

PÉCSI TUDOMÁNYEGYETEM

Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola

Transzmitterspecifikus neurális struktúrák funkcionális anatómiája *Lumbricida* gyűrűsférgekben

PhD értekezés tézisei

Solt Zsuzsanna

Témavezető:

Dr. Molnár László
egyetemi docens



PÉCS, 2016

BEVEZETÉS

A Lumbricida fajokat elterjedten alkalmazzák a környezetszennyezés monitorozására, továbbá a laboratóriumi toxikológiai vizsgálatok, a fejlődés- és regenerációbiológiai kutatások modellállataiként. Egyszerű testfelépítésük (homonóm szelvényezettség) miatt a központi és környéki idegrendszerük szerveződése több ősi tulajdonsággal rendelkezik, így annak vizsgálata a dúcidegrendszer anatómiai felépítésének és működési jellegzetességeinek megértéséhez és az idegrendszer filogenezisének megismeréséhez járulhat hozzá.

A földigiliszták központi és környéki idegrendszere (a testszerveződésnek megfelelően) szelvényezett felépítésű. Az első 30 (differenciált emésztőkészülék szakaszokat és az ivarszerveket tartalmazó) és az utolsó 15-20 (kevésbé differenciált felépítésű) testszelvény kivételével a többi szelvényben azonos szerkezetű és működésű hasdúcok helyezkednek el. A központi idegrendszerre a centralizáció alacsonyabb foka jellemző, bár a harmadik szelvényben elhelyezkedő agydúc alapvetően a szenzoros információk feldolgozásában játszik szerepet, míg a negyedik szelvényben elhelyezkedő garatalatti dúc motoros centrumként ismert.

Az egyes hasdúcok helyi reflexközpontok, ennek megfelelően egy-egy szelvény izomzatának, szerveinek működését szabályozzák. A hasdúcok aktivitásának összehangolását a poliszegmentális neurális struktúrák (a primér érzékhámsejtek centrális nyúlványait tartalmazó hosszanti szenzoros axonkötegek, a dorzális óriásaxonok), valamint a szomszédos ganglionok között kapcsolatot kialakító ventrális óriásaxonok és óriás interneuronok, továbbá a pontosan nem ismert lefutású, csak pozíciójuk alapján elnevezett interganglionáris rostkötegek biztosítják. A több, mint ezer sejtet tartalmazó hasdúcokban a bőrízomtömlő hosszanti izmait beidegző 4 pár óriás motoneuront, 26-30 kisméretű motoneuront és néhány centrális érzéksejtet (tapintó, azaz T-sejtek és nyomásérzékelő, azaz P-sejtek) azonosítottak hisztológiai és fiziológiai módszerek alkalmazásával.

A hasdúcok jellegzetes struktúrái az (i) ún. rostkereszthidak, ahol a dorzális óriásaxonok, az óriás interneuron nyúlványai szinaptizálnak az óriás motoneuronok kereszteződő nyúlványaival, (ii) a szenzoros hosszanti axonkötegek, amelyek a ventrális óriásaxonokkal, a laterális dorzális óriásaxonok perikaryonjaival és dendritjeivel valamint az óriás motoneuronok nyúlványaival szinaptizálnak. Az óriásaxon rendszerek az óriás motoneuronok működésének összehangolásával a helyváltoztató mozgásokban, valamint a menekülési és visszahúzási reflexek kialakításában játszanak szerepet. A centrális neuropilben, ahol a rostkereszthíd is elhelyezkedik, a fentiekén kívül más neurális struktúrát még nem

azonosítottak.

A Lumbricida fajok központi és környéki idegrendszerében több, mint 30 féle neurotranszmitter (acetilkolin, monoaminok, aminosav transzmitterek, neuropeptidok és nitrogén monoxid) előfordulását írták le az utóbbi évtizedekben alapvetően metszetek enzim- és immunhisztokémiai festései alapján. A transzmitter specifikus struktúrák pontos anatómiai lokalizációjának és lehetséges funkcióinak feltárása csak részlegesen történt meg. Jelenleg nem ismert, hogy a dorzális és ventrális óriásaxonok, az óriás interneuronok, illetve az óriás motoneuronok aktivitását milyen transzmitterek befolyásolhatják.

CÉLKITŰZÉS

Az irodalmi adatok alapján arra következtettünk, hogy a perifériás és központi idegrendszeri neurális struktúrák térbeli mintázatának és lehetséges funkcióinak feltárása hisztokémiai módszerekkel megfestett, jó minőségű totálpreparátumok és a belőlük készült sorozatmetszetek vizsgálata alapján lehetséges.

Ezért célunk volt olyan enzim- és immunhisztokémiai módszerek kidolgozása, amelyekkel lehetséges a neurális struktúrák háromdimenziós szerkezetének feltárása totálpreparátumokban. Vizsgálataink során olyan transzmitter specifikus rendszerek szerveződésére koncentráltunk, amelyekről már rendelkezésre álltak részben saját, részben más kutatócsoportok kísérleti eredményei. Célunk az volt, hogy a Lumbricidákban már kimutatott neurotranszmitter specifikus rendszerek közül részletesen tanulmányozzuk

1. a nagy valószínűséggel NO-t termelő struktúrákat (ti. az NOerg rendszerek fontos, szerepet játszanak a kemoszenzációban), hogy részletesebben feltárhassuk a primér érzékhámsejtek centrális kapcsolatait és annak funkcionális következményeit részben a NOS (nitrogén-monoxid szintáz) hisztokémiai markereként ismert NADPH-diaforáz reakcióval, illetve neurális NOS immunhisztokémiai módszerrel;
2. a GABA immunreaktív struktúrák eloszlási mintázatát a primér érzékhámsejtekben és a hasdúcokban, hogy megismerjük a feltehetően gátló transzmitterrel működő szenzoros struktúrák központi kapcsolatait, illetve azonosítsuk a ganglionok megfestett neuronjainak kapcsolatrendszerét; végül
3. a PACAP 27 immunreaktív struktúrákat a perifériás és centrális idegrendszerben annak érdekében, hogy a konzervatív neuropeptid lehetséges funkcióit alaposabban megismerhessük.

ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

Kísérleti állatok

Vizsgálatainkhoz Lumbricida fajok *Eisenia fetida*, *Eisenia andrei* és *Lumbricus terrestris* (Annelida, Clitellata, Oligochaeta) kifejlett, ivarérett, egyedeket használtuk fel. Az *Eisenia* fajokat standard laboratóriumi körülmények tenyésztettük, a *L. terrestris* egyedeket természetes élőhelyekről gyűjtöttük és minimum egy hetes laboratóriumi akklimatizáció után használtuk kísérleteinkben. A narkotizált kísérleti állatok nyereg utáni szelvényeit, szerveit sztereomikroszkóp alatt izoláltuk. A boncolást mindig 7,4 pH-jú giliszta-Ringer oldatban hajtottuk végre.

Fénymikroszkópos vizsgálatok

Fénymikroszkópos vizsgálatainkhoz megfestett totálpreparátumokat és azok műgyantába ágyazott 1,5-2 μm vastagságú metszeteit, vagy a paraffinba ágyazott 10 μm vastagságú metszeteit használtuk fel. A mikrofotókat Nikon Optiphot-2 mikroszkóppal készítettük.

A neurális NOS aktivitás kimutatása β -NADPH-diaforáz enzimhisztokémiával

A kiboncolt 10-12 szelvény hosszúságú bőrízomtömlő és hasdúclánc darabokat frissen összeállított, foszfát-pufferben oldott 4%-os paraformaldehidben (pH 7,4) fixáltuk, majd mosás és 1%-os Triton X-100 oldattal történő permeabilizálás után standard összetételű, szobahőmérsékletű inkubáló oldatba (10 mg Nitro Blue Tetrazolium, 5 mg β -NADPH 10 ml foszfát pufferben oldva, pH 7,4) helyeztük. Az aspecifikus formazán leválást az inkubáló oldatba kevert enzimgátlók (Dicumarol, Levamisol, Miconazol, Nátrium-azid, Piruvát, N-etil-maleimid, Diklórfenolindofenol) alkalmazásával akadályoztuk meg. Az enzim szubsztrát specifitását hamis szubsztrátok (α -NADPH, β -NADH) alkalmazásával ellenőriztük. Előhívás után a mintákat 1%-os Triton X-100 tartalmú foszfát pufferrel mostuk (aspecifikus festődés eltávolítása), majd 4%-os paraformaldehid oldatban utófixáltuk. A mintákat alapos foszfát pufferes mosás után glicerinnel derítettük (totálpreparátumok), vagy víztelenítés után Durcupan ACM műgyantába ágyaztuk és a blokkokból 2 μm -es metszeteket készítettünk.

Immunhisztokémiai vizsgálatok

A szövetmintákat foszfát pufferben oldott 4%-os, 7,4 pH-jú paraformaldehidben (neurális NOS és PACAP27), illetve frissen összeállított Boer oldatban (3 ml pikrinsav telített

oldata, 1 ml 25%-os glutáraldehid, 40 µl jégecet) rögzítettük. A primér antitesttel történő inkubálás előtt a konvencionális hisztokémiai protokolloknak megfelelően kezeltük a vizsgálati anyagainkat. A totálpreparátumok optimális megfestése érdekében a 1%-os Triton X-100 oldattal történő permeabilizálást 12 órától 2 hétig terjedő időtartamra állítottuk be. Az immunfestéshez neurális NOS (Becton Dickinson, N3103) PACAP 27 (Akira Arimura által előállított 88121-5 számú termék) és GABA (Sigma, A2052) immunszérumokat használtunk. A vizsgálati anyagok immunreaktív struktúráit avidin-biotin-peroxidáz komplexszel (ExtrAvidin kit) jelöltük és 3,3'-diaminobenzidin (DAB) oldat segítségével vizualizáltuk. A totálpreparátumok egy részét glicerinnel derítettük mikroszkópos vizsgálatok céljaira, a többit víztelenítés után paraffinba vagy műgyantába ágyaztuk be, majd a blokkokból 10µm-es paraffin metszeteket, illetve 1-2µm vastag gyantás metszeteket készítettünk.

Neurális struktúrák azonosítása extracelluláris töltéssel

Az átvágott szegmentális idegekbe iontoforézissel (negatív áram, 1 Hz, 600 nA, 500 msec) juttattuk be a jelző molekulákat (Lucifer sárga, Sigma), amelyek a primér érzékhámsejtek centrális nyúlványainak lefutását és néhány perifériára projiciáló idegsejt anatómiai lokalizációjának feltárását tette lehetővé. A töltés után a mintákat többször váltott fiziológiás sóoldattal mostuk, majd 4%-os paraformaldehiddel rögzítettük NADPH-diaforáz hisztokémiai vizsgálatokhoz.

EREDMÉNYEK ÉS MEGBESZÉLÉS

NADPH-diaforáz pozitív struktúrák a Lumbricida fajok posztklitelláris szelvényeiben

Specifikus festődést kaptunk mindkét vizsgált faj bőrízomtömlőjében és hasdúcláncában. A megfestett struktúrák mintázata azonosnak bizonyult a rokon fajokban.

1. A perifériás idegrendszer, a bőrízomtömlő NADPH-d pozitív struktúrái

A bőrízomtömlő hámjában szabad idegvégződések (feltehetően a centrális érzékhámsejtek perifériális nyúlványai), magányos és szenzillákba tömörült primér érzékhámsejtek festődtek NADPH-d-re. A jelölt sejtek morfológiailag heterogének voltak, mind multi- és uniciliáris szenzoros sejtek (kemoreceptorok) festődtek.

A nagyobb méretű szenzillák a serték vonalában, a kisebb méretű szenzillák a serték előtti és utáni szelvényfélben helyezkedtek el. A primér érzékhámsejtek axonjai részben a baziepidermális plexushoz csatlakoztak, részben a szegmentális idegekbe léptek be és ott jól

detektálható axonköteget formáltak, amelyek a dúcok neuropiljébe futottak. Nem találtunk NADPH-diaforáz aktivitást az izom plexusban.

A hasdúcok mindhárom szegmentális idegében NADPH-d pozitív axonkötegeket találtunk, jellegzetes eloszlási mintázattal. Az első szegmentális idegben a jelölt axonok egy nagy és egy kisebb köteget formáltak az ideg ventrális oldalán. A második szegmentális idegben öt, a harmadikban egy vékony axonköteg helyezkedett el. A motoros axonok egyik idegben sem festődtek, de több mellett vékony jelölt (feltehetően szenzoros) nyúlványok futottak.

2. A hasdúclánc NADPH-d pozitív struktúrái

A hasdúcok legjellegzetesebb struktúrái az erősen festődő szenzoros longitudinális axonkötegek (intermediomedialis, ventromedialis, ventrolateralis intermediolateralis és dorzolateralis), amelyek primér érzékhámsejtek centrális nyúlványaiból szedődtek össze. A ventrolateralis hosszanti szenzoros axonkötegek főleg az első és harmadik szegmentális ideg axonjaiból szedődtek össze, de abba a második szegmentális idegből is léptek be axonok. A ventromediális és intermediomediális hosszanti szenzoros axonkötegek a második szegmentális idegből szedődtek össze és gyengébb festődést mutattak, mint a laterális pozíciójúak. A dorzolateralis axonkötegek főleg az első és a második szegmentális idegek axonjaiból szedődtek össze, míg az intermediolateralis kötegek kialakításában vizsgálataink szerint csak a második szegmentális ideg axonjai vettek részt.

Mindkét fajra jellemző volt, hogy a ganglionokban három pár erősen festődött neuron fordult elő (átmérő: 20-25 μm). Az első szegmentális ideg mögött elhelyezkedő sejtek ipszilaterális nyúlványai a dorzolateralis szenzoros hosszanti axonkötegében futottak. Jellegzetes elhelyezkedésük alapján feltételeztük, hogy a T-sejtekkel azonosak. A második pár neuron nyúlványának lefutását nem tudtuk követni. A harmadik pár neuron nyúlványai az óriás interneuronhoz futott. A harmadik idegyökér mellett elhelyezkedő jelölt sejtek ipszilaterális nyúlványai a dorzolateralis szenzoros hosszanti axonkötegekbe futottak, így azok feltehetően centrális érzőneuronok.

A többi festődött neuron a dúc közép régiójában, valamint a kettes-hármas ideg magasságában lokalizálódtak. Néhány kisméretű motoneuron perikaryonja NADPH-d aktivitás mutatott.

A NADPH-d hisztokémiai eredményeink arra utalnak, hogy a nagy valószínűséggel NO-t szintetizáló primér érzékhámsejtek (kemoreceptorok) centrális nyúlványai minden szenzoros hosszanti axonkötegben megtalálhatók. Ezek a ventrális óriásaxonnal, a laterális

óriásaxon rövid nyúlványaival és az óriás motoneuronokkal szinaptizálva azok működését befolyásolhatják, így szerepet játszhatnak a bőrízomtömlő hosszanti izmainak megrövidülését szabályozó motoros parancsok kialakításában. A kettős jelölések (Lucifer sárga töltés és NADPH-d hisztokémia) eredményei alapján arra következtethetünk, hogy a tapintási (T-sejtek) és nyomási (P-sejtek) információk közvetítése részben NO felszabadítással játszódik le a *Lumbricida* gyűrűsférgekben.

Neurális NOS-immunhisztokémia

A neurális NOS ellen termeltetett antitest alkalmazásával elektív festődést kaptunk a hasdúcokban, de a jelölt struktúrák amely nem voltak azonosak a NADPH-d pozitív struktúrákkal. Ebből arra következtettünk, hogy nem a nNOS-t termelő idegsejteket festettük meg, hanem olyanokat, amelyekben előforduló (jelenleg ismeretlen) fehérjében a nNOS epitopjához hasonló mintázat található.

A Lumbricida fajok GABA immunreaktív struktúrái

Az alkalmazott immunfestésekkel szenzoros és interneuronális struktúrákat azonosítottunk a *Lumbricida* fajok környéki és központi idegrendszerében.

1. A bőrízomtömlő és a perifériás idegrendszer GABA-IR struktúrái

A totálpreparátumokon és a belőlük készült metszetek vizsgálata alapján írtuk le a GABA-IR primér érzékhámsejtek eloszlási mintázatát a posztklitelláris testszelvényekben. A jelölt sejtek többsége magányos érzéksejt (feltehetően mechanoreceptorok), amelyek látszólag random módon helyezkedtek el az elülső és hátsó szelvényfelekben. Csoportosult érzéksejtek (kemoreceptorként ismert uni- és multiciliás sejtek) a sertesorban elhelyezkedő szenzillákban találhatóak. A jelölt sejtek morfológiája igen változatos, akár egyetlen szenzillán belül is, de nyúlványaik lefutására jellemző, hogy a rövidebbek a baziepidermális plexusban végződtek, míg a vastagabb centrális nyúlványok a szegmentális idegeken át a hasdúcokba futottak.

2. A hasdúclánc GABA-IR struktúrái

Fénymikroszkópos vizsgálataink szerint a GABA-IR primér érzékhámsejtek centrális nyúlványai a ventrális óriásaxont hüvelyszerűen körülvevő ventrolaterális és a ventromediális hosszanti szenzoros axonkötegekben futottak, a többi szenzoros kötegben jelölt axonokat nem találtunk.

A GABA-IR neuronok eloszlási mintázata azonos volt a vizsgált fajokban. A jelölt sejtek

nyúlványainak lefutása nem minden esetben volt követhető, így több neuron lehetséges funkciójára nem tudunk következtetni. A hasdúcok jellegzetes jelölt struktúrái a dorzális óriásaxonok közelében elhelyezkedő négy polyszegmentális interneuronális axonköteg volt, amelyek az első szegmentális ideg mögött elhelyezkedő négy pár neuron és a harmadik szegmentális ideg mellett elhelyezkedő tíz-tizenkét pár neuron nyúlványaiból szedődött össze. Az első szegmentális ideg mögötti neuronok rövidebb nyúlványai anterior irányba futva csatlakoztak az ipszilaterális axonkötegekhez, míg a hosszabb nyúlványai poszterior irányba futva kereszteződtek és a kontralaterális axonkötegek kialakításában vettek részt. A kereszteződő axonok síkjában helyezkedik el a dorzális óriásaxonok és az óriás interneuronok nyúlványai, valamint az óriás motoneuronok axonjai által létrehozott jellegzetes szinaptizálódási hely, az ún. rostkeresztződés. A harmadik szegmentális idegek síkjában elhelyezkedő neuronok vékonyabb nyúlványainak lefutása nehezebben volt követhető, azok az ipszilaterális axonkötegekbe léptek be.

A közismerten gátló hatású GABA előfordulása a primér érzékhámsejtekben és a baziepidermális plexusba futó nyúlványaiban arra utal, hogy a GABA a szenzoros működés perifériás regulációjában szerepet játszhat.

A jelölt primér érzékhámsejtek centrális nyúlványai a ventrális óriásaxont körülvevő ventrolaterális és a ventromediális szenzoros hosszanti axonkötegekben koncentráálódtak, ami bizonyítja, hogy a *Lumbricida* gyűrűsférgék szenzoros működésében transzmitter specifikus neurális struktúrák vesznek részt. Mivel a két szenzoros hosszanti axonköteg az óriás motoneuronok működését moduláló ventrális óriásaxonok és a laterális dorzális óriásaxonok nyúlványrendszerével szinaptizál, a GABAerg szenzoros axonok indirekt módon befolyásolhatják a testfal hosszanti izomzatának kontrakcióját kiváltó óriás motoneuronok működését.

A polyszegmentális interneuronális axonkötegek szoros kapcsolatban állva a dorzális óriásaxonok nyúlványaival, továbbá a rostkeresztződésben található struktúrákkal (óriás interneuron, óriás motoneuronok axonjai) befolyásolhatják azok aktivitását, így a hosszanti izmok összehangolt működését igénylő menekülési és visszahúzási reflexek kialakításában játszhatnak szerepet.

PACAP 27-szerű immunreaktív struktúrák a *Lumbricida* gyűrűsférgék perifériás és központi idegrendszerében

PACAP 27-szerű immunreaktív struktúrákat találtunk az *Eisenia andrei* egyedek a

bőrizomtömlő hámjában és a hasdúcláncában. Magányos és szenzillákba tömörült primér érzékhámsejtek mellett nagy számban fordultak elő szabad idegvégzódések is a hámban. A primér érzékhámsejtek centrális nyúlványainak lefutását fénymikroszkóppal nem tudtuk követni sem a bőrizomtömlőben, sem a szegmentális idegekben sem a hasdúcokban. Ez alapján feltételezzük, hogy a jelölt axonok csak elenyésző része lép be a központi idegrendszerbe, nagyrésztük a szubepidermális plexusban szinaptizál más ittlévő struktúrákkal, annak működését befolyásolja és feltehetőleg a lokális információfeldolgozásban vesznek részt. A központi idegrendszerben detektált PACAP 27-szerű immunreaktív struktúrák egy része anatómiai elhelyezkedésük alapján centrális érzékhámsejtek lehet, amelyek perifériás nyúlványai a bőrizomtömlő hámjában végződnek. Eredményeink alapján arra következtetünk, hogy a PACAP 27 szerű immunreaktivitást mutató struktúrák a Lumbricida gyűrűsférgek szenzoros működéseiben speciális szerepet játszhatnak.

ÖSSZEFOGLALÁS

Transzmitterspecifikus (a feltehetően NO termelő NADPH-diaforáz pozitív, GABAerg és peptiderg, nevezetesen PACAP-immunreaktív) neurális struktúrák funkcionális anatómiáját tanulmányoztuk *Lumbricida* gyűrűsférgekben totálpreparátumok és a belőlük készített sorozatmetszetek tanulmányozása alapján.

Kimutattuk, hogy a primér érzékhámsejtekre és a centrális érzéksejtekre jellemző a NADPH-diaforáz aktivitás a vizsgált fajokban és részletes leírást adtunk a jelölt struktúrákról. A lumbricidákban mind az öt pár hosszanti szenzoros axonköteg erősen jelölődött, ami arra utal, hogy a nitrogén monoxid az érző működésekben fontos szerepet játszik. Retrográd töltés és enzimhisztokémia kombinált alkalmazásával bizonyítottuk, hogy a T-sejtek feltehetően NO-t szintetizálnak.

A GABA jelenlétét mutattuk ki a szenzoros rendszerben, számos interneuronális struktúrában és néhány kisebb, pozíciója alapján motoneuronként azonosított struktúrában. A jelölt primér érzékhámsejtek többsége magányos sejt volt, szenzillákat a sertesorban azonosítottunk. A szenzoros sejtek centrális axonjait két hosszanti szenzoros kötegben, a ventrolaterálisban és a ventromediálisban mutattuk ki. Az előbbi a ventrális óriásaxon körül helyezkedik el, utóbbi az óriás motoneuronok és a laterális óriásaxon dendritjeivel érintkezik, ami arra utal, hogy a GABAerg szenzoros rostok a mozgáskoordinációban kulcsszerepet játszanak.

Először írtuk le a finomrostú poliszegmentális interganglionáris rendszert, amelynek a sejttestjei az első, illetve a második-harmadik szegmentális ideg mögött helyezkednek el, rostjai az óriásaxonok kollaterálisaihoz és az óriás interneuronhoz kapcsolódnak. Nagy számban találtunk GABA-IR rostokat az ún. rostkereszthíd területén, ahol az előzőekben említett interneuronális struktúrák és az óriás motoneuronok axonjai között nagy számban fordulnak elő szinapszisok, ami arra utal, hogy a mozgáskordináció szabályozásában kiemelkedő szerepe van.

Erősen festődő PACAP 27 szerű immunreaktivitást mutató szabad idegvégződéseket, magányos és szenzillákba tömörült érzékhámsejteket találtunk a bőrízomtömlő hámjában. Utóbbiak rostjainak lefutása csak a baziepidermális plexusig volt követhető, ami arra utal, hogy ezek nagy valószínűséggel a baziepidermális plexus egyéb rostjain végződnek és így a perifériás információfeldolgozásban játszanak szerepet. A szabad idegvégzések a centrális érzéksejtek perifériás nyúlványai lehetnek. Adataink a PACAP 27-szerű immunreaktív struktúrák *Lumbricida* gyűrűsférgék érző működéseiben játszott speciális szerepére utalnak.

KÖZLEMÉNYEK JEGYZÉKE

A disszertáció alapjául szolgáló publikációk

1. **Solt Zs.**, and Molnár L., (2001): Investigation of the development of a subintestinal ganglion in *Eisenia fetida*: a histological and histochemical study. *Neurobiology*, 9: 59-60.
2. **Solt Zs.**, Zsombok A., Pollák E., Molnár L., (2016) NADPH-diaphorase histochemistry selectively stains peripheral and central sensory structures of lumbricid earthworms. *Acta Biologica Hungarica*, 67 (4), 364–372. IF: 0,589.
3. Kiszler G., Várhalmi.E., Krecsák L., **Solt Zs.**, Pollák E., Molnár L., (2016) GABA immunoreactive elements in the sensory system of the earthworm *Eisenia fetida* (Annelida, Clitellata) *Invertebrate Survival Journal*, 13: 172-185. IF: 0,929
4. **Solt Zs.**, Pollák E., Molnár L., (2016) PACAP-like peptides can modulate the sensory processing in earthworms. *Invertebrate Survival Journal*. Accepted. IF: 0,929

A disszertációhoz kapcsolódó konferencia előadások, poszterek

1. Zsombok A., **Solt Zs.**, and Molnár L., (1998): Identified neurons in some subintestinal ganglia of *Lumbricus terrestris* (Annelida, Oligochaeta) with lucifer yellow retrograde filling. 5th Annual Meeting of Hungarian Neuroscience Society, 21-24 January, Debrecen. Abstract: *Neurobiology*, 6: 269.
2. Zsombok A., **Solt Zs.**, and Molnár L., (1998): Identification of neuron clusters of segmental ganglia with lucifer yellow filling in *Lumbricus terrestris* (Annelida, Oligochaeta). Proc. 26th Göttingen Neurobiol. Conference, George Thieme Verlag, Stuttgart, Vol. II.: 550.
3. Zsombok A., **Solt Zs.**, and Molnár L., (1999): Putative NOS expressing neurons in lumbricid oligochaetes: NADPH-diaphorase histochemistry. Proc. 27th Göttingen Neurobiol. Conference, George Thieme Verlag, Stuttgart, Vol. II.: 613
4. **Solt Zs.**, Pollák E., and Molnár L., (2000): Ganglion development in *Eisenia fetida*: a neurohistochemical study. 7th Annual Meeting of Hungarian Neuroscience Society, Budapest. Abstract: *Neurobiology*, 8 (3-4): 396.
5. Molnár L., Zsombok A., **Solt Zs.**, and Pollák E., (2001): Functional anatomy of the

- NADPH-diaphorase positive neural structures in the central nervous system of lumbricid earthworms. Proc. 28th Göttingen Neurobiol. Conference, George Thieme Verlag, Stuttgart, Vol. II.: 477.
6. **Solt Zs.**, Zsombok A., Pollák E., and Molnár L., (2001): Transmitter specific sensory pathways of lumbricid earthworms: a histochemical study with functional correlations. Proc. 28th Göttingen Neurobiol. Conference, George Thieme Verlag, Stuttgart, Vol. II.: 478.
 7. Molnár L., **Solt Zs.**, Kiszler G., and Pollák E., (2002): Chemical neuroanatomy of peripheral sensory pathways in lumbricid earthworms. 7th International Symposium on Earthworm Ecology, 1st-6th September, Cardiff. Abstract: 204-205.
 8. Molnár L., **Solt Zs.**, Kiszler G., and Pollák E., (2003): Pattern of GABA-immunoreactive neural structures in the original and regenerated ventral nerve cord ganglia of the earthworm, *Eisenia fetida*. Proc. 29th Göttingen Neurobiol. Conference, George Thieme Verlag, Stuttgart, Vol. II: 968-969.
 9. Faragó B., Boros Á., **Solt Zs.**, Pollák E., and Molnár L., (2005): Three-dimensional visualization of GABA-immunoreactive neural structures in the central nervous system of invertebrate model animals: a mapping study. 10th Annual Meeting of the Hungarian Neuroscience Society. Abstract: Clinical Neuroscience 58(1): 28.
 10. Kiszler G., Boros Á., Pollák E., **Solt Zs.**, and Molnár L., (2007): Anatomy, pattern and development of GABAergic sensory system in a model animal *Eisenia fetida* (Annelida, Oligochaeta). XI. MITT Konferencia, Szeged, január 24-27.

Egyéb tanulmányok

1. Takács A., **Kabak-Solt Zs.**, Mikle G., Kollár L., (2014): Alkoxy-carbonylpiperidines as N- nucleophiles in the palladium-catalyzed aminocarbonylation. Monatshefte für Chemie – Chemical Monthly, 145:(9) pp. 1473-1478. IF: 1,131
2. Takács A., Marosvölgyi-Haskó D., **Kabak-Solt Zs.**, Damas, L., Rodrigues Fabio M.S., Carrilho Rui M.B., Pineiro M., Pereira M. M., Kollár L., (2016): Functionalization of indole at C-5 or C-7 via palladium-catalysed double carbonylation. A facile synthesis of indole ketocarboxamides and carboxamide dimers. Tetrahedron, 72:(2) pp. 247-256. IF: 2,645