

Е.Е. Григорьева¹, Р.Ш. Штанчаев¹, Г.З. Михайлова¹, Н.Р. Тирас^{1, 2} и Д.А. Мошков^{1, 2}

КОРРЕЛЯЦИЯ РАЗМЕРОВ ОТДЕЛЬНЫХ ЧАСТЕЙ МАУТНЕРОВСКОГО НЕЙРОНА ЗОЛОТОЙ РЫБКИ С ЕГО ИНТЕГРАЛЬНОЙ ФУНКЦИЕЙ ПОСЛЕ ЭНУКЛЕАЦИИ ГЛАЗА

¹ Лаборатория ультраструктуры нейрона (зав. — проф. Д.А. Мошков), Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН, г. Пущино; ² Магистерская образовательная программа «Медико-биологические науки» (зав. — проф. Э.И. Лежнев), Пущинский государственный университет; e-mail: grigorieva2003@mail.ru; rshtanch@mail.ru; mihailova_g@rambler.ru; ntiras@mail.ru; d_moshkov@mail.ru

С помощью метода трехмерной реконструкции изучали структурные корреляты значительно возросшей после односторонней энуклеации глаза функциональной активности деафферентированного мавтнеровского нейрона (МН), о чем свидетельствовал необратимый сдвиг моторной асимметрии золотой рыбки в «слепую» сторону. Установлено, что в одних случаях доминантность МН значимо коррелировала с уменьшением объема его вентрального дендрита, а в других — с увеличением размеров сомы и латерального дендрита. Оба структурных признака, по-видимому, были обусловлены локальным перераспределением баланса нейротрансмиттеров в связи с напряжением сенсорных входов, оставшихся неповрежденными. В целом, продемонстрировано, что длительное приспособительное изменение поведения рыбок может регулироваться посредством специфических морфологических перестроек МН на уровне их индивидуальных дендритов по принципу прямой и обратной связи.

Ключевые слова: мавтнеровские нейроны, дендриты, сома, структура, энуклеация глаза

Известно, что работа индивидуального нейрона с его многочисленными дендритами способна оказывать влияние на интегральную функцию мозга, проявляющуюся поведением животного [8, 9]. В этом отношении привлекает внимание относительно простая система мавтнеровских нейронов (МН) золотой рыбки. Эти клетки имеют всего 2 главных дендрита — латеральный, получающий ипсилатеральную статоакустическую импульсацию [14], и вентральный, воспринимающий через тектум зрительные сигналы от контралатерального глаза [15]. Благодаря интегративной деятельности каждого нейрона его активизация в ответ на приходящие звуковые, вестибулярные и зрительные сигналы вызывает поворот рыбки в противоположную от активировавшегося нейрона сторону [11].

Недавно было установлено, что рыбкам присуща моторная асимметрия — свойство спонтанно выбирать ту или иную сторону поворота в свободном, не опосредованном сенсорными стимулами поведении [3]. В ее основе, по-видимому, лежит функциональная асимметрия МН. На это указывают данные, свидетельствующие, что экспериментально модифицированная моторная асимметрия сопровождается изменением структурной асимметрии, превышением размера контралатерального МН, инициирующего поворот в

предпочтительную сторону, над зеркально расположенным ипсилатеральным нейроном [3]. В экспериментах по вестибулярной или зрительной стимуляции, а также по унилатеральным сенсорным денервациям определено, что функциональной активностью МН могут управлять 2 структурных механизма [13]. Первый, прямой, основан на увеличении интегральных размеров контралатерального МН, главным образом, за счет сомы и латерального дендрита [3]. Второй, «реципрокный», заключается в уменьшении размера вентрального дендрита МН [3, 6]. Влияние второго механизма настолько сильно, что МН становится функционально доминирующим, имея меньший размер, чем его зеркальный двойник. Однако регулируется ли функциональная активность МН описанными способами для долгосрочного, приспособительного изменения поведения рыбок, остается неизвестным. Цель данной работы — детальное сравнительное морфометрическое исследование структурной изменчивости МН и их частей после унилатеральной энуклеации глаза, которая, как обнаружено [2], необратимо сдвигает моторную асимметрию мальков золотой рыбки в «слепую» сторону, вероятно, вследствие усиления функциональной активности контралатерального стороне энуклеации МН.

Материал и методы. Физиологическая часть работы и ее результаты описаны ранее [2]. У мальков золотых рыбок *Carassius auratus* (Оранда, 3–6 мес, длина около 3 см) под холодовой анестезией производили энуклеацию глаза с правой или левой стороны тела (для рыбок-правшей и рыбок-левшей соответственно контралатерально или ипсилатерально к предпочитаемой стороне поворотов) [3]. На протяжении периода реабилитации (не менее 2 нед) рыбок содержали в слабом растворе метиленового синего (обеззараживающее и антистрессовое средство). Через 1 мес, когда исходная моторная асимметрия стабилизировалась на новом уровне, мозг подопытных рыбок ($n=36$) подвергали морфологическим исследованиям. Контролем служили не оперированные рыбки из того же выклева ($n=15$). Моторную асимметрию рыбок до начала экспериментов и после энуклеации глаза оценивали по коэффициенту моторной асимметрии (КМА) — отношению числа поворотов в предпочитаемую сторону к сумме поворотов, совершенных рыбкой за время тестирования. На основании протокола многодневного тестирования, из общей популяции отбирали рыбок-амбидекстров с КМА $0,50 \pm 0,03$, правшей и левшей, у которых КМА $\geq 0,55$. Инверсией моторной асимметрии, индуцированной в ходе эксперимента, считали снижение исходного КМА ниже значения $0,5$.

Трехмерную реконструкцию МН осуществляли по серийным гистологическим срезам продолговатого мозга (толщиной 3 и 6 мкм), фиксированного и залитого по протоколу, используемому в электронной микроскопии [4]. Срезы изготавливали на пирамитоме LKB (Швеция) и фотографировали

с помощью микроскопа NU-2E (Carl Zeiss, Германия), снабженного цифровой камерой CoolPix E995 (Nikon, Япония). В применяемые методики реконструкции и определения объемов МН [3] были внесены ряд усовершенствований, благодаря которым удалось снизить инструментальную ошибку при определении суммарного объема нейрона (сомы с дендритами) в 4–6 раз (с $\pm 30\text{--}40 \times 10^3 \text{ мкм}^3$ до $\pm 5\text{--}10 \times 10^3 \text{ мкм}^3$) [2]. При расчетах границ сомы с латеральным и вентральным дендритами использовали привязку к расстоянию (d) от средней линии мозга до центра ядрышка МН: границу латерального дендрита с сомой проводили на расстоянии $1,2 d$, границу вентрального дендрита с сомой — на расстоянии $0,6 d$ [6].

В данной работе суммарный объем МН включал объемы соматической части, латерального и вентрального дендритов до их бифуркации, а также аксона до места его перекреста с аксоном другого нейрона. Для анализа структурной асимметрии МН и их частей вычисляли коэффициент структурной асимметрии (КСА) — отношение объема доминантного МН или его части к сумме объемов обоих нейронов или их соответствующих частей [3]. Вычисляли суммарный КСА МН, а также отдельно КСА вентральных дендритов, КСА соматических частей и КСА латеральных дендритов МН (КСА_{ВД}, КСА_С и КСА_{ЛД} соответственно). Кроме того, для анализа морфофункциональных изменений МН использовали суммарный КСА сомы нейронов и их латеральных дендритов (КСА_{С+ЛД}). Инверсией структурной асимметрии МН и их частей, по аналогии с моторной асимметрией рыбок, считали значение КСА, меньшее $0,5$.

Объемы маунтерновских нейронов (МН) золотых рыбок после односторонней энуклеации глаза (ЭГ)

Группы рыбок	КМА до ЭГ	КМА после ЭГ	МН	Объем МН $\times 10^3 \text{ мкм}^3$				
				С	ЛД	ВД	Аксон	КСА _{МН}
Контрольные рыбки: амбидекстры ($n=3$)	$0,52 \pm 0,02$	0	П	123 ± 38	78 ± 14	61 ± 35	130 ± 89	$0,50 \pm 0,010$
			Л	114 ± 28	64 ± 17	53 ± 23	149 ± 107	
правши ($n=5$)	$0,59 \pm 0,03$	0	К	196 ± 25	74 ± 20	72 ± 9	122 ± 54	$0,60 \pm 0,020$
			И	$101 \pm 12^*$	$46 \pm 4^*$	$47 \pm 11^*$	117 ± 49	
левши ($n=5$)	$0,6 \pm 0,02$	0	К	193 ± 46	64 ± 8	63 ± 24	176 ± 89	$0,59 \pm 0,05$
			И	$93 \pm 11^*$	48 ± 20	49 ± 10	150 ± 56	
Инверсия структурной асимметрии ВД, приводящая к усилению моторной асимметрии рыбок ($n=10$)	$0,57 \pm 0,03$	$0,66 \pm 0,03^{**}$	К	165 ± 37	80 ± 21	41 ± 11	158 ± 53	$0,50 \pm 0,03$
			И	135 ± 26	69 ± 17	$74 \pm 14^*$	156 ± 35	
Инверсия структурной асимметрии С и ЛД, приводящая к инверсии моторной асимметрии рыбок ($n=10$)	$0,56 \pm 0,03$	$0,35 \pm 0,05^{**}$	К	124 ± 26	60 ± 17	70 ± 11	228 ± 70	$0,460 \pm 0,020$
			И	171 ± 26	82 ± 21	71 ± 10	244 ± 74	
Рыбки без левого глаза (естественная травма): левша	—	0,7	К	131	41	46	217	0,56
			И	114	20	47	165	
левша	—	0,73	К	102	46	23	168	0,47
			И	85	39	52	213	

Примечание. С — соматическая часть клетки; ЛД и ВД — латеральный и вентральный дендриты соответственно; П и Л — правый и левый МН у интактных рыбок-амбидекстров соответственно; К и И — контралатеральный (левый у рыбок-правшей и правый у левшей) и ипсилатеральный к исходно предпочитаемой стороне поворотов МН; КМА — коэффициент моторной асимметрии; КСА — коэффициент структурной асимметрии.

* Объемы частей ипсилатерального МН (С, ЛД и ВД) значимо отличаются от соответствующих значений у контралатерального МН при $P < 0,05$. ** КМА рыбок после энуклеации отличается от соответствующего значения до энуклеации при $P < 0,05$.

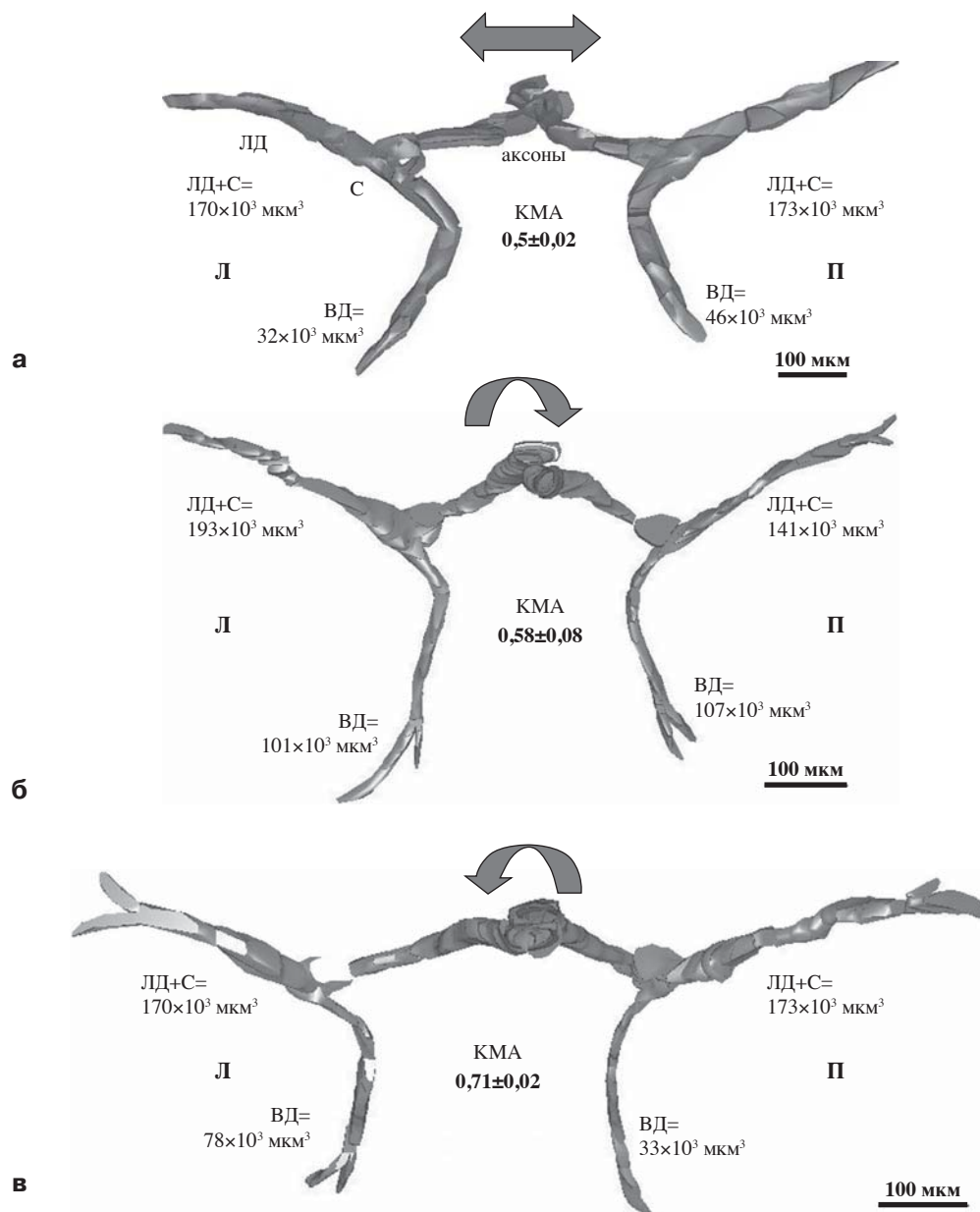


Рис. 1. Изображения маутнеровских нейронов (МН) рыбок-амбидекстров в контроле (а) и после энуклеации правого (б) и левого (в) глаза.

ЛД и ВД — латеральный и вентральный дендриты; С — сома, Л и П — левая и правая стороны мозга. Указаны значения суммарных объемов С и ЛД для каждого нейрона, объемов ВД, а также средние коэффициенты моторной асимметрии (КМА) рыбок. Стрелка на рисунке а указывает на симметричность функциональной активности обоих МН, фигурные стрелки на рисунках б и в означают функциональное доминирование контралатерального МН над ипсилатеральным.

Статистическую обработку морфометрических данных проводили с помощью программы Microsoft Excel (Microsoft Office 2003). Значимость различий данных определяли при помощи t-теста Стьюдента. Количественные данные представляли значениями среднего арифметического $\pm$ доверительный интервал (уровень значимости 95%). Для оценки взаимосвязи моторной асимметрии рыбки и структурной асимметрии МН и их частей в норме и после энуклеации глаза применяли корреляционный анализ с вычислением коэффициентов корреляции (КК).

Результаты исследования. Морфометрический анализ данных о влиянии односто-

ронней энуклеации глаза на структуру (объемы) МН и их индивидуальных частей выявил специфические признаки, коррелирующие с изменением функциональной активности, вызвавшей сдвиг моторной асимметрии (таблица). В одной группе рыбок после контралатеральной энуклеации глаза наблюдалась инверсия структурной асимметрии сомы и латеральных дендритов МН, суммарный КСА которых падал с $0,65 \pm 0,04$ ($n=12$) в контроле до $0,42 \pm 0,03$ ($n=7$). При этом исходная асимметрия вентральных дендритов сглажива-

лась: $KCA_{ВД}$ с $0,59 \pm 0,04$ снижался до $0,49 \pm 0,03$. В поведении последствия контралатеральной энуклеации глаза проявлялись инверсией моторной асимметрии рыбок и снижением КМА с $0,590 \pm 0,020$ до $0,36 \pm 0,08$ ($n=8$). В то же время, после ипсилатеральной энуклеации происходила значительная инверсия соотношения объемов вентральных дендритов ($KCA_{ВД} = 0,36 \pm 0,03$, $n=7$) с сохранением исходной асимметрии сомы и латеральных дендритов ($KCA_{С+ЛД} = 0,55 \pm 0,03$). При этом КМА рыбок увеличивался от исходного значения $0,580 \pm 0,010$ до $0,71 \pm 0,04$ ($n=9$).

Энуклеация левого ($n=8$) или правого ($n=11$) глаза у рыбок-амбидекстров (исходный КМА равен $0,50 \pm 0,020$) приводила к изменению поведения и развитию индуцированной моторной асимметрии (КМА сдвигался до $0,66 \pm 0,03$ и $0,38 \pm 0,05$ соответственно). Характерно, что при энуклеации глаза у амбидекстров, независимо от ее стороны, структурные изменения МН были аналогичны изменениям МН рыбок — правой и левой после контралатеральной или ипсилатеральной энуклеации глаза (рис. 1). В половине случаев ($n=3$) наблюдались симметричное соотношение объемов вентральных дендритов и структурная асимметрия сомы и латеральных дендритов (см. рис. 1, б), в то время как у МН других рыбок ($n=3$) наблюдалась асимметрия размеров вентральных дендритов, инвертированная по отношению к структурной асимметрии других частей клеток (см. рис. 1, в).

Такое сходство структурных изменений МН у рыбок-амбидекстров после односторонней энуклеации глаза с тем, что происходит при контра- и ипсилатеральной энуклеации у рыбок — правой и левой, позволило объединить их с разными экспериментальными группами и с помощью корреляционного анализа подтвердить наблюдаемые закономерности регуляции клеточного объема после зрительной деафферентации (рис. 2). В одной группе рыбок наблюдалась прямая зависимость активности МН от размера его сомы и латерального дендрита. В этом случае КК между КМА рыбок и KCA их МН равен $0,84$ ($n=10$), что соответствует значению КК у интактных рыбок ($0,82$, $n=10$). В другой группе корреляция моторной асимметрии рыбок с размерами их МН несущественна ($KK = -0,38$, $n=9$), зато наблюдается значительная реципрокная зависимость функции МН от размера его вентрального дендрита. В данном случае сходным образом реагирует и сома, хотя значение КК здесь менее достоверно ($-0,68$). На основании этих данных можно предположить, что в первом случае ведущую роль в управлении функцией МН берет на себя латеральный дендрит,

а во втором случае — вентральный дендрит, тогда как поведение сомы в структурном плане соответствует, в зависимости от ситуации, функции того или другого дендрита.

Таким образом, усиление функционирования контралатерального к стороне удаления глаза МН может быть причиной или уменьшения размеров вентрального дендрита, или, наоборот, увеличения размеров латерального дендрита и сомы. О специфичности наблюдаемых структурных сдвигов, произошедших за относительно короткое время после операции (1 мес), свидетельствуют сравнительные исследования МН рыбок, которые в результате травмы потеряли глаз в раннем возрасте, после выклева из икринок, и попали в лабораторию фактически уже как одноглазые (см. таблицу). К этому времени все неспецифические реакции, связанные с травмой, исчезли; рыбки содержались в аквариуме совместно с интактными особями и ничем не отличались от них по поведению. Обе рыбки, лишившиеся левого глаза, стали ярко выраженными левшами. Видно, что у одной из них структурным коррелятом функционального сдвига было двукратное увеличение размеров латерального дендрита, в то время как у другой — двукратное уменьшение вентрального дендрита. Это дает основание предположить, что функциональная активность МН в одном случае возросла на основе механизма прямой регуляции латеральным дендритом, а в другом — на основе механизма реципрокной регуляции вентральным дендритом.

Обсуждение полученных данных. В проведенных ранее исследованиях было обнаружено, что после односторонней энуклеации глаза происходит необратимый сдвиг моторной асимметрии золотых рыбок в «слепую» сторону [2, 3, 13]. В случае удаления глаза с той стороны, в которую рыбка исходно предпочитала поворачиваться, моторная асимметрия усиливалась. В случае удаления противоположного глаза моторная асимметрия инвертировалась. В настоящей работе впервые показано, что длительные изменения моторной асимметрии после односторонней энуклеации значимо коррелируют со специфическими структурными изменениями системы МН, что подтверждает предположенное ранее существование двух механизмов управления функциональной активностью нейрона по принципу прямой и обратной связи.

Локальная изменчивость структуры отдельных частей МН после энуклеации глаза, как можно предположить, находится под влиянием возбуждающих нейротрансмиттерных систем, управляющих функцией МН. Латеральный ден-

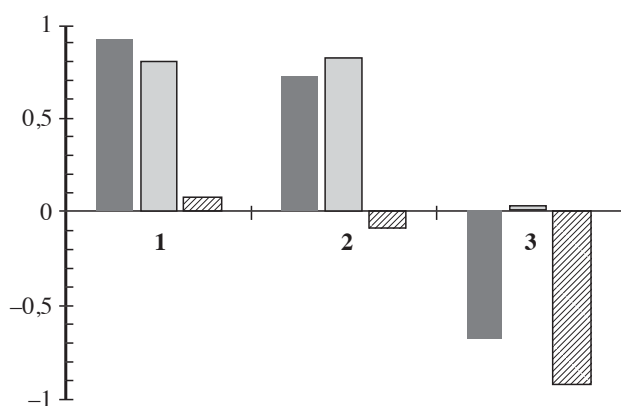


Рис. 2. Корреляция между коэффициентом структурной асимметрии (КСА) отдельных частей маутнеровского нейрона (МН) и коэффициентом моторной асимметрии (КМА) золотых рыбок после энуклеации глаза.

Темные столбики — КСА_C, светлые столбики — КСА_{LD}, заштрихованные столбики — КСА_{VD}. По горизонтальной оси — 1 — контроль, интактные рыбки (n=10); наблюдается прямая зависимость функции МН от размера его сомы (С) и латерального дендрита (ЛД); 2 — предполагается ведущая роль С и ЛД в управлении функцией МН после контралатеральной деафферентации (n=10); 3 — ведущая роль вентрального дендрита (ВД) и С в управлении функцией МН после ипсилатеральной деафферентации (n=9); по оси ординат — коэффициент корреляции.

дрит и сома находятся под контролем преимущественно дофамина и глутамата, а вентральный дендрит — под влиянием, главным образом, серотонина [11]. В механизм структурной изменчивости под влиянием глутамата и дофамина вовлечен актиновый компонент цитоскелета [1, 5]. Есть основания предполагать участие нейронального актина также в изменчивости и стабилизации структуры вентрального дендрита МН [13]. Правда, оно может быть опосредовано тормозными влияниями, поскольку серотонин способен реципрокно регулировать функциональную активность МН через влияние на глициновые синапсы [10, 12], или может быть связано с асимметрией порогов активации двух МН у латерализованных рыб, как, например, у шайнера, *Cymatogaster aggregata* [7]. Полученные в настоящей работе данные дают основания заключить, что избирательное уменьшение размеров вентрального дендрита или увеличение латерального дендрита и сомы в связи с усилением интегральной эффективности МН вызвано действием какого-то эндогенного трофического фактора, ассоциированного с энуклеацией глаза и дисфункцией контралатерального зрительного входа. По-видимому, в специфичном локальном перераспределении клеточных объемов задействованы оставшиеся неповрежденными сенсорные входы,

нагрузка на которые существенно увеличивается вследствие избирательного оперативного вмешательства. В целом, результаты данного исследования показывают, насколько важную роль играет зрительный вход МН в регуляции латерализации поведения золотых рыбок, а также раскрывают причину специфического действия односторонней энуклеации на поведенческую моторную асимметрию рыбок и структуру их МН.

Работа поддержана грантом РФФИ 09-04-00451, ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России», Госконтракт № 02.740.11.0301.

ЛИТЕРАТУРА

1. Безгина Е.Н., Павлик Л.Л., Михайлова Г.З. и др. Морфофункциональные исследования взаимодействия глутамата и дофамина с маутнеровскими нейронами. *Нейрофизиология / Neurophysiology*, 2006, т. 38, № 5, с. 411–421.
2. Григорьева Е.Е., Штанчаев Р.Ш., Михайлова Г.З. и др. Изменения моторной асимметрии золотых рыбок и структуры их маутнеровских нейронов после энуклеации глаза. *Нейрофизиология / Neurophysiology*, 2010, т. 42, № 4.
3. Михайлова Г.З., Тирас Н.Р., Павлик В.Д. и др. Морфологические характеристики маутнеровских нейронов золотых рыбок с измененной асимметрией моторного поведения. *Нейрофизиология / Neurophysiology*, 2006, т. 38, № 1, с. 18–31.
4. Мошков Д.А. Адаптация и ультраструктура нейрона. М., Наука, 1985.
5. 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, № 6, с. 389–400.
6. 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.
7. Dadda M., Koolhaas W.H., and Domenici P. Behavioural asymmetry affects escape performance in a teleost fish. *Biol. Lett.*, 2010, v. 6, № 3, p. 414–417.
8. DiDomenico R., Nissano J. and Eaton R.C. Lateralization and adaptation of a continuously variable behavior following lesions of a reticulospinal command neuron. *Brain Res.*, 1988, v. 473, № 1, p. 15–28.
9. Houweling A.R. and Brecht M. Behavioural report of single neuron stimulation in somatosensory cortex. *Nature*, 2008, v. 451, p. 65–68.
10. Kolaeva S.G., Semenova T.P., Santalova I.M. et al. Effects of L-thyrosyl-L-arginine (kyotorphin) on the behavior of rats and goldfish. *Peptides*, 2000, v. 21, № 9, p. 1331–1336.
11. 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.
12. Mintz J., Gotow T., Triller A. and Korn H. Effect of serotonergic afferents on quantal release at central inhibitory synapses. *Science*, 1989, v. 245, № 4914, p. 190–192.
13. Moshkov D.A., Mikhailova G.Z., Grigorieva E.E. and Shtanchaev R.S. Role of different dendrites in the functional activ-

ity of the central neuron controlling goldfish behavior. J. Integr. Neurosci., 2009, v. 8, № 4, p. 441–451.

14. Szabo T.M., McCormick C.A. and Faber D.S. Otolith endorgan input to the Mauthner neuron in the goldfish. J. Comp. Neurol., 2007, v. 505, p. 511–525.
15. Zottoli S.J., Hordes A.R. and Faber D.S. Localization of optic tectal input to the ventral dendrite of the goldfish Mauthner cell. Brain Res., 1987, v. 401, № 1, p. 113–121.

Поступила в редакцию 08.04.10

CORRELATION BETWEEN THE SIZES OF THE INDIVIDUAL PARTS OF GOLDFISH MAUTHNER NEURON AND ITS INTEGRAL FUNCTION AFTER EYE ENUCLEATION

Ye.Ye. Grigoriyeva, R.S. Shtanchayev, G.Z. Mikhailova, N.R. Tiras and D.A. Moshkov

Using the method of 3D reconstruction, the structural correlates of significantly increased functional activity of denervated

Mauthner neuron (MN) were studied after the unilateral eye enucleation, that resulted in the irreversible shift of the goldfish motor asymmetry to a «blind» side. It was established that in some cases the functional dominance of MN was significantly correlated with the reduction of the volume of its ventral dendrite, while in the other cases it was correlated with the increase in sizes of its soma and the lateral dendrite. Both structural features, probably, were caused by local redistribution of the neurotransmitters due to the stress of sensory inputs that remained undamaged. Thus, it was demonstrated that the prolonged adaptive changes in goldfish behavior could be regulated by means of specific morphological reorganizations of MN at the level of their individual dendrites by the principle of feedback or feedforward mechanisms.

Key words: *Mauthner neurons, dendrites, soma, structure, eye enucleation*

Laboratory of Neuron Ultrastructure, Institute of Theoretical and Experimental Biophysics of the RAS, Pushchino; “Biomedical Sciences” Master’s Educational Program, Pushchino State University

© Коллектив авторов, 2010
УДК 612.823.5.001.57

О.С. Сотников, Н.М. Парамонова, А.А. Лактионова и И.А. Соловьева

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И ДИСКУССИЯ О СИНЦИТИАЛЬНЫХ СВЯЗЯХ В НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ

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

В статье для разрешения вопроса о возможности синцитиальной связи в нервной системе впервые приводятся данные об экспериментальном синцитиальном слиянии нейронов. Нейроны, выделенные из ганглиев моллюска *Lymnaea stagnalis* и лишенные окружающей их глии с помощью проназы, сближали между собой путем центрифугирования и оставляли в агрегированном состоянии на 2 сут в культуральной среде. При этом нейроны сохраняли способность образовывать нормальные отростки. На границах смежных клеток возникали контактирующие взаимные выпячивания (ножки), отделенные друг от друга вакуолеподобными расширениями межклеточных щелей. Под электронным микроскопом было видно, что в местах контактов ножек наружные клеточные мембраны разрушены. Выявляются только остаточные фрагменты разрушенных мембран. Цитоплазма же одной смежной клетки непрерывно переходит в цитоплазму другой. Таким образом, эксперименты еще раз подтверждают справедливость клеточной теории относительно общности основных свойств всех клеток и расширяют представления нейронной теории положением о том, что в нервной системе, помимо химических синапсов и электрических мембранных контактов, возможна еще и синцитиальная межнейронная связь.

Ключевые слова: *нейроны, культивирование, синцитиальная связь*

В последние годы ортодоксальная нейронная теория неоднократно подвергалась всестороннему рассмотрению и критике со стороны известных исследователей нервной системы: А. Peters [14], R.W. Guillery [11], Т.Н. Bullock и соавт. [8], L. Kruger и T.S. Otis [13]. Разработанная знаменитым нейробиологом Сантьяго Рамон и Кахалем, в связи с развитием науки, как считают крупней-

шие нейробиологи, она нуждается в расширении и усложнении. Ранее синапс рассматривали как единственный способ межклеточной взаимосвязи. Описание ультраструктуры синапса и синаптической щели [9] утвердило это представление. Однако развитие современной биологии позволило существенно расширить наше представление о нейроне, его функциях и межнейронной