

ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ СЕНСОРНЫХ НЕЙРОНОВ В АБДОМИНАЛЬНОМ МЫШЕЧНОМ РЕЦЕПТОРНОМ ОРГАНЕ РАКООБРАЗНЫХ *ASTACUS LEPTODACTYLUS*

© Г. М. Федоренко,^{1, 2, *} А. Г. Федоренко^{1, 2}

¹Институт аридных зон Южного научного центра РАН, Ростов-на-Дону, 344006,
и ²Академия биологии и биотехнологии ЮФУ, Ростов-на-Дону, 344090;
* электронный адрес: gfedorenko@mail.ru

Абдоминальный мышечный рецепторный орган ракообразных, в котором функционируют два типа рецепторов растяжения, различающихся своими структурными и физиологическими свойствами, является одним из наиболее тщательно изучаемых объектов в нейробиологии. Однако его ультраструктура описана все еще недостаточно. Подробно изучена в основном зона представительства дендритов нейронов в рецепторных мышцах, а детального сравнительного анализа тонкого строения сом сенсорных клеток не проводили. В настоящей работе исследована ультраструктура сомы медленно и быстро адаптирующихся нейронов *Astacus leptodactylus* с особым вниманием к различиям между двумя системами. Описаны и количественно оценены особенности тонкого строения основных клеточных органелл. Выявлены относительно высокая концентрация митохондрий в чувствительных клетках рецептора медленного типа, а также более развитая эндоплазматическая сеть в нейронах быстрой системы. Предполагается, что эти различия между рецепторами двух типов могут быть частично ответственны за разные пороги чувствительности и скорость адаптации, наблюдаемые в физиологических экспериментах.

Ключевые слова: мышечный рецептор, сенсорный нейрон, электрофизиологическая активность, ультраструктура.

Принятые сокращения: МАР — медленно адаптирующийся рецептор, БАР — быстро адаптирующийся рецептор, ЭР — эндоплазматический ретикулум.

Известно, что определенная функция нервных структур зависит от особенностей ультраструктурной организации их внутренних органелл (Свинов и др., 2001; Косицын и др., 2002). Для подтверждения этого принципиального положения о состоянии ультраструктуры в зависимости от выполняемой функции необходимы дополнительные экспериментальные данные. Удобной моделью для подобных экспериментов является абдоминальный мышечный рецептор растяжения ракообразных. Этот препарат особенно хорош тем, что крупное клеточное тело рецептора находится не в ганглии, а расположено изолированно на периферии, где его удобно наблюдать методами световой и электронной микроскопии. Одновременно можно регистрировать электрические потенциалы, отражающие характер функциональной активности нейрона.

У ракообразных существуют два типа рецепторов растяжения, различающихся своими структурными и физиологическими свойствами: тонические медленно адаптирующиеся (МАР) и фазические быстро адаптирующиеся (БАР). Тонические рецепторы генерируют электрические импульсы в течение всего времени механического воздействия. Фазические, напротив, бурно активируются в начале растяжения, но затем их реакция быстро ослабевает.

Несмотря на то что со времени своего первого описания (Alexandrowicz, 1951) мышечный рецепторный орган растяжения ракообразных является одним из наиболее тщательно изучаемых объектов в нейробиологии, структурные механизмы двух различно функционирующих рецепторов, входящих в его состав, раскрыты недостаточно. Подробно исследована в основном зона ветвления дендритов чувствительных нейронов в рецепторных мышцах (Jahromi, Atwood, 1967; Hirose et al., 1981; Komuro, 1981; Purali, 2005). Ультраструктура перикариона описана лишь в общих чертах (Eutener, Winter, 1979; Tao-Cheng et al., 1981). Более детально изучена ультраструктура клеточных органелл, главным образом митохондрий, только для МАР при различных экспериментальных воздействиях (Машанский и др., 1974; Мошков и др., 1978; Tskhovrebova et al., 1991; Fedorenko et al., 1995; Fedorenko, Uzdensky, 2008). Немногочисленные данные по сравнительному ультраструктурному анализу сомы чувствительных нейронов МАР и БАР отражают в основном особенности их пространственной организации (Косицын и др., 2002).

В настоящей работе нами проведен детальный сравнительный анализ ультраструктуры БАР и МАР с акцентом на основные клеточные органеллы сомы сенсорных нейронов.

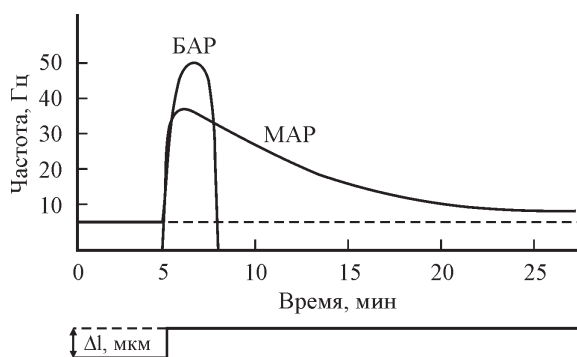


Рис. 1. Схематическое изображение динамики частоты импульсации быстро (БАР) и медленно (МАР) адаптирующихся механорецепторных нейронов.

Δl — величина удлинения рецепторной мышцы при механическом воздействии.

Материал и методика

Для ультраструктурных и электрофизиологических наблюдений использовали 10 особей *Astacus leptodactylus*. Во втором и третьем абдоминальных сегментах мышечные рецепторы освобождали от окружающей ткани и размещали в экспериментальном устройстве, обеспечивающем наблюдение и контроль функционального состояния рецепторной клетки (Коган и др., 1974). Исследовали сенсорные нейроны в состоянии умеренного возбуждения, т. е. когда на рецепторную мышцу оказывалось воздействие в течение 20 мин, а спонтанная электрическая активность при этом составляла 15—20 Гц. Динамика частоты импульсации рецепторов обоих типов схематически показана на рис. 1.

Подготовку препаратов для электронной микроскопии осуществляли по стандартной методике (Машанский и др., 1974). Материал фиксировали в 2.5%-ном растворе глутаральдегида на фосфатном буфере (PBS) в течение 1 ч при 20—22 °С в ванночке экспериментального

устройства. После отмывки в PBS проводили дофиксацию 1%-ным раствором осмиевой кислоты в PBS в течение 40 мин при комнатной температуре. Дегидратацию проводили в спиртах возрастающей концентрации (30—100 %) и абсолютном ацетоне. После дегидратации образцы для удобства наблюдения помещали в плоские капсулы и заливали смесью Эпона и Аралдита. Светооптические наблюдения проводили с помощью микроскопа МИКРОМЕД-6 (Санкт-Петербург). После полимеризации из полученных блоков готовили ультратонкие срезы на микротоме Leica EM UC6 (Leica, Германия), которые дополнительно контрастировали 5 мин в цитрате свинца. Срезы изучали и фотографировали в электронном микроскопе Tecnai Spirit G2 (Philips, Голландия).

Морфометрическую обработку проводили с помощью программного пакета Image Analysis Software analysis FIVE, который включал в себя подсчет площадей митохондриальных профилей, а также профилей цистерн эндоплазматической сети на единицу площади цитоплазмы (отн. ед.), отражающих степень концентрации этих органелл в соме нейрона. Для сравнительной оценки в каждом варианте (БАР и МАР) анализировали аналогичные участки сомы нейрона. Достоверность численных различий определяли по *t*-критерию Стьюдента—Фишера в доверительном интервале более 95 % (Бейли, 1973).

Результаты и обсуждение

После фиксации и заливки тела нейронов можно легко отличить от окружающей соединительной ткани, отдельных волокон и мышцы вследствие их окрашивания четырехокисью осмия. В каждом абдоминальном сегменте рака находятся две пары рецепторов (рис. 2). Клетка проникает своими дендритами в ближайший тонкий мышечный тяж, а свой аксон посылает в сегментарный ганглий центрипетально (Фомичев, 1986). Ядра медленных нейронов наблюдаются на расстоянии примерно 60—90 мкм от рецепторной мышцы, в то время как ядра

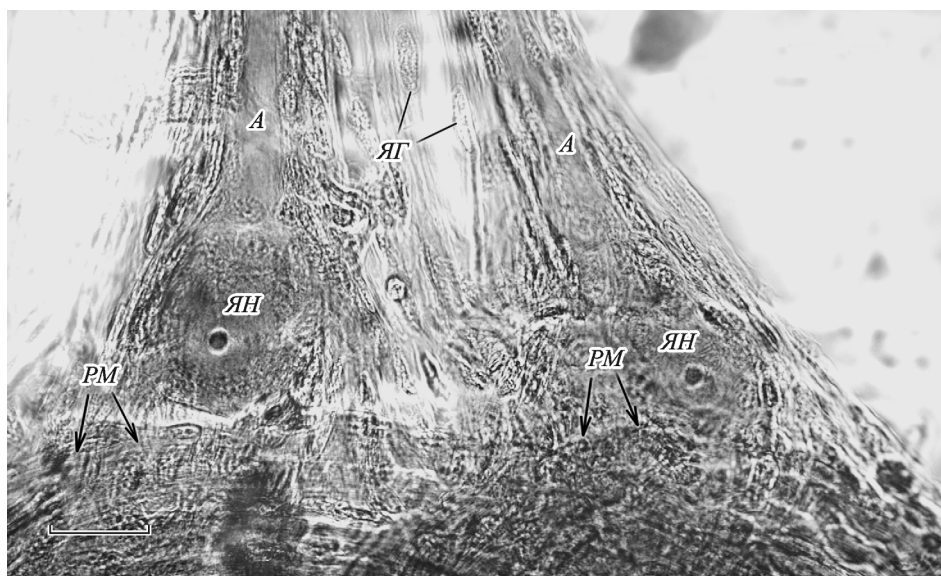


Рис. 2. Световая микрофотография абдоминального мышечного рецепторного органа.

Слева расположен МАР, справа — БАР. А — аксон, РМ — рецепторная мышца, ЯГ — ядро глиальной клетки, ЯН — ядро нейрона с ядрышком. Масштабный отрезок — 30 мкм.

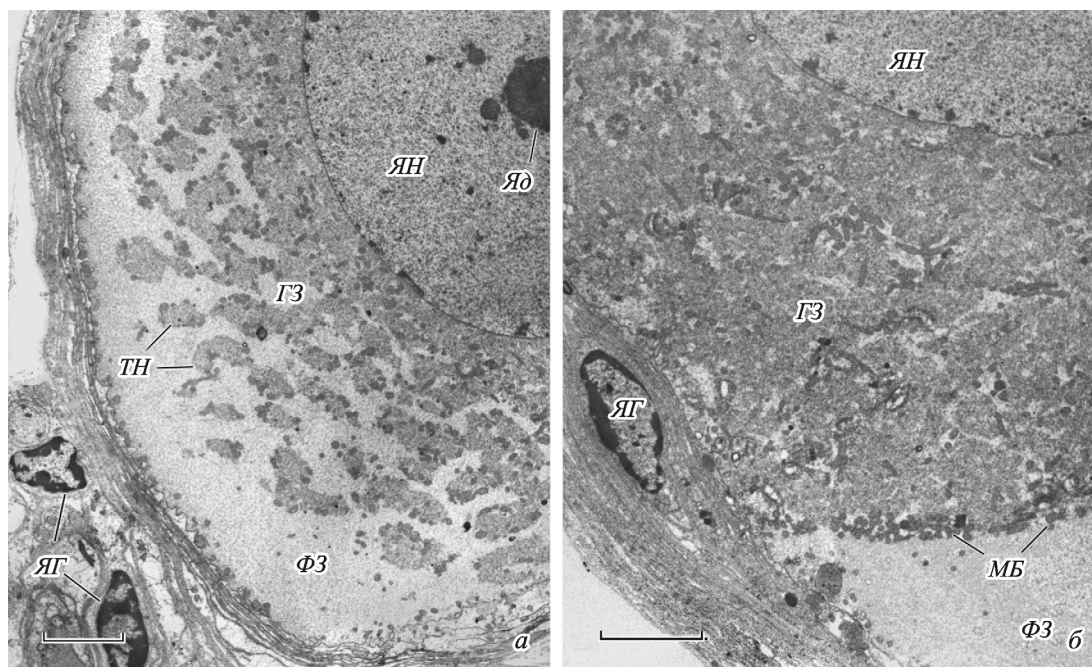


Рис. 3. Ультратонкие срезы медленного (а) и быстрого (б) нейронов.

ГЗ — гранулярная зона, МБ — митохондриальный барьер, ТН — тельце Ниссля, ФЗ — фибриллярная зона, ЯГ — ядро глиальной клетки-сателлита, Яд — ядрышко, ЯН — ядро нейрона. Масштабные отрезки — 5 мкм.

быстрых нейронов расположены гораздо ближе и довольно часто внутри рецепторной мышцы. Форма ядра округлая, ровные контуры кариолеммы на отдельных участках могут принимать извилистые очертания. Ядерный хроматин рассеян по всей площади кариоплазмы в виде небольших глыбок, несколько большая концентрация глыбок отмечена вдоль ядерной оболочки. Компактное электронно-плотное ядрышко размером около 6 мкм обычно расположено в центре ядра (рис. 3, а).

Перикарионы обеих клеток на уровне тонкой структуры характеризуются высокой концентрацией митохондрий, цистерн эндоплазматического ретикулума, диктиосом и рибосом (рис. 3, а, б). В цитоплазме по электронной плотности можно четко выделить две зоны — светлую, заполненную фибриллярными структурами, и более темную, содержащую гранулярные компоненты. Цистерны и каналцы эндоплазматического ретикулума с прикрепленными к мембранам и рассеянными между ними рибосомами образуют в гранулярной зоне отдельные скопления (светлооптический аналог — тельца Ниссля). По периферии таких скоплений, разделенных между собой пучками микротрубочек, обычно располагаются митохондрии (рис. 4, а). В тельцах Ниссля можно наблюдать аппарат Гольджи, состоящий из стопки уплощенных дисковидных цистерн диаметром до 1.5 мкм, образующих диктиосому. С уплощенными цистернами ассоциированы мелкие пузырьки диаметром около 50—60 нм (рис. 4, в, з). Некоторые пузырьки покрыты сетчатой клатриновой оболочкой (Ungewickell, Branton, 1981; Edeling et al., 2006). Такие окаймленные пузырьки располагаются преимущественно на трансстороне комплекса.

В различных участках цитоплазмы содержатся разнообразные ламеллярные структуры, вероятно аутофагосомы (рис. 5, б), наибольшая их концентрация замечена в периферической зоне (рис. 7, а). На границе фибрил-

лярной и гранулярной зон сомы, в области отхождения аксона и первичного дендрита, обычно расположены многослойные скопления митохондрий в виде барьера (рис. 3, б). В непосредственной близости от поверхностной мембраны нейрона митохондрии образуют слой неравномерной толщины, в котором довольно часто наблюдали удлиненные и значительно разветвленные органеллы длиной до 5 мкм (рис. 6, а, б). Ранее подобные картины были описаны другими авторами при исследовании методами трехмерной реконструкции участков аксона механорецепторных нейронов длиной до 3.5 мкм. На этом основании было высказано предположение о наличии в аксоне единого митохондриального ретикулума (Литвинова, Лебедев, 1989). Наши данные согласуются с предположением этих авторов о существовании объединенной системы митохондрий вблизи клеточной мембраны не только в аксоне, но и в соме нейрона.

Митохондрии в перикарионе МАР образуют небольшие агрегаты из 4—6 плотно прилегающих друг к другу органелл (рис. 3, а; 4, а, б). Форма большинства митохондрий овальная или удлиненная, реже — округлая. Они обладают хорошо развитой четко выраженной системой крист и электронно-плотным матриксом (рис. 4, б). Количественный анализ показал, что средняя площадь одной митохондрии составляет 0.18 мкм², а отношение площади занимаемой митохондриями к площади цитоплазмы в поле зрения в среднем составляет 0.16 (см. таблицу). В БАР более мелкие по своим размерам митохондрии образуют крупные агрегаты из 10 и более органелл (рис. 3, б; 5, б). Форма митохондрий преимущественно округлая, матриксы по сравнению с МАР выглядят более светлыми, а расширенные кристы — укороченными (рис. 5, а, б). Средняя площадь одной митохондрии составила 0.13 мкм², а отношение площади митохондриальных профилей к площади цитоплазмы — 0.11 (см. таблицу). Хотя

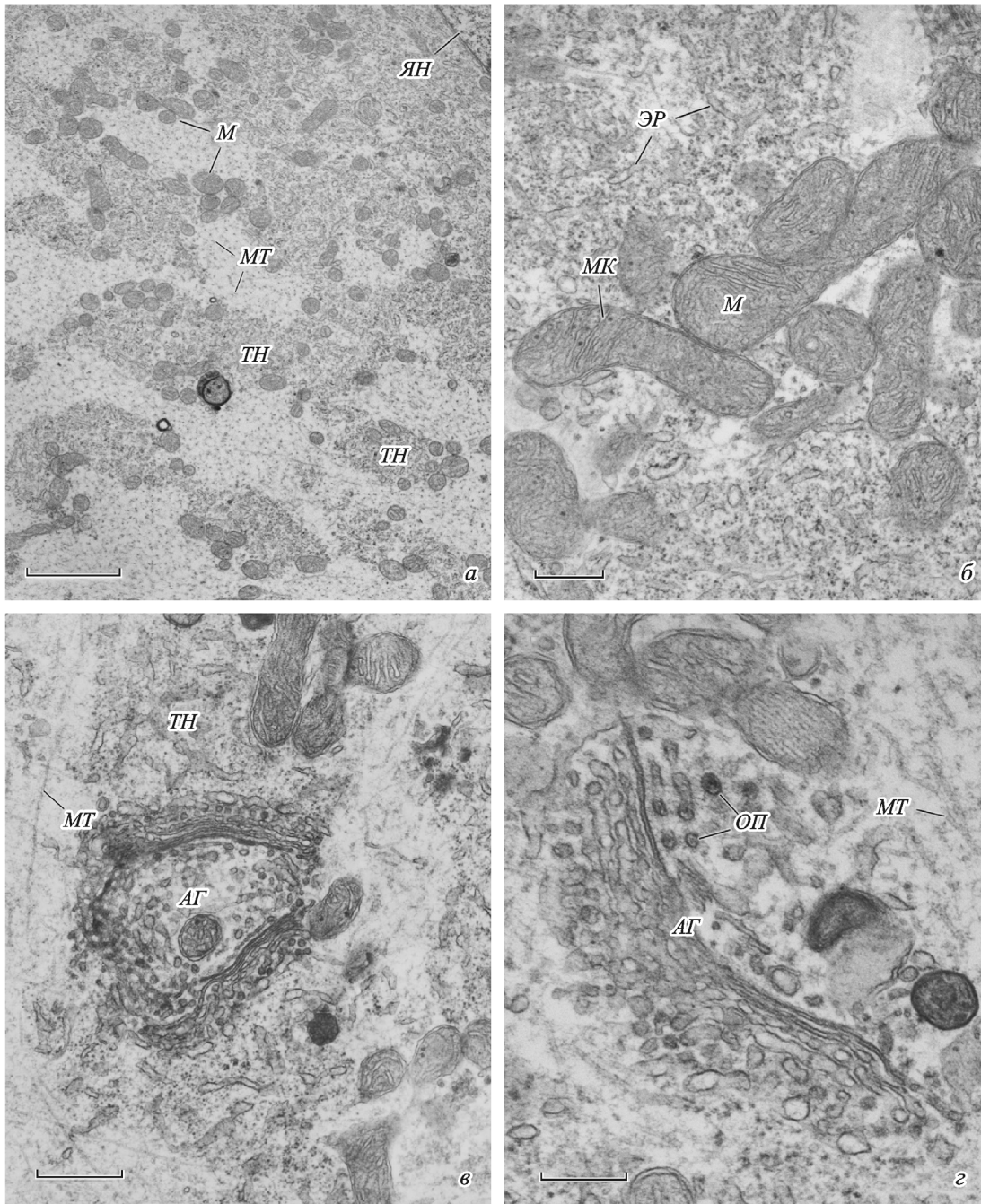


Рис. 4. Фрагмент медленного нейрона в центральной зоне клетки.

a — локализация митохондрий по периферии телец Ниссля (*ТН*); *б* — агрегация митохондрий; *в* — локализация аппарата Гольджи в *ТН*; *г* — структура аппарата Гольджи. *АГ* — аппарат Гольджи, *М* — митохондрии, *МК* — митохондриальные кристы, *МТ* — микротрубочки, *ОП* — окаймленный пузырек, *ЭР* — эндоплазматический ретикулум; остальные обозначения те же, что и на рис. 2. Масштабные отрезки — 0,25 (*б, г*), 0,5 (*в*), 2 (*а*) мкм.

наличие большого числа митохондрий является весьма обычным для всех видов рецепторов (Eutener, Winter, 1979), их высокая концентрация в соме МАР может отражать увеличенную потребность в метаболической энергии у рецепторов медленного типа.

Эндоплазматический ретикулум (*ЭР*) сенсорных нейронов, представленный в основном гладкой формой, состоит из уплощенных цистерн и канальцев, причем степень его разветвления в БАР выше, чем в МАР (рис. 5, *a*; 7, *a*). Большинство рибосом свободно располагается в цитоплазме, часть их организована в полисомы, и только

незначительная часть связана с цистернами ретикулума (рис. 4, *б*; 5, *a*). Неравномерное распределение рибосом, прикрепленных к мембранам ретикулума, ведет к тому, что грань между шероховатой и гладкой формами ретикулума выражена нечетко. Электронная плотность полостей цистерн и канальцев выше, чем у окружающей цитоплазмы. В них содержатся различные по своим размерам светлые вакуоли, которые могут занимать большую часть площади органеллы (рис. 5, *a*, 7, *a*). *ЭР* распределен в цитоплазме неравномерно. Наиболее высокая концентрация цистерн и канальцев отмечена по периферии нейронов,

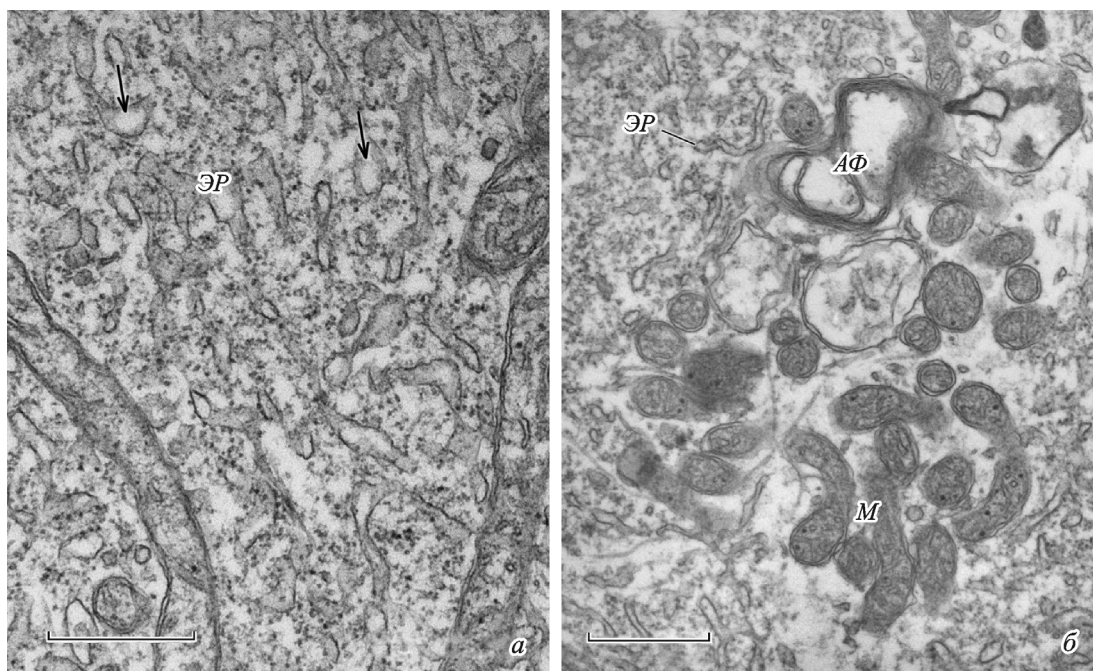


Рис. 5. Фрагмент быстрого нейрона в центральной зоне клетки.

a — разветвленный ретикулум, *стрелки* показывают светлые вакуоли; *б* — агрегация митохондрий. *АФ* — аутофасома; остальные обозначения те же, что и на рис. 2. Масштабные отрезки — 0.25 (*a*) и 0.5 (*б*) мкм.

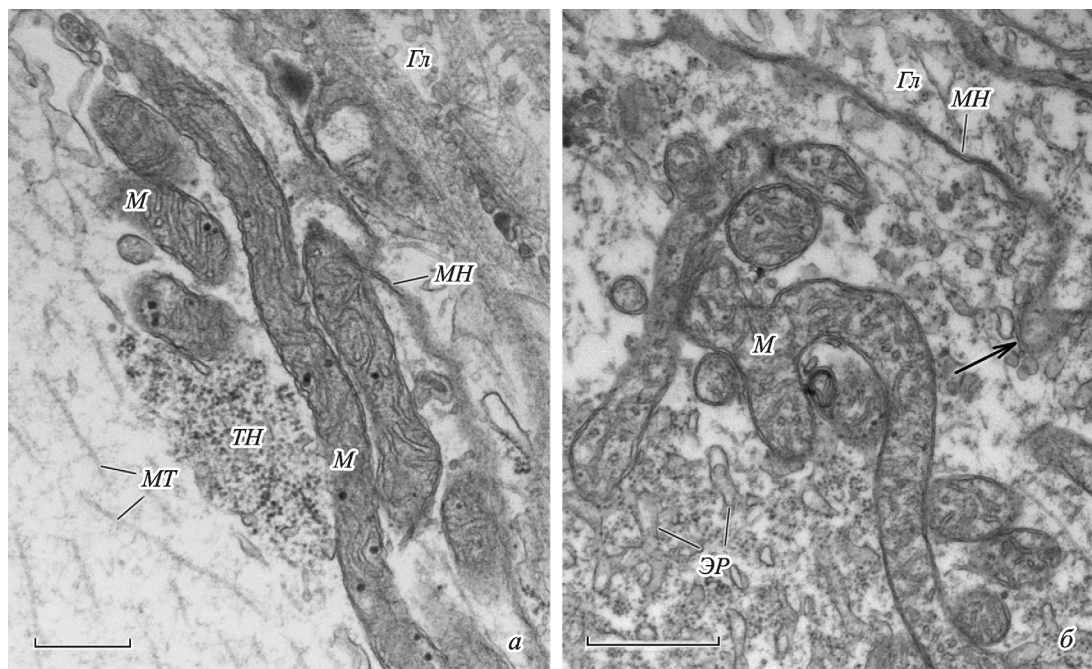


Рис. 6. Локализация митохондрий в периферической зоне медленного (*a*) и быстрого (*б*) нейронов.

Инвагинация наружной мембраны нейрона (*б*) показана *стрелкой*. *Гл* — глия, *МН* — мембрана нейрона; остальные обозначения те же, что и на рис. 4. Масштабные отрезки — 0.5 мкм.

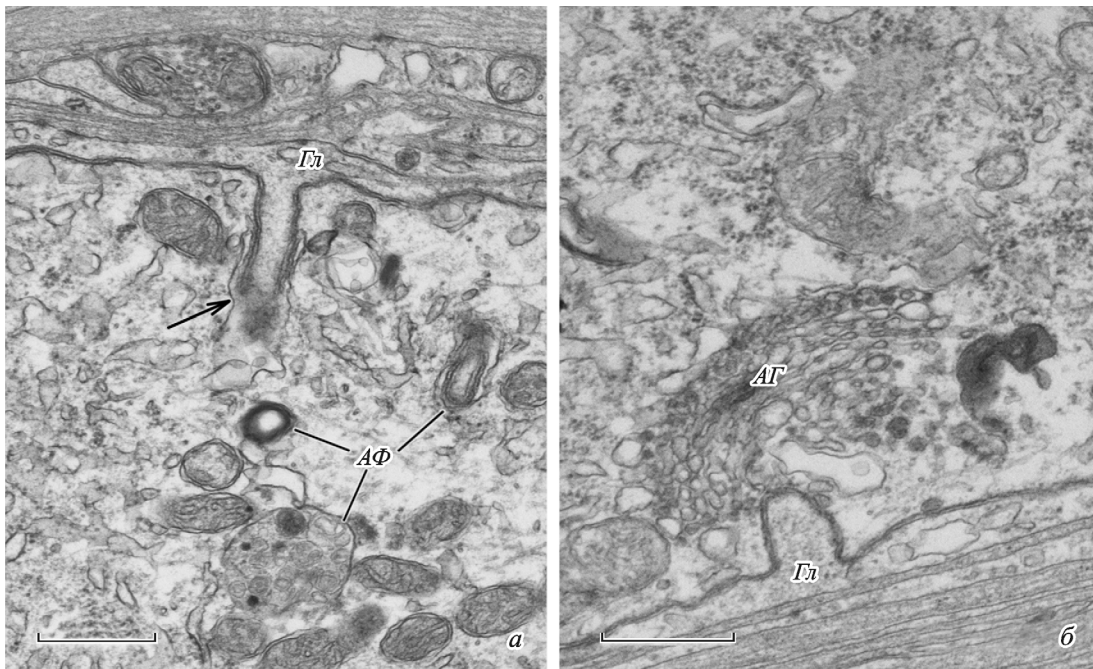


Рис. 7. Фрагмент периферической зоны быстрого нейрона.

Взаимодействие с наружной плазматической мембраной (а) гладкого ретикулума и аппарата Гольджи (б). Инвагинация мембраны нейрона (а) показана стрелкой. Остальные обозначения те же, что и на рис 4, 6. Масштабные отрезки — 0,5 мкм.

где они контактируют и сливаются с поверхностной мембраной, которая нередко образует глубокие инвагинации (рис. 6, б; 7, а, б).

Подобным образом с поверхностной мембраной контактируют и структуры трансстороны аппарата Гольджи, локализованного в периферической зоне (рис. 7, б). Такое тесное взаимодействие органелльных мембран с поверхностной мембраной свидетельствует об активном участии ЭР и аппарата Гольджи в межклеточном нейроглиальном транспорте метаболитов (Fedorenko, Uzdensky, 2009; Fedorenko et al., 2015). В целом электронно-микроскопические картины пространственного распределения ЭР в нейронах, полученных в настоящей работе, не отличаются от аналогичных картин, ранее описанных в литературе (Косицын и др., 2002). Однако степень агрегирования ЭР выше в МАР, чем в БАР (рис. 3, а, б). Размеры ЭР в быстром нейроне существенно больше, чем в медленном. Количественная оценка величины площади профилей ретикулума в целом по цитоплазме показала, что в БАР она равна 0,18, тогда как у МАР это значение составляет 0,12 (см. таблицу).

В рецепторах растяжения ракообразных выявлены различные процессы, способствующие адаптации. Так, в медленно адаптирующемся рецепторе импульсная активность приводит к повышению внутренней концентрации натрия и к активации натрий-калиевого насоса. Перенос положительных зарядов из клетки снижает амплитуду рецепторного потенциала и как следствие этого — частоту разрядов (Sokolove, Cooke, 1971; Matthews, 1981). Кроме того, процесс адаптации зависит от плотности и характера распределения ионных каналов по поверхности клетки (Rydqvist et al., 2007). В быстро адаптирующемся рецепторе в процессе принудительного растяжения кальций, входящий через трансдукционные каналы, активированные кальцийзависимые калиевые каналы, обеспечивая гиперполяризацию клетки (Erxleben, 1993).

Известно, что гладкий ретикулум в качестве депо Ca^{2+} играет важную роль в регуляции его гомеостаза (Black, 1972; Novikov, 1976; Машанский и др., 1982; Moshkov, Santalova, 1995). В механорецепторном нейроне кальций связан с мембранами эндоплазматического ретикулума и митохондрий (Акоев, Алексеев, 1985). Не иск-

Сравнительные количественные характеристики цитоплазматических органелл быстро и медленно адаптирующихся нейронов

Объект	Показатель	Быстро адаптирующийся нейрон	Медленно адаптирующийся нейрон
Митохондрии	Средняя площадь 1 органеллы, мкм ²	0.13 ± 0.03 ^a	0.18 ± 0.04 ^a
	Отношение площади органелл к площади цитоплазмы, отн. ед.	0.11 ± 0.03 ^a	0.16 ± 0.03 ^a
Эндоплазматический ретикулум	Отношение площади ЭР к площади цитоплазмы, отн. ед.	0.18 ± 0.04 ^б	0.12 ± 0.02 ^б

Примечание. Различия достоверны при ^a $P < 0.05$ и ^б $P < 0.01$.

лючена возможность того, что именно гладкий ретикулум в нормальных условиях при действии механического растяжения также может быть источником свободных ионов кальция. Сопоставление результатов, полученных в настоящей работе, с этими данными позволяет предположить, что меньшее время адаптации БАР по сравнению с МАР, наблюдаемое в физиологических экспериментах, может быть обусловлено высокой концентрацией гладкого ретикула и усложнением его структуры в нейронах быстрой системы.

Список литературы

- Акоев Г. Н., Алексеев Н. П. 1985. Функциональная организация механорецепторов. Л.: Наука. 220 с. (Акоев Г. Н., Алексеев Н. П. 1985. Functional organization of mechanoreceptors. L.: Nauka. 220 p.)
- Бейли Н. 1973. Статистические методы в биологии. М.: Мир, 271 с. (Bailey H. 1973. Statistical methods in biology. M.: Mir. 271 p.)
- Коган А. Б., Машанский В. Ф., Федоренко Г. М., Загускин С. Л. 1974. Ультроструктура механорецепторного нейрона рака в состоянии покоя, ритмической импульсной активности, вызванной адекватным раздражением. Цитология. 16 (2) : 150—154. (Kogan A. B., Mashanskii V. F., Fedorenko G. M., Zaguskin S. L. 1974. The ultrastructure of crayfish mechanoreceptor neurons during rest, rhythmic impulse activity and inhibition induced by adequate stimulation. Tsitologiya. 16 (2) : 150—154.)
- Косицын Н. С., Федоренко Г. М., Свинов М. М. 2002. Пространственная организация внутриклеточных органелл механорецепторных нейронов как показатель их различного функционального состояния. Докл. РАН. 385 (1) : 123—125. (Kositsyn N. S., Fedorenko G. M., Svinov M. M. 2002. Spatial organization of intracellular organelles of stretch receptor neurons as an indicator of their different functional states. Dokl. Biol. Sci. 385 : 313—315.)
- Литвинова М. М., Лебедев О. Е. 1989. Пространственная организация митохондрий механорецепторного нейрона речного рака. Цитология. 31 (10) : 1172—1175. (Litvinova M. M., Lebedev O. E. 1989. Three-dimensional arrangement of mitochondria in the crayfish mechanoreceptor neuron. Tsitologiya. 31 (10) : 1172—1175.)
- Машанский В. Ф., Базанова И. С., Казанский В. В., Меркулова О. С. 1982. Изменения ультроструктуры гигантских нейронов (Ретциуса) медицинской пиявки при функциональных воздействиях и роль ионов Ca^{++} в этих процессах. Арх. анат. гистол. эмбриол. 82 (3) : 36—42. (Mashanskii V. F., Bazanova I. S., Kazanskii V. V., Merkulova O. S. 1982. Functional restructuring of the ultrastructure of the giant neuron (Retzius) in the medicinal leech and the possible role of Ca^{++} ions in these processes. Arkh. Anat. Gistol. Embriol. 82 (3) : 36—42.)
- Машанский В. Ф., Загускин С. Л., Федоренко Г. М. 1974. Гистохимическое и электронно-микроскопическое изучение нейроглиальных отношений в нейроне растяжения речного рака. Цитология. 16 (6) : 770—772. (Mashanskii V. F., Zaguskin S. L., Fedorenko G. M. 1974. Histochemical and electron microscopic study of neuroglial relations neuron stretching crayfish. Tsitologiya. 16 (6) : 770—772.)
- Мошков Д. А., Гордон Р. И., Перевозчиков В. В. 1978. Ультроструктура механорецепторного нейрона при его ускоренной адаптации к адекватному стимулу. Цитология. 20 (3) : 280—285. (Moshkov D. A., Gordon R. I., Perevoshchikov V. V. 1978. Ultrastructure of a mechanoreceptor neuron with acceleration of its adaptation to an adequate stimulus. Tsitologiya. 20 (3) : 280—285.)
- Свинов М. М., Захарова Е. И., Косицын Н. С. 2001. Ультроструктурные особенности синапсов I слоя коры мозга крыс с низкой и высокой устойчивостью к гипоксии. Бюл. эксперим. биол. мед. 131 (5) : 587—590. (Svinov M. M., Zakharova E. I., Kositsyn N. S. 2001. Ultrastructural characteristics synapses I layer of the cerebral cortex of rats with low and high resistance to hypoxia. Bull. Exp. Biol. Med. 131 (5) : 587—590.)
- Фомичев Н. И. 1986. Речной рак. Методы исследования. Л.: Наука. 92 с. (Fomichev N. I. 1986. Freshwater crayfish. Methods of investigation. L.: Nauka. 92 p.)
- Alexandrowicz J. S. 1951. Muscle receptor organs in the abdomen of *Homarus vulgaris* and *Palinurus vulgaris*. Microsc. Sci. 92 : 163—200.
- Black V. H. 1972. The development of smooth-surfaced endoplasmic reticulum in adrenal cortical cells of fetal guinea pigs. Amer. J. Anat. 135 : 381—417.
- Edeling M. A., Smith C., Owen D. 2006. Life of a clathrin coat: insights from clathrin and AP structures. Nat. Rev. Mol. Cell Biol. 7 : 32—44.
- Erxleben C. 1993. Calcium influx through stretch-activated cation channels mediates adaptation by potassium current activation. NeuroReport. 4 : 616—618.
- Eutener U., Winter C. 1979. The abdominal muscle receptor organ in *Astacus leptodactylus*. A fine structural analysis. Cell Tissue Res. 202 : 41—61.
- Fedorenko G. M., Gusatinsky V. H., Kondratieva L. A., Kaminsky I. I., Korzak V. M. 1995. The isolated neuron ultrastructure changing during prolonged mediator impact. J. Neuroreport. 6 : 2325—2332.
- Fedorenko G. M., Neginskaya M. A., Fedorenko A. G., Uzdenzky A. B. 2015. The paired neuroglial and interglial membranes in the crayfish stretch receptor and their local disorganization. J. Neurosci. Res. 93 : 707—713.
- Fedorenko G. M., Uzdenzky A. B. 2008. Dynamics of ultrastructural changes in the isolated crayfish mechanoreceptor neuron under photodynamic impact. Neurosci. Res. 86 : 1409—1416.
- Fedorenko G. M., Uzdenzky A. B. 2009. Ultrastructure of neuroglial contacts in crayfish stretch receptor. Cell Tissue Res. 377 : 477—490.
- Hirosawa K., Tao-Cheng J. H., Nakajima Y., Tisdale D. 1981. Thin-section and freeze-fracture studies of crayfish stretch receptor synapses including the reciprocal inhibitor synapse. Comp. Neurol. 200 : 39—53.
- Jahromi S. S., Atwood H. L. 1967. Ultrastructural features of crayfish phasic and tonic muscle fibres. Can. J. Zool. 45 : 601—606.
- Matthews P. B. 1981. Evolving views on the internal operation and functional role of the muscle spindle. J. Physiol. 320 : 1—30.
- Moshkov D. A., Santalova I. M. 1995. Distribution of calcium pyroantimonate precipitates in *Xenotoca* Mauthner cells at normal and increased functional activity. Neuroscience. 65 : 917—925.
- Novikov A. B. 1976. The endoplasmic reticulum: a cytchemist's view. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 73 : 2781—2787.
- Komuro T. 1981. Fine structural study of the abdominal muscle receptor organs of the crayfish (*Procambarus clarkii*). Fast and slow receptor muscles. Tissue Cell. 13 : 79—92.
- Purali N. J. 2005. Structure and function relationship in the abdominal stretch receptor organs of the crayfish. Comp. Neurol. 488 : 369—383.
- Rydqvist B., Lin J. H., Sand P., Swerup C. 2007. Mechanotransduction and the crayfish stretch receptor. Physiol. Behavior. 92 : 21—28.
- Sokolove P. G., Cooke I. M. 1971. Inhibition of impulse activity in a sensory neuron by an electrogenic pump. Gen. Physiol. 57 : 125—163.
- Tao-Cheng J. H., Hirosawa K., Nakajima Y. 1981. Ultrastructure of the crayfish stretch receptor in relation to its function. J. Comp. Neurol. 200 : 1—21.
- Tskhovrebova L. A., Popov V., Pavlenko V. K., Lednev V. V. 1991. The spatial organization of the cytoskeleton in crayfish stretch-receptor. Eur. J. Cell Biol. 56 : 132—138.
- Ungewickell E., Branton D. 1981. Assembly units of clathrin coats. Nature. 289 : 420—422.

FEATURES ULTRASTRUCTURAL ORGANIZATION OF SENSORY NEURONS
IN THE ABDOMINAL MUSCLES RECEPTOR ORGANS CRAYFISH *ASTACUS LEPTODACTYLUS*G. M. Fedorenko,^{1,2,*} A. G. Fedorenko^{1,2}

¹ Institute of Arid Zones of the Southern Scientific Center RAS, Rostov-on-Don, 344006,
and ² Akademiya Biology and Biotechnology SFU, Rostov-on-Don, 344090;
* e-mail: gfedorenko@mail.ru

Despite the fact that abdominal muscle receptor organ crayfish is one of the most thoroughly studied objects in neurobiology, the ultrastructural mechanisms that make up its two different operating systems are disclosed insufficiently as the focus of these papers was paid to the area of representation of dendrites of sensory neurons in the receptor muscles. Detailed comparative analysis of the fine structure of the soma sensory cells was not conducted. In the present study, we have investigated the ultrastructure of soma of slow- and fast-adapting sensory neurons of abdominal muscle receptor organ *Astacus leptodactylus* with special attention to the differences between the two systems. Differences in the fine structure of the main cell organelles have been identified and quantified. We have discovered a relatively high concentration of mitochondria in sensitive cells of slow type receptor as well as a large total area of tanks of the endoplasmic reticulum cells in neurons of faster system. We have assumed that the differences revealed in the fine structure of organelles in soma of sensory neurons between the two types of receptors might be partially responsible for the speed of adaptation and for sensitivity thresholds observed in the physiological experiments.

Key words: muscle receptors, sensory neuron, electrophysiological activity, ultrastructure.
