

# МОРФОЛОГИЯ, ПАТОЛОГИЯ MORPHOLOGY, PATHOLOGY

ОБЗОРНАЯ СТАТЬЯ  
REVIEW ARTICLE

<https://doi.org/10.20340/vmi-rvz.2025.6.MORPH.2>  
УДК 611.81.013:576.32/.36:611-018.1



## СИНЦИТИАЛЬНЫЕ СВЯЗИ НЕЙРОЦИТОВ - ОТ ПОЛНОГО ОТРИЦАНИЯ К ПОЛНОМУ ПРИЗНАНИЮ?

И.И. Марков, Д.Р. Низаметдинова

Медицинский университет «Реавиз», ул. Чапаевская, д. 227, г. Самара, 443001, Россия

**Резюме.** Теория всеобщей синцитиальной связи в XIX веке поддерживалась практически всеми нейрогистологами. У неё были привлекательные и удобные объяснения, и она декларировала модульное функционирование нейроцитов. Так почему же она затем была полностью отвергнута и заменена нейронной доктриной? Главное в том, что не удалось объяснить причины появления и установить закономерности развития синцитиальных межнейронных и межнейритных связей и, тем более, доказать их функциональную целесообразность. Более того, все работы основоположника нейронной доктрины Рамона-и-Кахала и его последователей были выполнены с использованием хромово-серебряного метода Гольджи. Он позволяет получить гиперимпрегнированные картины нервных структур, скрывающие тонкие межнейронные синцитиальные связи. Они были выявлены среди сложных арборизаций на иллюстрациях в монографиях Рамона-и-Кахала с помощью метода компьютерного демаскирования.

**Ключевые слова / Keywords [MeSH]:** синцитиальные связи / syncytial connections / Cell Communication [G02.111.158]; Gap Junctions [A11.284.430.214.190.875.300]; межнейронные комиссуры / interneuronal commissures / Neurons [A08.663]; Neural Pathways [A08.186.211.730.385]; энтеральная нервная система / enteric nervous system / Enteric Nervous System [A08.800.050.050.925]; нейронная доктрина / neuron doctrine / Neurons [A08.663]; History of Medicine [N06.850.460]; ретикулярная теория / reticular theory / History of Medicine [N06.850.460]; Nerve Net [A08.186.211.730.385.800]; синапсы / synapses / Synapses [A08.663.358.800]; нейроны / neurons / Neurons [A08.663]; цитоплазматические анастомозы / cytoplasmic anastomoses / Cell Communication [G02.111.158]; Cytoplasm [A11.284.149]; дикарионы / dikaryons / Cell Fusion [G02.111.158.180]; Multinucleated Giant Cells [A11.329.629]; щелевые контакты / gap junctions / Gap Junctions [A11.284.430.214.190.875.300]; Рамон-и-Кахаль / Ramón y Cajal / History of Medicine, 19th Cent. [N06.850.460.350]; History of Medicine, 20th Cent. [N06.850.460.400]; Гольджи / Golgi / History of Medicine, 19th Cent. [N06.850.460.350]; History of Medicine, 20th Cent. [N06.850.460.400] Догель / Dogiel / History of Medicine, 19th Cent. [N06.850.460.350]; нейрогистология / neurohistology / Histology [E01.390]; Nervous System [A08]; электронная микроскопия / electron microscopy / Microscopy, Electron [E01.370.350.515.402].

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Финансирование.** Исследование проводилось без спонсорской поддержки.

**Для цитирования:** Марков И.И., Низаметдинова Д.Р. Синцитиальные связи нейроцитов - от полного отрицания к полному признанию? *Вестник медицинского института «РЕАВИЗ»: Реабилитация, Врач и Здоровье.* 2025;15(6):97-104. <https://doi.org/10.20340/vmi-rvz.2025.6.MORPH.2>

## SYNCYTIAL CONNECTIONS OF NEUROCYTES - FROM COMPLETE DENIAL TO COMPLETE RECOGNITION?

Igor' I. Markov, Dinara R. Nizametdinova

Medical University "Reaviz", Chapaevskaya St., 227, Samara, 443001, Russia

**Abstract.** The theory of universal synthetic communication in the 19th century was supported by almost all neurohistologists. The theory had attractive and convenient explanations and declared the modular functioning of neurocytes. So why was it later completely rejected and replaced by the neural doctrine? The main thing is that it was not possible to explain the causes of the appearance and establish patterns of development of syncytial interneuronal and interneuritic connections. And even more so, to prove their functional feasibility. Moreover, all the works of the founder of the neural doctrine Santiago Ramón y Cajal and his followers were performed using the chrome-silver Golgi's method. It allows us to obtain hyperimpregnated pictures of neural structures that hide subtle interneuronal syncytial connections. They were identified among the complex arborizations in the illustrations in the monographs of Ramón y Cajal using the method of computer unmasking. A review of the literature will provide an objective insight into the ongoing discussion about syncytial connections in the nervous system.

**Competing interests.** The authors declare no conflicts of interest.

**Funding.** This research received no external funding.

**Cite as:** Markov I.I., Nizametdinova D.R. Syncytial connections of neurocytes - from complete denial to complete recognition? *Bulletin of the Medical Institute "REAVIZ": Rehabilitation, Doctor and Health.* 2025;15(6):97-104. <https://doi.org/10.20340/vmi-rvz.2025.6.MORPH.2>



Открытый Н.М. Якобовичем [1] и Ф.М. Овсянниковым [2] факт принадлежности нервных волокон к определённым нервным клеткам лежит в основе современного понимания организации нервной системы [3]. Было показано, что нервные волокна появляются в эмбриогенезе как выросты нервных клеток и затем прорастают в окружающие ткани. Основопологающие принципы нейронной доктрины были заложены в классических работах S.R. Cajal [4, 5], A. Van Gehuchten [6] и H.W. Waldeyer [7]. Так, согласно закону динамической поляризации [5, 6], нервный импульс в рефлекторной дуге передаётся только однонаправленно от одного нейрона к другому. Взаимодействия между нейронами обеспечиваются строго химическими синапсами. Гипотезы же об электрической или цитоплазматической связи между ними не поддерживаются. Нейроны признаются структурно и функционально автономными клетками, объединёнными лишь синапсами. Феномен двуядерных нейронов трактуется как результат амитоза или девиации развития.

Родоначальником идеи и гипотезы ретикуляризма принято считать немецкого анатома и физиолога Йозефа Герлаха [8], автора одного из первых учебников гистологии. Но, всё же, основоположником и стойким организатором ретикулярной гипотезы является Бартоломео Камилло Гольджи, автор знаменитого метода «черной реакции» импрегнации нервной системы. Она принесла мировую славу и Нобелевскую премию и С.Р. Кахалю, и Б.К. Гольджи. Благодаря этому методу были получены превосходные препараты, демонстрирующие чрезвычайно сложную систему структурных взаимоотношений нейроцитов и их отростков в головном мозге. Ретикуляризм же, как теория, постулирует: 1) нейроны объединены в «диффузные сети», а не существуют обособленно; 2) связь между волокнами сети – электрическая и синцитиальная; 3) распространение нервных импульсов двунаправленно; 4) функциональная основа нервной системы – «диффузные нервные сети»; 5) нейроны функционируют исключительно как элементы коллективной деятельности [10, 11].

Однако многие из этих положений не были в своё время подтверждены экспериментально и базировались только на невозможности доказать противоположное. Таким образом, ни Рамон-и-Кахаль и его сторонники, ни Б.К. Гольджи и его сторонники не смогли доказать наличие или отсутствие синцитиальных связей в нервной системе.

Впервые А.С. Догель [12, 13] получил прямые морфологические доказательства синцитиальных комиссуральных связей нейронов и замкнутых кольцевидных анастомозов, образованных их волокнистыми отростками. В связи с этим, А.С. Догель,

представивший научному миру реальные гистологические препараты, полученные в суправитальных условиях, признаётся основоположником «анатомического ретикуляризма». К сожалению, открытие сетевидных цитоплазматических анастомозов между нейронами, сделанное им в ходе новаторских исследований на суправитальных препаратах, и по сей день подвергается неза заслуженному забвению.

Хотя работы А.С. Догеля были высоко оценены ещё «первым учёным, применившим идеи нейронной теории» Рамона-и-Кахаля и создателем «закона динамической поляризации импульса» А. Ван Гехухтенем [6]. Он считал, что бесспорным лидером в утверждении существования анастомозов между протоплазматическими и осевоцилиндрическими отростками был томский гистолог А.С. Догель. Более того, глубокий интерес Рамона-и-Кахаля к сетчатке, с препаратами которой он постоянно работал, сочетался с признанием модели А.С. Догеля «трёхчленных цепей нейронов» [14]. С исследованиями [15, 16] Р. Кахаль был хорошо знаком, но тем не менее, никак не прокомментировал уникальные препараты Догеля с их обилием цитоплазматических связей. Ещё задолго до публикации работ А.С. Догеля были известны данные о межклеточном комиссуральном синцитии. Это были первые иллюстрации R. Wagner [17] межнейронных комиссур в *Locus coeruleus* человека и анастомозов в *ala cinerea* собаки. Они перепечатывались неоднократно в гистологических руководствах [18, 19] и воспринимались многими нейрогистологами как уникальные. Затем А. Van Gehuchten [6] обнаружил цитоплазматические межнейронные связи в мозжечке.

Ему удалось, целенаправленно изолировав нужные связи из множества мешающих нервных волокон, обнаружить особый нейрон. Он обладал густой древовидной сетью собственных отростков, образующих множество кольцевых соединений (анастомозов). Доказательства слияния нервных волокон в синцитий, о которых говорил L. Retzius [20], подтверждают значимость этой уникальной структуры. Он на своих препаратах демонстрировал и синцитиальное слияние отростков нейронов полихет в тончайшие одиночные нервные волокна, и синцитиальное слияние аксонов многих нейронов аллигатора, вступающих в миелиновые волокна. И это был не одиночный, «случайный» артефакт, а естественное состояние множества нейронов аллигатора – это был своеобразный «закон аллигатора» [21]. Таким образом, у беспозвоночных в нервной системе достоверно существуют синцитиальные цитоплазматические связи [22, 23, 24]. А.С. Догель в работе [15] впервые продемонстрировал длинный межнейронный анастомоз (цитоплазматическую

непрерывность), в котором сливались отростки противоположных направлений. Так, впервые была идентифицирована цитоплазматическая связь между нервными отростками. Это было принципиально важное открытие. Оно логично предполагало, что нейроплазмой обмениваются не только тела нейронов (перикарионы), но и их отростки. Однако обоснованность ретикулярной концепции А.С. Догеля оспаривалась. Экстраполяция данных с сетчатки и периферических нервов на головной мозг признавалась недостаточной, поскольку для подтверждения концепции требовалась прямая демонстрация синцитиальных структур в церебральных тканях. Кроме того, Рамон-и-Кахаль подчёркивал необходимость опираться на «закон большого числа» и строгие статистические критерии при изучении нейронных связей [5]. И, тем не менее, он высоко оценил вклад А.С. Догеля в изучении «колониальной системы» [4, 5] – ограниченной ретикулярной структуры, предотвращавшей «катастрофу» устоявшихся представлений о нейронных соединениях.

О первой дискуссии сторонников нейронной и сторонников ретикулярной теорий, продолжавшейся на протяжении более века, опубликовано значительное количество полноценных обзоров [25, 26, 27].

Ранние дебаты опирались на данные световой микроскопии препаратов, обработанных по методу Гольджи [28] и прижизненно окрашенных метиленовым синим [29]. Современная же дискуссия основана не только на новых методах, включая электронную микроскопию, но и на критическом пересмотре работ приверженцев нейронной теории. Дискуссия XIX века предполагала одно из двух: или синапсы, или синцитии [11]. Других вариантов не было. А.С. Догель же весьма сдержанно относился к нейронной теории и, вероятно, поэтому не был номинирован на Нобелевскую премию [30].

Согласно нейронной теории, «закон динамической поляризации» [5, 6] обеспечивает однонаправленное движение нервного импульса от нейрона к нейрону исключительно по пути рефлекторной дуги. Но в 1877 году А.И. Бабухин [31] совершил чрезвычайно важное для нейрофизиологии открытие – двунаправленное распространение нервного импульса. Полученные им результаты явно противоречили основному закону нейронной теории – «закону динамической поляризации» – основы ретикулярной теории. Определённую роль сыграла также и работа Н. Held [32], согласно которой на ранних этапах эмбриогенеза клетки всех тканей соединены между собой протоплазматическими анастомозами, образуя при этом синцитиальный ретикулум. Затем результаты работы [33] вступили в явное противоречие с воззрениями Рамона-и-Кахаля [5], согласно

которым межнейрональные анастомозы в центральной нервной системе немногочисленны. В качестве доказательств авторы [33] представили микрофотографии, демонстрирующие: 1) короткое прямое соединение цитоплазм между нейронами в передних рогах спинного мозга; 2) длинный цитоплазматический тяж, соединяющий структуры в ткани мозжечка; 3) объединение соседних нейронов в единую структуру в ядре тройничного нерва среднего мозга; 4) межнейрональную комиссуру как следствие слияния отростков двух нервных клеток в спинальном ганглии. Эти доказательства наличия многочисленных межнейрональных связей в центральной нервной системе убедительно подтвердили более ранние данные R. Wagner [17], и, казалось, что главное противоречие с нейронной теорией может быть устранено. Но авторы [33], хотя и были знакомы с работами А.С. Догеля, вероятно, негативно их воспринимали. Отрицая, прежде всего, возможность формирования межнейрональных синцитиальных связей. Они сформулировали гипотезу, согласно которой межнейрональные анастомозы являются конечным результатом амитоза. После его завершения, нейроны постепенно удаляются друг от друга, но при этом, сохраняют между собой связь с помощью цитоплазматических мостиков. И всё-таки, несмотря на такую трактовку полученных данных, полученный авторами обширный материал расширяет доказательную базу о реальности межнейрональных связей в нервной системе. Причём, сами авторы [33] признают главное – эти связи – реальные структуры, а не мифические артефакты в нервной системе.

Несмотря на значительное число работ, посвящённых Рамону-и-Кахалю [34, 35, 36, 37], подлинной научной рецензии его работ в литературе, по всей вероятности, нет [11]. Подробный анализ рисунков, иллюстрирующих монографии [4, 5], позволил [11] обнаружить на них типичные для ретикулярной теории межнейрональные комиссуральные связи. Для этого был применён метод компьютерного «демаскирования синцитиев», позволяющий усилить контраст изображений и устранить в них мелкие и мельчайшие детали. В итоге, на рисунках выявляются исключительно крупные, контрастные аргирофильные волокна, образующие контакты как с телами нейронов, так и между собой. Согласно [38, 39], именно эти структуры и представляют собой нервные комиссуры и синцитиальные контакты. Так, были обнаружены: 1) комиссуры двух синцитиально связанных нейронов в среднем мозге мыши; 2) множественные цитоплазматические связи дивергентных апокриновых и биполярных клеток; 3) цитоплазматические комиссуры двух и трёх нейронов головного мозга кошки; 4) цитоплазматическая

связь двух удалённых друг от друга пирамидных нейронов; 5) комиссуральные связи четырёх нейронов (клеток Льюиса) ножек мозжечка; 6) комиссуральные цитоплазматические соединения группы нейронов обонятельного мозга; 7) кольцевидные парные синцитиальные анастомозы нейроцитов головного мозга мыши.

И в отечественных публикациях, на рисунках, выполненных с помощью рисовального аппарата, также можно обнаружить межнейронные синцитиальные связи. Также чётко выраженные цитоплазматические связи идентифицированы между клетками II типа Догеля в ганглии ауэрбаховского сплетения железистого желудка кряковой утки [40, с. 31]. На рисунках 3 и 4 два рядом расположенных «ганглиозных нейрона» соединены короткой, но широкой цитоплазматической комиссурой. Это один из начальных этапов образования дикариона путём слияния двух нейронов. Подобные взаимоотношения между нейроцитами вегетативных ганглиев признавал и И.Ф. Иванов [38]. Он допускал, что в вегетативной нервной системе могут отсутствовать свободные нервные окончания, которые возможно заменить синцитием. Более того, между вегетативными нейронами существуют анастомозы и их, к тому же, никто и не отрицает. Этот взгляд на синцитий изложен И.Ф. Ивановым [38] 66 лет тому назад в рецензии на книгу S. Kiss «Stephan von Apathy» [41].

Синцитиальные анастомозы между нейритами в энтеральной нервной системе (ЭНС) были идентифицированы в 1994 году [42]. Между многими нервными волокнами, при отсутствии у них глиальных оболочек, формировались непосредственные контакты, как между нейролеммой и глиолеммой, так и между мембранами нервных волокон. Они отличались крайней нестабильностью, хотя и были оценены как контакты лестничные, подобные щелевым или плотным [11, 43].

В связи с этим было установлено, что клеточные мембраны контактирующих нейритов деформируются и сливаются, а на их основе формируются поры, соединяющие вначале нейроплазму, а затем и сами нейриты.

Подобные парные нервные отростки со слившимися перфорированными мембранами обнаружены на иллюстрациях: 1) при морфинной интоксикации [44]; 2) после восстановления кровотока [45]; 3) после ультрафиолетового ожога роговицы [46]; 4) после действия  $\alpha$ -глутамата на мозжечок лягушки *in situ* [47]. Авторы этих оригинальных работ трактуют указанные иллюстрированные структуры как патологические, несмотря на отсутствие видимых повреждений нейронов на самих иллюстрациях [48]. Но чрезвычайно важно отметить, что наблюдаемая авторами [47] деконденсация хроматина обратима,

а  $\alpha$ -глутамат, к тому же, физиологический медиатор нервной передачи в ЦНС [49]. Результаты работ [42, 43, 48] показали, что наличие значительного числа синцитиальных пор и перфораций между нейритами нейроцитов в ЭНС обусловлено: 1) молодым возрастом животных; 2) отсутствием между нейритами полых глиальных оболочек; 3) наличием очень тонких нейритов. Возможны ли межнейронные и межнейритные синцитиальные связи в ЭНС взрослых животных? Высказывалось предположение, что у взрослых животных, в ЭНС которых нейроциты и их отростки имеют хорошо развитую глиальную оболочку, синцитиальные связи отсутствуют. Однако такие связи были обнаружены, но только между непосредственно контактирующими нервными отростками в каудальном брыжеечном ганглии половозрелой кошки. То есть, там, где зона соприкосновения нейронов нейритов отсутствуют глиоциты.

Современные исследования [51, 52, 53, 54] подтверждают, что синцитиальные цитоплазматические связи между нейроцитами в ЭНС половозрелых животных – не артефакты, а физиологическая реальность, требующая дальнейшего тщательного изучения. Хотя интересно, что это заключение сделано спустя более 50 лет после замечания И.Ф. Иванова [38] о том, что синцитиальная организация окончаний с медиаторным влиянием вполне возможна между вегетативными нейронами.

Впервые наличие синцитиальных межнейральных связей в коре большого мозга кошки, наряду с синапсами, было доказано на субмикроскопическом уровне в 1998 году [55]. Затем абсолютизм химических синапсов был окончательно поколеблен обнаружением щелевых и плотных межнейральных контактов в 2007 году [56].

За 70 лет, прошедших с электронно-микроскопического описания синапсов [57], накоплено достаточно много новых фактов, не вписавшихся в рамки нейронной доктрины. Во-первых, кроме химических синапсов, в нервной системе были обнаружены и другие морфологические структуры, способные формировать иные виды межнейронной связи [58]. Во-вторых, оказалось, что исключительно синаптическое взаимоотношение одиночных нейроцитов, соответствующее нейронной доктрине, исключает проницаемость щелевых контактов [59]. В-третьих, комплексы пор, образуемые электрическими контактами, вероятно, проницаемы не только для ионов и малых молекул, но и для олигопептидов. В-четвертых, не исключено, что объединение определённых групп нейроцитов в функциональный синцитиум – основу цитоплазматической непрерывности, обеспечивается щелевыми контактами [60, 61]. В-пятых, существующий в нервной системе обмен информацией между нейроци-

тами и глиоцитами, внесинаптическое выделение медиаторов, импульсы, возникающие в дендритах, замедленные электрические потенциалы – все эти факты не согласуются с нейронной доктриной [62, 63]. В-шестых, нейроны, глиоциты и капилляры объединяются в особые структурные единицы путём взаимообмена многочисленными сигнальными молекулами, метаболитами и модуляторами. Более того, формируется, благодаря межганглионарным электрическим контактам, новый сложный многоуровневый функциональный синцитиум, подобный сети К. Гольджи [64]. Именно такие формы взаимодействия, как считает автор [64], значительно сглаживают противоречия между нейронной доктриной и ретикулярной теорией структурной организации нервной системы. В-седьмых, существующие в вегетативной нервной системе «дистантные» «неконтактные» синапсы, способные выделять медиатор в пространство между аксоном и гладкими миоцитами, хорошо известны нейробиологам, но также не соответствуют нейронной доктрине [65]. В-восьмых, нейронная доктрина, активно отрицающая или молчаливо игнорирующая синцитиальные связи в нервной системе, явно противоречит общебиологической клеточной теории, признающей их в других тканях [56]. Таким образом, в литературе происходит постепенное накопление достоверной научной информации, не соответствующей ортодоксальным положениям нейронной доктрины.

Это заставляет некоторых нейробиологов пытаться переосмыслить наследие Рамона-и-Кахаля, видя в нём истоки современного, более комплексного понимания нервных взаимодействий [62, 66]. В литературе представлены многочисленные достоверные доказательства существования истинной цитоплазматической синцитиальной связи между нейритами в гигантских аксонах беспозвоночных [67-70]. Однако некоторые исследователи, столкнувшись с такими фактами, предпочли отрицать нейронную природу гигантских клеток, чем признать их синцитиальную связь, хотя эти работы однозначно доказывают принципиальную возможность существования межнейронного синцитиума в нервной системе. Гигантские слившиеся аксоны – яркий пример явления, не укладывающегося в рамки нейронной доктрины, но вполне соответствующего клеточной теории [48, 71].

Предположения о возможных синцитиальных связях в вегетативной нервной системе можно найти в монографии [49] и работах [73-76]. Так, синцитиальные цитоплазматические связи между нейронами, очевидно, являются морфологической основой аксон – рефлекс I.N. Langley [73] и антидромной импульсации Н.М. Соковнина [74], а кольцевые нервные аппараты, обнаруженные

И.А. Соловьевой [75] и А.А. Милохиным [76], – анастомозами синцитиального типа.

Синцитиальная цитоплазматическая межнейронная связь – древнейший механизм коммуникации в нервной системе. Она примитивна, но, тем не менее, имеет некоторые преимущества перед синаптической связью [77]. Так, локальная травма одного из нейроцитов не вызывает гибели или даже блокады всей синцитиальной системы [70]. У эмбрионов синцитиальные межнейронные связи в головном мозге формируются раньше, чем развитые химические синапсы. При этом, первые – более устойчивы, чем вторые [48]. Цитоплазматический синцитий снижает омическое сопротивление мембран, облегчает связь между нейронами, а это приводит к синхронизации и усилению процесса возбуждения в конкретном участке нервной системы. И его даже невозможно заблокировать фармакологическими препаратами [78, 79]. Более того, цитоплазматические синцитиальные межнейронные связи делают возможным образование двудерных и многоядерных нейроцитов [80] путём их слияния. Динамика этого процесса детально изучена на препаратах живых нейроцитов, раскрыт механизм их сближения и установлены абсолютные признаки слияния и образования дикарионов [81]. Механизм образования дикарионов перестал быть загадкой, связанной с амитозом нейроцитов [82]. Но остаётся нерешённым вопрос: «Каков физиологический смысл образования дикарионов?» Вероятно, в том, что они – результат физиологической и репаративной регенерации нейроцитов [83]. Вероятнее всего это связано с тем, что нейроны отличаются от других клеток сверхсложной структурной организацией, максимальной скоростью транскрипции и сверхпродолжительной функцией пожизненного хранения памяти [84]. Именно поэтому они и обладают способом регенерации, принципиально отличающимся от всех известных схем. Способом регенерации столь же удивительным, сколь удивительный сам мозг, – нейроны, неспособные ни к митозу, ни амитозу, могут получить второе ядро только цитослиянием» [84]. Слияние, очевидно, происходит или с повреждённым, но ещё жизнеспособным нейроцитом, или с малодифференцированным и не участвующим в иннервации нейроцитом или нейробластом. Оно (слияние) осуществляется как результат ретракции одного из контактирующих нейроцитов, вероятнее всего, нормально функционирующего. В результате дикарион сохраняет значительное количество связей обоих нейроцитов и получает второй геном. Однако ещё недавно такое утверждение было невозможно, поскольку в соответствии с нейронной доктриной, полностью отвергающей синцитиальную связь в нервной системе, синцити-

альное слияние нейроцитов признавалось артефактом.

«Синцитиальные межнейронные связи, обладая другими, чем химические и электрические синапсы, возможностями проведения нервной информации, делают работу нервной системы значительно надёжней. Поэтому реабилитация межнейронной

синцитиальной связи – это важнейшая проблема неврологии, решение которой завершит дискуссию: нейронная или ретикулярная теория? [85] И, очевидно, что наконец будет принята объединённая концепция: «нейронно-ретикулярная теория», поскольку переоценить роль каждой из них в изучении структуры нервной системы невозможно.

#### Литература [References]

- 1 Якубович Н.М. Заметки о тончайшем строении черепного и спинного мозга. *Военно-мед. журн.* 1857;70(2):35-47. Yakubovich N.M. Zametki o tonchayshem stroenii cherepnogo i spinnogo mozga. *Voyenno-med. zhurn.* 1857;70(2):35-47. (In Russ.)
- 2 Овсянников Ф.М. К строению нервных волокон. *Записки АН.* 1891;13:21-33. Ovsyannikov F.M. K stroeniyu nervnykh volokon. *Zapiski AN.* 1891;13:21-33. (In Russ.)
- 3 Виноградова О.С. Нейронаука конца второго тысячелетия: смена парадигм. *Журн. высш. нерв. деятельности.* 2000;5:743-774. Vinogradova O.S. Neyronauka kontsa vtorogo tysyacheletiya: smena paradigim. *Zhurn. vyssh. nerv. deyatel'nosti.* 2000;5:743-774. (In Russ.)
- 4 Ramon - y - Cajal S., May R.T. Degeneration and Regeneration of the Nervous System. *N.Y. Hatner.* 1959:750.
- 5 Ramon - y - Cajal S. Neuron theory or reticular theory? Objective evidence of the anatomical unity of nerve cells. *Madrid. Inst. Ramon - y - Cajal.* 1954:144.
- 6 Van Gehuchen A. La structure des centres nerveux. *Lonvain.* 1897:243.
- 7 Waldeyer H.W.G. Ueber einige neuere for schungan im Gebicte der Anatomie des Centralnerven system. *Dtsch. Med. Wschr.* 1891;17:1213-1218.
- 8 Gerlach J. Ueber die Structur der grauen Substanz des menschlichen Grosshirns: Vorlaufige Mittheilung. *Zenttrubl. Med. Wiss.* 1872;10:273-275.
- 9 Догель А.С. К вопросу об отношениях нервных клеток друг к другу. Гистологические исследования. Томск. 1893:31-37. Dogel' A.S. K voprosu ob otnosheniyakh nervnykh kletok drug k drugu. *Gistologicheskiye issledovaniya.* Tomsk. 1893:31-37. (In Russ.)
- 10 Сотников О.С., Марков И.И. Концепция ретикулярной организации нервной ткани Александра Догеля. *Морфологические ведомости.* 2018;1:8-19. Sotnikov O.S., Markov I.I. THE CONCEPTION OF THE RETICULAR ORGANIZATION OF THE NERVOUS TISSUE OF ALEXANDER DOGIEL. *Morphological newsletter.* 2018;26(1):8-19. (In Russ.) [https://doi.org/10.20340/mv-mn.18\(26\).01.8-19](https://doi.org/10.20340/mv-mn.18(26).01.8-19)
- 11 Сотников О.С. Объединенная нейронно-ретикулярная теория. СПб. Наука. 2019:239. Sotnikov O.S. Ob'yedinennaya neyronno-retikulyarnaya teoriya. *SPb. Nauka.* 2019:239. (In Russ.)
- 12 Dogiel A.S. Der Bau der Spinalganglien des Menschen der Säugetiere A.S. Dogiel. *Anat. Anz.* 1896;12:140-152.
- 13 Dogiel A.S. Zur Frage über die Ganglien der Darmgeflechte bei den Säugetieren. *Anat. Anz.* 1985;10(16):612-623.
- 14 Рамон-и-Кахаль Сантьяго. Автобиография: (воспоминания о моей жизни). пер. с англ. В.С. Воробьева. М.: Медицина. 1985:271. Ramon-i-Kakhal' Sant'yago. *Avtobiografiya: (vospominaniya o moyey zhizni).* per. s angl. V.S. Vorob'yeva. M.: Meditsina. 1985:271. (In Russ.)
- 15 Dogiel A.S. Die Nervenendkörperchen (Endkolben, W. Krause) in der Cornea und Conjunctiva bulbi des Menschen. *Arch. Microsk. Anat.* 1893;38:317-344.
- 16 Dogiel A.S. Neuroglia der Retina des Menschen. *Arch. Mikrosk. Anat.* 1893;41:612-623.
- 17 Wagner R. Neurologische Untersuchungen. *Göttingen.* 1854:312.
- 18 Leydig F. Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. *Frankfurt.* 1857:164.
- 19 Luschka H. Die Anatomie des menschlichen Kopfes. *Tübingen.* 1867:124.
- 20 Retzius G. Biologische Untersuchungen neue Folge. *Stockholm.* 1892;IV:418.
- 21 Young J.Z., Structure of nerve fibres and synapses in some invertebrates. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology.* 1936;4(4):1-6.
- 22 Nicol J.A.C. Giant axon of *Eudistilia vancouveri* (Kinberg). *Trans. (Canada).* 1948;42(3):107-124.
- 23 Hagivara S., Morita H. Transmission through distributed synapses between two giant axons of a sabellid worm. *Comp. Biochem Physiol.* 1964;13:453-460.
- 24 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;55(2):411-421.
- 25 Mazzarello P. Camillo Goldi's Scientific Biography. *J. Hist. Neurosci.* 1999;8(2):2045-2060.
- 26 Peters A. Golgi, Cajal and fine structure of neurons system. *Brain. Res. Rev.* 2007;55(1):256-263.
- 27 Николле Ж.Г. От нейрона к мозгу. пер. с англ. М.: Наука. 2012:671. Nikolle ZH.G. *Ot neyrona k mozgu.* per. s angl. M.: Nauka. 2012:671. (In Russ.)
- 28 Golgi C. Sulla Fina Anatomia Delgi Organi Centrali del Sistema Nervoso. *Milano.* 1886:151.
- 29 Догель А.С. Техника окрашивания нервной системы метиленовой синью. СПб. Изд-во К.Л. Рихтера. 1902:48. Dogel' A.S. *Tekhnika okrashivaniya nervnoy sistemy metilenovoy sin'yu.* SPb. Izd-vo K.L. Rikhtera. 1902:48. (In Russ.)
- 30 Ноздрачев А.Д. Гордость Петербургского университета – Александр Станиславович Догель. *Арх. анат.* 2002;5:9-11. Nozdrachev A.D. *Gordost' Peterburgskogo universiteta – Aleksandr Stanislavovich Dogel'.* *Arkh. anat.* 2002;5:9-11. (In Russ.)
- 31 Бабухин А.И. Электрические органы у рыб. М.: ЗАО «Ретиноиды». 2007:87. Babukhin A.I. *Elektricheskiye organy u ryb.* M.: ЗАО «Retinoidy». 2007:87. (In Russ.)
- 32 Held H. Kritische Bemerkungen zur den Verteidigung der Neuroblasten und Neuronentheorie durch R.Y. Cajal. *Anat. Ang.* 1907;30:73-98.
- 33 Sosa J.M., Sosa H.M.S. The multiplication of nerve cells by amitotic division during extrauterine life in mammals. *Acta Anat. (Basel).* 1972;82(4):579-605.
- 34 Jones E.G. Golgi, Cajal and the Neuron Doctrine. *J. Hist. Neurosci.* 1999;8(2):170-178.
- 35 Piccolino M. Cajal and the retina: a 100-years retrospective. *Trends Neurosci.* 1988;11:521-525.
- 36 Berlucchi G. Golgi, Cajal and neurophysiology. *Med. Secoli.* 2007;19(1):81-92.
- 37 Glickstein M. Golgi and Cajal: The neuron doctrine and the 100th anniversary of the 1906 Nobel Prize. *Curr. Biol.* 2006;16(5):147-151.
- 38 Иванов И.Ф. О новой книге Ф. Киша и об антинеуронизме. *Арх. анат.* 1959;5:105-108. Ivanov I.F. *O novoy knige F. Kisha i ob antineyronizme.* *Arkh. anat.* 1959;5:105-108. (In Russ.)
- 39 Марков И.И., Маркова В.И., Сотников О.С., Бабаева Р.Э., Лукашин В.Г. НЕЙРОННЫЕ СИНЦИТИИ В ЭНТЕРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ FELIS CATUS. *Морфологические ведомости.* 2022;30(1):35-41. Markov I.I., Markova V.I., Sotnikov O.S., Babaeva R.E., Lukashin V.G.

- NEURONAL SYNCYTIA IN THE ENTERIC NERVOUS SYSTEM OF THE FELIS CATUS. Morphological newsletter. 2022;30(1):35-41. (In Russ.) [https://doi.org/10.20340/mv-mn.2022.30\(1\).661](https://doi.org/10.20340/mv-mn.2022.30(1).661)
- 40 Милохин А.А. Аfferентная иннервация нервных клеток вегетативных ганглиев. *Арх. анат.* 1965;3:25-37. Milokhin A.A. Afferentnaya innervatsiya nervnykh kletok vegetativnykh gangliyev. *Arkh. anat.* 1965;3:25-37. (In Russ.)
- 41 Kiss F. Stephan von Apathy. Budapest. 1953. 64 p.
- 42 Малашко В.В., Сотников О.С. Ультраструктурный анализ постнатального развития энтеральной нервной системы поросят. Морфогенез и реактивная перестройка нервной системы. СПб. 1996;5:30-40. Malashko V.V., Sotnikov O.S. Ul'trastrukturnyy analiz postnatal'nogo razvitiya enteral'noy nervnoy sistemy porosyat. *Morfogenez i reaktivnaya perestroyka nervnoy sistemy.* SPb. 1996;5:30-40. (In Russ.)
- 43 Сотников О.С. К дискуссии о синцитиальной связи в нервной системе. *Морфология.* 2010;3:76-83. Sotnikov O.S. On the discussion of syncytial connections in the nervous system. *Morphology.* 2010;3:76-83. (In Russ.)
- 44 Морозов Г.В., Боголенов Н.Н. Морфинизм. М.: Медицина. 1984:176. Morozov G.V., Bogolenov N.N. Morfinizm. M.: Meditsina. 1984:176. (In Russ.)
- 45 Семченко В.В., Боголенов Н.Н. и др. Синаптическая пластичность неокортекса белых крыс при диффузионно-очаговых повреждениях головного мозга. *Морфология.* 2005;4:76-84. Semchenko V.V., Bogolenov N.N. i dr. Sinapticheskaya plastichnost' neokorteksa belykh krys pri diffuzionno-ochagovykh povrezhdeniyakh golovnoy mozga. *Morfologiya.* 2005;4:76-84. (In Russ.)
- 46 Сотников О.С., Гусова Б.А. Динамика рецепторных терминалей роговицы в норме и при воздействии ультрафиолетовых лучей. *Сенсорные системы.* 1992;6(3):70-73. Sotnikov O.S., Gusova B.A. Dinamika retseptornykh terminalyev rogovitsy v norme i pri vozdeystvii ul'trafiuletovykh lu-chey. *Sensornyye sistemy.* 1992;6(3):70-73. (In Russ.)
- 47 Самосудова Н.В., Ларин Ю.С. и др. Особенности ультраструктуры пятислойного контакта и его роль в слиянии миобластов. *Цитология.* 1988;9:1073-1077. Samosudova N.V., Larin YU.S. i dr. Osobennosti ul'trastrukturny pyatisloynogo kontakta i yego rol' v sliyanii mioblastov. *Tsitologiya.* 1988;9:1073-1077. (In Russ.)
- 48 Сотников О.С. Синцитиальная цитоплазматическая связь и слияние нейронов. СПб.: Наука. 2013:202. Sotnikov O.S. Sintsital'naya tsitoplazmaticheskaya svyaz' i sliyaniye neyronov. SPb.: Nauka. 2013:202. (In Russ.)
- 49 Хаулике И. Вегетативная нервная система: монография. Бухарест. Мед. изд-во. 1978:319. Khaulike I. Vegetativnaya nervnaya sistema: monografiya. Bukharest. Med. izd-vo. 1978:319. (In Russ.)
- 50 Арчакова Л.И., Сотников О.С. и др. Синцитиальные цитоплазматические анастомозы между нейритами клеток каудального брыжечного ганглия взрослых кошек. *Морфология.* 2009;2:23-26. Archakova L.I., Sotnikov O.S. i dr. Sintsital'nyye tsitoplazmaticheskiye anastomozy mezhdu neyritami kletok kaudal'nogo bryzheychnogo gangliya vzroslykh koshek. *Morfologiya.* 2009;2:23-26. (In Russ.)
- 51 Маркова В.И., Марков И.И., Ваньков В.А., Севрюгина Г.А. СИНЦИТИАЛЬНЫЕ СВЯЗИ НЕЙРОЦИТОВ - ЕСТЬ ЛИ ОНИ В ГАНГЛИЯХ МЕЖМЫШЕЧНОГО И ПОДСЛИЗИСТОГО СПЛЕТЕНИЯ КИШЕЧНИКА? *Морфологические ведомости.* 2017;25(1):23-25. Markova V.I., Markov I.I., Van'kov V.A., Sevrugina G.A. Neurocyte syncytial connections: are they found in ganglia of the intermuscular and of the submucous intestine plexuses? *Morphological newsletter.* 2017;25(1):23-25. (In Russ.)
- 52 Марков И.И., Маркова В.И. Синцитиальные связи нейронов в ганглиях межмышечного и подслизистого сплетений кишечника. Материалы VIII Съезда научно-медицинского общества АГЭ России. Воронеж. *Морфология.* 2019;2:188-189. Markov I.I., Markova V.I. Sintsital'nyye svyazi neyronov v gangliyakh mezhmyshechnogo i podslizistogo spleteniy kishechnika. Materialy VIII S'yezda nauchno-meditsinskogo obshchestva AGE Rossii. Voronezh. *Morfologiya.* 2019;2:188-189. (In Russ.)
- 53 Babaeva R. Neuron structure of the ganglion plexuses in the large intestine. *Munchen: Annals of Anatomy.* 2021;4:45-47.
- 54 Babaeva R. Morphometric study of isolated dogiel type II cells of the intermuscular plexus. *Munchen: Annals of Anatomy.* 2021;3:17-19.
- 55 Santander R.S., Saez M.R. et al. Exceptions to Cajal's neuron theory: communicating synapses. *Acta Anat.* 1998;132:74-76.
- 56 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;5:2:411-421.
- 57 Robertis E.D., Bennett E.I. Electron microscope observation of synaptic vesicles in synapses of the retinal rods and cones. *Biophys. Biochem. Cytol.* 1955;1:47-58.
- 58 Jabeen S., Thirumalai V. The interplay between electrical and chemical synaptogenesis. *J. Neurophysiol.* 2018;120:4:1914-1922.
- 59 Kruger L., Otis T.S. Whither withered Golgi? A retrospective evaluation of reticularist and synaptic constructs. *Brain Res. Bull.* 2007;72(4-6):201-207.
- 60 Hatch R.J., Kail K. et al. Gap Junctions Link Regular-Spiking and Fast-Spiking Interneurons in Layer 5 Somatosensory Cortex. *Front. Cell. Neurosci.* 2017;17(11):204-211.
- 61 Miller A., Pereda A.F. The electrical synapse: Molecular complexities at the gap and beyond. *Develop. Neurobiol.* 2017;77(5):562-574.
- 62 Kruger L. The sensory neuron and the triumph of Camillo Golgi. *Brain Res. Rev.* 2007;55(2):406-410.
- 63 Miftahof R.N. The wave phenomena in smooth muscle syncytia. *Silico. Biol.* 2005;5(5-6):479-498.
- 64 Bullock T.H., Bennet M.V. The neuron doctrine redux. *Science.* 2005;310(5749):791-793.
- 65 Шёр Ф. Учебник гистологии. пер. с 23 немец. изд. М.-Л.: Биомедгиз:644. Shër F. Uchebnik gistologii. per. s 23 nemets. izd. M.-L.: Biomedgiz:644. (In Russ.)
- 66 Laughlin M., Davis M. Peripheral circulation. *Comp. Physiol.* 2012;1:321-347.
- 67 Николле Ж.Г. От нейрона к мозгу. пер. с англ. М.: Наука. 2012:671. Nikolle ZH.G. Ot neyrona k mozgu. per. s angl. M.: Nauka. 2012:671. (In Russ.)
- 68 Gunter I. Neuronal syncytia in the giant fibres of earthworms. *I. Neurocytol.* 1975;4:55-62.
- 69 Mc Carthy K.M., Tank D.W. et al. Pseudorabies virus infection alters neuronal activity and connectivity in vitro. *Plos Pathog.* 2009;5(10):1-20.
- 70 Nicol I.A. Giant axon of *Eudistilia vancouveri* (Kinberg). *Trans. (Canada).* 1948;42(3):107-124.
- 71 Young H.M. Guidance cues in volved in the development of the peripheral autonomic nervous system. *Aut. Neurosci. Basis clin.* 2004;112:1-14.
- 72 Лаврентьев Б.И. Морфология антагонистической иннервации в автономной нервной системе и методы ее использования. Теория строения вегетативной нервной системы. М.: Медицина. 1983:187-240. Lavrent'yev B.I. Morfologiya antagonistscheskoy innervatsii v avtonomnoy nervnoy sisteme i metody ee ispol'zovaniya. Teoriya stroeniya vegetativnoy nervnoy sistemy. M.: Meditsina. 1983:187-240. (In Russ.)
- 73 Langley I.N. The autonomic nervous system. *Brain.* 1903;26:1-26.
- 74 Соковнин Н.М. Материалы для физиологии актов выведения и содержания мочи. Из Физиологической лаборатории Казанского университета. Казань. 1877:43. Sokovnin N.M. Materialy dlya fiziologii aktov vyvedeniya i soderzhaniya mochi. Iz Fiziologicheskoy laboratorii Kazanskogo universiteta. Kazan'. 1877:43. (In Russ.)

- 75 Соловьева И.А. Развитие афферентной иннервации пищевода цыплят. Арх. анат. 1965;9:64-70. Solov'yeva I.A. Razvitiye afferentnoy innervatsii pishchevoda tsyplyat. Arkh. anat. 1965;9:64-70. (In Russ.)
- 76 Милохин А.А. Чувствительная иннервация вегетативных нейронов. Л.: Наука. 1967:67. Milokhin A.A. Chuvstvitel'naya innervatsiya vegetativnykh neyronov. L.: Nauka. 1967:67. (In Russ.)
- 77 Kusano K., Grundfest H. Circus reexcitation as a cause of repetitive activity in crayfish lateral quiant axon. *J. Cell. Comp. Physiol.* 1965;3:333-338.
- 78 Agnati L.F., Zoli M. Intercellular communication in the brain: wiring versus transmission. *Neurosci.* 1995;69:711-729.
- 79 Brecher A. Classification of human enteric neurons. *Histochem. Cell. Biol.* 2021;156:2:95-108.
- 80 Сотников О.С., Фрумкина Л.Е. и др. Двухядерные нейроны: синцитиальное слияние или amitoz? Усп. физиол. наук. 2011;4:76-89. Sotnikov O.S., Frumkina L.E. i dr. Dvuyadernyye neyrony: sintitsial'noye sliyaniye ili amitoz? Usp. fiziol. nauk. 2011;4:76-89. (In Russ.)
- 81 Mc Carthy K.M., Tank D.W. et al. Pseudorabies virus infection alters neuronal activity and connectivity in vitro. *Plo S Pathog.* 2009;5(10):1-20.
- 82 Швалев В.Н. Анализ прижизненных наблюдений над особенностями синцитиальной связи в нервной системе – развитие достижений Казанской невростологической школы (рецензия на книгу О.С. Сотникова «Синцитиальная цитоплазматическая связь и слияние нейронов»). *Морфологические ведомости.* 2014;3:94-95. Shvalev V.N. Analiz prizhiznennykh nablyudeniy nad osobennostyami sintitsial'noy svyazi v nervnoy sisteme – razvitiye dostizheniy Kazanskoy nevrologistologicheskoy shkoly (retsenziya na knigu O.S. Sotnikova «Sintitsial'naya tsitoplazmaticheskaya svyaz' i sliyaniye neyronov»). *Morfologicheskiye vedomosti.* 2014;3:94-95. (In Russ.)
- 83 Пальцын А.А., Колокольцева Е.Г. и др. Образование гетерокарионов как способ регенерации нейронов при постишемическом повреждении коры мозга у крыс. *Бюл. эксп. биол.* 2008;10:467-470. Pal'tsyn A.A., Kolokol'tseva E.G. i dr. Obrazovaniye geterokarionov kak sposob regeneratsii neyronov pri postishemicheskoy povrezhdenii kory mozga u kryс. *Vyul. eksp. biol.* 2008;10:467-470. (In Russ.)
- 84 Кубиев А.А., Пальцын А.А. Внутриклеточная регенерация мозга: новый взгляд. Вестн. ПАМН. 2012;8:21-25. Kubiyeв A.A., Pal'tsyn A.A. Vnutrikletochnaya regeneratsiya mozga: novyy vzglyad. Vestn. RAMN. 2012;8:21-25. (In Russ.)
- 85 Сотников О.С., Фрумкина Л.Е. и др. Реабилитация межнейронной синцитиальной связи в нервной системе. *Тихоокеанский медицинский журнал.* 2012;2:75-83. Sotnikov O.S., Frumkina L.E. i dr. Reabilitatsiya mezhneyronnoy sintitsial'noy svyazi v nervnoy sisteme. *Tikhookeanskyy meditsinskiy zhurnal.* 2012;2:75-83. (In Russ.)

**Авторская справка****Марков Игорь Иванович**

Д-р мед. наук, профессор, советник ректора, Медицинский университет «Реавиз».

ORCID 0000-0002-9448-8232; markovii2601@yandex.ru

Вклад автора: разработка концепции исследования, постановка задач исследования, работа с источниками, анализ и обобщение полученных результатов.

**Низаметдинова Динара Рустамовна**

Старший преподаватель кафедры морфологии и патологии, Медицинский университет «Реавиз».

dinaranizametdinova@mail.ru

Вклад автора: работа с источниками, анализ и обобщение полученных результатов, подготовка текста работы.

**Author's reference****Igor' I. Markov**

Dr. Sci. (Med.), Professor, Advisor to the Rector, Medical University "Reaviz".

ORCID 0000-0002-9448-8232; markovii2601@yandex.ru

Author's contributions: development of the study concept, formulation of the study objectives, review of sources, analysis and synthesis of the obtained results.

**Dinara R. Nizametdinova**

Senior Lecturer, Department of Morphology and Pathology, Medical University "Reaviz".

dinaranizametdinova@mail.ru

Author's contributions: review of sources, analysis and synthesis of the obtained results, preparation of the manuscript.