

17. Yang G., Wu L., Jiang B. et al. H₂S as a physiologic vasorelaxant: hypertension in mice with deletion of cystathionine γ -lyase. *Science*, 2008, v. 322, p. 587–590.

Поступила в редакцию 03.03.2011

Получена после доработки 07.07.2011

H₂S-POSITIVE NEURONS IN SOME NUCLEI OF CARDIOVASCULAR CENTER OF RAT BRAIN

V.M. Chertok and A.Ye. Kotsyuba

The aims of this study were to investigate the presence of H₂S-positive (H₂S⁺) neurons and to study their distribution of

in the nuclei of the medulla oblongata and the pons which are included in the cardiovascular center. Using immunocytochemical method to detect cystathionine β -synthase, the presence of H₂S⁺ neurons was demonstrated in the nuclei studied of Wistar rats (n=16). More intense the reaction was detected in the large cells of motor nuclei, whereas the small cells of sensory nuclei usually had low-to-moderate enzyme activity. The data obtained provide a considerable amount of new information regarding the organization of brain nerve centers, including those controlling the cardiovascular system.

Key words: H₂S⁺ neurons, cystathionine β -synthase, medulla oblongata and the pons nuclei

Department of Human Anatomy, Vladivostok State Medical University

© Коллектив авторов, 2011
УДК 611.018.8

Н.В. Пасикова¹, Ю.С. Медникова¹ Д.Н. Воронков², Р.М. Худоерков² и Ф.В. Копытова²

ГЛИАЛЬНЫЕ САТЕЛЛИТЫ КАК ИСТОЧНИК ДОПОЛНИТЕЛЬНОГО ЭНЕРГОСНАБЖЕНИЯ НЕЙРОНОВ ПРИ ПОВЫШЕНИИ ЧАСТОТЫ ИМПУЛЬСНОЙ АКТИВНОСТИ

¹ Лаборатория нейрхимических механизмов обучения и памяти (зав. — д-р биол. наук А.С. Базян), Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН; ² лаборатория функциональной морфологии (зав. — д-р мед. наук Р.М. Худоерков), Научный центр неврологии РАМН, Москва, e-mail: natpas@mail.ru

На переживающих срезах сенсомоторной коры мозга морских свинок выявлено, что функционально различное регулирование уровня спонтанной активности у разных нейронов совпадает с неоднородным распределением глиальных сателлитов. Максимальное увеличение импульсации под влиянием ацетилхолина (до 36 имп/с) обнаружено у «молчащих» нейронов, которые составляют 37,2% от всех нейронов слоя V. По данным морфометрического анализа, такая же доля нейронов (38,6%) имеет глиальные сателлиты. У спонтанно активных нейронов обнаружено лишь небольшое (5–22 имп/с) повышение импульсации над уровнем фона. Предполагается, что М-холинергическая реакция, регулирующая уровень спонтанной активности, для своего максимального развития в неактивных нейронах требует дополнительного энергоснабжения, что достигается с помощью контактов нейронов с окружающими их глиальными сателлитами.

Ключевые слова: нейрон, глия, сателлиты, спонтанная активность нейронов, ацетилхолин

При анализе различных функций глии — от регулирования ионного и медиаторного состава внешней среды [9, 10] до участия в энергетическом обмене и синаптическом процессе между нейронами [9, 13, 16], обращают на себя внимание две особенности: во-первых, относительно небольшое влияние присутствия глиальных элементов на выживаемость нейронов в культуре ткани [12]; во-вторых, возрастающая роль нейроглии в филогенезе [11, 17] и при функциональной активности мозга [9, 16]. Несмотря на то, что наличие глии способствует лишь небольшому (примерно в 2 раза) увеличению числа синаптических контактов между нейронами, рост частоты спонтанных миниатюрных синаптических

токов в ее присутствии возрастает в 12 раз [12]. Складывается впечатление, что глиальные элементы призваны не столько обеспечивать базовые характеристики активности нейронов по поддержанию ионных градиентов и выполнению элементарной синаптической функции, сколько способствовать реализации специальных механизмов мозга по организации приспособительной деятельности. Высокие потребности мозга тепловых в энергетическом субстрате [1, 15] и резкое возрастание энергетического метаболизма мозга при его активации [4, 9, 15] дают основание предполагать, что среди функций глии на первое место выходит ее участие в энергоснабжении тех

процессов, которые приводят к функциональному росту импульсной активности нейронов.

Ранее было показано, что в мозгу тепловых регуляторов импульсной активности нейронов возможно в очень широком диапазоне благодаря тому, что меняющийся этот параметр метаболический холинергический процесс при температуре выше 34 °C приобретает значительную скорость [3]. Цель данного исследования — установление взаимосвязи между возможностями отдельных нейронов регулировать импульсную активность под влиянием ацетилхолина и распределением глиальных элементов в ткани мозга.

Материал и методы. Морфологический анализ и физиологические эксперименты были проведены на одной и той же структуре — слое V сенсомоторной коры морских свинок в соответствии с «Правилами проведения работ с использованием экспериментальных животных» (приложение к приказу № 755 от 12.08.1977 г. МЗ СССР).

Физиологические эксперименты были проведены на переживающих фронтальных срезах неокортекса толщиной 500 мкм, приготовленных с помощью вибротома VSL (США). Для инкубирования нейронов в ходе эксперимента использовали стандартную искусственную цереброспинальную жидкость, температуру которой поддерживали на уровне 34–35 °C.

Экстраклеточную регистрацию импульсной активности и ионофоретическое подведение ацетилхолина к регистрируемым нейронам осуществляли с помощью 3-канальных стеклянных микроэлектродов. Третий канал электрода заполняли раствором глутамата, ионофоретическое подведение которого к нейрону всегда вызывало высокочастотный импульсный ответ, что служило индикатором нахождения микроэлектрода возле нейрона, если он был лишен спонтанной активности. Общий диаметр микроэлектродов составлял 7,4–8 мкм. При проведении экспериментов электрод помещали на уровне V слоя коры (1,5–1,6 мм от поверхности мозга). С помощью многоканальных микроэлектродов возможна регистрация активности почти исключительно от пирамидных нейронов. После обнаружения импульсной активности нейрона примерно каждые 10–20 мин производили локальную ионофоретическую аппликацию ацетилхолина током 60–80 нА (положительный полюс внутри электрода) длительностью 4,5 с. Сигнал с регистрирующего канала микроэлектрода подавали на вход усилителя и после оцифровки с частотой 50 кГц — в компьютер Pentium-4 для последующей обработки.

Вычисляли спонтанную активность, как среднее из 20-секундного интервала до начала микроаппликации ацетилхолина. Для определения величины приращения импульсной активности, вызванного ацетилхолином при его подведении к нейронам, вычисляли максимальную текущую среднюю по трем последовательным 1-секундным интервалам в период после начала фореза ацетилхолина и соотносили ее с аналогичной величиной, вычисленной в фоне. Необходимый статистический анализ проводили с помощью методов статистики пакета «Matlab».

Морфометрическое исследование слоя V сенсомоторной коры проводили на серии фронтальных срезов, полученных от 5 морских свинок. Животных, наркотизированных хлоралгидратом (400 мг/кг, внутривенно), декапитуировали,

головной мозг извлекали и фиксировали в 4% растворе параформальдегида. Через 14 сут головной мозг замораживали в парах жидкого азота и помещали в криостат при температуре –24...–25 °C. С помощью криостата изготавливали фронтальные срезы головного мозга толщиной 18 мкм, брали каждый 10-й срез в области сенсомоторной коры. Срезы помещали на предметное стекло и окрашивали толуидиновым синим по методу Ниссля (рис. 1, б).

Измерения проводили под микроскопом Leica DMLB с системой анализа изображений Leica Qwin (Leica, Германия). Цифровые микрофотографии получали с помощью камеры Leica DC-300 (разрешение 3,2 мегапикселя), при увеличении объектива 40. На изображении, выводимом на экран монитора, вручную, при помощи графического планшета Wacom, на тела нейронов центрального сечения накладывали маску, создавая замкнутый контур по периметру клетки; маски накладывали и на все ядра глиоцитов, видимых в поле зрения. Далее маску увеличивали путем равномерного расширения ее границ на величину полутора средних диаметров ядра глиоцита и подсчитывали число клеток нейроглии, полностью попавших в пределы увеличенной маски. Такие клетки считали сателлитными глиоцитами [8]. Остальные глиоциты относили к свободной глии.

Расстояние от глиоцитов до нейронов определяли используя функцию «карты расстояний» [5]. В пространстве между масками нейронов создавали градиент яркости серого цвета, уровень которого был пропорционален расстоянию от маски глиоцитов до маски нейронов (см. рис. 1, а). Средняя яркость, вычисляемая для маски каждого глиоцита, удовлетворительно определяла кратчайшее расстояние между глиоцитом и нейроном и могла быть выражена в единицах длины [5].

Определяли площадь профильного поля тел нейронов, их эквивалентный диаметр, количество в поле зрения. Глиоциты оценивали по представленности их возле нейронов (число перинейрональных глиоцитов на нейрон), по расстоянию до нейронов, по количеству в поле зрения. Морфологический анализ был проведен на 1118 пирамидных нейронах и 1225 глиоцитах слоя V сенсомоторной коры. По выборке из 80 полей зрения было установлено, что в стандартном поле зрения площадью 22 000 мкм² среднее число нейронов составило 15,7±0,1, среднее число глиоцитов — 11,9±0,1, с глионейрональным отношением — 0,762±0,010. Для статистического анализа использовали программу StatSoft Statistica 6.0.

Результаты исследования. Нейроны по эквивалентному диаметру их тел распределились от 8–10 до 22–26 мкм, с максимально часто встречающимся значением 16–18 мкм (рис. 2). В каждой группе нейронов, имевших один и тот же диаметр, выявлены клетки, окруженные глиальными сателлитами, и свободные от них (см. рис. 1, б). Нейронов без перинейрональных глиоцитов в большинстве групп больше, причем почти в равном погрупповом соотношении с нейронами, имевшими глиальные сателлиты (см. рис. 2). Таким образом, нейроны с разным эквивалентным диаметром примерно в 40% случаев нуждаются в тесном глиальном сопровождении, тогда как 60% нейронов обходятся без сателлитных глиоцитов. Повторяемость этих соотношений у нейронов разного размера свидетельствует об их неслучай-

ном характере. Для популяции в целом (по 1118 нейронам) обнаружены 432 нейрона с глиальными сателлитами (от 1 до 3), что составило 38,6%.

В большинстве случаев при наличии сателлитных глиоцитов нейрон имеет единственный сателлит (33,4%), значительно реже — 2 (5%). Только 2 нейрона из 1118 окружены тремя глиоцитами (0,2%). Вместе с тем, распределения нейронов, имеющих разное число сателлитных глиоцитов, по эквивалентному диаметру однотипны: максимальное число нейронов, имеющих 0, 1, 2, 3 сателлита, приходится на наиболее многочисленные группы с эквивалентным диаметром 14–16 мкм.

Относительное значение глии для функционирования разных нейронов слоя V сенсомоторной коры можно оценить также по удаленности глиоцитов от ближайших к ним нейронов (рис. 3). Специфика метода оценки расстояний за счет вклада в измерение более отдаленных нейронов приводит к некоторому завышению реальных значений, поэтому глиальные сателлиты, имеющие средний диаметр 6,5–7 мкм, оказываются на расстоянии от тел нейронов порядка 20–25 мкм, тогда как при ручном подсчете их удаленность не может превышать 7–12 мкм. Поскольку указанная ошибка измерения является систематической, она не искажает относительной удаленности глиоцитов от тел нейронов. Принимая во внимание это небольшое несоответствие, на рис. 3 можно видеть, что доля глиоцитов, наиболее близко расположенных к телам нейронов, значительно больше, чем всех остальных. Число более удаленных от тел нейронов глиоцитов, которые можно

классифицировать как свободную глию, с ростом глионейронального расстояния пропорционально сокращается. Это позволяет предположить, что в популяции нейронов слоя V сенсомоторной коры существует плавный градиент по степени участия нейроглии в той специфической функции, которую выполняют нейроны.

Физиологические эксперименты проведены на 145 нейронах слоя V сенсомоторной коры. В разных нейронах уровень спонтанной активности распределялся от 0,0 до 24,4 имп/с. В срезах преобладали спонтанно неактивные клетки. Их относительное содержание составило 37,2%. Во вторую по численности группу вошли нейроны с активностью до 4 имп/с (28,3%). Самые высокочастотные нейроны (от 12 до 24,4 имп/с) составили очень немногочисленную группу (всего 6, % от зарегистрированных) (рис. 4, а).

У нейронов с разным уровнем спонтанной активности увеличение импульсации в ответ на стандартное ионофоретическое воздействие ацетилхолина было различным. На рис. 4, б показано, что у высокочастотного нейрона с максимальной текущей средней активностью в фоне 12,3 имп/с приращение импульсной активности при аппликации ацетилхолина составило 6 имп/с (см. рис. 4, б, 1); у клетки с фоновой импульсацией 5,3 имп/с приращение частоты было 12 имп/с (см. рис. 4, б, 2); среди спонтанно неактивных нейронов, представленных на рисунке, максимальный ответ составил 30 имп/с (см. рис. 4, б, 3).

Таким образом, чем выше уровень спонтанной активности нейронов, тем меньшее по величине

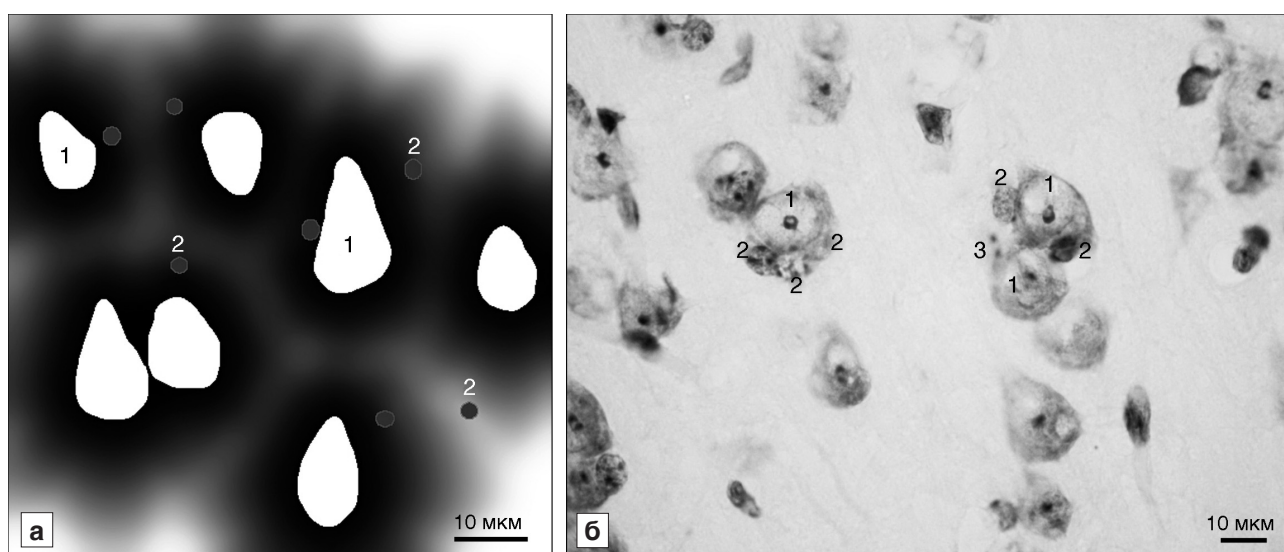


Рис. 1. Фрагменты V слоя сенсомоторной коры мозга морской свинки.

а — схематическое изображение метода подсчета расстояния между глиоцитами и пирамидными нейронами. 1 — маски, наложенные на пирамидные нейроны; 2 — маски, наложенные на ядра глиоцитов; пространство между нейронами имеет непрерывный градиент серого цвета с максимальной окраской по периметру каждого нейрона; б — пирамидные нейроны одинакового размера (16 мкм) с разным числом сателлитов. 1 — нейрон; 2 — ядро клетки сателлита; 3 — капилляр. б — окраска по Нисслю.

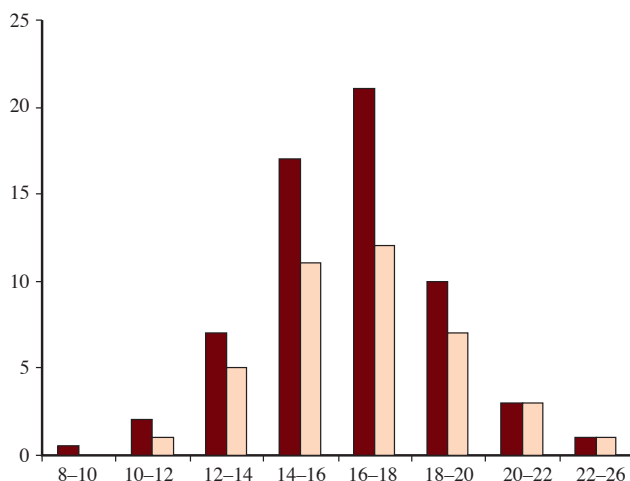


Рис. 2. Распределение нейронов, имеющих и не имеющих сателлитных глиоцитов в зависимости от размеров клеточных тел.

Светлые столбики — нейроны, имеющие перинеурональные глиоциты; темные столбики — не имеющие последних. По оси абсцисс — величина эквивалентного диаметра тел нейронов (мкм); по оси ординат — доля нейронов с соответствующим признаком (%).

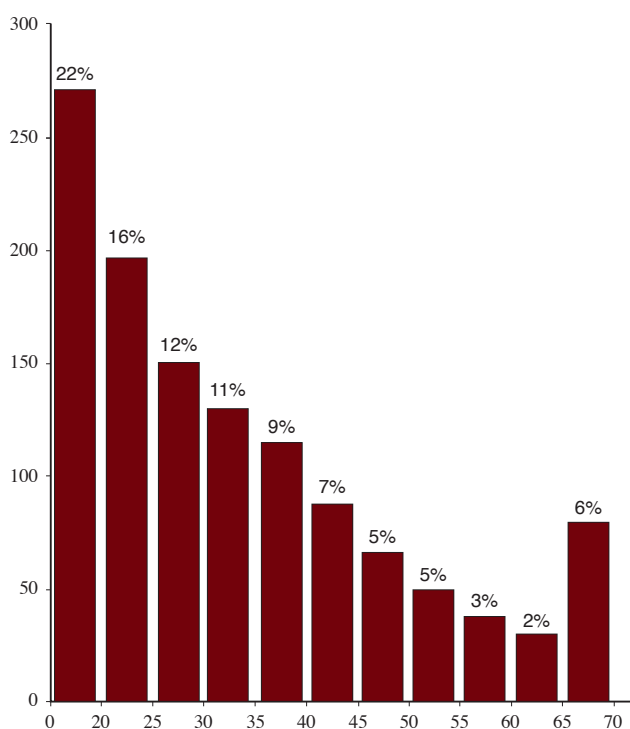


Рис. 3. Распределение глиоцитов в слое V сенсомоторной коры по расстоянию от тел нейронов.

По оси абсцисс — расстояние до тела ближайшего нейрона, определенное с помощью функции карты расстояний (мкм); по оси ординат — число глиоцитов, находящихся на данном расстоянии от нейрона; над каждым столбиком диаграммы указана доля глиоцитов (из 1225 принятых за 100%), находящихся на соответствующем расстоянии.

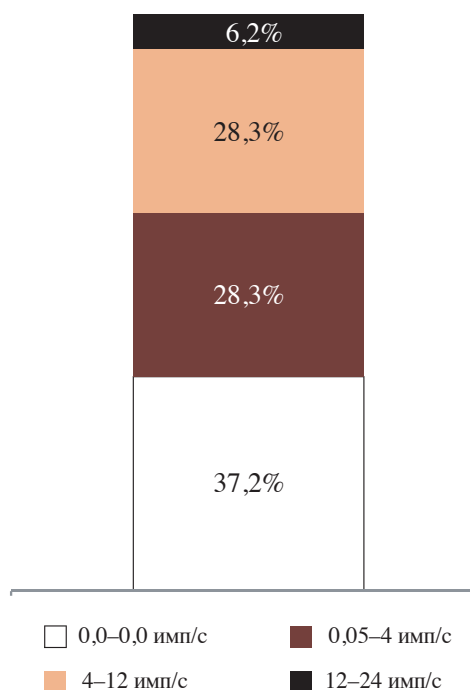
приращение импульсации можно ожидать при действии ацетилхолина. Кроме того, с ростом спонтанной активности снижалось разнообразие

реагирования на ацетилхолин: у разных спонтанно неактивных нейронов диапазон приращения составил 36 имп/с, у нейронов с низким уровнем спонтанной активности (до 4 имп/с) — 22,4 имп/с, у самых высокочастотных клеток (12–24 имп/с) — всего 15,4 имп/с. Групповое сравнение нейронов по характеру увеличения частоты импульсации выявило статистически значимые различия между спонтанно неактивными нейронами и клетками с активностью до 4 имп/с ($P < 0,0001$, критерий Вилкоксона — Манна—Уитни). Эти две группы нейронов, характеризовавшиеся наибольшим разнообразием по степени приращения импульсации в ответ на ацетилхолин, отличались от клеток с активностью 4–24 имп/с, у которых был обнаружен более однородный характер реагирования с относительно небольшим приращением активности ($P < 0,0001$ и $P < 0,01$).

Обсуждение полученных данных. Проведенное исследование позволило выявить 2 параметра: один морфологический, другой — физиологический, которые плавно меняются по величине от нейрона к нейрону, что позволяет считать эти параметры функционально неразрывными. Нейроны значительно отличаются друг от друга по уровню спонтанной активности, который для разных нейронов в срезах коры составляет от 0 до 24,4 имп/с. С другой стороны — соседство нейронов с глиоцитами также очень разнообразно: минимальное расстояние от глиоцита до нейрона составляет несколько микрометров, максимальное — 70 мкм.

Хорошо известно, что активация мозга связана с ростом спонтанной активности нейронов — для некоторых из них функциональное увеличение активности может составить до 40 имп/с [7]. Основным регулятором этого параметра является ацетилхолин, выделение которого в коре мозга сопровождается многими реакциями адаптивного характера [14]. Повышение спонтанной активности нейронов, имеющих неодинаковый исходный уровень импульсации, характеризуется разной степенью приращения: чем ниже исходная частота, тем значительнее возможный прирост импульсации, вызываемый стандартным холинергическим воздействием.

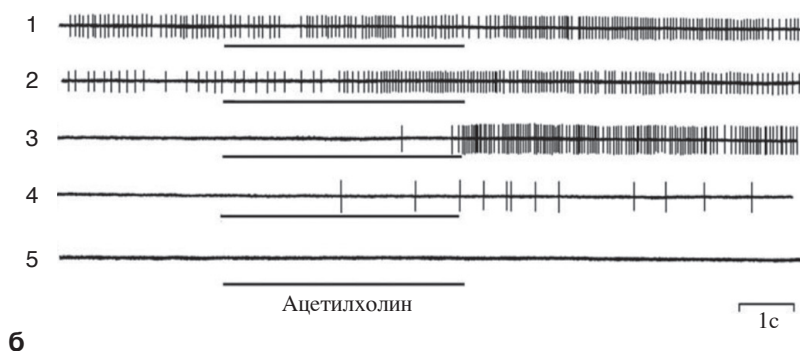
Активация, производимая ацетилхолином в коре, возникает за счет глобального повышения мембранного сопротивления нейронов и обеспечивается взаимодействием медиатора с М-холинергическими рецепторами [14]. Повышая мембранное сопротивление за счет блокады K^+ -каналов, мускариновый эффект ацетилхолина способствует более эффективному проведению возбуждения из дендритов в тело нейрона, в результате чего и



а

формируется повышенный уровень импульсации [2]. М-холинергический процесс является энергоемкой метаболической реакцией и при температуре выше 34 °C приобретает очень высокую скорость [3]. Именно поэтому мозг теплокровных потребляет такое огромное количество энергии [1, 15], и регулирование импульсной активности нейронов происходит в таком широком диапазоне.

Исследованиями последних 20 лет установлено, что в качестве субстрата для энергетического метаболизма нейроны преимущественно используют лактат, а не глюкозу [6, 16]. Лактат является конечным продуктом гликолиза и нарабатывается в астроцитах из глюкозы, которая поступает к ним из ближайших капилляров. Таким образом, малоэффективный этап энергетического метаболизма — анаэробное преобразование глюкозы происходит преимущественно вне нейрона с помощью глии, и это способствует образованию стабильного пула лактата в непосредственной близости от нейрона [16]. В случае необходимости экстренного и значительного увеличения импульсной активности лактат с помощью монокарбоксилаз транспортируется в нейрон [6], где превращается в пируват и вступает как субстрат в цикл Кребса [6, 16]. Это обеспечивает быструю мобилизацию макроэргических соединений для значительных энергетических затрат, связанных с мощной активацией нейрона [10]. Понятно, что такой механизм энергоснабжения необходим, в первую очередь, для спонтанно неактивных нейронов, у которых в процессе функционирования при дополнительном выделении ацетилхолина импульсная активность



б

Рис. 4. Функционально различное повышение импульсации у нейронов с разным уровнем спонтанной активности.

а — распределение нейронов по уровню спонтанной активности. Диаграмма построена на основе анализа активности 145 нейронов слоя V сенсомоторной коры; б — примеры реагирования нейронов на микроионофоретическое подведение ацетилхолина. 1, 2 — два спонтанно активных нейрона; 3, 4, 5 — три разных спонтанно неактивных нейрона; время действия ацетилхолина отмечено чертой под каждой осциллограммой, величина тока фореза ацетилхолина всюду 80 нА (положительный полюс внутри электрода).

может достичь 30–40 имп/с за очень короткий интервал времени. Именно эти нейроны, составляющие 37,2% от зарегистрированных, по нашему мнению, должны быть окружены глиальными сателлитами (38,6% нейронов), располагающимися в непосредственной близости от кровеносных капилляров. Нейроны, имеющие спонтанную активность разного уровня, находятся все дальше и дальше от глиоцитов, в соответствии со снижением максимально возможного функционального приращения их импульсации.

Наличие глиальных сателлитов, в равной пропорции сопровождающих нейроны разного размера, является индикатором разнообразия нейронов коры по признаку мембранного строения, а именно, по плотности расположения на мембранах K^+ -каналов. Вместе с хорошо известным морфологическим различием пирамидных нейронов коры разнообразие их мембранных свойств расширяет возможности для реагирования, тем более что этот признак является регулируемым. Чем больше K^+ -каналов на мембране нейронов, тем больше потенциальная возможность для ацетилхолина повышать спонтанную активность, тем выше численность глиальных сателлитов. Следовательно, в спонтанно неактивных нейронах плотность расположения K^+ -каналов на мембране должна быть значительно выше и более разнообразной в соответствии с большим разнообразием реакций на ацетилхолин, которые требуют для своего осуществления присутствия разного числа глиальных сателлитов, своеобразных «энергетических подстанций» мозга.

ЛИТЕРАТУРА

1. Иванов К.П. Основы энергетики организма. Т. 4. Энерго-ресурсы организма и физиология выживания. СПб., Наука, 2004.
2. Медникова Ю.С., Копытова Ф.В. и Жадин М.Н. Спонтанная активность корковых нейронов *in vitro* и ее регулирование под воздействием ацетилхолина. Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова, 2009, т. 95, № 8, с. 820–829.
3. Медникова Ю.С. и Пасикова Н.В. Температурная чувствительность холинергической реакции нейронов коры мозга морских свинок. Рос. физиол. журн. им. И.М. Сеченова, 2004, т. 90, № 2, с. 193–201.
4. Фокин В.Ф. и Пономарева Н.В. Энергетическая физиология мозга. М., Антидор, 2003.
5. Худоевков Р.М. и Воронков Д.Н. Количественная оценка нейронов и нейроглии с помощью компьютерной морфометрии. Бюл. exper. биол., 2010, т. 149, № 1, с. 109–112.
6. Bergersen L.H. Is lactate food for neurons? Comparison of monocarboxylate transporter subtypes in brain and muscle. *Neuroscience*, 2007, v. 145, p. 11–19.
7. Evarts E.V. Temporal patterns of discharge of pyramidal tract neurons during sleep and waking in the monkey. *J. Neurophysiol.*, 1964, v. 27, p. 152–171.
8. Graeber M.B., Blakemore W.F. and Kreutzberg G.W. Cellular pathology of the central nervous system. In.: *Greenfield's Neuropathology*. London, Edward Arnold, 2002, Ch. 3, p. 123–191.
9. Haydon P.G. and Carmignoto G. Astrocyte control of synaptic transmission and neuro-vascular coupling. *Physiol. Rev.*, 2006, v. 86, № 3, p. 1009–1031.
10. Kasischke K.A., Vishwasrao H.D., Fisher P.D. et al. Neural activity triggers neuronal oxidative metabolism followed by astrocytic glycolysis. *Science*, 2004, v. 305, № 5680, p. 99–103.
11. Nedergaard M., Ransom B. and Goldman S.A. New roles for astrocytes: redefining the functional architecture of the brain. *Trends Neurosci.*, 2003, v. 26, № 10, p. 523–530.
12. Pfriger F.W. and Barres B.A. Synaptic efficacy enhanced by glial cells *in vitro*. *Science*, 1997, v. 277, № 5332, p. 1684–1687.
13. Rouach N. and Giaume C. Connections and gap junction communication in astrocytes are targets for neuro-glial interaction. *Prog. Brain Res.*, 2001, v. 132, *Glial Cell Function*, p. 203–214.
14. Sarter M. and Bruno J.P. Cortical cholinergic inputs mediating arousal, attentional processing and dreaming: differential afferent regulation of the basal forebrain by telencephalic and brainstem afferents. *Neuroscience*, 2000, v. 95, № 4, p. 933–952.
15. Sokoloff L. Energy metabolism in neural tissues *in vivo* at rest and in functionally altered states. In.: *Brain Energetics and Neuronal Activity (Applications to fMRI and Medicine)*. Chichester, Wiley and Sons, 2004, p. 11–30.
16. Tsacopoulos M. and Magistretti P.J. Metabolic coupling between glia and neurons. *J. Neurosci.*, 1996, v. 16, № 3, p. 877–885.
17. Verkhratsky A.N. and Butt A. *Glial neurobiology: a textbook*. West Sussex, Wiley, 2007.

Поступила в редакцию 19.05.2011

GLIAL SATELLITES AS THE SOURCE OF ADDITIONAL ENERGY SUPPLY TO THE NEURONS DURING THE INCREASED FREQUENCY OF FIRING ACTIVITY

N.V. Pasikova, Yu.S. Mednikova, D.N. Voronkov, R.M. Hudoyerkov and F.V. Kopytova

Using surviving slices of guinea pig somatosensory cortex, it was shown that functionally different regulation of spontaneous firing activity in different neurons corresponded to irregular distribution of glial satellites. Maximal increase of spike activity induced by acetylcholine (up to 36 spikes per second) was detected in “silent” neurons which account for 37.2% of nerve cells in layer V. According to the morphometric analysis, the same relative number of neurons (38.6%) were surrounded with glial satellites. In spontaneously active neurons only a small elevation of firing activity (5–22 spikes per second) above the basal level was recorded. The results allow to suggest that M-cholinergic reaction, controlling the spontaneous activity level, requires the additional energy supply for its maximal expression in inactive neurons. This is achieved by contacts of neurons with the surrounding glial satellites.

Key words: *neuron, glia, satellites, neuronal spontaneous activity, acetylcholine*

RAS Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Moscow; RAMS Scientific Centre of Neurology, Moscow