

© Коллектив авторов, 2013
УДК 591.48

*И. Б. Михеева, Р. Ш. Штанчаев, Н. А. Коканова, Г. З. Михайлова, Е. Н. Безгина,
Н. Р. Тирас и Д. А. Мошков*

УЛЬТРАСТРУКТУРА АФФЕРЕНТНЫХ СИНАПСОВ НА ВЕНТРАЛЬНОМ ДЕНДРИТЕ МАУТНЕРОВСКОГО НЕЙРОНА ПРИ АДАПТАЦИИ ЗОЛОТОЙ РЫБКИ К ОПТОКИНЕТИЧЕСКОЙ СТИМУЛЯЦИИ

Лаборатория ультраструктуры нейрона (зав. — проф. Д. А. Мошков), Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН, г. Пущино

С помощью морфометрических методов изучали изменения ультраструктуры афферентных синапсов на вентральном дендрите маутнеровского нейрона (МН) при адаптации золотой рыбки к длительной утомляющей сенсорной (зрительной) стимуляции, характеризующейся нарастанием резистентности МН. Показано, что протяженность активных зон (АЗ) в синапсах, расположенных на вентральном дендрите МН, значимо уменьшается на 23% после адаптации. При этом протяженность АЗ возбуждающих зрительных синапсов уменьшается на 29% по сравнению с контролем, при одновременном увеличении на 71% протяженности десмосомоподобных контактов (ДПК), окаймляющих АЗ. Обнаружено также сокращение на 19% протяженности АЗ тормозных синапсов после адаптации, что согласуется с важной ролью процессов торможения в сенсорных путях при формировании памяти. Учитывая активную природу ДПК, следует полагать, что в основе адаптации к зрительной стимуляции лежит синаптический механизм регуляции актином секреции нейротрансмиттера.

Ключевые слова: маутнеровский нейрон, синапсы, активные зоны, десмосомоподобные контакты, оптокинетическая стимуляция

Адаптация мальков золотых рыбок к длительной стимуляции вестибулярного или зрительного аппарата представляет собой удобную модель для изучения нейробиологических феноменов обучения и памяти [1, 6, 8–11]. Адаптированное состояние рыбки развивается под воздействием многодневных тренировочных сеансов стимуляции вследствие модификации структуры и функции маутнеровских нейронов (МН). Эти парные ретикулоспинальные клетки, ответственные за повороты рыбки вправо и влево, управляются двумя типами корешков, статоакустическим, дающим окончания на латеральном дендрите, и зрительным, волокна которого оканчиваются на вентральном дендрите [12]. Морфологические исследования показали, что при адаптации к сенсорным стимуляциям размер МН стабилизируется, т. е. проверочная стимуляция адаптированных рыбок не вызывает структурных изменений, присущих нейронам интактных животных после утомительной стимуляции (уменьшение объема дендритов, сомы и нейронов в целом) [9, 10]. Было предположено, что это связано с вовлечением в адаптацию цитоскелета [1], который, как показали исследо-

вания адаптации к вестибулярной стимуляции [9], укрепляется благодаря полимеризации актина в цитоплазме МН и в актинсодержащих [4] синаптических десмосомоподобных контактах (ДПК). Как было показано, ДПК окаймляют активные зоны (АЗ) и управляют уровнем секреции нейротрансмиттера из пресинаптической терминали в синапсах аксонов корешков вестибулярного нерва на соме и латеральном дендрите [4, 6, 7, 9].

В то же время, ультраструктурные основы адаптации золотых рыбок к зрительной стимуляции остаются неизученными, в немалой степени из-за того, что не были идентифицированы синапсы аксонов корешков зрительного нерва на вентральных дендритах МН. Недавно морфологическое исследование воздействия энуклеации глаза и отдельно оптокинетической стимуляции на ультраструктуру вентрального дендрита МН, и расположенных на нем синапсов показало, что на вентральном дендрите имеются многочисленные «зрительные» синапсы, которые распределены по всей его длине [5]. Кроме того, с помощью иммунозолотой метки определена серотонинергическая возбуждающая природа этих синапсов и

Сведения об авторах:

Михеева Ирина Борисовна (e-mail: mikheirina@yandex.ru), Штанчаев Рашид Шамильевич (e-mail: rshtanch@mail.ru), Коканова Надежда Александровна (e-mail: kokanchik@rambler.ru), Михайлова Гульнара Зульфатовна (e-mail: mihailova_g@rambler.ru), Безгина Елена Николаевна (e-mail: bezgina@mail.ru), Тирас Надежда Романовна (e-mail: ntiras@mail.ru), Мошков Дмитрий Алексеевич (e-mail: d_moshkov@mail.ru), лаборатория ультраструктуры нейрона, лаборатория цитотехнологии, Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН, 142290, Пущино, ул. Институтская, 3

выявлены их специфические ультраструктурные признаки, необходимые для идентификации на ультратонких срезах [3]. Также были установлены детали строения аксодендритных синапсов, на которых расположены серотонинергические аксо-аксональные синапсы [3], показавшие, что они схожи с тормозными ГАМК-ергическими синапсами, описанными ранее на соме МН [7]. Полученные сведения дали возможность исследовать морфометрические показатели строения АЗ и ДПК в указанных синапсах в норме и после адаптации золотых рыбок к длительной оптокинетической стимуляции с целью определения морфологических механизмов адаптивных изменений синапсов аксонов корешков зрительного нерва на МН.

Материал и методы. Работа проведена на 6-месячных золотых рыбках *Carassius auratus* породы Оранда, около 3 см длиной. У рыбок с помощью теста поведения в узком канале оценивали активность доминантного МН относительно субдоминантного по величине коэффициента моторной асимметрии (табл. 1), а также интегральную активность обоих МН по двигательной активности [1, 2, 6]. Для ультраструктурных морфометрических исследований отбирали только рыбок-левшей, одну интактную (неадаптированную) для контроля и одну из группы адаптированных к контралатеральной оптокинетической стимуляции [1, 10]. Данная стимуляция основана на инстинктивном следовании рыбок за зрительными ориентирами (поперечными полосками), двигающимися в направлении, противоположном предпочитаемой стороне поворотов [11]. Адаптацию к зрительной стимуляции вырабатывали 15-дневной тренировочной стимуляцией, постепенно увеличивая длительность сеансов до 100% от той, которая в норме вызывает инверсию моторной асимметрии (усиленный режим адаптации [1, 10]). Проверочной стимуляции рыбку не подвергали. Мозг адаптированной рыбки фиксировали под холодовой анестезией на 8-е сутки после окончания адаптации.

Продолговатый мозг, содержащий МН, фиксировали согласно принятому в лаборатории протоколу [2, 6]. Объемы МН и их частей определяли на основании трехмерной компьютерной реконструкции по гистологическим срезам толщиной 3 мкм [2]. Срезы изготавливали на пирамитоме (LKB,

Швеция) и фотографировали с помощью микроскопа NU-2E (Carl Zeiss, ГДР) используя цифровую камеру Nikon D5100 (Seiko, Япония). Изучали ультраструктуру вентральных дендритов левых (ипсилатеральных) МН, принимающих на себя основную сенсорную нагрузку во время контралатеральной оптокинетической стимуляции рыбок-левшей [11]. Для этого гистологические срезы, содержащие исследуемые дендриты, переклеивали со стекол на отдельные эпоксидные блоки, получали ультратонкие срезы толщиной 70–75 нм с помощью микротомы EM UC6 (Leica, ФРГ) и исследовали в электронном микроскопе BS-500 (Tesla, Чехословакия). Съемку вели на фотопленку, количественную информацию получали с фотонегативов, а также анализируя их электронные изображения, оцифрованные с помощью сканера Epson V700 (Seiko, Япония). Для морфометрического анализа структуры синапсов по всей длине вентрального дендрита МН при одинаковом увеличении фотографировали синаптические окончания, соответствующие критериям серотонинергических синапсов корешков зрительного нерва (возбуждающие), а также синаптические бутоны, идентифицированные нами как тормозные синапсы (рисунки, а, б) [3, 5]. Расположенные здесь же смешанные синапсы, имеющие в структуре своего прилегания к дендриту, кроме АЗ и ДПК, также протяженные щелевые соединения и тоже имеющие серотонинергическую природу [3], морфометрическому анализу не подвергались. Измерения проводили в «слепом» варианте с негативов на приборе «Микрофот» (Carl Zeiss, ГДР) с общим увеличением 90 000. С помощью курвиметра измеряли протяженность специализированных контактов — АЗ и ДПК.

Статистическую обработку результатов измерений проводили с помощью программы Microsoft Excel пакета программ Microsoft Office 2003. Различия оценивали по t-критерию Стьюдента и считали значимыми при $P < 0,05$.

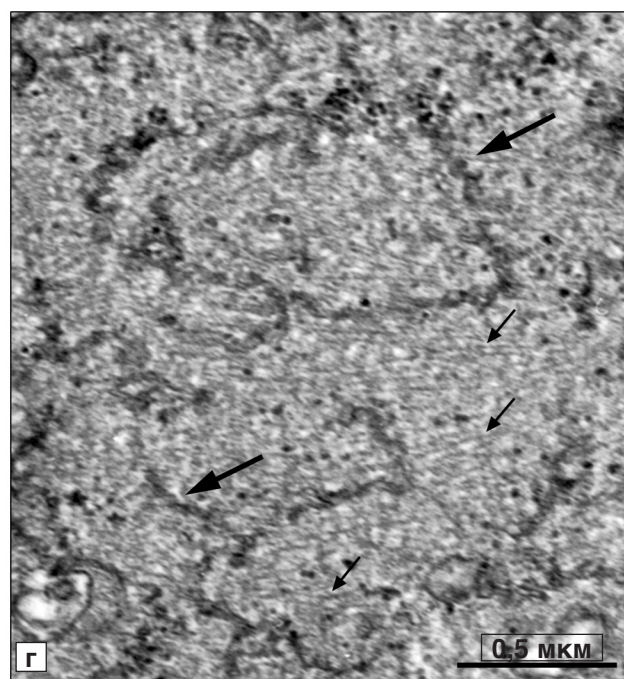
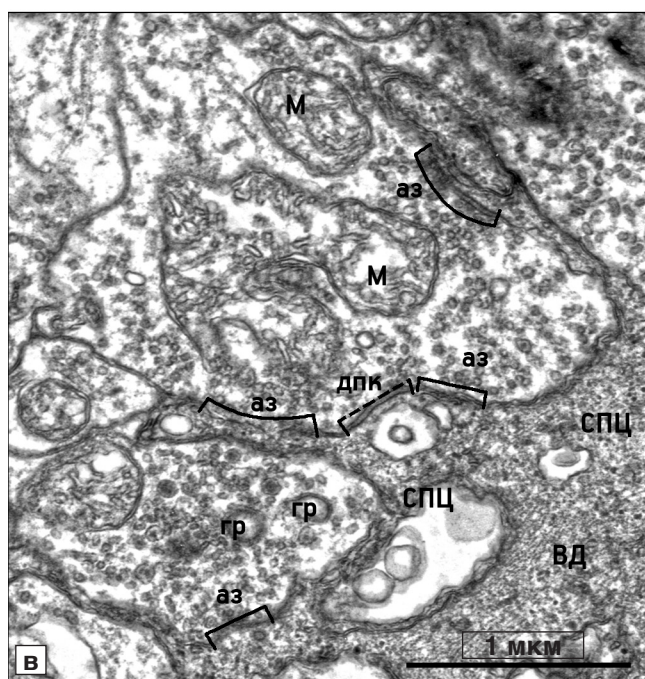
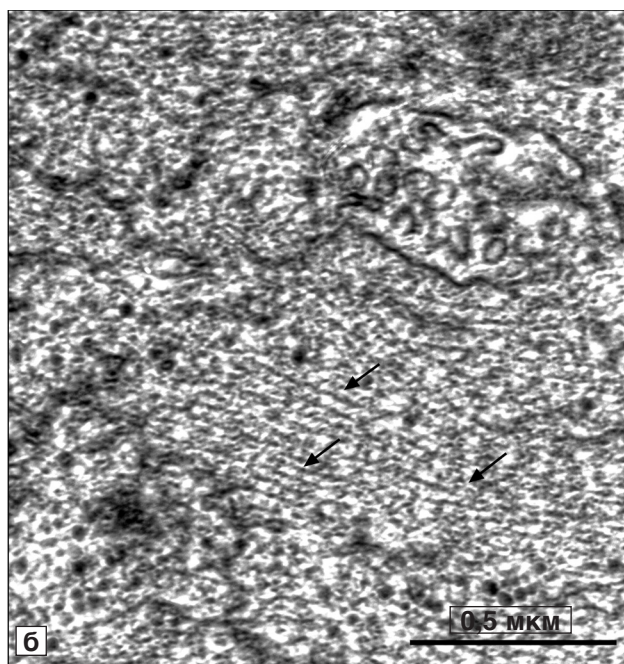
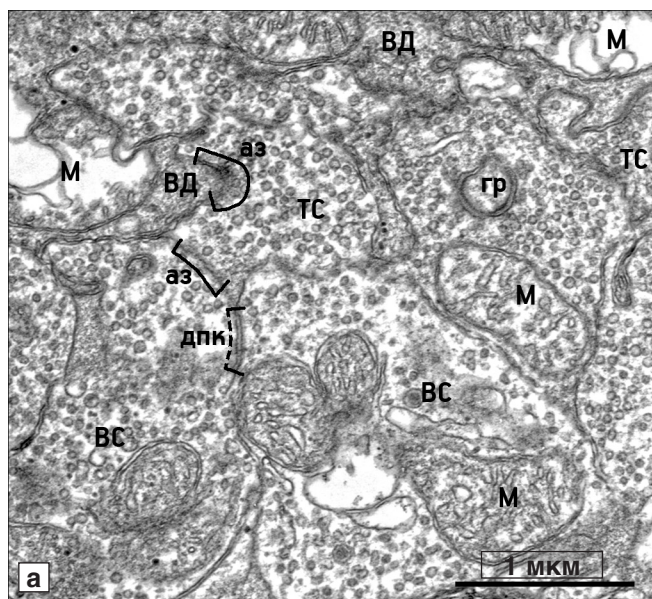
Результаты исследования. Количественные результаты измерения объемов МН и их частей у интактной рыбки-левши и адаптированной левши, сменившей исходное моторное предпочтение на амбидекстрию, равную вероятность правой и левой стороны поворотов, представлены в табл. 1. Видно, что объем вентрального дендрита ипсилатерального МН у подопытной рыбки более чем в 2 раза уступает объему того же дендрита у противоположного нейрона и у МН в контроле. Следует отметить также меньшие

Таблица 1

Размеры маунтнеровских нейронов (МН) и их частей у интактной рыбки (контроль) и рыбки после адаптации к контралатеральной оптокинетической стимуляции

Рыбки-левши	КМА до адаптации, $\bar{x} \pm CI$	КМА после адаптации, $\bar{x} \pm CI$	Объем МН и их частей, $\times 10^3$ мкм ³							
			МН	Сомы	ЛД	ВД	Аксон	АЧ	ΣМН	КСА
Контроль	0,65±0,07	—	К	112	65	59	182	54	236	0,57
			И	91	33	52	197	52	176	
Адаптация	0,61±0,07	0,53±0,03	К	132	59	59	104	32	250	0,54
			И	129	62	23	106	38	214	

Примечание. КМА — коэффициент моторной асимметрии (отношение числа поворотов, совершенных рыбой в предпочитаемую сторону, к сумме поворотов в обе стороны); усредненное значение за 5–10 сут тестирования; КСА — коэффициент структурной асимметрии, отношение объема доминантного МН к сумме объемов обоих нейронов; К — контралатеральный (правая клетка) и И — ипсилатеральный МН (левая клетка); ЛД и ВД — латеральный и вентральный дендриты; АЧ — аксонная чаша; ΣМН — суммарные объемы нейронов (сомы плюс латеральный и вентральный дендриты); CI — 95% доверительный интервал.



Ультраструктура вентрального дендрита (ВД) левого маунтеревского нейрона интактной золотой рыбки-левши (а, б) и после адаптации к контралатеральной оптокинетической стимуляции (в, г).

а — синаптические окончания на поверхности ВД; СПЦ — субповерхностные цистерны; ВС и ТС — возбуждающие и тормозные синапсы; М — митохондрии; АЗ — активные зоны (сплошная кривая); ДПК — десмосомоподобные контакты (пунктирная кривая); Гр — гребешковые инвагинации дендрита; б — участок цитоскелета ВД с филаментами полимеризованного актина (стрелки); в — участок поверхности дендрита с синаптическими окончаниями; г — участок цитоскелета дендрита с уплотненными актиновыми нитями (двойные стрелки) и разросшимся поперечным компонентом гладкой эндоплазматической сети (толстые стрелки)

размеры аксонных колпачков, представленных, главным образом, синаптическими окончаниями тормозных волокон, а также начальных сегментов аксонов (до взаимного перекреста) у обоих МН адаптированной рыбки по сравнению с контролем. В целом же, суммарные объемы правых и левых нейронов у интактной и адаптированной рыбки практически схожи (см. табл. 1).

Результаты электронно-микроскопического исследования показывают, что длительная оптокинетическая стимуляция в течение 15 сут вызывает негативные изменения ультраструктуры дендритов и расположенных в них синапсов, которые не исчезают в последующие дни отдыха, вплоть до конца наблюдения. Синапсы МН контрольной (интактной) и адаптированной рыбок качественно

различаются. В интактном состоянии синапсы имеют обычное строение (рисунок, а), включая повышенную плотность расположения цитоскелетных филаментов в дендрите (расстояние между нитями — 25–30 нм) (см. рисунок, б). После выработки адаптации и последующего отдыха в области ипсилатерального вентрального дендрита МН обнаруживаются запустевшие бутоны, под ними появляются протяженные субповерхностные цистерны. Они отгораживают синапсы друг от друга, искажают очертания синаптических контактов, делая их весьма извилистыми и затрудняя идентификацию (см. рисунок, в). В дендритах образуются вакуоли, протяженность канальцев гладкой эндоплазматической сети возрастает (см. рисунок, г), чаще встречаются канальцы, идущие поперек дендрита, филаменты цитоскелета располагаются более плотно — с промежутком между ними — 20–25 нм.

Результаты морфометрического анализа состояния АЗ и ДПК серотонинергических синапсов химической природы разной локализации в контроле и после адаптации к зрительной стимуляции по сравнению с таковым на ипсилатеральном вентральном дендрите представлены в табл. 2. Видно, что протяженность АЗ при адаптации становится на 23% меньше, чем в контроле. Одновременно протяженность индивидуальных сечений ДПК, специализированных контактов, которые присущи только возбуждающим серотонинергическим, но не тормозным синапсам, после адаптации на 71% превышала их размеры в синапсах контрольных МН.

В табл. 2 представлены результаты измерения протяженности АЗ в тормозных синапсах, идентифицированных по отсутствию ДПК и наличию гребешковых инвагинаций, в сравнении с размерами АЗ возбуждающих серотонинергических синапсов, располагающихся на тормозных бутонках как аксо-аксональные окончания. Видно, что

протяженность АЗ у тормозных синапсов на 21% меньше, чем у возбуждающих синапсов. Более того, после адаптации первые уменьшаются на 19%, тогда как протяженность АЗ в возбуждающих синапсах сокращается почти на треть. После адаптации к зрительной стимуляции протяженность АЗ в тормозных синапсах на 10% меньше, чем в возбуждающих синапсах.

Суммарная протяженность АЗ (в пересчете на 1 синапс) тормозных синапсов, располагающихся на поверхности вентрального дендрита интактного МН, составляет 828 ± 63 нм ($n=60$). В то же время, суммарная длина АЗ у возбуждающего синапса уменьшена более чем в 2 раза и составляет 403 ± 27 нм ($n=67$). Суммарную протяженность АЗ в синапсах МН у адаптированных рыбок определить оказалось невозможным из-за описанных выше качественных изменений.

Обсуждение полученных данных. В настоящей работе впервые исследованы ультраструктурные особенности синаптических окончаний аксонов корешков зрительного нерва, приносящих импульсы к МН у золотой рыбки, адаптированной к действию длительной оптокинетической стимуляции. Несмотря на признаки структурного и функционального утомления МН (сглаживание моторной асимметрии рыбки, изменение объемов МН и их частей, запустевание синапсов и т.д.), специфические изменения АЗ в указанных синапсах на вентральном дендрите явно свидетельствуют в пользу адаптированного состояния. Можно полагать, что именно уменьшение протяженности АЗ в возбуждающих синапсах является структурным механизмом адаптации, ранее в деталях описанным для синаптических окончаний волокон статоакустического нерва, расположенных на латеральном дендрите МН [6, 9]. Этот вывод согласуется с представлениями о роли, которую играют АЗ в регуляции эффективности синап-

Таблица 2

Размеры активной зоны (АЗ) и десмосомоподобных контактов (ДПК) в синапсах на вентральном дендрите маутнеровского нейрона в контроле и после адаптации к контралатеральной оптокинетической стимуляции ($\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$, нм)

Объект исследования	Протяженность АЗ		Протяженность ДПК	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Афферентные синапсы	271 ± 10 $n=147$	$209 \pm 5^*$ $n=173$	149 ± 6 $n=83$	$255 \pm 13^*$ $n=48$
Тормозные синапсы	247 ± 8 $n=97$	$200 \pm 5^*$ $n=100$	0	0
Возбуждающие синапсы	314 ± 18 $n=51$	$222 \pm 8^*$ $n=77$	149 ± 6 $n=83$	$255 \pm 13^*$ $n=48$

* Различия по сравнению с контролем значимы при $P < 0,001$.

Примечание. n — число измерений.

тической передачи, интенсивности секреции нейротрансмиттера из пресинаптического окончания [4, 13]. Очевидно, что и на вентральном дендрите при адаптации к зрительной стимуляции уменьшение протяженности АЗ в серотонинергических синапсах происходит за счет увеличения размеров ДПК. Можно предположить, что это вызвано увеличением содержания в них примембранного филаментозного актина [9]. Однако этот вопрос требует дальнейшего специального исследования, поскольку ультраструктурная организация этих синапсов изучена не так досконально, как синапсов на соме и латеральном дендрите, и необходимо экспериментально убедиться в актиновой природе этих контактов на вентральных дендритах, а также подробнее изучить структурную организацию самих синапсов. В частности, требуют выяснения различия в совместном расположении АЗ и ДПК в синапсах на соме и латеральном дендрите, с одной стороны, и в синапсах на вентральном дендрите, где они не всегда располагаются рядом, а часто далеко отстоят друг от друга.

Обращают на себя внимание уплотнение расположения структур и гипертрофия гладкой эндоплазматической сети в цитоплазме вентрального дендрита при адаптации. Так как похожая картина наблюдается в МН после длительной оптокинетической стимуляции интактных рыбок [5], можно заключить, что ультраструктура не вполне восстанавливается после утомления, вызванного тренировочными сеансами. С другой стороны — ранее было отмечено, что гипертрофия гладкой эндоплазматической сети — увеличение протяженности составляющих ее канальцев, располагающихся вдоль и поперек дендрита, сопряженная с уплотнением цитоскелета, является признаком адаптации МН к вестибулярным стимуляциям и связана с компенсаторной перестройкой для поддержания баланса ионов Ca^{2+} в цитоплазме [8]. Поэтому можно предположить, что подобные ультраструктурные изменения в вентральном дендрите при адаптации к зрительной стимуляции являются не только следами предшествующих тренировок, но имеют также и защитное функциональное значение. В связи с уплотнением расположения структур цитоскелета необходимо отметить, что ранее эта особенность считалась нами главным признаком в реципрокном управлении функциональной активностью МН через вентральный дендрит [5]. В данной работе показано, что уплотнение цитоскелета и уменьшение объема вентрального дендрита при адаптации не сопровождалось инверсией моторной асимметрии, хотя и наблюдалось повышение активности обоих МН и, как следствие, возрастание подвижности рыбки

после адаптации (с $6,5 \pm 0,7$ до $10,9 \pm 0,5$ поворотов в 1 мин). Это может означать, что и утомление, и адаптация имеют пресинаптическую природу, т.е. объясняются специфическими структурными изменениями в пресинаптических бутонах. Только при утомлении в пресинаптических серотонинергических (возбуждающих) терминалях изменения структуры больше выражены, чем при адаптации, и связано это, как показывают морфометрические данные, с сильной или ослабленной секрецией нейротрансмиттера из них, обусловленной максимальным или уменьшенным размером АЗ в двух разных ситуациях. Поэтому и поведенческий эффект различается по силе: в случае утомления наблюдается инверсия моторной асимметрии рыбки, а при адаптации — лишь ее сглаживание. Что касается перестройки постсинаптического цитоскелета, отмеченной в настоящей работе, то она как следствие изменения баланса нейротрансмиттерных влияний на уровне дендрита, по-видимому, вторична. На это могут указывать меньшие в сравнении с контролем изменения плотности расположения филаментов цитоскелета при адаптации, чем при утомлении, вызывающем видимое и без применения морфометрических приемов почти двукратное более плотное их расположение [5]. Возможно также, что особая уплотненность структур цитоскелета является характерной чертой стояния вентрального дендрита, не связанного с функцией, а вызвана другими, пока неизвестными причинами.

Отмечено также, что при адаптации уменьшается протяженность АЗ не только в возбуждающих, но и в тормозных синапсах. Последние не имеют исполнительного инструмента регуляции своего размера в виде ДПК [6]. Таким механизмом могло бы служить втягивание гребешка в дендрит, вероятно, аналогичное втягиванию шипиков в дендриты при адаптации мозга сусликов и крыс к гипотермии [14]. Эта структурная перестройка позволила бы уменьшить расположенную на гребешке АЗ. Однако данное предположение требует специальных исследований с использованием трехмерной реконструкции синапсов [7, 9]. Также эти структурные данные показывают, что тормозные влияния на вентральный дендрит ослабевают как в результате снижения влияния серотонинергических синапсов на тормозные, так и за счет уменьшения собственных АЗ тормозных синапсов. Это вполне согласуется с недавно сформулированным предположением о роли торможения в сенсорных путях в поддержании баланса возбуждения и торможения при формировании памяти [15].

Работа поддержана грантами РФФИ № 09-04-00451а и № 12-04-00699-а.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дектярева Н. Ю., Штанчаев Р. Ш., Михайлова Г. З. и Мошков Д. А. Стабилизация моторной асимметрии у золотой рыбки под влиянием оптокинетической стимуляции. *Нейрофизиология / Neurophysiology*, 2008, т. 40, № 3, с. 487–493.
2. Михайлова Г. З., Коканова Н. А., Тирас Н. Р. и Мошков Д. А. Трехмерная реконструкция и определение объема нейрона. М., URSS, 2012.
3. Михеева И. Б., Григорьева Е. Е., Михайлова Г. З. и др. Серотонинергические синапсы на вентральном дендрите маутнеровского нейрона (ультраструктурное исследование с использованием иммунозолотой метки). *Морфология*, 2013, т. 142, вып. 1, с. 11–15.
4. Михеева И. Б., Тирас Н. Р., Мошков Д. А. и др. Десмосомоподобные контакты маутнеровских нейронов как мишени действия яда скорпиона. *Цитология*, 2000, т. 42, № 7, с. 635–646.
5. Михеева И. Б., Цаплина Н. Ю., Григорьева Е. Е. и др. Ультраструктура маутнеровских нейронов при оптокинетической стимуляции и энуклеации глаза. *Морфология*, 2011, т. 139, вып. 3, с. 30–35.
6. Мошков Д. А. Адаптация и ультраструктура нейрона. М., Наука, 1985.
7. Мошков Д. А. и Тирас Н. Р. Различия цитоскелета в тормозящих и возбуждающих синапсах. *Цитология*, 1987, т. 29, № 2, с. 156–160.
8. Санталова И. М., Мавлютов Т. А., Мошков Д. А. и Чайлахян Л. М. Роль гладкого эндоплазматического ретикулума в адаптации нейронов к утомляющей стимуляции. *Докл. РАН*, 2000, т. 375, № 4, с. 555–558.
9. Тирас Н. Р., Михайлова Г. З. и Мошков Д. А. Эффекты, вызываемые полимеризующим актин пептидом, в маутнеровских нейронах золотой рыбки. *Нейрофизиология / Neurophysiology*, 2006, т. 38, № 5, с. 389–400.
10. Цаплина Н. Ю., Михайлова Г. З., Штанчаев Р. Ш. и Мошков Д. А. Стабилизация структуры маутнеровских нейронов при адаптации золотой рыбки к контралатеральной оптокинетической стимуляции. *Морфология*, 2009, т. 136, вып. 5, с. 22–26.
11. Штанчаев Р. Ш., Михайлова Г. З., Дектярёва Н. Ю. и др. Изменения вентрального дендрита маутнеровского нейрона золотой рыбки под воздействием оптокинетической стимуляции. *Морфология*, 2007, т. 132, вып. 6, с. 29–34.
12. Korn H. and Faber D. S. The Mauthner cell half a century later: a neurobiological model for decision-making? *Neuron*, 2005, v. 47, № 1, p. 13–22.
13. Liu K. S. Y., Siebert M., Mertel S. et al. RIM-binding protein, a central part of the active zone, is essential for neurotransmitter release. *Science*, 2011, v. 334, p. 1565–1569.
14. Popov V. I., Medvedev N. I., Patrushev I. V. et al. Reversible reduction in dendritic spines in CA1 of rat and ground squirrel subjected to hypothermia-normothermia *in vivo*: a three-dimensional electron microscope study. *Neuroscience*, 2007, v. 149, p. 549–560.
15. Vogels T. P., Sprekeler H., Zenke F. et al. Inhibitory plasticity balances excitation and inhibition in sensory pathways and memory networks. *Science*, 2011, v. 334, p. 1569–1573.

Поступила в редакцию 24.09.2012

Получена после доработки 12.02.2013

ULTRASTRUCTURE OF AFFERENT SYNAPSES ON THE VENTRAL DENDRITE OF MAUTHNER NEURONS AFTER GOLDFISH ADAPTATION TO OPTOKINETIC STIMULATION

I. B. Mikhayeva, R. Sh. Shtanchayev, N. A. Kokanova, G. Z. Mikhailova, Ye. N. Bezgina, N. R. Tiras and D. A. Moshkov

Using the morphometric techniques, the ultrastructural changes of the afferent synapses on the ventral dendrite of the Mauthner neurons (MNs) were studied after the adaptation of goldfish to long-term fatiguing sensory (visual) stimulation, characterized by the growth of MN resistance. It was shown that after the adaptation, the length of active zones (AZs) in the synapses located on the MN ventral dendrite was significantly reduced by 23%. At the same time, the length the AZs of the excitatory visual synapses was reduced by 29% in comparison with the control, while the length of desmosome-like contacts (DLCs) bordering AZs was increased by 71%. It was also found that the length of AZs in the inhibitory synapses was decreased by 19% after the adaptation, which is consistent with the important role of inhibitory processes in the sensory pathways during the memory formation. Taking into account the actin nature of the DLCs, the basis of the adaptation to the visual stimulation is suggested to be in the presynaptic mechanism of neurotransmitter secretion regulation by actin.

Key words: *Mauthner neuron, synapses, active zones, desmosome-like contacts, optokinetic stimulation*

Laboratory of Neuron Ultrastructure, RAS Institute of Theoretical and Experimental Biophysics, Pushchino