűtlennek tartani, hogy a synapticus vesiculumok az endoplasmaticus reticulum cysternáinak a falából fűződnek le, és az axonban haladnak a synapsisok felé. Nehézséget okoznak ebben a tekintetben a vesiculum-mentes szakaszok, amelyek az egyes axonok lefutásában jelentkeznek.

Erősen vitatott kérdések voltak, hogy az acethylcholin hogy kapcsolódik a synapticus vesiculumokhoz, hogy válik meg ezektől, hogy jut át a presynapticus hártján és a synapticus téren. Voltak akik úgy gondolták, hogy az acethylcholin a synapticus vesiculumok felületéhez kapcsolódik, mások azt hitték, hogy a synapticus vesiculum üregében helyezkedik el. Vitatott volt annak a megítélése, hogy miképpen ürülnek a synapticus vesiculumok, a transmitter anyag hogy jut át a membránokon és megjelenik-e a postsynapticus oldalon.

A mai búvárok a fenti kérdéseket illetően nagyjából két csoportba tartoznak. Az egyik csoport tagjai amellet kardoskodnak, hogy a transmitter anyag az acethylcholin, amelyet a vesiculumok termelnek és tartalmaznak s

amely a vesiculum felszínén vagy az üregében felhalmozódik, innen vándorol át a postsynapticus oldalra és jelentős szerepet játszik az ingerátvitelben (transmissio). Ezt bizonyítják morfológiailag a presynapticus terminálisok clusterében felsorakozó vesiculumok, biokémiaiilag a centrifugátumokból és synaptosomák-ból nyert transmitter anyag, továbbá az a kísérleti tény, hogy ingerlések után csökken a vesiculumok száma és a transmitter anyag mennyisége. A másik csoportba tartozó bűvárok az exocytosis minden lehetőségét tagadásba veszik, főleg azon az alapon, hogy szerintük a presynapticus terminál junctionális areájában sajátos záró rendszerek, úgynevezett dense-projectiók vannak, amelyek nem engedik át az acetylcholin molekulát. A bűvároknak e csoportja azon a véleményen van, hogy a transmitter proteinhez kötött anyag, amely a synapticus axonvégeken termelődik.

Bár mindkét tábor érvei komoly meggondolást érdemelnek, mi az exocytosis mellett foglalunk állást nemcsak azért, mert nem tudjuk magyarázatát adni a synapticus vesiculumoknak, hanem azért, mert az érett synapticus vesiculumok minden synapsisban valósággal hozzátapadnak a presynapticus hártýához, a vándor vesiculum pedig nemcsak a tartalmát igyekszik átadni a postsynapticus areának, hanem, mint képünkön látható (10. ábra), a maga egészében igyekszik átjutni a postsynapticus hártýán.

### Axo-somatic synapsisok

A rendkívül nagyszámú axo-dendritikus synapsis mellett néhány olyan synapsis-formát is találtunk, ahol az axon az idegsejt somájával van synapticus kontaktusban. Ezek a kontaktusok általában a synapsisok szokásos formáját mutatják, de találtunk köztük olyat is, amely mind sajátos szerkezete, mind feltételezhető funkciója miatt bővebb fejtegetést érdemel. Ebben a formában, amely szerkezetileg a szimmetrikus synapsisok kategóriájába tartozik, közvetlenül a postsynapticus membran alatt egymáshoz közel és egymással párhuzamosan két subsynapticus membran helyezkedik el. A kettő a kontaktus egész hosszára kiterjedő keskeny üreget zár közre, amelyet subsynapticus csatornának nevezünk. A csatorna egyik vége nyitott, a másik egy endoplasmaticus cysternába vezet. A szerkezet magában álló és az irodalomban ismeretlen. Ma, amikor a memória helyéről, eszközeiről és anyagi bázisairól olyan sok szó esik, mint olyanról, amely ebben a vonatkozásban komolyan szóba jöhet, a rendszer működéséről, a következő elgondolásaink vannak. Ha valóban úgy van, ahogy mondják és írják, hogy a memória alapja a protein, akkor a mi synapsisunknak, amely szerkezetileg egy synapticusban befolyásolható fehérje produkáló rendszernek minősíthető, a következő szerepe lehet. A presynapticus membran mentén felsorakozó synapticus vesiculumok a bennük levő ill. a hozzájuk kapcsolódó acetylcholin — ha ugyan az agykéregben is ez a transmitter — permeábilissá teszik a postsynapticus membránt, az inger áttevődik a subsynapticus csatornára, ill. a két subsynapticus membránra. Ezekről az andoplasmaticus cysterna membránjára kerül, ahol információt közvetít az ott felsorakozó ribosomáknak, mire megindul a protein-termelés és ezzel a memória helyzetében, mennyiségében és erejében a megfelelő változás. Így van vagy nincs így, senki nem tudja, de az elgondolás kétségtelenül plausibilisnek látszik.

## Axo-axonikus synapsisok

Ezzel a synapsis formával rendkívül ritkán találkozunk. Rendszeresen az idegsejteknek a közelében fordul elő, ahol az elvékonyodó axon-terminálisok a sejthártya mentén csoportokat alkotnak. Ami ennek a synapsis formának a szerkezetét illeti, rendszeren az a helyzet, hogy az egymással találkozó axon-terminálisok közül egyiknek a végén egy vájulat van, a másinak a vége lekerekített. Szétszórta, helyenként jól kivethető kisebb csoportokba rendeződve mind a két axon-terminálisban láthatók a synapticus vesiculumok, és a presynapsisban éles formában jelenik meg a cluster.

### IRODALOM

1. DUDEL, J. & KUFFLER, S. W. (1961): *The quantal nature of transmission and spontaneous miniature potential at the crayfish neuromuscular junction*. J. Physiol. (Lond.), 155: 514–529.
2. DUDEL, J. & KUFFLER, S. W. (1961): *Presynaptic inhibitory at the crayfish neuromuscular junction*. J. Physiol. (Lond.); 155: 543–562.
3. ESTABLE, C., REISSING, M. & ROBERTIS, E. (1954): *Microscopic and submicroscopic structure of the synapsis*. Exp. Cell. Res., 6: 255–262.
4. FERNANDEZ-MORÁN, H. & BROWN, R. (1958): *The submicroscopic organization and function of nerve cells*. Exp. Cell. Res., (Suppl.), New York.
5. GRAY, E. G. (1959): *Axo-somatic and axo-dendritic synapses of cerebral cortex: an electron microscope study*. J. Anat. (Lond.), 93: 420–433.
6. GRAY, E. G. (1959): *Electron microscopy of synaptic contact on dendrite spines of the cerebral cortex*. Nature (Lond.): 1592–1593.
7. GRAY, E. G. (1959): *Electron microscopy of neurological fibrils of the cerebral cortex*. J. Biophys. Biochem. Cytol., 6: 121–122.
8. GRAY, E. G. (1962): *Electron microscopy of synaptic organelles of the central nervous system*. In: H. JACOB: Proc. IV. Int. Congr. Neuropathol., 2: 57–61.
9. GRAY, E. G. & GUILLERY, E. W. (1966): *Synaptic morphology in the normal and degenerating nervous system*. In: G. H. BOURNE & J. F. DANIELLY: International review of cytology, 19: 11–182.
10. GRAY, E. G. (1969): *Electron microscopy of excitatory and inhibitory synapses. A brief review*. In: Progress in brain research, 31: 141–155.
11. JONES, D. G. (1969): *The morphology of the contact region of vertebrate synaptosomes*. Z. Zellforsch., 95: 263–279.
12. KIDD, M. (1962): *Electron microscopy of the inner plexiform layer of the retina in the cat and pigeon*. J. Anat. (Lond.), 96: 179–187.
13. KRAUSE, R.: *Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen*. Berlin und Leipzig.
14. LORENZO, DE A. J. (1959): *The fine structure of synapses*. Biol. Bull. Woods Hole, 117: 390–399.
15. LOOS, H. van Der (1963): *Fine structure of synapses in the cerebellar cortex*. Z. Zellforsch., 60: 815–825.
16. PALADE, G. E. & PALAY, S. L. (1954): *Electron microscope observations of interneuronal and neuromuscular synapses*. Anat. Rec., 118: 335–336.
17. PALAY, S. L. (1956): *Synapses in the central nervous system*. J. Biophys. Biochem. Cytol. (Suppl.), 2: 193–202.
18. PALAY, S. L. (1958): *The morphology of synapses in the central nervous system*. Exp. Cell. Research. Suppl., 2: 275–293.
19. ROBERTIS, E. DE (1955): *Submicroscopic organization of some synaptic regions. An electron microscope study of the synapse*. Acta Neurol. Latino-Americana, 1: 3–15.
20. ROBERTIS, E. DE (1958): *Submicroscopic morphology and function of the synapse*. Exp. Cell. Res. Suppl., 5: 347–369.
21. ROBERTIS, E. DE (1959): *Submicroscopic morphology of the synapse*. Internat. Rev. Cytol., 8: 61–66.
22. WESTRUM, L. E. (1966): *Synaptic contacts on axons in the cerebral cortex*. Nature. (Lond.), 210: 1289–1290.
23. WHITTAKER, V. P. & GRAY, E. G. (1962): *The synapse biology and morphology*. Brit. Med. Bull., 18: 223–228.

# DIE STRUKTUR DER SYNAPSEN IN DER GROßHIRNRINDE DER ZAUNEIDECHSE (LACERTA AGILIŞ L.)

Von

A. ÁBRAHÁM

Als Ergebnis der auf der Großhirnrinde der Zauneidechse durchgeführten elektronenmikroskopischen Untersuchungen konnte folgendes festgestellt werden:

1. Das Pericarion der Nervenzellen ist ein schmaler Zytoplasmarrand, die Zellmembran ist scharf konturiert, der Nucleus groß, rund, der Nukleolus oval und von exzentrischer Lage. — 2. Die Zisternen des endoplasmatischen Retikulums formen vielästige Systeme. Die Vesiculum-Gruppe des Golgi-Komplexes ist reicher als der tubuläre Abschnitt. Häufig kommen multivesikuläre Körper und zahlreiche Ribosome vor. Form und Größe der Cristae mitochondriales sind stark wechselnd. — 3. Der Kernsubstanz ist locker, die Chromatinkörnchen bilden zerstreute, unregelmäßige Knötchen und der Nukleolus besteht aus einer Masse von winzigen, runden Körnchen. Die Kernmembran ist zweischichtig, die Lage der Kernsporen sowie ihr Lumen wechseln sich. — 4. In den Neuriten sind sogar in den extrasynaptischen Abschnitten viele synaptische Vesicula und die Neurofilamenta verschwommen. Die Dendriten sind hohl. Sowohl das Axolemma wie das Dendrolemma ist scharf konturiert und von den benachbarten Gewebeelementen gut abgegrenzt. — 5. Die Synapsen sind chemische Synapsen. Die Bestandteile erscheinen in kompletter und scharfer Form. Ihr überwiegender Teil gehört zu dem axo-dendritischen Typus, jedoch sind in geringer Zahl auch axosomatische und axo-axonische Formen zu sehen. — 6. Unter den axo-dendritischen Synapsen gibt es nicht selten solche Invaginationsformen, in denen die terminale Einstülpung des Axons eine doppelte Synapsis bildet, u. zw. eine mit der internen und eine mit der daneben befindlichen stachelförmigen Ausstülpung des Dendriten. Eine einzelstehende Form unserer axo-dendritischen Synapsisformen, in der sich der Prozeß der Vesikulumwanderung (Diapedesis) widerspiegelt. — 7. Unter der postsynaptischen Membran der einen axosomatischen Synapsis fanden wir einen subsynaptischen Kanal, der in die eine Zisterne des endoplasmatischen Retikulums mündet. Die Struktur weist darauf hin, daß die Proteinbildung unter synaptischer Lenkung stehen kann. Außerdem kann sie auch dazu verwendet werden, daß die mit der Memorie zusammenhängenden Probleme in ein neues Licht treten.