

К ДИСКУССИИ О СИНЦИТИАЛЬНОЙ СВЯЗИ В НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ

Лаборатория функциональной морфологии и физиологии нейрона (зав. — проф. О.С. Сотников), Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, Санкт-Петербург

Обсуждаются данные о наличии синцитиальной межнейронной связи. Во-первых, обнаружение синапсов в принципе не является доказательством отсутствия синцитиальных связей в нервной системе. Во-вторых, имеются светооптические доказательства наличия синцитиальной связи. Это существование аксонов у ракообразных, полихет и других беспозвоночных, а также сходное слияние 2–3 отростков в одно волокно, покрытое миелиновой оболочкой, у нейронов позвоночных. В культуре ткани после разрушения тела нейрона его отросток, соединенный с другим нейроном, не гибнет, так как обладает синцитиальной связью с последним. В-третьих, при электронно-микроскопическом исследовании обнаружены межнейронные синцитиальные связи в интрамуральной части нервной системы поросят, в каудальном брыжеечном ганглии кошек, в гиппокампе и мозжечке кроликов и лягушек, в коре полушарий большого мозга кошек. Описаны структурные закономерности таких связей. Наблюдая изменения контактирующих клеточных мембран при патологии, удается установить, что сущность процесса состоит в изменении плотных контактов, которых никто не отрицает. Синцитиальные поры и перфорации наблюдаются и у интактных животных в нейронах, без явных признаков повреждения.

Ключевые слова: нейроны, синцитиальная связь, мембранные контакты.

«...Когда современное доказательство кажется выступающим против нейронной доктрины, это не противоречит клеточной теории... и позволит организовать необходимую дискуссию...»

Guillery (2007)

Настоящая дискуссия о возможности синцитиальной связи в нервной системе возникла сразу же после публикации наших первых материалов на эту тему [13]. Это неудивительно, так как нашей публикации предшествовала более чем вековая дискуссия сторонников нейронной теории во главе с Сантьяго Рамон и Кахалем и ретикуляристами (сторонниками синцитиальной организации нервной системы) во главе с Камилло Гольджи [21]. Оба исследователя, несмотря на различия их представлений, разделили одну Нобелевскую премию. Прежняя дискуссия основывалась на результатах, полученных с использованием световой микроскопии с низкой разрешающей способностью, и поэтому не могла быть завершена. Новая дискуссия основывается на фактах, полученных с использованием электронной микроскопии, и отличается по постановке вопроса. Поэтому можно надеяться на ее завершение. При обсуждении существа вопроса необходимо: 1) логически четко сформулировать задачу и обосновать правомерность дискуссии; 2) представить абсолютные доказательства возможности синцитиальной связи с помощью световой микроскопии, включая прижизненные исследования в культуре ткани; 3) привести электронно-микроскопические

доказательства; 4) представить отличия полученных фактов от артефактов фиксации и обработки материала; 5) сформулировать общее представление об образовании синцития в нервной системе.

1. Во-первых, следует отметить, что после открытия с помощью электронного микроскопа химических синапсов у большинства нейробиологов сложилось ошибочное мнение об отсутствии в нервной системе синцитиальной связи. Однако доказательство наличия синапсов не является доказательством отсутствия синцития. Это типичная логическая ошибка (паралогизм), типичное ухищрение в дискуссиях софистов IV в. до н. э. [7].

Все нейроны имеют синапсы (неполная посылка).

Синапс — форма связи нейронов.

Следовательно, форма связи всех нейронов — синапс.

Дискуссии XIX в. предполагали или наличие синапсов, или межнейронную связь с помощью синцития [25]. Однако ряд исследователей вместо представлений «или – или» считали возможными ситуации «и, и», т.е. возможность существования и синапсов, и синцития. Так, А.С. Догель [4] предполагал наличие синцития только в некоторых отделах мозга. Такого же мнения придерживался и известный нейрогистолог V. Jabonero [20]. Известно, что и S. Ramon y Cajal [25] в ранних работах тоже не отрицал возможность мионейронального синцития. Примечательно, что в наше

время из стана искренних нейронистов, из столицы нейронной теории г. Мадрида, вышла статья, подтверждающая электронно-микроскопически наличие синцития, наряду с синапсами, в коре большого мозга кошки [26]. Абсолютизм химических синапсов в межнейронных связях был убедительно поколеблен открытием щелевых и плотных межнейронных контактов [17]. Сейчас обсуждается только вопрос, в каких отделах мозга эти контакты имеют важное значение. Таким образом, в настоящее время можно с уверенностью сказать, что наличие синапсов никак не отрицает теоретическую возможность присутствия синцитиальной формы межнейронной связи, и поиск ее в нервной системе логически обоснован.

2. Возможно ли с помощью световой микроскопии представить абсолютные доказательства присутствия межнейронного синцития? Оказывается, такие доказательства уже есть. Электрофизиологам хорошо известны такие объекты, как гигантские аксоны ракообразных и головоногих моллюсков. Как было показано J.Z. Young [28, 29], а затем J.A.C. Nicol [22] и многими другими, гигантский аксон образуется путем синцитиального слияния отростков нескольких десятков мелких нейронов (рис. 1, а). То, что образуется единое нервное волокно, а не пучок, подтверждено электронно-микроскопически и электрофизиологически. Синцитиальный объект, на котором выполнены фундаментальные работы по электрофизиологии и биофизике мембранного возбуждения и проведения [6, 19], никогда не вызывал никаких дискуссий. Поэтому он может служить одним из абсолютных доказательств наличия синцитиальных связей в нервной системе, и это не единичный пример. Такое же слияние отростков (см. рис. 1, б) можно обнаружить на классических препаратах многоотростчатых псевдоуниполярных нейронов позвоночных у А.С. Догеля [5]. Три отростка соединяются не в пучок, а сливаются в один отросток. Он покрыт миелиновой оболочкой с узловыми перехватами, что возможно только у одиночных волокон. Следовательно, абсолютные доказательства наличия синцитиальной связи нейронов можно привести, используя даже гистологические препараты и световую микроскопию.

Исследования кинетики поведения живых нейронов в культуре ткани позволяет получить новые доказательства наличия межнейронного синцития [12]. Растущие отростки изолированных нейронов обычно имеют конусы роста, которые, контактируя, устанавливают связь между нейронами. Характер связи под световым микроскопом определить сложно. Однако, как нередко бывает

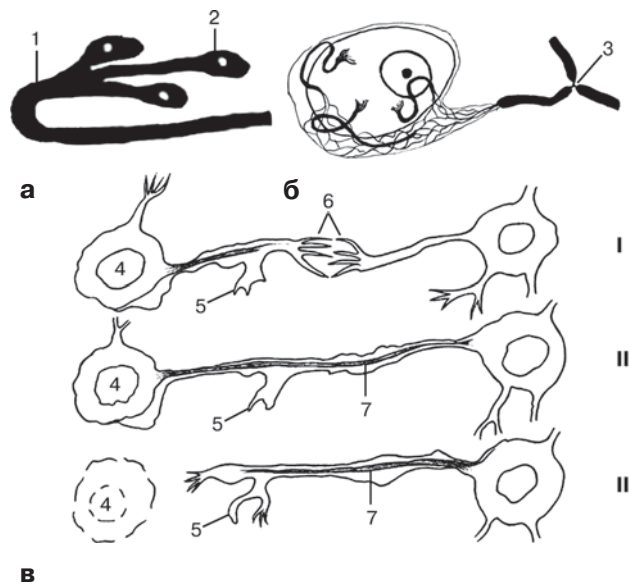


Рис. 1. Абсолютные доказательства существования синцитиальных связей с помощью светового микроскопа (схематические изображения).

а — гигантский аксон, сформированный синцитиально соединенными нервными отростками [28]; б — три отростка нейрона спинномозгового ганглия, соединенные синцитиально в одно миелиновое волокно [5]; в — доказательство синцитиального соединения двух живых нейронов в культуре ткани [12]; I–III — стадии процесса; 1 — гигантский аксон; 2 — тела мелких нейронов, образующих гигантский аксон путем синцитиальной связи нервных отростков; 3 — узловый перехват (Ранвье) миелинового волокна; 4 — тело нейрона, погибающего в первичной культуре ткани; 5 — отростки нейрона 4, 6 — конусы роста; 7 — общий для двух нейронов цитоскелетный тяж.

в первичных культурах, одна из контактирующих клеток может погибнуть (см. рис. 1, в), но ее отростки остаются жизнеспособными, хотя по закону валлеровской дегенерации они должны погибнуть. Вывод может быть один: оставшиеся отростки цитоплазматически (синцитиально) связаны с другим метаболическим центром, т.е. с другим оставшимся нейроном. Этими прижизненными данными также нельзя пренебрегать в дискуссии о возможности синцитиальной связи нейронов. Почему-то приведенные убедительные, на мой взгляд, факты обычно не убеждают некоторых специалистов в принципиальной возможности существования синцития в нервной системе. Им хотелось бы обязательно увидеть электронно-микроскопические снимки с синцитием, причем обязательно у млекопитающих и обязательно в мозгу. Кроме того, наиболее частым является вопрос: «А кто из иностранных авторов это показал?».

3. Нами электронно-микроскопически межнейронные синцитиальные связи обнаружены в каудальном брыжеечном ганглии кошек [1], в

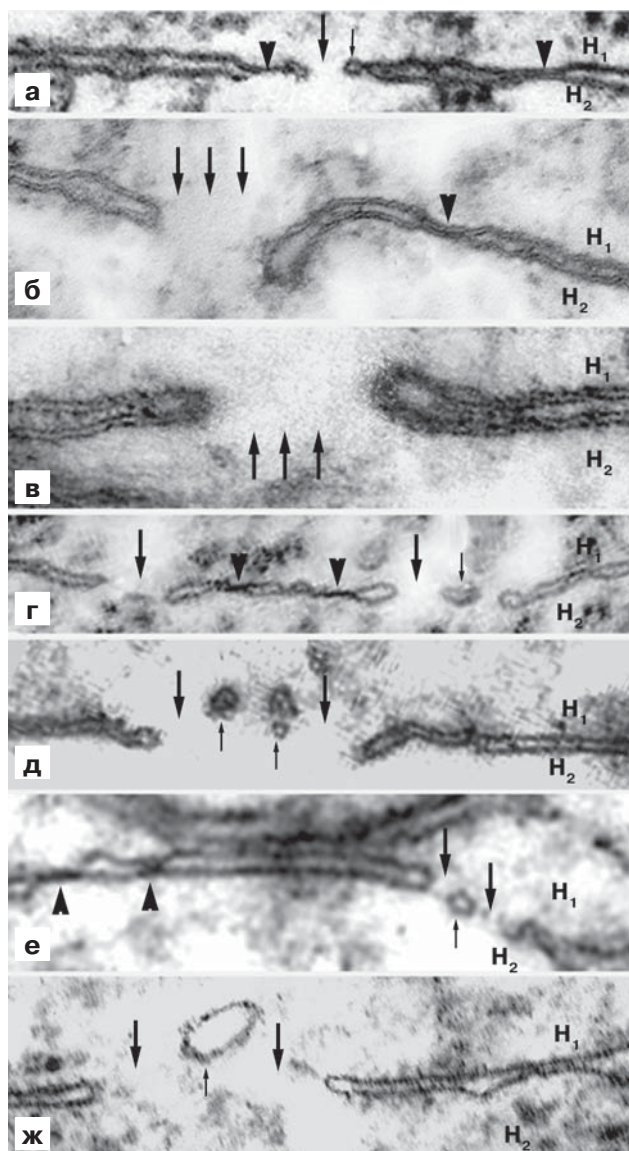


Рис. 2. Закономерности строения межнейронных синцитиальных перфораций.

а — перфорация (толстая стрелка), формирующаяся на основе плотного контакта (наконечники стрелок) и отпочковывающаяся везикулярная структура (тонкая стрелка); б — крупная синцитиальная перфорация (стрелки) с закругленными краями слившихся мембран нейронов зубчатой извилины и плотным контактом рядом (наконечник стрелки); в — крупная межмембранная перфорация (стрелки) с закругленными краями слившихся мембран соседних нейронов поля СА1; г — перфорации с закругленными краями (толстые стрелки), плотные контакты (наконечники стрелок) и остаточная структура внутри перфорации (тонкая стрелка); д — множественные везикулярные остаточные структуры (тонкие стрелки) в просвете перфорации (толстые стрелки); е — формирующаяся остаточная структура (тонкая стрелка) внутри перфорации (толстые стрелки), расположенной вблизи межнейронных контактов (наконечники стрелок); ж — остаточная мембранная структура (тонкая стрелка) в межнейронной синцитиальной перфорации (толстые стрелки); Н₁, Н₂ — тела нейронов. Электронная микроскопия. Ув.: а — 65 000; б — 95 000; в — 100 000; г — 72 000; д — 80 000; е — 84 000; ж — 78 000.

интрамуральной нервной системе 2-месячных поросят [13]; в зубчатой извилине и полях СА1 и СА2 гиппокампа и между клетками-зернами мозжечка [9], а также в коре полушарий большого мозга эмбрионов человека. Основные результаты исследований заключаются в обнаружении следующих структурных закономерностей (рис. 2). Синцитиальные перфорации чаще образуются в нервной системе со слабо развитой глией (эмбрионы, новорожденные, культивируемые клетки, тела нейронов гиппокампа). Наноскопические поры и крупные перфорации образуются только на базе плотных контактов обычной длины или точечных. Края перфораций представляют собой либо слившиеся края клеточных мембран (КМ) смежных нейронов, либо остатки плотных контактов, на основе которых возникли перфорации. Внутри перфорации нередко отмечаются овальные и везикулоподобные остаточные тельца.

В опытах с перерезками постганглионарных волокон заднего брыжеечного ганглия было показано, что синцитиальные перфорации могут возникать в первые сутки после операции даже в синапсе между пре- и постсинаптическими волокнами [11]. Со временем их количество и размеры увеличиваются. В экспериментах с черепно-мозговой травмой обнаружено, что в первое время после травмы в гиппокампе увеличивается число и плотных контактов, и перфораций, а в дальнейшем число синцитиальных перфораций возрастает за счет уменьшения числа плотных контактов.

4. При достаточном увеличении (порядка 60 000–90 000) электронного микроскопа синцитиальные перфорации двух контактирующих КМ явно отличаются от артефактов фиксации и обработки препаратов. Возможность артефактов фиксации подробно исследовали на начальных этапах становления электронной микроскопии. Они обобщены и подробно описаны в конце XX столетия [2, 8, 15, 24]. Среди них нет таких как плотные контакты и их перфорации со слиянием КМ на краях и образованием остаточных мембранных телец. Никто из исследователей никогда не отмечал подобных «артефактов». Зато почти все микроскописты называют такие характерные артефакты при неправильном взятии материала, гипоксии, несоответствующих фиксациях, как набухание митохондрий и эндоплазматической сети, вакуолизация цитоплазмы, набухание тел, ядер и нервных отростков. На наших препаратах с синцитиальными перфорациями перечисленные типичные признаки нарушений фиксации отсутствуют. Поэтому мы утверждаем, что описанные нами закономерные структуры являются истинными фактами. Непосредственно к арте-

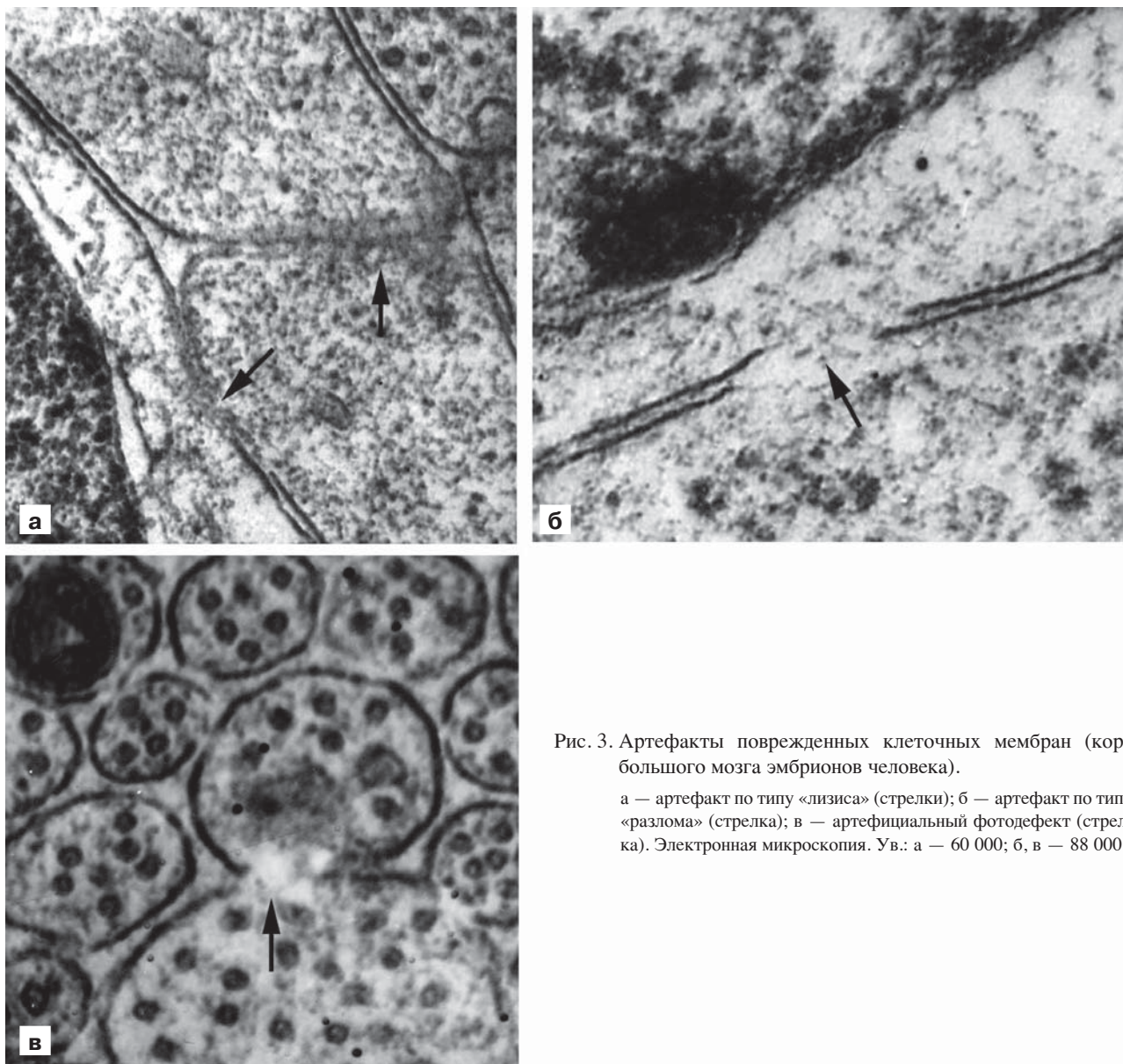


Рис. 3. Артефакты поврежденных клеточных мембран (кора большого мозга эмбрионов человека).

а — артефакт по типу «лизиса» (стрелки); б — артефакт по типу «разлома» (стрелка); в — артефициальный фотодефект (стрелка). Электронная микроскопия. Ув.: а — 60 000; б, в — 88 000.

фактам контактирующих КМ смежных нейронов относятся их дефекты по типу лизиса, когда локально уменьшается контрастность КМ и их изображение расплывается. Такие картины характерны и для косых срезов КМ, проходящих под небольшим углом к их плоскости. Эти артефакты возникают обычно при резке материала (рис. 3, а). Вторая разновидность артефакта КМ — это дефект по типу разлома (см. рис. 3, б). Он характеризуется резким локальным прерыванием КМ, обычно неравномерным для смежных КМ. Этот вид дефекта, видимо, образуется при обработке уже фиксированных и обезвоженных (твердых) образцов. Наконец, встречаются и фотодефекты — мелкие бесцветные пятна, которые могут располагаться в разных участках фотопластинки или фотобумаги, но когда они совпадают с КМ, то создают впечатление прерыва последних (см. рис. 3, в). Об артифициальном характере отме-

ченных изменений свидетельствует отсутствие каких-либо закономерностей в их строении и расположении. К сожалению, прижизненные изменения КМ все еще остаются малоисследованными. Возможно, это связано с наличием перечисленных артефактов и использованием недостаточных увеличений для изучения этого объекта. Среди изменений КМ встречаются также реактивные изменения, например, локальное расслоение дупликатуры смежных КМ (рис. 4, а, б). В норме обычно межмембранное расстояние колеблется около 20 нм, но в локальных расширениях щели оно может увеличиваться в 2–5 раз. Причина этого явления остается неясной, но оно встречается при патологии. Группа Л.М. Чайлахяна отметила этот феномен в экспериментах по влиянию L-глутамата на нейроны мозжечка и назвала такие локальные расширения щели между смежными мембранами «линзами» [10].

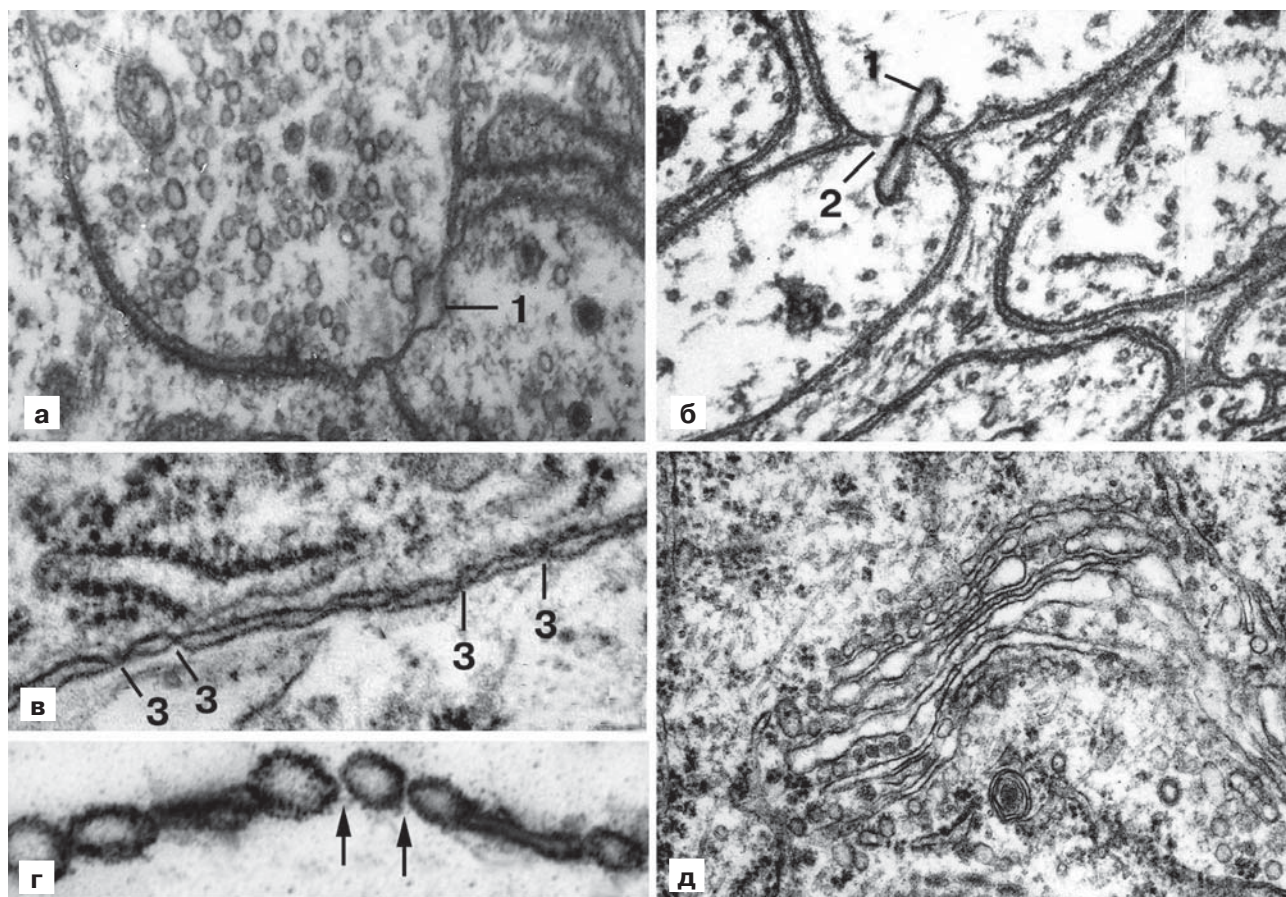


Рис. 4. Реактивные перестройки мембран.

а, б — варианты расширения межмембранной щели (автономный ганглий 2-месячного поросенка); в, г — варикозные деформации межклеточной щели в результате ее локальных сужений с образованием точечных плотных контактов (в — гиппокамп кролика; г — нервная система речного рака); д — варикозная деформация межмембранных щелей в комплексе Гольджи (нейрон коры большого мозга крысы); 1 — мембранные «линзы»; 2 — формирующаяся синцитиальная перфорация; 3 — точечные плотные контакты; стрелки — формирующиеся синцитиальные поры. Электронная микроскопия. Ув.: а — 60 000; б — 54 000; в — 62 000; г — 96 000; д — 25 000.

Из изменений КМ в норме обращают на себя внимания еще встречающиеся серийные сужения щели между КМ (см. рис. 4, в, г). Щель принимает варикозно-деформированную форму. Расстояние между сужениями чаще равняется 40–80 нм. Ширина варикозности — около 20–30 нм. Просвет между КМ в точках сужения стремится к нулю. Противостоящие КМ сливаются, толщина их уменьшается. Этим они полностью напоминают плотные контакты и именуются нами как точечные плотные контакты. Они часто предшествуют образованию синцитиальных пор и перфораций и отражают прижизненные свойства КМ. Варикозная деформация щели между КМ — крайне нестабильна. Эллипсоидная форма возникших варикозностей постепенно превращается в сферическую. При этом в результате уменьшения больших диаметров эллипсоидов они расходятся, образуя мембранную пору (см. рис. 4, г). Минимальный диаметр поры, видимый на наших

препаратах, равен 6–8 нм. Такую же деформацию прижизненно испытывают дубликатуры мембран комплекса Гольджи. На определенных стадиях функционирования последнего щели между плоскими мембранами также испытывают варикозную деформацию (см. рис. 4, д) и распадаются на структуры везикулярной формы, причем эти данные о нормальных структурных преобразованиях мембран никем не рассматриваются как артефакты. О прижизненном неартефициальном происхождении синцитиальных связей свидетельствуют их постоянная локализация в области плотных контактов и закономерное строение. Формирование каплевидно закругленных краев перфораций и образование из плоских мембран везикулярных остаточных структур свидетельствует о том, что это — прижизненные превращения жидких липидных мембран. Эти структуры никак не могут быть образованы в результате действия глутаральдегида, четырехоксида осмия

или спиртов, используемых в наших экспериментах.

Казалось бы, для отрицания реальности существования, наряду с химическими и электрическими синапсами, синцитиальной связи, как третьей формы межнейронных отношений, нет каких-либо фундаментальных обоснований. Значит, есть какие-то дополнительные объективные и субъективные причины, которые мешают некоторым исследователям поверить в реальность представляемых нами картин. При рассмотрении этого вопроса, во-первых, следует иметь в виду, что синцитиальные межнейронные связи встречаются довольно редко, а возможно, они существуют и не во всех отделах нервной системы. Во-вторых, это мелкие малозаметные образования, для выявления которых необходимы значительные увеличения электронного микроскопа. К тому же они чередуются с перечисленными выше артефактами. Возможно, поэтому на них раньше не обращали внимания. Во всяком случае в отличных электронно-микроскопических атласах А. Peters и соавт. [23] и К. Учизоно [14] такие малозаметные синцитиальные перфорации имеются. В статье Н.Н. Боголепова и соавт. [3] приведены иллюстрации образования межнейронных контактов и типичных синцитиальных мембранных перфораций с закругленными краями и «остаточными везикулярными компонентами» в коре большого мозга крыс при ишемии. Некоторые специалисты считают необходимыми электрофизиологические доказательства наличия синцитиальной связи в мозгу. К сожалению, пока предоставить их, видимо, невозможно. В связи с тем, что межклеточные перфорации, несомненно, имеют очень низкое сопротивление, все их электрические свойства должны быть теми же, что и у электрических синапсов: двунаправленность проведения, низкий декремент распространения возбуждения, синхронизация потенциалов действия, отсутствие синаптической задержки, неустойчивость, проницаемость для красителей и др. Поэтому, возможно, часть уже предпринятых электрофизиологических исследований электрических синапсов на самом деле одновременно являются исследованиями и синцитиальных перфораций. Так как синцитии формируются на основе электрических синапсов, то такой их признак, как коннексин-36, также может присутствовать в районе синцития. В литературе есть данные, которые показывают, что при блокаде

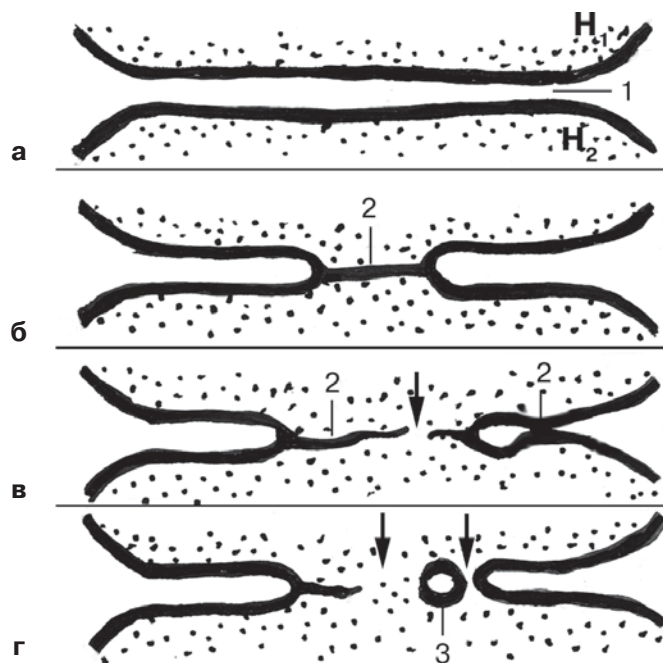


Рис. 5. Схематическое изображение процесса формирования синцитиальной межклеточной перфорации прилегающих клеточных мембран (КМ) пары смежных нейронов.

а — прилегающие КМ двух смежных нейронов и щель между ними; б — слияние нейрональных КМ с образованием плотных межклеточных контактов; в — образование синцитиальной поры в плотном контакте; г — образование синцитиальных перфораций и остаточного мембранного тельца между ними. 1 — межнейрональная щель; 2 — плотный мембранный контакт; 3 — остаточное мембранное тельце; стрелки — синцитиальные поры; H_1 , H_2 — нейроны.

химических синапсов у нокаутных животных, лишенных электрических синапсов, электрическая связь между нейронами и способность синхронизации импульсов частично сохраняются [16, 18, 27]. Известно, что синцитиальную связь заблокировать невозможно. Такие данные, по нашему мнению, могут быть расценены как электрофизиологические доказательства наличия, наряду с электрическими синапсами, также базирующихся на их основе синцитиальных пор и перфораций.

Тот факт, что при патологии (огнестрельное ранение черепа, валлеровская дегенерация) число и размеры синцитиальных перфораций КМ резко увеличиваются, свидетельствует о том, что формирование синцития в данных случаях, несомненно, оказывается проявлением патологии. Однако наличие синцитиев в нервной системе интактных животных свидетельствует о реактивной природе этих изменений, возникающих при некотором обратимом изменении тканевого гомеостаза.

5. Кинетика структурного процесса, видимо, выглядит следующим образом (рис. 5). Вначале

нарушаются физико-химические свойства КМ, гарантирующие постоянство величины межклеточной щели. Это приводит к локальным сближениям до прямого контакта прилегающих смежных КМ и их слиянию, что сопровождается варикозной деформацией межклеточной щели. Слияние контактирующих КМ — нестабильное состояние. Оно нередко сопровождается их прободением с образованием синцитиальных пор, а затем и перфораций. У интактных животных синцитии формируются на базе плотных контактов в зонах с нестабильным гомеостазом, при функциональных его изменениях, а при патологии приобретают массовый характер. Если мы признаем реальное существование мембранных контактов, то нельзя отрицать и процесс их изменений, т.е. их перфорацию. Другой вопрос: считать ли это нормой или патологией? Известно, что многие патологические процессы развиваются на основе нормальных процессов. Отрицать возможность образования синцитиев между нейронами — значит возражать против клеточной теории, утверждающей общность свойств всех клеток, включая способность формировать синцитии.

Работа поддержана грантами РФФИ № 09-01-00473 и № 10-04-90000-Бел_а.

Автор благодарит д-ра мед. наук Е.Г. Гилерова за консультативную и техническую помощь при написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Арчакова Л.И., Сотников О.С., Новаковская С.А. и др. Синцитиальные цитоплазматические анастомозы между нейритами клеток каудального брыжеечного ганглия взрослых кошек. *Морфология*, 2009, т. 135, вып. 2, с. 23–26.
- Боголепов Н.Н. Методы электронно-микроскопического исследования мозга. М., Медицина, 1976.
- Боголепов Н.Н., Павловская Н.И. и Яковлева Н.И. Ультраструктура контактов парных нейронов в постгипоксическом периоде. *Арх. анат.*, 1980, т. 79, вып. 9, с. 15–24.
- Догель А.С. К вопросу об отношении нервных клеток друг к другу. Гистологические исследования. Вып. I. Томск, Типо-Литография П.И. Мокушина, 1893.
- Догель А.С. Гистологические исследования. Строение спинномозговых узлов и клеток у млекопитающих животных. Записки Акад. наук, 1897, т. 5, с. 27–48.
- Кац Б. Нерв, мышца и синапс. М., Мир, 1968.
- Маковецкий А.Н. Софисты. Вып. 1–2. Баку, (Б.И.), 1940–1941.
- Миронов А.А., Комиссарчик Я.Ю. и Миронова В.А. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине. СПб., Наука, 1994.
- Парамонова Н.М. и Сотников О.С. Цитоплазматическая синцитиальная связь между телами нейронов ЦНС взрослых животных. *Морфология*, 2008, т. 134, вып. 6, с. 13–17.
- Самосудова Н.В., Ларионова Н.П. и Чайлахян Л.М. Патологическое слияние зернистых клеток мозжечка лягушки под влиянием L-глутамата *in vitro*. Докл. РАН, 1994, т. 336, № 3, с. 406–409.
- Сотников О.С., Арчакова Л.И., Новаковская С.А. и Соловьева И.А. Проблема синцитиальной связи нейронов при патологии. *Бюл. экспер. биол.*, 2009, т. 147, № 2, с. 207–210.
- Сотников О.С., Камардин Н.Н., Рыбакова Г.И. и Соловьева И.А. Цитоплазматическая синцитиальная межнейронная связь у моллюсков. *Журн. эволюц. биохим.*, 2009, т. 45, № 2, с. 225–232.
- Сотников О.С., Малашко В.В. и Рыбакова Г.И. Синцитиальная связь нейронов в культуре ткани в раннем онтогенезе. *Морфология*, 2007, т. 131, вып. 2, с. 7–15.
- Учизоно К. Возбуждение и торможение. Киев, Наук. думка, 1980.
- Bozzola J.J. and Russel L.D. *Electron Microscopy: Principles and Techniques for Biologists*. Boston, Acad. Press., 1992.
- Deans M.R., Gibson J.R., Seliotto C. et al. Synchronous activity of inhibitory networks in neocortex requires electrical synapses containing connexin 36. *Neuron*, 2001, v. 31, p. 477–485.
- Guillery R.W. Relating the neuron doctrine to the cell theory. Should contemporary knowledge change our view of the neuron doctrine? *Brain Res. Rev.*, 2007, v. 55, № 2, p. 411–421.
- Hamzei-Sichani F., Kamasawa N., Jansson W.G.M et al. Gap junction on hippocampal mossy fiber axons demonstrated by thin-section electron microscopy and freeze-fracture replica immunogold labeling. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2007, v. 104, № 30, p. 12548–12553.
- Hodgkin A.L. and Huxley A.F. Action potentials recorded from inside a nerve fiber. *Nature*, 1939, v. 144, p. 710–711.
- Jabonero V. Studien über die Synapsen des peripheren vegetativen Nervensystems. III Das distale nervosa Synzytium und die plexiforme Synapse auf Distanz. *Z. mikr.-anat. Forsch.*, 1956, Bd. 62, H. 3, S. 407–451.
- Kruger L. and Otis T.S. Whither withered Golgi? A retrospection evolution of reticularist and synaptic constructs. *Brain Res. Bull.*, 2007, v. 72, № 4–6, p. 201–207.
- Nicol J.A.C. Giant axon of *Eudistilia vancouveri* (Kinberg). *Trans. Roy. Soc. Canada*, 1948, v. 42, ser. 3, sect. 5, p. 107–124.
- Peters A., Palay S.L. and Webster H. de F. *The fine structure of the nervous system. The neurons and supporting cells*. Philadelphia, London, Toronto, W.B. Saunders Co, 1976.
- Plattner H. und Zingsheim H.P. *Elektronmikroskopische Methodik in der Zell- und Molekularbiologie*. Stuttgart, Springer, 1987.
- Ramon y Cajal S. *Neuron theory or reticular theory?* Madrid, Instituto «Ramon y Cajal», 1954.
- Santander R.S., Cuadrado G.M. and Sáez M.R. Exceptions to Cajal's neuron theory: communicating synapses. *Acta Anat.*, 1998, v. 132, p. 74–76.
- Traub R.D., Pais J., Bibbig A. et al. Containing roles of axonal (pyramidal cell) and dendritic (interneuron) electrical coupling in the generation of neuronal network oscillations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2002, v. 100, № 3, p. 1370–1374.
- Young J.Z. Structure of nerve fibres and synapses in some invertebrates. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 1936, v. 4, № 4, p. 1–6.
- Young J.Z. Fused neurones synaptic contacts in the giant nerve fibres of Cephalopods. *Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser B, Biol. Sci.*, 1939, v. 229, p. 465–503.

Поступила в редакцию 10.11.09

CONTRIBUTION TO THE DISCUSSION ON SYNCYTIAL CONNECTIONS IN THE NERVOUS SYSTEM

O.S. Sotnikov

The paper discusses data on the existence of the syncytial interneuronal connections. Firstly, the discovery of synapses in principle is not a proof of the absence of syncytial connections in the nervous system. Secondly, there is a light microscopical evidence of the existence of the syncytial connections. These are found in giant axons of crustaceans, polychaetes, and other invertebrates, as well as during similar fusion of 2–3 processes into one fiber covered with myelin sheath in vertebrate neurons. In tissue culture, after the destruction of the neuronal body, its process connected to another neuron does not die, as it has syncy-

tial connection with the latter. Thirdly, under the electron microscope, interneuronal syncytial connections were demonstrated in piglet intramural nervous system, in cat caudal mesenteric ganglion, in rabbit and frog hippocampus and cerebellum, and in cat cerebral cortex. Structural regularities of such connections have been described. By observing changes of contacting membranes in pathology, it was established that the essence of the process consists in a modification of tight junctions which are not refuted by anyone. The syncytial pores and perforations are also observed in intact animals in neurons without obvious lesions.

Key words: *neurons, syncytial connections, membrane contacts.*

Laboratory of Neuron Functional Morphology and Physiology,
RAS I.P. Pavlov Institute of Physiology, St. Petersburg