

ФГБУ «Научный Центр Неврологии»
Российской академии медицинских наук

На правах рукописи

Бережная Лариса Александровна

Нейронная организация ядер таламуса человека

Специальность
03.03.04 – клеточная биология, цитология, гистология

Диссертация
на соискание ученой степени доктора биологических наук.

Научные консультанты:

академик РАН, доктор медицинских наук,
профессор Н.Н.Боголепов

доктор медицинских наук, профессор Т.А.Леонтович

Москва

2014 г.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Обзор литературы	16
Объект и методы исследования	54
Результаты исследования	
Глава 1. Нейронная организация ядер дорсального таламуса взрослого человека проецирующихся на лобную кору	66
1.1. Вентральное переднее ядро	
1.2. Вентральное латеральное ядро	70
1.3. Медиодорсальное ядро	73
1.4 Передние ядра: переднее вентральное, переднее медиальное, переднее дорсальное	78
Глава 2. Особенности строения и нейронная организация ретикулярного ядра вентрального таламуса, прилежащего к ядрам дорсального таламуса	87
Глава 3. Организация нейронов в структурные единицы в ядрах дорсального таламуса взрослого человека	92
Глава 4. Структурно-иммуно-гистохимическая идентификация клеток ядер таламуса взрослого человека	98
4.1. NADPH-d позитивные клетки ядер дорсального таламуса и ретикулярного ядра вентрального таламуса человека.	
4.2. Клетки ядер таламуса позитивные к калбиндину	104
4.3. Клетки ядер таламуса позитивные к парвальбумину	107
4.4. Клетки ядер таламуса позитивные к калретинину	112
Обсуждение	119
Заключение	155
Выводы	166
Литература	168
Приложение	203

Введение

Актуальность проблемы. Данная работа посвящена изучению внутренней структурной организации передних ядер дорсального таламуса взрослого человека, проецирующихся на лобную кору и прилежащему к ним ретикулярному ядру вентрального таламуса; их нейронному составу; модульной организации и выявлению и идентификации нейронов по биохимическим маркерам. Актуальность и приоритетность настоящего исследования определяется почти полным отсутствием данных о структурных особенностях, как самих исследуемых ядер так и их нейронного состава у человека. Знание нейронного состава каждого образования головного мозга, структурных особенностей каждого типа и его разновидностей нейронов, их взаимосвязей, позволит приблизиться к пониманию работы мозга, его морфофункциональной организации дуг условных и безусловных рефлексов, пластичности, лежащей в основе модификации поведения, нейрофизиологических механизмов памяти и обучения.

В одной из работ по таламусу человека – атласе [146] помимо показа топографического расположения ядер таламуса и обозначения границ их авторы приводят фотоиллюстрации отдельных нейронов, импрегнированных по Гольджи, без описания их. Авторы основное внимание уделяют обзору афферентных и эфферентных связей ядер таламуса. В стереотаксическом атласе мозга человека [271] авторы определяют границы ядер таламуса. Атлас мозга человека под редакцией Relay [316] является анатомическим. В атласе «Нейроанатомия» [205] из интересующих нас ядер таламуса показаны в схемах и фотоиллюстрациях срезов мозга местоположение переднего ядра, дорсомедиального и вентрального латерального ядра без их описания.

В работах на животных и человеке [138, 146, 328-330] авторы показывают нейронный состав ядер из фузиформных и мультиполярных нейронов. Полная классификация нейронов таламических ядер развивающегося мозга хищных (щенята собаки) представлена в работе [71], где было показано большое

разнообразие геометрии дендритов нейронов. У человека этот вопрос освещен слабо, хотя известно, что геометрия дендритного дерева клетки имеет большое значение и определяет размеры рецептивных полей нейронов, то есть определяют рецептивные особенности нейронов и его взаимосвязи с другими нейронами. Недостаточное количество данных по структурной организации такого сложного образования как таламус человека и его клеточного состава, препятствует пониманию общих принципов структурной организации, как таламических ядер, так и мозга человека в целом, специфики организации мозга человека по сравнению с животными и оценке состояния нейронов мозга при неврологических и психических заболеваниях, хотя отмечается большой интерес разных ученых к строению таламуса. Исходя из изложенного, наша работа была направлена на исследование особенностей строения клеточного состава ядер таламуса, идентификации и классификации клеток по структуре их дендритов.

Большое значение для понимания работы мозга в целом может иметь изучение принципов структурного объединения нейронов в структурно-функциональные единицы - модули и именно структурных модулей подкорковых структур, как более древних по сравнению с корой мозга. Однако в литературе имеется небольшое количество работ на подкорковых структурах - стриатуме [74, 75], где авторы описывают макромодули.

Структурным объединениям нейронов в коре головного мозга животных и человека посвящено достаточно много работ [8-13, 18-23, 47, 59, 61, 65, 185, 186, 190, 191, 193, 194, 240, 261, 269, 283, 301, 305, 346, 361, 362, 364, 365, 380], но каждый из авторов дает им свое название, которые определялись как колонка, цилиндр, пул, ансамбль, гнезда, баррелы и так далее без описания критериев, по которым можно было бы их определить.

Колончатая и ансамблевая организация коры головного мозга исследовалась с начала 20 столетия на животных [267], а затем и на человеке [11-13]. Интерес к модульной организации структур коры головного мозга не исчезает и по настоящее время, но и по сегодняшний день, нет единого мнения по этой проблеме. Что же все-таки является той первичной морфологической структурой,

из которой организуются более сложные структурные образования мозга? Представляется, что в первую очередь, необходимо разделить физиологическое и морфологическое понятия модуля. Морфологический или структурный модуль это постоянно существующее образование и не зависящее от изменений, каких бы то ни было условий. Это постоянно существующая минимальная совокупность нейронов, отвечающая определенным критериям и способная произвести суммированную обработку информации, поступившей к каждому отдельному нейрону, входящему в этот модуль. Большое значение для понимания работы мозга может иметь исследование принципов структурного объединения нейронов в модули, как в коре, так и подкорковых структурах. Чрезвычайно важным представлялось выяснить, имеются ли такие интегративные единицы-модули в ядрах таламуса человека. Поэтому мы предприняли детальное изучение принципов структурной организации в исследуемых нами ядрах таламуса человека. Изучался тот постоянный минимальный набор клеток, который мог бы обеспечить обработку поступившей информации в таламические ядра.

Одной из задач по изучению принципов морфо-биохимической организации мозга человека является выявление специализированных систем нейронов, которые могут обеспечивать работу мозга человека и его пластичность. Идентификация нейронов гистохимическими и иммуногистохимическими методами и сопоставление их с морфологическими типами, хорошо изученными нами классическим методом Гольджи, позволит отнести их к определенному морфотипу клеток и определить занимаемое ими место, как в структурных модулях, так и в нервной системе в целом. Большой интерес представляет выявление нейронов, вырабатывающих оксид азота (NO) при участии NADPH-диафоразы. NO в нервной системе может играть роль вторичного внутриклеточного мессенджера, а в роли внеклеточного мессенджера – регулировать внеклеточную концентрацию ионов кальция, которые играют жизненно важную роль в регуляции многих физиологических нейрональных процессов, в том числе межнейрональной электрической передаче [140, 141, 155, 338, 393]. За счет диффузии в окружающую ткань, NO может осуществлять

регуляцию местного кровотока, применительно к уровню функциональной активности нейронов, оказывать влияние на развитие и дифференцировку нейронов [220], влиять на синтез нейромедиаторов и пластические свойства нейронов [393], регулировать митохондриальный метаболизм в нейронах [141]. Высокие же концентрации NO вызывают в нервной ткани необратимые процессы и последующую гибель клеток [115, 141, 142, 396]. Структурные особенности NADPH-d позитивных нейронов мозга человека и обезьян наиболее полно описаны только для коры мозга [169, 182, 207]. По другим образованиям мозга человека такие работы единичны. Исследовались NADPH-диафоразные клетки в миндалине, скорлупе [76, 139]. Данных по исследованию NADPH-d клеток с идентификацией их в ядрах дорсального таламуса и прилежащему к ним ретикулярного ядра и внутренней капсуле в доступной нам литературе не найдено.

Большую роль в работе головного мозга играют кальций - связывающие белки, такие как калбиндин, калретинин и парвальбумин [153, 178, 212, 218, 294, 366]. Физиологическая функция калбиндина все еще изучена слабо, но предполагается, что калбиндин играет роль внутриклеточного кальциевого буфера, модифицирующего нейронную активность к синаптическому входу [243]. Интерес к калбиндин-позитивным клеткам в разных образованиях дорсального таламуса возрос после высказанной (предложенной) Jones концепции о наличии в дорсальном таламусе приматов двух систем релейных клеток - калбиндиновых и парвальбуминовых. Калбиндиновые клетки диффузно проецируются на верхние слои коры, а парвальбуминовые - на средние слои специфических полей коры. Автором было предположено, что калбиндиновые клетки как бы настраивают многие корковые поля для восприятия специфической таламической информации [237, 238, 239, 241, 242]. Было бы интересно, выявить системы клеток позитивные к калбиндину и парвальбумину в ядрах таламуса человека зрелого возраста, идентифицировать нейроны и определить их место в структурных модулях и сопоставить с такими же клетками приматов.

Калретинин, как и все кальций-связывающие белки участвует в поддержании внутриклеточного гомеостаза Ca^{2+} [124, 165,]. Кроме того, калретинин наряду с калбиндином играет нейропротектерную роль, препятствуя образованию внутри клеток токсических концентраций свободного Ca^{2+} [211]. Калретинин и ГАМК синтезируются в одних и тех же нейронах, что позволило использовать калретинин в качестве маркера части ГАМК-эргических интернейронов, как описано в энторинальной коре [170] и в качестве маркера части ГАМК-эргических проекционных нейронов и интернейронов в таламусе, дорсальном и вентральном стриатуме [157, 158]. Все ГАМК-эргические нейроны были разделены авторами на субпопуляции на основе наличия или отсутствия в них такого нейропептида, как калретинин. Есть ли калретинин-позитивные клетки в исследуемых нами ядрах таламуса человека? Какие морфологические типы и разновидности нейронов содержат калретинин? Как включены калретинин-позитивные нейроны в структурные модули? Эти вопросы требуют тщательного исследования. Идентификация маркер-позитивных нейронов (NADPH-диафоразно позитивных, калбиндин, парвальбумин и калретинин - позитивных) и сопоставление их с морфологическими типами, идентифицированным согласно классическим критериям, позволит выявить представительства нейронов определенной реактивности, определить их место в целостной системе, не только в передних ядрах дорсального таламуса человека, но и мозга в целом и сформировать новое понимание в организации специализированных нейронных комплексов и принципов их построения. Показанные в настоящей работе специфические особенности структурной и морфобиохимической организации передних ядер дорсального таламуса человека, проецирующихся на лобную кору, позволит приблизиться к пониманию структурных механизмов, лежащих в основе сложного поведения человека, как в норме, так и патологии.

Таким образом, исходя из изложенного выше анализа литературных источников, видно, что до настоящего времени: а) целенаправленного исследования особенностей клеточного состава не проводилось; б) структурно-функциональные единицы в ядрах дорсального таламуса не исследовались; в)

структурно-иммуногистохимическая идентификация клеток дорсальных ядер таламуса человека не проводилась. В связи с этим и были выбраны эти три направления в исследовании дорсальных ядер таламуса человека.

В настоящем исследовании было применено сочетание различных классических нейрогистологических, современных гистохимических и иммуногистохимических методик для световой микроскопии, которые позволили получить новые сведения о структурных особенностях самих исследуемых ядер таламуса человека, их нейронного состава, организации нейронов в модули и их морфобиохимическую принадлежность.

Цели и задачи исследования

Цель исследования - выявить и проанализировать закономерности дендритного строения нейронов ядер дорсального и ретикулярного ядра вентрального таламуса мозга человека зрелого возраста, изучить морфохимические особенности нейронов этих ядер и выяснить принципы организации нейронов в структурно-функциональные единицы-модули.

Задачи исследования

1. Методами импрегнации нервной ткани солями серебра изучить особенности строения нейронов, входящих в состав ядер дорсального таламуса (переднего вентрального, переднего медиального, переднего дорсального, вентрального переднего, вентрального латерального, медиодорсального) и ретикулярного ядра вентрального таламуса мозга человека. Составить классификацию нейронов в соответствии с особенностями их нейрогистологического строения.

2. В нейронах ядер дорсального таламуса и ретикулярном ядре вентрального таламуса изучить особенности иммуногистохимической локализации Ca^{2+} - связывающих белков (калбиндина, парвальбумина и калретинина) и гистохимической локализации NADPH-диафоразы, указывающей на локализацию оксида азота (NO).

3. Сопоставить особенности дендритного строения нейронов, выявленных модифицированными методами Гольджи, с нейронами, окрашенными иммунохимическими методами на Ca^{2+} - связывающие белки и гистохимическим методом на NADPH-диафору, в исследуемых ядрах таламуса человека.

4. Изучить основные клеточные элементы, входящие в состав первичных структурно-функциональных единиц-модулей и описать принцип организации модулей в ядрах дорсального таламуса мозга человека.

Научная новизна и практическое значение работы

Научная новизна исследования заключается в том, что в работе впервые для исследуемых ядер дорсального таламуса и прилежащего к ним ретикулярного ядра вентрального таламуса человека зрелого возраста установлены следующие факты:

1. Показаны основные типы, классы, виды нейронов, отличающиеся по строению их дендритов, выявляемые методом Гольджи в каждом из изучавшихся ядер таламуса: в вентральном переднем, вентральном латеральном, медиодорсальном и трех передних ядрах – переднем медиальном, переднем вентральном и переднем дорсальном.

2. Выявлено два типа нейронов: I – длинноаксонные нейроны и II – короткоаксонные нейроны. I тип включает два класса: густоветвистые нейроны и редковетвистые. К I типу – длинноаксонных густоветвистых относятся виды: древовидные, кустовидные гигантские и среднего размера, кисточковые, двухпучковые. К длинноаксонным редковетвистым: ретикулярные и короткодendrитные. II тип – короткоаксонных нейронов включает 3 вида: гладкодendrитные, «лохматодendrитные» и длиннотendrитные биполярные нейроны.

3. В ретикулярном ядре таламуса человека помимо крупных нейронов I типа – ретикулярных крупных редковетвистых (R1L) и ретикулярных крупных ветвистых (R2L) нешипиковых форм, показаны R1L шипиковые нейроны, средние ретикулярные нейроны (R1m и R2m шипиковые и нешипиковые) и мелкие (R1s и R2s нешипиковые) ретикулярные нейроны с тем же принципом ветвления дендритов, что и у крупных.

4. Сопоставление нейронного строения ядер дорсального таламуса и ретикулярного ядра вентрального таламуса, выявленного методом серебрения, позволило подчеркнуть разницу в строении нейронов в этих ядрах. Основными нейронами в ядрах дорсального таламуса являются нейроны с густоветвистыми

нешипиковыми дендритами, тогда как в ретикулярном ядре вентрального таламуса основными клетками являются редковетвистые ретикулярные нейроны.

5. В настоящей работе показано, что нейроны организованы в специфические скопления клеток, взаимосвязанные между собой сложными переплетениями дендритов, выявленных на препаратах, окрашенных методами серебрения и которые можно рассматривать как модули первого порядка интеграции нейронов. Число клеток, в модулях различно. Все изученные ядра дорсального таламуса человека построены из стабильно существующих первичных структурных модулей, состоящих как из кустовидных клеток, так и из кустовидных с вкраплениями редковетвистых и густоветвистых клеток других разновидностей. Впервые дано определение структурного клеточного модуля и описаны критерии характеризующие их.

6. Показано, что в ядрах дорсального таламуса и ретикулярном ядре вентрального таламуса имеются единичные ретикулярные краевые NADPH-d позитивные нейроны и большое количество неидентифицированных NADPH-d позитивных аксонов, входящих из прилежащей к ядрам внутренней капсулы, где найдено большое количество NADPH-d позитивных нейронов. Высказано предположение о несинаптическом воздействии NADPH-d позитивных клеток внутренней капсулы на нейроны исследованных ядер. Кроме того, существуют единичные NADPH-d позитивные нейроны, взаимодействующие с кровеносными сосудами, как в самих ядрах, так и во внутренней капсуле.

7. Идентифицированы нейроны позитивные к калбиндину, парвальбумину и калретинину в ядрах дорсального таламуса. Калбиндин и парвальбумин – позитивные нейроны организованы в специфические образования - группы и цепочки, калретинин-позитивные нейроны включены разным количеством клеток в подобные образования.

8. Показано, что идентифицированные нейроны позитивные к калбиндину, парвальбумину и калретинину и NADPH-диафоразно - позитивные формируют во всех исследованных ядрах специфические системы клеток, включающие длинноаксонные и короткоаксонные нейроны.

Система нейронов, содержащих NO, представлена длинноаксонными редковетвистыми крупными редковетвистыми ретикулярными нейронами (R1L) «краевыми» и короткоаксонными нейронами – гладкодендритными.

Система нейронов позитивных к калбиндину в моторных ядрах представлена длинноаксонными густоветвистыми кустовидными и древовидными клетками среднего размера и гигантскими кустовидными нейронами. Система, сформированная из короткоаксонных клеток, состоит из гладкодендритных нейронов.

В ретикулярном ядре вентрального таламуса калбиндин-позитивных нейронов не найдено.

Система клеток позитивная к парвальбумину в вентральном переднем, вентральном латеральном, медиодорсальном ядрах включает длинноаксонные редковетвистые ретикулярные нейроны среднего размера (R1m), длинноаксонные густоветвистые кустовидные нейроны среднего размера, а в вентральном латеральном ядре еще и гигантские кустовидные нейроны.

В переднем вентральном (антеровентральном), переднем медиальном (антеромедиальном) и переднем дорсальном (антеродорсальном) ядрах – длинноаксонных парвальбумин-позитивных нейронов не найдено.

Систему из короткоаксонных клеток формируют парвальбумин-позитивные гладкодендритные нейроны.

В ретикулярном ядре система нейронов позитивная к парвальбумину организована длинноаксонными редковетвистыми крупными, средними, мелкими ретикулярными нейронами (R1L, R1m, R1s) и длинноаксонными густоветвистыми мультиполярными нейронами. Систему из короткоаксонных клеток образуют парвальбумин-позитивные гладкодендритные нейроны.

Система нейронов позитивная к калретинину всех ядрах дорсального таламуса включает длинноаксонные густоветвистые клетки – калретинин-позитивные древовидные и кустовидные нейроны среднего размера, а в моторных ядрах еще и гигантские кустовидные клетки.

В медиодорсальном, антеровентральном и антеродорсальном помимо длинноаксонных густоветвистых древовидных и кустовидных клеток среднего размера эта система включает длинноаксонные густоветвистые калретинин-позитивные дендритные нейроны.

Система из короткоаксонных клеток позитивных к калретинину включает два вида: калретинин-позитивные «лохматодендритные» нейроны, присутствующие во всех ядрах, а калретинин-позитивные длиннодендритные нейроны - в двух релейных моторных и медиодорсальном ядрах.

В ретикулярном ядре эта система сформирована калретинин-позитивными длинноаксонными редковетвистыми ретикулярными нейронами средними (R1m), мелкими (R1s) и густоветвистыми мультиполярными, а также короткоаксонными «лохматодендритными» нейронами.

Сопоставление наших результатов с данными, показанными в литературных источниках, по представительству NADPH-d, калбиндиновых, парвальбуминовых и калретининовых клеток у приматов и человека в каждом из изученных нами образований показывает приоритетность данных настоящего исследования. В большинстве работ показаны лишь тела клеток с подобными маркерами для не корковых образований человека и не указывалась их принадлежность к определенным системам нейронов. В обоих релейных моторных ядрах таламуса человека наличие калретининовых клеток отрицалось, а в ретикулярном ядре таламуса показаны только тела таких клеток [157, 189, 279, 377].

Результаты настоящего исследования расширяют представление о нейронной организации подкорковых структур, в частности таламических ядер в мозге взрослого человека. Полученные данные могут быть использованы для установления общих закономерностей организации мозга и структурных механизмов переработки информации в функциональных нервных сетях, а также открыть новые перспективы в изучении нормы и патологии.

В практическом аспекте полученные данные могут быть использованы для технического и математического моделирования систем, состоящих из нейроподобных элементов; при решении ряда задач биологических и

медицинских проблем, ввиду известной из литературы вовлеченности NADPH-d позитивных нейронов, калбиндин, парвальбумин и калретинин-позитивные нейроны в патологический процесс при ряде психических и неврологических заболеваний человека; также могут использоваться научными и клиническими учреждениями РАМН, в бионике и кибернетике. Кроме того, результаты настоящего исследования могут быть использованы при чтении лекций и ведении практических занятий в медицинских и биологических учебных заведениях.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Нейроны, входящие в состав ядер дорсального таламуса и ретикулярного ядра вентрального таламуса мозга человека в зависимости от особенностей ветвления дендритов делят на 2 класса: густоветвистые и редковетвистые, которые подразделяют на отдельные виды. Густоветвистые нейроны - содержат древовидные, кустовидные, кисточковые и двухпучковые виды клеток, а редковетвистые нейроны – ретикулярные и короткодендритные. Густоветвистые и редковетвистые нейроны относят к длинноаксонному типу клеток, а гладкодендритные, «лохматодендритные» и длиннотендритные к короткоаксонному типу (интернейронам).

2. Внутренняя организация ядер таламуса построена из сочетания стабильно существующих структурно-функциональных единиц- модулей двух разновидностей: групповых и цепочечных, характеризующихся определенными критериями.

3. Густоветвистые проекционные нейроны, являющиеся основными нейронами в исследованных ядрах дорсального таламуса (кустовидные и древовидные, кисточковые и двухпучковые) не содержат NO- синтазу. NADPH-диафоразно- позитивная реакция выявляется лишь в ретикулярных нейронах - единичных длинноаксонных редковетвистых «краевых» клетках и единичных «рассеянных» нейронах, взаимодействующих с сосудами, а также в короткоаксонных интернейронах - гладкодендритных клетках.

4. В ядрах дорсального таламуса и ретикулярном ядре вентрального таламуса существуют специализированные системы нейронов, содержащие

кальций-связывающие белки (калбиндин, парвальбумин и калретинин), которые представлены длинноаксонными и короткоаксонными клетками. Длинноаксонные нейроны - густоветвистые и редковетвистые и короткоаксонные нейроны содержат одинаковые по морфоструктуре виды нейронов, различающиеся лишь по своей иммунопозитивности.

Обзор литературы

Структурную основу функциональной системы составляют нервные клетки, которые связаны между собой таким образом, что способны объединять различные виды поступающей к ним информации, перерабатывать ее и передавать по определенным путям. Для того чтобы понять, каким образом нервные клетки взаимосвязаны между собой и образующие нервную сеть, позволяют организму взаимодействовать с многообразной, меняющейся окружающей средой, необходимо конкретно знать устройство этих сетей в каждой отдельно взятой структуре мозга и в целом, в большом мозге животных и человека. Именно отростки нервных клеток являются теми структурными компонентами, которые объединяют нервные клетки в системы по переработке информации и передаче ее по нервным путям. Ведущая роль дендритов в рецепторной функции доказана еще в середине прошлого столетия как на световом уровне, так и на электронномикроскопическом [17, 41, 42, 62, 302, 303, 358, 359]. Большое значение придается не только геометрии дендритов нейронов как воспринимающему (рецепторному) аппарату клетки, где совершаются интегративные процессы и преобразование поступающей информации, но и внутреннему устройству отдельных структур мозга, организации и взаимосвязям нейронов в них.

Еще Г.И.Поляковым было сформулировано положение о существовании в мозге позвоночных животных трех типов структурных формаций: корковой, ядерной и ретикулярной, а также о решающей роли в построении этих формаций пространственных взаимоотношений нейронов и афферентных волокон [83, 89]. Различные структуры большого мозга могут быть построены по любому из этих типов или сочетания их.

Недостаток точных сведений об архитектонике межнейронных и внутрицентральных связей таламических ядер не обеспечивает представление о строении того или иного ядра таламуса как единой системы, а без этих знаний

интерпритация функционального значения различных структур мозга будет мало обоснована.

Подразделение всей таламической структуры на таламус и субталамус было предложено еще в начале 20 века Herrick [214, 215] и доказано в онто - филогенетических исследованиях. В 50-е годы Kuhlenbeck [252-254] поддержал такое подразделение ядер таламуса, но заменил старые термины «таламус и субталамус» на дорсальный и вентральный таламус, а в 80-е годы Т.А.Леонтович, исследуя таламус хищных, поддерживает и детализирует такое подразделение таламуса на основании собственных данных по исследованию нейронного состава ядер [71].

Таламус человека и животных достаточно хорошо изучен в отношении внешних связей [122, 125, 146, 176, 273, 300, 380, 385], а внутренняя организация ядер таламуса, особенно человека, до настоящего времени является мало изученной. Особое значение из подкорковых структур придается всем передним ядрам дорсального таламуса. М.М.Курепина в своей монографии пишет, что «являясь коллектором и координационным центром всех видов соматической чувствительности и основным источником информации на кору больших полушарий, дорсальный таламус достигает значительно больших размеров и дифференцировки у млекопитающих» [66].

Ранее многочисленные исследования таламуса приматов и человека проводились с целью подразделения его на отдельные ядра с учетом архитектоники и миелоархеологии [57, 58, 279], но все же общей классификации ядер таламуса до настоящего времени не существует. Наиболее часто используемыми классификациями ядер таламуса являются классификации по Монакову, Куленбеку и Уокеру [см. 57]. Заслуга авторов, описывающих границы ядер таламуса в том, что они все более и более детализируют границы, как самих ядер, так и отдельных частей в самих ядрах. Недостатком же, на наш взгляд, является путаница в одинаковых названиях разных ядер, особенно в подписях к рисункам (например: у Загера [57] – рис.23 а, в, - AV - переднее вентральное ядро и VA-также переднее вентральное ядро, тогда как это

вентральное переднее ядро). Это совершенно разные по функции ядра. При знакомстве с таламическими ядрами это создает некоторое непонимание, где какое ядро, особенно у начинающих исследователей, кроме того, разная буквенная аббревиатура названий ядер у каждого исследователя своя, что также создает определенные неудобства при анализе литературы [146, 291].

К ядрам дорсального таламуса относятся филогенетически разные структуры: переднее дорсальное (AD), переднее медиальное (AM) и переднее вентральное (AV), вентральное переднее (VA), вентральное латеральное (VL) и медиодорсальное (MD) ядра.

Ряд прекрасно иллюстрированных атласов приматов и человека [316] и более поздних лет [46, 146, 271, 279] также посвящены описанию внешних границ этих ядер.

К более древним образованиям дорсального таламуса относится переднее дорсальное ядро (антеродорсальное -AD), его границы описывались еще в 1925г [39]. Переднее дорсальное ядро относится к редуцирующимся ядрам [53, 160-162; 221]. Его объем уменьшается в восходящем ряду млекопитающих [203], особенно это заметно у приматов и человека. J. Olszewski [291] пишет, что переднее дорсальное (AD) ядро у приматов содержит темно окрашенные (по Нисслию) и плотно расположенные клетки среднего размера. В монографии О. Загера переднему дорсальному (AD) ядру уделено три строчки – «на дорсомедиальной поверхности передневентрального ядра находится переднедорсальное ядро, образованное из компактных полигональных клеток средней величины» [57]. Buren, Borke [146] в своем атласе человека не описывает клеточный состав переднего дорсального (AD) ядра.

По мнению Olszewski J, переднее медиальное (антеромедиальное - AM) ядро у приматов по клеточному составу лишь слегка отличается от переднего дорсального (AD) ядра [291]. Автор пишет, что клетки переднего медиального (AM) ядра аналогичного размера и формы, что и клетки переднего вентрального ядра (AV), а последнее содержит мультиполярные и округлые клетки среднего размера, которые бледно окрашены и собраны в кластеры [291]. Таким образом,

Ольшевский практически не нашел различий в клеточном составе в трех передних ядрах таламуса приматов.

О.Загер же в своей монографии описывает различие клеток этих ядер. Он пишет, что в переднем вентральном ядре (AV) клетки округлые и овальные по форме и средней величины, густо расположенные, чем и отличаются от переднего медиального ядра (AM), где клетки расположены более редко. Клетки AM ядра средней величины и полигональной формы [57].

Описывая клетки трех передних ядер таламуса щенят собаки, Т.А.Леонтович пишет, что в этих ядрах клетки наименее крупные и гуще расположены по сравнению с другими ядрами дорсального таламуса, их протоплазма не так объемиста, а нисслевское вещество развито слабее, из-за чего они красятся бледнее и имеют более изящные и округлые очертания [71]. Но переднее дорсальное ядро (AD) несколько отличается от двух других передних ядер. Автор пишет, что это ядро выделяется своими темноокрашенными клетками с объемистой протоплазмой, забитой глыбками нисселевского вещества, длинник клеток вытянут параллельно поверхности мозга, сами клетки крупные и гиперхромные [71].

Еще Кахаль, у животных (мышей), описал в отдельных таламических ядрах переключательный длинноаксонный тип нейронов на препаратах импрегнированных серебром [148]. Нейроны AD ядра описывались как «мультиполярные с сильными длинными волосатыми, извитыми дендритами». Автор отмечает, что в переднем вентральном (AV) ядре нейроны более мелкие, чем в переднем медиальном (AM), они с овальными телами, у которых есть несколько тонких, расходящихся, сильно волосковых дендритов.

При изучении нейронного состава таламических ядер на препаратах, импрегнированных серебром, в работах морфологов русской школы, созданной Г.И.Поляковым, внимание уделялось особенностям структуры дендритов и шипиков нейронов; выявлялись принципиальные различия нейронной организации дорсального и вентрального таламуса; описывались характерные для

них типы клеток; показывались существенные отличия дендритов короткоаксонных и длинноаксонных клеток.

Подробно нейроны ядер таламуса собаки (щенят) изучались Т.А.Леонтович [68, 69, 71, 265]. Т.А. Леонтович [70] методом Гольджи у собак в тех же ядрах, что исследовались нами у человека, описала длинноаксонные редковетвистые рассеянные ретикулярные клетки, а из густоветвистых - кустовидные и древовидные, из короткоаксонных - гладкодендритные нейроны. А в переднем дорсальном (AD) ядре еще и длинноаксонные густоветвистые кисточковые. Автор пишет, что хорошо развитых кустовидных клеток в AD ядре мало. Древовидные клетки имеют меньшее число дендритов и они более короткие, чем в других ядрах таламуса, но ветвятся они сильнее и имеют большую тенденцию к закручиванию. Отличительной же чертой AD ядра является большое количество мелких кисточковых нейронов. В переднем вентральном (AV) и переднем медиальном (AM) ядрах автор наблюдал большое количество карликовых (короткодендритных) переключательных нейронов, которые в других ядрах редки.

У человека в переднем вентральном (AV) ядре методом Golgi-Kopsh описаны три морфологических типа нейронов: 1-«нейроны с радиальным дендритным рисунком и двухпучковые, размером от среднего до крупного, с богатой дендритной орборизацией»; 2 тип - «нейроны среднего размера с умеренными и бедными ветвлениями»; 3 тип - «небольшие нейроны, с одним или двумя дендритами и слабым ветвлением их» [206].

Как показал анализ данных литературы по этим трем передним ядрам, кроме описания границ их и пространственных описаний наблюдаемых нейронов животных и человека [226], о внутреннем строении эти ядер известно очень мало. Не много написано и по связям этих ядер [92, 125]. Переднее дорсальное, переднее медиальное и переднее вентральное ядра относят к релейным структурам для висцеральной чувствительности [133, 159]. Афференты к ним поступают диффузно из экстралемнисковой системы и через маммилоталамический тракт из гипоталамуса и лимбических образований мозга.

О.С. Адрианов относил переднее вентральное и переднее дорсальное ядра к специфическим ядрам, у которых имеется определенная проекция этих ядер на кору. Автор пишет, что переднее вентральное, переднее медиальное и переднее дорсальное ядра во взаимодействии с лобной корой обеспечивают вегетозмоциональные реакции человека, участвуют в программировании поведения человека в новой для организма среде, а также поведение жизнеобеспечения (питание, репродукция, материнское поведение). Аксоны нейронов этих ядер заканчиваются на уровне глубокого подслоя III коры (или слоя IV, при наличии его) и затем возбуждение с периферии распространяется либо по восходящему аксону пирамид этих слоев, либо возвратными коллатеральными аксонами пирамид этого же уровня [2, 3]. У крыс были показаны прямые проекции из энторинальной коры к переднему вентральному (AV) ядру ретроградным методом (с холерным токсином бетта) и антероградным методом с лейкоагглютинином *Phaseolus vulgaris*. Проекция волокон из слоев V и VI медиальных полей энторинальной коры найдены в ростральной и дорсальной частях переднего вентрального ядра [340]. К переднему вентральному и переднему дорсальному ядрам таламуса крысы приходят афференты из ретикулярного ядра таламуса [290]. У мышей были показаны проекции афферентных волокон к переднему дорсальному ядру из латеральных мамиллярных тел, входящих через внутреннюю капсулу [304].

Интересные онтогенетические исследования были проведены на крысах методом диффузии флуоресцентного липофильного карбоцианинового красителя (DiI). Было показано, что на поздних стадиях внутриутробного развития во всех трех передних ядрах таламуса меченые волокна образуют характерные кистевидные терминальные ветвления с четкообразными утолщениями, которые тесно оплетают нейроны таламуса [4].

Эфференты из этих ядер направляются, главным образом, к поясной извилине [18].

Более поздние исследования показали у крыс распределение терминальных проекций из переднего дорсального ядра в лимбическую кору к I, II, III, V слоям,

а из переднего вентрального ядра в I и V слои коры [197]. Антеромедиальное (АМ) ядро проецируется на лимбическую и зрительную кору, а также к латеральному и базолатеральному ядрам миндалины. Нейроны, посылающие свои аксоны к полю 18 в, локализованы в вентральной и латеральной частях АМ ядра, тогда как нейроны, направляющие аксоны к амигдале, расположены более медиально в ядре. Аксоны нейронов АМ ядра оканчиваются в I, IV и V слоях поля 18в [198, 227].

Авторы предполагают, что три передних ядра играют существенную роль в пространственном обучении и памяти [199].

Вентральное переднее (VA) и вентральное латеральное (VL) ядра таламуса относятся к релейным «моторным» ядрам и представляют одно из звеньев так называемого «моторного кольца» переднего мозга [114]. Этим и определяется особый интерес исследователей к (VA) и (VL) ядрам.

В атласе Buren, Borke [146] можно найти не только описание внешних границ, но и очень краткий обзор описания клеток некоторых ядер таламуса по препаратам, окрашенным по Ниссию, разных авторов. В VA ядре таламуса человека методом Ниссля было показано 2 типа клеток: 1– «клетки от среднего размера до большого, с особой темной субстанцией Ниссля» и второй - «мелкие, более бледные клетки с округлой сомой». В VL ядре – «клетки среднего размера и умеренно окрашенные» [146]. Приводимые же фотоиллюстрации с препаратов импрегнированных серебром по Гольджи в этом атласе авторы описывают пространно. В VA и VL ядре описаны 2 главных типа клеток – «большие с несколькими основными дендритами, простирающимися на 150 – 300 мкм и относительно редкими ветвлениями» и другие - «с многочисленными дендритами, имеющими вторичные, третичные ветвления и простирающиеся на 100 – 150 мкм от сомы» [146].

В литературе имеются работы по классификации клеток мозга млекопитающих на основе строения их сомы, ее формы, размера ядер, а также по степени покрытия сомы синапсами [135]. Отдельные классификации разрабатывались на основе исследований различных образований мозга при их

окраске по методу Ниссля и электронной микроскопии. Однако не тело нейронов, а их дендриты являются теми структурами, которые различаются не только между собой у разных нейронов, но и отличают нейроны от других клеток организма и составляют наибольшую часть клетки. Большая часть аксонов, подходящих к нейрону, оканчивается на дендритах или его специфических выростах - шипиках, а в таламусе, по мнению ряда авторов, только на дендритах [302, 312, 357]. Геометрия рецепторного аппарата у различных нейронов не одинакова. Отсюда возникает необходимость классифицировать нейроны по геометрии их дендритов. В современной морфологии весьма важным являются исследования закономерностей цитоархитектоники различных образований мозга, как коры, так и подкорковых образований. Этому посвящены и классические работы [98, 99] и современные исследования [14, 43], однако роль дендритов в нейроархитектонической организации различных структур мозга развивается не так активно.

Важная роль дендритов нейронов в различных структурах мозга подтверждена исследованиями нашей лаборатории [26, 27, 31, 32, 54, 70-72, 84-88, 107, 108].

Попытки классифицировать нейроны по строению дендритов предпринимались и ранее. Еще Кахалем [148] нейроны таламуса были подразделены на кустовидные и лучистые. Рамон-Молинер [313, 315] выделял два самых древних типа клеток: лептодендритические, с длинными, слабо ветвящимися дендритами и лофодендритические, на концах которых имеются «субпиальные султаны». Автор предположил, что от первых произошли изодендритические (ретикулярные и другие редковетвистые нейроны), аллодендритические (специализированные) и идиодендритические (высокоспециализированные) клетки, а лофодендритические дали начало пирамидным клеткам [314]. Эта классификация в настоящее время не получила должного распространения. Наиболее удачная (по нашему мнению) классификация нейронов была разработана в лаборатории нейронной структуры мозга НИИ мозга РАМН Г.И.Поляковым [90] для корковых нейронов человека и

Г.П. Жуковой и Т.А.Леонтович для подкорковых структур млекопитающих. Авторы использовали густоту ветвления дендритов нейронов при классификации нервных клеток [55, 56, 71].

Батуев с соавторами [22] у обезьян в VL ядре также как и в VA выделяет три типа клеток. Таламокортикальные проекционные нейроны (25-30 мкм), на крупных дендритах этих нейронов оканчиваются мозжечковые и корковые афференты, а на телах и начальных участках дендритов образуют контакты аксоны паллидарных нейронов. Их 3 типа, разнящихся по дендритному рисунку: 1 тип клеток – «нейроны, имеющие несколько дендритов, отходящих от сомы и ветвящихся на 150 – 250 мкм» и 2 тип – «нейроны с кустовидными дендритами, ветвящимися вокруг сомы на 100 – 150 мкм». Третий тип - «короткоаксонные вставочные клетки» (без описания). Авторы пишут, что таламокортикальные проекционные нейроны своими коллатералими аксонов образуют синаптические контакты с этими клетками [22].

У человека исследовались нейроны этих же ядер методом Гольджи с дополнительной окраской на пигмент [137, 138]. Авторы показали «нейроны, от средних до крупных размеров, с мощным дендритным деревом и крупными гранулами липофусцина на одном из полюсов сомы»; «нейроны малого и среднего размеров, со слабо развитым дендритным деревом и многочисленными рассеянными гранулами липофусцина, нейроны средних и крупных размеров с несколькими слабо ветвящимися дендритами значительной длины, но лишенных липофусцина».

Исследование вентрального переднего и вентрального латерального ядер таламуса у приматов (обезьян) методом антероградного и ретроградного мечения конъюгатом аглютиниана зародыша пшеницы и пероксидазой хрена показало наличие двух типов клеток: таламокортикальных проекционных нейронов разного размера и мелких, рассматриваемых авторами как нейроны, формирующие локальные цепи в структурах мозга [228, 229, 230, 257].

Вентральное латеральное ядро (VL) таламуса рассматривается как звено мозжечково-таламо-кортикальной системы, обеспечивающей сенсомоторную область коры соматической импульсацией [106].

В работе на кошках [354, 355] при исследовании кортикальных проекций вентролатерального ядра (VL), автор рассматривает две части - дорсальную и вентральную. В дорсальной части ядра клеточная структура гомогенна по размеру и распределению. В вентральной части - крупные клетки окружены клетками меньшего размера и в этой части ядра проходят пучки миелинизированных волокон. У кошек передняя часть вентрального латерального ядра не имеет четких границ [175, 339] поэтому авторы рассматривают VA и VL ядра как единый комплекс. Но Grofova и Rinvik [200, 201, 202] на основании различной плотности клеток в этих двух частях комплекса все-таки показывают границу между ядрами. Авторы пишут, что в VA плотность клеток выше и распределение более равномерное, чем в VL, а по электрофизиологическим показателям, часть VA (дорсолатеральная) может быть отнесена к VL, так как характеристики нейронов этой части VA ядра сходны с таковыми нейронов VL [356]. Таким образом, у кошек эти два ядра практически не разделены.

Scheibel [328], изучая VA и VL комплекс ядер таламуса методом Гольджи на крысах и котятках, показал 5 видов клеток: «мультиполярные от среднего до большого размера», «короткоаксонные клетки с большим и малым полем аксонного ветвления, маргинальные и большие мультиполярные».

A Tombol [372] на мозге котятках, методом Гольджи, показала два вида проекционных мультиполярных нейронов и один вид нейронов «со средними размерами сомы и фузиформным ветвлением дендритов». В другой ее работе на кошках [375], показаны два типа мелких нейронов, дендриты которых имеют большое количество шипиков. Автор определил их как клетки второго типа Гольджи (интернейроны). Идентификация этих двух типов основывается на длине и характере ветвления аксонов.

Последующие исследования в этих же ядрах (VA и VL) у кошки также показали, 2 вида интернейронов. Один вид - мелкие нейроны с «бедными

дендритными разветвлениями и с варикозностями на дендритах», другой вид – «мелкие нейроны с большими дендритными разветвлениями, на ветвях которых имеются варикозности и шиповидные выросты» [255, 257, 374, 375].

Мелик-Мусян также у кошки в VL ядре таламуса обнаружила нейроны двух типов: «крупные релейные таламокорковые и мелкие короткоаксонные клетки» [78], соматосенсорные свойства нейронов VL ядра таламуса хорошо описаны в работе Nyquist [289].

Kiss и Tombol [245] в VL ядре выделяют три типа нейронов: первый тип – «имеет размеры сомы от 24 до 30 мкм». У этих клеток аксоны покидают ядро в ростральном направлении, но по ходу аксона отходит коллатераль, которая предположительно, по мнению авторов, оканчивается в пределах ядра. Rinvik [319] считает, что такие нейроны являются таламокортикальными.

Второй тип нейронов VL ядра – это клетки II типа Гольджи. Их две разновидности, хорошо описанные в работе Tombol [374]. Это два типа мелких нейронов, относящихся к интернейронам и различающихся по длине и характеру ветвления аксонов. Третий тип клеток – это веретеновидные с толстыми дендритами, отходящие от полюсов сомы. Scheibel M., Scheibel A. [330] предполагают, что такие нейроны являются вставочными интеграторными нейронами. Помимо трех таких же выше перечисленных типов нейронов, Scheibel M., Scheibel A. [326] описывают нейроны очень мелкие от 3 до 6 мкм, у которых, по мнению авторов, нет аксонов. Такие нейроны относятся ими также к нейронам II типа Гольджи. Предполагается, что эти мелкие клетки образуют субстрат, в котором эти нейроны могут контактировать между собой дендро-дендритными контактами [332]. Вообще же у M. и A. Scheibel [327-330] описание типов нейронов в отдельных ядрах таламуса не являлось целью их работы, поскольку авторов больше интересовали афферентные системы ядер. В их работах нейроны зарисованы схематично, без указания увеличения и описания характера ветвлений дендритов, что не дает возможности составить представление о нейронах.

В.П. Бабминдра в своих работах и с соавторами [18, 19] методом Гольджи описывает 2 типа нейронов. 1 тип характеризуется наличием 3-4 толстых

дендритных стволов, отходящих от клеточного тела. Дендриты последовательно, на коротком расстоянии повторно делятся, образуя быстро уменьшающиеся по диаметру отростка тонкие дендриты с варикозностями. Второй тип клеток - нейроны с более короткими дендритами, радиально распространяющимися вокруг тела нейронов. У этих нейронов автор отмечает шероховатый контур поверхности дендритов и наличие большого числа мелких боковых выростов. Кроме того, автор пишет об очень мелких клетках (3-6 мкм) с короткими маловетвящимися дендритами, найденных в небольшом числе в VL ядре и других ядрах таламуса, назначение которых (для авторов) непонятно [18].

У крыс, как показано в работе [325], все нейроны идентифицированы как проекционные, а клеток с морфологическими признаками интернейронов не выявлено.

Методом Гольджи исследовались нейроны и у мышей в отдельных таламических ядрах. Медиодорсальное ядро мышей состоит из мультиполярных нейронов среднего размера с редко разветвленными дендритами, расходящимися во всех направлениях [148]. Остальные, интересующие нас, ядра не описывались.

Из описанных выше работ, в которых хотя бы немного касаются описания дендритного ветвления нейронов, видно, что описываются 3 типа клеток: интеграторные, релейные и интернейроны. В основе этих названий заложен физиологический смысл. Но какие же клетки формируют эти типы? Ответить на этот вопрос по данным литературы не представляется возможным, поскольку в них не описаны критерии, определяющие те или другие нейроны.

Особым образом необходимо выделить работу, проведенную на ядрах таламуса щенков собак, где подробно изучались нейроны методом Гольджи.

Была дана полная морфологическая характеристика всех выявленных нейронов по дендритным ветвлениям [71]. Особое внимание в этой работе уделялось особенностям структуры дендритов и шипиков. Были выявлены принципиальные различия дендритных ветвлений у различных типов клеток и показаны существенные отличия дендритов длинноаксонных и короткоаксонных клеток. На основе этого была разработана классификация нейронов

млекопитающих, которая на настоящее время является единственной полной классификацией нейронов субприматов. Автор убедительно показывает, что для классификации нейронов необходимо обращать внимание на особенности характера ветвления дендритов и, особенно, на его 3 зоны: 1- проксимальный отрезок дендрита, 2- дистальную зону дендрита и 3- фокус максимального ветвления дендрита, что и было взято нами за основу в наших исследованиях на человеке.

С 1980 по 1990 годы появляются работы зарубежных [229, 248, 302, 358-360, 372-376] и отечественных авторов [18, 41, 42] по исследованию ядер таламуса (наружного коленчатого тела, подушки, латерального геникулярного ядра, вентрального переднего и вентрального латерального) методом электронной микроскопии. В этих ядрах таламуса были обнаружены специфические синаптические комплексы - гломерулы. Исследуя вентральное латеральное ядро, Tombol [372] отмечает редкость гломерул в этом ядре.

Бабминдра с соавт. [18], исследуя методом электронной микроскопии мозг кошки, показал, что в вентральном латеральном (VL) ядре существует пять разновидностей терминалей. Четыре разновидности терминалей, выделенные авторами, разнятся по размеру и содержащимся в них синаптическим пузырькам, о пятой разновидности автор пишет, что по своему электронномикроскопическому строению они похожи на пресинаптические дендриты. Эти пресинаптические дендриты в VL ядре с участием клеток II типа Гольджи (интернейронов) образуют сложные комплексы «сериального типа», в котором мелкая аксонная терминаль образует аксо-дендритный синапс с пресинаптическим дендритом, а последний образует дендро-дендритный симметричный синапс с релейным дендритом. По нашему мнению, утверждать с каким дендритом образован контакт, необходимо с большой осторожностью, можно лишь предполагать, т.к. различать принадлежность отростков к релейной или иной клетке при электронномикроскопическом исследовании до настоящего времени не научились, если не применялись сложные совместные методы Гольджи и электронной микроскопии с перезаливкой материала. Большое

количество дендродендритных симметричных синапсов было отмечено VL ядре в работе на кошке [106].

О важности моторных ядер можно судить по приходящим к ним афферентам и эфферентным их связям [92, 272, 350, 381, 386-388, 391]. У обезьяны волокна соматической афферентации в VL поступают частично из медиальных лемнисков [134], по спиноретикулоталамическому пути и по спиноталамическому [111]. Как показали в своей работе Rinvik, Grofova, окончания терминалей мозжечковых волокон у кошки располагаются на дендритах релейных клеток и интернейронов [317, 318].

В VL имеются прямые волокна от бледного шара. Эти волокна считаются тормозными и активирующими интернейроны этого ядра [195]. Показаны прямые дофаминергические пути из черной субстанции [151, 318].

М. и А. Scheibel [332] показали, что на одном и том же нейроне вентрального латерального ядра оканчивается большое количество коллатералей ретикулярного нейрона таламического ретикулярного ядра. Терминали нейронов моторных полей 4 и 6 оканчиваются на дендритах релейных и вставочных клеток [200-202]. Прямые пути из париетальной коры (поля RG и PE) обезьяны в вентральное латеральное ядро таламуса показаны в работе Stanton et. al [351]. У собаки исследовались связи вентрального переднего и вентрального латерального ядер таламуса с полем 4 коры головного мозга с помощью метода автордиографии. Было показано, что введение радиоактивной аминокислоты в латеральную часть поля 4, давало окрашивание в латеральной части вентрального переднего ядра и центральной части вентрального латерального [367]. Ретроградное окрашивание флуоресцентными красителями (fast blue) афферентных волокон приходящих из полей 4 и 6 мозга собаки показали наличие окрашенных волокон во многих таламических ядрах, в том числе и в вентральном переднем и вентральном латеральном [324].

Эфферентные связи VL в основном идут в моторную кору [99, 262, 345, 347]. Аксоны нейронов оканчиваются в III слое, но есть коллатерали аксонов, достигающие и I слоя и ветвящиеся в VI слое моторной коры. В коре афференты

из VL оканчиваются на шипиках апикальных дендритов пирамид Беца [173]. Из ростро-медиальной части VA эфференты достигают поле α (альфа), а в поле β (бета) приходят волокна из каудальной и латеральной части вентрального переднего ядра [352].

Показано также, что VA и VL проецируются на дорсальные и вентральные поля премоторной коры обезьян [98, 99]. Краситель (пероксидаза хрена) вводился в премоторную кору. Окрашенные нейроны в VL концентрировались в передней и медиальной частях этого ядра и очень небольшая часть в дорсальной. В VA ядре окрашенные нейроны были найдены в парвицеллюлярной части [353].

Медиодорсальное ядро относят к ассоциативным ядрам таламуса. Это ядро не имеет прямых связей с периферией. Информация к этому ядру приходит из других ядер зрительного бугра [2].

Медиодорсальное ядро таламуса функционально связано с лимбической системой, с регуляцией эмоционального поведения. Это ядро, являясь афферентной структурой для стриатума, участвует в работе моторного круга и входит в состав структур цепи, описанной Наута [288] и включающую: миндалину, медиодорсальное ядро, орбито-фронтально-темпоральную кору и вновь замыкающуюся на миндалину.

Афференты специфических ядер в основном проецируются на кору на уровне подслоя III³ и IV слоя. Неспецифические афференты в коре распределяются диффузно по поперечнику коры [3].

В источниках литературы, начиная с работ Sheps [335], Mayer, McLargy [274, 286], дискутируется вопрос о делении медиодорсального ядра на крупноклеточную часть и мелкоклеточную. Ряд авторов [118, 128, 208, 274, 277] совсем не рассматривают этот вопрос. Другие же показали, что у животных, включая и высших приматов, медиодорсальное ядро таламуса содержит крупноклеточную и мелкоклеточную части [22]. Так у обезьян (макака резус) медиодорсальное ядро состоит из 3 цитоархитектонических отделов: крупноклеточного (медиального MDmc), мелкоклеточного (латерального MDpc) и мультиформного (параламинарного MDmf), в котором выделяют еще и

каудальную (MDdc) часть [110, 264]. У приматов в медиодорсальном ядре (сагиттальные срезы) различают 4 части (области, поля): часть densicellularis (MDdc), magnocellularis (MDmc), multiforms (MDmf) и parvicellularis (MDpc).

О.Загер [58] делит медиодорсальное ядро таламуса человека на три части: на крупноклеточную вентромедиальную (магноцеллюлярную) часть, дорсолатеральную и заднелатеральную, состоящих из мелких клеток полигональной формы.

Исследуя мозг человека на фронтальных срезах [271], авторы выделяют в медиодорсальном ядре 5 частей: MDD- дорсальную часть, MDFa – фасцикулезную часть, расположенную в центре медиодорсального ядра, MDFi – фиброзную часть, самую медиальную, MDMC – магноцеллюлярную (крупноклеточную часть) и MDV – вентральную часть.

Считают, что развитие медиодорсального ядра у животных и человека находится в прямой зависимости от развития лобного отдела больших полушарий головного мозга [58]. Поскольку медиодорсальное ядро таламуса человека является основной афферентной структурой лобной коры, разрушение его у человека может сопровождаться явлениями так называемой таламической деменции [1].

Медиодорсальное ядро получает различную афферентацию из разных образований мозга [390]. В литературе имеется небольшое количество морфологических работ по исследованию двусторонних связей медиодорсального ядра приматов и человека с подкорковыми структурами и корой [119, 146, 228].

К мелкоклеточной части (MDpc) у животных приходят афференты из медиальной, дорсальной и вентральной частей моторного поля 6 коры и из полей 8 и 9 лобной коры [110], из темпоральной области [264]. К мультиформному отделу (MDmf) приходит кортико-таламический путь из поля 4 и из медиальной части поля 6, из полей 8 и 9 лобной коры [110, 367]; из мозжечка и спиноталамического тракта [273], из верхних бугорков четверохолмия [264].

У животных к крупноклеточной части (MDmc) поступают афференты из вентральной части премоторной коры, из полей 10,11 лобной коры [110], из

цингулярной области (поле 24 коры) [308], из миндалины, из перегородки ядер шва, гипоталамуса, покрышки [264, 287, 288].

В каудальную часть мелкоклеточного отдела (MDdc) поступают волокна из поля 4, медиальной части поля 6, полей 8, 9, 10, 11 лобной коры [110, 324]. У обезьян, методом введения флуоресцентных красителей и пероксидазой хрена показано, что в медиодорсальном ядре окрашенные нейроны были сконцентрированы в латеральной и задней частях ядра [323, 353].

В часть MDmf приходят афференты из черной субстанции, очень незначительная часть волокон из этой же структуры входит в часть MDmc и с медиальной стороны в MDpc [228]. На крысах, методом антероградного окрашивания волокон PhA-L, было показано, что окрашенные волокна из ретикулярной части черной субстанции найдены в каудальной и латеральной части Md ядра [295].

Эфферентные связи медиодорсального ядра однообразны. Из мелкоклеточной части аксоны идут в поля 10,11 лобной коры, а из магноцеллюлярной области (MDmc) – к 12 полю, из мультиформной части (MDmf) к полю 8 [110]. В поле 6 (альфа) приходят волокна из каудальной части медиодорсального ядра, а поле 6 (бета) получает очень небольшое количество волокон из Md. Аксоны нейронов медиодорсального ядра оканчиваются только в слое III коры [329, 352].

У животных крупноклеточная медиальная часть Md проецируется на орбитальную кору, что показано рядом авторов [250]. У человека, медиальную часть медиодорсального ядра Angevin, Loske, Yakovlev [118, 119] отнесли к части, которая связана с «лимбическими ядрами» таламуса. Но эта же крупноклеточная часть медиодорсального ядра проецируется и на другие отделы мозга. Например: на хвостатое ядро [307, 344, 249], гиппокамп [58], древнюю кору [95, 96].

Большая работа по исследованию связей таламических ядер со стриатумом собаки была проведена исследователями Горбачевской и Чивилевой [50], методом ретроградного аксонного транспорта пероксидазы хрена (ПХ), вводившейся в разные сегменты хвостатого ядра, скорлупы и прилежащего ядра.

Авторы показали, что при введении ПХ в дорсолатеральный сегмент хвостатого ядра, окрашенные нейроны найдены в вентральном переднем, вентральном латеральном, антеродорсальном и антеромедиальном ядрах таламуса. Введение красителя в дорсомедиальный сегмент хвостатого ядра, окрашенные клетки были обнаружены в VA ядре, а вентромедиальный сегмент хвостатого ядра связан с VA, VL, Md, AV, AD, AM ядрами таламуса.

Инъекции красителя в скорлупу показали окрашенные клетки в двух моторных ядрах (VA, VL), ассоциативном (MD) и двух передних ядрах (AV, AM) таламуса. Введение маркера в прилежащее ядро, его латеральную часть, показало связи с медиодорсальным ядром таламуса [50].

Как показал анализ литературы, самое детальное подразделение медиодорсального ядра на части представлено в атласе мозга человека - 5 частей, но, скорее всего, это не окончательное подразделение, поскольку оно связано, на наш взгляд, с исследованиями источников афферентации этого ядра [271].

Исследование клеток на препаратах, окрашенных по Нисслю, у животных (мыши, кошки, собаки, обезьяны) показало, что магноцеллюлярная часть MD ядра состоит из крупных клеток в отличие от парвоцеллюлярной части, которая состоит из мелких клеток полигональной формы [57].

На препаратах, импрегнированных серебром, в медиодорсальном ядре мышей, Кахаль [148] видел лишь один вид длинноаксонных клеток – «мультиполярные нейроны среднего размера с редко разветвленными дендритами, расходящимися во всех направлениях».

По данным Хохряковой в медиодорсальном ядре кошек присутствует 3 типа нейронов: 1) - мультиполярные крупные клетки, с 6-10 радиально отходящими дендритами, аксоны которых направляется в префронтальную кору; 2) - мелкие клетки, имеющие гладкие, округлые или овальные тела, с отходящими от тел дендритами без шипиков; их аксоны дают многочисленные коллатерали вблизи их же тела и 3) – веретеновидные клетки средних размеров (15-30 мкм), их аксоны дают несколько коллатералей вблизи тела нейрона, но концевых разветвлений аксонов этих клеток не наблюдалось [103].

Название «мультиполярные клетки» отражает многочисленность дендритов у клетки; мелкие, овальные, округлые и веретеновидные – это описание сомы нейрона, поэтому представить, о какой все же клетке идет речь, невозможно.

Леонтович [69] и Томбол [373] у хищных описали несколько типов нейронов. В этом ядре описаны длинноаксонные рассеянные ретикулярные клетки, древовидные, кустовидные и два подтипа короткоаксонных клеток.

Данных по идентификации всего клеточного состава медиодорсального ядра человека зрелого возраста в доступной нам литературе не обнаружено.

Ретикулярное ядро относится к вентральному таламусу. Значение этого ядра огромно, так как считается, что основной его функцией является обслуживание тормозным влиянием всех ядер дорсального таламуса.

Интерес к ретикулярному ядру таламуса не только человека, но и животных определяется его особой топографией и функцией. С начала 50 годов прошлого столетия существовало представление о диффузных проекциях ретикулярного ядра на всю кору головного мозга [156, 320-322] поскольку предполагалось, что это ядро является последней инстанцией на пути переключения на кору диффузных влияний ретикулярной формации. Но более поздние работы позволяют говорить о многообразии функций ретикулярного ядра [306].

В электрофизиологических исследованиях 70 годов прошлого столетия было показано тормозное влияние ретикулярного ядра на нейроны ядер дорсального таламуса [187, 336]. В тоже время, М. и А. Scheibel [327] ретикулярное ядро рассматривает как формацию, которая модулирует активность клеток таламуса и определяет ритмическую периодичность электрических процессов и синхронизацию корковой активности.

Т.А.Леонтович, исходя из своих представлений о вероятностном характере окончаний аксонов ретикулярных клеток в ядрах дорсального таламуса, поддерживает модулирующую роль нейронов этого ядра [71]. О поступлении сенсорной информации в кору через таламус и о регулирующей информативной роли ретикулярного ядра между таламусом и корой головного мозга, показано в работах [260, 276].

Существует гипотеза о ключевой роли ретикулярного ядра таламуса в генезе таламических веретен [174]. В настоящее время появилась работа, в которой авторы показали, что ретикулярное ядро является структурой, обеспечивающей фиксацию внимания животных (крыс) при сочетании стимулов (свет и звук) на фоне классического раздельного применения стимулов [275].

У крыс в определенных участках ретикулярного ядра таламуса обнаружены соматотопические проекции различных частей тела. Было показано, что в вентральной и дорсо-каудальной части ретикулярного ядра расположены проекции головы. В дорсальной части ретикулярного ядра небольшую область занимают проекции туловища и в этой же части находятся проекции задних и передних конечностей [341, 342, 343].

О клетках ретикулярного ядра животных очень кратко писалось в работах Ниссля, Rose, Woolsey [321, 322], что клетки, окрашенные методом Ниссля, угловаты, с хорошо окрашенной, равномерно распределенной субстанцией Ниссля.

В своем атласе таламуса человека Buren, Borke, [146] пишут о строение ретикулярного ядра, что оно образует оболочку вокруг таламуса и представляет собой клеточные островки среди волокон, формирующих таламические связи. Сами клетки, окрашенные по Ниссля, угловаты, с хорошо окрашенной, равномерно распределенной субстанцией Ниссля. Авторы не описывают клеточный состав ретикулярного ядра по Гольджи, а показывают лишь две фотоиллюстрации нейронов с препаратов этого ядра, на которых показаны мультиполярные нейроны, тогда как основными нейронами этого ядра являются все же ретикулярные.

Это ядро у животных методом Гольджи также исследовалось [69, 70, 148, 327]. Кахаль пишет, что «нейроны таламического ретикулярного ядра большие клетки фузиформной и треугольной формы. Цитоплазма их богата тельцами Ниссля, а их дендриты ориентированы перпендикулярно пучкам». На препаратах мозга кроликов и мышей, импрегнированных серебром, дендриты фузиформных

нейронов длинные, толстые, поперечно ориентированные. Аксоны их, перед тем как покинуть ядро, дают 2-3 коллатерали внутри ядра [148].

М. и Е. Scheibel, изучая ретикулярное ядро на молодых животных (мыши, крысы, котята, кролики, макаки), показывают ориентацию дендритов и аксональную систему клеток и лишь частично описывают особенности структуры дендритного дерева нейронов. Авторы нашли в ретикулярном ядре мультиполярные нейроны разного размера от «среднего до очень большого», и отмечают их сходство с подобными клетками ретикулярной формации ствола мозга. Также отмечается, что в дорсо-ростральной части ретикулярного ядра (сагиттальные срезы) расположены «самые большие нейроны от 30 до 40 мкм в размере», а в передненижней его части - «самые маленькие клетки от 20 до 25 мкм в диаметре». На приведенных в работе рисунках-схемах определить, какие виды нейронов показаны, не представляется возможным [327].

На собаках (щенятах) показано, что нейроны ретикулярного ядра являются клетками крупными и относятся к длинноаксонным ретикулярным менее и более разветвленным клеткам типам R1 и R2 (соответственно), дендриты которых на самом конце имеют 2-3 терминальных ветвления. На дендритах ретикулярных клеток имеются многочисленные шипики в виде палочек с удлинением расширением на конце [69, 71], но есть и «волосковые», очень длинные тонкие извитые веточки, иногда с головками на концах, показанные на мышах, крысах, кошках [327, 328]. Исследуя ретикулярное таламическое ядро кошки [174], авторы пришли к заключению, что дендриты нейронов ретикулярного ядра образуют локальную сеть.

Клеточный состав ретикулярного ядра, прилежащего к передним ядрам таламуса, исследовался нами у человека. Было показано, что нейронный состав у человека более разнообразен, чем был описан ранее у животных и человека. Помимо классических крупных нешипиковых нейронов типа R1 и R2 у человека обнаружены крупные ретикулярные нейроны с шипикоподобными выростами на соме и проксимальных дендритах. Найдены средние и мелкие ретикулярные

нейроны и шипиковые мультиполярные нейроны. Показан принцип формирования ретикулярной сети в исследуемом ядре таламуса человека [31].

Ретикулярное ядро пересекается большим числом входящих и выходящих волокон в таламические ядра, что очень затрудняет исследование непосредственно его связей методом дегенераций, но метод Гольджи и методы современные, такие как антероградное и ретроградное окрашивание с применением пероксидазы хрена или флуоресцентных красителей все же позволяют исследовать и этот вопрос.

Многочисленные волокна из новой коры в ретикулярное ядро у кошки показаны в работах Auer [123] и Carman et.al. на кролике [150].

Поля 46, 13, 9 дают диффузные проекции в ретикулярное ядро и расположены они каудальнее от проекций из темпоральной области и визуальной [397].

Из ретикулярного ядра крыс показаны проекции аксонных терминалей к переднему вентральному (AV) и переднему дорсальному (AD) ядрам таламуса методом антероградной окраски волокон (WGA-HRP). Окрашенные волокна наблюдались в вентральной и каудальной части AV ядра после введения красителя в медиальную часть рострального ретикулярного ядра.

Инъекции красителя в дорсальную часть рострального ретикулярного ядра выявили окрашенные волокна в передней дорсальной части AD ядра и в дорсальной части AV ядра. Исследование ультраструктуры аксонных терминалей показало, что терминали были мелкого и среднего размера и имели симметричные контакты на клеточных телах, дендритных стволах и их шипиках [290].

Анализ литературы по идентификации клеточного состава ядер дорсального таламуса и ретикулярного ядра вентрального таламуса, как животных, так и человека показал, что до настоящего времени существует лишь описательная характеристика нейронов, за исключением работ на мозге щенят собак. У взрослого человека (впрочем, как и в онтогенезе) нейроны не идентифицировались и не классифицировались и поэтому, анализируя многие работы, трудно определить о каких нейронах идет речь и к каким системам они

относятся. О первостепенном значении дендритов в функциональной организации нервной системы, подтверждают данные об увеличении площади поверхности дендритов в процессе филогенеза [56, 71, 378]. Поскольку дендритам принадлежит от 80 до 90 % общего объема поверхности нейрона, то совершенно очевидно, что при идентификации нейронов необходимо в первую очередь учитывать строение дендритов.

Подытоживая эту часть обзора, можно с уверенностью сказать, что до настоящего исследования вопрос об идентификации и классификации нейронов, существующих в ядрах таламуса животных филогенетического ряда (исключая щенят собак) и человека не ставился. Существующий до настоящего времени описательный принцип характеристики нейронов таламуса не позволяет определять, о каких нейронах конкретно идет речь. Только за некоторыми нейронами в литературе закрепились названия, определяющие нейроны (например: ретикулярные, мультиполярные).

Изучение связей ядер таламуса с корой и подкорковыми структурами являлся и является насущным вопросом для большинства исследователей, но что за нейроны и какие формируют они связи, остается пока открытым. Для того чтобы понимать, в каких нейронах, и при каких заболеваниях происходят патологические изменения в подкорковых и корковых структурах, необходимо всем или большинству исследователей использовать не описательные характеристики нейронов, а конкретно знать в каких категориях нейронов, или каких классах, видах возникает та, или иная патология.

Исключительная роль сложных форм поведения, как животных, так и человека ранее приписывалась коре головного мозга, но в настоящее время имеется достаточно фактов для пересмотра этого положения. Сегодня кору рассматривают лишь как высший уровень различных таламокортикальных систем, для работы которой необходима связь со всеми подкорковыми структурами и древней и межуточной корой. Поиски определенной структурной упорядоченности межнейронных отношений в коре периодически возникали в разное время. Еще в 1926 году С.Экономо применил термин «колонка» к

радиальному расположению нейронов в коре, а также обнаружили, что гигантские пирамидные клетки Беца группируются «гнездами» по 3 и более клеток [181]. Затем, Лоренте де Но [267] показал, что структурной единицей коры является вертикально организованная группа клеток, больше взаимосвязанных по вертикали, чем по горизонтали.

В.Маунткасл показал, что сенсомоторная кора кошки организована в «элементарные функциональные единицы – колонки», проходящие через все клеточные слои коры. Позднее он пересмотрел свои взгляды и основной единицей коры мозга предложил считать миниколонку, которая представляла собой вертикальный цилиндр диаметром 30 мкм и содержала около 110 клеток, которые были объединены в макроколону диаметром от 500 мкм до 1000 мкм., включающую несколько сот миниколонок [282]. В последующие годы появилось много работ по ансамблевой [9, 10, 13, 61], колончатой или модульной организации сенсорных [223-225, 281-283, 362-364, 392], моторных [120, 194, 240], зрительной [191, 225] и ассоциативных полей коры и проекционных волокон от колонок разных полей [145, 194, 232, 263]. Интегративную деятельность мозга все-таки связывают с модульной организацией структурных образований мозга, но мнения разных авторов не одинаково в отношении даже диаметров основной модульной единицы. Маунткасл [283] выделял миниколонку коры - вертикально ориентированную группу клеток диаметром около 30 мкм. Батуев [20] описал микромодули, диаметром 100-150 мкм. Сентаготаи [365] определил диаметры колонок, пронизывающие все слои коры, от 10 – 20 мкм до 300 мкм. Бабминдра с соавторами [19] выделял группировки нейронов диаметром 120 – 240 мкм, но никто из авторов не указывал от какой точки начинать измерение, то есть границы этих образований не были определены. Исследовались нейроны в баррелах коры (Sm1) крысы, связанных с вибрисами методом Гольджи - Кокс [346]. Авторы показали 3 класса нейронов: 1 – пирамидные нейроны с апикальными шипиковыми дендритами; 2 – непирамидные нейроны с небольшой сферической сомой и шипиковыми дендритами и 3 – непирамидные нейроны,

имеющие большую эллипсоидную сому с отходящими от нее гладкими или варикозными дендритами.

«Колончатую», а затем и «ансамблевую» организацию различных полей коры развивали в своих исследованиях Антонова [7-12] и Коган [61]. В своих цитоархитектонических работах, выполненных на слуховой [7-9], моторной и сенсомоторной [10, 11, 13] коре, автор поднимает вопрос об ансамблевой организации коры. В двигательной коре человека «группировки клеточных колонок, разделенных пучками радиальных волокон и стволами радиальных сосудов, представляющих собой специфическую по набору группу клеточных колонок и объединенных разнообразными вертикальными и горизонтальными связями и представляющих однородную морфологическую единицу в пределах своей специфики как единое целое» рассматриваются автором как «ансамбли» и именно как морфологические эквиваленты соматотопического представительства двигательных реакций и кожной чувствительности [11-13]. Но в последующих исследованиях другими авторами такие единицы не были найдены.

Fildman, Peters [185, 186], исследуя на тангенциальных срезах париетальную кору крыс, кошек, обезьян и человека, нашли такие структурные образования как баррелы и группы (klusters) дендритов, описали эти 2 типа нейронной организации в IV слое париетальной коры крыс. Дендритные группы содержали апикальные дендриты тел пирамидных нейронов. Авторы описали диаметры профилей дендритов (4-6 мкм), составляющих эти группы и количество дендритов, входящих в группу (2-6), а также расстояние между группами (50-70 мкм). Диаметры профилей баррел IV слоя париетальной коры крысы в передней части мельче (100-230 мкм), чем в каудальной (150-250 мкм), есть и крупные баррелы (250-430 мкм). Авторы предполагают, что баррелы, в функциональном отношении, идентичны колонкам коры [86].

Сентаготаи попытался объединить понятия «колонки», «гнезда», «баррелы» в модуль [361, 362], но и это не прояснило структурную организацию коры мозга. Большая аналитическая работа по структуре и функции колонок коры головного мозга млекопитающих была проведена В.Н.Казаковым с соавторами [59] и

Buxhoeveden, Casanova [147]. В работе [59] рассматривалась не только вертикальная организация колонок коры, но и горизонтальная, которая может осуществляться таламокортикальными афферентами. В обзорной работе [147] рассмотрено строение и физиология кортикальных миниколонок; клеточные типы, формирующие их; вопросы о природе колончатой организации. Основными клеточными типами миниколонок коры являются шипиковые и нешипиковые нейроны. Шипиковые клетки включают пирамидные и непирамидные нейроны. Пирамидные нейроны, составляющие 75-80% от всех нейронов, являются только проекционными нейронами коры. Вторая группа нейронов миниколонок включает нешипиковые клетки, которые определены как интернейроны [147].

В.П. Бабминдра и Т.А. Брагина [18], а также А.С. Батуев [21] разрабатывали принципиальную схему структурного модуля сенсомоторной коры, имеющего форму «цилиндра». В соматосенсорной коре крысы были описаны специфические объединения нейронов - «баррелы», но обнаружить их в других отделах коры мозга не смогли. Гипотеза колончатой организации неокортекса поддерживается многими, если не всеми, исследователями, но терминологическая путаница сводит на «нет» все усилия разобраться в данном вопросе. Употребление терминов «колонка», «цилиндр», «пул», «ансамбль», «гнезда» «баррелы» и других, без разъяснения этих понятий, не раскрывает сути внутренней структуры коры головного мозга. К тому же колончатая гипотеза недостаточно учитывает наличие конвергенции к одному и тому же корковому нейрону афферентных влияний различных модальностей. Вклад же мономодальных узко специфичных корковых нейронов очень незначителен. Самым уязвимым местом, все же, во все этих структурных и функциональных образованиях и их названиях: колонка, цилиндр, гнезда, баррелы и т.д. является неопределенность понятия (определения) и невозможность различения их границ. Еще в 1984 году А.С. Батуев писал, что концепция модульной организации неокортекса, которая больше обоснована морфологическими наблюдениями, лучше принимается исследователями, а функциональная роль структурных корковых модулей еще ждет расшифровки [21, 24]. После описанных в коре мозга мышей и крыс таких структурных

образований как баррелы в 1973г., имеющих размер 100-500 мкм в диаметре и связанных с вибриссами, появилось большое количество работ по исследованию баррел сенсомоторной коры [121], соматосенсорной [258, 269, 301, 337, 368], а также появились работы по исследованию пластичности нейронов в самих баррелах коры [190, 222].

Исследование внутренней структурной дифференцировки подкорковых структур имеет менее длительный период изучения, чем коры мозга. Начиная с 1979г и по настоящее время, ведутся работы по исследованию различных соотношений нейронов в подкорковых образованиях. Были найдены «баррелоиды» (по автору) в таламусе крыс [379, 381, 391]. Исследовались дендриты релейных клеток в таламических баррелоидах [381]. Авторы рассматривают ассиметричные дендритные поля релейных нейронов в баррелоидах как субстракт для модуляции информации с вибрисс животного. После выявления баррелоидов в таламусе животных (крыс), активно исследуются взаимосвязи баррелоидов таламуса и баррел коры (соматосенсорной и др.), а также проекций одиночных колонок коры и их нейронов к баррелоидам таламуса [297], клеток, отвечающих за разнонаправленное движение вибрисс, локализующихся в разных частях баррелоидов в вентральном заднем медиальном ядре таламуса [369].

В стриатуме птиц были найдены конусовидные группировки нейронов [45]. Описывая особенности цитоархитектоники стриатума птиц, Богословская и Поляков отмечают, что общей чертой строения полей неостриатума является присутствие клеточных конгломератов наряду с одиночно лежащими нейронами. Здесь же авторы пишут о клеточных группировках 2 видов: в виде «гнезд» и «ассоциаций». По описанию «гнездо» - это плотно расположенные 3-5, редко больше, клеток, между клетками всегда есть промежутки. Редко встречаемые «ассоциации», с плотно прилежащими друг к другу клетками, являются вариабельными образованиями. Клеточные «ассоциации» могут объединять 2-3 крупных, примерно одинаковых нейронов, а могут состоять из одного крупного и нескольких мелких элементов или из одинаковых мелких клеток. Авторы

закljučают, что в стриатуме птиц существуют три типа структурно-функциональных элементов: одиночные нейроны, клеточные скопления типа «гнезд» и клеточные «ассоциации» [45]. К сожалению, авторы не дают ни критериев, ни определений, ни границ описанных ими образований.

В хвостатом ядре и скорлупе хищных животных были найдены своеобразные модули, сравнимые с колонками коры [73-75]. Т.А.Леонтович [73] показала сложную пространственную организацию тканевых элементов хвостатого ядра мозга собаки. Это достаточно крупные округлые клеточные массы, окруженные пучками волокон. На границе с пучками расположены длинноаксонные редковетвистые ретикулярные нейроны, охватывающие округлые клеточные массы. В этих образованиях расположены мелкие и средние клетки. Автор не показывает взаимоотношений мелких и средних клеток внутри крупных округлых масс. У собаки отмечается более сложная внутренняя организация хвостатого ядра, чем скорлупы, что связывается с обширными связями с ассоциативной корой, тогда как скорлупа связана и с сенсомоторной, и имеет отношение к двигательной функции. У человека скорлупа устроена сложно, особенно в передних и средних отделах. Автор пишет, что модули здесь с компактными волокнистыми стенками и четким распределением клеток по размеру. Мелкие клетки расположены в середине, а крупные в волокнистых стенках. Автор предполагает определенную роль двух видов крупных клеток стриатума в организации его модулей: 1) «крупные гладкодendrитные короткоаксонные нейроны с широким ветвлением аксона объединяют мелкие клетки в единое целое в середине модуля» и 2) «крупные длинноаксонные ретикулярные клетки участвуют в выработке эфферентных программ и передаче информации на выходные мелкие шипиковые нейроны и в кору». Мелкие клетки сердцевин модулей (шипиковые длинноаксонные) и мелкие короткоаксонные нейроны выполняют сложный анализ поступающей разной афферентации. Структурные модули стриатума кошки и человека сопоставлялись со стриасомами, выявленные иммуногистохимической окраской этих же структур на кальций-связывающий белок - парвальбумин. Было показано, что мелкоклеточная

сердцевина модулей совпадает со стриасомами [93]. Авторами делается вывод, что описанные ими структурные модули неостриатума человека и кошки включают в себя как составную часть стриасому и что она совпадает с мелкоклеточной сердцевиной модуля.

Нами описывались модули в вентральном переднем, вентральном латеральном ядрах таламуса человека [34], медиодорсальном ядре таламуса [32] и в моторной коре поле 4 [34, 79] человека, но понятие «модуль» в наших работах несколько отличается от «модулей» в выше перечисленных работах. Модули в наших работах имеют четкое определение, границы и морфометрические параметры, что отличает их от всех описанных выше в литературе структурных образований.

Выявление специализированных систем нейронов, которые могут обеспечивать работу мозга, является одной из задач по изучению принципов морфо-биохимической организации мозга человека. Идентификация нейронов иммуногистохимическими методами и сопоставление их с морфологическими типами, хорошо изученными нами классическим методом Гольджи [27], позволит отнести их к определенному морфотипу клеток и определить занимаемое ими место в нервной системе. Большой интерес представляет выявление нейронов, вырабатывающих оксид азота (NO) при участии NADPH-диафоразы. NO в нервной системе может играть роль вторичного внутриклеточного мессенджера, а в роли внеклеточного месседжера – регулировать внеклеточную концентрацию ионов кальция, которые играют жизненно важную роль в регуляции многих физиологических нейрональных процессов, в том числе межнейрональной электрической передаче [132, 140, 142, 149, 155, 178, 338]. За счет диффузии в окружающую ткань, NO может осуществлять регуляцию местного кровотока, применительно к уровню функциональной активности нейронов, оказывать влияние на развитие и дифференцировку нейронов [220], влиять на синтез нейромедиаторов и пластические свойства нейронов [382-384, 396], регулировать митохондриальный метаболизм в нейронах [141]. Высокие же концентрации NO вызывают в нервной ткани необратимые процессы и последующую гибель клеток

[49, 115, 141]. Структурные особенности NADPH-d позитивных нейронов мозга человека наиболее полно описаны только для коры мозга [169, 182, 207]. По другим образованиям мозга человека такие работы единичны.

Исследовались NADPH-диафоразные клетки в миндалине, скорлупе [76, 139, 233]. В работах этих авторов было показано, что основные нейроны стриатума и базолатеральной миндалины не содержат NADPH-d. К NO-содержащим нейронам в обеих структурах относились редковетвистые ретикулярные клетки и единичные крупные мультиполярные нейроны, в стриатуме еще и редковетвистые короткодендритные [76].

Johannes S. с соавторами, исследуя нейроны путамена на содержание в них NO, описали 12 различных подтипов NOS-позитивных нейронов [233].

В каждом подтипе описаны: размер сомы и ее форма, число и форма дендритов, характер ветвления, размер дендритного поля, симметричность. Проведена идентификация нейронов по классификации Braak and Braak [136], Graveland et. al. [196] и Т.А. Leontovich [266]. Идентификация выявленных NADPH-d клеток таламуса проводилась лишь в нашей работе [29]. Необходимо отметить, что при исследовании NO синтезирующих нейронов в коре [82] и подкорке [29], были найдены NADPH-d нейроны, взаимодействующие с сосудами головного мозга. В двигательной коре (п.4, 6) показано, что клеточные тела NADPH-d нейронов локализуются в местах бифуркации сосудов. Авторы пишут, что дендриты этих нейронов сопровождают сосуды, не контактируя с ними. Авторы предполагают передачу информации на сосуды по типу асинаптических соединений. Кроме этого, авторы демонстрируют аксовазальные контакты, не описывая их [82].

Нами в передних ядрах дорсального таламуса показано наличие NADPH-диафоразно - позитивных нейронов. Одни идентифицированы как крупные ретикулярные нейроны (R1L), взаимодействующие с сосудами в ядрах своими коллатеральными по касательной. Взаимодействие происходит небольшим расширением аксонного волокна в виде «пуговицы» [29]. Вторая разновидность ретикулярных нейронов названа нами «краевыми», так как они встречаются

только у поверхности ядра и их дендриты располагаются перпендикулярно входящим волокнам из внутренней капсулы [29].

Во внутренней капсуле нами показаны, помимо ретикулярных NADPH-d нейронов взаимодействующих с сосудами, еще и короткоаксонные интернейроны, которые осуществляют взаимодействие с сосудами дендритами со специфическими образованиями на них - расширениями в виде бляшек [29].

Большая нейрофизиологическая роль во внутриклеточных процессах, в том числе и в нейронах, отводится кальций-связывающим белкам. Известно, что ионы кальция являются жизненно необходимыми для полноценной работы нейронов. Н. Yost [395] пишет, что для непрерывного высвобождения содержимого синаптических пузырьков необходимо присутствие ионов кальция. В отсутствии в нейроне ионов кальция, приход нервного импульса не увеличивает выделение медиатора. Фибриллярные белки в клетке работают только в присутствии ионов Ca^{2+} . Энергетика клетки также связана с ионами кальция. Накопление этих ионов в митохондриях приводит к стимуляции АТФ-ой активности. Скорость дыхания митохондрий клетки находится в прямой зависимости от концентрации ионов кальция в окружающей среде. В тоже время, накопление ионов Ca^{2+} может вызывать закисление окружающей среды и привести к гибели их. Предполагается, что кальций-связывающие белки играют роль вторичных мессенджеров [130, 131] и активаторов энзимов [209-211], которые участвуют в фосфорилировании белков у человека и могут быть связаны с регуляцией внутриклеточного уровня Ca^{2+} [152, 209, 278], входять в состав проницаемой мембраны, способствуют аксоплазматическому току [126, 127] и клеточной подвижности [292]. Хотя до настоящего времени точная роль кальций связывающих белков лишь предполагается, вероятно, все же общее направление действия их заключается в регуляции кальциевыми процессами вне и внутри клеток в мозге [60, 63, 143, 144].

Калбиндин, парвальбумин и калретинин относятся к семейству EF-кальций связывающих белков [117, 299]. Эти белки участвуют в транспорте кальция, играют роль внутриклеточного буфера модифицирующего нейронную активность к синаптическому входу [153, 270, 292]. Было показано, что

калбиндин оказывает мощное влияние на синаптическую пластичность – происходит подавление посттетанической потенциации [117, 153].

Два кальций-связывающих белка – калбиндин и парвальбумин, согласно концепции, разрабатываемой Jones с соавторами [239, 241, 242], образуют в дорсальном таламусе приматов две системы релейных клеток. Калбиндиновые клетки представлены в виде матрикса во всех таламических ядрах и проецируются диффузно на верхние слои коры, а парвальбуминовые, представленные лишь в некоторых ядрах таламуса, проецируются на средние слои специфических полей коры. Авторы предполагают, что калбиндиновые клетки могут «настраивать» корковые поля для восприятия последующей специфической таламической информации. Jones пишет, что «распространение активности на многие области коры, необходимо для связи всех аспектов сенсорного опыта в единую структуру сознания» [239]. В таламусе приматов обнаружено, что калбиндиновые клетки обеспечивают основу для высокочастотной синхронизации специфических и неспецифических элементов таламокортикальной сети, последовательная, связанная активность которых лежит в основе когнитивных процессов [236, 238, 241, 243].

Исследуя интраламинарные ядра таламуса [284, 285] авторы показали гетерогенное распределение кальций-связывающих белков в этих ядрах. В передней группе интраламинарных ядер (центральное латеральное, парацентральное и центральное медиальное ядра) показано интенсивное окрашивание тел нейронов для 2 белков – калбиндина D-28 и калретинина. Нейроны задних групп интраламинарных ядер окрашивались неоднородно: центральное медиальное ядро позитивно только для калбиндина и парвальбумина, тогда как парафасцикулярное ядро позитивно для калбиндина и калретинина. Авторы предполагают, что кальций-связывающие белки интраламинарных ядер таламуса могут играть важную роль, модулируя отношения между корой и базальными ганглиями.

Ряд исследователей показывает, что методы, выявляющие кальций-связывающие белки и окрашивающие нейроны, хорошо выявляют форму их, что

может быть использовано для идентификации клеток [204, 237]. Выявление калбиндина [237] и калретинина [188] в таламусе обезьян показало возможность использования этих маркеров, для того чтобы подразделять клетки таламических ядер на субпопуляции, что вызвало большой интерес исследователей к кальций-связывающим белкам, особенно в последнее десятилетие. Были получены результаты исследований кальций-связывающих белков в мозге животных филогенетического ряда: черепах [25], крыс [164], лемуров [183], трансгенных мышей [366], амфибий [280], морской свинке [399], дополнительно к тем животным этого ряда, которые исследуются постоянно – крысы, кошки, собаки, обезьяны, но и у этих животных появляются работы не только на коре мозга, но и других структурах – гиппокампе, таламических ядрах, ретикулярном ядре [153, 164, 237, 268].

При иммуногистохимическом исследовании таламических ядер обезьяны на кальций - связывающие белки (парвальбумин и калбиндин), было показано, что оба этих белка находятся в ГАБА-ергических интернейронах [188, 237]. Антеро и ретроградными методами с флюоресцентным красителем fast blue было определено, что на кору проецируются калбиндиновые клетки.

Ядра дорсального таламуса имеют различный рисунок иммунореактивности парвальбумина и калбиндина. В центральных ядрах (латеральное дорсальное и передняя часть *pulvinar*), нейроны содержат только калбиндин. Интрааминарные ядра содержат либо парвальбумин, либо калбиндин; в других же ядрах, например: в вентральной группе, нейроны смешанной иммунореактивности парвальбуминовой и калбиндиновой [237]. Авторы предполагают, что различные иммунореактивные клетки входят в состав различных функциональных систем, проецирующихся по-разному к коре головного мозга.

Основная масса работ по выявлению кальций связывающих белков выполнена на коре больших полушарий обезьян и человека. Остановимся лишь на тех, в которых хотя бы частично описываются клетки или их местоположение [129, 170, 171, 192, 217, 218, 219].

Исследуя неокортекс человека [129] авторы нашли, что нейроны Кахал-Ретциуса являются калретинин-позитивны. Авторами было выявлено 3 типа этих нейронов: горизонтальные, треугольные и мультиполярные. Горизонтальные были найдены во всех кортикальных полях. Нейроны с треугольными телами были малочисленны. Мультиполярные нейроны встречались редко.

Hof P.R. et. al [219] исследуя распределение кальций связывающих белков в зрительной коре сравнительного ряда (крыса, кошка, обезьяна, человек) обнаружили, что калбиндин выявляется в определенных нейронах (согласно авторам) в тормозных интернейронах и некоторых пирамидах. Эти клетки распределены по всей ширине зрительной коры и представлены во всех слоях, но преобладают во II и III слоях. При изучении распределения нейронных популяций, содержащих нейрофиламентозный белок и калбиндин у хищных (собака) и приматов (обезьяна, человек), Hof P.R. et.al. [219] нашли, что калбиндин содержится в малых округлых и мультиполярных интернейронах второго слоя и типичных двухпучковых клетках третьего слоя коры мозга. IV и VI слои коры содержали единичные двухпучковые и большие мультиполярные клетки. В V слое калбиндиновых пирамидных клеток было мало. Авторы отмечают, что хотя и были найдены морфологически сравнимые нейроны у собаки, обезьяны и человека, существует много различий в их региональном распределении у хищных и приматов.

Hendry S.H.et.al. [212] также показал, что калбиндин локализуется в одной из популяций тормозных ГАБА-ергических интернейронах по всей коре обезьян, а именно в двухпучковых клетках IV слоев.

Изучение темпоральной коры человека методом двойного иммуногистохимического окрашивания на калбиндин и парвальбумин показало, что клетки - кондeлябры являются корковыми ГАБА-ергическими интернейронами с уникальной синаптической специфичностью - сильным тормозным влиянием на пирамидные клетки. Клетки – кондeлябры, содержащие калбиндин и парвальбумин, локализуются в V и VI слоях темпоральной коры мозга человека. Автор предполагает, что ламинарное распределение клеток –

кандилябров является своеобразной особенностью организации неокортекса человека [171].

Исследование калретинина в зрительной коре дельфина и человека [192] показало, что калретинин-позитивными нейронами являются не пирамидные клетки, а фузиформные, биполярные и мультиполярные. У дельфина калретинин-позитивные нейроны в зрительной коре концентрировались в I слое и менее интенсивно в слое II. В других слоях - III, V и VI, встречались редко. У человека такие же нейроны были локализованы в слоях II, III, IV. Калретинин-позитивные нейроны в слое I коры относились к горизонтальным клеткам Cajal- Retziusa и были найдены и у дельфина, и у человека. Крупные мультиполярные нейроны окрашивались в слое I и VI. Авторы отмечают более низкую плотность калретинин-позитивных нейронов в коре дельфина по сравнению с человеком.

Исследование коры мозга обезьян на калбиндин показало наличие сети ГАБА-ергических интернейронов малого размера и ламинарного распределения. ГАБА-ергические, калбиндин витамин Д - зависимые нейроны имели длинные ветви и входили в вертикально ориентированные пучки иммунореактивных отростков, которые опускались или поднимались вертикально через отдельные кортикальные слои. Авторы идентифицировали эти клетки как «классические двухпучковые» [167].

Электронная микроскопия показала, что кальций-позитивные аксоны формируют симметричные синапсы на дендритах (62%) и на шипиках (38%) [168]. Хотя в коре и гиппокампе Са-связывающие белки экспрессируются в большом количестве ГАБА-ергических клеток, они могут быть также связаны и с другими нейротрансмитерами, например: парвальбумин найден в клетках содержащих глицин и глутамат [124].

Из подкорковых структур на кальций – связывающие белки интенсивно исследуется стриатум, который является основной структурой базальных ганглиев [195], принимающих афференты из коры и посылающий свои эфферентные волокна к паллидуму и затем к таламусу, запуская моторный круг [154, 158, 244, 294, 309].

В работе Dixon G. с соавторами [177] были описаны две популяции парвальбуминовых клеток в таламусе человека - слабоокрашенные и интенсивно окрашенные интернейроны. Авторы предполагают, что интернейроны можно делить на подтипы по иммунореактивности к парвальбумину и что это может иметь значение для понимания таламокортикальной функции в нормальном состоянии и при патологии, такой как болезнь Вернике-Корсаков и шизофрении.

Большая интересная работа по исследованию калбиндина, парвальбумина и калретинина в ядрах таламуса человека проведена Munkle et.al [285]. Были исследованы ядра дорсального таламуса, передней группы, медиальной, латеральной, интраламинарной и вентрального таламуса. Авторы показывают наличие иммунореактивных тел нейронов в отдельных ядрах без описания дендритов. Лишь в качестве иллюстрации представлены фотографии крупных (до 600 мкм) калбиндиновых и калретининовых клеток в медиодорсальном ядре, у которых хорошо прокрашены дендриты, но авторы не идентифицируют эти клетки. В переднем дорсальном ядре (AD) авторы показывают интенсивное окрашивание тел клеток на калретинин и слабо окрашенные клетки на калбиндин. В этом ядре не найдено парвальбуминовых клеток.

В переднем вентральном (AV) и переднем медиальном (AM) ядрах обнаружено много тел калбиндин и парвальбумин-позитивных клеток [285]. Последующие исследования передних ядер таламуса подтвердили наличие в этих ядрах нейронов, содержащих кальций-связывающие белки [112].

В медиодорсальном ядре была показана интенсивная окраска клеток на парвальбумин, средняя на калбиндин и слабая на калретинин. Калбиндин-иммунопозитивные клетки трех популяций: со средним размером клеточных тел от 15 до 20 мкм, слабой окраски и интенсивно окрашенные клетки с размером сомы 20-30 мкм и мелкие 10 микронные клетки [285].

В вентральном переднем (VA) ядре авторы нашли, что клетки на парвальбумин и калбиндин окрашиваются островками, калретининовых же клеток в этом ядре не найдено, но в магноцеллюлярной части этого ядра обнаружена слабая реакция отдельных клеток на калретинин.

В вентральном латеральном (VL) ядре присутствуют тела клеток средней интенсивности окраски на парвальбумин и калбиндин. Авторы выделяют две популяции калбиндиновых клеток: «среднего размера, умеренно окрашенных и интенсивно окрашенных крупных клеток». Калретинин - позитивных клеток в этом ядре не обнаружено.

Исследовались кальций-связывающие белки в ретикулярном ядре таламуса и во внутренней капсуле [28, 33, 157, 164, 189, 284, 285, 377].

Fortin M. (с соавторами), исследуя таламические ядра человека на калретинин-позитивные нейроны, в том числе и ретикулярное ядро, предположили, что калретинин может участвовать в различных субкортикальных и кортикальных таламических системах, вовлекаемых в модуляцию эмоциональных и мотивационных состояний [189]. В ретикулярном ядре калретинин-позитивные клетки среднего размера были собраны в группы (clusters) [157, 189, 285].

В ретикулярном (n.RET) таламическом ядре авторы не обнаружили калбиндиновых клеток, а калретинин и парвальбумин давали окрашивание средней интенсивности. Эти клетки «овальные» и «мультиполярные» по форме и имеют размеры от 15 до 30 мкм [285]. В работе [33] выявлено большое количество парвальбумин-позитивных клеток в ретикулярном ядре таламуса человека, а идентификация их показала, что основная масса их составляют ретикулярные нейроны трех разновидностей: крупные (R1L), средние (R1m) и мелкие (R1s). Кроме ретикулярных клеток, позитивными на парвальбумин, в ретикулярном ядре найдены единичные мультиполярные и короткоаксонные интернейроны, но калбиндин-позитивных клеток в этом ядре не обнаружено [28], что подтвердило данные работы [285]. Таким образом, из обзора литературы по морфо-биохимической организации мозга человека, да и приматов тоже, видно, что исследование всех авторов сводилось лишь к констатации факта наличия тел нейронов в тех или иных структурах как NADPH - диафоразных, так и с кальций – связывающими белками. Авторы не ставили перед собой задачи по идентификации и классификации клеток. Идентификация клеток проводилась

только в наших работах [26, 28-30, 33]. В настоящее время мало кто из исследователей мозга животных и человека использует для изучения клеток мозга классический метод Гольджи или его модификации, в силу его трудоемкости. Поэтому незнание особенностей строения нейронов не позволяет многим определять разновидности нейронов, которые они видят на препаратах, окрашенных современными методами. В силу этого многие авторы работ концентрируют свое внимание на иммунопозитивных телах выявленных нейронов. Однако, только большое разнообразие клеточного состава мозга, наряду с нейронами, едиными для всех образований мозга (например: ретикулярные, двухпучковые, мультиполярные), вероятно выполняющих какую-то единую и определенную функциональную нагрузку, определяет различную функцию и в коре, и подкорке. Идентификация и единая классификация клеток, не только для таламуса, позволит разобраться во многих вопросах не только нормы, но и патологии, поскольку в последние 20 лет все больше появляется работ по исследованию Ca^{2+} - позитивных белков при различных заболеваниях [166, 172, 184, 216, 231, 259].

Объект и методы исследования

В настоящей работе использовался аутопсийный материал мозга человека. Выбор материала мозга в качестве объекта продиктован очень слабой изученностью мозга человека, особенно его подкорковых структур. Исследования, проводимые на субприматах, в силу специфики строения отдельных ядер таламуса, например: VL и VA ядро образует единый комплекс [175, 339], не могут отразить действительного положения вещей у человека. Слишком велик скачок в развитии мозга и его связей у человека по сравнению с животными, чтобы можно было смело интерпретировать полученные результаты на животных и переносить их с субприматов на человека, хотя не исключено, что некоторые эволюционно отобранные и закрепленные общие принципы строения структур будут иметь место.

Без знания особенностей структуры подкорковых образований, как наиболее древних по сравнению с неокортексом, невозможно проследить общие тенденции развития архитектоники головного мозга, понять функциональное значение отдельных образований мозга в норме и их изменение в патологии.

Методы исследования

Исследовался мозг человека зрелого возраста от 39 до 80 лет, всего 30 случаев обоего пола. Мозг резался во фронтальной и сагиттальной плоскости на пластины толщиной 0,5 см, из которых вырезались блоки, содержащие исследуемые таламические ядра. Взятие материала осуществлялось в течение 6 – 10 часов после смерти. Материал резался на вибротоме (Series 1000, USA) и на электрическом замораживающем микротоме. Исследовались серийные срезы таламуса человека, погибших от различных заболеваний не связанных с неврологическими и психическими болезнями.

Для проведения окраски гистологическими методами блоки фиксировались в течение от 2 недель до 1 месяца (иногда более) в 4% параформальдегиде. Использовались методы: гистологические – Ниссля (40 мкм срезы), Клювера-

Баррера (40мкм). Фиксация блоков мозга для метода Гольджи проводилась сразу же после забора материала и помещения его в хром – осмиевый фиксатор (по методике, описанной в работе [81]) и затем делались 180-250 мкм срезы на санном микротоме, а иногда и до 300 мкм.

Для гистохимических и иммуногистохимических методов использовался слабо фиксированный мозг (максимально в течение 2 часов от момента погружения в фиксирующую жидкость: 4% параформальдегид, при температуре + 4° С).

Для гистохимической методики на NADPH-диафорузу использовались – 200-300 мкм вибротомные срезы и такие же для иммуногистохимических методик на кальций - связывающие белки – калбиндин, парвальбумин и калретинин.

С препаратов производились точные зарисовки под микроскопом ORTOLUX (Leitz, Германия) с рисовальным аппаратом при увеличении $\times 400$.

Рисование микроструктур под микроскопом имеет преимущество перед микрофотографией в том, что значимые детали могут быть хорошо прорисованы, к тому же рисование сверхважных деталей нейронов позволяет более точно классифицировать клетки. Зарисовки в работе представлены крупным планом для того, чтобы можно было рассмотреть детали дендритов, на которые необходимо обращать внимание при классификации нейронов на качественном уровне.

Иллюстрации производились сканированием клеток на цифровой (SPOT)-камере, микроскопа AXIOSKOP (Zeiss, Германия) и микроскопа LEICA DMR (Leica, Германия).

Метод Гольджи в модификации, разработанный в лаборатории [81] использовался для исследования геометрии дендритной системы нейронов и идентификации нейронов, а также метод Гольджи – Брайтенберг (1967) в модификации, разработанный в лаборатории:

1. Фиксация

А. Блоки мозга фиксируются в 10% формалине на 0,1 М фосфатном буфере (рН 7,4). Минимальный срок фиксации – 4 недели для кусков толщиной 3-5 мм.

Б. Промыть блоки в проточной воде 24-48 часов.

В. Постфиксация блоков при температуре 37⁰С в течение 3-х дней или 3-5 дней при комнатной температуре в растворе: бихромата калия -30 г., сахарозы - 125г., 10% формалин - 50 мл., хлоралгидрат - 30 г. (или 3% перекись водорода - 75 мл). Добавить дистиллированную воду до 1 литра. Раствор готовится перед употреблением и меняется каждый день. $3,8 < \text{pH} < 4,5$.

2. Импрегнация.

А. Быстро ополоснуть блоки в дистиллированной воде

Б. Переложить в 1% раствор нитрата серебра (60-100 мл на 1 блок).

Материал держать в темноте 3 суток.

3. Резка на вибротоме.

Блоки режут и срезы складываются в бокс с 70⁰ спиртом, перекладывая каждый срез фильтровальной бумагой. Толщина срезов 250-300 мкм, чередуя толщину срезов с 40 мкм для окраски по Нисслю. Срезы можно хранить в холодильнике до 24 часов.

4. Дегидратация: 70⁰ – 90⁰ – 100⁰ спирт – ксилол – ксилол по 10 минут в каждом.

5. Заключение в балзам.

Классификация нейронов по количественным характеристикам структуры их дендритов была разработана в лаборатории на животных [71]. С целью анализа геометрии нейронов на качественном уровне нами учитывались три зоны геометрии клеток из этой классификации: 1 - проксимальные части дендритов до первого ветвления; 2 - дистальные части дендритов (длина отростков, диаметр, наличие шипиков); 3 - фокус максимального ветвления (это место на дендритной ветви, где на коротком отрезке отходит более 2 ветвей). Нами учитывался еще один параметр: 4 - характер ветвления и способ отхождения ветвей от основного ствола дендрита. Он может быть: последовательный (через отрезки разной длины на основном стволе дендрита в разные стороны отходит одна ветвь, которая в свою очередь также может делиться); кустовидный (когда множество ветвей отходит не только от основного ствола дендрита, но и дополнительно от сомы клетки); кисточковый (от специального расширения на проксимальном отростке

дендрита отходит несколько ветвей); пучковый (от сомы отходит короткий проксимальный отросток и распадается на компактный пучок дендритов); дихотомический (деление ствола на две равнозначные ветви); форма и размер сомы нейрона.

Ввиду сходства дендритных ветвлений нейронов ядер дорсального таламуса, ретикулярного ядра вентрального таламуса человека и млекопитающих, использовалась классификация и терминология нейронов млекопитающих (собак) [71]. Термин «ретикулярные клетки» отражает при этой классификации сходство этих клеток с основными нейронами ретикулярной формации ствола [55]. Подразделение ретикулярного ядра на дорзальную, среднюю и вентральную части на фронтальных срезах появилось в работах на животных [71, 327]. Нами будет использоваться то же подразделение на фронтальных срезах, вентральная часть рассматривалась вместе с зоной *incerta*, поскольку определить границу между ними не удалось, а на сагиттальных срезах средняя часть ретикулярного ядра соответствует передней части.

Для корректировки структур на просветленных срезах толуолом, окрашенных по методу Гольджи, использовались срезы ядер таламуса окрашенных модифицированным методом Ниссля [48]. Фиксация материала проводилась в 4% параформальдегиде.

Фиксированная ткань резалась на вибротоме, или на электрическом замораживающем микротоме (40 мкм), затем срезы наклеивались на предметные стекла желатиной и просушивались. После проведения срезов по батарее спиртов нисходящей концентрации до воды, они окрашивались сложным раствором 0,2% раствором крезилового фиолетового прочного с $\text{Ph} = 3,6 - 3,8$ - 10-15 мин., быстро споласкивались в дистиллированной воде, проводились по батарее спиртов восходящей концентрации, промывались в 2 порциях ксилола или толуола и заключались в канадский бальзам под покровное стекло, но можно использовать и метод Клувера – Баррера [247], позволяющий исследовать клетки и волокна на одних и тех же срезах. Фиксированный материал в 4% параформальдегиде резался на вибротоме или замораживающем микротоме на 40 мкм срезы, которые

наклеивались на предметные стекла и окрашивались 0,5-1,0 % растворе Luxol-blue в 96⁰ спирте с добавлением нескольких капель 5 - 10% раствора СН СООН уксусной кислоты 1-2 часа (при $t=57^{\circ}\text{C}$.) в термостате, затем помещались в 70⁰ спирт на ночь. После споласкивания дистиллированной водой, стекла со срезами обрабатывались 0,1% раствором буры (с обязательным контролем под микроскопом!): окрашенными должны быть только волокна, клетки же должны быть бесцветными; затем споласкивались 5% р-ром уксусной кислоты и докрашивались 1% р-ром крезил-виолета 1-3 мин. [48], споласкивались дистиллированной водой, обезвоживались в батарее возрастающих спиртов, ксилоле и заключались в бальзам под покровное стекло.

Гистохимическая методика на NADPH-диафору

Материал фиксировался в 4% параформальдегиде на 0,1 М фосфатном буфере не более 24 часов и резался на вибротоме на 100-250 мкм срезы в 0,1 М фосфатный буфер или в антизамораживающую жидкость (хранить при температуре минус 20⁰ С). В 0,5 М фосфатный буфер рН- 7,4 добавляется 120 мл этиленгликоля и 120 мл глицерина. После антизамораживающей жидкости перед окраской срезы быстро промывают 3 раза в 0,1 М фосфатном буфере.

Перед окраской готовится раствор: 0,1М фосфатный буфер рН-7,4 – 10 мл + NADPH (1,2 мМ) - 10 мг + Nitro blue tetrazolium (NBT – 1 мг +Triton-100 0,3%) - 30 мкл. Не больше 10 срезов заливаем этим раствором и инкубируем срезы помешивая при 37⁰ С в термостате от 30 мин до 1,5 часов, контролируя окраску клеток под микроскопом (клетки должны быть темными), затем промыть срезы в 0,1 М фосфатном буфере 3 раза по 2 минуты, наклеить срезы на стекла желатиной, высушить и обезводить в возрастающих спиртах, ксилоле и заключить в бальзам.

Иммуногистохимические методики на кальций связывающие белки: Слабо фиксированные 0,5 см блоки мозга в 4% параформальдегиде на 0,1 М фосфатном буфере при $t - 4^{\circ}\text{C}$ проводят по ниже описанным методикам.

Калбиндин

1. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

2. Блокирование эндогенной пероксидазы:

Выдержать срезы в течение 20 мин в растворе, состоящем из:

0,1 мл 30 % H_2O_2

1 мл метанола

8,9 мл 0,1 М фосфатного буфера.

Объем раствора, приходящегося на каждый срез - 200 мкл.

3. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

4. Блокада неспецифического связывания

Выдержать срезы в течение 1 часа в растворе, состоящем из 10 мл 0,1 М раствора фосфатного буфера и 20 мкл нормальной козьей сыворотки

5. Первый слой

Инкубировать срезы при 4⁰С всю ночь в растворе, состоящем из: мышиных антител против калбиндина D-28K(Swant, Switzerland) в разведении 1:500,

0,3% Triton X-100

0.1 М фосфатного буфера.

Объем антител приходящийся на каждый срез 200 мкл.

6. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

7. Второй слой

Инкубировать срезы в течение 1,5 часов при комнатной температуре в растворе, состоящем из:

козьих биотинилированных антител против мыши (BA-9200, Vector Lab, Burlingame, USA) в разведении 1:200,

0,3% Triton X-100

0.1 М фосфатного буфера

Объем антител приходящийся на каждый срез 200 мкл.

8. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

9. Третий слой

Инкубировать срезы при комнатной температуре в течение 1 часа в растворе ABC-реagenta (VECTASTAIN Elite, PK-6100, Vector Lab, Burlingame, USA), приготовленного не менее, чем за 30 минут до погружения в него срезов.

Для приготовления раствора ABC-реagenta на каждые 10 мл TBS взять 1 каплю реактива А и 1 каплю реактива В (готовые).

Объем антител приходящийся на каждый срез 200 мкл.

10. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

11. Проявление

Инкубировать срезы в течение 5-10 мин. в растворе диаминобензидина (DAB·4HCl). Раствор готовить перед употреблением. Для этого 2,5 мг диаминобензидина растворить в 10 мл 0,1 М TBS и добавить 20 мкл 30% H₂O₂.

Объем антител приходящийся на каждый срез 200 мкл.

12. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

13. Срезы обезводить в батарее спиртов восходящей концентрации, просветлить в двух порциях *о*-ксилола, заключить в пихтовый бальзам под покровное стекло.

Калретинин

1. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

2. Блокирование эндогенной пероксидазы:

Выдержать срезы в течение 20 мин в растворе, состоящем из:

0,1 мл 30 % H₂O₂

1 мл метанола

8,9 мл 0,1 М фосфатного буфера

Объем раствора, приходящегося на каждый срез 200 мкл.

3. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

4. Блокада неспецифического связывания

Выдержать срезы в течение 1 часа в растворе, состоящем из 10 мл 0,1 М раствора фосфатного буфера и 20 мкл нормальной козьей сыворотки.

5. Первый слой

Инкубировать срезы при 4⁰С всю ночь в растворе, состоящем из:
кроличьих антител против калретинина (C-7479, Sigma-Aldrich
Biotechnology LP, USA) в разведении 1:500,

0,3% Triton X-100

0.1 М фосфатного буфера.

Объем антител приходящийся на каждый срез 200 мкл.

6. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

7. Второй слой

Инкубировать срезы в течение 1,5 часов при комнатной температуре в
растворе, состоящем из:

козьих биотинилированных антител против кролика (BA-1000, Vector Lab,
Burlingame, USA) в разведении 1:200,

0,3% Triton X-100

0.1 М фосфатного буфера

Объем антител приходящийся на каждый срез 200 мкл.

8. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

9. Третий слой

Инкубировать срезы при комнатной температуре в течение 1 часа в
растворе ABC-реagenta (VECTASTAIN Elite, PK-6100, Vector Lab, Burlingame,
USA), приготовленного не менее, чем за 30 минут до погружения в него срезов.

Для приготовления раствора ABC-реagenta на каждые 10 мл TBS взять 1
каплю реактива А и 1 каплю реактива В.

Объем антител приходящийся на каждый срез 200 мкл.

10. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

11. Проявление

Инкубировать срезы в течение 5-10 мин растворе диаминобензидина
(DAB·4HCl). Раствор готовить перед употреблением. Для этого 2,5 мг
диаминобензидина растворить в 10 мл 0,1 М TBS и добавить 20 мкл 30% H₂O₂.

Объем антител приходящийся на каждый срез 200 мкл.

12. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

13. Срезы обезводить в батарее спиртов восходящей концентрации, просветлить в двух порциях *о*-ксилола, заключить в пихтовый бальзам под покровное стекло.

Парвальбумин

1. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

2. Блокирование эндогенной пероксидазы:

Выдержать срезы в течение 20 минут в растворе, состоящем из:

0,1 мл 30 % H_2O_2

1 мл метанола

8,9 мл 0,1 М фосфатного буфера

Объем раствора, приходящегося на каждый срез 200 мкл.

3. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

4. Блокада неспецифического связывания

Выдержать срезы в течение 1 часа в растворе, состоящем из 10 мл 0,1 М раствора фосфатного буфера и 20 мкл нормальной лошадиной сыворотки (#100-105, Gemini Bio-Products, USA)

5. Первый слой

Инкубировать срезы при 4⁰С в течение 2 суток в растворе, состоящем из: мышиных антител против парвальбумина (MAB1572, Chemicon Int, USA) в разведении 1:400,

0,3% Triton X-100

0.1 М фосфатного буфера.

Объем антител приходящийся на каждый срез 200 мкл.

6. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

7. Второй слой

Инкубировать срезы в течение 2 часов при комнатной температуре в растворе, состоящем из: биотинилированных лошадиных антител против мыши (BA-2001, Vector Lab, Burlingame, USA) в разведении 1:200,

0,3% Triton X-100

0.1 М фосфатного буфера

Объем антител приходящийся на каждый срез 200 мкл.

8. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

9. Третий слой.

Инкубировать срезы при комнатной температуре в течение 1 часа в растворе ABC-реагента (VECTASTAIN Elite, PK-6100, Vector Lab, Burlingame, USA), приготовленного не менее, чем за 30 минут до погружения в него срезов.

Для приготовления раствора ABC-реагента на каждые 10 мл TBS взять 1 каплю реактива А и 1 каплю реактива В.

Объем антител приходящийся на каждый срез 200 мкл.

10. Промывка 3x10 мин. в 0,1 М фосфатном буфере

11. Проявление

Инкубировать срезы в течение 5-10 мин. в растворе диаминобензидина (DAB·4HCl). Раствор готовить перед употреблением. Для этого 2,5 мг диаминобензидина растворить в 10 мл 0,1 М TBS и добавить 20 мкл 30% H_2O_2 .

Объем антител приходящийся на каждый срез 200 мкл.

12. Промывка 3x10 мин в 0,1 М фосфатном буфере

13. Срезы обезводить в батарее спиртов восходящей концентрации, просветлить в двух порциях *о*-ксилола, заключить в пихтовый бальзам под покровное стекло.

Для количественного сравнения подкорковых нейронов с их отростками, импрегнированных серебром и на NADPH-диафоразу, применялся метод, разработанный и описанный Т.А.Леонтович [71] с изменениями (с использованием специальной компьютерной программы) по следующим параметрам: 1) площадь профильного тела клетки (Scl), 2) площадь дендритного поля (Sda) дендритное поле ограничивается прямыми, соединяющими те свободные концы дендритов, которые могут быть соединены без пересечения каких-либо дендритных ветвей; 3) максимальный радиус (R) – расстояние от центра тела клетки до самой удаленной точки дендритного дерева; 4) число дендритов (D); 5) число дендритов, обрезанных до первого ветвления (D1); 6)

число свободных концов дендритов (Bd); 7) общая длина дендритов на рисунке (Ld). На этой основе высчитывали производные параметры: 1) относительный радиус (Er) – отношение максимального радиуса (R) к эквивалентному радиусу

профильного поля клетки: $Er = \frac{R}{\sqrt{\frac{Scl}{\pi}}}$; 2) разветвленность дендритов (Ad) –

средняя разветвленность необрезанных дендритов: $Ad = \frac{Bd - D_1}{D - D_1}$; 3) общую

разветвленность клетки (Ac): $Ac = Ad \cdot D$; 4) число точек ветвления дендритов (Gd): $Gd = Bd - D - Pd - n$, где Pd – число точек ветвления с тремя и более выходящими ветвями, n- сумма во всех таких ветвлениях третьих четвертых и т.

д. ветвей; 5) длину сегмента дендритов (Qd): $Qd = \frac{Ld}{Bd + Gd}$; 6) суммарную длину

сегментов необрезанных дендритов (Lm): $Lm = \frac{Ld}{D - D_1}$; 7) общую длину

дендритов (Ldc): $Ldc = Lm \cdot D$; 8) удельную плотность дендритов на 0,01 мкм² площади среза (Nds): $Nds = \frac{Ld \cdot 10000}{Sda}$. Параметры Ad, Ac, Ldc высчитывали на

основе только необрезанных дендритов. Клетки оценивали по девяти параметрам: Ac, Er, Scl, D, R, Ldc, Qd, Ad, Nds. Полученные данные подвергали статистической обработке, достоверность различия определяли по непараметрическому критерию Манна- Уитни, различия считались достоверными при $p < 0,01$.

Терминология. Использовалась (Terminologia Anatomica) Международная анатомическая терминология – FCAT - Федеративный международный комитет по анатомической терминологии; РАНК – Российская анатомическая номенклатурная комиссия Минздрава РФ. (Под ред. чл.-корр. РАМН Л.Л.Колесникова, М., Медицина, 2003г).

Объем исследования

Представленные данные получены от 8 случаев методом Ниссля и Клювера-Баррера. Методом Гольджи исследовались 4 случая, методом Гольджи-

Брайтенберг - 4 случая. 5 случаев проводилось гистохимическим методом на NADPH-диафору и 9 - методикой на кальций-связывающие белки - калбиндин, калретинин и парвальбумин.

Результаты исследования

Глава 1. Нейронная организация ядер дорсального таламуса человека, проецирующихся на лобную кору и прилежащего к ним ретикулярного ядра вентрального таламуса

Исследовались шесть ядер дорсального таламуса – переднее дорсальное ядро (AD); переднее вентральное (AV); переднее медиальное (AM); вентральное переднее (VA); вентральное латеральное (VL); медиодорсальное (MD) и прилежащее к ним ретикулярное ядро (n.R или n.Ret.) вентрального таламуса.

13.1. Вентральное переднее ядро (VA)

Вентральное переднее ядро на препаратах, окрашенных по методу Клювера-баррера, имеет своеобразное строение. Это ядро крупными и мелкими пучками волокон, входящими (выходящими) из внутренней капсулы, делится на четко выраженные «поля» разные по своим размерам, где расположена основная масса клеток этого ядра.

У взрослого человека на препаратах Гольджи нами выделено несколько видов нейронов, сильно разнящихся по своей соматодендритной структуре, которые можно отнести к двум классам: редковетвистые и густоветвистые, включающие одноименные нейроны - редковетвистые и густоветвистые. Редковетвистые нейроны включают: а) ретикулярные нейроны; б) редковетвистые короткодендритные. К густоветвистым нейронам относятся: а) древовидные, б) кустовидные гигантские и в) кустовидные среднего размера, г) кисточковые нейроны. В виду схожести перечисленных выше нейронов по соматодендритной системе с такими же нейронами позвоночных животных, описанных в работе [71], эти нейроны были отнесены к типу – длинноаксонные - и название их не менялось.

От длинноаксонных нейронов резко отличаются более мелкие и изящные клетки, у которых почти всегда можно видеть очень тонкий, ветвящийся аксон с характерными бусинками по ходу. Это короткоаксонные нейроны. Они также двух видов: а) гладкодендритные и б) «лохматодендритные» нейроны.

Редковетвистые ретикулярные клетки – это клетки с немногими длинными толстыми прямыми, слабоветвящимися дендритами, на дистальном конце которых могут быть 2-3 короткие веточки, т.е. фокус максимального ветвления дендритов представлен слабо и далеко от сомы. На дендритах имеются единичные шипики (см. приложение, рис.1). Крупные ретикулярные нейроны в вентральном переднем ядре, располагаются по периферии крупных образований этого ядра и в крупных пучках волокон, пронизывающих это ядро. По периферии крупных образований, в непосредственной близости от пучков волокон, у ретикулярных нейронов, находящихся внутри ядра, часть дендритов направлена внутрь ядра, а другая часть распластана под пучками волокон. Ретикулярные нейроны, находящиеся в пучках, также имеют особую направленность дендритов: одна часть дендритов расположена перпендикулярно ходу пучков волокон, а другая часть дендритов ориентирована по ходу пучков.

Редковетвистые короткодендритные клетки среднего размера, имеют 5 – 6 коротких древовидно ветвящихся дендритов. Дендритные ветви в основном, начинаются прямыми, гладкими, короткими проксимальными стволами, которые делятся один или два раза на гладкие недлинные ветви, истончающиеся к дистальным концам. Фокус максимального ветвления не выражен. Аксон отходит от сомы как резко суживающаяся часть ее переходящая в небольшой аксонный холмик и далее в собственно аксон, начальная часть его по толщине почти равна дендритной ветви второго порядка (рис.2).

Густоветвистые древовидные нейроны имеют либо прямоугольное, либо округлое крупное, или средних размеров тело. От сомы отходят 4-6 первичных, толстых дендритных ствола, которые последовательно ветвятся дихотомически; длинные вторичные сегменты постепенно истончаются и также делятся на две более тонкие ветви. Длина дендритов большая, по сравнению со всеми

описанными клетками в этой работе, уступая только ретикулярным клеткам. Шипики на дендритах отсутствуют. Фокус максимального ветвления дендритов четко не выделяется, терминальные ветвления дендрита отсутствуют. Аксонный холмик ясно выражен, но более грубый, чем у короткодендритных клеток. Аксон далеко не прослеживается (рис.3).

Густоветвистые кустовидные гигантские нейроны с округлой, вытянутой или треугольной формы сомой. Пять – семь грубых, мощных прямых коротких первичных стволов дендритов делятся на вторичные и третичные тоже толстые ветви, которые кустятся и густо окружают тело клетки (рис.4). Дистальные концы дендритных ветвей значительно тоньше проксимальных. Фокус максимального ветвления четко выражен и расположен близко к соме. Шипики на дендритах отсутствуют. Густоветвистые кустовидные нейроны среднего размера отличаются от гигантских меньшими размерами сомы. Характеризуются они тем, что стволы проксимальных частей дендритов толстые, иногда очень короткие и распадаются на густой кустик многочисленных волнистых, делящихся тонких ветвей. Вторичные ветви значительно тоньше, первичных сегментов. Шипиков на дендритах нет. Фокус максимального ветвления кустовидных нейронов среднего размера находится также недалеко от тела нейрона. Форма тела этих клеток также может быть как округлой, так и треугольной (рис.5).

Густоветвистые кисточковые клетки имеют небольшую сому, от нее отходят 5-6 толстых гладких дендритных стволов, иногда с плавными изгибами, которые до точки первого деления практически одинакового диаметра. На конце этот ствол несколько утолщается и дает начало многочисленным тонким, извитым ветвям (обычно не делящимся), что напоминает, по характеру ветвления, кисть. У некоторых таких кистей, среди коротких веточек можно наблюдать 1 – 3 более длинные ветви, длина которых может превышать длину других ветвей кисти в 2 – 3 и более раз (рис.6), шипики на дендритах и соме клеток отсутствовали. Фокус максимального ветвления этих клеток выражен четко. Необходимо отметить, что у человека в описываемых ядрах таламуса среди длинноаксонных клеток имеется очень большое количество переходных форм нейронов, сочетающих в себе

признаки (по характеру ветвления дендритов) двух, иногда трех из описанных видов. У одного и того же нейрона, разные дендритные ветви могут иметь ветвления дендритов как у древовидных и кустовидных нейронов, или кустовидных и кисточковых.

Одной из разновидностей короткоаксонных гладкодендритных нейронов являются мелкие клетки с почти округлой сомой, имеют 2-3 гладких бедно ветвящихся дендрита, лишенных шипиков. На дендритах часто имеются варикозные расширения (рис.7 а, стрелки). Характер ветвления дендритов последовательный, но дендритные ветви короткие и их мало. Фокус максимального ветвления дендритов выделить не удастся. Аксон чаще всего начинается от сильно вытянутого участка цитоплазмы, недалеко от сомы делится на две коллатерали, по ходу которых имеются мелкие бусинки или очень короткие веточки с бусинками на концах.

Вторая разновидность мелких короткоаксонных клеток - «лохматодендритные». Нейроны характеризуются большим количеством дендритов (5 – 7). Дендриты более грубые, чем у предыдущего вида, образуют характерные угловатые изгибы, что является основной характерной чертой этой разновидности нейронов. Дендритные стволы извитые и от основного ствола отходят короткие тонкие извитые веточки. На некоторых дендритах имеются шипики с головкой. Все это придает нейронам характерный «лохматый» вид (рис.7 б).

Изученный нейронный состав в вентральном переднем ядре представлен в виде классификационной схемы 1.

Таким образом, идентификация и классификация нейронов по структуре их дендритов показала, что в вентральном переднем ядре таламуса человека существует 2 типа нейронов: длинноаксонные и короткоаксонные. Длинноаксонные включают два класса: густоветвистые и редковетвистые. Редковетвистые нейроны подразделены на виды: ретикулярные и короткодendrитные. Густоветвистые включают виды: древовидные, кустовидные,

кисточковые. Короткоаксонные нейроны таламуса человека включают два вида нейронов: гладкодендритные, «лохматодендритные».

13.2. Вентральное латеральное ядро

Вентральное переднее ядро (VL) ядро имеет специфический рисунок, создаваемый волокнами, входящими из внутренней капсулы или выходящими из нее. Они делят всю клеточную массу на полосы, поэтому наблюдается чередование массы серого вещества и волокон. Рисунок ядра напоминает строение коры мозга, но без деления на слои и направление волокон ядра почти латеро-медиальное. Клетки, расположенные в сером веществе, неравномерно группируются в своеобразные короткие цепочки, следующие вдоль пучков входящих волокон и очень редкие нерегулярные группы. Клетки, формирующие группы и цепочки разные по размерам, но в дорсальной части ядра меньше крупных клеток, а в вентральной части крупные клетки преобладают.

Нейронный состав вентрального латерального ядра, изученный методом Гольджи, оказался в основном сходным с составом вентрального переднего ядра.

Редковетвистые ретикулярные нейроны (рис.8) имеют грубые, толстые, очень длинные дендриты, дихотомически ветвящиеся. Из-за большой длины дендритов ретикулярных нейронов, дистальные концы которых на этом же срезе наблюдать не удавалось. На последующем срезе было много обрезанных концевых дендритных ветвей, явно принадлежащих ретикулярным нейронам. Диаметр дендритных стволов практически не меняется к дистальным концам. Дендриты ретикулярных нейронов в этом ядре ориентированы либо перпендикулярно ходу входящих (выходящих) волокон из внутренней сумки, либо тянутся вдоль пучков и охватывают обширные участки этого ядра.

Редковетвистые короткодендритные нейроны (рис.9) практически не отличаются от таких же нейронов вентрального переднего ядра. От сомы отходят грубые проксимальные части дендритов, которые ветвятся на более тонкие короткие ветви, также ветвящиеся. Участки дендрита, между двумя

последовательно отходящими веточками, короткие. Шипики на дендритах отсутствовали. Дендритное поле, в котором ветвятся дендриты этой клетки, небольшое. Эти нейроны во всех 3 частях ядра не отличаются друг от друга.

Густоветвистые древовидные нейроны (рис.10) имеют более длинные дендритные ветви, чем предыдущий вид нейронов. Первичные проксимальные отростки несколько тоньше, чем у короткодендритных нейронов и не так резко контрастируют по толщине с дендритными ветвями. Последовательное отхождение ветвей от основного ствола – характерная черта этих нейронов. Расстояние между двумя боковыми веточками больше, чем у короткодендритного нейрона. Длиннее и сами дендриты. Шипиков на дендритах не наблюдалось. Фокус максимального ветвления у древовидных нейронов выражен слабо. Дендритное поле, занимаемое дендритами таких клеток большое.

К густоветвистым клеткам относятся и кустовидные нейроны. Их две разновидности: гигантские кустовидные и кустовидные среднего размера.

У кустовидных гигантских (рис.11 а) и кустовидных среднего размера нейронов (рис.11 б) принцип ветвления дендритов одинаков. Разнятся они лишь размерами сомы. Проксимальные отростки дендритов этих клеток толстые. Длина их может быть различной. Недалеко от сомы клетки проксимальные отростки распадаются на многочисленные, повторно делящиеся, более тонкие ветви. Шипиков на дендритах этих клеток не обнаружено. Диаметр проксимального отростка резко отличается от диаметра отходящих от него тонких ветвей. Все три зоны дендритов у кустовидных нейронов выражены хорошо (проксимальная часть, дистальные разветвления и фокус максимального ветвления дендрита). Дендритное поле этих нейронов меньше, чем у древовидных нейронов, но количество дендритных ветвей ветвящихся в нем значительно больше.

Густоветвистые кисточковые нейроны в вентральном латеральном ядре таламуса человека на нашем материале не наблюдались.

Из короткоаксонных клеток (интернейронов) в этом ядре таламуса, как и в выше описанном вентральном переднем ядре, имеется две разновидности – гладкодендритные и «лохматодендритные». Эти нейроны могут быть разного

размера (среднего, мелкого и очень мелкого). Первая разновидность - гладкодендритные (рис.12) - представляет собой клетки с округлой сомой, почти прямыми, гладкими, короткими дендритами. Проксимальная часть дендрита короткая, от нее отходят более тонкие ветви. Принцип ветвления дендритов похож на ветвление длинноаксонных древовидных клеток. У короткоаксонных гладкодендритных клеток на отдельных дендритных ветвях наблюдаются специфические расширения небольшого участка ствола ветви – варикозности (рис.12, стрелки). Варикозности могут располагаться на разных участках дендритных ветвей - непосредственно у проксимальной части, на средних сегментах ветвей и ближе к дистальным ветвям. Варикозности встречаются не часто, но иногда на одной дендритной ветви можно наблюдать две - три, следующих одна за другой через разные промежутки.

Вторая разновидность короткоаксонных нейронов «лохматодендритные» мелкого и среднего размера, чаще с округлой сомой. Дендриты имеют характерный угловато-извилистый вид. На дендритах имеются очень тонкие и короткие извитые веточки, которые тоньше основной ветви. Эти тонкие короткие веточки располагаются неравномерно на дендритах. Ближе к дистальным концам дендритов их больше и они могут повторно делиться. Некоторые из таких веточек заканчиваются расширением, очень похожим на головку шипика. Эти короткие веточки придают дендритам характерный «лохматый» вид (рис.13). У отдельных таких нейронов можно видеть аксоны, которые отходят от сомы клетки очень коротким аксонным холмиком, и недалеко от тела делится на две равнозначные коллатерали, расходящиеся в разные стороны. Коллатерали также повторно делятся. По ходу аксонных коллатералей имеются специфические расширения – бусинки.

Идентификация нейронов по структуре их дендритов на препаратах, импрегнированных серебром по Гольджи и Гольджи-Брайтенбергу показала, что нейроны группируются в 2 типа: длинноаксонный и короткоаксонный. Длинноаксонный тип нейронов включает редковетвистые и густоветвистые клетки. Редковетвистые нейроны подразделены на виды: ретикулярные и

короткодендритные. Густоветвистые включают виды: древовидные, кустовидные. У взрослого человека в вентральном латеральном ядре среди густоветвистых клеток не найдены нами кисточковые нейроны. Короткоаксонные нейроны представлены двумя разновидностями клеток: гладкодендритными и «лохматодендритными» (классификационная схема 2).

13.3. Медиодорсальное ядро

Описывая разновидности клеток медиодорсального ядра на препаратах Гольджи, ядро не будет разбиваться на отдельные части, поскольку каждую описанную ниже разновидность нейронов можно найти в любой части этого ядра.

Основную массу клеток медиодорсального ядра на препаратах, импрегнированных серебром, составляют кустовидные клетки среднего размера. Клеточные тела их очень разнообразны по форме. В этом ядре нейроны двух разновидностей: нешипиковые и шипиковые. Нешипиковые имеют почти овальные или треугольные тела и более тонкие многочисленные нешипиковые дендриты, отходящие от сомы радиально или пучками от углов, если сома треугольной формы (рис.14 а).

Другая разновидность - на дендритах имеет шипики, которые группируются на дендритных ветвях по 2-3 (иногда больше) и располагаются по ходу дендритной ветви через разные по протяженности промежутки (рис.14 б).

Среди средних кустовидных нейронов чаще наблюдаются переходные формы нейронов: например одна часть дендритов соответствует кустовидной разновидности клеток, а вторая древовидной.

Кустовидных клеток с очень крупным (гигантским), угловатым телом и грубыми короткими проксимальными отростками, отходящими радиально от сомы и распадающихся на большое количество дендритных ветвей, меньшего диаметра и разной длины и не имеющих шипиков, в ядре не много (рис.14 в). Лишь по краю ядра (в «узкой полоске» клеток по передне-дорсальной поверхности ядра) можно наблюдать крупные кустовидные клетки, тела которых

вытянуты параллельно поверхности ядра (рис.14 г). Эти клетки иногда располагаются одна за другой, образуя четкий ряд. С противоположных концов сомы таких клеток отходят короткие толстые ветви, сразу же распадающиеся на массу более тонких дендритных ветвей, также делящихся. Дендритные ветви не имеют шипиков. Описанные выше все кустовидные клетки относятся к типу длинноаксонных густоветвистых релейных нейронов.

К этому же типу в медиодорсальном ядре также относятся и древовидные клетки. Это средние и крупные нейроны с разнообразной формой сомы и менее разветвленными дендритами, чем у кустовидных клеток. Их три разновидности.

Нешипиковые древовидные клетки среднего размера имеют небольшое тело, от которого отходят разной длины проксимальные части дендритов, дихотомически делящиеся и образующие более тонкие ветви I порядка, которые в свою очередь делятся последовательно. Боковые ветви отходят через разные по длине отрезки основного ствола дендрита. Такие изящные древовидные клетки встречаются редко (рис.15 а).

У взрослого человека чаще встречаются более крупные, грубые древовидные нешипиковые нейроны (рис.15 б). Сомы их несколько вытянута, неровная. Отходящие проксимальные отростки толстые грубые, неровные. Даже ветви I порядка, отходящие от проксимальных частей дендритов, такие же толстые. Боковые дендриты, отходящие от ветвей I порядка, очень резко отличаются от них. Диаметр боковой ветви резко уменьшается к дистальному концу (рис.15 б). Такие древовидные клетки встречаются в местах массового вхождения (или выхода) пучков волокон в медиодорсальное ядро и располагаются они перпендикулярно входящим (выходящим) пучкам волокон. На сагиттальных срезах медиодорсального ядра их можно наблюдать чаще у передней поверхности ядра и в дорсальной крупноклеточной «узкой полоске» ядра.

В каудальной части медиодорсального ядра наблюдались древовидные клетки с редкими шипиками на соме и на проксимальных отростках (рис.15 в). Дендриты древовидных клеток каудальной части ядра имеют меньшую длину, а, следовательно, меньшее дендритное поле. Эти клетки также грубые толстые,

наблюдаются редкие шипики на соме и проксимальных и близких к ним дендритах. Шипики имеют хорошо сформированную головку.

Среди средних древовидных нейронов наблюдаются переходные формы, дендриты которых бывают очень длинными. Эти нейроны протяженностью своих дендритов схожи со средними ретикулярными клетками, но принцип ветвления дендритов этих клеток соответствует ветвлению древовидных нейронов. Диаметр дендритного ствола у этих нейронов уменьшается к дистальному концу. Последовательное отхождение части дендритных ветвей также говорит о принадлежности этих клеток к древовидным (рис.16, широкая стрелка). Другая же часть дендритных ветвей схожа с ветвлением дендритов кустовидных нейронов (рис.16, стрелки).

Густоветвистых кисточковых клеток, описанных нами ранее в вентральном переднем ядре таламуса, в этом ядре не наблюдалось.

Отличительной чертой медиодорсального ядра от изученных ранее ядер дорсального таламуса человека является наличие в нем клеток, найденных в этом ядре. К таким нейронам относятся среднего размера веретеновидные клетки с полюсным расположением дендритов - двухпучковые. Их 2 разновидности. Одни характеризуются наличием веретеновидного тела, с противоположных концов которого отходят короткие толстые проксимальные участки дендритов, сразу же делящиеся на пучок ветвей (рис.17 а, б). Ветви гладкие, слегка волнистые, шипиков на них нет.

Вторые такие же двухпучковые клетки с большим количеством шипиков. Шипики этих клеток располагаются частоколом на соме клетки и проксимальных участках дендритов, иногда могут быть сгруппированными 3-5 штук (рис.17 в, г). В каудальной части медиодорсального ядра двухпучковые клетки шипиковые и нешипиковые имеют меньшую длину дендритных ветвей и меньшее дендритное поле.

К редко встречающимся клеткам медиодорсального ядра относятся два вида редковетвистых клеток, включающих: короткодендритные нейроны и ретикулярные нейроны.

Редковетвистые релейные короткодендритные нейроны среднего размера, с небольшим числом слабоветвящихся, почти прямых, коротких древовидных дендритов. 3-5 дендритных ветвей от сомы отходят радиально, недалеко от сомы более толстые проксимальные участки дендритов делятся на более тонкие короткие, гладкие ветви. Диаметр дендрита от проксимального участка до дистального, уменьшается. Шипиков на дендритах этих клеток не наблюдалось (рис.18).

Ретикулярные нейроны классической формы. Они встречаются как отдельные нейроны, разбросанные по всему ядру (рис.19 а), отсюда и получили название «рассеянные» ретикулярные нейроны. К классическим относятся и «краевые» ретикулярные нейроны. У одних сома располагается в поверхностном слое ядра, стволы дендритов распластаны по поверхности и направлены перпендикулярно входящим пучкам волокон. У других сома находится в поверхностном слое, от которой дендриты уходят в глубину ядра. Иногда у этих нейронов наблюдаются редкие шипики с головкой, располагающиеся на соме и проксимальных частях дендритов (рис.19 б).

Принцип ветвления дендритов у «рассеянных» и «краевых» нейронов соответствует классическим ретикулярным нейронам типа R1L (Large) с немногими длинными, толстыми, прямыми, практически не ветвящимися дендритами и лишь на конце дендрит может дихотомически делиться. Длина дендритов у этих нейронов значительно больше, чем у всех выше описанных клеток. Проксимальные отростки бывают и очень длинными и короткими, но длина дендритных ветвей от сомы до дистальных концов относительно размера сомы очень большая. Дендриты таких клеток могут отходить от сомы в разные стороны.

Кроме этих ретикулярных нейронов в медиодорсальном ядре есть также ретикулярные нейроны «радиальные», с большим количеством дендритов, расположенных вокруг сомы. Встречаются такие нейроны очень редко. Эти нейроны встречаются в центральной части медиодорсального ядра и принадлежат

к разновидности R2L (рис.19 в). Такие нейроны имеют многочисленные длинные дендритные ветви, охватывающие большую территорию ядра.

Мелкие клетки медиодорсального ядра представлены тремя разновидностями. Первые из них это классические короткоаксонные гладкодендритные нейроны, имеющие характерную округлую форму сомы, от которой отходят гладкие небольшие дендриты. На дендритах по ходу можно видеть небольшие расширения в виде варикозностей (рис.20 а, стрелки). Аксоны этих клеток отходят от сомы небольшим аксонным холмиком, который переходит в собственно аксон. Тонкий аксон недалеко от сомы клетки делится на тонкие коллатерали, которые редко покидают дендритное поле этой клетки. По ходу аксонных коллатералей много очень мелких бусинок.

Вторая разновидность - нейроны с очень извилистыми короткими дендритами, отходящими от сомы. Для дендритов этих нейронов характерны угловатые изгибы по ходу дендрита и очень тонкие извитые боковые веточки разной длины иногда с округлыми головками на концах (рис.20 б). Эти многочисленные тонкие веточки, расположенные на угловатых дендритах, придают клеткам своеобразный неопрятный вид (отсюда и название этих клеток – «лохматодендритные»). Аксонов, непосредственно отходящих от сомы этих клеток, наблюдать не удалось, хотя в пределах дендритов часто можно видеть очень тонкие коллатерали аксонов с бусинками по ходу.

Третья разновидность мелких клеток, встречающаяся в медиодорсальном ядре очень редко, это длиннотендритные биполярные клетки (рис.20 в). От веретеновидной, вытянутой сомы с противоположных концов отходят достаточно длинные иногда волнистые проксимальные части дендритов, делящиеся на ветви более тонкого диаметра. У некоторых клеток длинный проксимальный участок дендрита на конце может быть расширен в виде широкой площадки, отличающейся от обычных дендритных площадок, своими размерами. Они больше (рис.20 в, стрелки). Отходящие от такой площадки дендритные ветви достаточно длинные, извилистые, шипики на них не наблюдались. Аксоны этих клеток отходят от сомы небольшим аксонным холмиком, переходящим в очень

тонкий аксонный ствол, который сразу же у сомы делился на коллатерали такие же тонкие, как и сам аксон.

Выявленные и описанные выше нейроны медиодорсального ядра таламуса взрослого человека густоветвистые и редковетвистые на основании идентичности с клетками млекопитающих были объединены в тип длинноаксонных клеток (см. классификационную схему 3), мелкие нейроны - в тип короткоаксонных клеток. К типу длинноаксонных густоветвистых нейронов относятся 2 разновидности древовидных клеток (шипиковые и нешипиковые); 3 разновидности кустовидных клеток – крупные (нешипиковые), средние клетки (шипиковые и нешипиковые) и клетки, встречающиеся только в медиодорсальном ядре – двухпучковые шипиковые и нешипиковые. К этому же типу - длинноаксонных, но редковетвистых нейронов, относятся короткодендритные и ретикулярные клетки.

Второй тип клеток – короткоаксонный (интернейроны) включает три вида: гладкодендритные нейроны, «лохматодендритные» и найденные нами только в медиодорсальном ядре таламуса – длиннотендритные нешипиковые.

Таким образом, идентификация нейронов по структуре их дендритов позволила разделить нейроны на густоветвистые и редковетвистые, а на основании их сходства с нейронами млекопитающих отнести их к двум типам: длинноаксонные и короткоаксонные.

13.4. Передние ядра: переднее вентральное, переднее медиальное, переднее

дорсальное

Переднее вентральное (антеровентральное AV) ядро

Переднее вентральное ядро (AV) это самая выступающая часть передней поверхности таламуса человека и самое крупное ядро передней группы ядер таламуса

На препаратах, импрегнированных серебром, было выявлено несколько разновидностей нейронов: ретикулярные клетки среднего размера (рис.21 а) они

характеризуются грубыми толстыми, слегка волнистыми, широко расходящимися в стороны дендритными ветвями, отдельные из которых дихотомически ветвятся. Ветви второго и третьего порядка отсутствуют. Дендриты нейронов длинные (относительно размера тела клетки) и охватывают большую территорию. Ретикулярные клетки этого ядра интересны тем, что сома клеток не очень большая как у классических ретикулярных нейронов, но при внимательном рассмотрении этих клеток видно, что проксимальные отростки их очень толстые на значительном расстоянии от сомы. Создается впечатление, что часть сомы перераспределилась в проксимальные отростки.

Короткодендритные (рис.21 б) - это клетки с короткими, гладкими, относительно прямыми дендритами, отходящими от короткой, толстой проксимальной части дендрита. Эти клетки имеют 3-5 дендритные ветви, у которых имеются более тонкие ветви второго и третьего порядка. Сегменты основной дендритной ветви, между отходящими двумя боковыми также короткие. Характер ветвления дендритов – последовательный, т.е. одна боковая дендритная ветвь делится, давая другую боковую ветвь. Территория, охватываемая дендритами, небольшая, по сравнению с описанными выше клетками. Эти две разновидности нейронов согласно классификации, разработанной Т.А.Леонтович для животных (1978г.) могут относиться только к длинноаксонным редковетвистым клеткам.

Древовидные клетки переднего вентрального ядра имеют слегка волнистые дендриты, отходящие боковые ветви имеют последовательное ветвление. Длина сегментов между отходящими боковыми ветвями иногда бывает большой. Фокус максимального ветвления выделить не удастся (рис.22). Аксон начинается от сомы аксонным холмиком, переходящим в собственно ствол аксона. Диаметр аксона практически равен диаметру дендритной ветви третьего порядка, но по ходу аксона располагаются очень мелкие бусинки (рис.22, ак.).

Среди кустовидных клеток редко встречаются гигантские нейроны. Они с крупным телом и толстыми проксимальными отростками, от которых отходит масса тонких дендритных, достаточно длинных, ветвей, которые повторно

делятся. Фокус максимального ветвления расположен близко к соме. Дендритные ветви распространяются на большое расстояние, захватывая значительную территорию (рис.23 а).

Кустовидные клетки среднего размера имеют короткие и толстые проксимальные отростки, отходящие от сомы. Непосредственно у сомы они распадаются на более тонкие дендритные ветви, которые в свою очередь также делятся. Дендритное поле этих клеток значительно меньше, чем у вышеописанных гигантских кустовидных клеток (рис.23 б). Шипиков на дендритных ветвях кустовидных клеток в этом ядре нет.

В переднем вентральном ядре (AV) человека типичных форм кисточковых клеток, как в вентральном переднем (VA) не наблюдалось. В этом ядре есть очень интересные переходные кисточковые клетки. Такие нейроны составляют основную массу клеток AV ядра. От сомы клетки отходят, иногда довольно толстые, проксимальные отростки, конец которых имеет расширенную площадку или культю и от нее в разные стороны отходят тонкие ветви разной длины (рис.24, стрелки). Не все проксимальные отростки у одной и той же клетки имеют подобное строение. У переходных кисточковых клеток отдельные дендритные ветви приближаются по своему строению к кустовидным (рис.24, левый верхний рисунок, двойная стрелка), или к древовидным нейронам (рис.24, левый нижний рисунок, короткая широкая стрелка). Древовидные нейроны, обе разновидности кустовидных и переходные кисточковые нейроны относятся к длинноаксонным густоветвистым клеткам.

В этом ядре короткоаксонные клетки также двух разновидностей: гладкодендритные, имеющие редкие варикозности на своих дендритах (рис.25 а, стрелки). Характер ветвления дендритов этих клеток, как и у древовидных нейронов, но сами дендриты значительно короче дендритов древовидной клетки. Аксоны некоторых таких нейронов очень близко к соме делятся на две коллатерали и расходятся в противоположные стороны. Тонкие стволы коллатералей по ходу имеют расширения в виде бусинок.

Вторая разновидность короткоаксонных клеток - «лохматодендритные», эти нейроны имеют длинные тонкие выросты и типичные шипики на своих дендритах. Дендриты этих клеток имеют характерные угловатые ветви. Таких дендритных ветвей нет больше ни у одной разновидности клеток (рис.25 б). Аксоны этих клеток недалеко от сомы делятся на коллатерали (рис.25 б, ак.). Аксоны короткоаксонных клеток обычно ветвятся в пределах своего дендритного поля.

Двухпучковые нейроны были выявлены иммуногистохимическим методом и описываются в разделе 4.4.

Все, выявленные и описанные выше, нейроны переднего вентрального ядра представлены в классификационной схеме 4.

Таким образом, нейронный состав ядра характерен для переключающих ядер дорсального таламуса и содержит такие же клетки, что и вентральное переднее, вентральное латеральное и медиодорсальное ядра.

Переднее медиальное ядро

Переднему медиальному (антеромедиальному) ядру (АМ) во всех, доступных нам печатных работах (см. обзор литературы), уделяется очень мало внимания. Обычно рассматривают комплекс ядер – антеровентрального и антеромедиального, как у животных, так и у человека. Между тем, при резке материала в сагиттальной проекции, антеромедиальное ядро у взрослого человека хорошо просматривается как самостоятельная структура. С медиальной стороны таламуса расположено обособленное ядро. Это ядро резко отличается по своему виду и границам от переднего вентрального ядра. Оно не очень большое по размерам и несколько вытянуто в дорсо - вентральном направлении. В дорсальной части оно несколько расширено. Это ядро, в своей средней и вентральной части, по ширине практически одинаково, но немного уже, чем в дорсальной, поэтому форма ядра напоминает спортивную булаву.

Исследование препаратов, импрегнированных серебром по Гольджи показало, что в ядре есть нейроны, относящиеся к редковетвистым нейронам. Их 4 разновидности. Две - относятся к ретикулярным нейронам, а другие две разновидности – к короткодендритным клеткам.

Ретикулярные нейроны с длинными, толстыми, почти прямыми дендритами, отдельные ветви которых дихотомически делятся, разнятся лишь размерами сом. У одних клеток крупные тела, у других - средних размеров. Такие клетки относятся к редковетвистым ретикулярным нейронам R1L и R1m соответственно. Нейроны с крупными телами и с большим размахом дендритов располагаются у поверхности по краю ядра (рис.26).

Ретикулярные клетки среднего размера наблюдаются в самом ядре. Принцип ветвления дендритов средних ретикулярных нейронов похож на ветвление дендритов крупных ретикулярных нейронов. Ретикулярных клеток в ядре не много.

К редковетвистым клеткам переднего медиального ядра относятся короткодендритные клетки. Их две разновидности. У одной – тело клетки среднего размера, с отходящими от него толстыми проксимальными отростками, от которых отходят более тонкие короткие гладкие дендритные ветви (рис.27 а). Вторая разновидность короткодендритных нейронов имеет мощные грубые крупные тела, иногда округлые, но чаще полигональной формы (рис.27 б). Короткие толстые проксимальные отростки распадаются на тонкие ветви дендритов, которые имеют шипики. Шипики разные – есть классические шипики с хорошо оформленной головкой, но есть и в виде палочек. Расположены они на ветвях дендритов ближе к проксимальным концам. У отдельных нейронов наблюдается сочетание шипиковых дендритных ветвей и гладкоствольных. Дендритные поля, образуемые дендритами нейронов первой и второй разновидностями короткодендритных нейронов приблизительно одинаковые (рис.27 а, б).

Древовидные нейроны (рис.28) в этом ядре имеют округлую сому средних размеров. Дендриты (не всегда) начинаются короткой проксимальной частью (она

может быть и длинной), которая делится и затем опять происходит последовательное деление ветвей. Длина участков дендритного ствола, между двумя отходящими дендритными ветвями, разная. Дендритное поле, которое образуют дендриты этих клеток значительно больше, чем у короткодендритных клеток, но меньше, чем у крупных ретикулярных клеток.

Кустовидные клетки переднего медиального ядра также двух разновидностей: у одних клеток более крупные тела полигональной формы, от которой отходят короткие, толстые проксимальные отростки, распадающиеся на многочисленные многократно делящиеся дендритные ветви (рис.29 а). У этих клеток хорошо выражен фокус максимального ветвления дендритов, находящийся недалеко от сомы клетки. Дендритное поле, образуемое дендритными ветвями немного меньше, чем у древовидных клеток.

Вторая разновидность кустовидных клеток – шипиковые. Это несколько измененные клетки (рис.29 б) Их скорее можно отнести к переходным (или преобразованным) нейронам. Эти клетки имеют несколько вытянутое тело, иногда до веретеновидной формы (рис.29 в). От сомы отходят короткие (иногда более длинные) проксимальные части толстых дендритов, которые рядом с сомой распадаются на куст более тонких и достаточно длинных дендритных ветвей, которые также делятся. Особенностью этих клеток является наличие на тонких дендритных ветвях многочисленных шипиков с головкой.

Из мелких клеток в переднемедиальном ядре встречаются две разновидности нейронов. Одни нейроны с небольшой округлой сомой, от которой отходят прямые или слегка волнистые, бедно ветвящиеся, дендритные ветви. Дендриты этих клеток к дистальным концам имеют меньший диаметр, чем проксимальные части. На некоторых дендритных ветвях имеются единичные варикозные расширения (рис.30 а, стрелки).

Вторая разновидность клеток – это «лохматодендритные» клетки. Мелкие клетки с округлой сомой, от которой отходят немногочисленные короткие проксимальные отростки дендритов, с тонкими извитыми, угловатыми дендритными ветвями. От этих дендритов неравномерно отходят тонкие извитые

боковые веточки, на концах которых есть расширение в виде головки. Эти боковые веточки более длинные, чем типичные шипики. Иногда на дендритных ветвях этих клеток можно наблюдать и шипики с головкой (рис.30 б).

Все обнаруженные и описанные выше нейроны отражены в классификационной схеме переднего медиального ядра (классификационная схема 5).

Переднее дорсальное (антеродорсальное) ядро

Переднее дорсальное (AD) ядро вытянуто по дорсальной поверхности таламуса в передне-каудальном направлении и имеет небольшую протяженность.

На препаратах, импрегнированных серебром, найдены все разновидности двух типов нейронов, кроме типичных кисточковых клеток. Длинноаксонные крупные ретикулярные клетки R1L типичны. Их дендриты имеют прямые или слегка волнистые, толстые, практически не ветвящиеся ветви, диаметр которых мало меняется к дистальным концам. Ветви дендритов иногда дихотомически делятся, но чаще на срезе они обрезаны в силу того, что длина дендритных ветвей настолько большая, что дистальные части дендритов оказываются на следующих срезах. Размах дендритных ветвей ретикулярных клеток большой и охватываемая ими территория (дендритное поле) тоже большое, но таких клеток единицы. Показанные на рис.31 ретикулярные клетки относятся к разновидности средних нейронов R1m. Эти нейроны по характеру ветвления дендритов идентичны крупным нейронам, но размер сомы несколько меньше и дендриты короче.

Короткодендритные нейроны имеют средние размеры сомы. Отходящие от сомы короткие проксимальные части дендритов толстые, от них отходят более тонкие дендритные ветви, которые в свою очередь последовательно делятся еще раз. Разветвленность дендритов у этих клеток не большая. Территория, которую занимают дендритные ветви у этих клеток, также небольшая (рис.32). Ретикулярные и древовидные клетки относятся к редковетвистым нейронам.

Тела древовидных нейронов среднего размера, могут быть округлой, вытянутой и почти прямоугольной формы (рис.33). Нейроны с прямоугольной формой сомы (рис.33, верхняя клетка) можно наблюдать у поверхности ядра. Дендриты таких клеток отходят от углов сомы и распластаны параллельно поверхности ядра.

Дендритные ветви древовидных нейронов начинаются более толстыми (по сравнению с остальными ветвями этой же клетки) проксимальными частями дендритов, радиально отходящими от сомы, от которых отходят ветви более тонкие и последовательно делящиеся. Шипиков на их ветвях не наблюдалось. Территория, которую занимают дендриты этих клеток, больше, чем у короткодендритных нейронов, но всегда меньше, чем у описанных выше ретикулярных клеток.

Кустовидные нейроны (рис.34 а, б, в) в переднем дорсальном ядре имеют разные по форме и размерам тела: треугольной (рис.34 а), с вытянутой сомой параллельно поверхности ядра (рис.34 б, верхняя клетка) и почти округлой. Кустовидные нейроны в этом ядре, в основном, средних размеров, но могут встречаться нейроны и с крупными телами (рис.34 в, нижняя клетка). Уплощенно-вытянутые тела кустовидных нейронов встречаются у поверхности ядра (рис.34 б). Тело и часть дендритов нейронов вытянуты параллельно поверхности, но основная масса дендритных ветвей направлены в ядро. Ближе к середине ядра, у кустовидных нейронов дендритные ветви отходят радиально от сомы. Толстые проксимальные части дендритов отходят от сомы и распадаются на многочисленные тонкие дендритные ветви, также ветвящиеся. У этих клеток хорошо определяется фокус максимального ветвления дендритов, который расположен у этих клеток близко к соме нейронов. Территория, занимаемая дендритами (дендритное поле) у кустовидных клеток почти такая же, как и у древовидных нейронов, но общая разветвленность клетки выше, чем у древовидных. Средние и крупные древовидные и кустовидные нейроны относятся к нейронам густоветвистым.

Кисточковые нейроны в этом ядре у взрослого человека не найдены. Все, описанные выше, нейроны относятся нами к длинноаксонным релейным нейронам.

Помимо длинноаксонных клеток в исследуемом ядре имеются и короткоаксонные клетки: мелкие и очень мелкие клетки. Их две разновидности: гладкодендритные и «лохматодендритные». У обеих разновидностей клеток размер тела клеток может быть мелким и очень мелким. От сомы отходят чаще две- три (до пяти) проксимальных частей дендритов, делящихся на дендритные ветви, по ходу которых на отдельных ветвях видны варикозные расширения (рис.35, стрелки). Эти клетки относятся к гладкодендритным нейронам.

Вторая разновидность - «лохматодендритные» клетки. Тела этих нейронов двух размеров – мелкие и среднего размера. Дендриты же этих нейронов можно охарактеризовать как угловато-извитые с большим количеством также извитых боковых веточек, а иногда характерных шипиков с головкой, или просто коротких палочек. На дендритных ветвях боковые веточки и шипики располагаются неравномерно: где гуще, где реже и через разные промежутки между ними (рис.36). Обнаруженные и изученные в этом ядре нейроны сведены в классификационную схему 6.

Таким образом, в клеточном составе трех передних ядер можно наблюдать три вида нейронов постоянных - древовидные, кустовидные и переходные. Двухпучковые нейроны присутствуют в переднем вентральном и переднем дорсальном ядрах, тогда как кисточковые обнаружены только в переднем вентральном ядре.

Глава 2. Особенности строения и нейронная организация ретикулярного ядра вентрального таламуса, прилежащего к ядрам дорсального таламуса

Ретикулярное ядро (в литературе - n.R, или n.Ret) таламуса человека – это разного размера «островки» клеточных масс среди проходящих волокон, входящих в таламус или выходящих из него. «Островки» серого вещества имеют неправильную отросчатую форму. Вытянутые участки их направлены и в сторону соседних таких же островков, как бы соединяясь между собой, и в сторону передних ядер таламуса.

При исследовании материала на препаратах, импрегнированных серебром выделялись три части ядра: дорсальная, средняя (на сагиттальных срезах - передняя) и вентральная, которая рассматривалась вместе с зоной incerta, поскольку определить границу между ними не удалось.

Дорсальная часть ретикулярного ядра содержит довольно крупные нейроны. Крупные ретикулярные нейроны типа R1L (Large) имеют небольшое число длинных, толстых, прямых, слабо ветвящихся дендритов. Дендриты широко и редко ветвятся на большой территории (рис.37 а, б). Особенностью данной части ретикулярного ядра является наличие у некоторых из описанных ретикулярных нейронов типа R1L, многочисленных палочковидных шипикоподобных выростов на соме и проксимальных дендритах. Палочковидные выросты на соме расположены частоколом. На дендритах они сгруппированы по 2-5 (иногда больше) выростов и распределены по ходу дендрита не равномерно, а через промежутки разной длины (рис.37 б).

Крупные ретикулярные нейроны R2L, имеют большее число ровных, или чуть волнистых, дендритных ветвей и меньшую длину дендритов (рис.38). Для дендритов обоих типов ретикулярных клеток характерно дихотомическое ветвление ближе к дистальному концу дендрита. Аксоны этих клеток начинаются небольшим аксонным холмиком чаще от сомы или от основания проксимальной части дендрита и почти сразу же теряются в отростках других клеток.

В средней части ретикулярного ядра крупные ретикулярные клетки R1L и R2L типичные, без шипиков, но у некоторых из них дистальные концы отдельных ветвей имеют единичные шипикоподобные выросты. Ретикулярные нейроны R2L средней части характеризуются более укороченной проксимальной частью первичных сегментов дендритов и более длинными вторичными и третичными ветвями.

В вентральной части ретикулярного ядра таламуса крупные ретикулярные нейроны R1L имеют немногочисленные прямые лучистые и очень длинные дендриты, которые ветвятся на большой территории. У дендритов таких нейронов претерминальные ветви наблюдать удается нечасто. Отдельные дендриты некоторых нейронов R1L имеют редкие шипикоподобные выросты. Крупные ретикулярные нейроны R2L вентральной части типичны.

Во всех отделах ретикулярного ядра таламуса человека среди описанных выше клеток имеются клетки среднего (middle) и малого (small) размера, характер ветвления дендритов которых идентичен ветвлению дендритов нейронов R1L и R2L.

Редковетвистые ретикулярные нейроны среднего размера R1m, как и крупные ретикулярные клетки R1L, имеют лучистые дендриты, расходящиеся в разные стороны, диаметр которых мало меняется к дистальным концам. Длина дендритов нейронов R1m небольшая. У таких клеток не наблюдалось дихотомического ветвления у дистальных концов дендритов (рис.39 а). Дендритное поле этих клеток меньше, чем крупных ретикулярных клеток R1L.

Редковетвистые ретикулярные нейроны среднего размера R2m с характером ветвления дендритов, как и у крупных ретикулярных нейронов R2L, отличаются от вышеописанных крупных клеток меньшим размахом дендритных ветвей, меньшим дендритным полем. Дендриты клеток R2m могут быть, как с шипикоподобными выростами (рис.39 б), так и без них (рис.39 в). Немногочисленные палочковидные, шиповидные выросты на отдельных ветвях, располагаются ближе к дистальным концам и иногда группируются по несколько выростов близко друг к другу (рис.39 б).

Мелкие редковетвистые ретикулярные клетки R1s (рис.40 а) с характером ветвления дендритов по типу R1L имеют небольшое веретеновидное тело, от которого отходят немногочисленные дендритные ветви. Дендриты гладкие, толщина ветви почти одинакова от проксимального участка, до дистального. Отдельные ветви дихотомически ветвятся. Размах дендритных ветвей небольшой и дендритное поле значительно меньше, чем у ретикулярных клеток описанных выше крупных и средних.

Мелкие редковетвистые ретикулярные клетки R2s, с ветвлением дендритов по типу R2L, имеют большее число дендритных ветвей, отходящих от сомы, чем у мелких R1s (рис.40 б). Короткая проксимальная часть дендритов, отходящих от тела, делится на 2-3 длинные (относительно размеров тела) ветви, которые расходятся в стороны и практически больше не делятся. Эти ветви гладкие. Размах дендритов невелик и соответственно небольшое дендритное поле.

У густоветвистых нейронов (в научной литературе - мультиполярные) в дорсальной, средней и вентральной частях ретикулярного ядра, наблюдается разнообразная форма сомы. От тела отходят многочисленные дендриты, толстые проксимальные стволы их распадаются на более тонкие ветви сразу у тела клетки. Эти клетки также двух видов (рис.41 а, б): у первого вида нейронов (рис.41 а) дендриты имеют большое количество шипикоподобных выростов, чаще всего располагающихся на проксимальных ветвях и вплоть до ветвей второго порядка, как бы концентрируясь возле сомы клетки. Лишь у единичных дендритных ветвей на дистальных концах можно наблюдать небольшое количество таких же выростов. Шипикоподобные выросты на дендритах разнообразны: в виде бугорков, палочек и единичных шипиков с головкой. Палочковидные выросты располагаются на ветвях дендритов неравномерно, чередуясь с единичными шипиками с головкой, или с шипиками в виде бугорков. Бугорки чаще сгруппированы по два, располагаясь то по одну сторону дендритной ветви, то по другую.

У второго вида густоветвистых нейронов (рис.41 б) шипикоподобные выросты на дендритах отсутствуют, но иногда на одной или двух ветвях можно

видеть единичные такие выросты. По другим структурным признакам не удалось подметить различия между этими двумя видами клеток.

Аксоны густоветвистых клеток могут начинаться от сомы типичным аксонным холмиком или от основания проксимальной ветви дендрита или от ветви второго порядка. В этом случае, аксонный холмик короткий и резко переходит в собственно аксон. Аксон тоньше дендритных ветвей и имеет бусинковидные расширения по ходу. Иногда у такого аксона, также по ходу, можно видеть небольшие площадковидные расширения. До терминальных ветвлений аксоны проследить не удалось.

Нейроны ретикулярного ядра, выявленные методом Гольджи, показаны в классификационной схеме 7, где видно, что только три разновидности нейронов ретикулярного ядра таламуса человека имеют шипикоподобные выросты – это некоторые крупные редковетвистые нейроны R1L, часть нейронов средних редковетвистых R2m, с ветвлением дендритов аналогичным таковому у крупных нейронов R2L и часть густоветвистых нейронов (мультиполярных).

Ретикулярное ядро таламуса человека можно представить своеобразной сетью, которая окутывает и пронизывает таламические ядра. Узлами своеобразной сети (решетки) ретикулярного ядра таламуса человека являются клеточные островки, в которых могут присутствовать нейроны всех разновидностей. От тел крупных нейронов R1L, расположенных в «островках» и по ходу их вытянутых участков, отходят длинные дендритные ветви, расходящиеся нередко в четырех направлениях. Эти ветви образуют своеобразный остов сети. Их длинные дендриты формируют дендритные пучки, тянущиеся от одного клеточного «островка» (узла) к другому. В этих пучках по их ходу могут располагаться дополнительно крупные клетки R1L и R2L (рис.37, 38), густоветвистые клетки (рис.41), средние ретикулярные R2m (рис. 39 б, в), мелкие ретикулярные R2s (рис. 40 б) и большое количество не идентифицированных аксонов. Такие пучки изредка пересекаются (косо или перпендикулярно) редковетвистыми ретикулярными средними R1m (рис.39 а) и мелкими нейронами R1s (рис. 40 а), ветвление дендритов которых как у крупных

нейронов R1L. Они как бы объединяют дендритные стволы, входящие в пучок, выполняя видимо, какую-то специфическую функцию. В этих пучках, да и в клеточных островках, находящиеся здесь клетки следуют одна за другой короткими цепочками, но иногда, в узлах можно наблюдать группы нейронов, отделенные от других клеток поясом глии.

Таким образом, полученные морфологические данные о клеточном составе ретикулярного ядра таламуса человека, прилежащего к передним ядрам таламуса, показали, что нейронный состав его более разнообразен, чем был описан ранее у животных и человека. Помимо классических крупных редковетвистых нешипиковых ретикулярных нейронов типа R1L и R2L с очень длинными дендритами, у человека обнаружены такие же крупные ретикулярные нейроны с шипикоподобными выростами на соме и проксимальных дендритах. Описаны также редковетвистые средние и мелкие ретикулярные нейроны с более короткими дендритами, но по характеру ветвления дендритов соответствующих крупным ретикулярным клеткам с длинными дендритами и густоветвистые нейроны с шипиками и без них. Изложен принцип формирования ретикулярной сети в исследуемом ядре таламуса человека.

Глава 3. Организация нейронов в структурные единицы в ядрах дорсального таламуса человека

Большое значение для понимания работы мозга может иметь исследование принципов структурного объединения нейронов в структурно-функциональные единицы - модули в подкорковых структурах. Чрезвычайно важным представлялось выяснить, имеются ли такие интегративные единицы модули в исследуемых ядрах таламуса человека. Изучался тот постоянный минимальный набор клеток на препаратах Гольджи, а затем он был найден и на препаратах, окрашенных по Нислю и Клювера-Баррера, который мог бы обеспечить обработку поступившей информации в таламические ядра.

При рассмотрении модулей таламических ядер, основное внимание было направлено на рецептивную часть нейронов – дендриты, поскольку самая различная информация приходит именно к этой части нейрона и как следствие, на дендритах возникают градуальные процессы, пространственное и временное взаимодействие этих процессов, проведение нервного импульса к соматической клетке. Именно на дендритах разыгрываются дивергентно-конвергентные и сериальные отношения, убедительно показанные разными авторами в электронной микроскопии.

Во всех исследуемых ядрах дорсального таламуса, описанных выше, нейроны в них располагаются особым образом. Они собраны либо в группу, либо в цепочку. Такая организация нейронов не случайная. Она повторяется во всех ядрах таламуса.

Изучение нейронной организации ядер дорсального таламуса методами серебрения позволило нам выявить определенные скопления клеток в виде небольших групп (от 3 до 8-11 клеток) и цепочек, в которых дендритные разветвления нейронов образуют многочисленные переплетения между собой. Дендриты близ стоящих тел нейронов в группе чаще направлены к центру этого скопления. В цепочке часть дендритов нейрона направлена к дендритам рядом стоящего нейрона и их дендриты также переплетены. На препаратах,

импрегнированных серебром и группы, и цепочки, как правило, окружены участком просветления. Это позволило предположить, что нейроны, собранные подобным образом воедино могут быть структурной единицей - модулем исследуемых ядер. Почему же название модуль наиболее подходящее для этих образований? Во-первых, потому, что это своеобразные строительные элементы, выстраивающие всю мозаику ядер (да и мозга в целом), а во - вторых, они способны совершать сложнейшую обработку информации, поступающую к каждому отдельному нейрону, входящему в группу или цепочку. Эти структурные единицы-модули бывают простыми и сложными. Простые клеточные модули названы нами первичными структурными модулями, или модулями I порядка интеграции нейронов, которые характеризуются единым принципом объединения.

На препаратах, окрашенных по Нислю или Клюверу-Баррера, в цепочечном модуле нейроны следуют один за другим, протяженность их небольшая. Встречаются цепочки от 3 до 8 и более клеток (рис.42 ⁽¹⁾), а на препаратах, окрашенных по Клюверу - Баррера (на клетки и волокна) видно, что эти цепочки отделены от себе подобных пучками волокон и глией.

На препаратах, импрегнированных серебром, в ядрах таламуса, цепочечные модули, чаще всего, состоят из средних кустовидных нейронов (рис.42 ⁽²⁾), но могут состоять из кустовидных и древовидных клеток (рис.43) с редким включением ретикулярных клеток, что наблюдается в вентральном латеральном ядре. Дендриты нейронов по ходу цепочки переплетаются друг с другом, а боковые ветви также могут дотягиваться до дендритов нейронов либо рядом идущей цепочки, либо до дендритов нейрона, входящего в группу. Чаще «объединяющими» клетками параллельно расположенных цепочек нейронов являются древовидные, но могут быть и ретикулярные клетки. Один вариант такого «объединения» - древовидная клетка, входящая в состав одной из цепочек, расположенных между двух пучков волокон, своими дендритами может переплетаться с дендритами нейронов, входящих в состав цепочек, следующих непосредственно по краю обоих пучков проходящих волокон. В этом случае она

является составляющей одной из цепочек. Древовидная клетка может располагаться непосредственно в пучке волокон и переплетаться своими дендритами с нейронами соседних цепочек, идущих вдоль пучка и тогда ее трудно отнести к какой-либо цепочке. Дендриты ретикулярной клетки могут распространяться на большие расстояния, проходя несколько пучков волокон и взаимодействовать с нейронами удаленных цепочек. Ярким представителем цепочечной модульной организации ядра является вентральное латеральное ядро (рис.42). В этом ядре цепочки нейронов сопровождают пучки волокон, входящие (или выходящие) из внутренней капсулы. По ходу пучков волокон тянутся цепочки нейронов разной длины. Цепочки, следующие одна за другой, по ходу пучка волокон и разделены друг от друга глиальным прослойкой, или пучком волокон. Интересны взаимодействия короткоаксонных нейронов с цепочечным модулем (рис.43). Стоящая рядом с цепочкой короткоаксонная клетка, (на рисунке – «лохматодендритная», - пунктирная стрелка) своим аксоном «опутывает» дендриты всех нейронов, входящих в цепочку, как бы осуществляя «контроль» над цепочечным модулем.

На препаратах, окрашенных по Ниссля и Клюверу-Баррера, группы неидентифицированных клеток, составляющих групповой первичный структурный модуль, также изолированы друг от друга достаточно широкой прослойкой глии, или сосудом, или пучками волокон (рис.44 а, б, в). При внимательном рассмотрении таких групп нейронов видно, что клетки, входящие в группу, могут иметь одинаковый размер тел (рис.44 в). Иногда, в составе такой группы, можно видеть 1-2 мелкие клетки (рис.44 а, стрелка) или одну крупную (рис.44 б), но могут быть групповые модули сложные, с добавочной небольшой группой клеток из 2-4 нейронов. Ярким представителем таких неоднородных групповых модулей может служить ассоциативное медиодорсальное ядро.

Под первичным структурным модулем подкорковой структуры (равно как и коры головного мозга) понимается такая структурная единица, которая включает в себя минимальную организацию нейронов (группу или цепочку), с их отростками и связями, трофической глией и сосудами и отделенную от другой

такой же единицы стенками, состоящими из поля глиальных клеток и (или) мелких пучков волокон и способную произвести суммированную обработку поступившей к ней информации.

Первичные структурные модули с неидентифицированными клетками (окраска методом Ниссля и Клювера-Баррера) исследуемых ядер дорсального таламуса отвечают определенным критериям: 1) - основная масса групп и цепочек состоит из тел клеток почти одинакового размера, но могут встречаться модули с разными (по размеру клеточных тел) нейронами; 2) - число клеток, входящих в структурный модуль, различно (от 3 до 8, редко более); 3) - группа и цепочка отделены от себе подобных, либо широкой глиальной прослойкой, либо волокнами, но могут отделяться и сосудами; 4) - тела клеток в первичном структурном модуле чаще сближены и расположены, в основном, на расстоянии 1 – 1,5 клеточного тела друг от друга, иногда ближе, или дальше друг от друга, но всегда такая группа клеток располагается одиноко в глиальном поле.

На препаратах, окрашенных по Гольджи, к четырем описанным выше критериям добавляется 5) – дендриты, близ стоящих нейронов в группе направлены к центру и переплетены, а в цепочке, часть дендритов направлена к дендритам рядом стоящих нейронов и также переплетены.

Исследование препаратов ядер дорсального таламуса, импрегнированных серебром показало, что первичные структурные единицы - модули состоят из различного числа клеток. В основном из одного вида клеток (рис.45 а, б, в, г), чаще из кустовидных нейронов, но могут быть и смешанные группы (рис.46 а, б) – кустовидных и двухпучковых, или кустовидных и гладкодендритных, но такие модули встречаются редко. Простые групповые модули могут быть «объединены» цепочкой нейронов (рис.47). Глиальные клетки (чаще олигодендроглия) могут тесно прилегать к нейронам модуля (рис.45 б, стрелка). Помимо кустовидных нейронов клеточная группа может состоять и из одних только древовидных клеток или сочетания древовидных и кустовидных (рис.48). Дендриты клеток, входящих в группу, чаще всего, переплетены. Простые групповые первичные структурные модули могут быть объединены в более сложные и состоять из двух

или трех простых групп (рис.49). В сложных модулях, «объединяющая» одна и та же клетка может принадлежать сразу обеим группам, или две группы, расположенные на достаточно близком расстоянии, могут переплетаться своими дендритами. Такие образования также отделены от других модулей прослойкой глии, иногда довольно широкой.

Редко можно наблюдать, что отдельно стоящая гигантская кустовидная клетка своими дендритами «дотягивается» и переплетается с дендритами клеток, которые входят в состав разных близ стоящих групп (рис.50 а, б, в). Иногда можно видеть, что «объединяющей» клеткой близ стоящих групп и цепочек может быть ретикулярная клетка среднего размера (рис.50 г).

Общая картина ядер на срезах, импрегнированных серебром, очень похожа на «сеть» с узлами из сильно импрегнированных крупных объединений модулей (рис.51). Исследование этих крупных образований при большем увеличении микроскопа показало, что они состоят из сложных комплексов групповых и цепочечных модулей (рис. 52 а, б). Сложные комплексы включают много простых и сложных групповых модулей, описанных выше и которые могут быть расположены под разными углами друг к другу. Цепочечные же модули, следуя в разных направлениях, выстраивают остов «сети» и являются «связующим звеном», объединяя групповые модули, или сложные комплексы из них, но могут и сами взаимодействовать между собой.

Таким образом, как показало исследование релейных ядер дорсального таламуса, нейроны в ядрах распределены не хаотично, а организованы в специфические образования в виде групп и цепочек, существующих обособлено. Количество входящих в них нейронов различно. Большинство групповых и цепочечных структурных единиц - модулей образованы густоветвистыми кустовидными нейронами среднего размера. Модулей, в состав которых входят, помимо кустовидных, другие нейроны, немного. Первичные структурные единицы - модули, объединяясь, образуют более крупные образования – конгломераты. Отдельно стоящие гигантские и крупные кустовидные нейроны, в

свою очередь, являются «объединяющими» для нескольких крупных образований из первичных структурных модулей.

Глава 4. Структурно-иммуно-гистохимическая идентификация клеток ядер таламуса человека

Выявление специализированных систем нейронов, которые могут обеспечивать работу мозга, является одной из задач по изучению принципов морфо-биохимической организации мозга человека. Идентификация нейронов иммуногистохимическими методами и сопоставление их с морфологическими типами, хорошо изученными нами классическим методом Гольджи, позволит отнести их к определенному морфотипу клеток и определить занимаемое ими место в нервной системе.

4.1. NADPH-d позитивные клетки ядер дорсального таламуса и ретикулярного ядра вентрального таламуса человека

Исследование ядер дорсального таламуса: 3 передних – переднего вентрального (AV), переднего медиального (AM), переднего дорсального (AD), 2 моторных - вентрального переднего (VA), вентрального латерального (VL), медиодорсального (Md) и прилежащего к ним ретикулярного ядра (n.R) и внутренней капсулы (сар. Int), показало, что во всех ядрах присутствуют единичные NADPH-d позитивные клетки двух типов: длинноаксонные и короткоаксонные. Первые характеризуются наличием веретеновидной или угловатой формой тела, крупного и среднего размера и почти прямых, немногочисленных и очень длинных (относительно размера тела клетки) редко ветвящихся дендритов. Дендриты начинаются от тела клетки в виде ее суживающегося выроста и затем переходят в собственно дендрит, диаметр которого меняется мало. Ближе к терминальным концам отдельные ветви дихотомически делятся. Основные стволы дендритов широко, но очень редко ветвятся и могут расходиться в диаметрально противоположные стороны, шипики на дендритах отсутствуют или единичны (рис.53 а - фотография, б - зарисовка).

Исследование двух моторных ядер (VA и VL) показало, что в вентральном переднем (VA) ядре у NADPH-d клеток первого типа длинные, практически неветвящиеся, дендритные ветви расходятся в диаметрально противоположные стороны, захватывая обширную территорию ядра по периферии (рис.53 а, б). Характер ветвления дендритов, их длина по отношению к соме и достаточно крупная сома этих клеток, позволяет отнести их к ретикулярным нейронам, описанных при импрегнации серебром. По характеру ветвления эти клетки схожи с ретикулярными нейронами R1L. Такие нейроны чаще всего располагаются на границе ядер.

В вентральном латеральном ядре дендриты таких же ретикулярных клеток располагаются перпендикулярно к входящим (выходящим) волокнам внутренней капсулы, раскидывая свои дендриты по поверхности ядра и охватывая очень большую территорию поверхности (рис.54 а, б). Аксоны этих клеток проследить не удалось.

Особое внимание при исследовании передних ядер таламуса было уделено медиодорсальному ядру, относящемуся к таламокортикальной системе и являющимся основным источником афферентации лобной области.

Исследование этого ядра гистохимическим методом на NADPH – диафоразно позитивные клетки показало, что в ядре присутствуют единичные NO синтезирующие клетки двух типов: первые также характеризуются наличием веретеновидной или угловатой формой тела, крупного и среднего размера и почти прямых, немногочисленных и очень длинных практически не ветвящихся дендритов. Дендриты начинаются от тела клетки в виде ее суживающегося выроста и затем переходят в собственно дендрит, с мало меняющимся диаметром. На конце отдельные ветви иногда дихотомически делятся (рис.55). Они идентифицируются как длинноаксонные средние ретикулярные «краевые» нейроны. У «краевого» нейрона сома может располагаться в поверхностном слое ядра, а дендриты его уходят вглубь ядра. В самом ядре, у NO содержащих нейронов дендриты расходятся в разные стороны, охватывая большую территорию ядра. Такие нейроны часто можно видеть контактирующими с

сосудами, на стенке которых наблюдаются плотно прилежащие аксонные бусенки.

В передних ядрах таламуса человека - переднем вентральном (рис.56), переднем медиальном (рис.57), переднем дорсальном (рис.58) NADPH-d позитивные клетки I типа – ретикулярные- располагаются в поверхностном слое погранично со слоем волокон передней таламической ножки. У некоторых NADPH-d нейронов дендритные ветви находятся в ткани ядра, сома - на границе с зональным слоем, а отходящий аксон входит в наиболее поверхностный слой клеток, покрывающий передние ядра таламуса. Эти клетки схожи с поверхностными краевыми ретикулярными нейронами, описанными нами по Гольджи.

Для установления идентичности всех NADPh-d позитивных нейронов, выявленных в ядрах дорсального таламуса, с «краевыми» ретикулярными нейронами, окрашенными по методу Гольджи и отличия их от основных густоветвистых релейных нейронов этих же ядер, проводилось сравнение их по 9 количественным параметрам (таблицы 1, 2). Измерялись площади тела клетки (Sol), максимальный (R) и относительный радиус дендритного поля (Er), число дендритов (D), разветвленность дендритов (Ad), разветвленность клетки (Ac), общая длина дендритов (Ldc), удельная плотность дендритов (Nds), длина дендритных сегментов (Qd). Сравнивались ретикулярные и основные проекционные густоветвистые нейроны, окрашенные по Гольджи и при окраске на NADPh-диафоруазу в одном образовании и отдельно ретикулярные нейроны, окрашенные по методу Гольджи и на NADPh- d.

Основные проекционные густоветвистые нейроны наблюдались только на препаратах, импрегнированных серебром. Эти нейроны не содержали NADPh-диафоруазу. Релейные клетки ядер дорсального таламуса – это сильно разветвленные нейроны. Морфометрия показала высокие их данные почти по всем параметрам (таблица 2).

Средние и крупные ретикулярные нейроны в ядрах дорсального таламуса наблюдались на препаратах, импрегнированных серебром. Это рассеянные по

всем ядрам нейроны с очень длинными и редко ветвящимися прямыми дендритами, находящиеся внутри ядер и распределяющиеся по всему объему ядер. На препаратах, окрашенных на NADPh-d, в ядрах дорсального таламуса рассеянные нейроны не окрашивались, кроме нейронов, взаимодействующих с сосудами.

В ядрах дорсального таламуса есть еще ретикулярные клетки, которые расположены строго по границе (краю) ядер. Это «краевые» нейроны, которые могут быть крупных и средних размеров. На NADPh-d окрашивались только средние «краевые» ретикулярные клетки. Ретикулярные нейроны, окрашенные по методу Гольджи и на NADPh-диафору, имели практически сходные значения параметров и отличные от основных проекционных густоветвистых нейронов, окрашенных по Гольджи (таблицы 1, 2). Сравнение «краевых» ретикулярных клеток ядер дорсального таламуса с его «рассеянными» нейронами не выявило никаких достоверных различий по 9 параметрам, а с его основными проекционными густоветвистыми нейронами различались по 7 параметрам.

В ретикулярном ядре тела и дендриты NADPH-d позитивных клеток чаще вытянуты почти параллельно внутренней капсуле (рис. 59 а, б, в).

Характер ветвления их дендритов такой же, что и описанный выше у нейронов R1L. Аксоны этих клеток далеко не прослеживаются.

Во всех исследуемых ядрах таламуса человека некоторые из ретикулярных крупных клеток взаимодействуют своими коллатералиями с сосудами на значительном расстоянии от сомы (рис.60). Если от основного ствола аксона отходит короткая веточка, то она еще раз делится вилочкой у сосуда и заканчивается концевыми образованиями в виде округлых бусинок. Длинные коллатерали, имеющие по своему ходу бусинки, контактируют своим небольшим участком с 2-3 бусинками с сосудом, как бы по касательной, и, соскальзывая с сосуда, уходят дальше, теряясь в ткани.

Второй тип NADPH-d позитивных клеток - короткоаксонный (рис.61) найден во всех исследуемых ядрах, имеет короткие, дендриты с гладкими контурами. Тела таких нейронов разные по размеру - мелкие и средние.

Проксимальные участки дендритов таких позитивных клеток несколько толще дистальных. Стволы дендритов прямые или слегка извилисты, по ходу имеют редкие варикозные расширения (рис.61 а, б, в, г, д; 62 а, б, стрелки). Аксоны отходят от небольшого вытянутого участка сомы, который резко суживается и переходит в тонкий аксон, который недалеко от сомы может делиться на коллатерали. Короткоаксонные клетки также взаимодействуют с сосудами, образуя либо терминальные концевые структуры (рис.62 б) на стенке сосуда, либо касательные по ходу аксона (пунктирная стрелка).

В медиодорсальном ядре, помимо второго типа NADPH-d позитивных короткоаксонных гладкодендритных клеток, найденных во всех исследуемых ядрах, есть еще одна разновидность короткоаксонных клеток, которая характеризуется более длинными гладкими дендритами, чем первая и без расширений в виде бляшек на дендритах.

Проксимальные отростки дендритов разные по длине и толщине отходят чаще от противоположных концов сомы. Тела нейронов разнообразной формы, но чаще веретеновидно - вытянутые, мелкого и среднего размера. Длинные дендритные ветви, диаметр которых постепенно уменьшается к дистальным концам, по ходу дендрита имеют очень редкие шипики. Аксон тонкий, недалеко от сомы делится на две коллатерали, по ходу которых имеются редкие мелкие бусинки (рис. 63). Такие клетки относятся к разновидности короткоаксонных клеток - длиннотендритных.

Необходимо отметить, что во всех исследуемых ядрах имеется много неидентифицированных NADPH-d позитивных волокон. Эти тонкие волокна по ходу имеют бусинки и бляшки (рис.64). Распределение таких волокон в ядрах хаотично.

Нельзя обойти вниманием внутреннюю капсулу (cap. int.), из которой волокна пронизывают ретикулярное ядро, формируя его необычный для ядер рисунок и из которой волокна входят в ядра дорсального таламуса. Идентичные клетки обоих описанных типов были выявлены и во внутренней капсуле. Их много (рис.65). Основная масса таких ретикулярных клеток крупного и среднего

размера, с веретеновидной и угловатой формой сомы, с бедно ветвящимися и более ветвящимися дендритами.

Во внутренней капсуле, как и во всех исследованных ядрах таламуса человека, имеются NO синтезирующие клетки, контактирующие с сосудами (рис.66 а, б, в, г), но не аксонами, а дендритами. Мелкие и среднего размера клетки чаще встречаются непосредственно в местах бифуркации сосудов. Они взаимодействуют с сосудами своими дендритами, образуя на концах дендрита своеобразные расширения – бляшки. Такие бляшки неоднородны – по краю ее темный ободок (кольцо), а в середине содержится тонкая полупрозрачная «мембрана» (рис.66 г, стрелки). Взаимодействия с сосудом могут осуществляться и ветвью дендрита с варикозностями (рис.66, короткие стрелки), или видоизмененным дендритом - короткой веточкой с обычными концевыми бляшками (рис.66 г, двойная стрелка). Эти нейроны идентифицируются нами как короткоаксонные гладкодендритные нейроны.

На фронтальных срезах хорошо видно, что одна-две NADPH-d позитивные клетки охватывают своими дендритами сосуд по окружности и к стенке сосуда вплотную прилежат бляшки или варикозности дендрита. Соматовазальных контактов нами не наблюдалось. В сар. int. нам не удалось наблюдать у этих клеток аксонов, контактирующих с сосудами. Аксоны всегда уходили в сторону от сосуда.

NADPH-d позитивные клетки, располагающиеся у пучков волокон внутренней капсулы, охватывают пучки волокон своими дендритами (рис. 67). К крупным поперечно срезанным пучкам, вплотную к ним, прилегают 2-3 клетки, иногда больше и «обхватывают» пучок. Мелкие пучки «обхватываются» дендритами одной клетки. Дендриты таких клеток закручены по окружности пучка. На дендритах клеток, обхватывающих пучки, расширений в виде бляшек не наблюдалось, стволы дендритов ровные, мало ветвящиеся, есть веточки дендритов, проникающие вглубь пучка. Аксоны этих клеток уходили в сторону от пучка. Эти клетки схожи с ретикулярными нейронами средних размеров (R1m).

Итак, по нашим данным, фермент NADPH-диафораза отсутствовал у человека в основных длинноаксонных густоветвистых клетках I типа, составляющих большинство исследуемых ядер таламуса, таких как релейные кустовидные, древовидные и короткодendrитные, а также клетках II типа – короткоаксонных «лохматодendrитных» (интернейронах). NO - синтезирующими клетками оказались длинноаксонные ретикулярные «краевые» нейроны, короткоаксонные гладкодendrитные интернейроны во всех ядрах и двухпучковые нейроны, найденные в медиодорсальном ядре (таблица 3 и классификационные схемы 1-7).

В сар. int. NO образующих клеток много. Они относятся к тем же типам и видам. Выявленные нами крупные NADPH-d позитивные клетки, контактирующие с сосудами бусинками аксонных коллатералей, образуют один вид взаимодействия с сосудом проходящий «по касательной» и второй - терминальный концевой.

Короткоаксонные NADPH-d позитивные нейроны взаимодействуют с сосудами варикозностями дендритов и специфическими образованиями дендритов – кольцевыми образованиями с очень тонкой серединой в виде мембраны.

Дендриты NADPH-d позитивных клеток охватывающие пучки волокон, подобных образований не имели.

4.2. Клетки ядер таламуса позитивные к калбиндину

Системный подход к исследованиям подкорковых структур и, в частности, таламуса до настоящего исследования не практиковался. Представляет интерес исследование ядер таламуса на наличие кальций-связывающих белков (калбиндин, парвальбумин и калретинин) не как отдельных клеток, а как определенных систем нейронов с идентификацией клеточного состава этих систем.

В обоих моторных ядрах таламуса человека нами были обнаружены и идентифицированы нейроны позитивные к калбиндину слабой и средней интенсивности окраски, частью с дендритами.

В вентральном переднем ядре выявлено большое количество - клеток позитивных к калбиндину (рис.68 а) слабой и средней интенсивности окраски (рис.68 б - иммуногистохимический контроль на калбиндин). Клетки, собранные в отдельно расположенные группы и цепочки (рис. 68, стрелки и угловые стрелки, соответственно), идентичные подобным образованиям, найденным на препаратах, окрашенных по Нисслю и Гольджи. На наших препаратах клеточные тела калбиндин позитивных клеток имели достаточно прокрашенные как проксимальные отростки, так и начальные участки ветвей, так и последующих ветвлений, что позволяло идентифицировать их. Принцип отхождения дендритных ветвей от сомы у калбиндин позитивных клеток (рис.69) схож с таковыми у длинноаксонных густоветвистых кустовидных клеток, изученных методом Гольджи. Можно с уверенностью говорить, что эти выявленные калбиндин-позитивные клетки относятся к кустовидным клеткам среднего размера.

Вторая разновидность релейных густоветвистых нейронов вентрального переднего ядра идентифицировались как древовидные клетки. Они обладали округлым телом с отходящими от него 3-5 длинными проксимальными отростками, которые делились на последовательно отходящие ветви, также делящиеся (рис.70). Шипиков на дендритах не наблюдалось.

Третья разновидность калбиндин - позитивных клеток вентрального переднего ядра – мелкие клетки с округлой сомой и отходящими от нее 1-3 гладкими короткими дендритами с варикозностями на них (рис.71), очень характерными для гладкодendrитных мелких клеток. Аксоны таких клеток очень тонкие, делящиеся недалеко от сомы на равнозначные коллатерали с характерными бусинками по ходу аксона. Клетки с такими характерными особенностями идентифицировались как короткоаксонные гладкодendrитные нейроны (интернейроны) II типа.

Вентральное латеральное ядро характеризуется своеобразным рисунком расположения калбиндин – позитивных клеточных тел. Чаще всего нейроны следуют один за другим цепочкой (рис.72). В дорсальной части вентрального латерального ядра калбиндин – позитивные клетки очень слабой окраски и окрашивались лишь тела. В средней части ядра была более интенсивная окраска тел. Основная масса калбиндин – позитивных клеток среднего размера, хотя встречаются здесь и клетки с крупной сомой, но они в этой части ядра единичны. Клетки средней величины имеют тела округлой, овальной и почти прямоугольной формы (рис.73). У клеток с округлой формой сомы дендриты отходят от тела по радиусу. Дендриты клеток с прямоугольной формой тела чаще всего отходят от углов сомы. Характер ветвления дендритов типичен для длинноаксонных кустоветвистых древовидных нейронов.

Вторая разновидность клеток средней величины имеют сому с радиально отходящими короткими толстыми проксимальными отростками дендритов, сразу делящихся на многочисленные ветви, начальные части которых можно видеть на (рис.74 а, б, в). Принцип отхождения дендритных ветвей от сомы, их паттерн и характер разветвления характерен для длинноаксонных кустоветвистых кустовидных нейронов среднего размера, выявленных на препаратах, импрегнированных серебром.

В вентральной части ядра клетки окрашены лучше, чем в двух частях, описанных выше. В этой части ядра, наряду с показанными нейронами выше, есть клетки с крупной сомой (рис.74 в). От крупных тел отходят отдельные проксимальные отростки еще толще и грубее, чем у средних кустовидных клеток, характер их ветвления соответствует кустовидным крупным или гигантским клеткам, выявленных методом Гольджи.

В этом же ядре есть клетки среднего (рис.75 а, б) и мелкого размера сомы (рис.75 в) и очень характерным рисунком ветвления, как дендритов, так и началом аксона. От сомы клетки могут отходить 2-3 достаточно толстых, коротких проксимальных отростков дендрита, которые сразу же начинают ветвиться. На коротких дендритных ветвях иногда можно наблюдать по ходу ветви небольшие

расширения – варикозности (рис.75 в, стрелки). Аксон начинается от сильно вытянутого участка сомы, который резко суживается и переходит в собственно аксон, делящийся на некотором расстоянии от сомы на коллатерали, расходящиеся в стороны. Это типичные короткоаксонные гладкодендритные нейроны II типа.

В вентральном латеральном ядре клетки, позитивные к калбиндину, организованы в короткие цепочки, содержащие от 3 до (реже) 5 клеток. Кроме цепочек, где клетки следуют одна за другой с небольшим интервалом между ними, можно наблюдать еще отдельные калбиндин-позитивные тела клеток, расположенных по краю пучков волокон, расстояние между этими клетками большое. Эти клетки идентифицировать не удалось.

Исследовалось на калбиндин - позитивные клетки и ретикулярное ядро таламуса, но таких клеток в нем не найдено.

Полученные данные позволяют заключить, что в релейных моторных ядрах таламуса человека калбиндин содержится в основных релейных длинноаксонных густоветвистых клетках трех видов: кустовидных и древовидных среднего размера, крупных кустовидных нейронах и одном виде интернейронов - гладкодендритных, с сомой среднего и мелкого размера (см. таблицу 4 и классификационные схемы 1, 2).

4.3. Клетки ядер таламуса позитивные к парвальбумину

В иммуногистохимических работах на мозге человека, описывающих нейроны, синтезирующие кальций-связывающие белки в подкорковых образованиях межучного мозга, в основном, констатируется лишь факт наличия позитивных тел нейронов, без идентификации нейронов и определения принадлежности к типу клеток. По данным литературы, парвальбумин-позитивные клетки находят лишь в некоторых ядрах таламуса, которые проецируются на средние слои специфических полей коры. Ряд исследователей отмечает, что для идентификации клеток можно использовать метод,

выявляющий в клетках парвальбумин, что и было применено в настоящем исследовании. Все полученные препараты сравнивались с иммуногистохимическим контролем (рис.76), а так же с нейронами, окрашенными по методу Гольджи.

В вентральном переднем ядре найдены 3 вида клеток позитивных к парвальбумину – два вида проекционных и один вид интернейронов. К проекционным нейронам относились: а) характерные для дорсального таламуса релейные кустовидные клетки среднего размера. Их было немного. Слабая окраска их дендритов позволяет наблюдать только проксимальные части дендритов и обрезанные ветви до ветвления второго порядка, но принцип ветвления этих дендритов типичен и позволяет идентифицировать эти клетки как кустовидные (рис.77 б) единичные ретикулярные клетки с 3-5 длинными редко ветвящимися дендритами, слабо окрашенные. Часто можно наблюдать, что длинные ветви этих клеток срезаны, а на следующем срезе видны длинные, прямые дендриты типичные для ретикулярных клеток (рис.78).

Интернейроны (короткоаксонные клетки - рис.79 а, б, в) имели небольшой размер сомы, были интенсивно окрашены и представляли гладкодендритный вид (мелкие клетки с немногими слабо ветвящимися короткими или средней длины бесшиповыми дендритами и характерными варикозностями на дендритах – рис.79 в, стрелки). Отдельные такие клетки тесно прилегали к поперечно срезанным пучкам волокон, а очень тонкие их аксоны с бусинками по ходу и расширенными концевыми бляшками опутывали эти пучки и проникали внутрь них.

В вентральном латеральном ядре позитивными к парвальбумину оказались как крупные, так и средние, и мелкие клетки. Они редко разбросаны по ядру. Чаще всего парвальбумин - позитивные нейроны располагались по ходу пучков, вплотную к волокнам (рис.80, на рисунке пучки светлого цвета), образуя короткие цепочки из таких клеток. Во всех частях ядра наблюдались два вида проекционных клеток: релейные кустовидные среднего размера, сопровождавшие продольно срезанные пучки волокон по их краям, следуя друг за другом иногда на

значительном расстоянии, а иногда по 2-3 клетки на небольшом расстоянии. Одни дендриты таких клеток направлялись в сторону пучков волокон, а другие распределялись между пучками (рис.81, верхний рисунок).

В вентральной части этого ядра, помимо средних кустовидных нейронов, наблюдались также особые гигантские кустовидные релейные нейроны. Мощные тела некоторых таких клеток располагались поперек пучков волокон, а дендриты их выходили за пределы пучка (рис.81, нижний рисунок, просветленный участок – мощный пучок волокон). У других таких же гигантских клеток, тела их лежали между пучками, а дендриты их ветвились в близ лежащих пучках волокон.

В этом же ядре можно было наблюдать отдельные ретикулярные клетки с веретеновидными, характерными для этого вида крупными телами и с длинными слабо ветвящимися дендритами. Тела клеток располагались параллельно края пучков волокон, а их мощные дендритные стволы были вытянуты в противоположные стороны вдоль пучков (рис.82).

Мелкие короткоаксонные клетки (интернейроны) в вентральном латеральном ядре были единичны, однако интенсивно окрашены (рис.83). Их аксоны очень тонкие, с многочисленными бусинками по ходу аксона, ничем не отличались от аксонов короткоаксонных парвальбумин-позитивных клеток вентрального переднего ядра.

В медиодорсальном ядре найдены 3 вида проекционных клеток и мелкие интернейроны, все клетки с разной степенью интенсивности окраски. К проекционным нейронам относились:

1) средние релейные кустовидные клетки (рис.84). На зарисовках этих клеток видно, что принцип отхождения дендритов от сомы и характер ветвления дендритов типичен для кустовидных клеток. Иногда можно наблюдать, что кустовидные парвальбумин – позитивные клетки образуют первичные структурные единицы - модули (рис.85, групповые модули - стрелки; цепочечные – угловые стрелки);

2) средние ретикулярные клетки, с дендритами, характерными для этого вида нейронов, прямыми, практически не ветвящимися и сохраняющими

одинаковый диаметр ствола ветви на всем протяжении и, лишь иногда, дихотомически делящимися (рис.86);

3) В этом ядре наблюдались немногочисленные, слабо окрашенные двухпучковые нейроны (специфические клетки этого ядра), с двумя пучками ветвящихся характерных дендритов, отходящих от полюсов овоидного тела (рис.87 а, б);

4) окрашивались в этом ядре также мелкие клетки (интернейроны), хотя они встречались редко (рис.88). Они имели округлую, слабой окраски сому, также слабо прокрашенные проксимальные части дендритов и гладкие ветви первого порядка ветвления. Аксоны тонкие с бусинками по ходу и характерного, для короткоаксонных клеток, ветвления вокруг сомы и своих дендритов.

В передних ядрах клеток, позитивных к парвальбумину, было очень мало на нашем материале. В переднем дорсальном ядре они отсутствовали, а в переднем вентральном и переднем медиальном ядрах обнаружены только единичные мелкие интернейроны с короткими дендритами и достаточно интенсивно окрашенными телами в переднем вентральном ядре и такими же нейронами, но слабо окрашенными в переднем медиальном (рис.89).

Ретикулярное ядро таламуса по содержанию парвальбумин-позитивных клеток резко отличается от выше описанных ядер. Таких клеток очень много (рис.90). Было выявлено 5 разновидностей парвальбумин-позитивных клеток:

1) многочисленные ретикулярные клетки – крупные, средние и мелкие, принадлежащие к менее разветвленной их разновидности (R1L). Типичными были интенсивно окрашенные крупные клетки, с расходящимися в разные стороны толстыми гладкими длинными дихотомически слабо ветвящимися дендритами (рис. 91). В ткани ядра наблюдалось также много отдельно лежащих обрезанных толстых интенсивно окрашенных дендритов, характерных для этого вида клеток. Ретикулярные нейроны среднего (R1m, рис.92) и мелкого размера (R1s, рис.93) имели тот же тип ветвления дендритов, что и крупные (R1L) и обладали прямыми гладкими дендритами без шипиков. Дендриты крупных ретикулярных нейронов входили в состав дендритных пучков, средние и мелкие

ретикулярные парвальбумин-позитивные нейроны располагались по косой и перпендикулярно к этим пучкам.

2) единичные крупные клетки, обладающие отходящими по радиусам короткими толстыми стволами дендритов и отдающие многие более тонкие ветви. Дендриты у этих нейронов на нашем материале прокрашивались слабее, чем сома. Характер отхождения дендритов от сомы и ветвление самих дендритов характерно для густоветвистых мультиполярных клеток (рис.94 а, б).

3) единичные мелкие короткоаксонные клетки (интернейроны) характерного вида: с одной стороны их округлого тела отходил короткий дендритный ствол, делящийся на короткие ветви (2-3), на которых имелись дендритные варикозности (рис.95, стрелки), а с противоположной стороны – очень тонкий аксон, отходя от сомы сразу же начинал делиться на тонкие коллатерали с бусинками по ходу. Такие мелкие нейроны относятся к разновидности короткоаксонных гладкодendrитных клеток.

Таким образом, в ядрах дорсального таламуса, кроме переднего дорсального ядра, и в ретикулярном ядре вентрального таламуса были идентифицированы нейроны, позитивные к парвальбумину, которые относятся как к проекционным клеткам, так и интернейронам. В ядрах дорсального таламуса (вентральном переднем, вентральном латеральном и медиодорсальном) были выявлены ретикулярные средние нейроны и кустовидные нейроны среднего размера, а короткоаксонные нейроны, позитивные к парвальбумину, присутствуют во всех ядрах. Повторяемость одних и тех же клеток в изученных ядрах говорит о систематичности присутствия этих разновидностей парвальбумин-позитивных клеток в ядрах таламуса и могут свидетельствовать о существовании системы клеток, позитивной к парвальбумину, в ядрах, выполняющих определенную функцию. В ретикулярном ядре вентрального таламуса парвальбумин-позитивную систему клеток формируют разновидности нейронов с редким ветвлением дендритов R1L, R1m, R1s и одна из разновидностей густоветвистых клеток – мультиполярные нешипиковые нейроны (таблица 5 и классификационные схемы 1-3, 5, 7).

4.4. Клетки ядер таламуса позитивные к калретинину

Во всех, исследованных нами ядрах были выявлены тела нейронов позитивные к калретинину разной интенсивности окраски. Сомы некоторых клеток окрашена неравномерно. При большем увеличении видно, что часть цитоплазмы не прокрашивается за счет большого содержания в калретинин - позитивных нейронах липофусциновых гранул (рис.96 а, стрелки). Гранулы липофусцина могут быть мелкодисперстными, крупными гранулами и крупной глыбкой. Основная масса калретинин – позитивных клеток среднего размера. (Для последующих сравнений интенсивности окраски калретинин-позитивных клеток в ядрах таламуса был сделан иммуногистохимический контроль- рис.96 б).

В вентральном переднем ядре калретинин – позитивных клеток немного. Интенсивность окраски их неравномерная – слабая, средняя, но есть и интенсивно окрашенные клетки. В этом ядре было выявлено и идентифицировано два вида проекционных длинноаксонных клеток и одна - короткоаксонных (интернейронов).

Из проекционных клеток, один вид нейронов, имеет разнообразную форму сомы, с отходящими разными по длине проксимальными частями дендритов, делящихся на 2-3 дендритные ветви, которые также делятся на последовательно отходящие более тонкие ветви (рис.97), по характеру ветвления дендритов идентична длинноаксонным древовидным клеткам, выявленным методом Гольджи.

У второго вида длинноаксонных клеток форма сомы угловатая, средних размеров с наличием толстых и коротких, грубых проксимальных частей дендритов, отходящих от сомы радиально и сразу же ветвящихся на большое число более тонких ветвей (рис.98 а, б). Это типичные кустовидные клетки.

Из короткоаксонных клеток, окрашивающихся в ядре и встречающихся редко, присутствуют короткоаксонные длинодендритные нейроны. Сомы их округлая. Короткие проксимальные части дендритов отходят от сомы в

диаметрально противоположные стороны, недалеко от сомы делятся на длинные более тонкие гладкие дендриты (рис.99). Аксоны таких нейронов тонкие, делящиеся на коллатерали с бусинками по ходу, обычно ветвятся вокруг сомы.

В вентральном латеральном ядре клеток позитивных к калретинину немного. Они редко разбросаны в этом ядре (рис. 100), но иногда можно видеть и сгруппированные калретинин-позитивные нейроны в цепочки.

В дорсальной и средней частях ядра наблюдаются клетки, позитивные к калретинину, со средними размерами тел и мелкие.

В нижней (вентральной) части ядра, наряду с клетками среднего и мелкого размера, имеются клетки с очень крупными телами и гигантскими. Они преобладают в этой части ядра.

Из проекционных клеток, позитивных к калретинину, среднего размера в этом ядре идентифицируются длинноаксонные древовидные (рис.101 а, б), кустовидные среднего размера (рис.102 а), крупного (рис.102 б) и гигантские кустовидные (рис.102 в).

Мелкие короткоаксонные клетки, позитивные к калретинину (интернейроны) во всех трех частях одинаковы. Их два вида: длинодендритные короткоаксонные нейроны (рис.103) и второй - короткоаксонные «лохматодендритные» (рис.104). Они типичны.

В медиодорсальном ядре клетки, позитивные к калретинину распределены по всему ядру. Иногда можно видеть калретинин-позитивные нейроны, сгруппированные в группы и цепочки. Группа может состоять полностью из калретинин-позитивных клеток (очень редко встречаются). Чаще, в группе клеток бывает разное количество нейронов, позитивных к калретинину и они чередуются с неокрашенными нейронами, контуры которых при этой окраске хорошо просматриваются. Стоящие в группе неокрашенные клетки на своей соме имеют окрашенные калретинин - позитивные бляшки.

Клетки, позитивные к калретинину в медиодорсальном ядре среднего размера и мелкие. По характеру ветвления дендритов, отходящих от сомы можно идентифицировать четыре вида густоветвистых длинноаксонных клеток. У одних

клеток проксимальные дендритные части разной длины, делятся на дендритные ветви, последовательно делящиеся в свою очередь на ветви. Клетки с таким характером ветвления дендритов относятся к древовидным (рис.105 а, б).

Второй вид длинноаксонных клеток – духпучковые. Такие клетки выявлены в этом ядре и на препаратах, импрегнированных серебром и иммуногистохимическим методом на калретинин. Для этих клеток характерно отхождение пучков дендритов с противоположных полюсов сомы клетки. Характер ветвления дендритов двухпучковых нейронов такое же как и у древовидных клеток и характеризуется последовательным отхождением боковых ветвей от основного ствола (рис.106). Тела же этих клеток несколько мельче, чем у древовидных. Аксон, отходящий от тела клетки, начинается резко суживающейся частью сомы (аксонным холмиком), отличающейся от проксимальных частей дендритов, которые более грубые, чем аксонный холмик и переходящей в собственно аксон, диаметр которого равен дендритной ветви второго порядка. Аксон недалеко от сомы делится на равнозначные коллатерали, сразу теряющиеся среди отростков в толще ткани.

В этом же ядре имеются и густоветвистые длинноаксонные кустовидные клетки. Они типичны (рис.107).

Короткоаксонные калретинин-позитивные клетки в медиодорсальном ядре двух видов. Первые - мелкие длиннотендритные короткоаксонные нейроны (рис.108), с характерными длинными проксимальными частями дендритов, расходящимися, чаще всего, в противоположные стороны и делящиеся на небольшое количество дендритов, которые в свою очередь также делятся. В местах деления дендрит может иметь площадку более широкую, чем при классическом ветвлении дендрита. От расширенной площадки отходят ветви, также редко ветвящиеся. Расширенные площадки дендритов резко отличаются своими размерами и формой от обычных дендритных площадок, имеющих в местах деления дендритного ствола на ветви. Описываемые расширенные дендритные площадки длиннотендритных клеток более грубые и не всегда треугольной формы, как у обычных дендритов нейронов. Они могут быть и

овальной формы с массой отходящих от них дендритов, чем могут напоминать колбу роста развивающихся отростков.

Второй вид короткоаксонных мелких клеток, позитивных к калретинину - «лохматодендритные» (рис.109₍₁₎). Они имеют характерные извитые короткие дендриты с отходящими по ходу дендрита короткими изогнутыми веточками, придающие этим клеткам их характерный вид. Аксоны этих клеток ветвятся рядом с сомой.

В нашем материале наблюдалось два вида взаимодействия нейронов, позитивных к калретинину, с сосудами. Часто можно видеть, что тела нейронов, расположенные у сосудов, коллатерали своих аксонов направляют к стенке сосуда и взаимодействуют со стенкой сосуда короткими терминальными веточками аксона (рис.109_(1, 2), стрелки), но в материале наблюдалось и другое, отличное от описанного взаимодействия с сосудом. Стоящий рядом с сосудом нейрон, к стенке сосуда направляет видоизмененный отросток, заканчивающийся очень характерным образованием в виде кольца, внутри которого просматривалась очень тонкая, почти прозрачная мембрана, отличающаяся по цвету от интенсивно окрашенного кольца (рис.109₍₁₎, зарисовка нейрона с сосудом справа сверху). Такой вид взаимодействия отростка с сосудом не похож на терминальное окончание аксона. Это, скорее всего, видоизмененный дендрит.

Кроме короткоаксонных клеток с сосудом взаимодействуют и длинноаксонные нейроны (рис.109₍₂₎). По характеру ветвления дендритов и их короткой длине, эту клетку можно идентифицировать как длинноаксонный короткодендритный нейрон. Такие клетки, взаимодействующие с сосудом, встречаются очень редко.

Калретинин-позитивные нейроны переднего вентрального ядра (антеровентрального - AV) концентрируются больше у поверхности ядра (рис.110 а, б) в том месте, где передняя таламическая ножка пройдя передний отдел внутренней сумки, огибает с двух сторон переднее вентральное ядро. Калретинин-позитивные нейроны концентрируются также по всей поверхности ядра, сопровождая волокна передней ножки. Позитивные на калретинин нейроны

в ядре слабой и интенсивной окраски. В этом ядре выявлены и идентифицированы калретинин-позитивные древовидные нейроны (рис.111 а), кустовидные (рис.111 б), двухпучковые среднего размера (рис.111 в) и короткоаксонные мелкие клетки - «лохматодендритные» (рис.111 г).

Калретинин-позитивные клетки этого ядра образуют группы также различным числом клеток. Иногда можно наблюдать цепочки, полностью состоящие из калретинин-позитивных клеток.

Рядом с сосудами в AV ядре, у их стенки, можно видеть расположенные калретинин-позитивные нейроны, следующие друг за другом и образующих короткую цепочку из этих клеток по длине сосуда. Необходимо отметить, что большое количество калретинин-позитивных клеток сопровождает пучки волокон мамиллоталамического тракта, входящего в переднее вентральное ядро. Эти клетки кольцом окружают тракт по диаметру и каждый пучок в отдельности. Дендриты калретинин-позитивных клеток, а иногда и сомы клеток находятся в пучках. Клеточный состав тот же, что и в ядре – древовидные, кустовидные и короткоаксонные нейроны.

В переднем дорсальном ядре (AD) клеток, позитивных к калретинину, много (рис.112 а, б). Клетки средней величины. Клетки, позитивные к калретинину располагаются продольными цепочками и отдельными группами. Клетки разной интенсивности окраски: слабо и интенсивно окрашенные. К системе клеток, позитивных к калретинину в переднем дорсальном ядре относятся нейроны, отростки которых по характеру отхождения проксимальных отростков и ветвлению отдельных дендритных ветвей, можно с уверенностью отнести, к длинноаксонным густоветвистым клеткам: древовидным (рис.113 а), двухпучковым (рис.113 б) и кустовидным клеткам среднего размера (рис.113 в). Интернейроны представлены короткоаксонными «лохматодендритными» клетками (рис.113 г).

В ретикулярном ядре вентрального таламуса клетки, позитивные к калретинину, наблюдались в островковых клеточных массах (рис.114) и в пучках волокон между ними. В островках калретинин-позитивных клеток разное

количество. В основном клетки также среднего размера, по характеру ветвления дендритов эти клетки можно отнести к длинноаксонным редковетвистым ретикулярным нейронам с сомой среднего R1m (рис.115 а) и мелкого R1s размера.

В этом же ядре на калретинин окрасились клетки, от сомы которых в разные стороны отходят грубые проксимальные отростки дендритов, с отходящими ветвями первичного, вторичного и третичного ветвления без шипиков. По характеру ветвления дендритов и их количеству, отходящих от сомы, эти нейроны, позитивные к калретинину, ретикулярного ядра таламуса можно отнести к густоветвистым нешипиковым мультиполярным нейронам (рис.116).

Из короткоаксонных клеток, выявленных в ретикулярном ядре только иммуногистохимическим методом, наблюдались средние и мелкие «лохматодендритные» нейроны, с характерными очень короткими веточками на дендритах (рис.117, стрелки).

Таким образом, как показало исследование, во всех перечисленных выше ядрах дорсального таламуса взрослого человека нейроны, позитивные к калретинину, относятся к длинноаксонной густоветвистой системе и представлены нейронами: древовидными и кустовидными во всех ядрах. Дополнительно, крупными и гигантскими кустовидными – в релейных моторных ядрах таламуса. Медиодорсальное ядро, переднее вентральное и переднее дорсальное содержали еще и двухпучковые нейроны. Из короткоаксонных клеток (интернейронов), позитивных к калретинину, были найдены «лохматодендритные» во всех дорсальных ядрах таламуса, кроме вентрального переднего, а короткоаксонные длиннотендритные в двух релейных моторных и медиодорсальном ядрах таламуса (таблица 6 и классификационные схемы 1-4, 6, 7).

В ретикулярном ядре вентрального таламуса калретинин-позитивными оказались редковетвистые ретикулярные нейроны среднего и мелкого размера и короткоаксонные «лохматодендритные» интернейроны, выявляемые в этом ядре только иммуногистохимическим методом.

Клетки, позитивные к калретинину, являлись составляющей в определенном паттерне первичного структурного модуля в виде включений от 1 до 5 нейронов в групповых модулях в вентральном переднем, медиодорсальном и переднем вентральном, причем, в ядрах - вентральном переднем и переднем вентральном наблюдались первичные структурные модули из одних только калретинин - позитивных нейронов. В вентральном латеральном ядре, в первичных структурных модулях - цепочечных наблюдались отдельные цепочки нейронов разные по числу входящих в них калретинин - позитивных клеток, а также и отдельные разбросанные по ядру калретинин - позитивные нейроны.

В медиодорсальном ядре таламуса показаны две разновидности взаимодействий калретинин-позитивных нейронов (их отростками: аксоном и дендритом) с сосудами.

Обсуждение

Проведенное исследование (световая микроскопия: основные методы - Гольджи и его модификации, а также гистоиммунохимические методы и используемые нами как дополнительные методы - Клювера- Баррера (на клетки и волокна) и Ниссля позволило выявить ряд ранее неизвестных принципиальных особенностей нейронного состава ядер дорсального таламуса и ретикулярного ядра вентрального таламуса и классифицировать клетки, показать организацию нейронов в структурные единицы первого порядка интеграции, выявить разные иммунопозитивные системы нейронов и идентифицировать клетки, входящие в эти системы. Сопоставление же собственных данных с разрозненными литературными данными, полученными разными авторами на млекопитающих и единичными на человеке позволяет определить значимость наших полученных результатов.

Два ядра, из исследованных нами ядер дорсального таламуса, являются релейными моторными (вентральное переднее и вентральное латеральное) играют большую роль в жизнедеятельности человека. Они являются основной составляющей моторного кольца [113, 114, 272]. Вся информация по моторике собирается в этих ядрах и именно здесь происходит первичная обработка ее, а затем, частично обработанная информация посылается в кору.

Строение релейных моторных ядер: вентрального переднего (VA) и вентрального латерального (VL) очень своеобразно. Была выявлена сложнейшая внутренняя дифференцировка вентрального переднего (VA) ядра – крупные образования, стенки которых сформированные крупными пучками волокон входящих (выходящих) из внутренней капсулы и которые в свою очередь, также делятся на более мелкие «поля». По нашему мнению, эти «поля» не что иное, как поперечный срез тех баррелоидов, которые находят в различных структурах, в том числе и в таламусе [261].

Вентральное латеральное (VL) ядро таламуса человека, по внутреннему строению, отличается от всех изученных нами ядер. Можно сказать, что это ядро

по своему паттерну напоминает строение коры, но без деления на слои. Здесь также можно наблюдать входящие и пронизывающие все ядро пучки волокон из внутренней сумки, перемежающиеся прослойками клеточных масс, где находящиеся в ней нейроны вытянуты вдоль пучков волокон. Регулярное следование нейронов (на нашем материале в латеро-медиальном направлении), объединенных в короткие цепочки, редко прерываются группой клеток, состоящих из 3-4 нейронов. Клеточный состав этих двух релейных моторных ядер одинаков, но все же по количеству гигантских клеток нейронный состав их разнится. Гигантских клеток больше в вентральном латеральном ядре, особенно в вентральной части и уменьшено количество средних клеток в этой же части ядра.

Обнаруженные нами желтоватые гранулы (методами Клювера – Баррера и иммуногистохимическим на калретинин), содержащиеся в крупных и среднего размера клетках, по-видимому, относятся к липофусциновым, поскольку подобные гранулы ранее были описаны как липофусциновые в клетках таламуса человека при специфической окраске на этот пигмент [137, 138]. В мелких клетках мы не обнаружили таких гранул. Интересно, что участки кариолеммы нейрона с прилегающими к ним гранулами липофусцина, выделяются своей более интенсивной окраской, что может говорить об интенсификации примембранных процессов. Не может ли это указывать на иное, более важное, значение липофусцина в нейронах по сравнению с его оценкой как пигмента изнашивания?

Анализ данных литературы по клеточному составу релейных моторных ядер таламуса у человека показал, что полной детальной идентификации их клеток не проводилось. До настоящего времени существует описательная характеристика нейронов, которая не позволяет представить, о каком нейроне пишет тот или иной автор. Показанные ранее методом Гольджи, три типа нервных клеток с описанием содержащихся в них липофусцином [137, 138] или два их типа клеток [146] в релейных моторных ядрах таламуса человека не в полной мере отражают разнообразие нейронов этих ядер. Настоящее исследование вентрального переднего (VA) и вентрального латерального (VL) ядер таламуса человека показало большое разнообразие клеток не только на препаратах,

окрашенных по методу Клювера - Баррера, но и на препаратах, импрегнированных серебром.

При исследовании материала, окрашенного по Гольджи, главными критериями для классификации нейронов в нашей работе служили ветвления дендритов, у которых (подчеркнем еще раз) анализировались 3 зоны: проксимальные участки дендритов, дистальные и фокус максимального ветвления дендритов (ФМВ), а также характер ветвления дендритов. Нами обнаружено восемь основных стабильно существующих видов длинноаксонных нейронов, отличных по своей сомато-дендритной структуре, во всех ядрах дорсального таламуса человека: редковетвистые (ретикулярные и короткодендритные); густоветвистые (древовидные, кустовидные среднего размера и крупные, переходные формы) и два вида, присутствующих в отдельных ядрах (кисточковые и двухпучковые), а также два вида короткоаксонных (гладкодендритные и «лохматодендритные») встречающихся во всех ядрах и длиннодендритные, найденные в отдельных ядрах. Сопоставление описанных наших данных с классификационными характеристиками нейронов тех же самых ядер таламуса субприматов - собаки [71] позволило заключить, что у взрослого человека представлены те же основные типы и виды клеток, но клетки несколько крупнее, чем у животных. Кроме того, отдельные нейроны не описаны у субприматов. Поскольку у щенков собаки автору удавалось проследить аксоны у клеток, идентичных по структуре дендритов с клетками человека, то можно полагать, что наши средние и крупные редковетвистые: ретикулярные и короткодендритные, а также густоветвистые: древовидные, кустовидные (гигантские и средние), кисточковые и двухпучковые виды клеток относятся к длинноаксонным. Мелкие и среднего размера - гладкодендритные, длиннодендритные и «лохматодендритные» – к короткоаксонным. Сравнение клеток, описанных нами по методу Гольджи, с описанными клетками тем же методом, у крысы [327], показало, что «мультиполярная кустовидная клетка», «модифицированная кустовидная» и «клетка переходного типа» в этой работе идентичны нашим длинноаксонным густоветвистым кустовидным нейронам среднего размера не

только по характеру ветвления дендритов, но и по размерам. На рисунке этого автора аксоны этих клеток покидают ядро. Это свидетельствует о том, что эти клетки являются длинноаксонными. Сравнение других клеток представленных в этой работе затруднено, т.к. представленные зарисовки очень мелкие. Показанные на фотоиллюстрациях нейроны, окрашенные по методу Гольджи в работе [146] в вентральном переднем (VA) ядре человека, по нашему мнению, являются все длинноаксонными. Характер ветвления их дендритов соответствует ветвлениям дендритов наших древовидных клеток, короткодендритных и кустовидных среднего размера. Показанные авторами в работе [146] клетки с обрезанными дендритами, сложны для определения вида, но и в этом случае, клетку с немногочисленными прямыми гладкими, толстыми дендритными стволами, без разветвлений, можно отнести к ретикулярным, настолько характерны для этого вида длинные проксимальные дендритные ветви.

Изучив вентральное переднее (VA) ядро собаки [71], автор пишет, что в ее материале не встречались «крупные нейроны с толстыми немногочисленными кустовидными дендритами» (вероятно, наши густоветвистые гигантские) и не найдены редковетвистые короткодендритные. У человека, в этом же ядре, нами идентифицированы короткодендритные клетки, хотя и в незначительном количестве. Характер ветвления дендритов этих клеток, их количество и длина дендритных ветвей при сравнении с характеристиками других видов нейронов, описанных нами в ядрах дорсального таламуса человека, позволяют отнести эти нейроны именно к короткодендритным.

Густоветвистые древовидные, кустовидные и кисточковые нейроны релейных моторных ядер таламуса, вероятно, более пластичны по сравнению с другими выявленными видами клеток в этих ядрах. Сопоставление их структуры в обоих ядрах показывает, что может меняться и форма тела клетки и направленность дендритных ветвей, но не характер ветвления дендритов. Если в вентральном переднем ядре эти клетки имеют почти округлую сому и радиально отходящие дендриты, то в вентральном латеральном ядре клетки этих видов имеют, наряду с округлой сомой и более вытянутую форму тела и вытянутые в

противоположных направлениях дендриты. Скорее всего, подобная направленность дендритов и изменение формы сомы нейронов определяется входящими пучками волокон из внутренней капсулы.

В вентральном латеральном (VL) ядре у человека [146] авторами описываются клетки, названные «большими и маленькими кустовидными клетками и фузиформными». По нашей классификации представленные авторами клетки можно отнести к длинноаксонным густоветвистым кустовидным гигантским и средним, древовидным и к короткоаксонным гладкодendrитным. Термин «фузиформные» отражает только форму сомы клетки, но не классифицирует нейроны. Сопоставление зарисовок нейронов таламуса человека представленных в работе [138] и наших показало, что первый тип нейронов с радиальным дендритным разветвлением, показанный в работе [138] соответствует нашим длинноаксонным кустовидным клеткам среднего размера. Клетки же с «толстыми слабоветвящимися дендритами» схожи с длинноаксонными древовидными клетками.

Клетки II типа Гольджи в таламусе млекопитающих были обнаружены давно. Структурные отличия дендритов этих клеток от дендритов клеток проекционных были описаны еще Кахалом в 1911 году [148]. В последующих работах многими авторами [296, 327, 372, 374] были описаны клетки II типа Гольджи в различных ядрах дорсального таламуса млекопитающих животных. В релейных моторных ядрах у собаки [71], основываясь на классификационных критериях, разработанных самим же автором, подобные клетки были идентифицированы и выделены как тип короткоаксонных клеток: гладкодendrитные и «лохматые» (название нейронов автора). Автор подробно описал характеристики ветвления дендритов и аксонов этих клеток. Название клеток «лохматые» был заменен нами на «лохматодедритные», поскольку классификация нейронов все же основывается на критериях характеристик дендритов.

Второй тип мелких клеток в работах авторов [71, 372, 375], идентичен короткоаксонным клеткам, показанным в настоящей работе, как

«лохматодендритные» нейроны. Некоторые из описанных нами видов нейронов у человека имеют свои особенности. Например: «лохматые» клетки у субприматов (собака), как показано в работе [71] и крыс [328-330] покрыты большим числом коротких, тонких, извитых веточек. У человека дендриты этих клеток имеют меньшее число коротких извитых веточек, но наряду с ними, есть сформированные шиповидные выросты с головкой. Нам не удалось наблюдать полностью аксоны у «лохматодендритных» клеток на препаратах Гольджи, но иммуногистохимически аксоны этих клеток выявляются очень хорошо и именно эти клетки (если сравнить дендритный рисунок) были описаны как второй тип Гольджи в работах на щенках и котят [71, 372, 374, 375]. Tombol показала, что у этих клеток аксоны ветвятся либо рядом с сомой, либо аксон делится на две коллатерали, расходящихся в противоположных направлениях и оканчивающихся в пределах исследуемого ядра. Деление на две коллатерали близко у сомы также наблюдалось нами у таких клеток на материале с применением иммуногистохимических методов. Рисунок ветвления аксонов «лохматодендритных» клеток соответствует рисунку аксонов II типа Гольджи, показанных в работах [71, 372, 374, 375] на животных. Гладкодендритные мелкие клетки человека имеют те же специфические особенности – варикозности на дендритах, что и у других животных.

К гладкодендритным мелким клеткам относятся почти все разновидности короткоаксонных клеток, описанные в коре [88, 90], вероятно, что эти короткоаксонные гладкодендритные нейроны (интернейроны) коры и подкорковых образований мозга выполняют какую-то одинаковую определенную функцию.

В экспериментальных работах с удалением у субприматов [2] и приматов [298] новой коры показано исчезновение в релейных моторных ядрах таламуса (VA и VL) большинства нейронов крупного и среднего размера; сохранными оставались лишь мелкие клетки. Это еще раз позволяет убедиться в том, что виды крупных и среднего размера клеток, показанные в настоящей работе, относятся к

длинноаксонным релейным нейронам, проецирующимся как на кору, так и на другие подкорковые образования, а мелкие клетки являются короткоаксонными.

Ретикулярные клетки, повидимому, относятся к древнему интеграторному типу длинноаксонных клеток, составляющих ретикулярную формацию. Они рассеяны в виде единичных элементов во всех ядрах дорсального таламуса, что показано в настоящей работе и в подкорковых ассоциативных ядрах (стриатуме, базолатеральной миндалине, оgrade) и глубоких слоях коры [55, 81, 343]. В более поздней работе [71] было высказано предположение, а затем показано наглядно, что эти нейроны формируют единую ретикулярную систему клеток вплоть до коры головного мозга.

Показанное в настоящей работе разнообразие клеточного состава вентрального переднего и вентрального латерального ядер таламуса человека может отражать сложность выполняемых функций этих ядер при организации двигательного поведения.

Ассоциативное медиодорсальное ядро является основным источником афферентации лобной коры. Как показал анализ данных литературы, медиодорсальное ядро у человека, делится отдельными авторами на несколько частей (2-5, при традиционной резке материала - фронтальной). Другие исследователи, работавшие на мозге человека, вообще опускают этот вопрос [118, 146, 208, 277], видимо, потому, что медиодорсальное ядро четко разделить на крупноклеточную и мелкоклеточную части не удавалось. У приматов медиодорсальное ядро разными авторами подразделяется на крупноклеточную медиальную часть и мелкоклеточную латеральную [160, 291, 389]. Латеральная часть (у животных мелкоклеточная) проецируется на префронтальную кору, а медиальная (крупноклеточная) на орбитальную кору, гиппокамп, древнюю кору, стрио-паллидум, миндалину. По данным литературы у субприматов (собак) отмечается лишь чуть большее число крупных клеток в медиальной части, по сравнению с латеральной [71], однако ранее у других хищных обе части ядра описывались как разные [110]. Т.А.Леонтович также в своих исследованиях на собаках отмечала, что на препаратах, окрашенных методом Ниссля, плотность

расположения клеток и число короткоаксонных клеток (мелких) несколько ниже в медиальной, чем в латеральной части ядра. Наши исследования у взрослого человека этого не подтвердили.

Особенностью медиодорсального (Md) ядра человека является расположение гигантских нейронов по дорсальной передней и частично вентральной поверхности ядра («узкая полоска» клеток), где наблюдалось большое количество клеток очень крупных нейронов и гигантских. Почему произошла такая перегруппировка гигантских нейронов у взрослого человека? Этот вопрос требует дополнительного, возможно, морфофизиологического исследования. Гигантские нейроны, как показано нами в релейных моторных ядрах таламуса человека, собирают информацию с многих модулей и они редко разбросаны в ядрах. Скорее всего, именно эти клетки формируют длинные пути в кору. В медиодорсальном ядре клетками «собирающими» информацию с многих модулей являются не гигантские, а клетки среднего размера и редко крупные, стоящие попарно и обособлено между большими объединениями различных модулей.

Исследования нейронного состава медиодорсального ядра на препаратах, импрегнированных серебром, проводились еще Кахалем в 1911 году на мышцах [148], затем в 1959г. типы нейронов в этом ядре у собаки описала Т.А.Леонтович [70], в 1968г. у кошки также были описаны три вида нейронов [373]. Все исследователи работали на мозге животных одномесечного возраста постнатального периода жизни животных. Кахал [148] в этом ядре нашел лишь один вид длинноаксонных клеток – ретикулярные. В более поздних работах Т.А.Леонтович [71, 72.] и Tombol [373] описывали густоветвистые клетки этого ядра - кустовидные среднего и крупного размера, древовидные (все нешипиковые формы), а из редковетвистых – рассеянные ретикулярные нейроны, также нешипиковые, и оба вида короткоаксонных клеток. У взрослого человека нами найдено 7 видов густоветвистых нейронов. Отдельные виды имеют разновидности -шипиковые и нешипиковые нейроны. Редковетвистых нейронов также два вида: короткодendrитные и ретикулярные, но ретикулярные нейроны

есть шипиковые и нешипиковые. Короткоаксонных же нейронов у взрослого человека 3 вида.

J.M.Van Buren, R.S.Borke [146] не указывают возрастных категории исследованного материала мозга человека, а лишь констатируют, что данные получены на большом числе случаев из разных источников. У человека в этой работе клетки не идентифицировались, но авторы приводят фотоиллюстрации, на которых видно 2 разновидности клеток, определяемых нами как кустовидные.

Ввиду отмечаемого в литературных источниках некоторыми авторами различия клеточного состава медиальной и латеральной частей медиодорсального ядра на препаратах, окрашенных методом Ниссля, особое внимание нами уделялось клеточному составу этого ядра, выявляемому методом Гольджи.

В медиодорсальном ядре взрослого человека в настоящей работе было идентифицировано и описано значительно больше видов нейронов, чем у млекопитающих и человека в проанализированных нами работах. В медиодорсальном ядре взрослого человека наряду с классическими разновидностями нейронов (те, которые наблюдаются и у млекопитающих), выявлены нейроны, встречающиеся у человека в этом ядре: короткоаксонные мелкие длиннодендритные биполяры. Необходимо отметить еще и преобразованные кустовидные клетки из «узкой полоски» клеток, расположенной близко к поверхности ядра - кустовидные клетки с вытянутыми телами и полюсным отхождением дендритов. Описания подобных клеток не найдено в доступной нам литературе. Эти мощные грубые кустовидные клетки располагаются длинником своего тела горизонтально поверхности ядра на дорсальной поверхности, а по передней поверхности ядра крупные кустовидные клетки имеют обычный вид. Дендриты их пересекаются массой входящих из медиовентральных отделов мозга волокон перпендикулярно. Скорее всего, горизонтальное расположение дендритов кустовидных нейронов в ядре обусловлено направлением проходящих здесь близко путей. Аксоны разных нейронов, проходящие по этим путям, могут давать коллатерали, входящие в медиодорсальное ядро и взаимодействовать с дендритами этих клеток по

касательной, пересекая их перпендикулярно. Такое взаимодействие афферентов с дендритами характерно для разнородных воздействий.

В медиодорсальном ядре не найдены типичные классические густоветвистые кисточковые клетки, такие как в вентральном переднем ядре (VA) и нетипичные, как в переднем вентральном (AV). Релейные редковетвистые короткодендритные клетки по данным Т.А.Леонтович у собак в медиодорсальном (Md) ядре не наблюдались [71], тогда как у взрослого человека они были найдены и описаны нами.

Кроме рассеянных по ядру ретикулярных клеток с характерным дендритным рисунком, в этом ядре присутствуют и «краевые» ретикулярные нейроны, с присущим им местоположением у поверхности ядра и направленностью дендритов во внутрь ядра или распластанностью дендритов по поверхности, аксон таких нейронов всегда уходил за пределы ядра. Гистохимическим методом на NADPH-диафорузу были окрашены именно эти «краевые» клетки. Такие нейроны не описаны у животных.

Две разновидности короткоаксонных мелких клеток (интернейронов) – гладкодендритные и «лохматодендритные» схожи с таковыми у животных [71, 373].

Импрегнация материала серебром выявила, что среди изученных нами ядер, в медиодорсальном ядре обнаружены двухпучковые клетки шипиковые и нешипиковые и отнесенные нами к длинноаксонным. Бабминдра с соавторами [18], исследуя медиодорсальное ядро кошки в опытах с ретроградным транспортом пероксидазы хрена, описали нейроны, которые назвали - III тип клеток и который оказался идентичен двухпучковым клеткам, описанным в настоящей работе. Авторы проводили также опыты по экстирпации префронтальной коры у кошек и отметили, что у клеток III типа в медиодорсальном ядре наблюдался хроматолиз [18], что свидетельствует о том, что эти клетки посылают свои аксоны в кору, т.е. являются длинноаксонными проекционными нейронами. Идентичность двухпучковых нейронов человека и клеток III типа кошки по их строению позволяет нам с уверенностью говорить о

принадлежности двухпучковых клеток человека к длинноаксонным нейронам. Авторы [18] считают, что эти нейроны отличаются от типичных релейных клеток медиодорсального ядра по характеру ветвления их аксонов, форме и размеру тела клетки и предположили, что клетки III типа могут осуществлять ассоциативную функцию. Заманчиво было бы предположить, что и у человека двухпучковые клетки способны осуществлять ассоциативную функцию, но на наш взгляд, ассоциативный процесс является сложным и один тип клеток не может определять такую функцию, но в этом ядре нами найдены групповые модули из кустовидных нейронов среднего размера, включающие двухпучковые нейроны в свой состав. Возможно, что именно эти модули будут иметь отношение к ассоциативной функции.

Переднее вентральное, переднее медиальное и переднее дорсальное ядра таламуса по данным литературы относятся к древним образованиям дорсального таламуса и филогенетически разным. Три передних ядра играют большую роль в жизнедеятельности человека. Во - первых: они связаны с лимбической областью коры мозга. Передние ядра входят в круг Пейпеца [293], включающий лимбическую область коры – гиппокамп – мамиллярные тела – передние таламические ядра - лимбическую область коры, который, как полагают, имеет большое значение для обеспечения разнообразных эмоциональных реакций. Во - вторых: эти же ядра входят в так называемый «малый круг Наута»: гиппокамп – передние таламические ядра – лимбическая извилина – гиппокамп. Однако существование таких жестких замкнутых кругов ставится под сомнение некоторыми авторами, поскольку прямые связи лимбической области с гиппокампом не были обнаружены, но существуют и не прямые связи, которые обеспечивают работу этого круга. О связях с лобной корой трех передних ядер свидетельствуют опыты с удалением или повреждением лобной области коры у собак [1]. В таких случаях наблюдались дегенеративные процессы клеток в переднем вентральном и переднем медиальном ядрах и гибель клеток в переднем медиальном ядре. Автором предполагается, что передние ядра таламуса обеспечивают интеграцию вегето-эмоциональных реакций со сложными формами

деятельности лобной коры, а именно - программирования поведения в новой для организма среде [1, 97].

Описание отдельных клеток, импрегнированных серебром в передних таламических ядрах, или их фотоиллюстрация дается в немногих работах [71, 146, 291, 374, 374 376]. Самое раннее описание клеток передних ядер таламуса методом Гольджи относится к 1911 году [148], где автор описал интегративные длинноаксонные нейроны. Если сравнивать редковетвистые длинноаксонные ретикулярные нейроны трех передних ядер, релейных моторных ядер и медиодорсального ядра, то ветвление дендритов этих клеток идентично во всех ядрах не только таламуса, но и в других структурах мозга. Это было доказано морфометрической верификацией [77]. Было показано присутствие в образованиях густоветвистой нейронной системы переднего мозга человека единой системы редковетвистых ретикулярных клеток, окрашенных по методу Гольджи и иммуногистохимически на NADPH-диафору, и что у человека во всех образованиях переднего мозга (стриатуме, паллидуме, таламусе, миндалине) существует единая система древних интегративных ретикулярных нейронов [77].

Редковетвистые длинноаксонные короткодендритные нейроны также одинаковы во всех ядрах. Как показано в настоящей работе, в основном, на дендритах этих клеток среднего размера, во всех исследованных нами ядрах, шипиков не наблюдалось. У животных же Т.А.Леонтович [71] отмечает, что такие среднего размера нейроны «обладают средним числом шипиков -12-25 на 100 мкм дендрита». Только в переднем медиальном ядре таламуса, нами обнаружены помимо классических короткодендритных нейронов среднего размера без шипиков, подобные же клетки с более крупной и гигантской сомой и шипиками на дендритах.

Интересно, что наличие крупных тел у короткодендритных клеток не отмечалось ни в одной работе других авторов. Какую функциональную нагрузку несут эти клетки, еще предстоит выяснять в морфофизиологических работах.

Характерной особенностью трех передних ядер, по сравнению с другими исследованными нами ядрами таламуса человека, является наличие большого

числа короткодендритных клеток, которых не так много в релейных моторных ядрах и медиодорсальном ядре. Это отмечала и Т.А.Леонтович у собак [71], но короткодендритных крупных клеток с шипиками ею у собак не найдено. Возможно, это особенность клеток взрослого человека. Подобные длинноаксонные нешипиковые короткодендритные нейроны среднего размера в наружном коленчатом теле млекопитающих описывала и Е.Г. Школьник-Яррос [109]. У человека, по сравнению с животными, такие нейроны имеют несколько большую длину дендритов. Появление шипиковых форм нейронов в ядрах дорсального таламуса не только короткодендритных, но и ретикулярных, древовидных, кустовидных, мультиполярных, рассматривается нами у человека как пластические перестройки этих нешипиковых нейронов с целью улучшения качества принимаемого сигнала [35]. О функциональной роли дендритных шипиков позвоночных животных имеется несколько точек зрения [подробно - 16, 36, 83, 89, 163, 180, 226, 331]. Ранее основной функцией шипиков считалось увеличение рецептивной поверхности поля для установления контактов с разветвленными терминалями аксонов других нейронов. Кроме того, предполагалось, что они могут действовать как коллекторы [163]. Современные представления о функции шипиков основывается на физиологических исследованиях, сформированных еще 1985 году. Предполагается, что входное сопротивление шипика выше, чем сопротивление самой дендритной ветви. Во время электрической стимуляции афферентов, постсинаптические шипики претерпевают ряд изменений в форме и цитохимии, что может усиливать (повышать) передачу электрического заряда к основной дендритной ветви [163].

По характеру ветвления дендритов древовидные и кустовидные клетки одинаковы во всех ядрах, но наряду с классическими разновидностями этих клеток в отдельных ядрах есть формы клеток выделяющие их среди остальных. Например, в медиодорсальном ядре встречаются очень крупные, грубые древовидные клетки. Выполняют такие клетки какую-то специфическую функцию или это какие-то клеточные перестройки, например: у человека –

возрастные? В работах на животных не удалось найти описания подобных клеток, возможно, потому, что всегда использовались молодые особи.

Среди кустовидных клеток, в двух ядрах (медиодорсальном и переднем медиальном) найдены кустовидные клетки с шипиками. Для чего потребовалось увеличивать синаптическую поверхность дендритов релейных клеток и повышать качество приходящих сигналов? Для выяснения этих вопросов необходимы специальные исследования.

Крупные и гигантские кустовидные нейроны обнаружены во всех ядрах, кроме антеромедиального (АМ) ядра. В этом ядре с крупными и гигантскими телами оказались длинноаксонные короткодендритные клетки. Густоветвистые древовидные клетки и схожие с ними по характеру ветвления дендритов редковетвистые короткодендритные нейроны не имеют четко выраженного фокуса максимального ветвления дендритов (ФМВ), как у кустовидных клеток, поэтому и принцип проведения импульсов на дендритах у клеток, вероятно, иной, чем у кустовидных. Древовидные нейроны с последовательным характером боковых ветвлений дендритов от ствола, имеющих большие отрезки ствола между ветвями и достаточно широкими дендритными площадками между стволом и дендритной ветвью (узлы ветвления) рассматриваются рядом авторов как места блокады приходящих по ветвям импульсов [15, 37]. С авторами можно согласиться, поскольку суммацию импульсов, при больших отрезках ствола между дендритными ветвями, вероятно, получить сложно, если разряды не высокочастотные.

У короткодендритных нейронов с подобным, последовательным ветвлением дендритов, как и у древовидных, но с короткими отрезками между боковыми ветвями (то есть дендритные ветви сближены по стволу), следующие друг за другом импульсы могут догонять предыдущий импульс и суммироваться. То, что в узлах ветвления дендритов осуществляется регуляция проведения импульсов и логических операций, было описано в ряде работ [15, 37, 116]. Именно в узлах ветвления дендрита методом электронной микроскопии показано присутствие энергетических структур, которые могут способствовать этому – митохондрий и

гранулярного ретикулума, способного нарабатывать различные белки [17, 40, 41, 62, 303] и вакуолей, которые по нашему мнению могут служить «резонаторами», усиливающими сигналы так же, как и шипиковый аппарат шипика. У более примитивных животных, таких как беспозвоночные, да и у позвоночных животных методом электронной микроскопии показано, что вакуоли – это плохо развитый шипиковый аппарат [17, 40].

Отличительной чертой переднего вентрального и переднего медиального ядер таламуса животных является наличие большого количества мелких релейных кисточковых нейронов [71], которые, как пишет автор, «образуют целые скопления подобных нейронов и придающих характерный вид ядрам переднему вентральному и переднему медиальному». В настоящем исследовании этих ядер нами не наблюдалось таких скоплений кисточковых клеток у человека.

Классические кисточковые нейроны были найдены нами только в вентральном переднем (VA) ядре. Особенностью таких клеток является выход множества коротких веточек из одной точки и присутствие среди них 1-2 более длинных. В переднем вентральном (AV) ядре тоже было обнаружено большое количество кисточковых клеток, но кисти этих нейронов были более длинные, чем у классических. Увеличение длины дендритной кисти у кисточковых нейронов этого ядра человека можно связать с нарастанием числа вероятностных афферентов [71] в мозге человека, поскольку для вероятностных афферентов характерны редкие одиночные контакты. Увеличение длины ветви позволяет увеличить количество контактов либо с коллатералей одного афферента, либо с разными. У кисточковых нейронов, как и у кустовидных фокус максимального ветвления очень выражен. Тонкие дендриты выходят из одной точки. Одновременный приход импульсов по дендритам в одну точку, вероятно, может суммироваться и проходить к телу по более толстому проксимальному отростку к соме без затухания.

Короткоаксонные клетки были обнаружены еще в 19 веке [38], но автор не рассматривал их различий ни в строении дендритов, ни в размерах сомы по сравнению с длинноаксонными клетками. На характер ветвления дендритов этих

клеток обратил внимание Кахаль [148], исследуя ядра сенсорных систем таламуса. В 1959 году Т.А. Леонтович, изучая ядра дорсального таламуса собаки и кошки, подробно описала дендриты и аксоны этих клеток [70]. В последующие годы на животных эти клетки были показаны многими исследователями [91, 296, 328, 360, 361, 372, 373]. Если большинство авторов описывали короткоаксонные клетки животных, акцентируя внимание на длине и ветвлении аксона этих клеток, то в работе [70, 71] особое внимание уделялось характеру и особенностям ветвления дендритов. Были описаны два вида короткоаксонных клеток: «лохматые» (название автора) и гладкодендритные.

Короткоаксонные клетки (интернейроны) во всех изученных нами ядрах дорсального таламуса идентичны по характеру ветвления дендритов, но в медиодорсальном ядре, помимо двух видов клеток (гладкодендритных и «лохмато дендритных») нами найдена еще одна разновидность мелких клеток – длиннок дендритные биполяры. В настоящей работе на человеке были показаны короткоаксонные нейроны не только методом Гольджи, но и иммуногистохимическими методами. Из этого следует, что эти виды нейронов, так же как и длинноаксонные, закреплены в ядрах эволюционно и наличие короткоаксонных и длинноаксонных клеток прослеживается в сравнительном ряду вплоть до человека.

Исследование ретикулярного ядра таламуса животных методом Гольджи проводилось разными авторами [31, 69, 71, 148, 265, 329]. Сравнение клеток ретикулярного ядра таламуса человека с клетками этого же ядра млекопитающих, описанных в работах [69,71] показало, что классические крупные (large) нешипиковые нейроны типа R1L и R2L идентичны с таковыми клетками животных. У взрослого человека помимо этих клеток, нами найдены ретикулярные клетки типа R1L с шипикоподобными выростами на some и проксимальных частях дендритов. Многочисленные шипики на дендритах ретикулярных клеток в этом ядре, имеющих вид длинных палочек показаны у месячных щенят, но они распределены по всему дендриту [71], а не на some и проксимальных частях дендритов, как у взрослого человека. «Волосковых»

шипиков, описанных в работе [327], на ретикулярных клетках таламуса человека не наблюдалось. Дендритам крупных ретикулярных клеток ретикулярного ядра субприматов присуще образование терминальных 2-3 веточек на дистальных концах [71]. У дендритов нейронов таламуса человека крайне редко можно наблюдать на дистальных концах терминальные веточки. Из-за большой длины дендритных ветвей крупных редковетвистых длиннодендритных ретикулярных клеток проследить их до терминалей не всегда удастся. Сравнение же крупных ретикулярных нейронов R1L ретикулярного ядра таламуса человека с такими же нейронами вентрального переднего и вентрального латерального ядер таламуса человека показало, что принцип ветвления дендритов у этого типа нейронов одинаков [27,31].

Редковетвистые средние (R1m, R1s) и мелкие (R1s, R2s) ретикулярные клетки описаны лишь в настоящей работе.

Нешипиковые густоветвистые нейроны ретикулярного ядра человека идентичны с мультиполярными нейронами позвоночных [71]. Сравнить нейроны, которые описаны у человека в работе [146] не представляется возможным, поскольку авторы в своей работе не идентифицируют клетки по дендритам. Большим разнообразием шипикоподобных выростов характеризуются шипиковые густоветвистые мультиполярные нейроны описываемые нами. У этих нейронов, наряду с палочковидными выростами и бугорками, имеются и типичные шипики с головкой. Такое разнообразие воспринимающих импульсы элементов на одном нейроне позволяет рассматривать эти нейроны как клетки, интегрирующие разнородную информацию, приходящую к ним по различным афферентам.

Сравнение крупных ретикулярных нейронов ретикулярного ядра таламуса человека с такими же клетками ретикулярной формации продолговатого мозга животных (кошка) [55] показало, что размах дендритов относительно сомы у тех и у других нейронов весьма велик, особенно у клеток с равномерным распределением дендритов во всех направлениях. Но таких нейронов в ядрах дорсального таламуса человека встречается очень мало.

Рассеянные ретикулярные нейроны типа R1L всех изученных дорсальных ядер, разбросанные внутри ядер, идентичны таким же ретикулярным нейронам ретикулярного ядра таламуса. Такие ретикулярные нейроны могут получать большое число вероятностных терминальных окончаний (по терминологии Т.А. Леонтович, [71]) от самых различных афферентов. Здесь создаются условия для перекрытия зон этих афферентов и для интеграции импульсов различного качества одной и той же ретикулярной клеткой.

Кроме этого, в ретикулярном ядре встречаются ретикулярные клетки явно ориентированные. Это чаще всего клетки, относящиеся к средним ретикулярным нейронам R2m, которые ранее не описывались, также как и мелкие ретикулярные нейроны.

Н.С.Косициным [62] и Г.П.Жуковой [56] была подмечена особенность крупных ретикулярных нейронов: изменять пространственную ориентацию своих дендритов в зависимости от места прохождения афферентных путей. Действительно, дендритная пластичность этих нейронов необыкновенна. Увеличение числа дендритных ветвей и радиальное расположение их вокруг сомы у одних ретикулярных нейронов, расположенных внутри ядер, скорее всего должно обеспечить максимальный эффект вероятностной передачи информации с многих афферентов на дендриты таких клеток. При такой ориентации дендритов ретикулярных клеток, отдельные участки этих дендритов скорее всего получают информацию с разных афферентов, что, впрочем, характерно и для перпендикулярного расположения к афферентным путям дендритных ветвей «краевых» ретикулярных нейронов, расположенных поверхностно в дорсальных ядрах таламуса человека и показанных гистохимическим методом в настоящей работе. Увеличения густоты ветвления дендритов ретикулярных нейронов, описанное Г.П.Жуковой в ретикулярной формации [54, 56], ни в ядрах дорсального таламуса, ни в ретикулярном ядре вентрального таламуса нами не наблюдалось, тогда как различная ориентация дендритов ретикулярных клеток, относительно входящих афферентных потоков (косое, перпендикулярное и продольное) наблюдалось нами во всех ядрах.

Ориентация дендритов ретикулярных клеток, показанная в этой работе, также имеет значение для приема информации. Если нейрон распластывает свои дендриты у поверхности ядра в разные стороны перпендикулярно массовому входу пучков волокон, в таком случае все входящие афференты равноправны. В настоящей работе показано, что таким образом располагаются NADPH-диафоразно - позитивные нейроны, функция которых многогранна, в том числе и регуляция межнейрональной электрической передачи [142, 155, 178, 338] и регуляция пластических свойств нейронов [397]. При косом направлении дендритов нейрона, расположенного в пучке волокон, когда пучок волокон проходит только через проксимальные части дендрита и сому ретикулярного нейрона, значимая информация, скорее всего, принимается только от волокон этого пучка, так как основная масса шипиков некоторых ретикулярных нейронов, показанных в этой работе, сконцентрирована на соме и проксимальных дендритах. Когда же ретикулярный нейрон расположен в одном пучке и его дендриты следуют параллельно волокнам пучка в противоположном направлении, то такой нейрон связан только с одним потоком этих афферентов. Косорасположенные ретикулярные нейроны и нейроны в одном пучке, по мнению Л.С.Богословской (с соавторами), являются «индикаторами более подробно дифференцированной информации о виде и характере поступающих на их входы афферентных импульсов» [44].

Ретикулярная сеть, расширяя свое пространство, пронизывает ядра, сохраняя свой принцип организации. Согласно наблюдениям Т.А.Леонтович и Г.П.Жуковой, полученным на кошках и собаках, «в краниальном направлении от среднего мозга, формация ретикулярных нейронов, как и в стволовой ретикулярной формации идет без перерыва вплоть до конечного мозга, что позволяет представить ретикулярную формацию как единую систему нейронов, вытянутую вдоль оси центральной нервной системы» [67, 69, 265]. Полученными нашими данными подтверждается это наблюдение авторов на животных.

Как показало исследование срезов таламуса мозга взрослого человека, в исследуемых ядрах нет равномерного распределения нейронов. Они

группируются в отдельные образования, названные нами первичными структурными единицами, или модулями первого порядка интеграции нейронов. Первичные структурные единицы- модули в ткани мозга являются постоянными морфологическими образованиями, из которых каждый раз могут выстраиваться новые, более сложные функциональные модули, участвующие в выполнении того или другого акта в организме животных и человека. Исследование первичных структурных модулей ядер таламуса и моторной коры показало, что эти клеточные модули представляют собой организованное определенным образом небольшое число нейронов. Почему первичные структурные модули? Потому, что такой модуль - это первое объединение в морфоструктуру отдельных нейронов. Известно, что отдельный нейрон интегрирует влияния других нейронов и строит свою активность на основе оценки результатов такой интеграции [5]. Если отдельный нейрон способен провести первичную обработку поступившей к нему информации, то первичный структурный модуль, состоящий из совокупности клеток, вероятно, способен обработать суммарную информацию, приходящую на каждый входящий в модуль нейрон и сформировать общий ответ. Не исключено, что в первичном структурном модуле переплетающиеся дендриты нейронов контактируют друг с другом. В литературе имеются электронномикроскопические работы по исследованию вентрального переднего ядра таламуса обезьяны, в которых авторы пишут, что дендриты нейронов этого ядра образуют множество дендро-дендритных контактов [18, 255, 256], можно предположить что информация, поступившая на один из нейронов модуля способна распространиться на все или большую часть нейронов этого модуля через дендро-дендритные контакты. Возможно, что такое распространение информации в модуле от нейрона к нейрону может иметь связь с кратковременной памятью и чем больше нейронов в модуле (не 3, а 5-8), тем дольше удерживается поступившая информация.

В физиологических работах на бодрствующих кошках и собаках при регистрации мультинейронной активности через вживленные электроды в глубокие слои фронтальной и моторной коры, выделялась импульсная активность

4-8 нейронов, которые находились в тесных функциональных связях и имели четкую внутреннюю структуру и названных локальными сетями или микромодулями коры [51]. Предполагается, что подобная регистрация мультинейронной активности представляет активность морфологических единиц – «гнезд» или кластеров [18, 21], что, вероятно, соответствует групповым первичным структурным модулям в нашей работе, да и по числу работающих нейронов наблюдается совпадение с числом нейронов, входящих в модуль. Традиционный подход к исследованию изменений импульсной активности отдельных нейронов при изучении поведенческих реакций животных начинает входить в противоречие с представлениями физиологов в том, что обработка информации в мозге осуществляется все-таки популяциями нейронов. В последние десятилетия все чаще используются методы мультинейронной регистрации. Все чаще констатируется факт, что в мозге работают группы нейронов, а не отдельные нейроны, анализ активности которых дает не полные сведения о специфике обрабатываемой ими информации. В настоящей работе были показаны такие группы нейронов, но мы расширяем границы для физиологических исследований, так как показали, что существуют групповые модули содержащие и большее количество клеток – до 11 (в простых модулях), а также существуют еще и конгломераты, включающие N-ое количество разных модулей. В тоже время, показаны крупные и гигантские обособленные нейроны, стоящие всегда отдельно и выполняющие какую-то специализированную функцию, скорее всего – обобщение информации с многих или модулей, или конгломератов.

Колонки коры, о которых так много писалось и которые состоят из 100-110 нейронов, проходящие вертикально через все слои коры [267], скорее всего, представляют собой совокупность множества коротких цепочек (цепочечные модули), ориентированных по вертикали через слои коры. Число коротких цепочек в «колонке» коры может быть разным. Вертикальные параметры структурных «колонок», вероятно, будут определяться приходящим афферентом (или его коллатералью), охватывающим N -е число групп или цепочек, а не

визуальной протяженностью в 100 клеток через все слои коры в вертикальном цилиндре диаметром около 30 мкм [267]. В настоящее время нет ни четкого определения «колонки», ни границ ее. Повторим, что неопределенность самого понятия «единиц» и их границ касается и «ансамбля», и «гнезд», и «баррелоидов», и «цилиндров» и так далее. Поэтому исследование параметров перечисленных «названий» еще предстоит после определения их границ.

После того, как Lorente de No выделил «элементарную единицу» коры, колонки изучались как физиологами, так и предпринимались попытки морфологической трактовки физиологически выявляемых колонок [100,101]. Стержнем такой единицы считалась крупная эфферентная пирамида. Предполагалось, что такая крупная пирамида V слоя передает в подкорковые образования результирующую информацию, которая является функцией сложнейшей обработки сигналов внутри самой элементарной единицы и подобных же процессов, протекающих в соседних единицах [44, 45]. Другими словами, крупная пирамида «снимает» информацию с других элементарных единиц и в этом процессе задействованы дендриты крупной пирамиды входящие в дендритный пучок, но какие отростки участвуют в передаче информации на эту пирамиду? Если аксоны, то это должны быть либо прямые связи, либо аксоны интернейронов. Передача информации через вставочные нейроны удлинит бы время передачи информации. Если же дендриты такого нейрона получают информацию с дендритов соседних единиц, то это очень напоминает ситуацию, описанную нами в этой работе с крупными и гигантскими кустовидными нейронами, «считывающих», как предполагается нами, информацию с разных модулей в ядрах дорсального таламуса, обрабатывающих ее и передающих в кору. В таком случае принцип организации «считывания» информации видимо универсален.

В более поздней работе Е.И.Краснощековой [65] при исследовании закономерностей структурно-функциональной организации нейронных объединений коры мозга млекопитающих разных систематических групп, показаны категории миниколонок теменной коры мозга куторы, летучей мыши,

домовой мыши и белой крысы. В мозге этих животных миниколонки теменной коры автор относит к I категории такие, в которых пучки апикальных дендритов формируются пирамидными нейронами слоев VI–II, различающихся по генезу. Нейроны VI слоя коры происходят из более ранней закладки, которая филогенетически объединяет архи и неокортекс. Нейроны слоев V–II принадлежат неокортексу (т.е. более поздней закладки). Ко II категории отнесены миниколонки коры мозга (нутрии, тюленя, кошки, обезьяны), в которые объединяются пирамиды только V–II слоев, но клетки сходные по генезу. Показанные нами групповые и цепочечные модули, образованные из одних только кустовидных нейронов, вероятно, тоже сходны по генезу, тогда как модули ассоциативного медиодорсального ядра включают три категории нейронов, то есть, сформированы из разных клеток. Не может ли это свидетельствовать об эволюционно отработанном механизме формировании структурных единиц?

В отличие от мнения Lorente de No [267], что «элементарная единица» - колонка проходит через все слои коры, нами в моторной коре поля 4 [34] показано, что нет непрерывного следования нейронов друг за другом от нижних слоев до первого. Вероятно, колонка - это второй порядок организации нейронов в структурные единицы и состоит она из коротких цепочек – модулей первого порядка. Колонку коры, по нашему мнению, можно представить в буквенном выражении как - $mIc \uparrow n$, где mIc – модуль первого порядка - цепочечный (chain), n - число цепочечных модулей, входящих в колонку, стрелка - направление организации цепочек по вертикали.

Нельзя согласиться с авторами работ [44, 45], что в рамках трех существующих в центральной нервной системе формаций, описанных Г.П. Поляковым [87,89], можно выделить только 2 типа структурных единиц – автономный нейрон (ядерная формация) и «элементарная единица» (корковая формация). На наш взгляд, ядерная формация это сложнейшее сочетание групповых и цепочечных модулей I порядка, объединенных автономными крупными и гигантскими нейронами. Групповые и цепочечные модули - это структурно-функциональные единицы I порядка интеграции нейронов,

формирующие более сложные модульные образования в мозге, как в коре, так и в подкорковых структурах. Эти единицы в разных сочетаниях формируют всю мозаику мозга. В коре цепочечные модули организованы в колонку. Групповые модули в сочетании с цепочечными, скорее всего, выстраивают цилиндры, диаметр которых по данным А.С.Батуева [21, 23] равен 350 мкм. Цилиндр, как структурную единицу II порядка, можно записать таким образом: $[(mIc \uparrow \cdot n) + (mIg \uparrow \cdot n) + (N \cdot n)]$, где $(mIc \uparrow)$ – цепочечный модуль, организованный по вертикали, n – число цепочечных модулей в цилиндре; $(mIg \uparrow)$ – групповой модуль, организованный по вертикали, n – число групповых модулей в цилиндре; N – крупные или гигантские пирамиды, объединяющие модули, n – число их в цилиндре.

Исследования ядер на Гольджи-препаратах показало, что гигантские нейроны очень редки и расположены в нейропиле очень редко. Их очень малый процент (от половины процента до двух).

Крупные нейроны ядер дорсального таламуса составляют во всех ядрах также очень небольшой процент клеток. Крупные и гигантские клетки по сравнению со средними и мелкими нейронами обладают большими телами, площадь тел которых может достигать до 1000 мкм^2 и более. Длина дендритов таких клеток больше, чем у средних нейронов, но уступает длине дендритов ретикулярных клеток. Объем, с которого собирается информация, велик и, как показано в настоящей работе, эти клетки собирают информацию с большого числа модулей. Описания таких клеток в таламусе человека не удалось найти. Нейроны с гигантскими телами были описаны в стриатуме [75], но они были идентифицированы автором как короткоаксонные (интернейроны), в отличие от таламических релейных длинноаксонных нейронов.

Наличие в мозге отдельных крупных и гигантских нейронов и определение их функционального значения как структурной единицы предполагает необходимость проведения специального исследования на плоидность их. Возможно, гигантский нейрон это больше двух объединенных нейронов, таких, как наблюдаются у беспозвоночных животных в эволюционном ряду, у которых

гигантские клетки больше, чем диплоидные. Тогда такие нейроны необходимо рассматривать как группу клеток. В вентральном латеральном ядре таламуса человека, среди гигантских нейронов, особенно при иммуногистохимическом окрашивании, наблюдались в нейронах по 2-3 ядра в одной цитоплазме. Не исключено, что и гигантские пирамиды коры и гигантские кустовидные нейроны таламуса – это нейроны полиплоидные, а не диплоидные.

Самые крупные нейроны в структурах X. Хиден рассматривает как наиболее высокоспециализированные клетки, синтезирующие РНК и белок. РНК принадлежит ведущая роль в белковом синтезе [104]. Белки играют и транспортную роль. В настоящей работе было показано, что крупные и гигантские кустовидные клетки в ядрах выполняют «объединяющую» функцию. Предположительно, такие клетки производят «считывание» и обработку информации с разрозненных группировок модулей и, скорее всего, именно эти нейроны формируют длинные пути на кору. Поэтому в таких нейронах необходима большая наработка белков для нужд самой клетки для сохранения ее целостности и наработки экзобелков (медиаторы) и переноса их к синаптическим терминалям, расположенным в коре.

У кустовидных нейронов с четко выраженными дендритными зонами, толстые проксимальные части являются проводниками сигналов к соме, тогда как остальная разветвленная часть является интегрирующей. По мнению Eccles [179], зона наибольшего ветвления дендрита имеет низкий порог и является вероятным местом дендритной триггерной зоной. Это согласуется с представлениями Андерсона и Ломо [6, 116]. То, что спайк может генерироваться и проводиться дендритами релейных нейронов дорсального таламуса, было показано в работах Purpura et.al. [310, 311]. Такие нейроны как кустовидные, по нашему мнению, способны усиливать сигналы и передавать, поступающие к ним не только при аксо-дендритных взаимодействиях, но и с многочисленных дендро-дендритных контактов (показанных в моторных ядрах [255]), иначе взаимодействие дендритов нейронов, входящих в различные модули и взаимодействие крупных и гигантских клеток с разными модулями дендритами было бы мало объяснимым.

Если сравнивать первичные структурные модули коры и ядер таламуса, то видно, что принцип организации их идентичен. Разница групповых модулей коры и подкорковых ядер состоит лишь в клетках, формирующих первичные структурные модули. В коре – пирамиды, в моторных ядрах – в основном кустовидные клетки. Цепочечные модули коры могут состоять из пирамидных клеток и непирамидных, а в ядрах – кустовидных среднего размера и смешанных – кустовидных и древовидных. Цепочек, состоящих только из одних мелких клеток (интернейронов) в ядрах таламуса пока не найдено.

Казалось бы, модули двух релейных моторных ядер включают очень ограниченное число видов нейронов – основная масса модулей состоит из средних кустовидных нейронов, очень небольшое число – из смешанных видов – кустовидных и древовидных клеток, но как разнятся по своему строению эти два ядра. По построению эти ядра совершенно различны. Вентральное переднее ядро построено по ядерному типу. Групповые и цепочечные модули образованы, в основном, из средних кустовидных нейронов, с преобладанием групповых модулей, тогда как в вентральном латеральном ядре те же самые нейроны больше образуют цепочечных модулей. Их больше в два раза в этом ядре по сравнению с групповыми модулями, да и само ядро построено по «экранному» типу.

В ассоциативном медиодорсальном ядре модули строятся, в основном, из разных нейронов. В этом ядре в модули входят еще и мелкие нейроны, но организовано ядро по ядерному типу как и вентральное переднее ядро. Если в вентральном переднем и вентральном латеральном ядрах «считывающими» нейронами являются одиночные гигантские и крупные кустовидные нейроны, то медиодорсальном ядре эта функция выполняется средними и, реже, крупными нейронами. Нейроны средних размеров объединены попарно и стоят индивидуально в нейропиле. Гигантских кустовидных нейронов в медиодорсальном ядре меньше, чем в вентральном переднем ядре и значительно меньше, чем в вентральном латеральном ядре.

В других подкорковых образованиях (хвостатом ядре и скорлупе) кошки, собаки и человека [75], было показано, что в этих структурах существуют модули,

представляющие собой округлые структуры, состоящие из мелкоклеточной сердцевины и окружающих ее волокнистых стенок, содержащих, помимо мелких клеток, крупные клетки. К сожалению, авторы не рассматривают организацию самих нейронов внутри этих образований и поэтому сравнение описанных образований с первичными структурными модулями ядер таламуса не возможно. По нашему мнению, описанные в работе [72], более крупные структурные модули будут включать множество первичных структурных модулей. Скорее всего, показанные в работе [75] образования могут походить на баррелы, а не на колонки коры, как предполагали авторы [72, 75].

До настоящей работы мало уделялось внимания своеобразной агрегации нейронов в стабильно существующие группы и цепочки не только в дорсальных ядрах таламуса, но и по всему мозгу. В отдельных же работах на развивающейся коре мозга человека [102] авторы очень близки к понятию первичных структурных модулей и в своих работах употребляют термины «клеточные группировки», «гнездные группировки», или «гнездные скопления», а также «лестничные группировки» [47, 105].

Исследователи многочисленных публикаций [59, обзорная работа], сразу пытались определиться в более сложно устроенных единицах мозга животных и человека (колонках, цилиндрах, ансамблях, баррелах, баррелоидах). Нельзя конечно сбрасывать со счетов весь наработанный материал в мировой литературе, необходимо серьезно пересмотреть его, используя стабильные первичные структурные единицы - модули мозга и определиться с понятиями и границами более крупных клеточных образований. Необходимо выявить принципы построения более крупных структурных единиц мозга. На самом деле, как показывают исследования мозга, равномерного распределения клеток нет в структурах. Даже в ядрах, не говоря о коре головного мозга, существуют определенные агрегации не только самих клеток, но и чередование сгущений больших полей клеток и полей, свободных от них, но заполненных, например: пучками дендритов, или синаптическими полями с гломерулами, что наглядно показано в электронномикроскопических работах [17, 40, 42, 62, 303].

Исследование у взрослого человека в передних ядрах таламуса, проецирующихся на лобную кору, структуры клеток, входящих в различные системы нейронов, позитивных на кальций-связывающие белки – калбиндин, парвальбумин, калретинин и на фермент NADPH – диафоруазу, который является маркером NO синтазы, позволил изучить характер распределения биохимически идентифицированных нейронов в различных ядрах таламуса человека с учетом принципов их структурной организации. Ионы Ca^{2+} играют важную роль в различных внутриклеточных процессах. Они включены в состав клеточной мембраны, участвуют в аксоплазматическом токе, обеспечивают клеточную подвижность [333, 334]. Определяя роль кальциевых белков Ohm [292] пишет, что гомеостаз кальциевого уровня жизненно важен для функционирования клеток. Калбиндин и парвальбумин характеризуются высоким сродством к кальцию и они связаны с регулированием внутриклеточного уровня кальция. Физиологическая функция калбиндина (как и двух других белков: парвальбумина и калретинина) все еще неизвестна, но предполагается, что калбиндин функционирует как внутриклеточный буфер, модифицирующий нейронную возбудимость синаптического входа [292].

Исследование структуры нейронов со всеми отростками и их распределение внутри изучаемых ядер, в том числе и их отношение к структурным модулям, выявило определенную специфику локализации в исследованных ядрах, общие принципы локализации этих химических веществ в морфотипах нейронов, а также особенности локализации таких нейронов в структурных модулях передних ядер таламуса. В настоящее время, по каждому из исследованных в настоящей работе ядер дорсального таламуса взрослого человека, имеется небольшое число работ, в которых приводятся данные о NADPH-диафоразно – позитивных, калбиндин, парвальбумин и калретинин - позитивных нейронах. Много таких работ ведется на субприматах (в основном, крысах). Однако, переносить полученные данные по субприматам, на человека, по нашему мнению, представляется ошибочным, поскольку показано для стриатума, ядра Мейнерта и неокортекса [218, 348, 382, 383, 394, 396], что тот же самый морфологический тип

нейронов, у человека и субприматов, может иметь различные химические маркеры и различные их сочетания.

Имеющиеся в литературе сведения о структурных особенностях NADPH-диафоразных калбиндин, парвальбумин и калетинин позитивных нейронов наиболее полны для неокортекса [366, 383, 384]. Для таламических ядер эти сведения ограничиваются главным образом величиной и формой тел клеток и интенсивностью окраски. В источниках литературы есть данные о том, что в моторных ядрах таламуса калбиндиновые клетки были найдены в вентральном переднем и передней части вентрального латерального ядрах, а калретининовые – в ретикулярном ядре [189], в виде клеточных скоплений [158], однако структура этих клеток не описывалась. Данных, о наличии в моторных ядрах таламуса NADPH-d позитивных нейронов найти не удалось, поэтому наши данные оказались своевременными и актуальными [29].

Выявленные нами, единичные NO синтезирующие ретикулярные клетки в ядрах и большое количество этих же клеток в окружающей ядра волокнистой ткани внутренней капсулы, были сопоставлены с клетками, изученными нами ранее методом Гольджи [27]. Сравнение обоих типов вышеописанных NADPH-d позитивных клеток позволило идентифицировать эти клетки и отнести первый тип клеток к длинноаксонным ретикулярным нейронам, а второй – к короткоаксонным гладкодендритным нейронам. Исследуемые ядра дорсального таламуса человека и животных (собак) построены из густоветвистых длинноаксонных клеток [27, 71]. По нашим данным, фермент NADPH-диафараза отсутствовал у человека в основных длинноаксонных густоветвистых клетках, составляющих большинство нейронов ядер дорсального таламуса, таких, как релейных кустовидных, кисточковых, древовидных и короткодендритных, описанных нами ранее методом Гольджи, а также во втором типе клеток – короткоаксоновых «лохматодендритных» (интернейронах). NO - синтезирующие длинноаксонные ретикулярные редковетвистые клетки оказались сходными и с древними формами эфферентных (проекционных) нейронов, составляющих ретикулярную формацию ствола мозга животных [55, 265], а также рассеянными

такими же клетками в образованиях, построенных из проекционных густоветвистых клеток [27, 71]. Сравнить полученные собственные данные с литературными данными зарубежных исследователей, исследовавших стриатум человека [383] и описавших клетки «с длинными редковетвистыми дендритами» и базолатеральные ядра миндалины человека [139], где авторы показали многочисленность NADPH-d позитивных клеток, подразделяя их лишь по форме тела и интенсивности окраски, не представляется возможным. В одной из работ, где подробно описаны NO синтезирующие клетки стриатума и базолатеральной миндалины человека [76], были показаны многочисленные длинноаксонные ретикулярные клетки, идентичные с выявленными подобными же клетками в нашей работе. Отличие состоит лишь в количестве клеток найденных в исследованных структурах. В исследованных нами ядрах такие клетки единичны, а в стриатуме и базолатеральной миндалине многочисленны. Интересно, что в нашей работе отмечается своеобразное местоположение выявленных ретикулярных клеток – в пограничных слоях ядер. Локализация мелких и средних NADPH-d клеток, относимых нами к интернейронам, в местах бифуркации сосудов, совпадает с локализацией NADPH-d позитивных непирамидных нейронов, описанных в 4 поле новой коры мозга человека [82]. В этой же работе авторы описывают соматовазальные контакты этих клеток, но представленный фотоснимок соматовазального контакта интернейрона IV слоя 4 поля новой коры мозга человека не совсем убедителен, поскольку при таком ракурсе фотоснимка контактов сомы наблюдать невозможно. Мы пытались найти соматовазальные контакты NADPH-d клеток на своем материале, но наблюдать подобные контакты клеток с сосудами не удалось. Сомы клеток всегда располагались на некотором расстоянии от сосуда, хотя бы минимальном. Выявленные нами крупные NADPH-d позитивные клетки, контактирующие с сосудами бусинками аксонных коллатералей и образующие тип взаимодействия с сосудом «по касательной», идентичен описанному контакту в работе [182]. Полученные данные о наличии в волокнах внутренней капсулы, окружающей ядра, большого количества NO-синтезирующих клеток (отростки некоторых нейронов прослеживаются по

направлению к ядрам) и наличия сети не идентифицированных NADPH-d позитивных тонких волокон в самих ядрах дорсального таламуса, предполагают у человека возможность несинаптического [246] влияния NO на все нейроны изученных ядер или на большие группы нейронов и синхронизацию их работы за счет этого влияния. Несинаптическое воздействие NO может оказываться и на сами волокна внутренней капсулы. Взаимодействия NADPH-диафоразных нейронов с сосудами, показанные в изученных ядрах, могут свидетельствовать, как о местной регуляции этими нейронами интенсивности кровоснабжения нейронов, в соответствии с уровнем их функциональной нагрузки, так и о регуляции этими нейронами кровоснабжения за пределами изученных ядер, через систему NO синтезирующих длинноаксонных ретикулярных нейронов (их аксонных коллатералей), в местах окончания аксонов этих проекционных клеток. NO синтезирующие короткоаксонные нейроны, вероятно, оказывают влияние локально на сосуды, лежащие в зоне их дендритного поля, так как известно, что аксоны короткоаксонных клеток ветвятся в пределах своего дендритного поля [27, 71].

В ряде работ было показано, что NO оказывает сосудорасширяющее действие [370, 371]. После некоторого забвения, нейрогенная концепция регуляции локального кровотока вновь приобретает все больше сторонников [29, 52, 64, 80, 82, 398]. Принимая во внимание, что показанные в настоящей работе длинноаксонные ретикулярные клетки подкорковых таламических ядер способны достигать коры и охватывать своими аксонами большие территории мозга и они же являются NADPH-d позитивными, то вероятно не только локальный кровоток регулируется местно NO содержащими клетками, осуществляемый в мозге интернейронами, но и отдаленные большие территории с расположенными в них сосудами, регулируются NADPH-d - позитивными длинноаксонными ретикулярными клетками, поскольку «как активный вазодилататор NO является одним из основных факторов регуляции общего и локального кровотока в мозге» [49].

Не удивительно, что древние интегративные проекционные ретикулярные клетки встречаются в структурах передних ядер таламуса, поскольку это межуточный мозг, а по фило и онтогенетическим исследованиям ретикулярная формация с ее нейронами, развивается из межуточной пластинки, которая тянется кпереди до области перегородки [214].

В работах на щенках собак и кошках было показано, что ретикулярные нейроны имеются во всех подкорковых образованиях вплоть до глубоких слоев неокортекса. У человека были описаны NADPH-d позитивные клетки схожие с ретикулярными нейронами ретикулярной формации [251] и которую авторы рассматривали как каудальный конец системы NADPH-диафоразно-позитивных клеток ретикулярной формации, распространяющихся в базальные отделы переднего мозга, стриатум и кору мозга. Найденные в ядрах дорсального таламуса единичные «рассеянные» NADPH-d позитивные ретикулярные клетки, а также «краевые» NADPH-d позитивные ретикулярные клетки являются, скорее всего, продолжением системы NADPH-диафоразно-позитивных клеток ретикулярной формации.

Проведенное сравнение NADPH- диафоразных «краевых» ретикулярных клеток с «рассеянными» ретикулярными нейронами дорсальных ядер, окрашенных по Гольджи и основными проекционными густоветвистыми нейронами этих же ядер, также окрашенных по Гольджи (на NADPH-диафору они не окрашивались), показало идентичность ретикулярных клеток и отличие ретикулярных клеток от основных проекционных нейронов.

Поскольку все передние дорсальные ядра таламуса относятся к структурам, состоящим в основной своей массе из клеток густоветвистых, то было показано, что редковетвистые ретикулярные нейроны проникают в эти структуры, более того, из литературных источников известно, что ретикулярные нейроны проецируются на кору. Изучение неокортикальных проекций из дорсального таламуса путем введения ретроградного маркера в кору лобной доли обезьяны [350], кошки [349] и крысы [234] показало, что маркировались ретикулярные клетки в дорсальных ядрах таламуса, что позволяет считать ретикулярные клетки

дорсального таламуса проекционными. Местом окончания проекционных ретикулярных нейронов дорсального таламуса могут быть V и VI слои лобной коры, так и других областей коры [235]. Единичные «рассеянные» ретикулярные клетки, взаимодействующие по ходу с сосудами и «краевые» ретикулярные NADPH-диафоразно - позитивные клетки дорсальных ядер таламуса, синтезирующие NO и относящиеся к редковетвистым проекционным могут образовывать систему нейронов прямой проекции на кору, наряду с основными клетками густоветвистой системы. Таким образом, аксоны NO синтезирующих ретикулярных нейронов достигающие V и VI слои коры способны модулировать синаптическую активность их клеток, в том числе и формирующих нисходящую корковую систему, а также приспособлять к меняющимся условиям интенсивность кровоснабжения. В более поздних исследованиях, методом световой и электронной гистохимии было изучено распределение коллатералей аксонов NADPH-d позитивных нейронов и показана их тесная связь с внутримозговыми сосудами в теменной области коры большого мозга крысы [64]. Интересно, что авторы показывают локализацию NADPH-d позитивных нервных волокон в стенках внутримозговых сосудов, что наблюдалось и на нашем материале. Все авторы, исследовавшие NADPH-d позитивные клетки, отмечают одни те же места локализации тел таких нейронов – места бифуркации сосудов [29, 64, 82].

В большой работе по кальций-связывающим белкам (калбиндин, парвальбумин, и калретинин) в таламусе человека [285] детализируется распределение этих белков в передней группе ядер, медиальной, латеральной, вентральной, задней, интраламинарной и в вентральном таламусе (ретикулярном ядре). Показано неравномерное распределение этих белков в ядрах таламуса, но какие же клетки именно содержат тот или иной белок, авторы не рассматривают. Из интересующих нас ядер проиллюстрировано только медиодорсальное ядро, где показана, по нашему мнению, кустовидная калбиндин-позитивная клетка, идентичная подобным клеткам, показанным в моторных ядрах таламуса в настоящей работе.

В вентральном переднем ядре в магноцеллюлярной части его авторы нашли слабую реакцию окраски тел клеток на калретинин, а в вентральном латеральном ядре совсем не обнаружили калретинин-позитивных клеток. В нашей работе были показаны и идентифицированы такие клетки: длинноаксонные древовидные, кустовидные и короткоаксонные, а именно длиннодендритные в обоих релейных моторных ядрах. По нашим данным калретининовые клетки включены в первичные структурные модули отдельными клетками и в разном количестве, что не отражено ни в одной работе по кальций-связывающим белкам.

М.С. Munkle с соавторами [285] пишет, что парвальбумин и калбиндин-позитивные клетки окрашиваются «островками». Действительно окраска на эти белки не равномерная и соответствует она группировкам первичных структурных модулей той или иной иммунопозитивности. Эти два кальций-связывающих белка содержатся в кустовидных клетках, которые, как показано нами, образуют одинаковые первичные структурные модули, включающие от 3 до 5 клеток. Это монопозитивные модули.

Исследуя кальций – связывающие белки в трех передних ядрах таламуса [285] авторы показали, что в переднем вентральном и переднем медиальном ядрах таламуса клеточные тела окрашиваются на калбиндин интенсивно и средне интенсивно. В переднем дорсальном ядре парвальбумин – позитивные клетки не были найдены [285]. Наши исследования подтвердили отсутствие парвальбумина в этом ядре [33] и в более поздней работе 2007 г. [112] авторы также не нашли присутствия парвальбумин-позитивных клеток в переднем дорсальном ядре таламуса. Во всех зарубежных работах по кальций – связывающим белкам авторы не показывают, какие именно клетки содержат тот или иной белок. Этим принципиально отличается настоящая работа, показывающая идентифицированные виды нейронов, содержащих исследуемые белки.

При исследовании моторных ядер, в вентральном переднем ядре зарубежные авторы отмечали слабую окраску отдельных тел клеток на калретинин, а в вентральном латеральном ядре совсем не обнаружили таких клеток. В медиодорсальном ядре таламуса также найдены лишь

иммунопозитивные тела, как впрочем, и в ретикулярном ядре вентрального таламуса. В наших работах показаны не только клеточные тела, но и хорошо прокрашенные дендриты. Это позволило идентифицировать клетки иммунопозитивные к калретинину и отнести их к типу длинноаксонных (древовидных, кустовидных) и типу короткоаксонных (длиннодендритных интернейронов) в обоих моторных ядрах, а в медиодорсальном ядре – к густоветвистым нейронам (древовидным, кустовидным и двухпучковым) и короткоаксонным: длиннодендритным и «лохматодендритным» интернейронам.

В настоящее время мало кто из исследователей использует для изучения клеток мозга сложные классические методы Гольджи и его модификации. Не знание особенностей строения нейронов не позволяет многим определять разновидности нейронов, которые, скорее всего, они видят на своих препаратах, окрашенных другими методами. Только по этому, авторы многих работ концентрируют свое внимание лишь на телах клеток. Тогда как сложную работу мозга, может обеспечить лишь большое разнообразие клеточного состава его разных образований. Знание структуры разных нейронов этих образований необходимо для понимания совершаемой ими работы, наряду с одинаковыми нейронами, присутствующими во всех образованиях мозга (например: ретикулярными, двухпучковыми, мультиполярными), вероятно, выполняющих какую-то единую, определенную нагрузку и в коре и в подкорковых структурах.

Работа 2009 года [94] наглядно демонстрирует необходимость знаний критериев, разработанных для идентификации нейронов на препаратах, импрегнированных серебром. Авторами на мышах показаны калретинин-позитивные клетки предположительно, как считают авторы, «ненейрональный тип» в переднем мозге взрослых мышей. На самом деле, показанные клетки хорошо изучены и описаны на препаратах, окрашенных по Гольджи [27, 71] и показаны в настоящей работе во всех исследованных ядрах таламуса. Эти клетки относятся к одной из разновидностей короткоаксонных клеток, а именно к «лохматодендритным». Форма этих клеток бывает разной - от униполярной, до хорошо разветвленной; размер сомы может быть от 8-10 мкм и до 20 и более

микрон. Характер же ветвления дендритов постоянен - дендриты извилисты и имеют удлинённые веточки с головкой, а иногда и шипикоподобные выросты, что является характеризующим признаком дендритов этих нейронов. Такие униполярные калретиин - позитивные клетки можно наблюдать возле сосудов. Большой заслугой авторов является то, что они нашли зону нейрогенеза этих нейронов – вблизи передних рогов боковых желудочков [94].

Наши данные по нейронам, позитивным к калбиндину, парвальбумину и калретиину позволяют говорить о наличии в ядрах дорсального таламуса систем таких нейронов, поскольку присутствие одних и тех же видов позитивных к кальций - связывающим белкам повторяется во всех исследованных ядрах. Система нейронов позитивных к калбиндину представлена длинноаксонными густоветвистыми нейронами, а также короткоаксонными нейронами.

Система нейронов, позитивная к парвальбумину, включает как длинноаксонные редковетвистые нейроны, так и длинноаксонные густоветвистые и короткоаксонные интернейроны.

Система нейронов, позитивная к калретиину, представлена во всех изученных ядрах дорсального таламуса длинноаксонными густоветвистыми клетками, среди которых есть двухпучковые. Короткоаксонные нейроны представлены во всех ядрах «лохматодендритными» клетками, которые позитивны к калретиину.

Двухпучковые нейроны (как морфологический вид клеток) были найдены у обезьян в зрительной коре [167], но позитивность этих клеток была другой. Эти клетки были позитивными к калбиндину, также в коре найдены двухпучковые нейроны, содержащие NO. Такие данные еще раз подтверждают, что один и тот же морфологический вид нейронов у человека и животных может быть разной как эргичности, так и иммунопозитивности [348] и говорить в пользу разнесенного временного созревания нейронов в ростовых зонах нейрогенеза.

Заключение

В работе проанализирован собственный материал по структурной организации ядер дорсального таламуса и ретикулярного ядра вентрального таламуса взрослого человека и их нейронной организации, полученный в результате комплексного подхода к исследованию материала. Изучена нейронная организация ядер дорсального таламуса: трех передних ядер - переднего вентрального (AV), переднего медиального (AM), переднего дорсального (AD), двух релейных моторных ядер (вентрального переднего – VA и вентрального латерального - VL) и ассоциативного ядра (медиодорсального - MD), а также прилежащее к ним ретикулярное ядро вентрального таламуса (n.Ret.). Исследованы особенности строения ядер и их нейронный состав, проведена идентификация и классификация нейронов. Изучена организация нейронов в структурные единицы-модули, поддающиеся морфологической идентификации на качественном уровне; исследованы структурно - иммуногистохимические особенности нейронов ядер и выявлены специализированные системы нейронов единые по структуре и нейрохимическим маркерам, проведена идентификация клеток, входящих в системы иммуно-позитивных нейронов.

На препаратах, импрегнированных серебром, в VA ядре у взрослого человека нами было идентифицировано два класса нейронов, сильно разнящихся по своей соматодендритной структуре: редковетвистые и густоветвистые.

Класс густоветвистые нейроны включает виды – древовидные, кустовидные гигантские и среднего размера нейроны, а также кисточковые. Дендриты всех перечисленных основных нейронов не имели шипиков на своих ветвях. Эти нейроны относятся к релейным длинноаксонным клеткам.

Класс редковетвистые нейроны образован ретикулярными и короткодендритными клетками. Эти нейроны также длинноаксонные. Оба класса объединены в I тип длинноаксонных нейронов.

Мелкие нейроны этого ядра двух видов: гладкодендритные и «лохматодендритные», имеющие короткие аксоны, хорошо выявляемые

иммунохимическим методом, объединены во II тип – короткоаксонные нейроны (интернейроны).

Нейронный состав вентрального латерального ядра, изученный методом Гольджи, в основном не отличается от вентрального переднего ядра, но в этом ядре не найдены кисточковые нейроны.

Идентификация нейронов медиодорсального ядра на Гольджи-препаратах показала более разнообразный состав, чем в релейных моторных ядрах. Помимо тех же видов нейронов, что и в релейных моторных ядрах, в этом ядре имеются нейроны характерные для медиодорсального ядра.

Основная масса нейронов ядра – кустовидные среднего размера. Их две разновидности: шипиковые и нешипиковые. Среди кустовидных нешипиковых нейронов среднего размера есть классические и переходные формы нейронов. Шипиковые кустовидные нейроны – особенность медиодорсального ядра.

Крупные кустовидные нейроны шипиков на дендритах не имеют, но среди них есть формы, наблюдаемые только в этом ядре - нейроны с вытянутым телом параллельно поверхности ядра и отходящими с противоположных концов тела характерными дендритами кустовидного ветвления. Такие нейроны располагаются в поверхностном слое ядра.

Древовидных клеток 3 разновидности: нешипиковые изящные клетки среднего размера и 2 разновидности крупных древовидных клеток - шипиковые и нешипиковые. Шипиковые формы крупных древовидных нейронов наблюдались только в каудальной части ядра.

Две разновидности двухпучковых клеток: шипиковые и нешипиковые найдены в медиодорсальном ядре на препаратах окрашенных по Гольджи.

Все перечисленные выше клетки медиодорсального ядра относятся к длинноаксонным густоветвистым нейронам.

Из редковетвистых клеток в ядре найдены виды нейронов: типичные длинноаксонные короткодendrитные и длинноаксонные ретикулярные клетки. Классические крупные ретикулярные нейроны (R1L), рассеянные по всему ядру; «краевые» ретикулярные нейроны с характерным расположением тела клетки в

поверхностном слое ядра и дендритами либо уходящими вглубь ядра, либо распластанными по поверхности ядра и ретикулярные нейроны с радиальным отхождением большого количества дендритов (R2L).

Мелкие клетки (короткоаксонные, интернейроны) 3 видов: типичные гладкодендритные, «лохматодендритные» и длиннотендритные биполярные нейроны.

Три передних ядра также имеют свою специфику.

Идентификация нейронов переднего вентрального (AV) ядра на препаратах, импрегнированных серебром показала, что в ядре есть ретикулярные нейроны и короткодендритные, относящиеся к длинноаксонным редковетвистым нейронам. Длинноаксонные густоветвистые нейроны представлены древовидными, крупными кустовидными и среднего размера клетками. Особенностью ядра являются преобразованные, не типичные кисточковые нейроны. Короткоаксонные нейроны (интернейроны) представлены гладкодендритными и «лохматодендритными» клетками.

Переднее медиальное (AM) ядро отличается от переднего вентрального (AV) ядра наличием в нем клеток, которых нет в AV ядре. Наряду с классическими формами клеток – длинноаксонными редковетвистыми ретикулярными и короткодендритными нешипиковыми нейронами, в AM ядре есть длинноаксонные короткодендритные шипиковые нейроны с крупными телами. Такие нейроны не наблюдались нами в исследованных в этой работе других ядрах.

Длинноаксонные густоветвистые нейроны в этом ядре представлены нешипиковыми формами древовидных и кустовидных клеток, но наряду с этими видами клеток, среди кустовидных есть шипиковые нейроны и кустовидные переходные формы клеток. Таких разновидностей клеток также нет в AV ядре. Мелкие клетки (короткоаксонные) в переднем медиальном ядре такие же, как и в переднем вентральном 2 видов – гладкодендритные и «лохматодендритные».

На препаратах, импрегнированных серебром, в переднем дорсальном ядре (AD) нами идентифицированы из длинноаксонных редковетвистых нейронов –

ретикулярные нейроны среднего размера R1m и классические короткодендритные нейроны.

Длинноаксонные густоветвистые нейроны представлены: а) древовидными клетками, с типичным характером ветвления дендритов для этого вида нейронов, хотя дендриты более изящны и с более тонкими ветвями, чем в других изученных ядрах дорсального таламуса;

б) кустовидные нейроны имеют разнообразную форму тела, характер ветвления дендритов типичен, фокус максимального ветвления дендритов четко выражен и расположен недалеко от сомы. Гигантские кустовидные нейроны также типичны, но встречаются очень редко, они единичны;

в) короткоаксонные клетки (интернейроны) представлены типичными гладкодендритными, а среди «лохматодендритных» разновидностей встречаются формы нейронов с более длинными опушенными дендритами, чем у классических форм.

Ретикулярное ядро вентрального таламуса не похоже на ядра дорсального таламуса. Это скорее «сеть», накинутая на ядра таламуса и пронизывающая все ядра, имеющая свой неповторимый и отличный от других ядер рисунок. Небольшие островки клеточных масс с неровными краями, соединены длинными волоконными путями смешанного состава, содержащие дендриты, аксоны и нейроны, находящиеся в этих путях. Ретикулярное ядро вентрального таламуса построено из крупных редковетвистых (R1L) и более ветвистых (R2L) ретикулярных клеток, идентичных таким же клеткам животных, но у человека, как показало настоящее исследование, в ретикулярном ядре есть еще средние ретикулярные (R1m и R2m) и мелкие ретикулярные (R1s и R2s) нейроны, с похожим ветвлением дендритов на крупные R1L и R2L и не описанные литературе. Некоторые крупные ретикулярные нейроны R1L и средние ретикулярные нейроны (R2m) на своих дендритах имеют шипики. Аксоны ретикулярных клеток на нашем материале далеко не прослеживались, но у части ретикулярных клеток они имеют направление к ядрам дорсального таламуса.

Как показано автором настоящей работы, у человека, длинноаксонные густоветвистые клетки ретикулярного ядра – мультиполярные – двух разновидностей: классические нешипиковые и шипиковые. Шипики разнообразны – в виде бугорков, палочек и типичных шипиков с головкой. Аксоны этих клеток, помимо типичного отхождения от сомы, могут начинаться и от проксимального отростка дендрита, или от ветви второго порядка. Полученные морфологические данные по клеточному составу ретикулярного ядра таламуса человека, прилежащего к передним ядрам таламуса, показали, что нейронный состав его более разнообразен, чем был описан ранее у человека и у субприматов. Помимо длинноаксонных классических крупных редковетвистых ретикулярных нешипиковых нейронов R1 и R2, у человека обнаружены крупные ретикулярные нейроны с шипикоподобными выростами на соме и проксимальных дендритах. Нами описаны длинноаксонные редковетвистые средние (R1m) и мелкие (R1s) ретикулярные нейроны и длинноаксонные густоветвистые нейроны с шипиками.

Идентификация и классификация нейронов ядер таламуса человека зрелого возраста, проведенная в настоящем исследовании (когда все процессы развития и дифференцировки в мозге закончены и большинство функций доведено до автоматизма) дала возможность определить и показать: к какому типу (I тип длинноаксонных нейронов и II тип короткоаксонных нейронов), классу (густоветвистых или редковетвистых нейронов) и виду (древовидных, кустовидных, кисточковых, двухпучковых, мультиполярных и ретикулярных, короткодendrитных, гладкодendrитных, длиннотendrитных, «лохмотодendrитных») относятся нейроны в каждом, исследованном нами, ядре дорсального таламуса и ретикулярном ядре вентрального таламуса. Классификация нейронов позволяет уйти от пространственных описаний нейронов, используемых ранее в источниках литературы по изучению нейронного состава в отдельных ядрах таламуса. Полученные нами данные являются актуальными, т. к. получен ряд новых данных и установлены некоторые общие принципы организации передних ядер дорсального таламуса человека зрелого возраста, что позволяет глубже понять структурно-функциональную организацию этих ядер и

сделать заключение об едином принципе нейронной организации изученных ядер таламуса, связанных с таламокортикальными путями.

Результаты проведенной работы показали, что во всех ядрах дорсального таламуса нейроны организованы в специфические образования – структурные единицы, названные нами, «первичными структурными модулями» или модулями первого уровня интеграции.

Их две разновидности – групповые и цепочечные. Это постоянно существующие образования. Вся мозаика мозга индивидов выстраивается из этих структурных единиц.

Изучение нейронной организации ядер дорсального таламуса методами серебрения позволило нам выявить определенные скопления сближенных клеток в виде небольших групп и цепочек, в которых дендритные разветвления нейронов образуют многочисленные переплетения между собой. Дендриты близ стоящих тел нейронов в группе чаще направлены к центру этого скопления. В цепочке часть дендритов нейрона направлена к дендритам рядом стоящего нейрона и их дендриты также переплетены. На препаратах, импрегнированных серебром и группы, и цепочки, как правило, окружены участком просветления. Такие скопления рассматриваются нами как первичные структурно- функциональные единицы или модули I порядка интеграции нейронов. Идентичные группы и цепочки были найдены нами и на препаратах, окрашенных методами Ниссля и Клювера-Баррера. Было сформулировано определение (понятие) структурного модуля и описаны критерии их выделения.

На препаратах, импрегнированных серебром, в ядрах дорсального таламуса, групповые и цепочечные модули, чаще всего, состоят из средних кустовидных нейронов, но могут состоять из кустовидных и древовидных клеток с редким включением других разновидностей нейронов.

Модули, с включенными отдельными нейронами других разновидностей, встречаются редко.

В настоящей работе (подчеркнем еще раз) показан принцип организации первого уровня интеграции нейронов в структурные единицы. Эти данные открывают новые аспекты в понимании морфологии релейных структур мозга.

В нашей работе, иммуногистохимическими методами выявлены специализированные системы нейронов. В отличие от работ иностранных исследователей, показывающих лишь тела иммунопозитивных клеток, нами проведена идентификация клеток, входящих в эти системы. Показано, что в ядрах дорсального таламуса система нейронов, содержащая NO, представлена «краевыми» длинноаксонными крупными ретикулярными клетками, расположенными по периферии ядер. Дендриты этих нейронов расположены перпендикулярно к входящим пучкам волокон. Внутри ядер обнаружены единичные «рассеянные» ретикулярные NADPH-d нейроны, контактирующие коллатералью своих аксонов с сосудами. Проведенный сравнительный анализ выявленных «краевых» и «рассеянных» NADPH-d клеток с подобными же нейронами, окрашенными методом Гольджи и основными проекционными нейронами ядер дорсального таламуса показал, что ретикулярные нейроны при обеих окрасках имеют сходные значения по 9 количественным параметрам, что говорит о принадлежности их к одной системе клеток. Отличие этих клеток от основных проекционных густоветвистых нейронов, окрашенных только по Гольджи (поскольку густоветвистые клетки на NADPH- диафору не окрашивались) показало, что сравниваемые клетки принадлежат к разным клеточным системам.

Взаимодействия NADPH-диафоразных нейронов с сосудами, показанные в изученных ядрах, могут свидетельствовать как о местной регуляции интенсивности кровоснабжения нейронов в соответствии с уровнем их функциональной нагрузки через систему NO синтезирующих длинноаксонных ретикулярных нейронов (их аксонных коллатералей), так и о регуляции этими нейронами кровоснабжения за пределами изученных ядер, в местах окончания аксонов этих проекционных клеток.

В эту систему входят еще два вида короткоаксонных нейронов (интернейронов): гладкодендритные, которые местно взаимодействуют своими аксонами с сосудами и длиннокдендритные нейроны. Аксоны их ветвятся в пределах их дендритного поля. NO синтезирующие короткоаксонные нейроны вероятно оказывают влияние локально на сосуды, лежащие в зоне их дендритного поля. Основная масса NADPH-d позитивных клеток находилась во внутренней капсуле, концентрируясь вокруг пучков волокон, входящих в ядра дорсального таламуса и вокруг сосудов. В самих же дорсальных ядрах можно было наблюдать большое количество неидентифицированных NADPH-d позитивных волокон, с бляшками и бусинками по ходу волокон. Эти волокна входили из внутренней капсулы и пересекали ядра в разных направлениях, не образуя контактов. Лишь отдельные волокна взаимодействовали с сосудами. Большое количество NO-синтезирующих клеток во внутренней капсуле и наличие сети неидентифицированных NADPH-d позитивных волокон в ядрах дорсального таламуса, предполагает у человека возможность несинаптического влияния NO на все нейроны изученных ядер или на большие их группы и синхронизацию их работы за счет этого влияния и такого же влияния на пучки волокон внутренней капсулы.

Важным результатом работы явилось выявление систем нейронов кальций - связывающих белков и идентификация клеток, образующих эти системы у взрослого человека. Клеточная локализация кальций - связывающих белков в структурах мозга во многом может определять особенности функции их в норме и патологии. До настоящего времени функция кальций - связывающих белков неизвестна, но предполагается их модулирующее воздействие на нейроны. В аспекте разрабатываемой в последние годы концепции о наличии в дорсальном таламусе приматов двух систем релейных клеток – калбиндиновых, проецирующихся диффузно на верхние слои коры и настраивающих их на восприятие приходящей последующей информации и парвальбуминовых, представленных лишь в некоторых сенсорных ядрах таламуса и проецирующихся

на средние слои специфических полей коры (Jones, 1998, 2001, 2002), особый интерес могут представлять данные, полученные на мозге человека.

Система клеток позитивных к калбиндину у человека зрелого возраста была исследована в моторных ядрах таламуса и ретикулярном ядре. В ретикулярном ядре калбиндин-позитивных клеток не обнаружено, а в двух релейных моторных ядрах калбиндин содержится в основных релейных густоветвистых клетках – кустовидных и древовидных среднего размера, крупных кустовидных и одной разновидности интернейронов - гладкодендритных. Как показало настоящее исследование, калбиндин-позитивные нейроны образуют первичные структурные модули как групповые, так и цепочечные однородные по позитивности. Крупные же калбиндин-позитивные кустовидные нейроны всегда расположены обособленно. Показано, что, по крайней мере, часть гигантских нейронов, найденных в материале, импрегнированном серебром, является калбиндин-позитивными.

Система нейронов позитивных к парвальбумину в ядрах дорсального таламуса – двух релейных моторных и медиодорсальном представлена длинноаксонными ретикулярными и кустовидными нейронами. В переднем дорсальном ядре парвальбумин-позитивных клеток не обнаружено. Во всех ядрах, кроме переднего дорсального, включая и ретикулярное ядро вентрального таламуса, найдены интернейроны позитивные к парвальбумину - гладкодендритные.

В ретикулярном ядре, помимо короткоаксонных гладкодендритных парвальбумин-позитивных клеток, окрасились еще и длинноаксонные густоветвистые мультиполярные и редковетвистые крупные ретикулярные нейроны R1L, средние ретикулярные R1m и мелкие ретикулярные R1s. На препаратах, окрашенных по Гольджи средние и мелкие нейроны типа R1, как было показано в настоящей работе, имеют специфическое расположение. Они располагаются поперек и косо по отношению к пучкам волокон. Такие взаимоотношения дендритов с пучками создают условия для контактов небольшой протяженности, т.е. вероятностных, описанных в работе [71].

Система нейронов позитивных к калретинину дорсальных ядер таламуса человека характеризуется тем, что в отличие от калбиндин и парвальбумин позитивных систем, клетки ее не образуют однородных групповых и цепочечных модулей. Как показало настоящее исследование, нейроны калретинин-позитивной системы включены в модули разным числом клеток. Во всех ядрах эта система представлена древовидными и кустовидными нейронами среднего размера. Гигантскими кустовидными в моторных ядрах и двухпучковыми клетками в медиодорсальном, антеровентральном и антеродорсальном ядрах.

Интернейроны калретинин-позитивной системы представлены 2 видами короткоаксонных клеток: длиннодендритными (в 2 моторных и медиодорсальном ядрах) и «лохматодендритными» клетками во всех исследованных ядрах дорсального таламуса.

В ретикулярном ядре позитивными на калретинин оказались редковетвистые ретикулярные нейроны средние R1m и мелкие R1s, а также густоветвистые мультиполярные нейроны. Короткоаксонные нейроны в этом ядре не выявлялись по методу Гольджи, а иммуногистохимическим методом на калретинин нами обнаружены «лохматодендритные» клетки, идентичные таким же клеткам в ядрах дорсального таламуса.

Таким образом, в результате проведенных в настоящей работе исследований на кальций - связывающие белки было показано, что во всех изученных ядрах таламуса человека существует по 2 системы нейронов, позитивных к калбиндину, калретинину и парвальбумину: длинноаксонные проекционные и короткоаксонные (интернейроны).

Полученные данные являются новыми, так как впервые: в каждом изученном образовании было выявлено значительное число видов кальций содержащих клеток с отростками, позитивных к калбиндину, парвальбумину и калретинину, в отличие от ранее показанных тел той же позитивности в работах других авторов. Были идентифицированы кальций - содержащие клетки в изучавшихся образованиях таламуса человека с точки зрения их принадлежности к длинноаксонным и короткоаксонным типам нейронов и относящихся к

проекционным системам и к интернейронам. Данные о морфохимической гетерогенности нейронов, входящих в состав исследованных ядер таламуса человека зрелого возраста при исследовании иммунореактивности кальций-связывающих белков (калбиндина, и парвальбумина и калретинина) и локализации NO в нейронах могут способствовать познанию патогенетических закономерностей, лежащих в основе развития нейропатологических процессов при ряде психических, неврологических и сосудистых заболеваний человека.

ВЫВОДЫ

1. Разработана нейрогистологическая классификация нейронов, входящих в состав ядер дорсального таламуса (3 передних, 2 релейных моторных и ассоциативного) и ретикулярного ядра вентрального таламуса мозга человека зрелого возраста, основанная на исследовании закономерностей разветвлений дендритных отростков нервных клеток.

2. Нейроны ядер дорсального таламуса и ретикулярного ядра вентрального таламуса мозга человека, согласно предлагаемой классификации, делятся на два класса - густоветвистые и редковетвистые - каждый из которых состоит из характерных видов, что позволяет показать большое разнообразие их, а также гетерагенность структурно-функциональной организации ядер таламуса.

3. Общим для всех ядер дорсального таламуса человека является наличие большого количества кустовидных нешипиковых нейронов среднего размера, дендриты которых образуют одинаковые дендритные поля, а также наличие очень небольшого количества крупных и гигантских клеток. Нейронная структура ядер дорсального таламуса мозга человека зрелого возраста, связанная с таламо-кортикальными путями, имеет сходное строение.

4. В ретикулярном ядре вентрального таламуса, помимо классических крупных ретикулярных нешипиковых нейронов, имеются крупные ретикулярные клетки с шипиками, ретикулярные клетки средних и мелких размеров и густоветвистые нейроны с шипиками.

5. Впервые дано определение структурного клеточного модуля и описаны критерии характеризующие их и показано, что нейроны в ядрах таламуса организованы в специфические скопления (групповые и цепочечные) от 3 до 8 клеток, иногда более, которые рассматриваются как стабильно существующие модули I порядка интеграции нейронов, состоящих из нешипиковых кустовидных клеток или смешанных – кустовидных и густоветвистых нейронов других видов.

6. На основании собственных результатов нейроморфологических исследований представлена модель структурно-функциональной организации

ядер дорсального таламуса мозга человека, представляющей собой совокупность модулей, включающих, густоветвистые нейроны и небольшое число редковетвистых нейронов, часть которых содержит высокоактивные Ca^{2+} - связывающие белки.

7. Гистохимически выявляемая NADPH-диафораза, указывающая на наличие NO, обнаруживается в крупных ретикулярных длинноаксонных нейронах, относимых к древнему типу клеток, локализующихся по периферии ядер дорсального таламуса и в единичных клетках внутри самих ядер, а также в короткоаксонных гладкодendrитных нейронах.

8. Иммунореактивность Ca^{2+} связывающих белков (калбиндин, парвальбумин и калретинин), обладающих высокой функциональной активностью, свойственна части нейронов ядер дорсального таламуса и ретикулярного ядра вентрального таламуса мозга человека. Идентификация калбиндин, парвальбумин и калретинин позитивных нейронов по классическим критериям определения нейронов, окрашенным методом серебрения, позволила показать, что выявленные иммунопозитивные нейроны образуют системы клеток из одинаковых нейронов во всех ядрах.

Литература.

1. Адрианов О.С., Молодкина Л.Н. Решение экстраполяционной задачи собаками до и после префронтальной лобэктомии //Ж. Высш. Нервн. Деят., 1972, т.22.вып.4 с. 726-734.
2. Адрианов О.С. О принципах структурно-функциональной организации мозга.// М., 1976 изд. Медицина, 279 С.
3. Адрианов О.С. О принципах структурно-функциональной организации мозга (избранные научные труды) // М., 1999 изд. ООО «Авис Оригинал», 251с.
4. Алпеева Е.В., Макаренко И.Г. Развитие мамиллоталамического тракта и иннервации передних ядер таламуса в перинатальном онтогенезе крыс.// Морфология, 2006, т. 129 ,2, с.13-14.
5. Анохин П.К. Системный анализ интегративной деятельности нейрона и понятие о его степенях свободы.// В кн. Системный анализ интегративной деятельности нейрона. 1974. М., Наука, 158 с.
6. Андерсен Р., Ломо Т. Механизмы контролирования активности пирамидных клеток.// В кн. Современные проблемы электрофизиологии центральной нервной системы. 1967, М., с.5
7. Антонова А.М. Нейронная организация слуховой коры мозга кошки. // Архив анат., гистол., эмбр., 1973, в.12 с.21-32.
8. Антонова А.М. Пространственная организация нейронных ансамблей слуховой коры мозга кошки. // Архив анат., гист., эмбр., 1975, в.1 с.73-78.
9. Антонова А.М. Структура неокортикальных ансамблей и принципы их пространственной организации.// В кн. Структурно-функциональные механизмы корковой интеграции. 1976, Горький, С.10-14.
10. Антонова А.М. Нейронные ансамбли и проблема соматотопии. // Архив анат. 1979, т.77, вып.11. С. 45-53.

11. Антонова А.М. Нейроархитектоника и межнейронные связи как основа соматотонической организации коры мозга человека. // Архив анат., гист., эмбр., 1981, т.LXXX, 3,с. 18- 27.
12. Антонова А.М. Структурные основы архитектоники неокортекса человека и животных. // М., Труды Института мозга, 1983, в. 12, с.8-12.
13. Антонова А.М. Ансамблевая организация двигательной области коры мозга взрослого человека.// Архив анат., гистол., эмбр., 1997, т. LXXIII, №11, с.22-30.
14. Антюхов А.Д., Боголепова И.Н. Особенности нейронной организации центрального ядра амигдаллярного комплекса мозга взрослого человека.// Современные направления исследований функциональной межполушарной асимметрии и пластичности мозга. (Материалы конференции). 2010, М., 2-3 декабря. С.537-540.
15. Аршавский Ю.И., Беркинблит М.Б., Ковалев С.А., Смолянинов В.В., Чайлахян А.М. Анализ функциональных свойств дендритов в связи с их структурой. // В кн. Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем. М., 1966, с. 28-70.
16. Аршавский Ю.И., Беркинблит М.Б., Введенская Н.Д., Гнеденко Л.С., Ковалев С.А., Смолянинов В.В., Чайлахян А.М. Функциональное значение структурных особенностей дендритов. Материалы к симпозиуму.// В сб. Дендриты (структура и функциональные свойства). 1971, М., с.32-35.
17. Артюхина Н.И. Структурно-функциональная организация нейронов и межнейронных связей.// 1979, М., Наука, , 283 С.
18. Бабминдра В.Б., Брагина Т.А. Структурные основы межнейронной интеграции.// 1982, Л, Наука, 164 С.
19. Бабминдра В.Б., Брагина Т.А, И.П. Ионтов, Н.Р. Нуртдинов. Структура и модели нейронных комплексов головного мозга.// 1988, Л., наука, 96 С.

20. Батуев А.С. Механизмы интеграции корковых нейронов. // Сб. Межнейронная интеграция: материалы конференции. 1983 Л., С.18
21. Батуев А.С. Нейрофизиология коры головного мозга. Модульный принцип организации.// 1984,Л., Изд. Лен. Университет, 214 с.
22. Батуев А.С., Демьяненко Г.Б., Орлов А.А., Шефер В.И. Нейронные механизмы бодрствующего мозга обезьян.// 1988, Л, Наука, Лен. Отд., 238 с.
23. Батуев А.С., Бабминдра В.П., Колла Г.В. Модули корковых нейронов и их «самосборка».// ЖВНД, 1991 т.41, 2 С. 221-236.
24. Батуев А.С., Бабминдра В.П. Некоторые морфофизиологические предпосылки межнейронной интеграции.// В кн. Системный анализ интегративной деятельности нейрона. 1974, М., Наука, С. 125-133.
25. Белехова М.Г., Кенигфест Н.В., Минакова М.Н., Pío J.P.Reperant J. Ca^{2+} связывающие белки в таламусе черепахи. Анализ таламической организации.// Ж. Эволюц. Биохим., физиол., 2003 ноябрь-декабрь 39 (6): 504-523.
26. Бережная Л.А. Исследование нейронов моторных ядер таламуса человека.// XXX Всероссийское совещание по проблемам высшей нервной деятельности посвященное 150-летию со дня рождения И.П.Павлова С-П 15-18 мая 2000г. Тезисы докладов, т.1, с. 98-99.
27. Бережная Л.А. Нейронная организация вентрального переднего и вентрального латерального ядер таламуса человека.// Морфология, 2002, т.121, №1, С.38-43.
28. Бережная Л.А. Калбиндин-позитивные клетки моторных ядер таламуса человека и прилежащего к ним ретикулярного ядра.// Ж. Нейроиммунология, 2003, т.1, 2, с.21-22
29. Бережная Л.А. NADPH-диафоразно-позитивные клетки ядер таламуса и внутренней капсулы человека.// Морфология. 2004, т.125,1, с.16-22.

30. Бережная Л.А. Калретинин-позитивные клетки медиодорсального ядра таламуса человека. //Сб. «Механизмы синаптической передачи». 2004, М.с.18.
31. Бережная Л.А. Нейронная организация ретикулярного ядра таламуса взрослого человека.// Морфология, 2005, т.127, 3, с.21-26.
32. Бережная Л.А. Клеточный состав медиодорсального ядра таламуса человека и его внутренняя структурная организация. // Сб. Структурно-функциональные и нейрохимические закономерности асимметрии и пластичности мозга -2006. М.,ИЗПЦ «Информкнига», с.44-48.
33. Бережная Л.А, Хренов А.И. Исследование парвальбумин - позитивных клеток в дорсальных ядрах таламуса и в прилежащем к ним ретикулярном ядре. // Морфология, 2006, т.129, 2, С.20-21.
34. Бережная Л.А. Первичные структурные модули дорсальных ядер таламуса и моторной коры человека.// Морфология, 2006 т.129 ,1, С.24-29.
35. Бережная Л.А. Структурная пластичность нейронов ядер таламуса. //Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии и нейропластичности. Материалы всероссийской конференции с международным участием. М., 2008, С. 445-450.
36. Беритов И.С., Ройтбак А.И. О природе процесса центрального торможения.// Журн. высш. нервн. деят. 1955, 5, с.173-176.
37. Беркинблит М.Б. Периодическое блокирование импульсов в возбудимых тканях.// Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем. 1966, М., с.131-158.
38. Бехтерев В.М. Проводящие пути спинного и головного мозга. // СПб. 1898, т. II.
39. Блюминау Л.В. Мозг человека,// Москва, 1925, 371 с.
40. Боголепов Н.Н. Методы электронно-микроскопического исследования мозга.// М., 1976, 70 с.

41. Боголепов Н.Н. Ультраструктура межнейрональных контактов наружного коленчатого тела.// Ж. Невропатологии и психиатрии, 1969, 69, С. 1020-1025.
42. Боголепов Н.Н. Субмикроскопическая морфология гломерул латерального коленчатого тела.// Цитология 1970, 12, С. 22-26
43. Боголепова И.Н., Малофеева Л.И. Структурная асимметрия корковых формаций мозга человека.// Москва, 2003, изд. Российского университета «Дружбы народов», 155с.
44. Богословская Л.С., М.Г. Гаазе-Рапопорт, Г.П.Жукова, Е.Г.Школьник-Яррос. О некоторых особенностях структур ЦНС, обеспечивающих их универсальность и специализацию.// Проблемы бионики, Наука, 1973, С. 287-299.
45. Богословская Л.С., Г.И.Поляков. Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных. // М. 1981, изд., Наука, 159с.
46. Ваколюк Н.И. Стереотаксический атлас мозга человека.// 1979, Киев, «Наукова думка», 130с.
47. Васильева В.В. Структурные особенности нейронных группировок в различных полях зрительной коры большого мозга человека от рождения до 20 лет.// Прикладные аспекты морфогенеза и регенерации в онтогенезе и эксперименте 1996. Екатеринбург. С.13-16.
48. Викторов И.В. Окраска нервной ткани забуференным раствором крезил фиолетового прочного. // Сб. Современные методы морфологических исследований мозга, Москва, 1969, изд. ХОЗУ Минавтопром, С.7-10.
49. Викторов И.В. Окись азота: роль в норме и патологии ЦНС.// В сб. Механизмы структурной, функциональной и нейрохимической пластичности мозга. Материалы конференции. 1999, Москва, с.18.
50. Горбачевская А.И. и О.Г.Чивилева. Пространственная организация таламических проекций стриатума мозга собаки.// Морфология, 2001, т.119, 1, С.15-20.
51. Долбакян Э.Е. Локальные нейронные сети неокортекса.// Фундаментальные и клинические аспекты интегративной деятельности мозга.

Материалы международных чтений, посвященных 100-летию со дня рождения член-корр. АН СССР академика АМ АРМ ССР Эзраса Асратяновича Асратяна, М., 2003, изд. Макс-Пресс, С. 92-94

52. Дюйзен И.В. Калиниченко С.Г., Охотин В.Е., Мотавкин П.А. Нитроксидергические нейроны белого вещества гиппокампальной формации человека.// Морфология, 1998, т. 113, вып.1, С.47-51.

53. Елисеева З.В. Некоторые элементы нейронной организации и цитоархитектоники специфических и неспецифических ядер таламуса кошки. // Бюлл. Эксперим. Биол. и медиц., 1969, 67, С.110-113.

54. Жукова Г.П. К вопросу о развитии коркового конца двигательного анализатора.// Арх. Анат. Гистол. Эмбриол. 1953, 30, С.32-38.

55. Жукова Г.П., Леонтович Т.А. Особенности нейронной структуры и топографии ретикулярной формации у хищных.// Журнал «Высш. нервн. деятельности», 1964, 14, С. 122-147.

56. Жукова Г.П. Нейронное строение и межнейронные связи мозгового ствола и спинного мозга.// М., Медицина, 1977, 143 с.

57. Загер О. Межуточный мозг.// 1962, Изд. Академии Румынской народной республики, 300 с.

58. Загер О., Мареш А. Морфология дорсомедиального ядра.// В кн. Структура и функция нервной системы. 1962, М., С. 248-254.

59. Казаков В.Н., Шевченко Н.И., Пронкин В.Т. Колонки в коре головного мозга.// Успехи физиол. наук, 1979, 10, 4, С. 96-115.

60. Киященко Л.И. Электронно-цитохимическое изучение распределения кальция в нейроплазме сенсорного нейрона рецептора растяжения речного рака в покое и возбуждении.// В сб. Нейрон и межнейронная интеграция. 1983, Л., Наука, Ленингр. Отд., С.44-46. а

61. Коган А.Б. Элементарные ансамбли нейронов как функциональные единицы нейронной сети.// В кн. Системный анализ интегративной деятельности нейрона. Под ред. П.К. Анохина, 1974, М., изд. Наука, 158 с.

62. Косицын Н.С. Микроструктура дендритов и аксодендритических связей в центральной нервной системе.// 1976, М., изд. Наука, 199 с.
63. Костюк П.Г. Кальций и клеточная возбудимость.// 1986, М., Наука, 254 с.
64. Коцюба А.Е., Коцюба Е.П., Черток В.М. Нитроксидаергические нервные волокна внутримозговых сосудов.// Морфология, 2009, 135, 2, С. 27-32.
65. Краснощекова Е.Н. Основы стабильности в организации нейронных объединений коры и подкорковых центров мозга млекопитающих.// Автореф. дис. на соиск. степени докт.биол. наук. С-Пб., 2005, 33 с.
66. Курепина М.М. Мозг животных.// М., 1981, изд. Наука, 147 с.
67. Леонтович Т.А. О тонком строении подкорковых узлов. //Журн. Невропатологии и психиатрии 1954, 5 (2): 168-178
68. Леонтович Т.А. Особенности межнейронных связей в подкорковых узлах млекопитающих.// Архив анат., гистол, эмбриол. 1958, т.35, 2, С. 17- 26
69. Леонтович Т.А. О представительстве нервов ретикулярной формации в зрительном бугре и стриатуме собаки.// В кн. «Структура и функция ретикулярной формации и ее место в системе анализаторов». 1959, М., С. 91-126.
70. Леонтович Т.А. Сравнительные данные о строении подкорковых узлов у различных млекопитающих и человека.// В кн. Развитие центральной нервной системы. М., 1959, С.185-204
71. Леонтович Т.А. Нейронная организация подкорковых образований переднего мозга.// М., «Медицина», 1978, 383 С.
72. Леонтович Т.А., Мухина Ю.К. Группировки нейронов в базальных ганглиях мозга млекопитающих и человека. // Сб. Локализация и организация церебральных функций. М., изд. АМН СССР, 1978,с.96-98.
73. Леонтович Т.А. Пространственная организация тканевых элементов хвостатого ядра мозга собаки. // Нейрофизиология, 1983,т.15 №5, с. 474-483.
74. Леонтович Т.А. Внутренняя структурная дифференцировка скорлупы мозга хищных (собака) и человека.// Физиол. Журн. Им. И.М. Сеченова, 1994, т.80, №1, с. 23-30.

75. Леонтович Т.А., Н.А. Михальченко. Структура и связи базальных ганглиев. Стриатум. // Успехи физиолог. наук., 1997, т.28, №1 с.3-25
76. Леонтович Т.А., Мухина Ю.К., Федоров А.А. Нейроны базальных ганглиев мозга человека (стриатума и базолатеральной миндалины), экспрессирующие фермент NADH-d.// Российский физиологический журнал им. Сеченова И.М., 2002, Т.88, №10, с.1295-1308.
77. Леонтович Т.А., А.И. Хренов, Ю.К. Мухина, А.А. Федоров, Л.А. Бережная. Единая система редковетвистых проекционных (ретикулярных) NADPH- диафоразных нейронов в образованиях из густоветвистых клеток переднего мозга человека.// ЖВНД. 2005, т.55, 6, с. 798-811.
78. Мелик-Мусян А.Б. О нейронной организации вентрального латерального ядра таламуса кошки. Айастани генсапанакан антес,// Биол.ж. Армении, 1979, 32, №2, с.121-129.
79. Моргунова М.А., Бережная Л.А. Первичные структурные модули моторной коры и подкорковых моторных ядер таламуса.// Сб. Механизмы синаптической передачи. Всероссийская конференция. М.,2004, изд. «Икар», с. 60.
80. Мотавкин П.А., Черток В.М. Инервация мозга. //Тихоокеанский мед. журн. 2008, №2, с. 12-24.
81. Мухина Ю.К, Леонтович Т.А.. Особенности нейронного строения некоторых ядер миндалевидного комплекса собаки.// Архив анат., гистол., эмбриолог., 1970, т.59, № 8, с.62-70.
82. Охотин В.Е., Куприянов В.В. Нейровазальные отношения в новой коре головного мозга человека.// Морфология, 1996, т. 110 №4, С. 17-22.
83. Поляков Г.П. О тонких особенностях структуры коры головного мозга человека и функциональных взаимодействиях между нейронами.// Арх. Анат. Гистол. эмбриолог. 1953, т.30, в.5 С. 48-61.
84. Поляков Г.П. Некоторые новые данные по раннему эмбриогенезу невронов коры головного мозга человека. //ЖВНД 1954, 4, С.123-132

85. Поляков Г.П. О некоторых особенностях усложнений структуры нейронов центральной нервной системы у человека, приматов и других млекопитающих. // Сов. Антропология, 1958, 2, С.35-55.
86. Поляков Г.П. О некоторых особенностях усложнения нейронного строения коры мозга у человека, обезьян и других млекопитающих.// Сов. Антропология, 1958, 2, С.69-85.
87. Поляков Г.П. Прогрессивная дифференцировка нейронов коры головного мозга человека в онтогенезе.// В кн. Развитие центральной нервной системы. 1959, М., С.11-26.
88. Поляков Г.И., Блинова К.К. Материалы по вариабельности клеток нового строения коры головного мозга человека. I. Классификация нейронов коры.// Вопр. Антропологии. 1962, 10. С. 55-76.
89. Поляков Г.П. О принципах нейронной организации мозга. 1965, М., изд-во МГУ, 166 с.
90. Поляков Г.П. Основы систематики нейронов новой коры большого мозга человека. М, «Медицина», 1973, 309 с.
91. Попова Н.С. Сравнительная характеристика динамики нервных процессов в слуховом и зрительном анализаторах собаки в связи с особенностями их строения. // ЖВНД., 1961, 4, 690-696.
92. Пуцилло М.В. Проводящие пути между зрительным бугром и лобной долей//. Автореферат, 1958г. 13с.
93. Ревущин А.В., Е.И. Радионова, Т.А. Леонтович Соотношения стриосом и структурных модулей в стриатуме кошки и человека.// Докл. Акад. Наук, 2000,Т.375, 1, С.124-126.
94. Ревущин А.В., В.Е. Охотин, Л.И. Корочкин, Г.В.Павлова. Новая популяция кальцитонин-позитивных, предположительно ненейрональных, клеток с полиморфными шипиками в переднем мозгу мышей.// Морфология, 2009, т. 135, 3, С.7-19.

95. Робинер И.С. Кортикальная проекция ядер медиальной группы зрительного бугра и их функциональное значение.// Журн. высш. нервн. деят., 1968, 18, С. 886-894.
96. Робинер И.С. Связи медиальных ядер зрительного бугра и их значение в формировании эмоций.// В кн. «Физиология и патология лимбико-ретикулярного комплекса» М.,1968, С.26-27.
97. Самойлов М.О. Мозг и адаптация. Молекулярно- клеточные механизмы.// 1999, С-Петербург. Изд. Института физиологии им. Павлова, 270 с.
98. Саркисов С.А. Некоторые особенности строения нейрональных связей коры большого мозга.// 1948, М.: Мир, изд. АМН СССР, 37 с.
99. Саркисов С.А, Поляков Г. И. Вариабельность прецентральной области коры большого мозга человека (поля 4,6,8). // Невропатол., психиат., психогиг., 1935, IV, 9-10.
100. Скребицкий В. Г., Школьник – Яррос Е.Г. О представительстве зрительного анализатора в коре больших полушарий. ЖВНД.,1964 ,2, С.277-289.
101. Скребицкий В. Г., Школьник – Яррос Е.Г. Вопросы функциональной и структурной организации зрительного анализатора. Зрительный и слуховой анализаторы (материалы симпозиума), 1967, Москва.
102. Физиология развития ребенка.// Под ред. М.М. Безруких, Д. А. Фабер. 2000, М., 312 с.
103. Хохрякова И.М. Строение медиодорсального таламического ядра кошки и характер его проекции на кору головного мозга.// Автореф. дис. канд.биол. наук, 1977, Л., 22С.
104. Хиден Х. Клетки- сателлиты в нервной системе.// В кн. Структура и функция клетки. Под ред. чл. корр. Г.М. Франка. 1964, изд. Мир 231 с. (С.116-133).
105. Цехмистренко Т.А. Модульная организация зернистого слоя коры мозжечка человека в постнатальном онтогенезе.// Морфология 1999. т.114, № 6, С. 15-20.

106. Черенкова Л.В. Батуев А.С. Структурно-функциональная организация вентролатерального ядра таламуса.// Успехи физиол. наук, 1982, т.13, №1, с.66-88.
107. Школьник-Яррос Е.Г. К морфологии зрительного анализатора.// ЖВНД., 1954, 4,289-304.
108. Школьник-Яррос Е.Г. О различиях нейронов коркового конца зрительного анализатора кролика и кошки.// В кн. Развитие центральной нервной системы.1959, М.,169-184
109. Школьник-Яррос Е.Г. Нейроны и межнейронные связи. Зрительный анализатор.// 1965, Л, Медицина, 227 с.
110. Akert K., Hartmann-von-Monakow K. Relationships of precentral, premotor and prefrontal cortex to the mediodorsal and intralaminar nuclei of monkey thalamus.// Acta Neurobil. Exp. 1980, v 40, 1, p.7-35.
111. Albe Fessard. Thalamic integration and their consequences at the telencephalic level.// 1963. In Progress in Brain Res. V.1 ed. By G.Moruzzi, A. Fessard, and H.H Jasper. Elsevier, Amsterdam, p.115-148.
112. Alelu-Paz R., Gimenez-Amaya J.M. Chemical parcellation of the anterior thalamic nuclei in human brain.// J.Neural Trasm. 2007; 114(8):969-981.
113. Alexander G.E., Crutcher M.D. and DeLong Mahlon.R, Strick Peter L. Parallel organization of functionality segregated circuits linking basal ganglia and cortex.// Annu. Rev Nturosci. 1986, Palo Alto Calil, v.9, p.357-381.
114. Alexander G.E., Crutcher M.D. and DeLong M.R. Basal ganglia thalamocortical circuits: parallel substrates for motor oculomotor, “prefrontal” and “limbic” functions.// Prog. Brain Res., 1990, 85, p.119-146.
115. Almedia A., Heales S.J.R., Bolanos J.P., Medina J.M. Glutamate neurotoxicity is associated with nitric oxide-mediated mitochondrial dysfunction and glutathione depletion.// Brain Res., 1998, 790: p. 209-216.
116. Andersen P., Lomo T. Mode of activation of hippocampal pyramidal cell by excitatory synapses on dendrites.// Exp. Brain Res., 1966, 2, 247-260.
117. Andressen, C., Blumcke, I., Celio M.R., Calcium-binding proteins: selective markers of nerve cells.// Cell Tissue Res., 1993, 271, p. 181-208.

118. Angevin I., Loske S, Yakovlev P., Limbic nuclei of thalamus and connections of the limbic cortex. IY. Organisation of projections of the ventral anterior group and of the magnocellular medial dorsal nucleus to the orbito-insular limb of the hemisphere in man.// Trans. Amer. Neurol. Ass. 1962, 87,167-169.
119. Angevin I., Loske S, Yakovlev P. Limbic nuclei of thalamus and connections of the limbic cortex. Y. Thalamocortical projection of the magnocellular medial dorsal nucleus in man.// Archives of Neurology, 1964, 10,165-180.
120. Asanuma H. Recent developments in the study of the columnar arrangement of neurons in the motor cortex.// Physiol. Rev. 1975, 55, h.143-156.
121. Aronoff R., Petersen C.C. Layer, column and cell-type specific manipulation in mouse barrel cortex.// Front Neurosci. 2008, Jul; 2,(1):64-71.
122. Aronson L.R., Paper J.W. Thalamic nuclei of Pitheus (Macacus) rhesus; dorsal thalamus.// Arch. Neur. Psychiat. Chic. 1934, 32, P. 27-44.
123. Auer J. Terminal degeneration in the diencephalons after ablation of frontal cortex in the cat. // J.Anat., 1956, 90, 30-41
124. Baimbridge K.G., Celio M.R., Rogers J.H. Calcium-binding proteins in the nervous system.// Trends Neurosci., 1992, 15, p. 303-308.
125. Bailey P., Poljak S., Walker A.E. The thalamic projection to the cortex cerebri in Macacus rhesus. //Tr. Am. Neur. Ass., 1935, 61, p.45-48.
126. Baker P.F., Hodgkin A.L., Ridway E.B.- Depolarization and Ca entry in squid giant axons.// J. Physiol., (London) 1971, 218:709-755
127. Baker P.F. Transport and metabolism of calcium ions in nerve.// Progr. Biophys. Mol. Biol. 1972, v.24, p.177-223.
128. Beck E., Meyer A., LeBeau J., Efferent connexions of the human prefrontal region with reference to fronto- hypothalamic pathways.// J. Neurol. Neurosurg. Psychiat., 1951, v.14, p.295-302.
129. Belichenko P.V. Vogt Weisenhorn D.M., Myklossy J., Celio M.R. Calretinin-positiv Cajal- Retzius cells persist in the adult human.// Neuroreport, 1995, Oct.2; 6 (14): 1869-1874.

130. Berridge M.J. Calcium an universal second messenger.// *Triangle*, 1985, v.24, p.79-90.
131. Berridge M.J. Cell signaling. A tale of two messengers.// *Nature*, 1993, v.365, 6445. p.388-389.
132. Blond O., Daniel H., Otahi S. Presynaptic and postsynaptic effects of nitric oxide donors at synapses between parallel fibres and Pukinje sells: involvement in cerebellar long-term depression.// *Neurosci.*, 1997, v.77 4, p.945 -954.
133. Boggon R.M. On the connections of the anterior nucleus of the thalamus.// *J. Anat. Lond.*, 1933, 67, 5pl. p.215-226.
134. Boivie J. Anatomical observation on the dorsal column nuclei, their thalamic projection and the cytoarchitecture of some to sensory thalamic nuclei in the monkey.// *J. Comp. Neurol.* 1978, v.178, 1, 17-48.
135. Bowshe D., Wtstman J. Ultrastructural characteristics of the caudal and rostral brain stem reticular formation.// *Brain Res.*1971, 28, 443-457.
136. Braak H. and Braak E. Neuronal types in the striatum of man.// *Cell Tissue Res.*1982, 227 319-342.
137. Braak H. and Braak E. Neuronal types in the neocortex-dependent lateral territory of the human thalamus. A Golgi-pigment study.// *Anat. and Embryol*, 1984, v169, №1, p. 61-72.
138. Braak H. and Weinel U. The percentage of projection neurons and local circuit neurons in different nuclei of the human thalamus.// *J. Hirnforsch*, 1985, v26, 5, p. 525-530.
139. Brady D.R., Carey R.G., Mufson E.J. Redused nicotinamide adenine dinucleotide phosphate-diaphorase (NADPH-d) profiles in the amygdale of human and new world monkey (*Saimiri sciureus*).// *Brain Res.*, 1992, 577: 236-248.
140. Bread D.S. and Snyder S.H. Nitric oxide a novel neuronal messenger.// *Neuron*. 1992, 8: 3-11.
141. Brorson J.R., Sulit R.A., Zhang H. Nitric oxide disrupts Ca⁺ homeostasis in hippocampal neurons.// *J. Neurochem* 1997, 68: 95-105.

142. Brorson J.R. Schumacker P.T. and He Zhang. Nitric oxide acutely inhibits neuronal energy production.// J.Neurosci. 1999, 19: 1, 147-158.
143. Braun K. Calcium-binding proteins in avian and mammalian central nervous system: localization, development and possible functions.// Prog. Histochem. Cytochem., 1990, 21: 1-64.
144. Budd S.L., Nicholls DG. A reevaluation of the role of mitochondrial in neuronal Ca^{2+} homeostasis.// J. Neurochem, 1996, 66: 403-411.
145. Bugbee N.M., Goldman-Rakis P.S. Columnar organization of corticocortical projections in squirrel and rhesus monkeys: Similarity of column width in species differing in cortical volume.// J. Comp. Neurol. 1983, 220, p.355-364.
146. Buren J.M.V., Borke R.C. Variations and connections of the human thalamus. Part 1. The nuclei and cerebral connections of the humans thalamus. Part 2. Variations of the human diencephalons.// Springer-Verlag New York Heidelberg Berlin, 1972.v1, 471p.
147. Buxhoeveden D.P., M.F.Casanova. The minicolumn hypothesis in neuroscience.// Brain, 2002, 125, 935-951.
148. Cajal S.R. Texture of the Nervous System of man and vertebrates.// Ed. Pasik P., Pasik T. New York; Barcelona, 1999 - 2002, v. I -III.
149. Carafoli E., Crompton M. Current topics in membranes and transport. //New York; London, 1978, 10:151-216.
150. Carman I., Cowan W., Powell T. Cortical connexions of the thalamic reticular nucleus.// J. Anat., 1964, 98, 587-598.
151. Carpenter M.B., Nakano K., Kim R. Nigrothalamic projections in the monkey demonstrated by autoradiographic technics. //J. Comp. Neurol. 1976, 165 : 401-416.
152. Celio M.R. Calbindin- D28K and parvalbumin in the rat nervous system.// Neurosci. 1990, 35,375-475.
153. Chard P.S, J. Jordan, C.J. Marcuccilli, R.J. Miller, J.M. Leiden R.P.Roos, G.D.Ghadge. Regulation of excitatory transmission at hippocampal synapses by

- calbindin D-28k. // Neurobiology, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1995, v.92, P.5144-5148.
154. Charles A. C. Glia – neuron intercellular calcium signaling. // Dev. Neurosci. 1994, 16:196-206.
155. Chen C. and Schofield G.S. Nitric oxide modulates Ca²⁺ channel currents in rat sympathetic neurons.// Eur. J. Physiol. 1993, 243: 83-86.
156. Chow K.L. Regional degeneration of the thalamic reticular nucleus following cortical ablation in monkeys.// J. Comp. Neurol. 1952, 97, 37-59.
157. Cicchetti F., Lacroix S., Beach T.G., Parent A. Calretinin gene expression in the human thalamus.// Brain Res. Mol Brain Res. 1998, Feb; 54(1): 1-12.
158. Cicchetti F., Tomas G, Beach T.G., Parent A. Chemical phenotype of calretinin interneurons in the human striatum.// Synapse. 1998, 30: 284-297.
159. Clark W.E., Le Cross. Studies on optic thalamus of insectivore.- The anterior nuclei.// Brain, 1929, 52: 334-358.
160. Clark W.E., Le Cross. The structure and connections of the thalamus.// Brain, 1932, 55: 406-470.
161. Clark W.E., Le Cross. An experimental study of thalamic connections in the rat. // Phil. Trans. B. 1933, 222:1-28.
162. Clark W.E., Le Cross, Meyer M. Anatomical relationships between the cerebral cortex and the hypothalamus.// Brit.med. Bull., 1950, v.6, 4,p341-350.
163. Coss R.G., Perkel D.H. Review the function of dendritic spines: a review of theoretical issues. // Behavioral and Neurol Biology. 1985, 44, p151-185.
164. Csillik B., Mihaly A., Krisztin-Peva B., Fenyo R., Knyihar-Csillik E. Calcium-binding proteins in GABAergic calyciform synapses of the reticular nucleus.// Neuroreport, 2006 Apr 24;17(6) :575-578.
165. Dawson T.M. and Snyder S.H. Gases as biological messengers: nitric oxide and carbon monoxide in brain.// J. Neurosci., 1994, 14, 5147-5159.
166. Danos P., Baumann B., Bernstein H.G., Franz M., Stauch R., Northoff G., Krell D., Falkai P., Bogerts B. Schizophrenia and anteroventral thalamic nucleus:

selective decrease of parvalbumin-immunoreactive thalamocortical projection neurons.// Psychiatry Res., 1998, Apr., 10;82(1):1-10.

167. DeFelipe J. Synapses of double bouquet cells in monkey cerebral cortex visualized by calbindin immunoreactivity.// Brain Res. 1989, Nov. 27; 503 (1): 49-54.

168. DeFelipe J., Hendry S. H., Jones E.G. Visualization of chandelier cell axons by parvalbumin immunoreactivity in monkey cerebral cortex.// Proc. Natl. Acad. Sci USA 1989, 86, 2093-2097.

169. DeFelipe J. A study of NADPH diaphorase-positive axonal plexuses in the human temporal cortex.// Brain Res. 1993, 615: 342-346.

170. DeFelipe J., Del Rio MR. Colocalization of calbindin D-28k, calretinin and GABA immunoreactivities in neurons of human temporal cortex.// J.Comp Neurol. 1996, Jun 3; 369(3):472-482.

171. DeFelipe J., Del Rio MR. Colocalization of parvalbumin and calbindin D-28k in neurons including chandelier cells of the human temporal neocortex.// J.Chem.Neuroanat.1997, Mar; 12(3):165 -173.

172. DeFelipe J. Chandelier cells and epilepsy.// Brain, 1999, 122, 1807-1822.

173. Deschenes M., Labelle A., Landry P. A. comparative study of ventrolateral and recurrent excitatory postsynaptic potentials in large pyramidal tract cell in the cat.// Brain Res. 1979, v.160 1, p.37-47.

174. Deschenes Martin, Madariaga-Domich Anamaria, Steriade Mircea. Dendrodendritic synapses in the cat reticularis thalami nucleus: a structural basis for thalamic spindle synchronizaton. // Brain Res., 1985, v.334, № 1, 165-168.

175. De Vito J.I. Thalamic projection of the anterior ectosylvian gyrus (somatic area II) in the cat.// J.Compar. Neurol., 1967, v.131, № 1, p.67.

176. Divac I., Lavail J.H., Rakic L., Winston K.R. Heterogeneous afferents to the inferior parietal lobule of the rhesus monkey revealed by the retrograde transport method.// Brain res.1977, v123, № 2, p. 197-207.

177. Dixon G., Dissanayake S, Harper CG. Parvalbumin- immunoreactive neurons in the human anteroventral thalamic nucleus.// Neuroreport 2000 Jan 17;11(1):97-101

178. Duchen M.R. Ca^{2+} - dependent changes in the mitochondrial energetics in signale dissociated mouse sensory neurons.// *Biochem J*, 1992, 283: 41-50.
179. Eccles J. The properties of depolarites. Structure and function of the cerebral cortex.// 1960, 192-204.
180. Eccles J. The physiology of synapses.//1964, Berlin
181. Economo C. Ein Koeffizient fur Organizationschone der Grosshirnrinde.// *Klin.Wschr.*, 1926, Bd. 5, 14, s.593-595.
182. Estrada Carmen and Javuer DeFelipe. Feature article nitric oxide-producing neurons in the neocortex: morphological and functional relationship with intraparenchymal microvasculature.// *Cerebral Cortex*, Apr/May 1998, 8: 193-203.
183. Fang P.S., Stepniewska I., Kaas J.H. The thalamic connections of motor, premotor, and prefrontal areas of cortex in a prosimian primate (*Otolemur garnetti*).// *Neuroscience*, 2006, Dec 28; 143(4):987-1020.
184. Ferrer I., Soriano E., Tunon T., Fonseca M., Guionnet N. Parvalbumin immunoreactive neurons in normal human temporal neocortex and in patients with Alzheimer's disease.// *J. Neurol.,Sci.*, 1991, Dec.;106(2):135-141.
185. Fildman M.L., Peters A. The significance of the barrels in the cerebral cortex.// *Anat. Rec.* 1973, 175, p.318-319.
186. Fildman M.L., Peters A. A study of barrels and pyramidal dendritic clusters in the cerebral cortex.// *Brain Res.* 1974, 77, p.55-76.
187. Filion M., Lamarre Y., Cordrau I. Activites unitaires du noy au ventralis lateralis du thalamus au cours de la veille et du sommeil.// *J.Physiol.,(France)*, 1969, 61,61, suppl.,2, p.290-300.
188. Fortin, V., Asselin, M.-C., Parent, A., Calretinin immunoreactivity in the thalamus of the squirrel monkey.// *J. Chem. Neuroanat.* 1996. 10, 101-117.
189. Fortin, V., Asselin, M.-C., Gould P.V., Parent, A. Calretinin-immunoreactive neurons in the human thalamus.// *Neuroscience*, 1998, May; 84(2):537-548.
190. Fox K. Anatomical pathways and molecular mechanisms for plasticity in the barrel cortex.// *Neuroscience*, 2002; 111(4):799-814.

191. Gilbert C.D., T.N.Wiesel. Columnar specificity of intrinsic horizontal and corticocortical connection in cat visual cortex.// J. of Neuroscience, 1989, July, 9 (7): 2432-2442.
192. Glezer I.I., Hof P.R., Morgane P.J. Calretinin – immunoreactive neurons in the primary visual cortex of dolphin and human brains.// Brain Res. 1992, Nov., 13; 525(2): 181-188.
193. Goldman – Rakis P.S., Nauta W.J.H. Columnar distribution of corticocortical fibers in the frontal association, limbic and motor cortex of the developing rhesus monkey.// Brain Res., 1977, 122, p.393-413.
194. Goldman – Rakis P.S., Schwartz M.L. Interdigitation of contralateral and ipsilateral columnar projection to frontal association cortex in primates.// Science, 1982, 216, p.755-757.
195. Graybiel A.M., Ragsdale C.W. Development and chemical specificity of neurons. - Fiber connections of the basal ganglia.// Progr. in Brain Res.. Ed. M. Cuenod. Amsterdam: Elsevier. 1979, v.51 p. 239-284.
196. Gravelend G.A., R.S.Williams , M.DiFiglia. A Golgi study of the human neostriatum: neurons and afferent fibers.// J. Comp. Neurol., 1985, 234, 317-333.
197. Groen V.T., Wyss J.M. Projections from the anterodorsal and anteroventral nucleus of the thalamus to the limbic cortex in the rat.// J. Comp Neurol., 1995, Aug.7; 358 (4):584-604.
198. Groen V. T., Kadish I, Wyss J.M. Efferent connection of the anteromedial nucleus of the thalamus of the rat.// Brain Res. Brain Res. Rev. 1999, Jul; 30(1):1-26.
199. Groen V.T., Kadish I, Wyss J.M. Role of the anterodorsal and anteroventral nuclei of the thalamus in spatial memory in the rat.// Behav. Brain Res., 2002, Apr 15; 132(1):19-28.
200. Grofova J., Rinvik E. Cortical and pallidal projections to the nucleus ventralis lateralis thalami. Electron microscopical studies of the cat. //Anat. Embryol. Berl. 1975; v.146 (2): p.113-115.
201. Grofova J., Rinvik E. Light and electron microscopical studies of the normal structure and afferent connections to the nuclei ventralis lateralis and ventralis

anterior thalami of the cat.// Proc. Int. Congr., Tokio, Confina Neurologica, 1974, v.36, (4-6) p. 256 -272.

202. Grofova J., Rinvik E. An experimental electron microscopic study on the strionigral projection in the cat. // Exp. Brain Res., 1970, v.11, 3, P.249-262.

203. Gruhnthal E. Der Zellbau in Thalamus der Songer und des Menschen. //J.F. Psych. N. Neurol., 1934, 46, 41- 113.

204. Gutierrez C., Yaun A., Cusick C.G. Neurochemical subdivisions of the inferior pulvinar in macaque monkeys.// J. Comp. Neurol. 1995, 363, p.545-562.

205. Haines D.E. Neuroanatomy. An Atlas of Structures, Sections, and System. (Нейроанатомия. Атлас структур, срезов и систем).// 2008, Москва, «Логосфера», 330 С.

206. Hani S.A., Al-Haidari M.N., Saboba M.M. Neuronal types in the human anterior ventral thalamic nucleus: a Goldgy stady.// Cell Mol. Neurobiol., 2007, Sep; 27 (6):745-755.

207. Hashikawa T., Leggio M.G., Hattori R., Yui Y. Nitric oxide synthase immunoreactiviti colocalized with NADPH diaphorase histochemistry in monkey cerebral cortex. //Brain Res. 1994, 641: 341-349.

208. Hassler R. Anatomy of the thalamus. In Schaltenbrand G. and Bailey P. (Eds.) Introduction to stereotaxis with an atlas of the human brain. // 1959, Stuttgart: Germany Thieme, , v.1., p. 230- 290.

209. Heizmann C.W. Parvalbumin an intracellular calcium-binding protein; distribution, properties and possible roles in mammalian cells.// Experientia, 1984, Sep.15,40:910-921.

210. Heizmann C.W. Calcium-binding proteins: basis concepts and clinical implications.// Gen. Physiol. Biophys. 1992, 11, p. 411-425.

211. Heizmann C.W., Braun K. Calcium regulation by calcium-binding proteins in neurodegenerative disorders. Springer- Verlag, Heidelberg, Germany; R.G. Landes Company, Austin, Texas, USA. 1995.

212. Hendry S.H., Jones E.G., Emson P.C., Lawson D.E, Heizmann C.W, Streit P. Two classes of cortical GABA neurons defined by differential calcium binding protein immunoreactivities.// *Exp. Brain Res.* 1989, 76:467-472.
213. Heredia R., Real M. A., Suarez J., Guirado S., Davila J.C. A proposed homology between the reptilian dorsomedial thalamic nucleus and the mammalian paraventricular thalamic nucleus.// *Brain Res. Bull.* 2002 Feb- Mar. 1; 57 (3-4): 443-445.
214. Herrick C. J. The morphology of the forebrain in Amphibia and reptilian.// *J. Compar. Neurol.*, 1910, 20, 413-547
215. Herrick C. J. Morphogenesis of the brain. // *J. of Morphol.*, 1933, 54, 233-258.
216. Hof P.R., Cox K., Young W.G., Celio M.R., Rogers J., Morrison J.H. Parvalbumin-immunoreactive neurons in the neocortex are resistant to degeneration in Alzheimer's disease.// *J. Neuropathol. Exp. Neurol.*, 1991 Jul; 50(4):451-462.
217. Hof P.R., Nimchinsky E.A. Regional distribution of neurofilament and calcim-binding proteins in the cingulated cortex of the macaque monkey.// *Cereb. Cortex* 1992, Nov.-Dec.; 2(6): 456-467.
218. Hof P.R., Y.E. Bogaert, R.E. Posenthal, G. Fiskum. Distribution of neuronal populations containing neurofilament protein and calcium-binding proteins in the canine neocortex: regional analysis and cell tipology.// *J. Chem. Neuroanat.* 1996, 11:81-98.
219. Hof P.R., Glezer I.I., Conde F., Flagg R.A., Rubin M.B., Nimchinsky E.A., Vogt Weisenhorn D.M. Cellular distribution of the calcium-binding proteins parvalbumin, calbindin, and calretinin in the neocortex of mammals: phylogenetic and developmental patterns.// *J.Chem. Neuroanat.* 1999, Feb;16(2):77-116.
220. Hope B., Michael G., Knigge K., Vincent S. Neuronal NADPH diaphorase is a nitric oxide synthase.// *Proc. Nat. Acad. Sci. Usa.* 1991, 88: p.2811-2814.
221. Hopf A, Kraus C. Studien zur Vergleichenden Architektenik des Thalamus.// *Progr. In Brain Res.*, 1964, 5: 88-100.

222. Huang W., M.Armstrong-James, V. Rema. Contribution of supragranular layers to sensory processing and plasticity in adult rat barrel cortex//. J. of Neurophysiol.1998, v. 80, 6, December, pp.3261-3271.
223. Hubel D.H., Wiesel T.N. Receptive fields and functional architecture in two non-striat visual areas (18 and 19) of the cat. // J. Neurophysiol. 1965, 28, p.229-289.
224. Hubel D.H., Wiesel T.N., M.P.Stryker. Anatomical demonstration of orientation columns in macaque monkey. // J. Comp. Neurol. 1978, 177: 361-380.
225. Hubel D.H, Wiesel T.N. Shape and arrangement of columns in cat's striate cortex. // J. Physiol., 1963, March; 165(3):559-568.
226. al-Hussain S.M. Morphological characteristics of different types of neurons in the ventrooralis anterior, ventrooralis internus, and ventrooralis posterior nuclei in human thalamus.// Cell Mol Neurobiol. 1992, Jun; 12 (3):217-224.
227. Hyvarien J. Posterior parietal lobe of the primate brain. // Physiol. Rev. 1982, v. 62, 3, p.1060-1123.
228. Ilinsky I.A. and Kultas-Ilinsky K. Sagittal cytoarchitectonic maps of the Macaca mulatta thalamus with a revised nomenclature of the motor-related nuclei validated by observations on their connectivity. // J of Comp. Neurol, 1987, v.262, 3, p. 331-364.
229. Ilinsky I.A. and Kultas-Ilinsky K. Fine structure of the magnocellular subdivision of the ventral anterior thalamic nucleus (VAmc) of Macaca mulatta. I. Cell types and synaptology. // J comp. Neurol. 1990, v.294, 3, p.455-478.
230. Ilinsky I.A. Structural and connectional diversity of the primate motor thalamus: Experimental light and electron microscopic studies in the rhesus monkey.// Stereotactic. Funct. Neurosurgery., 1990, № 54-55, 114-124.
231. Ince P., Stout N., Shaw P., Slade J., Hunziker W., Heizmann C. W., Baimbridge K.G. Parvalbumin and calbindin D-28k in the human motor system and in motor neuron disease.// Neuropathol. Appl. Neurobiol. 1993, Aug; 19(4):291-299.

232. Isseroff A., Schwartz M.L., Dekker J.J., Goldman-Rakis P.S. Columnar organization of callosal and associational projectijns from rat frontal cortex.// Brain Res. 1984, 293, p.213-223.
233. Johannes Silvia, Andres Reif, Dieter Senitz, Peter Riederer, Martin Lauer. NADPH-diaphorase staining reveals new types of interneurons in human putamen.// Brain Res. 2003, 980, 92-99.
234. Jones E.G., Leavitt R. Retrograde axonal transport and the demonstration of nonspecific projections to the cerebral cortex and striatum from thalamic intralaminar nuclei in the rat, cat and monkey.// J. Comp. Neurol. 1974 v. 154, P.349-377.
235. Jones E.G., Burton H. Areal differences in the laminar distributions of thalamic afferents in cortical fields of the insular parietal and temporal regions of primates.// J. Comp. Neurol., 1976 v.8, 2, 197-248.
236. Jonce E.I. The thalamus.// New York, Plenum Press, 1985.
237. Jones E.G., Hendry, S.H.C. Differential calcium binding protein immunoreactivity distinguishes classes of relay neurons in monkey thalamic nuclei.// Eur.J. Neurosci. 1989, 1, 222-246.
238. Jones E.G. A new view of specific and nonspecific thalamocortical connections.// Consciousness: at the Frontiers of neuroscience, advances in Neurology, 1998, v.77, p. 49-73.
239. Jones E.G. Viewpoint: the core and matrix of thalamic organization.// Neuroscience, 1998, 85, p.331-345.
240. Jones E.G. Microcolumns in the cerebral cortex.// Pnas. 2000, May 9,v. 97,10:5019 -5021.
241. Jones E.G. The thalamic matrix and thalamocortical synchrony.// Trends Neurosci, 2001 Oct: 24 (10): 595-601.
242. Jones E.G. Thalamic organization and function after Cajal.// Prog. Brain Res. 2002; 136:333-357.
243. Jones E.G. Synchrony in the interconnect circuitry of the thalamus and cerebral cortex. //Ann. NY Acad. Sci. 2009, Mar; 1157:10-23.

244. Kawauchi Y., Carles J. Wilson, Sarah J. Augood and Piers C. Emson. Striatal interneurons: chemical, physiological and morphological characterization.// Trends Neurosci., 1995, 18, 527-535.
245. Kiss A, Tombol T. Golgi analysis and degeneration studies of the nucleus ventralis lateralis and ventralis medialis in the cat thalamus.// Brain Res., 1972, v.47, 2, p.303.
246. Kiss J.P., Vizi E.S. Nitric oxide: a novel link between synaptic and nonsynaptic transmission.// Trends Neurosci., 2001, Apr; 24 (4): p. 211-215.
247. Kluver H. and Barrera E. A method of the combined staining of cell and fibers in the nervous system.// J. Neuropathol. Exp. Neurol. 1953, v.12, 4, p.400-402.
248. Kocsis J.D., Sugimori M., Kitai S.T. Convergence of excitatory synaptic inputs to caudate spiny neurons.// Brain Res. 1977, v. 124, 3, p.403-413.
249. Koelber W. Observations on striatal connection following total destruction of the nucleus medialis dorsalis in the cat.// Proc.Soc. Exp. Biol. A Med., 1967,125, 386-387.
250. Krieg W. J. S. A reconstruction of the diencephalic nuclei of *Macacus rhesus*.// J. Comp. Neurol. 1948, 88, 1-51.
251. Kowal N.W. Beal M.F., Mueller M.P. Cortical somatostatin, neuropeptide Y, and NADPH-diaforase neurons: normal anatomy and alteration in Alzheimer's disease.// Annals of Neurology, 1988, 23; 105-114.
252. Kuhlenbeck H. The derivatives of the thalamus ventralis in the human brain and their relation to the so-called subthalamus.// Mil. Sug. 1948,102, 433-447.
253. Kuhlenbeck H. The derivatives of the thalamus dorsalis and epithalamus in the human brain. // Mil. Sug., 1951, 108, 205-256.
254. Kuhlenbeck H. The human diencephalons- a summary of development, structure, function and pathology.// New York-Basel: S. Karger, 1954, 230 P.
255. Kultas-Ilinsky K, Ilinsky I .A. Neuronal and synaptic organization of the motor nuclei of mammalian thalamus.// Res. Synapses, 1986, v3, p.77-145.
256. Kultas-Ilinsky K, Ilinsky I .A. Fine structure of the magnocellular subdivision of the ventral anterior thalamic nucleus (VAmc) of *Macaca mulatta*. II.

Organization of nigrothalamic afferents as revealed with EM autoradiography. //J. Comp Neurol. 1990, 294, 3, p.479-489.

257. Kuypers H.G.J.M., Lawrence D.G. Cortical projections to the red nucleus and the brain stem in the rhesus monkey.// Brain Res. 1967, v.4., 2, p.157-188.

258. Kyriazi H.T., Simons D.J. Thalamocortical response transformations in simulated whisker barrels.// Neurosci., 1993, Apr., 13, (4):1601-1615.

259. Lally G., Faull R.L., Waldvogel H.J. Ferrari S., Emson P.S. Calcium homeostasis in ageing: studies on the calcium binding protein calbindin D28 k.//J. Neural Transm.1997, 104(10):1107-1112.

260. Lam Y. W., Sherman S.M. Functional organization of the somatosensory cortical layer 6 feedback to the thalamus.// Cereb. Cortex, 2010, Jan; 20 (1):13-24.

261. Land P.W., Sam A. Buffer J.R, Jamie Dawn Yaskosky. Barreloids in adult rat thalamus: three-dimensional architecture and relationship to somatosensory cortical barrels.// J.of Comp. Neurol.1995, 355:573-588.

262. Larsen K.D., Asanuma H. Thalamic projections to the feline motor cortex studied with horseradish peroxidase.// Brain Res. 1979, v.172, 2, p. 209-215.

263. Leise E.M. Modular construction of nervous systems: a basic principle of design for invertebrates and vertebrates.// Brain Res. Rev.1990, Jan-Apr; 15(1):1-23

264. Leonard C.M. The connections of the dorsomedial nuclei. //Brain Behav. Evolut., 1972, v.6, 1-6, 524-541.

265. Leontovich T.A., Zhukova G.P. The specificity of the neuronal structure and topography of the reticular formation of the brain and spinal cord of carnivore.// J.Comp. Neurol., 1963, 121:347-379.

266. Leontovich T.A. Large neostriatal neurons in humans and their possible role in neuronal networks.// Neurosci Behav. Physiol. 1998, 28,252-259.

267. Lorente de No R. The cerebral cortex: architecture, intracortical connections and motor projection.// In Physiology of the Nervous System,-by J.F.Fulton, London: Oxford Univ. Press 1938, p291-321.

268. Lizier C., Spreafico R., Battaglia G. Calretinin in the thalamic reticular nucleus of the rat: distribution and relationship with ipsilateral and contralateral efferents.// J. Comp. Neurol.1997 Jan 13; 377(2):217-233.
269. Lubke J., Feldmeyer D. Excitatory signal flow and connectivity in a cortical column: Focus on barrel cortex. //Brain Struct. Funct., 2007, Jul., 212, (1): 3-17.
270. Lynch M.A., Voss K.L. Presynaptic changes in long-term potentiation: elevated synaptosomal calcium concentration and basal phosphoinositide turnover in dentate gyrus. // J. Neurochem 1991 v.56, 1, p.113-118.
271. Mai J.K., Assheuer J., Paxinos G. Atlas of the human brain. // N-Y, London. Acad. Press, 1997, 328 P.
272. Massion J., Rispal- Padel L. Thalamus: functions motions.// Rev. Neurol. 1986, 142, 4, p.327-336.
273. Mechler W.R. The posterior thalamic region in man. // Confin. Neurol., 1966, 27:18-29.
274. Meyer A., McLargy T. Prefrontal leucotomy: a neuroanatomical report.// Brain, 1947, v.70, p.18-49.
275. McAlonan K., V.J.Brown, E.M.Bowman. Thalamic reticular nucleus activation reflects attentional gating during classical conditioning.// J. of Neuroscience, 2000, December, 1, 20 (23): 8897-8901.
276. McAlonan K., V.J.Brown. The thalamic reticular nucleus: more than a sensory nucleus.// Neuroscientist. 2002, Aug; 8 (4):302-305.
277. McLardy T. Thalamic projection to frontal cortex in man. // J. Neurol. Neurosurg. Psychiatr., 1950,13, p.198-202.
278. Moore P.B., Dedman J.R. Calcium binding proteins and cellular regulation.// Life Sci., 1982, 31, 2937-2946.
279. Morel A., Magnin M., Jeanmonod D. Multiarchitectonic and stereotactic atlas of the human thalamus.//J.Comp.Neurol.1997, Nov. 3; 387(4):588-630.
280. Morona R.,Gonzalez A. Immunohistochemical localization of calbindin-D28k and calretinin in the brainstem of anuran and urodele amphibians.// J. Comp. Neurol. 2009, Aug 10; 515(5):503-537.

281. Mountcastle V.B. Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex.// J. Neurophysiol., 1957, 20, p.408-434.
282. Mountcastle V.B. An organizing principle for cerebral function: the unit module and the distributed system.// In: The neurosciences fourth study program. Cambridge, MA, MIT Press, 1979, p.21-42.
283. Mountcastle V.B (Маунткастл В.) Организующий принцип функции мозга.// В кн. Разумный мозг. 1981, М., Мир, С. 15-67.
284. Munkle M.C, Waldvogel H.J, Faull R.L. Calcium-binding protein immunoreactivity delineates the intralaminar nuclei of the thalamus in the human brain. //Neuroscience, 1999, May; 90(2):485-491.
285. Munkle M.C, Waldvogel H.J, Faull R.L.M. The distribution of calbindin, calretinin and parvalbumin immunoreactivity in the human thalamus.// J. of Chemical Neuroanatomy, 2000, 19, 155-173.
286. Namba M. Uber die feineren stukturen des medio-dorsalen supranucleus und der lamella medialis des Thalamus beim menschen.// J. Hirnforsch, 1958 v.4, 1-42.
287. Nauta W.J.H . Designated discussion. //Brain Behave Evol. 1972, v.6, 1-6, p. 556-558.
288. Nauta W.J.H. Neural associations of the amygdaloid complex in the monkey.// Brain, 1962, 85: 505-220.
289. Nyquist J.K. Somatosensory properties of neurons of thalamic nucleus ventralis lateralis.// Exp. Neurol., 1975, v.48, 1, p.123-135.
290. Oda S., Kuroda M., Chen S.Y., Shinkai M., Kishi K. Ultrastructure and distribution of axon terminals from the reticular thalamic nucleus to the anteroventral thalamic nucleus of the rat.// J. Hirnforsch, 1996, 37, (4), p. 459-466.
291. Olszewski J. The thalamus of the Macaca Mulatta. // 1952, Basel, S. Karger, New-York, 93 C.
292. Ohm T.G., H.Muller, E.Braak. Calbindin-D-28k-like immunoreactive structures in the olfactory bulb and anterior olfactory nucleus of the human adult: distribution and cell typology- partial complementarity with parvalbumin.// Neuroscience 1991, v.42, 3, p.823-840.

293. Papez J.W. The thalamic nuclei of the nine banded armadillo (*Tatusia novemcincta*) // J.Comp. Neurol. 1932, 56, 43-103.
294. Parent A., Fortin M., Cote P-Y and Cicchetti F. Calcium-binding proteins in primate basal ganglia.// Neurosci. Res. 1996, 25, 309-334.
295. Pasbakhsh P., Mehdizadeh M., behzadi G. Morphology and synaptic organization of nondopaminergic nigral projections to the medio dorsal Thalamic nucleus of the rat, a study by anterograde transport of PHA-L.// Iran Biomed. 2008 Oct; 12 (4):209-215.
296. Pasik P., Pasik T. Hamori and Szentagotai. Golgi type II interneurons in neuronal circuit of the monkey lateral geniculate nucleus.// Exp. Brain Res. 1973, 17, 18-34.
297. Pierret Tiphaine, Philippe Lavallee, and Martin Deschenes. Parallel streams for the relay of vibrissal information through thalamic barreloids.// J. of Neuroscience, Oct.1, 2000, 20(19): 7455-7462.
298. Percheron G., Francois C., Talbi B., Yelnik J and Fenelon G. The primate motor thalamus.// Brain Res. Rev. 1996, 22, 93-181.
299. Persechini A., Moncrief N.D., Krestinger R.H. The EF- hand family of calcium-modulated proteins.// Trends Neurosci. 1989, 12,462-467.
300. Petras J.M. Connections of the parietal lobe.// J. Psychiatr. Res. 1971, v. 8, 2, p. 189-201
301. Petersen C.C. The functional organization of the barrel cortex.// Neuron. 2007, Oct. 25; 56(2): 339-355.
302. Peters A., Palay S. The morphology of laminal A and A1 of the dorsal nucleus of the lateral geniculate body of the cat.// J. Anat. 1966, 100, p.451- 486.
303. Peters A., Palay S.L, Webster H,D.F. (Питерс А., Палей С, Уэбстер Г) Ультроструктура нервной системы // 1972, М., Мир, 175 С.
304. Petrof I., Sherman S.M. Synaptic properties of the mammillary and cortical afferents to the anterodorsal thalamic nucleus in the mouse.// J. Neurosci. 2009, Jun., 17; 29 (24): 7815-7819.

305. Pierret Tiphaine, Philippe Lavallee, and Martin Deschenes. Parallel streams for the relay of vibrissal information through thalamic barreloids.// J. of Neuroscience, Oct. 1, 2000, 20(19):7455-7462.
306. Pollin Bernard, Rokyta Richard. Somatotopic organization of nucleus reticularis thalami in chronic awake cats and monkeys. // Brain Res. 1982, 250, 2, 211-221.
307. Powell T. Cowan W. A study of thalamo- striate relations in the monkey.// Brain, 1956, 79, 364-389.
308. Powell E. W. The cingulate bridge between allocortex, isocortex and thalamus. // The Anatomical Record, April 1978, Vol. 190, Issue 4, p. 783-793.
309. Prensa L., J.M. Gimenez-Amaya, A. Parent. Morphological features of neurons containing calcium-binding proteins in the human striatum.// J. Comp. Neurol., 1998, 390: 552-563.
310. Purpura D. (Пурпура Д.) Функциональные свойства дендритов в мозге млекопитающих.// В сб. Современные проблемы электрофизиологии центральной нервной системы 1967. М., с. 213-225.
311. Purpura D, Desiraju T., Prelevic S., Santini M. Excitability changes in dendrites of thalamic neurons during prolonged synaptic activation.// Brain Res. 1968, 10, 5, 457-459.
312. Ralston H., Herman M. The fine structure of neurons and synapses in the ventrobasal thalamus of the cat.// Brain Res. 1969, 14, 77-97.
313. Ramon-Moliner E An attempt of classifying nerve cells on the basis of their dendritic patterns.// J. Comp. Neurol. 1962, v.119, p. 211-227.
314. Ramon-Moliner E, W.J.H. Nauta. The isodendritic core of the brain stem. // J. of Comp. Neurol. 1966, v.126, 3, p.311-335.
315. Ramon-Moliner E. The morphology of dendrites. //In the structure and function of nervous tissue. N-Y. Acad. Press., 1968, v. 1, p.205- 267.
316. Relay H.M.A.M.D An atlas of the basal ganglia, brain stem and spinal cord. Based on Myelin – stained Material.// The Williams & Wilkin Company, Baltimore, 1943, 708 p.

317. Rinvik E, Grofova I. Light and electron microscopical studies of the normal nuclei ventralis anterior thalami in the cat. // *Anat. Embryol.* 1974, v.146, 3, p.57-93.

318. Rinvik E, Grofova I. Cerebellar connections to the nuclei ventralis lateralis and ventralis anterior thalami in the cat. // *Anat. Embryol.*, 1974, v.146, 1, p.95- 111.

319. Rinvik E. Organization of corticothalamic connections from motor and somatosensory cortical areas in the cat.// In *Corticothalamic projections and sensorimotor activities*. Eds Frigyesi T., Rinvik E., Yahr M.D.Y.: Raven Press., 1972, p.57-93.

320. Rose J., Woolsey C. A study of thalamo-cortical relations in the rabbit.// *Bull. Jons Hopkins Hosp.* 1943, 73, 65-128.

321. Rose J., Woolsey C. Organisation of the mammalian thalamus and its relationship to the cerebral cortex.// *EEG. Clin. Neurophysiol.* 1949, 1, 309-401.

322. Rose J. The cortical connections of the reticular complex of the thalamus.// *Res. Pub. Acc. Nerv. Ment. Dis.* 1952, 30, P.454-479.

323. Rotaru D.C., Barrionuevo G., Sesack S.R. Mediodorsal thalamic afferents to layer III of the rat prefrontal cortex: synaptic relationships to subclasses of interneurons.// *J. Comp. Neurol.* 2005, Sep., 26; 490(3):220-238.

324. Sakai S.T., Stanton G.B., Isaacson L.G. Thalamic afferents of area 4 and 6 in the dog: a multiple retrograde fluorescent dye study.// *Anat. Embryol. (Berl.)*, 1993, Dec; 188(6):551-559.

325. Sawyer S.F., Young S.J., Groves Ph.M. Quantitative Golgi study of anatomically identified subdivisions of motor thalamus in the rat.// *J.Comp. Neurol.* 1989, 286, 1, p. 1-27.

326. Scheibel M., Scheibel A. Some structural and functional substrates of development in young cats.// *Progress in Brain Research*. Amsterdam. 1964, 9, p.6-25.

327. Scheibel A., Scheibel M. The organization of the nucleus reticularis thalami. A Golgi study. // *Brain Res.*, 1966, 1, 43-62.

328. Scheibel M.E., Scheibel A.B. The organization of the ventral anterior nucleus of the thalamus. A Golgi study.// *Brain Res.* 1966, 1, p.250-268.

329. Scheibel M., Scheibel A. Patterns of organization in specific and nonspecific thalamic fields.// In "The Thalamus". ed. Purpura, 1966, New-York, Colombia Univ. Pres., p.13-46.
330. Scheibel M., Scheibel A. Structural organization of nonspecific thalamic nuclei and their projection toward cortex.// Brain Res. 1967, 6, p.60-94.
331. Scheibel M., Scheibel A. On the nature of dendritic spines – report of a workshop.// Communications in Behavioral Biology, 1968, 1, 231-265.
332. Scheibel M.E., Davies T.L., Scheibel A.B. An unusual axonless cell in the thalamus of the adult cat.// Exp. Neurol., 1972, v.36, 6 p. 512–518.
333. Sheperd G.M. Functional analysis of local circuits in the olfactory bulb.// In F.O. Schmitt and F.G. Worden (Eds.), The Neurosciences Fourth Study Program, MIT, Cambridge, MA, 1979, p.129-143.
334. Sheperd G.M. Neurobiology. //Oxford University Press, New York, 1988, 2nd edn. p. 146-153.
335. Sheps J.G. The nuclear configuration and cortical connections of the human thalamus.// J.Comp. Neurol. 1945, 83, p.1-56.
336. Schlag I., Waszak M. Characteristics of unit responses in nucleus reticularis thalami.// Brain Res. 1970, 21 p.286-288.
337. Schubert D., Kotter R., Staiger J.F. Mapping Functional connectivity in barrel- related columns reveals layer- and cell type – specific microcircuits.// Brain Struct. Funct. 2007, Sep; 212 (20): 107-119.
338. Schumun E.M. and Madison D.V. A requirement for the intracellular messenger nitric oxide in long-term potentiation.// Science, 1991, 254: 1503-1506.
339. Shimono T., Sasaki K., Yamamoto T., Oka H. Electrophysiological study of reticulo- thalamo-cortical pathway.// J. Physiol. Soc. Japan, 1975, v.37, 8-9, 252-263.
340. Shibata H. Direct projections from the entorhinal area to the anteroventral and laterodorsal thalamic nuclei in the rat. // Neurosci Res., 1996, Sep; 26(1):83-87.
341. Shosaku Akira, Kayama Yukihiro, Sumitomo Ichiji, Iwama Kitsuya. Somatotopic organization in the rat thalamic reticular nucleus.// Neurosci. Lett. 1983, Suppl. 13, p. 134.

342. Shosaku Akira., Kayama Yukihiro, Sumitomo Ichiji. Somatotopic organization in the rat thalamic reticular nucleus.//Brain Res. 1984, v.311, 1, 57-63.
343. Show K. Regional degeneration of the thalamic reticular nucleus following cortical ablations in monkey.// J.Comp. Neurol. 1952, 97, P.37-59.
344. Showers M. Correlation of medial thalamic nuclear activities with cortical and subcortical neuronal areas.// J. Comp. Neurol.1958, 109 (2) 261 - 316.
345. Siegel A., Edinger H., Hoo A. Effects of electrical stimulation of the lateral aspect of the prefrontal cortex upon attack behavior in cats.// Brain Res., 1977, 127, 185-190.
346. Simons D.J., T.A.Woolsey. Morphology of Golgi-Cox-impregnated barrel neurons in rat SmI cortex.// J.of Comp.Neurol., 1984, 230:119-132.
347. Sloper J.J., Powell T.P.S. An experimental electron microscopic study of afferent connections of the primate motor and somatic sensory cortices.// Phil. Trans. Roy, Soc. London .B., 1979, v.285, 1006, p.199-225
348. Smith Y., Parent A., Seguela P., and Descarries L. Distribution of GABA-immunoreactive neurons in the basal ganglia of squirrel monkey (*Saimiri sciureus*).//J. Comp. Neurol., 1987, 259: 50-64.
349. Sotgiu M.L., Marina G., Esposti D., Fava E.A. A horseradish peroxidase study of the afferent projections to nucleus reticularis thalami in the cat.// Arch. Ital. biol. 1981,119, 2, 151-159.
350. Spatz W.B. Thalamic and other subcortical projections to area MT (visual area of superior temporal sulcus) in the marmoset *Callithrix jacchus*. Brain Res., 1975, 99:127-134.
351. Stanton G.B., Cruce W.L.R., Goldberg M.E., Robinson D.L. Some ipsilateral projections to area PF and PG of the inferior parietal lobule in monkey.// Neurosci. Lett. 1977 v.6, 2, p.243-250.
352. Stanton G.B, Tanaka D.Jr., Sakai S.T., Weeks O.I. Thalamic afferents to cytoarchitectonic subdivisions of area 6 on the anterior sigmoid gyrus of the dog: a retrograde and anterograde tracing study.// J.Comp. Neurol. 1986, Oct 22; 252(4):446-467.

353. Stepniewska I., Preuss T.M., Kaas J.H. Thalamic connections of the dorsal and ventral premotor areas in New World owl monkeys.// *Neuroscience*, 2007, Jul.13; 147 (3):727-745.
354. Strick P.L. Cortical projections of the teline thalamic nucleus ventralis lateralis.// *Brain Res.*1970, v.20, 1, p.130-134.
355. Strick P.L. Light microscopic study of the cortical projections of the thalamic ventrolateral nucleus in the cat.// *Brain Res.*, 1973, May 30; v.55, 1, p.1-24.
356. Strick P.L. Activity of ventrolateral thalamic neurons during arm movement. // *J. Neurophysiol.*, 1976, v.39, 5, p.1032-1044.
357. Szentagothai J. The structure of the synapse in the lateral geniculate bode.// *Acta Anat.* 1863, 55, 166-185.
358. Szentagothai J. The use of degeneration methods in the investigation of short neuronal connexions.// *Prog. Brain Res.* 1965, 14, P.1-32.
359. Szentagothai J., Hamori I., Tombol T. Degeneration and electron microscope analisis of the synaptic glomeruly in the lateral geniculate body.// *Exp. Brain Pres.*, 1966, 2, p.283-301.
360. Szentagothai J. Models of specific neuron array in thalamic nuclei// *Acta Morph. Hung.* 1967, 15. 113-123.
361. Szentagothai J., Arbib M.A (Сентаготаи Я., Арбиб М.) Концептуальные модели нервной системы.// 1976б М.; Мир,198 с.
362. Szentagothai J. and Arbib M.A. Conceptual models of neural organization.// *Neurosci. Res. Bull.*1977, 12, p.305-510
363. Szentagothai J. The neuron network of the cerebral cortex:a functional interpretation.// *Proc.Soc.Lond. B.*, 1978, 210, p.219-248.
364. Szentagothai J. The modular architectonic principle of neural centers.// *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.*, 1983, 98, p.11-61.
365. Szentagothai J. The neuronal archtectonic of the neocortex.// *Ann.Acad .Braz. Sciens.* 1985, v.57, 2, P.249-259.

366. Tanahira C., Higo S., Watanabe K., Tomioka R., Ebihara S., Kaneko T., Tamamaki N. Parvalbumin neurons in the forebrain as revealed by parvalbumin-Cre transgenic mice. // *Neurosci. Res.* 2009, Mar.; 63(3):213-223.
367. Tanaka D.Jr., Sakai S.T., Gorska T. Corticothalamic projections from postcruciate area 4 in the dog.// *J. Comp. Neurol.* 1983, Feb. 10; 214(1):17-31.
368. Temereanca S., Simons D.J. Functional topography of corticothalamic feedback enhances thalamic spatial response tuning in the somatosensory whisker, barrel system.// *Neuron.* 2004. Feb. 19; 41 (4): 639-651.
369. Timofeeva E., Merette C., Emond C., Lavallee P., Deschenes M. A map of angular tuning preference in thalamic barreloids.// *J. Neurosci.* 2003, Nov., 19; 23(33): 10717-10723.
370. Toda N., Okamura T. The pharmacology of nitric oxide in the peripheral nervous system of blood vessels. // *Pharmacol. Rev.* 2003, v.55 P.271-324.
371. Tomas G.D., Victor R.G. Nitric oxide mediates contraction-induced attenuation of sympatic vasoconstriction in rat skeletal muscle.// *J. Physiol.* 1998, v.506. P.817-826.
372. Tombol T. Short neurons and their synaptic relations in the specific thalamic nuclei.// *Brain Res.* 1966/67, 3, p.307-326.
373. Tombol T. Cellular and synaptic organization of the dorsomedial thalamic nucleus.// *Acta morphol. Acad. Sci. Hung.* 1968, 16, p.183-203.
374. Tombol T. Two types of short axon (Golgi-2 nd) interneurons in the specific thalamic nuclei.// *Acta Morphol. Acad. Sci. Hung.*, 1969, 17, 3-4, p.285-297.
375. Tombol T. Terminal arborization of specific afferents in the specific thalamic nuclei. // *Acta Morphol. Acad. Sci. Hung.* 1969, 17, 3-4, p.273-284.
376. Tombol T., Songyi G., Hadiju F. Analyse des nucleus anterior dorsalis (AD) thalami.// *Verh. Anat. Ges.*, 1970, 64, 207-211.
377. Ulfing N., Nickel J., Bohl J. Transient features of the thalamic reticular in the human foetal brain.// *Eur J. Neurosci* 1998 Dec; 10(12):3773-3784.
378. Van der Loos H. The history of the Neuron.// In: *The Neuron*, Amsterdam: Elsevier, 1967, p.1-47.

379. Van der Loos H. Barreloids in mouse somatosensory thalamus.// *Neurosci Lett.* 1976, 2. p. 1-6.
380. Vandermaelen C.P., Kitai S.T. Intracellular analysis of synaptic potentials in rat neostriatum following stimulation of the cerebral cortex, thalamus and substantia nigra.// *Brain Res. Bull.* 1980, v.5, 6, p.725-733.
381. Varga C., Sik A., Lavallee P., Deschenes M. Dendroarchitecture of relay cells in thalamic barreloids: a substrate for cross-whiker modulation.// *J.Neurosci.* 2002, Jul., 15;22 (14): 6186-6194.
382. Vincent S., Johansson O., Hokfelt T., Skirboll I., Elde R., Terenius L., Kimmel J., Goldstein M. NADPH-diaphorase: a selective histochemical marker for striatal neurons containing both somatostatin and avian pancreatic polypeptide (APP)-like immunoreactivities.// *J. Comp. Neurol.* 1983, 217: 252-263.
383. Vincent S., Kimura H. Histochemical mapping of nitric oxide synthase in the rat brain.// *Neuroscience*, 1992, 46: 755-784.
384. Vincent S.R. Nitric oxid: a radical neurotransmitter in the central nervous system.// *Progr Neurobiology* 1994 v.42.P.129-160.
385. Walker A. The thalamic projection to the central gyri in *Macacus rhesus*.// *J. Comp. Neurol.*, 1934, 60: 161-168.
386. Walker A.E. An experimental study of the thalamocortical projection of the Macaque monkey.// *Ibid*, 1936, 64; 1-39.
387. Walker A.E. The thalamus in relation to the cerebral cortex. // *J. Nerv. Ment. Dis.* 1936, 83: 698.
388. Walker A. The primate thalamus.// Chicago: Univer. Press. 1938, 321 c.
389. Walker A. The medial thalamic nucleus a comparative anatomical, physiological and clinical study of the nucleus medialis dorsalis thalami.// *J. Comp. Neurol.*, 1940, 73, 87-115.
390. Walker A. Afferent connections in the precentral motor cortex.// Ed. P.C. Bucy, Urbana. Univ. of Ulinois Press, 1944, P.111-132.

391. White E.L. Thalamocortical synaptic relations: review with emphasis on projectijns of specific thalamic nuclei to the primary sensory areas of the neocortex.// Brain Res. Rev. 1979, v.1, 3, p.275-311.
392. Woolsey T.A., Van der Loos. The structural organization of layer IV in the somatosensory region (SI) of mouse cerebral cortex. The description of cortical field composed of discrete cytoarchitectonic units.// Brain Res. 1970, 17, p.205-242.
393. Wu J., Wang Y., Rowan M.J., Anwyl R. Evidence for involvement of the neuronal isoform of nitric oxid synthase during induction of long-term potentiation and long-term depression in the rat dentate gyrus in vitro.// Neuroscience, 1997, v.78, 2, P.393-398.
394. Yelnic J., Percheron G., Francois C., Garmer A. Cholinergic neurons of the rat and primate striatum are morphologically different.// Prog. Brain Res. 1993, v. 99. P.25-34.
395. Yost H. Cellular physiology. (Иост Х. Физиология клетки)// Изд. Мир, 1972, 864 с.
396. Zhang J., Dawson V.L., Dawson T.M., Snyder S.H. Nitric oxide activation of poly (ADP- ribose) synthetase in neurotoxicity.// Science, 1994, 263: 687-689.
397. Zikopoulos B., Barbas H. Prefrontal projections to the thalamic reticular nucleus form a unique circuit for attentional mechanisms.// J. Neurosci., 2006, Jul., 12; 26 (28): 7348-7361.
398. Zoppo G.J., Del Mabuchi T. Cerebral micro vessels responses to focal ischemia. // J. Cereb. Blood Flow Metab. 2003, v.34. P.879-894.
399. Zakowski W., Robak A. Developmental changes of calretinin immunoreactivity in the anterior thalamic nuclei of the guinea pig.// J. of Chemical Neuroanat. 2013, v.47, January. P.28-34.

ПРИЛОЖЕНИЕ

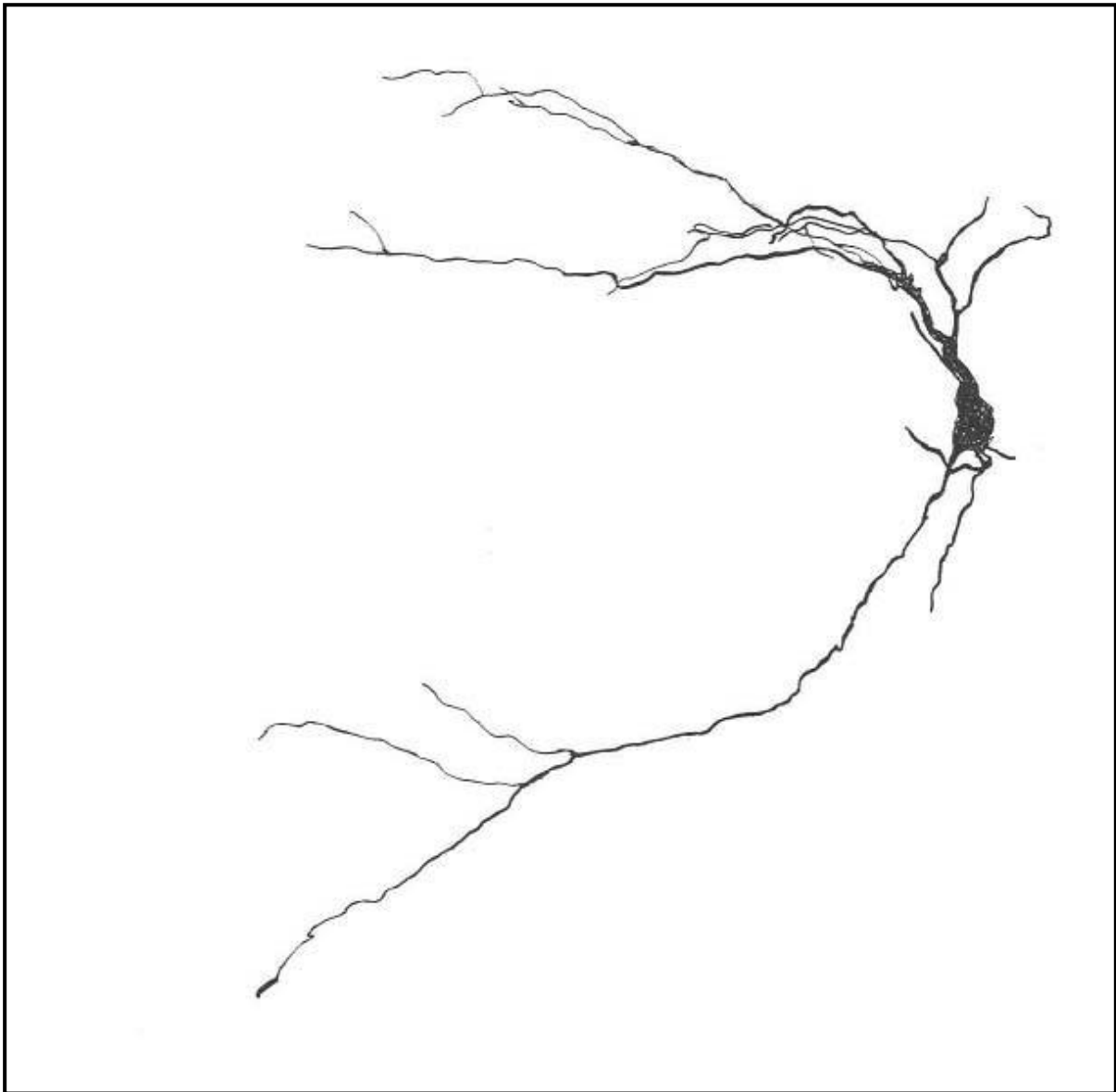


Рис. 1. Редковетвистый ретикулярный нейрон вентрального переднего ядра таламуса человека.

Метод Гольджи. Рис.апп. Масштаб: 100 мкм.

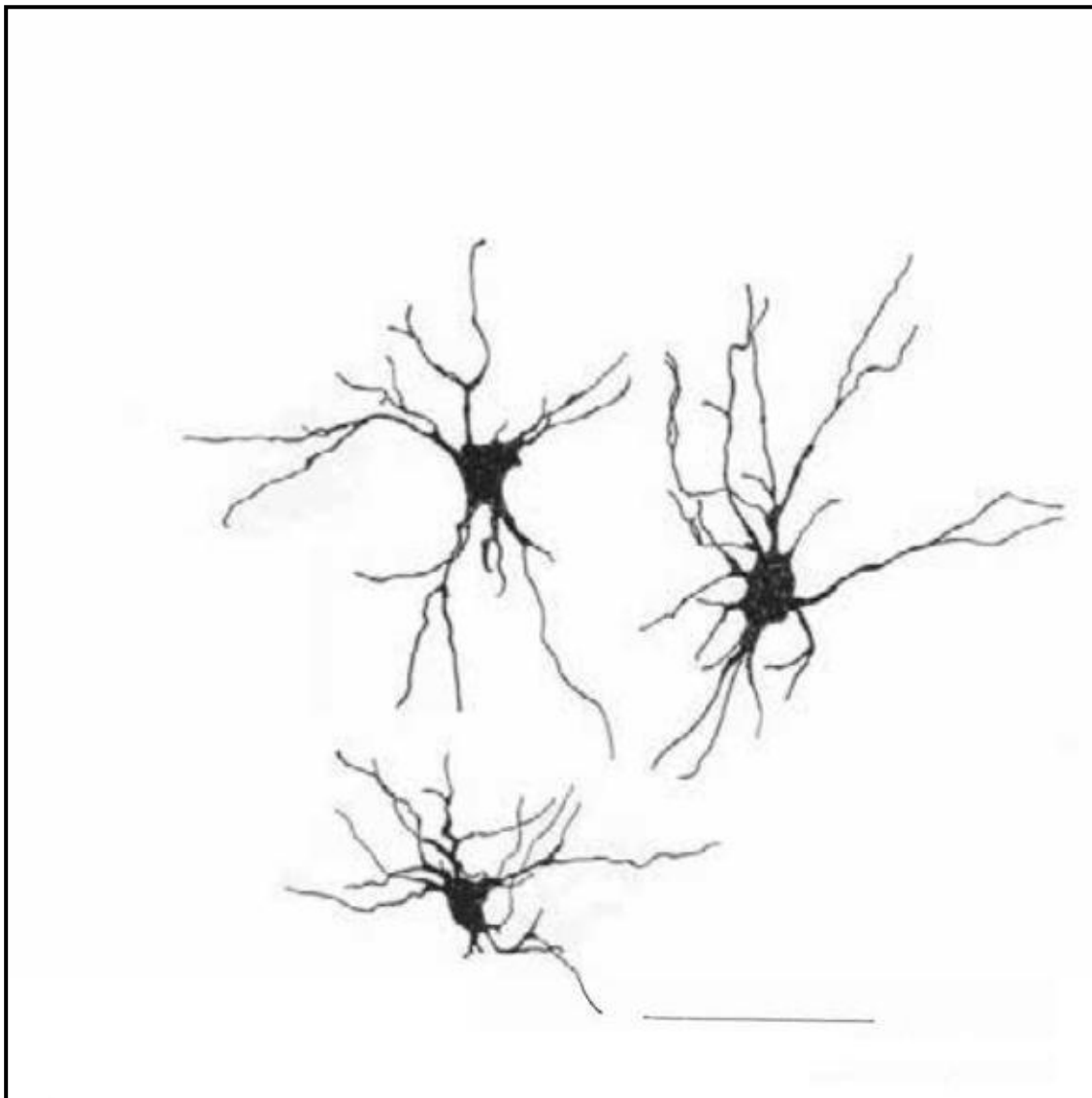


Рис. 2. Короткодендритные нейроны вентрального переднего ядра таламуса человека.

Метод Гольджи. Рис.апп. Масштаб 100 мкм

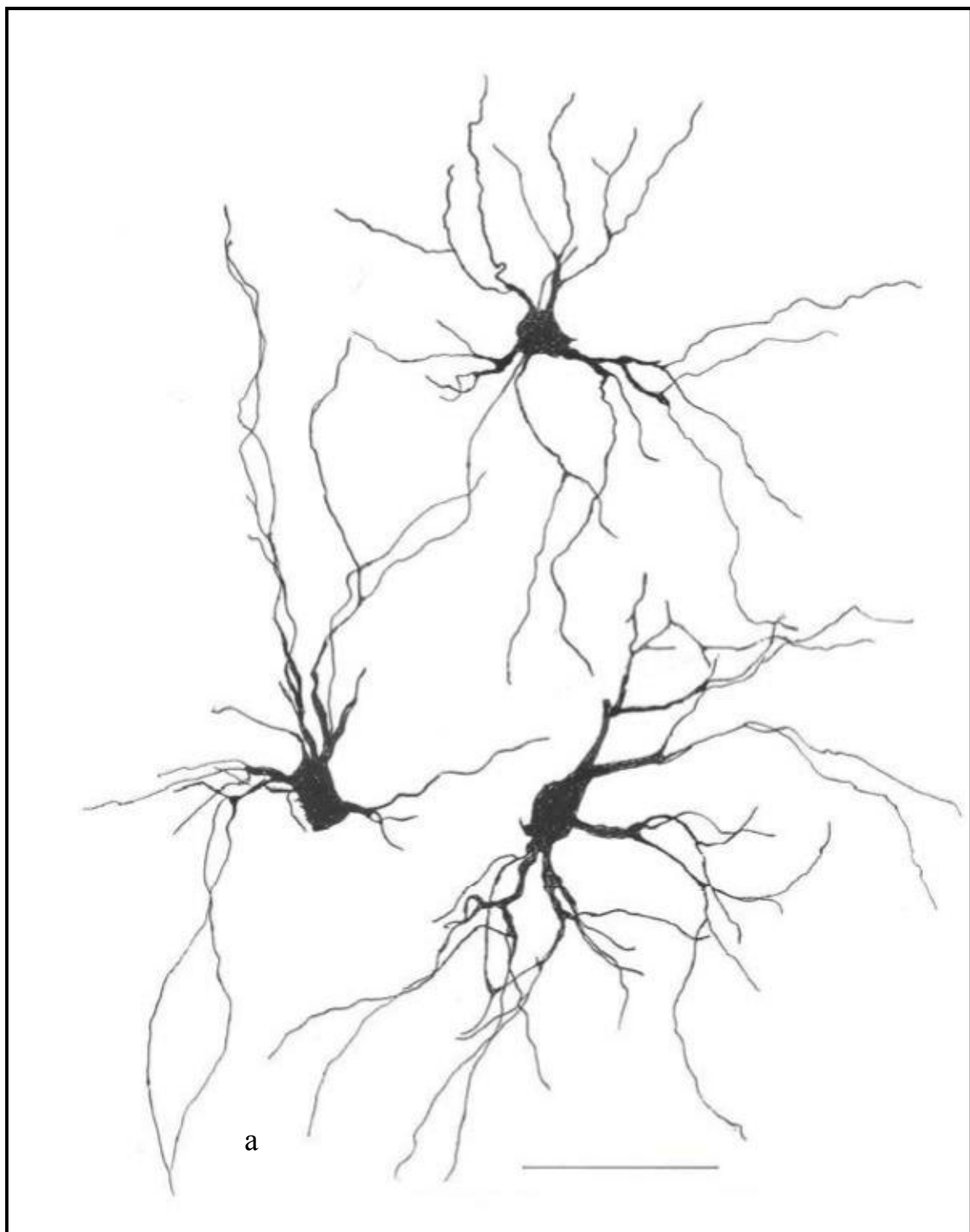


Рис. 3. Густоветвистые древовидные нейроны вентрального переднего ядра. Метод Гольджи. Рис.апп. Масштаб 100 мкм

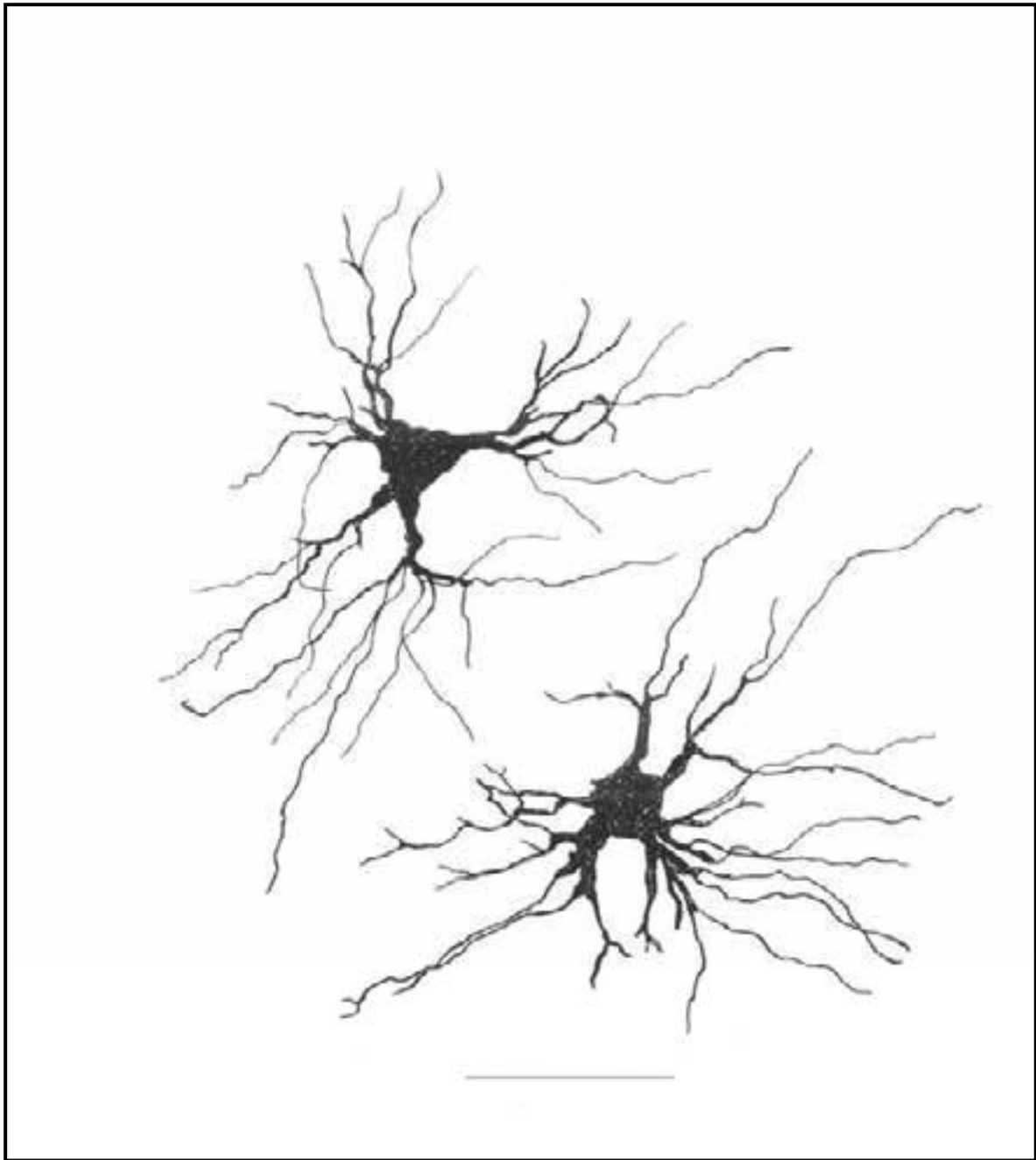


Рис. 4. Гигантские кустовидные нейроны вентрального переднего ядра.
Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб 100 мкм

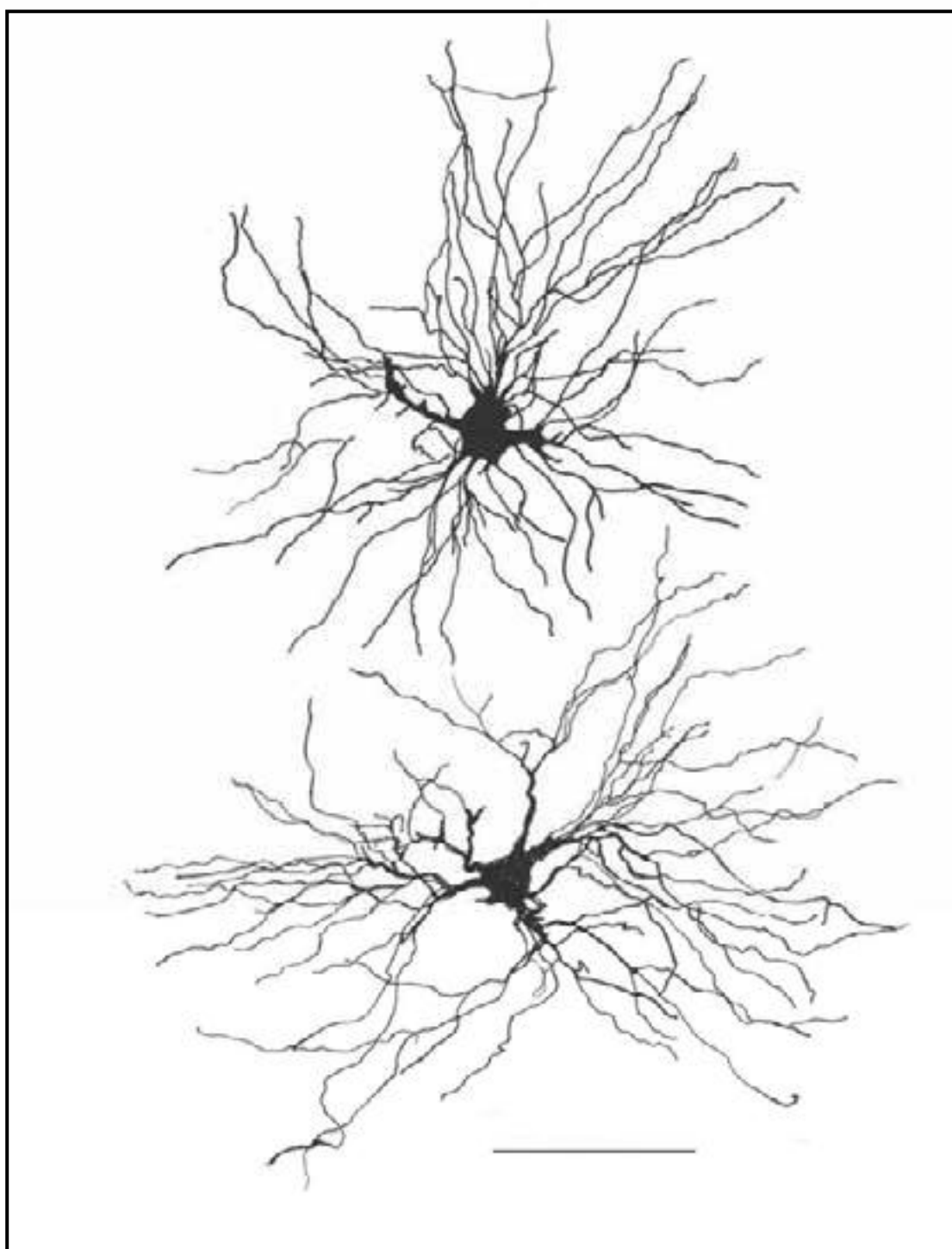


Рис. 5. Кустовидные нейроны среднего размера вентрального переднего ядра. Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб 100 мкм

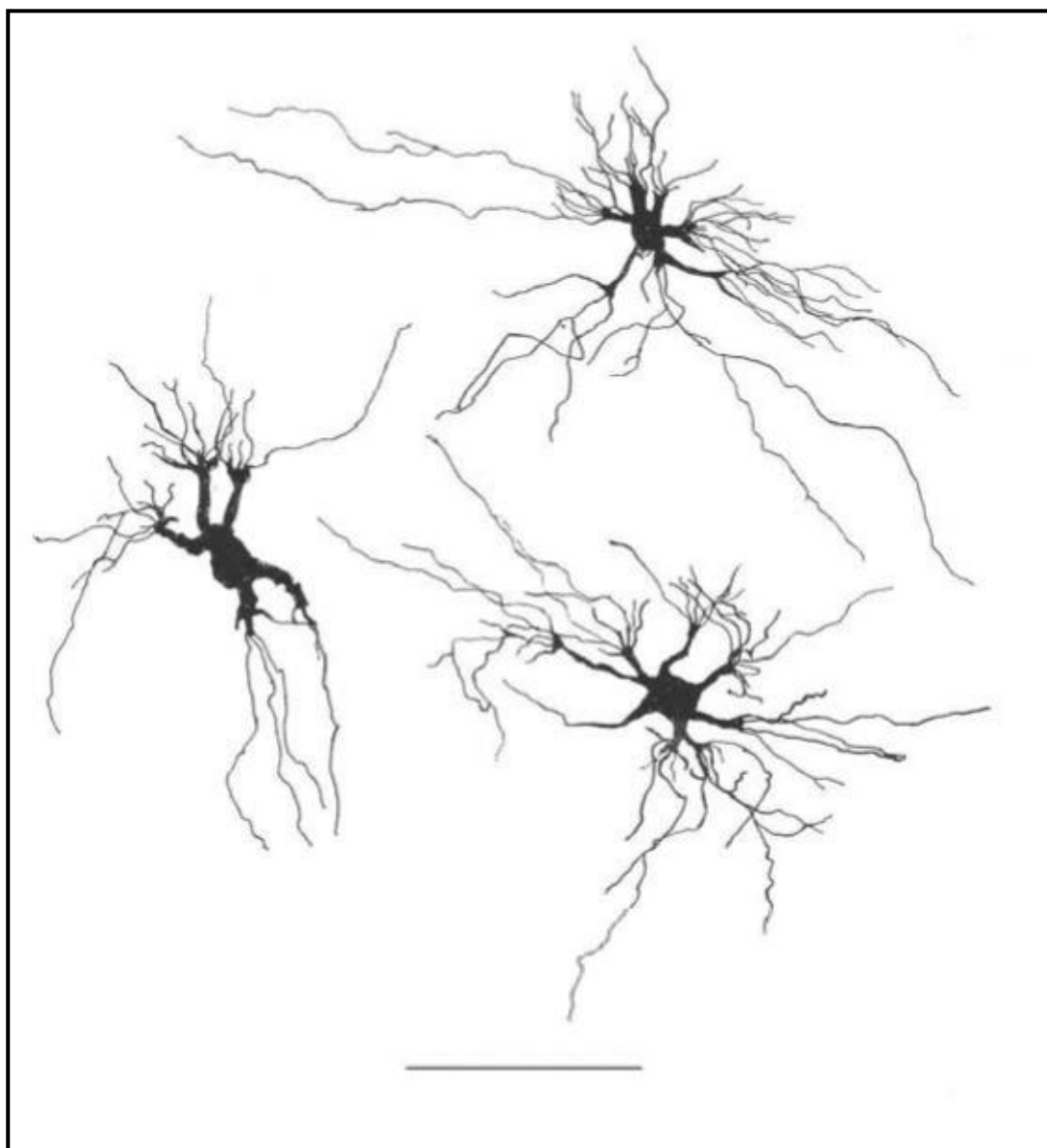


Рис. 6. Кисточковые нейроны вентрального переднего ядра.
Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб 100 мкм

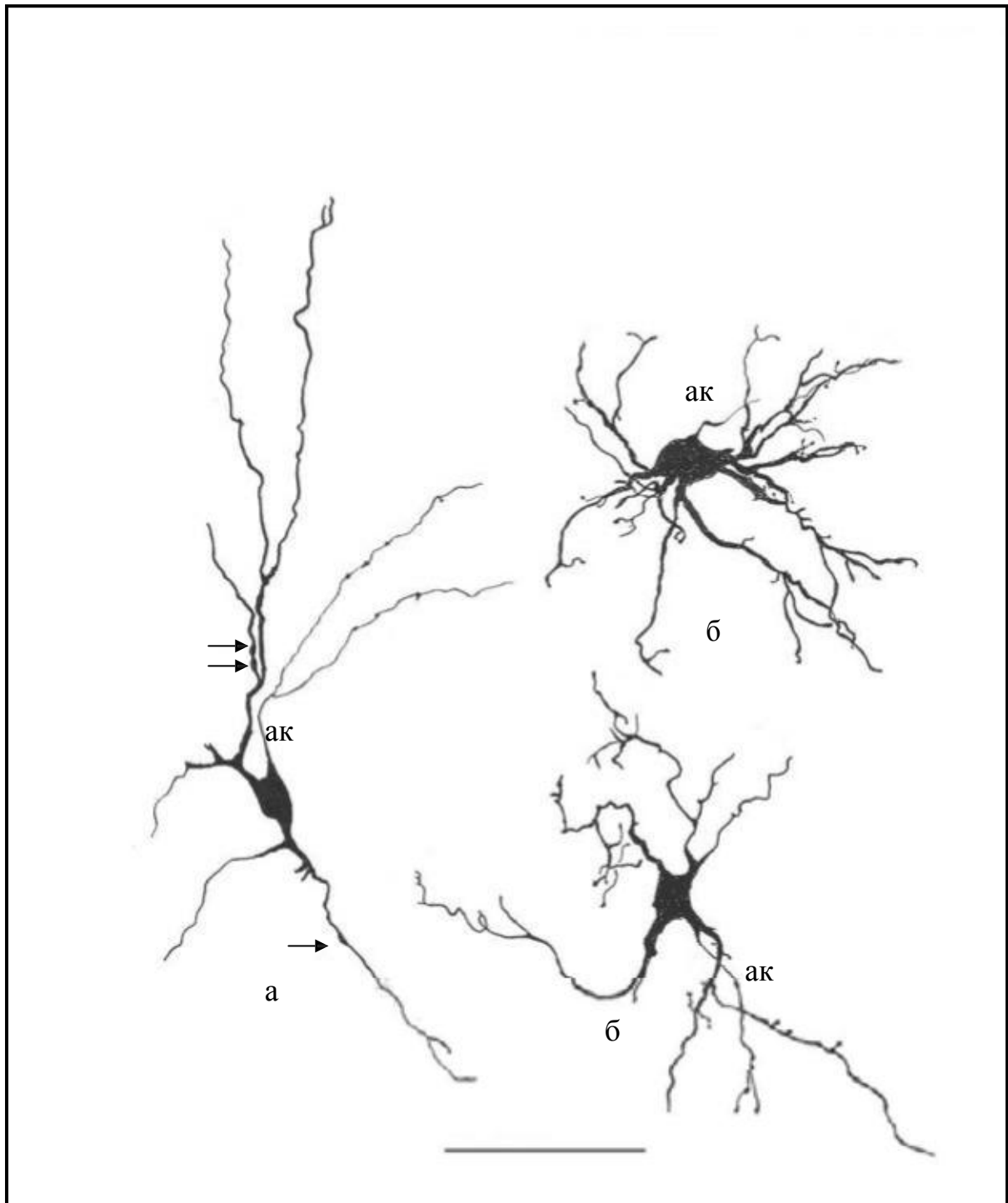
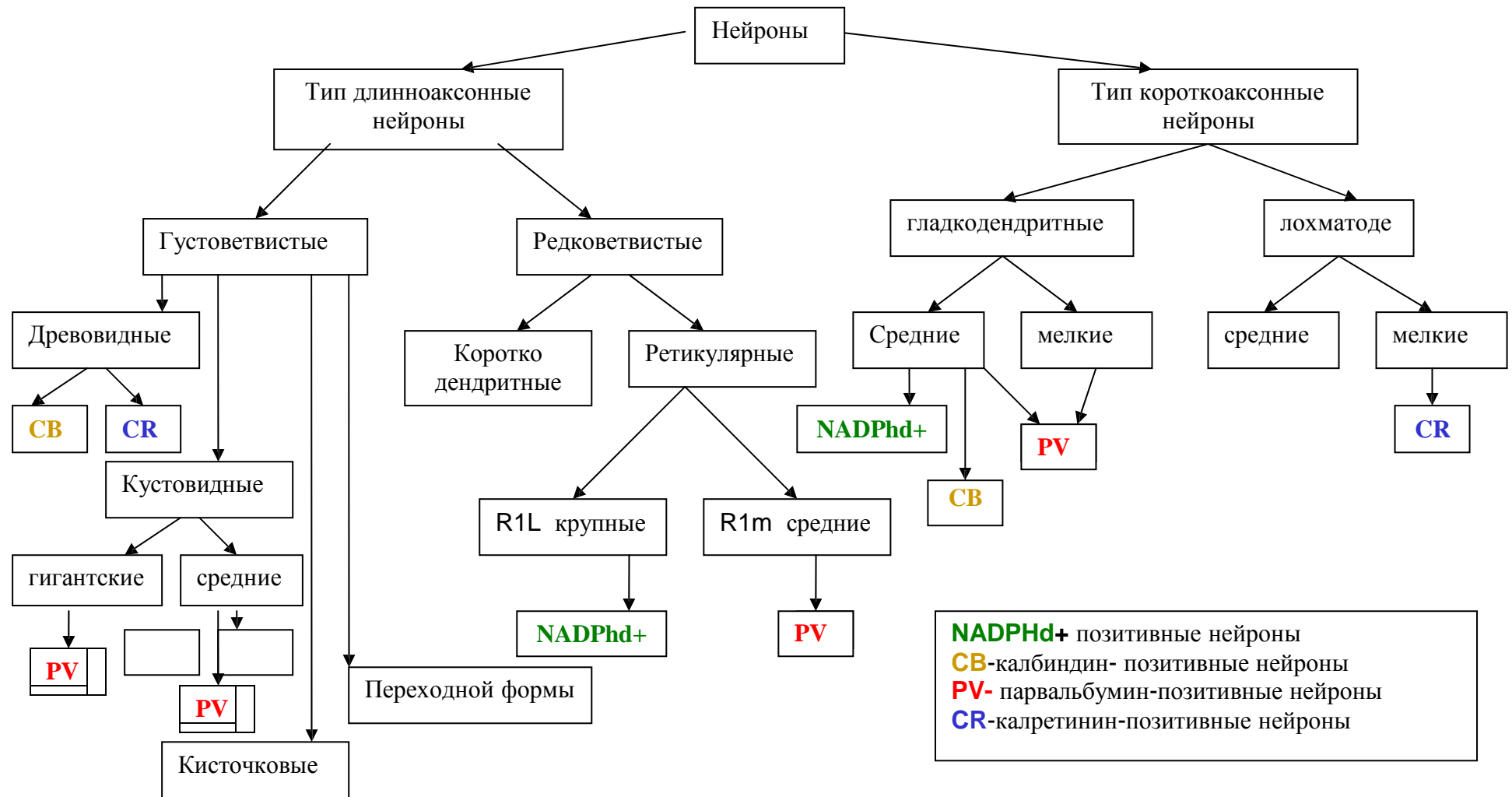


Рис. 7. Короткоаксонные нейроны вентрального переднего ядра.
 а - гладкодендритный нейрон, б – «лохматодендритные» нейроны,
 ак – аксон, стрелки - варикозные расширения дендрита.
 Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб 100 мкм

Классификационная схема 1 нейронов в вентральном переднем ядре дорсального таламуса человека



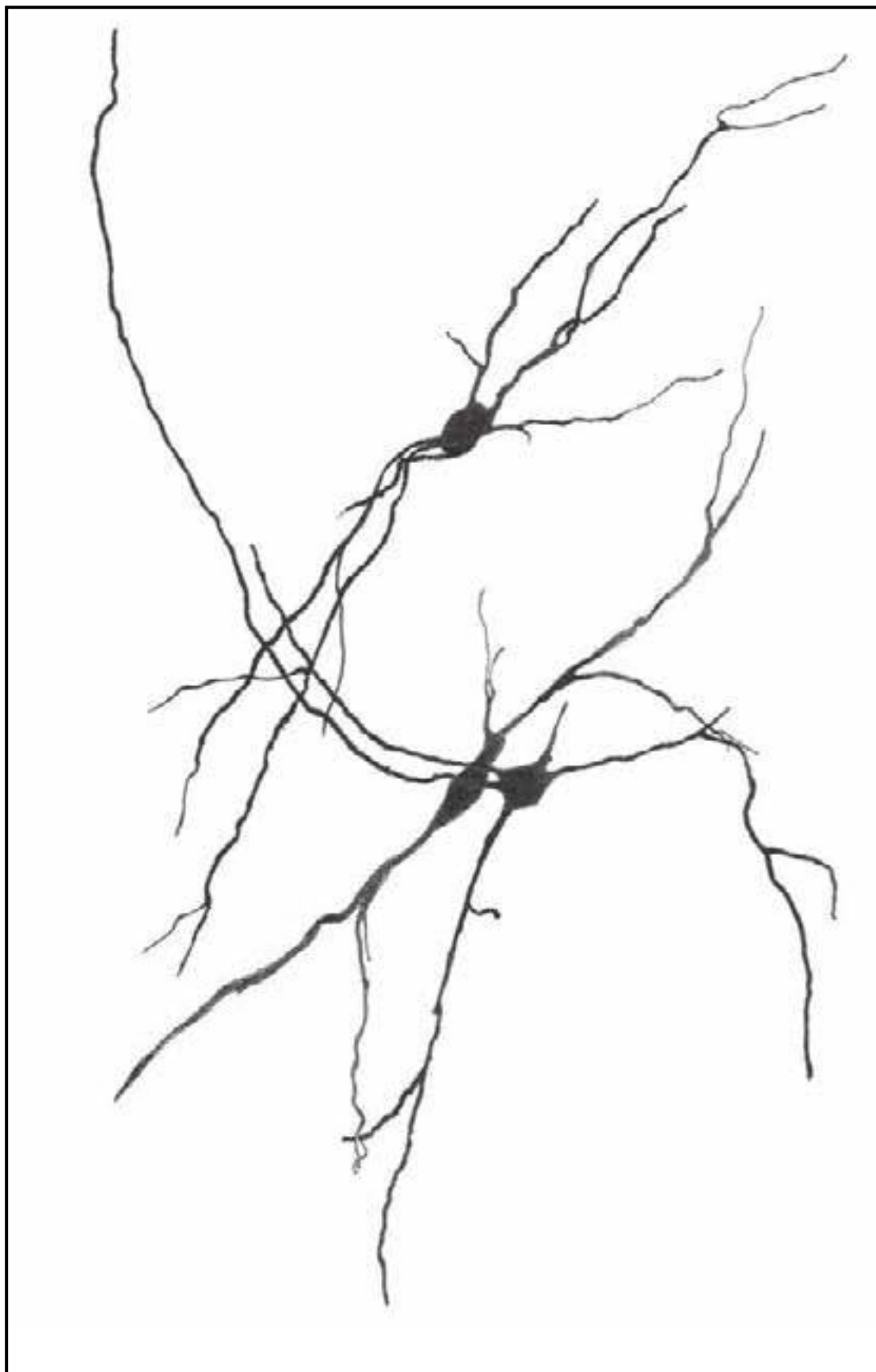


Рис. 8. Ретикулярные нейроны вентрального латерального ядра.
Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

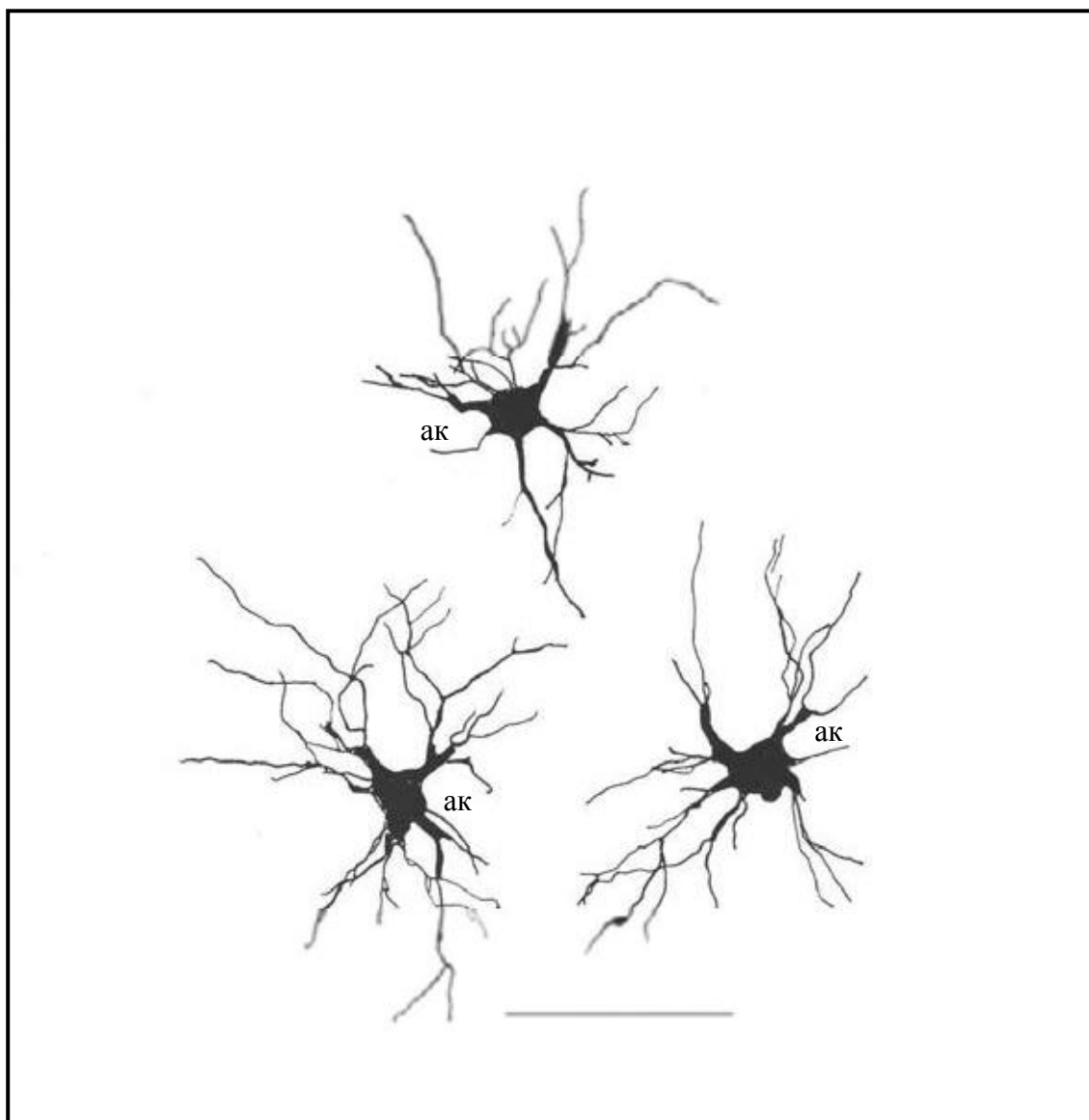


Рис. 9. Короткодендритные нейроны вентрального латерального ядра.
ак – аксон.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм

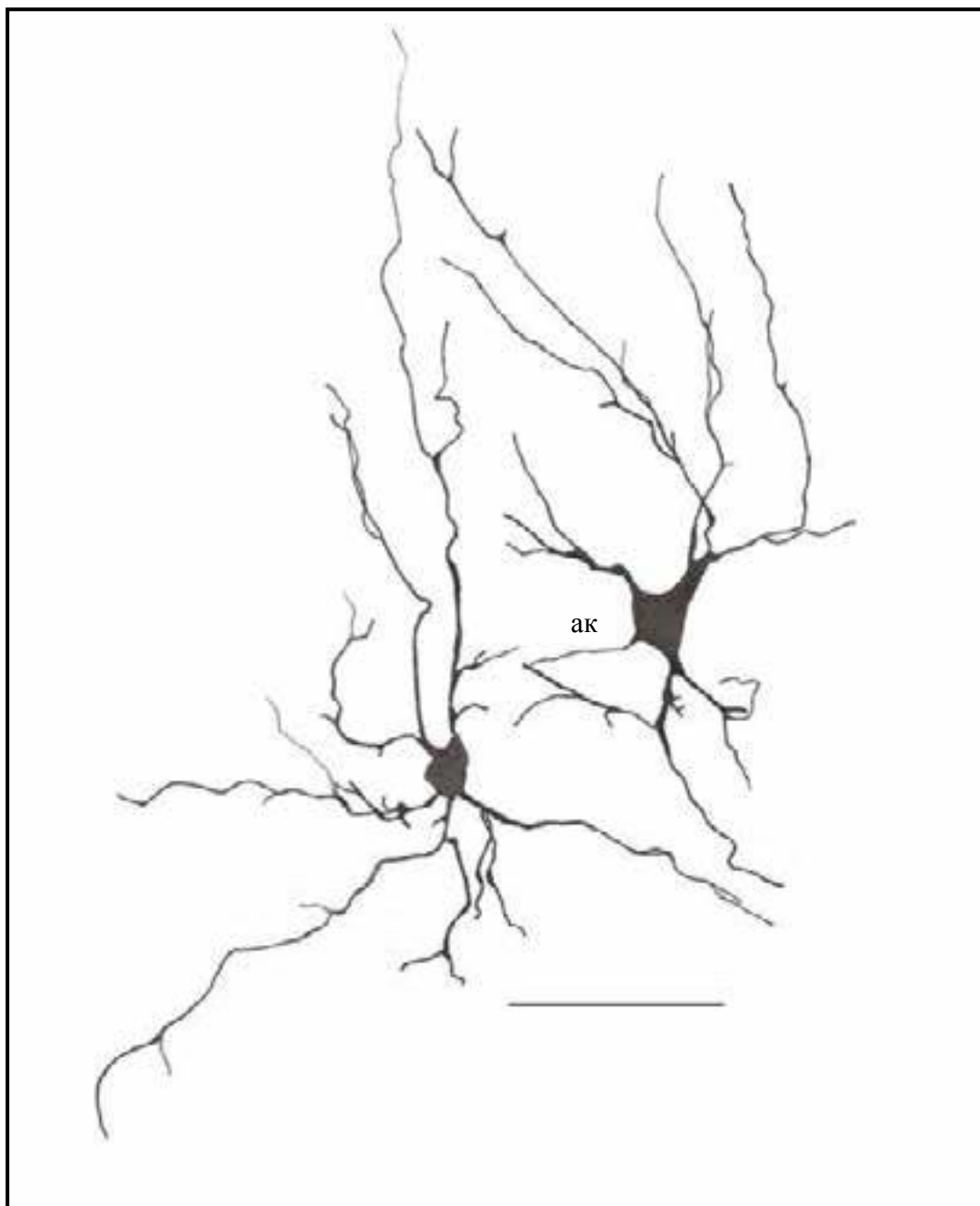


Рис. 10. Древовидные нейроны вентрального латерального ядра.
ак – аксон.
Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

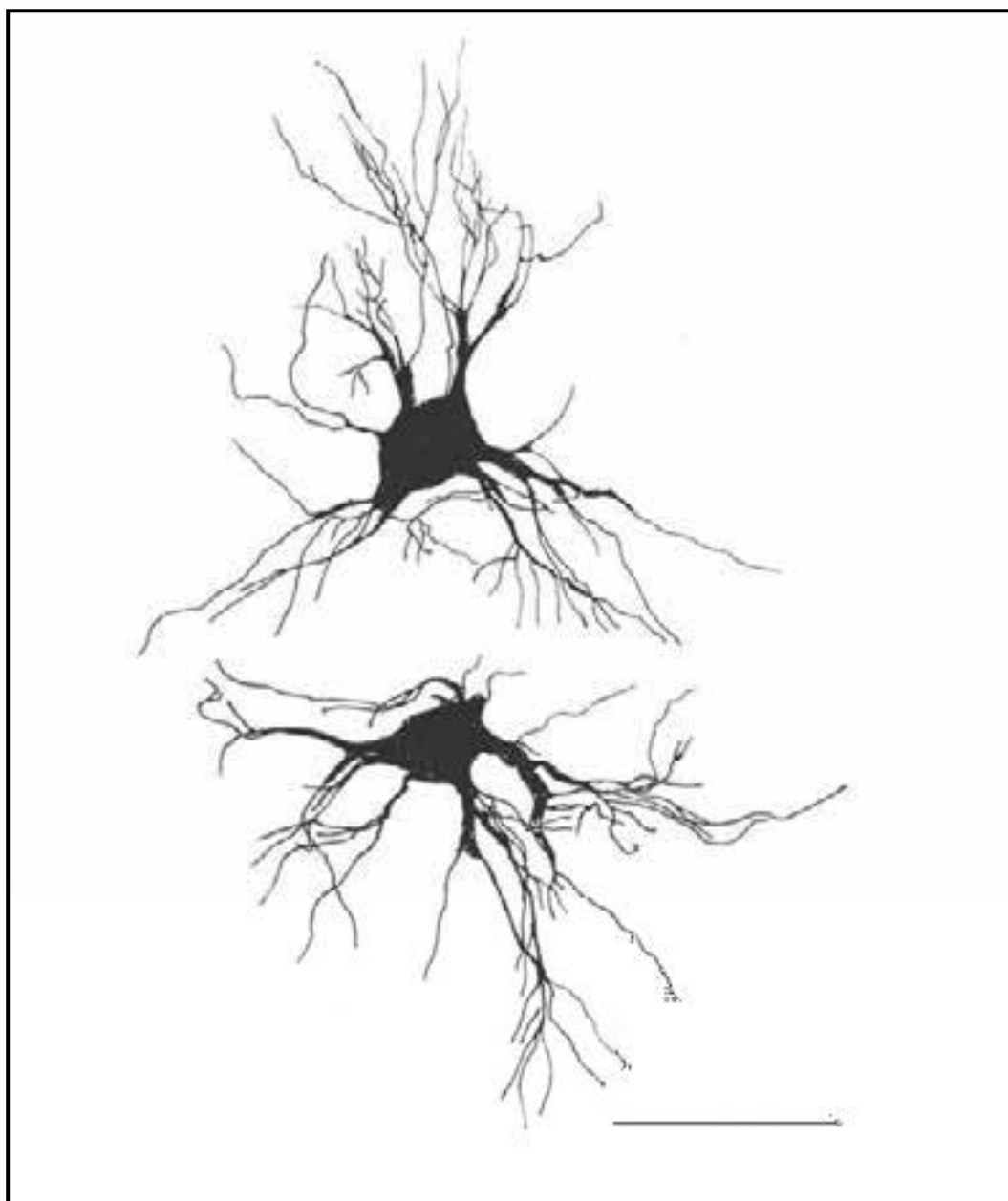
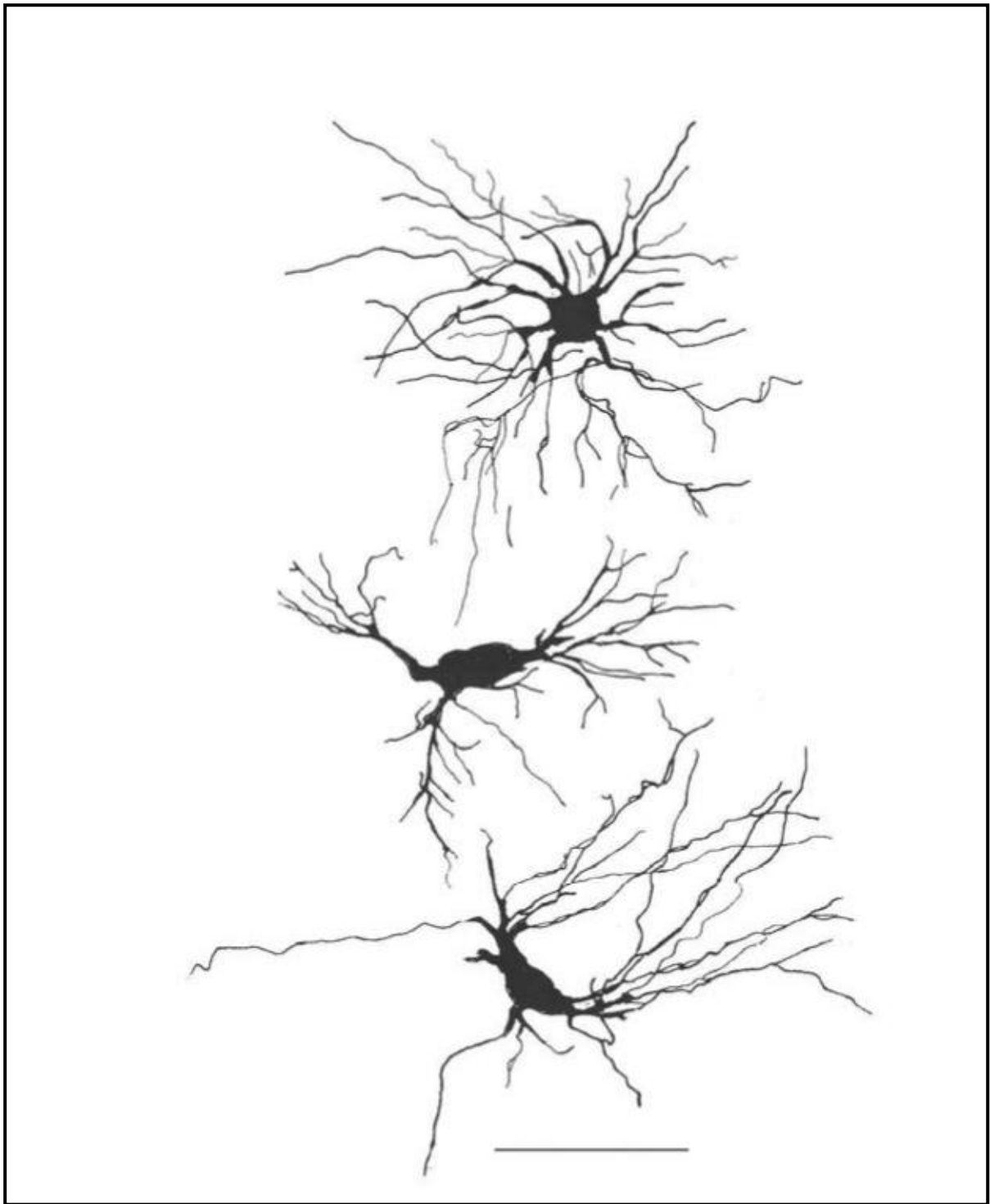


Рис. 11. Кустовидные нейроны вентрального латерального ядра.

а) гигантские

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.



б) Кустовидные клетки среднего размера вентрального латерального ядра.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

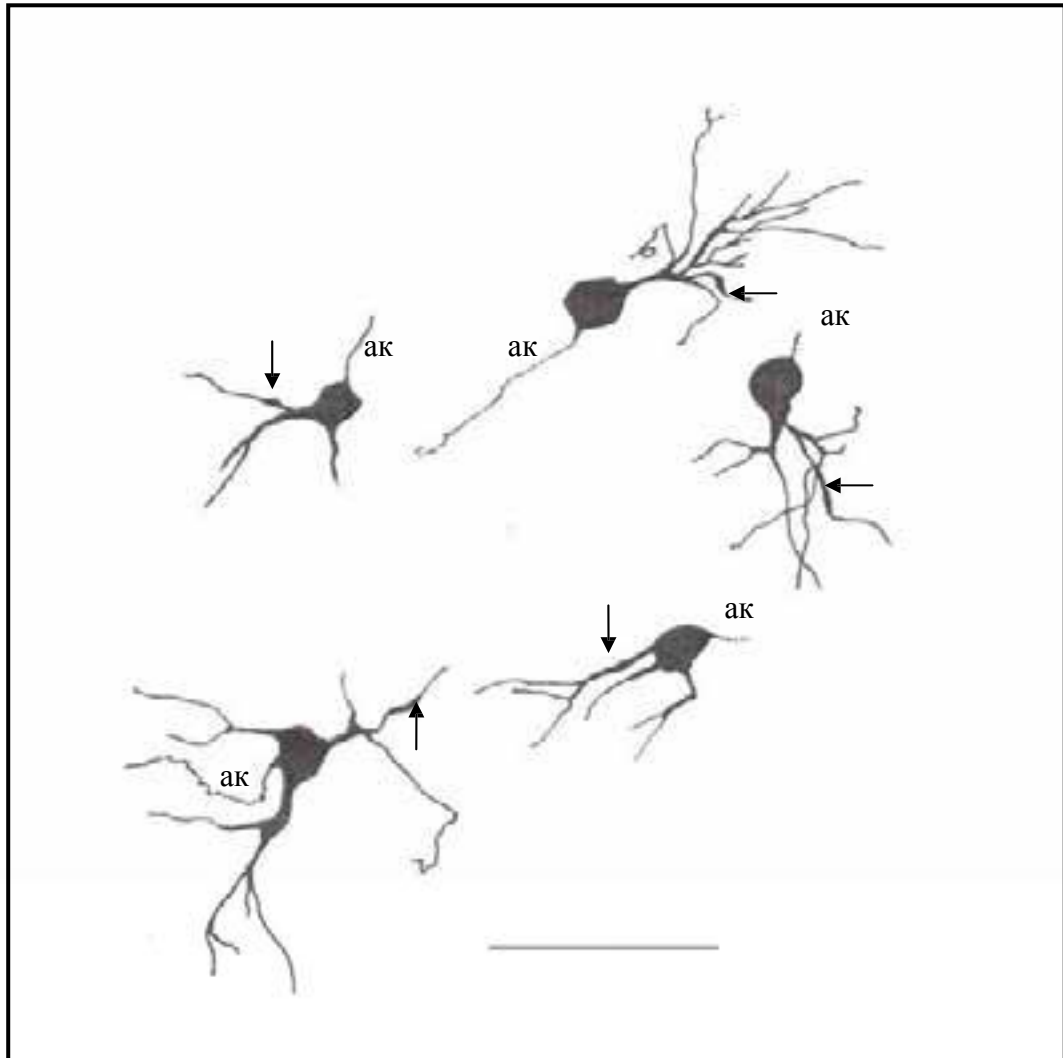


Рис. 12. Короткоаксонные гладкодендритные клетки вентрального латерального ядра таламуса
 ак - аксон, стрелки - варикозные расширения дендритных ветвей.
 Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

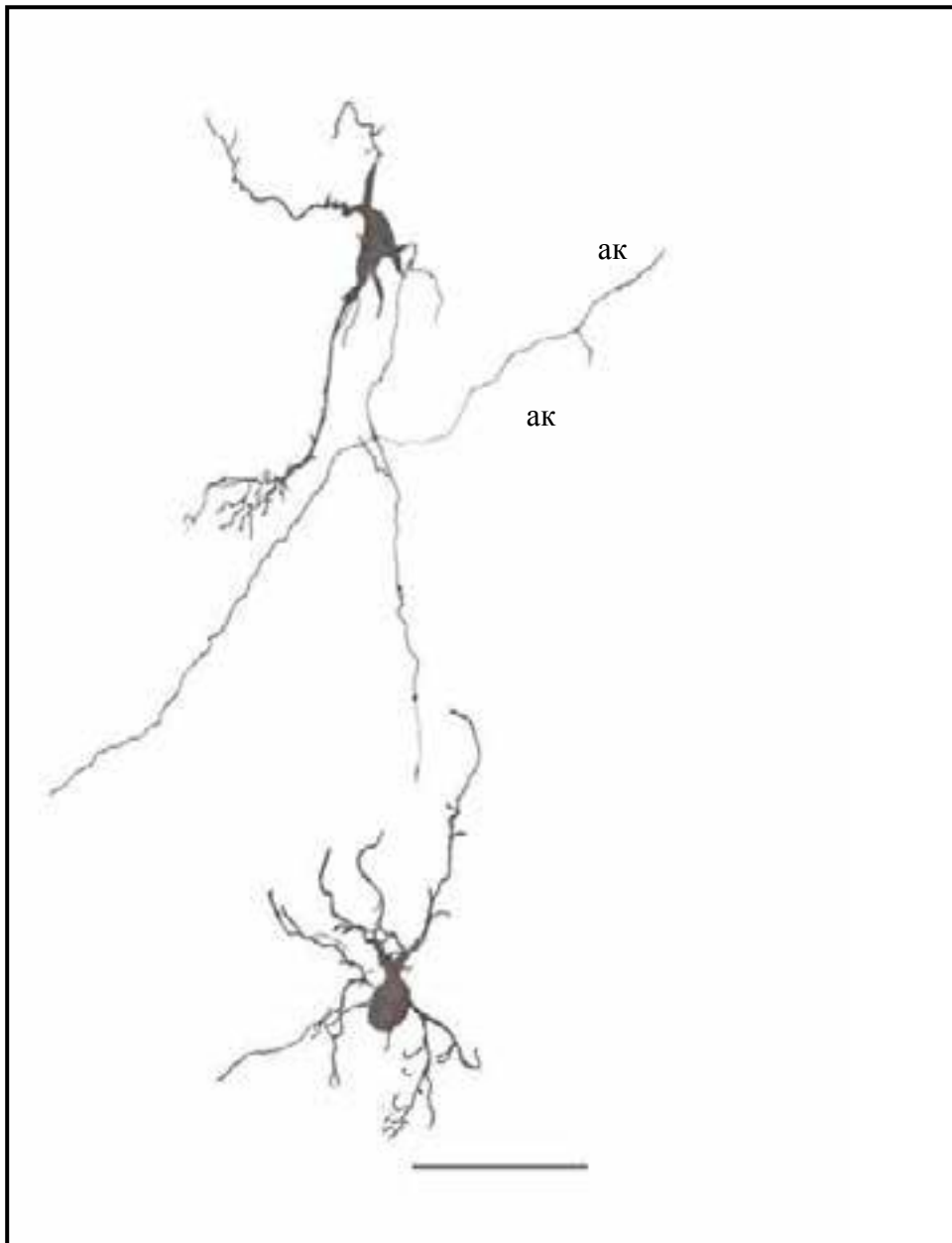
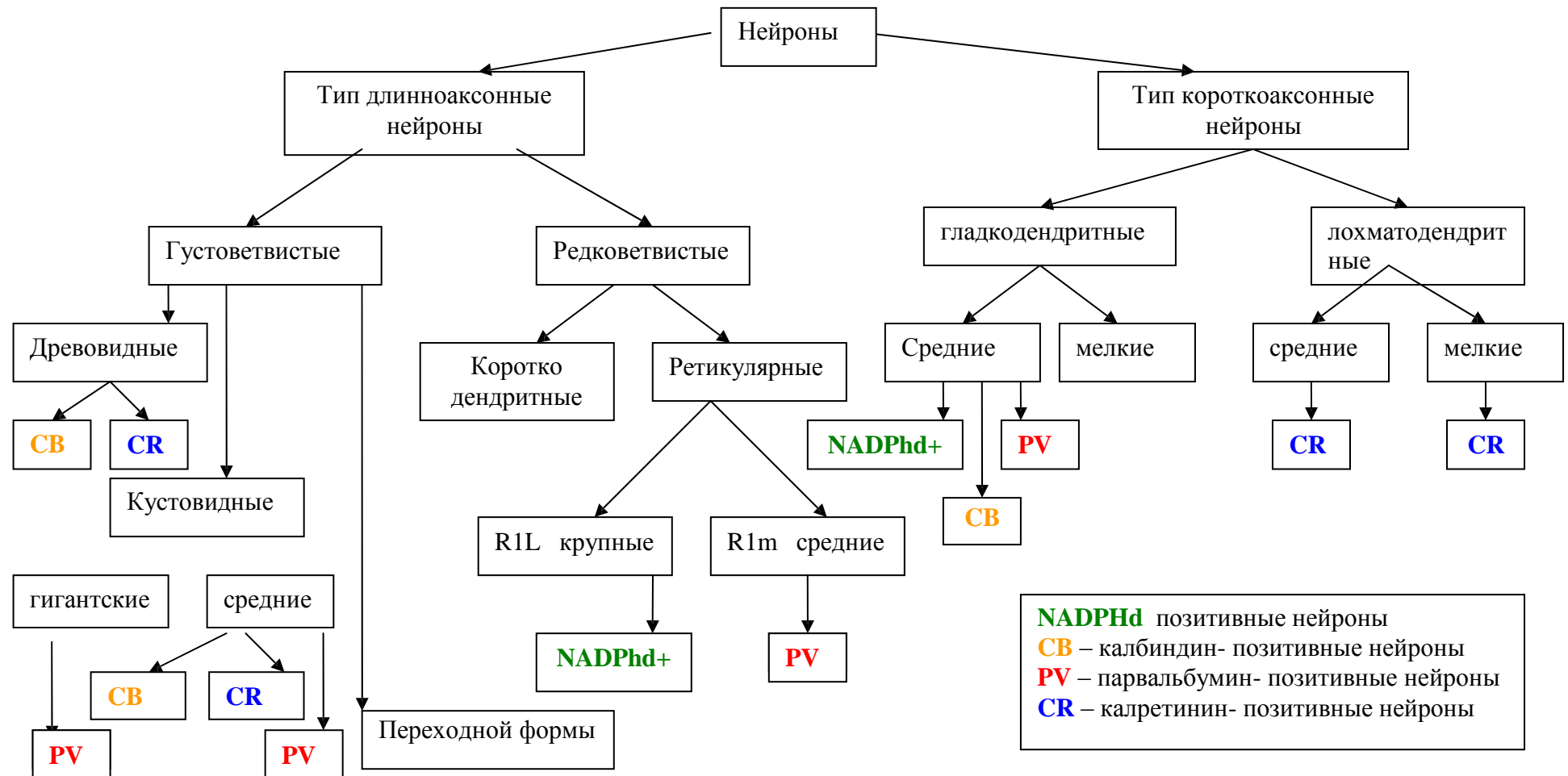


Рис. 13. Короткоаксонные «лохматодендритные» клетки вентрального латерального ядра таламуса человека.

ак - аксон.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

Классификационная схема 2 нейронов вентрального латерального ядра таламуса человека



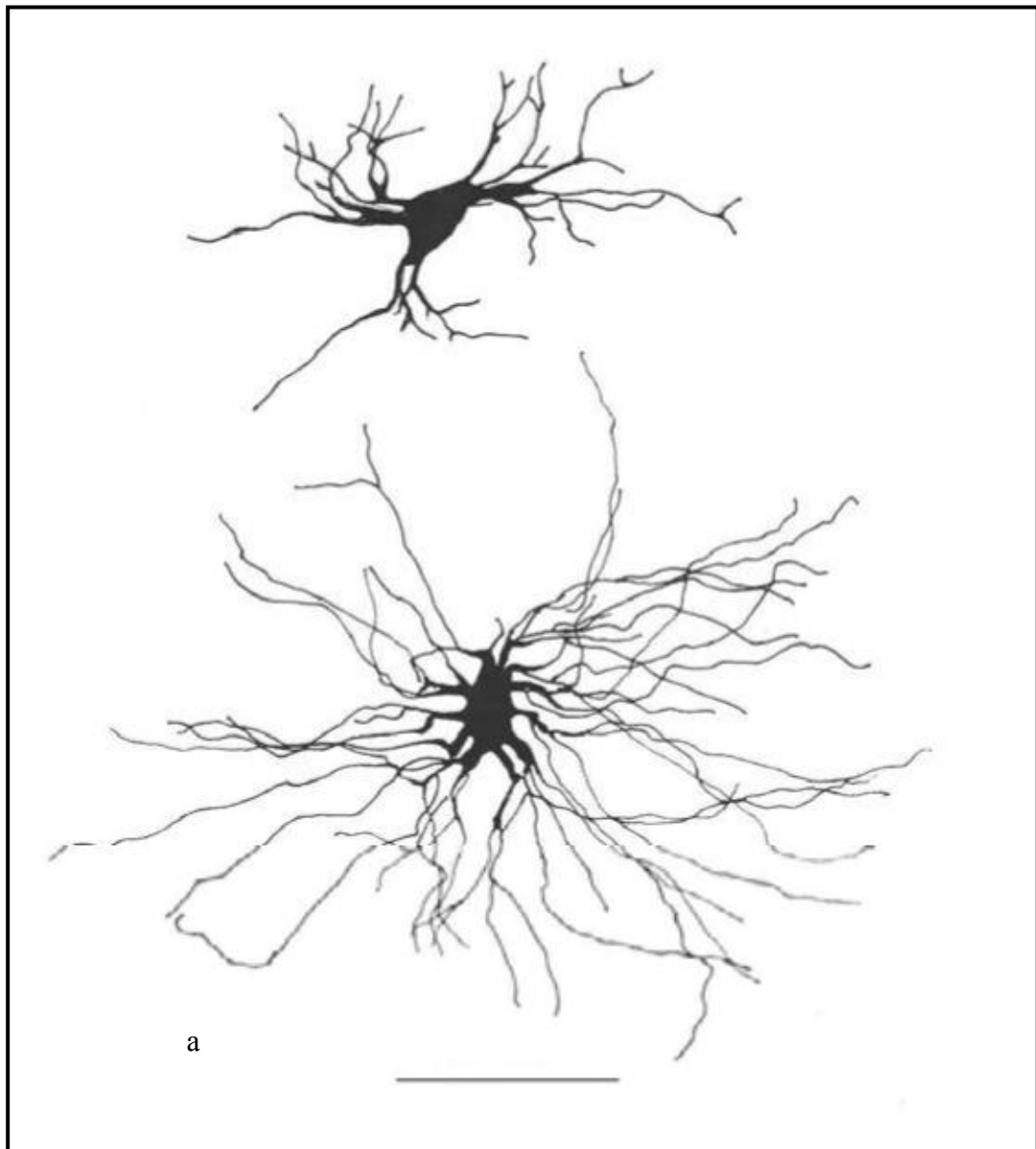
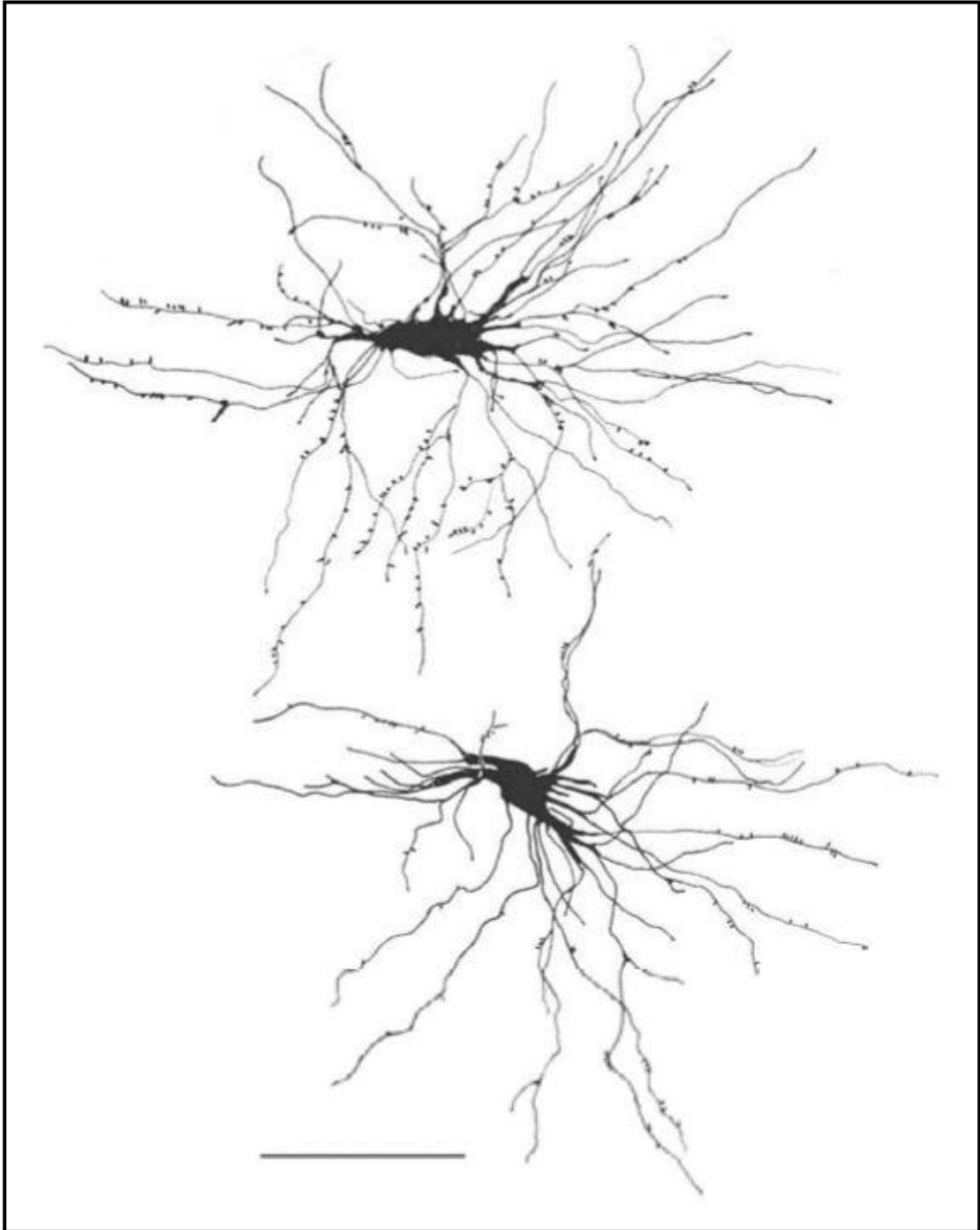


Рис. 14 а-г. Средние кустовидные нейроны медиодорсального ядра таламуса человека.

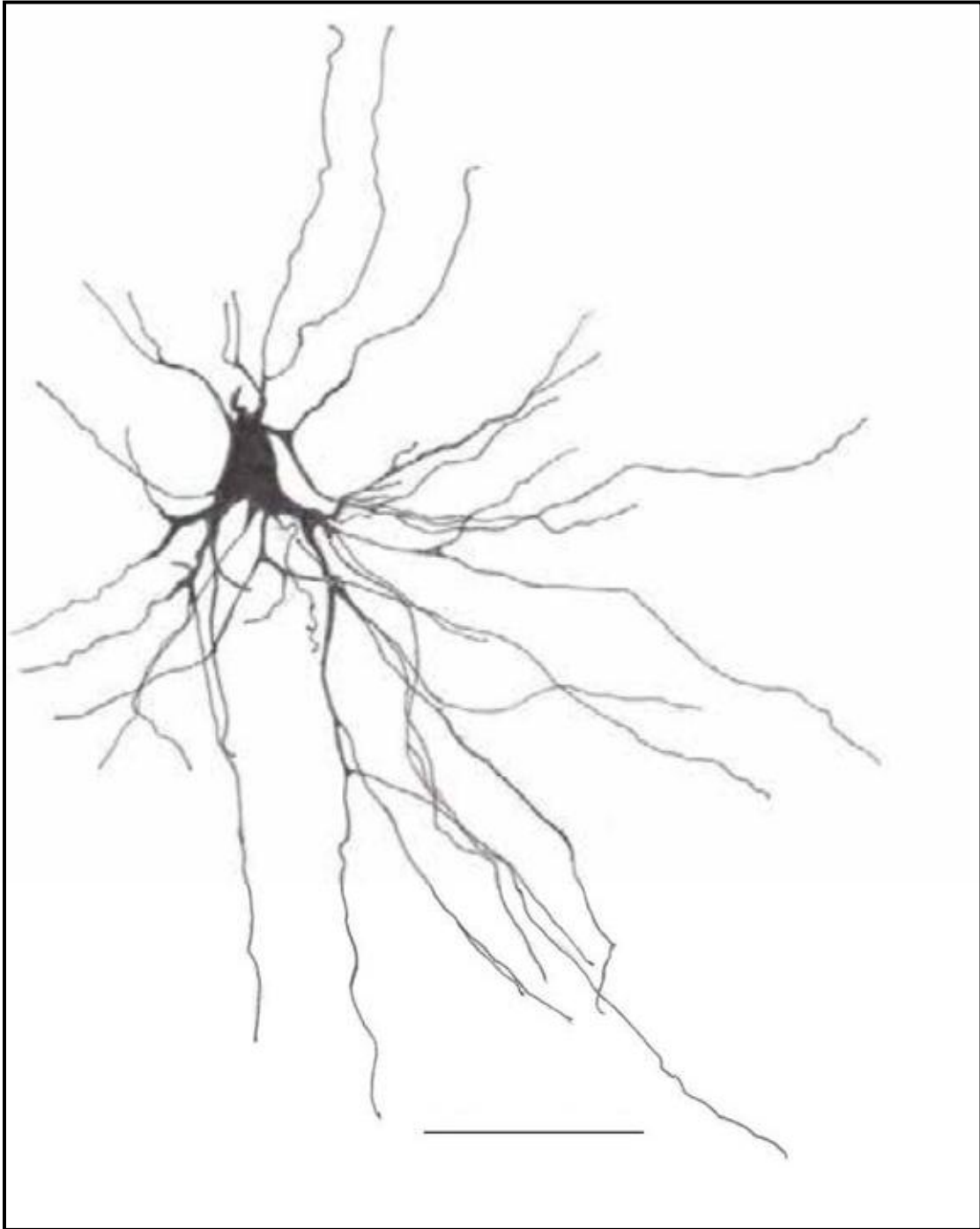
а) нешиповые

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

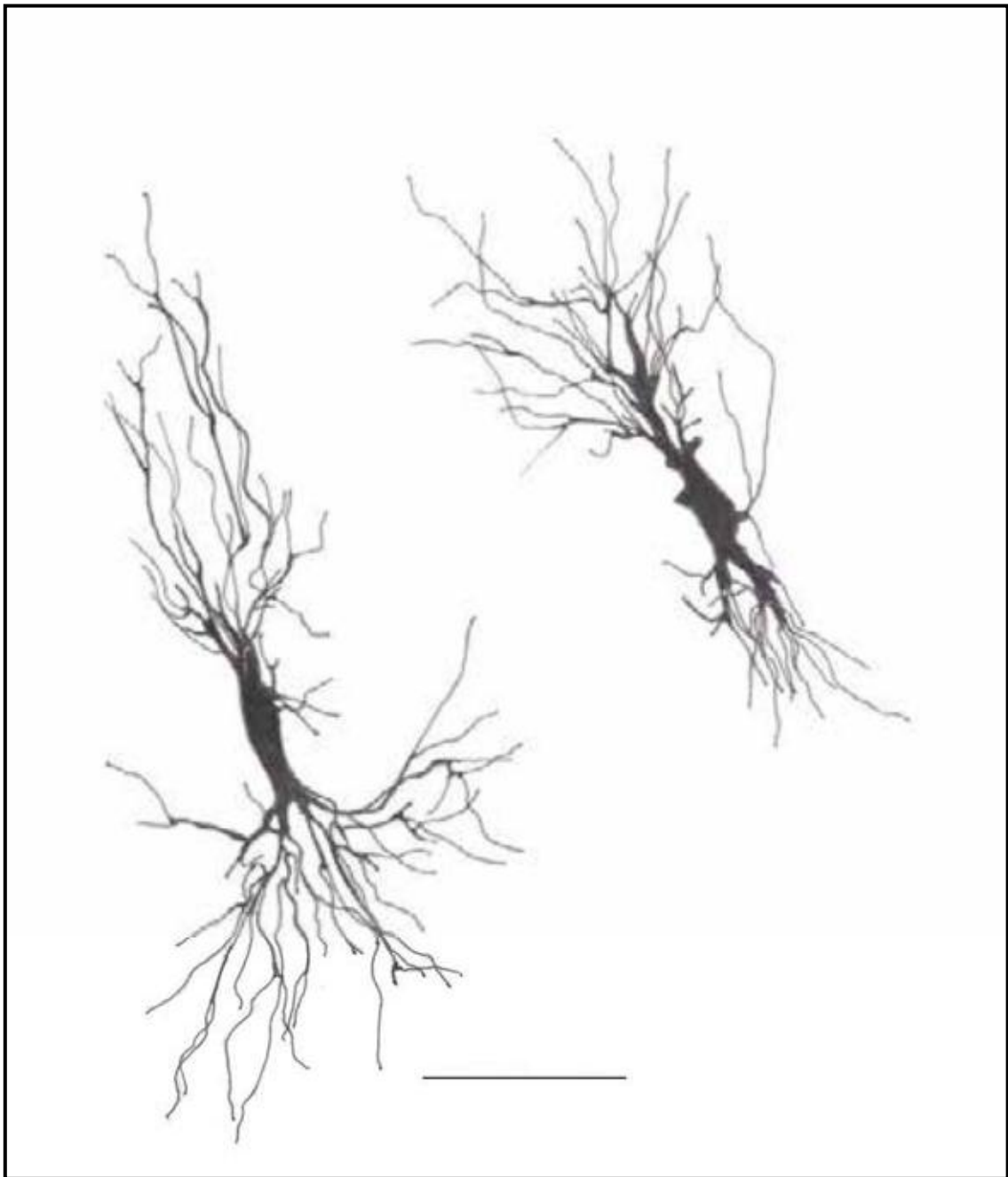


б) Средние шипиковые кустовидные нейроны медиодорсального ядра таламуса человека.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.



в) Крупные кустовидный нейрон медиодорсального ядра таламуса человека. Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб:100мкм.



г) Крупные кустовидные нейроны из «узкой клеточной полосы», расположенной близко к поверхности медиодорсального ядра таламуса. Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

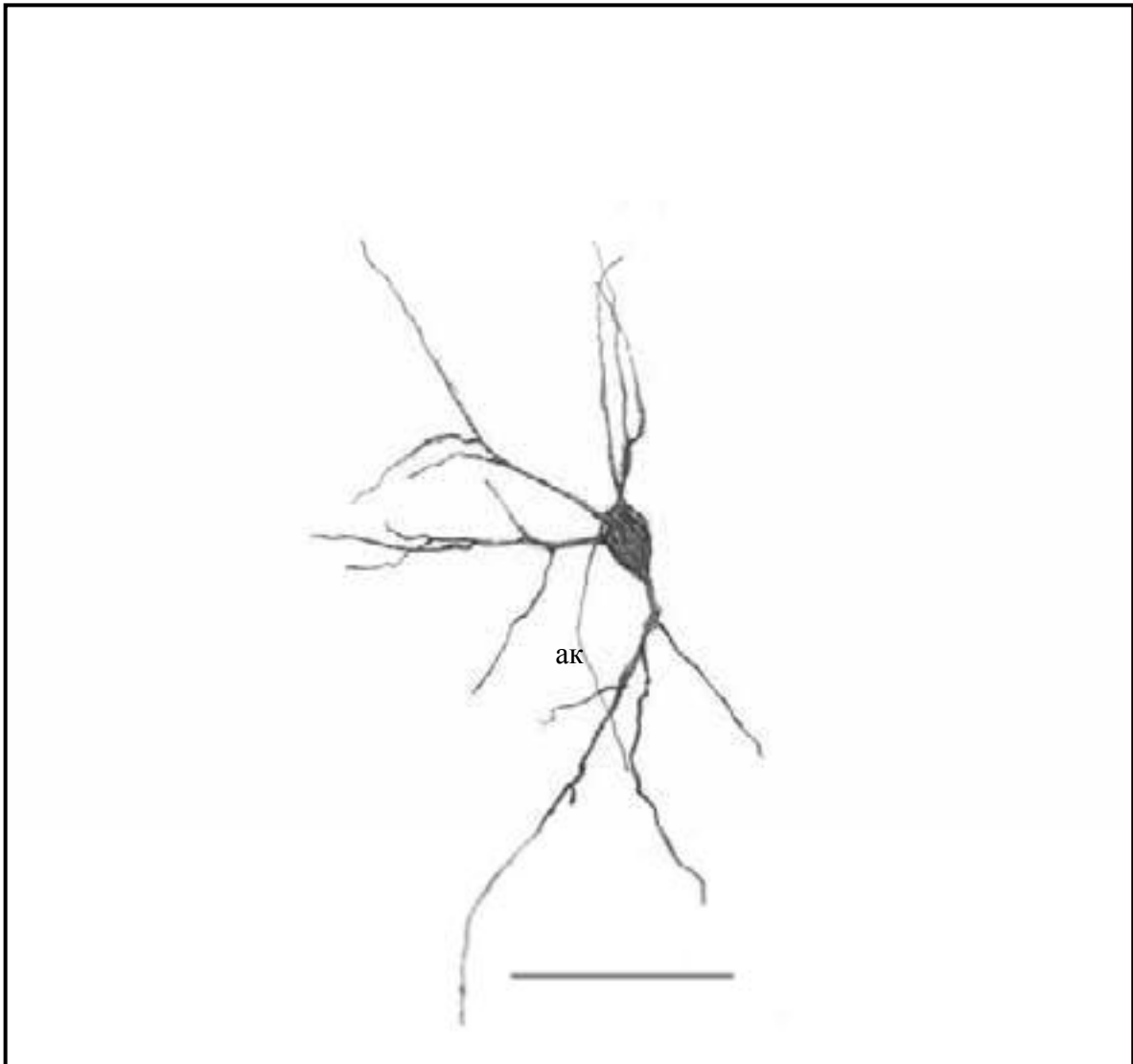
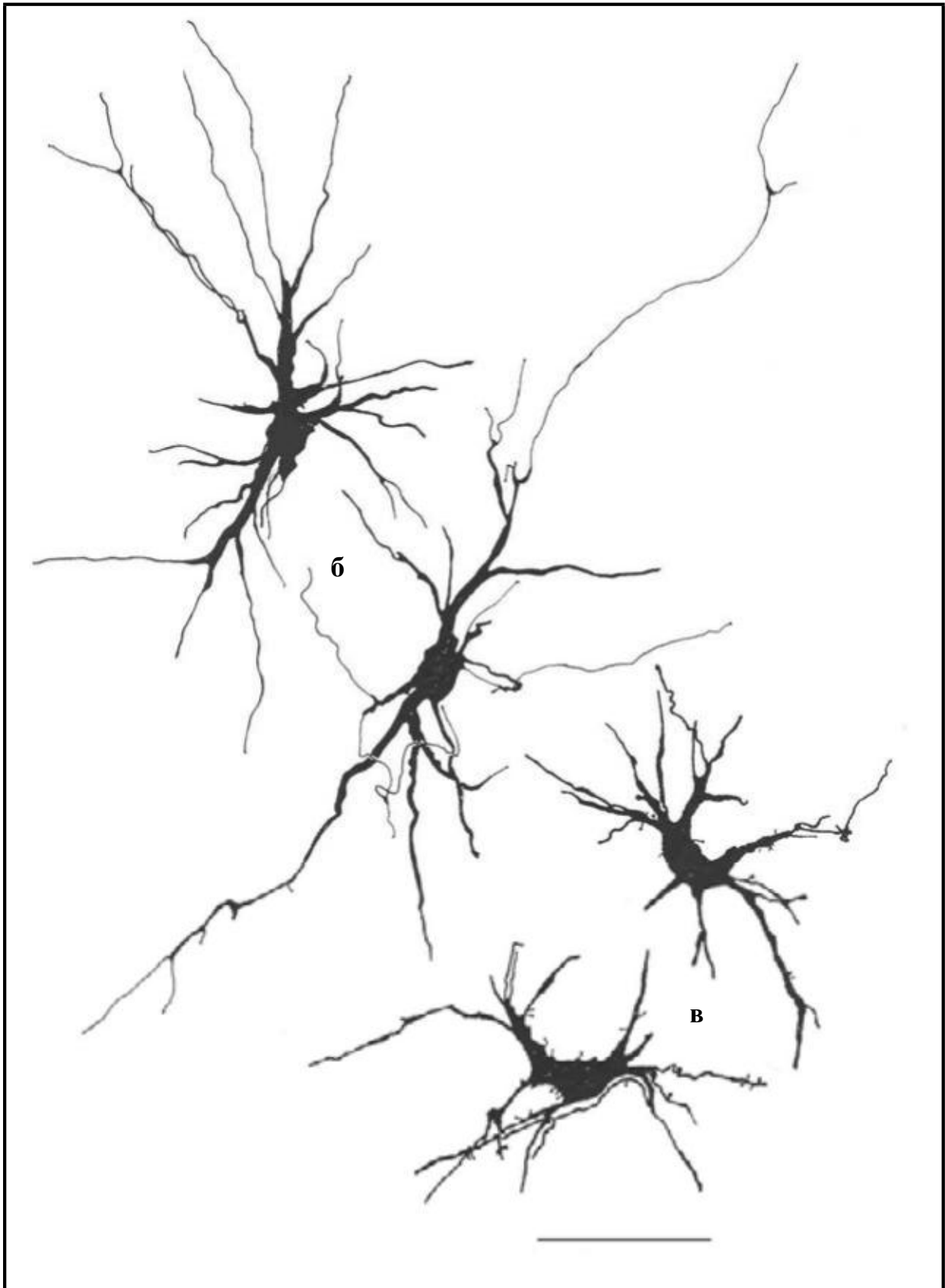


Рис.15 а-в. Древовидные клетки медиодорсального ядра таламуса человека.

а) нейрон среднего размера

ак - аксон

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб 100 мкм.



б, в. Крупные древовидные клетки медиодорсального ядра таламуса человека.
б) передней части ядра; в) каудальной части ядра.
Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

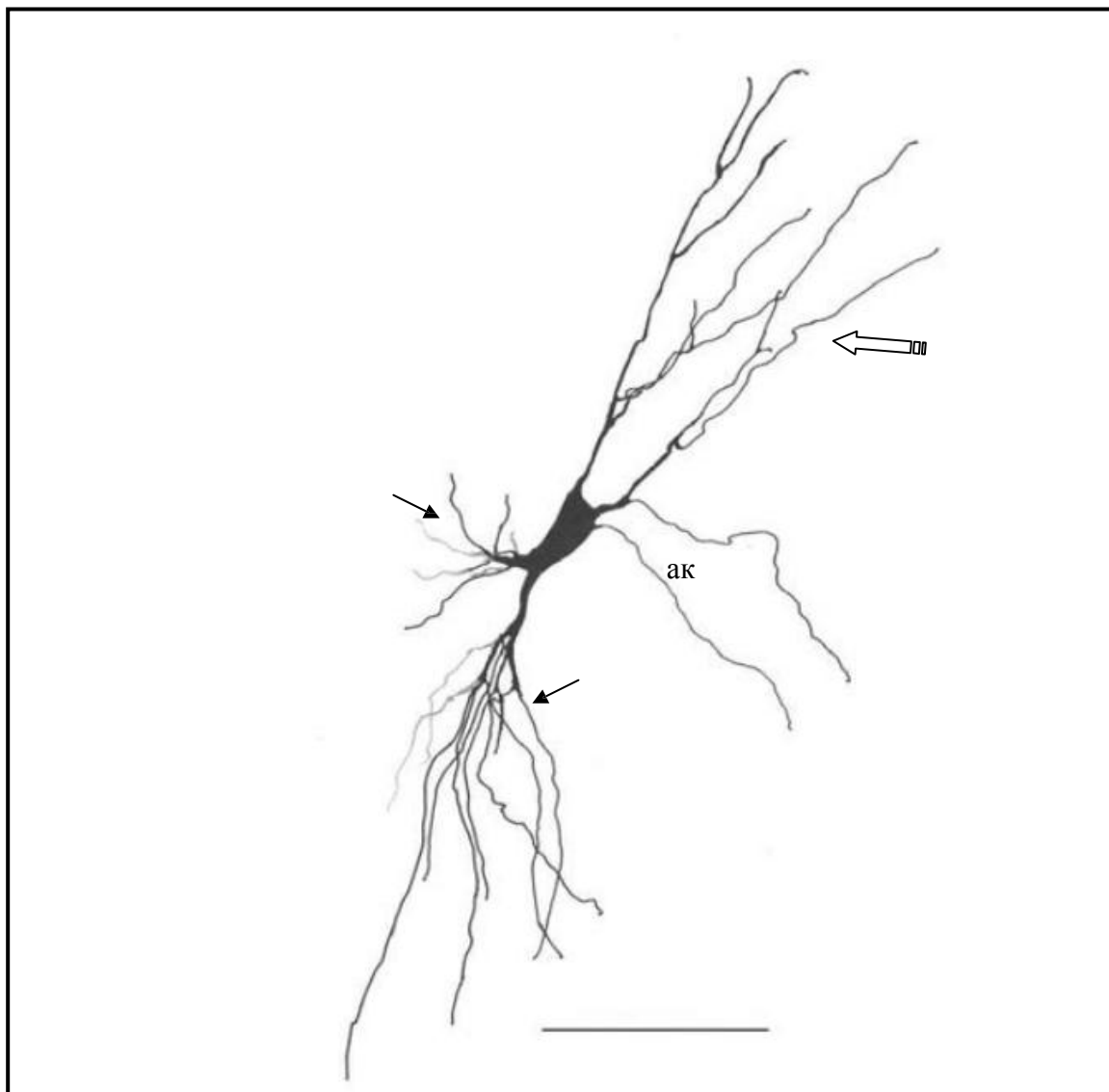


Рис. 16. Переходная форма нейрона (древовидно-кустовидная).

ак – аксон.

Стрелка-кустовидное ветвление дендритов. Широкая стрелка-древовидное ветвление.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

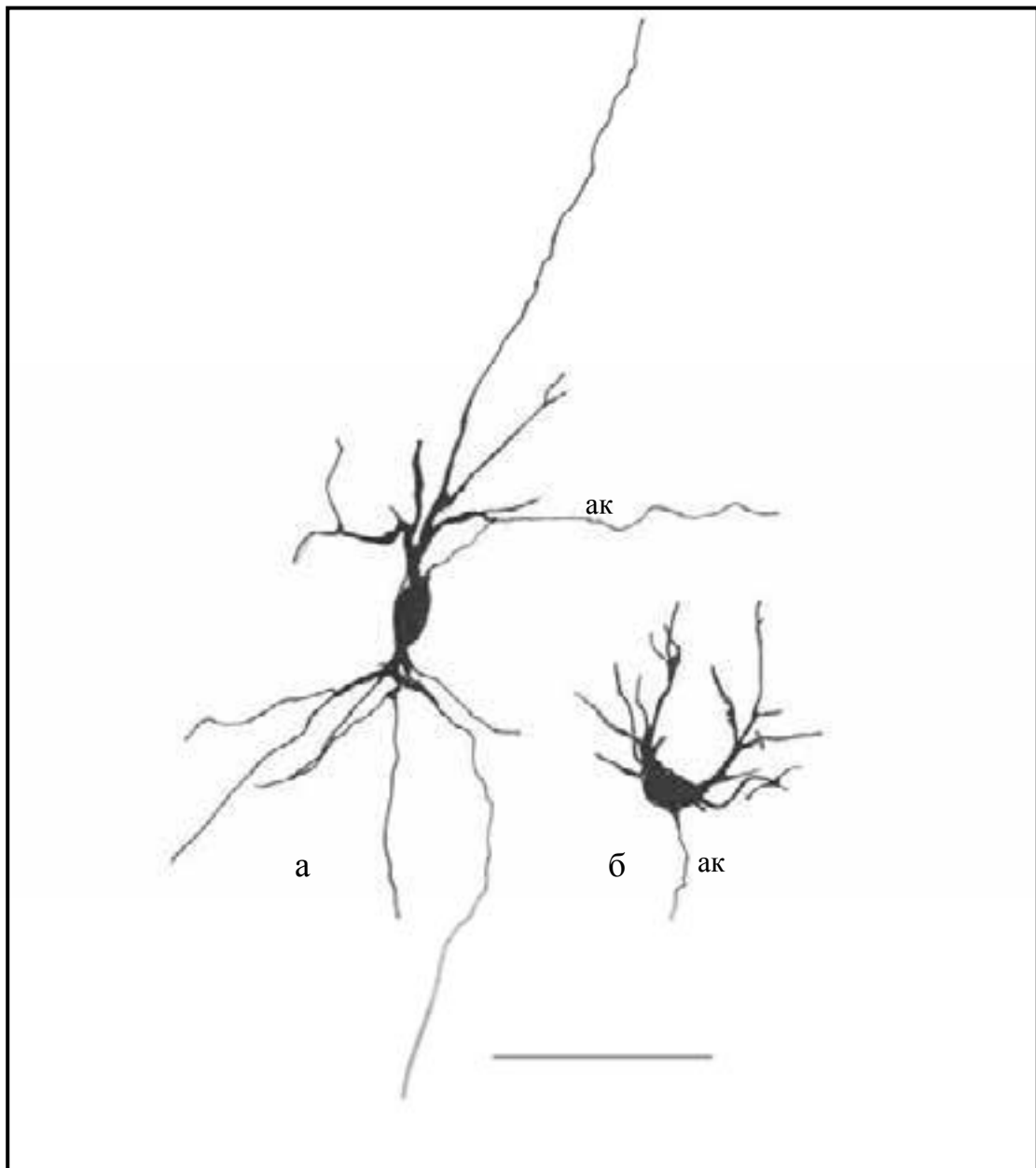
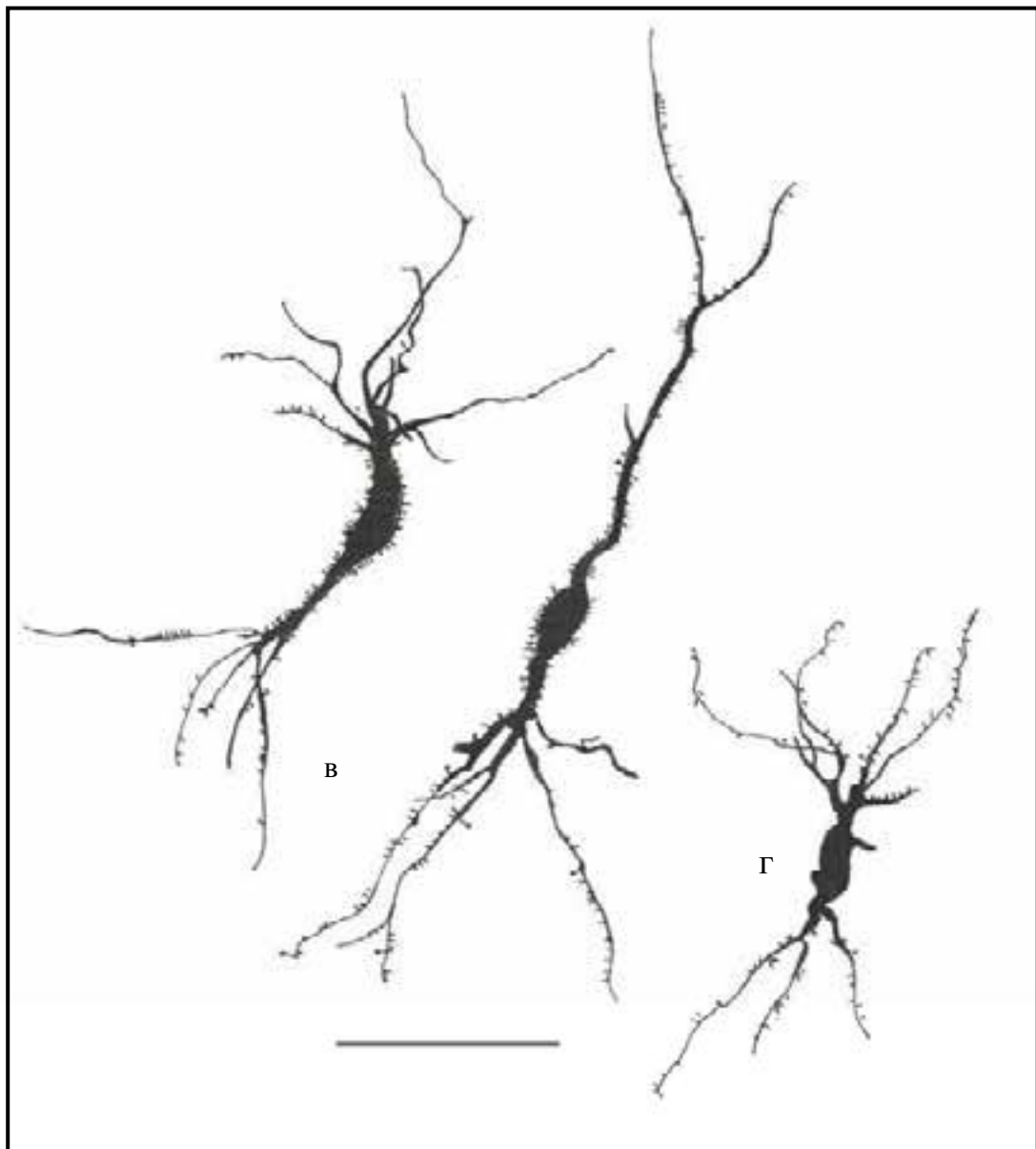


Рис.17 а-г. Двухпучковые нешипиковые клетки медиодорсального ядра таламуса человека.

а) передней части ядра, б) каудальной части ядра, ак - аксон

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.



в, г). Двухпучковые шипиковые клетки медиодорсального ядра таламуса человека.

в) передней части ядра, г) каудальной части ядра.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

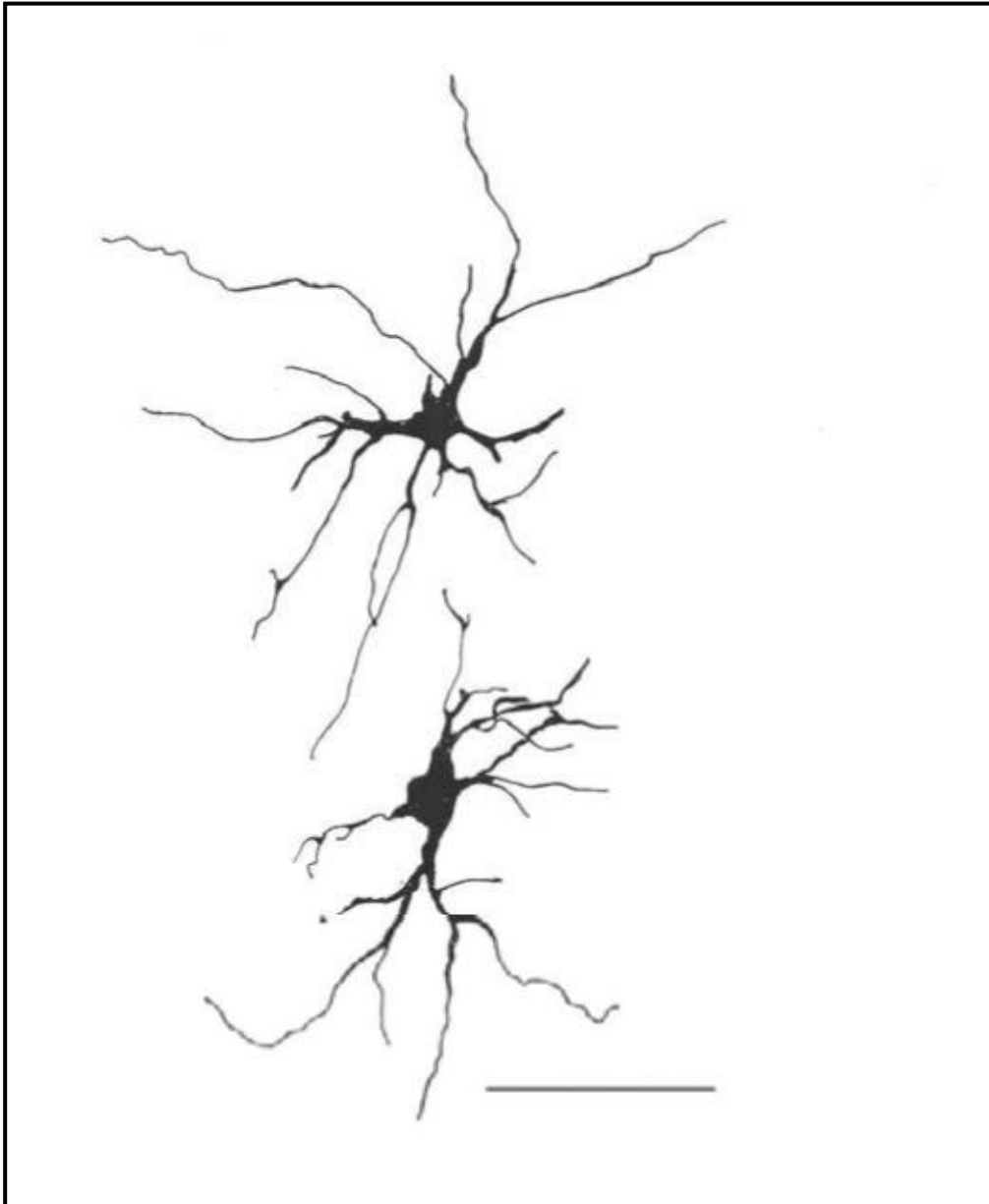


Рис.18. Редковетвистые короткодендритные нейроны медиодорсального ядра таламуса человека.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

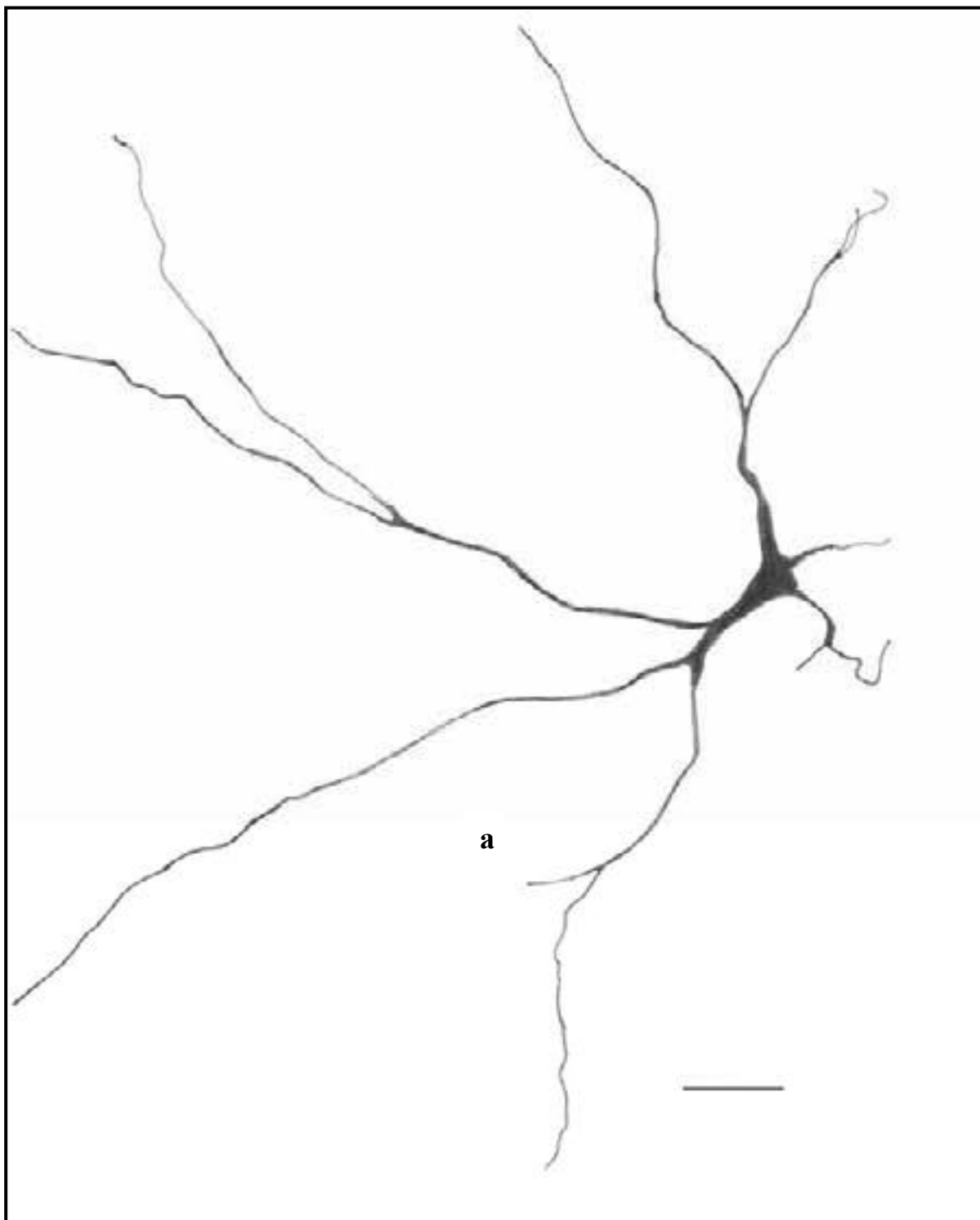
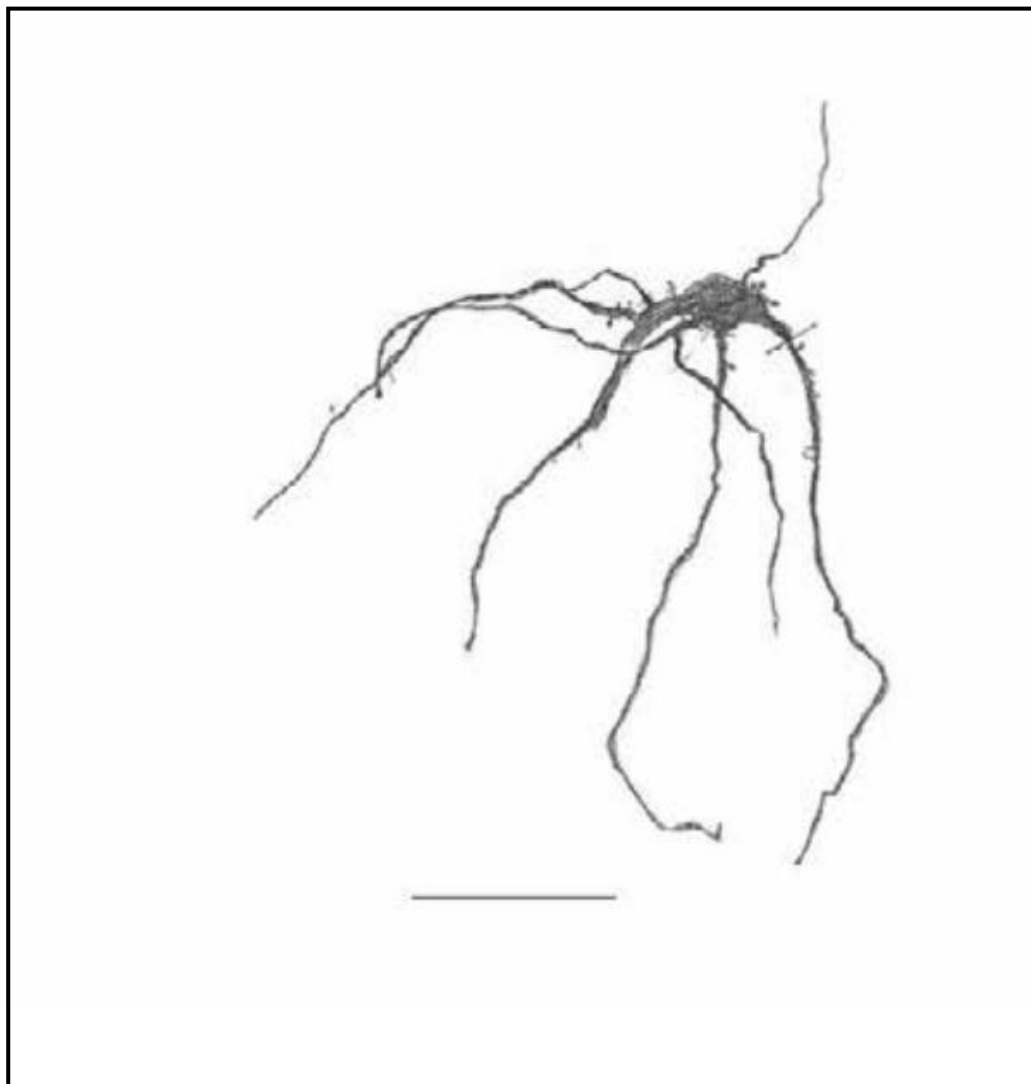
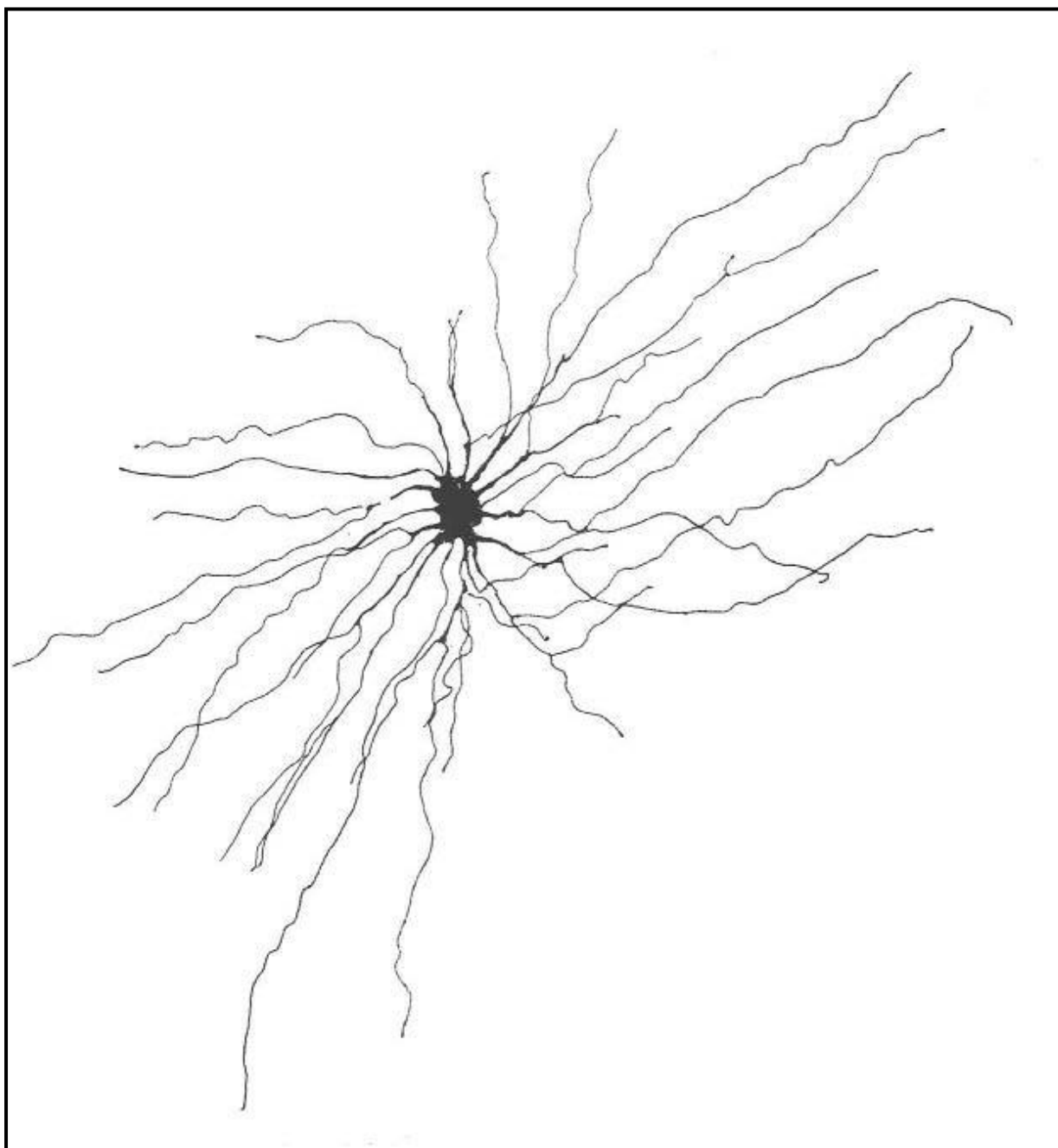


Рис. 19 а-в. Редковетвистые ретикулярные нейроны.
а) нейрон, относящийся к «рассеянным» клеткам.
Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.



б). «Краевая» ретикулярная клетка медиодорсального ядра таламуса человека. Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.



в). Ретикулярный «радиальный» нейрон медиодорсального ядра человека.
Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100мкм.

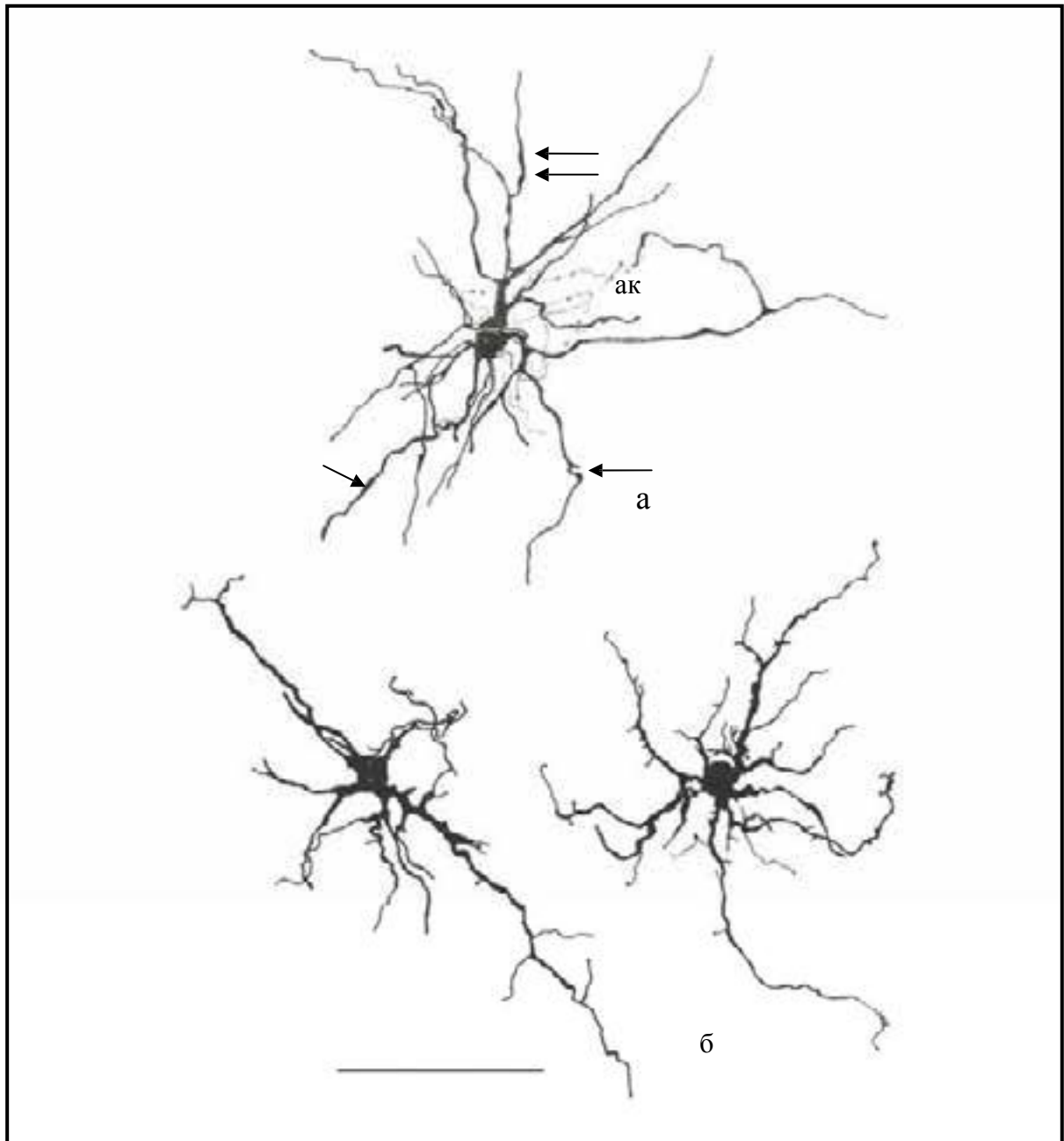
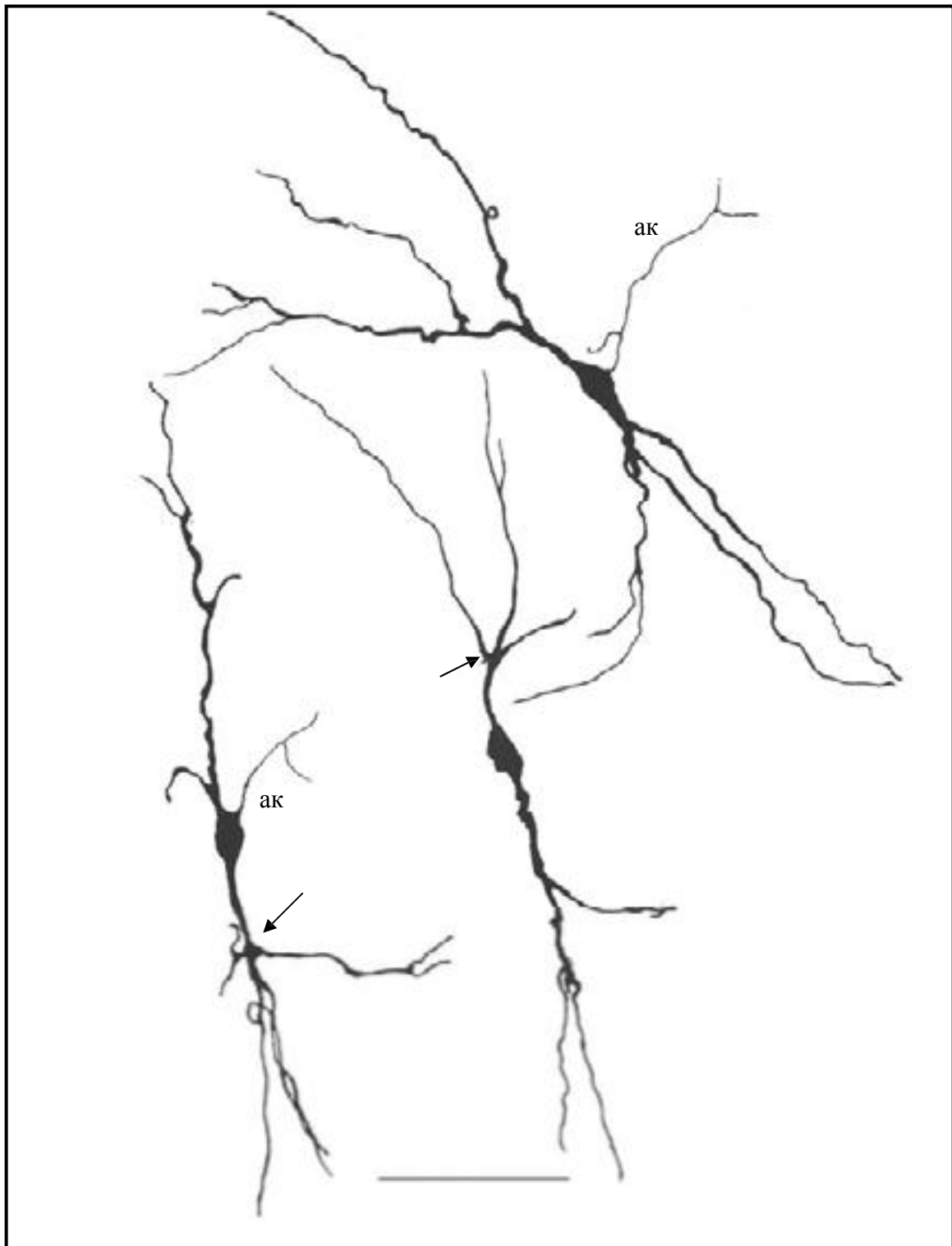


Рис.20 а-в . Короткоаксонные мелкие клетки медиодорсального ядра таламуса человека.

а) гладкодендритные, б) «лохматодендритные», ак – аксон.

стрелка - варикозные расширения дендрита

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

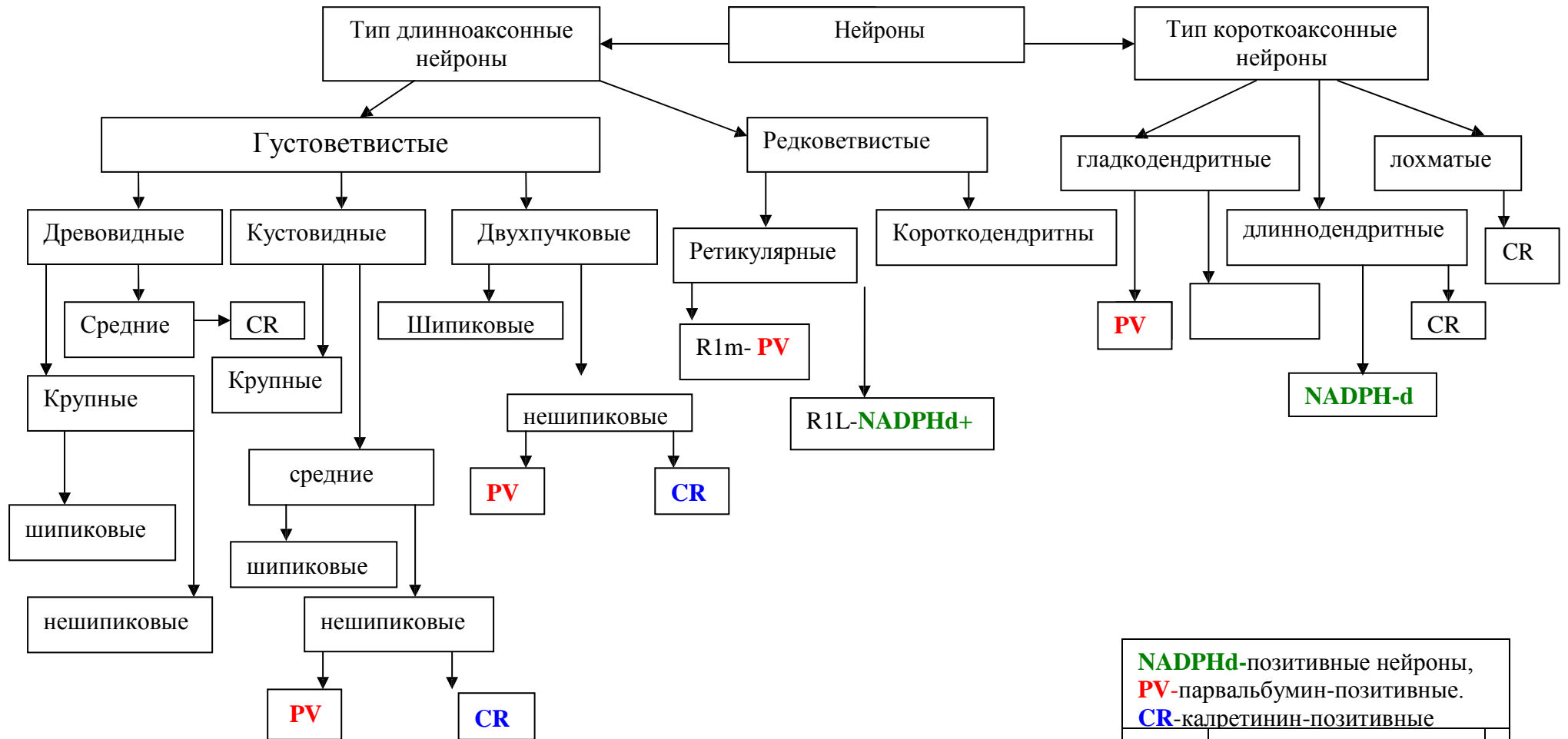


в). Длиннодендритные биполярные мелкие клетки медиодорсального ядра человека.

Стрелки - расширенные площадки дендрита, ак – аксон.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

Классификационная схема 3 нейронов медиодорсального ядра таламуса



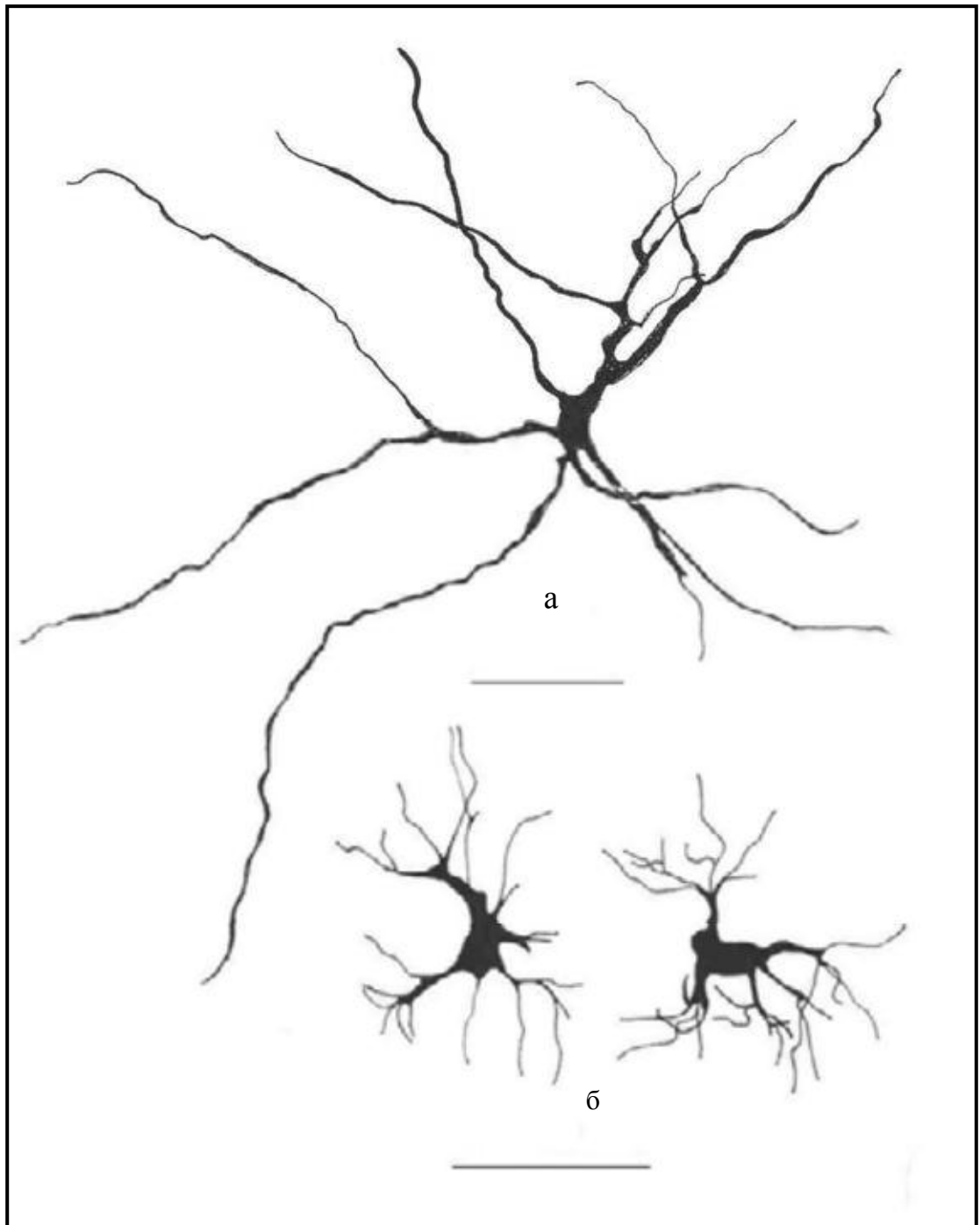


Рис. 21 а, б. Редковетвистые нейроны переднего вентрального ядра таламуса человека.

а) ретикулярный нейрон; б) короткодендритные нейроны.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100мкм.

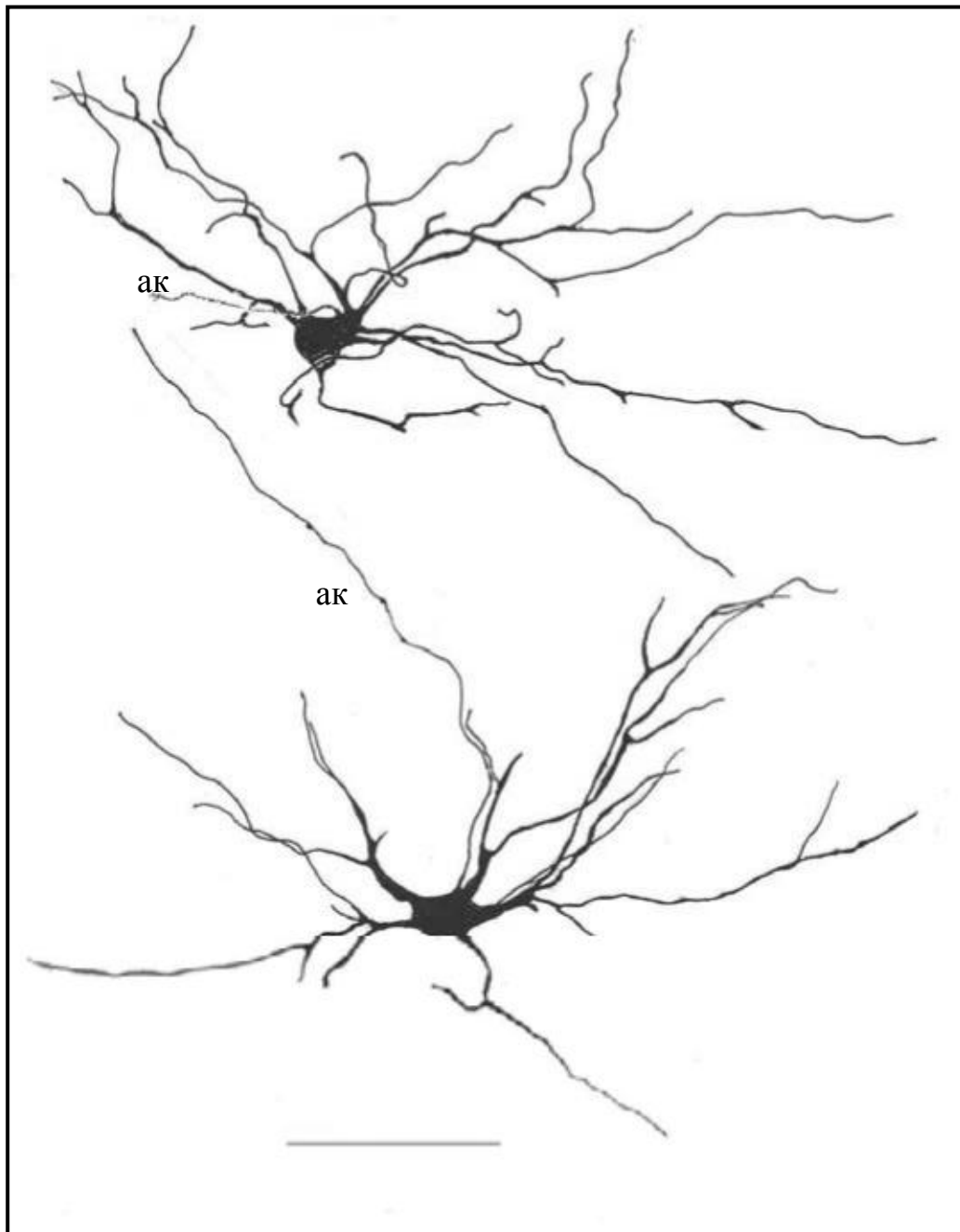


Рис. 22. Древовидные клетки переднего вентрального ядра таламуса человека.

ак – аксон.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб 100 мкм.

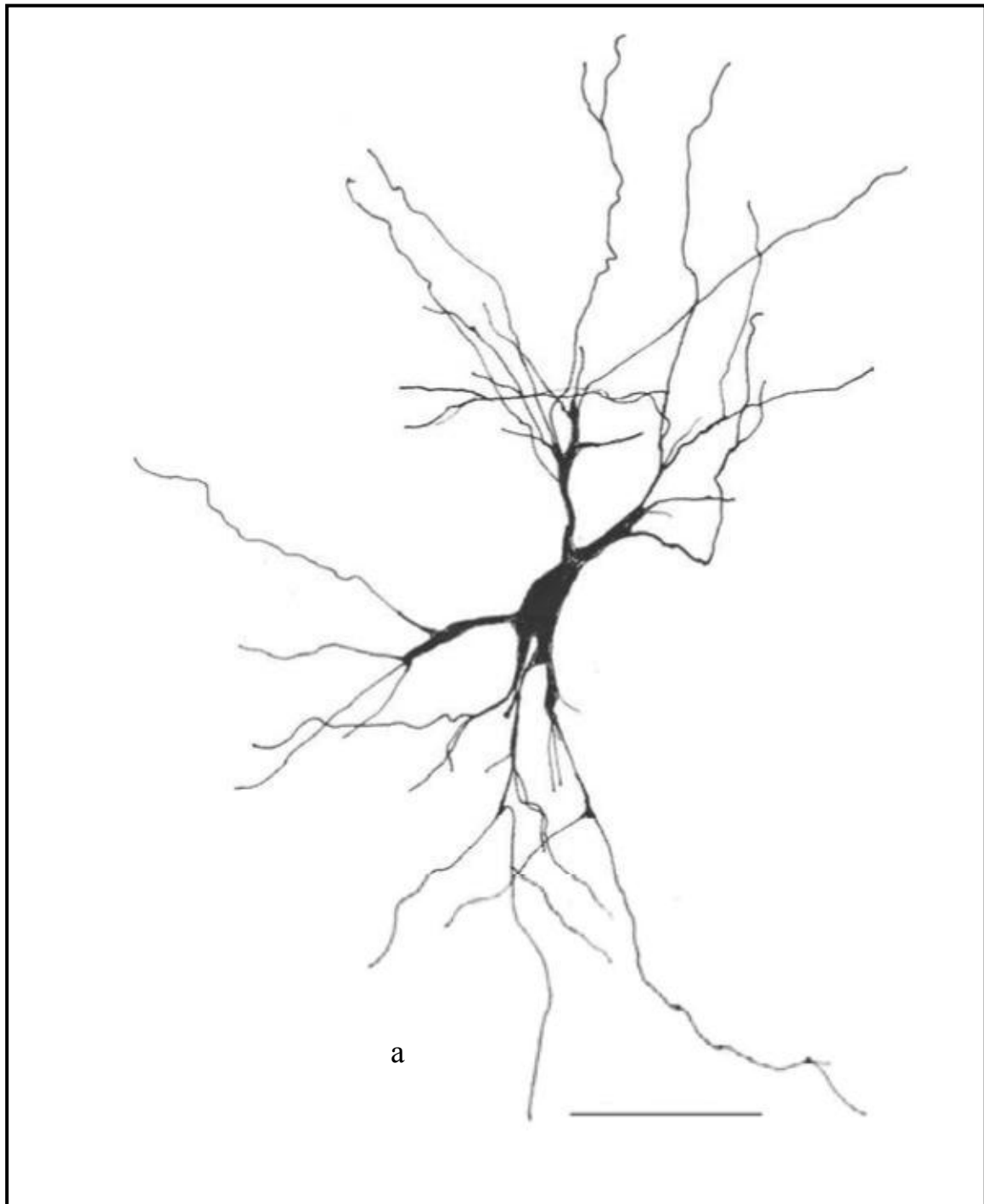
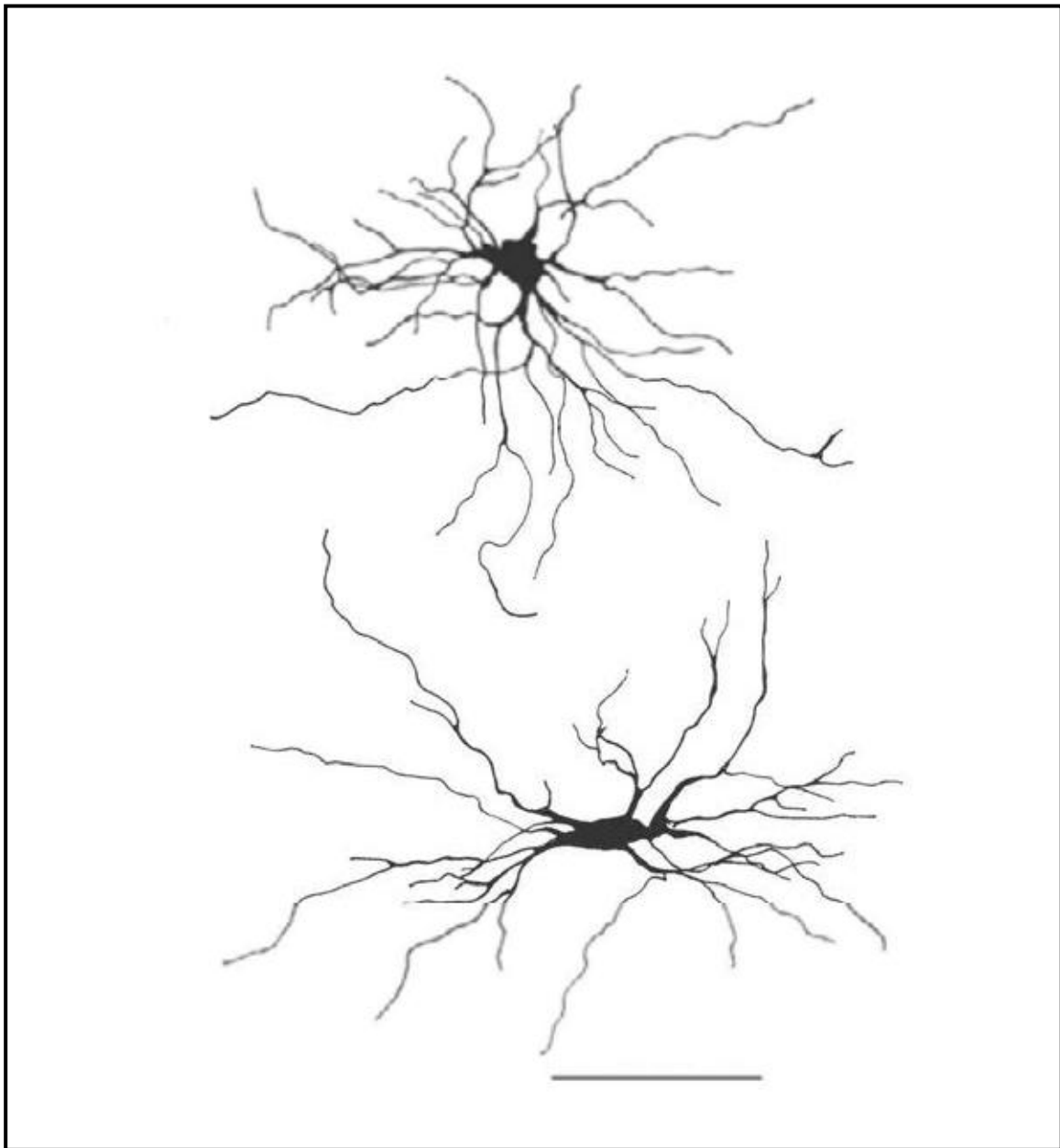


Рис. 23 а, б. Кустовидные нейроны переднего вентрального ядра таламуса человека.

а) крупный кустовидный нейрон.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм



б. Кустовидные нейроны среднего размера переднего вентрального ядра таламуса человека.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

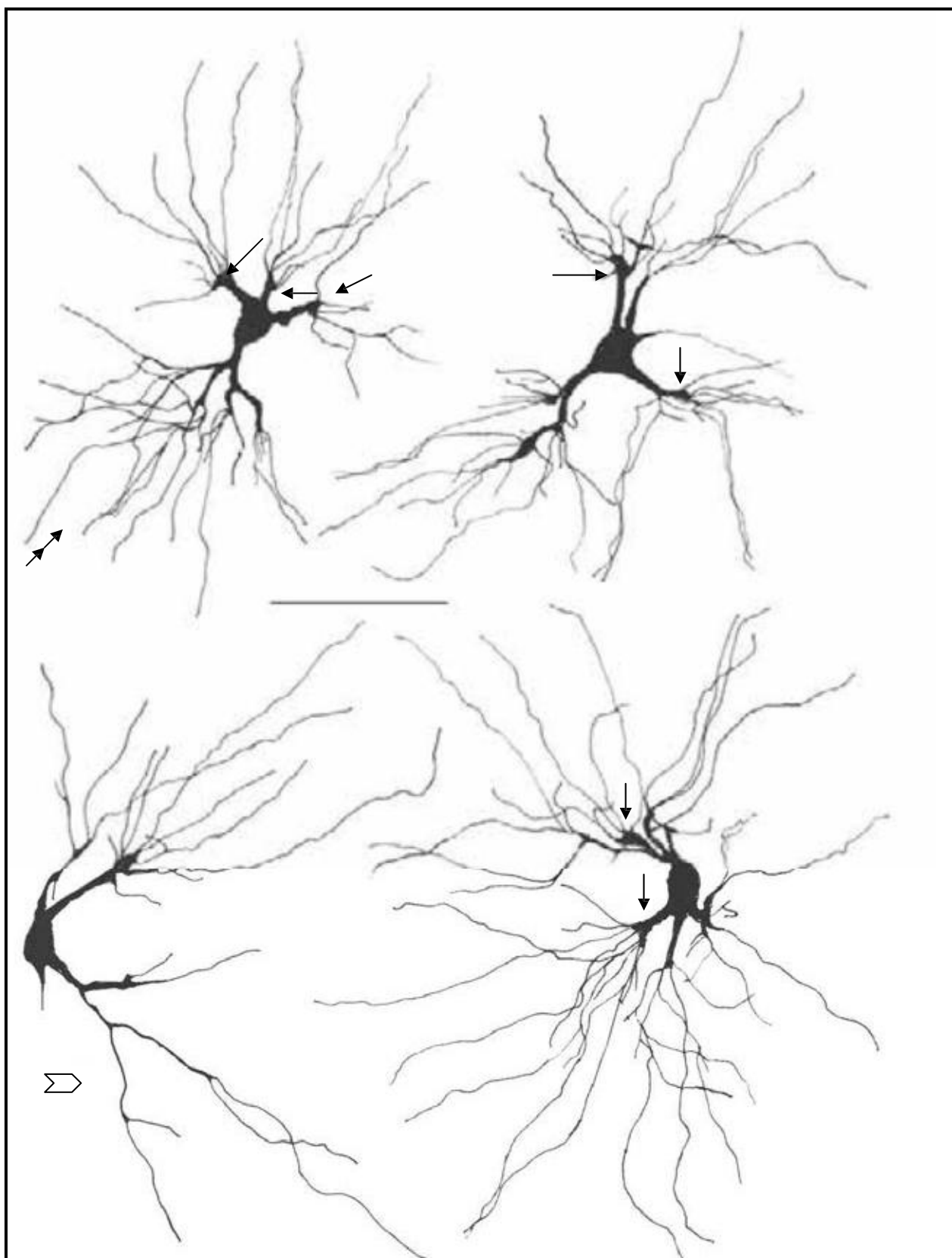


Рис. 24. Кисточковые нейроны переднего вентрального ядра таламуса человека. Стрелки – специфические расширения дендритов; двойная стрелка - дендрит кустовидного ветвления, широкая стрелка – дендрит древовидного ветвления (переходная форма нейрона).
Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

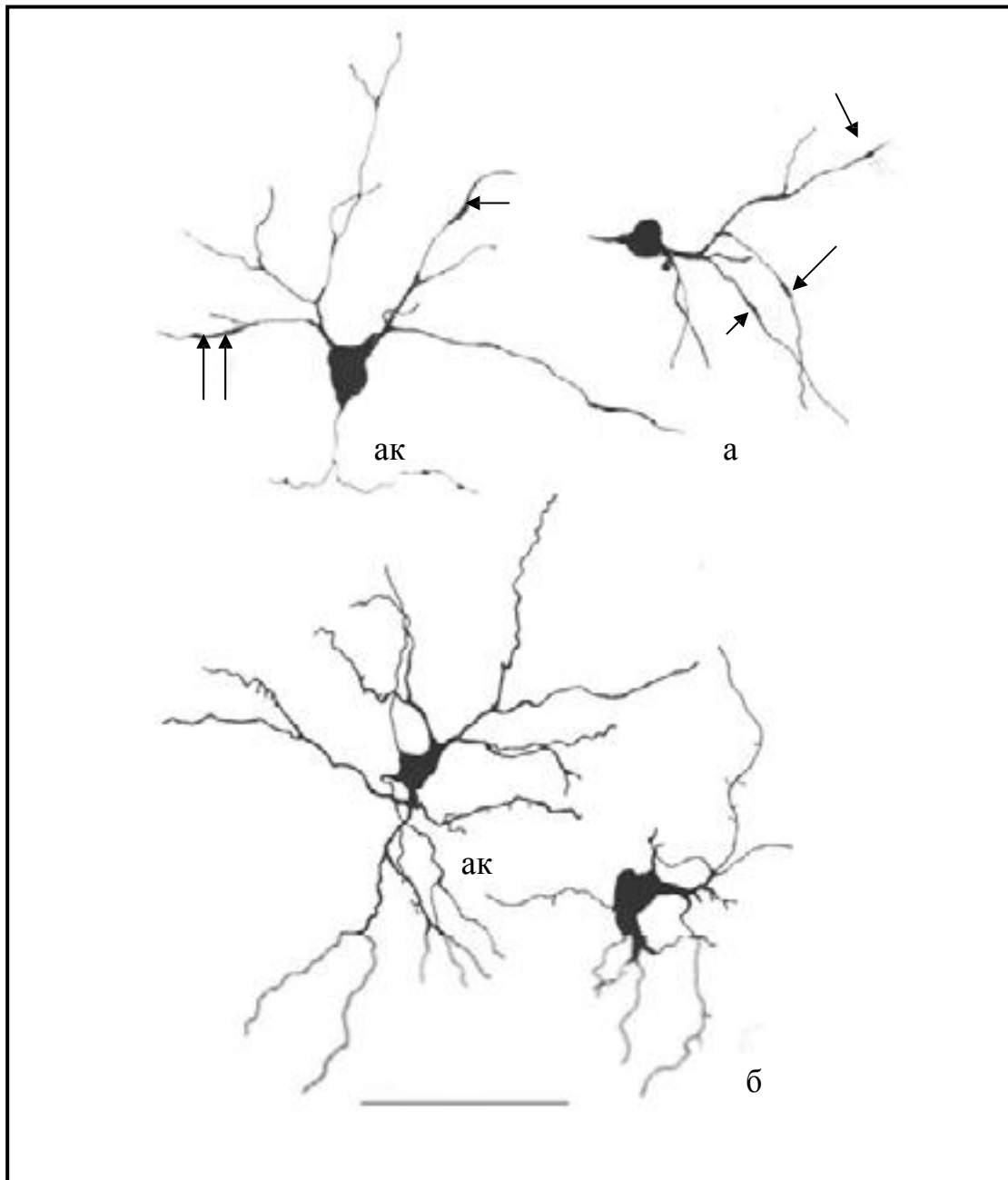
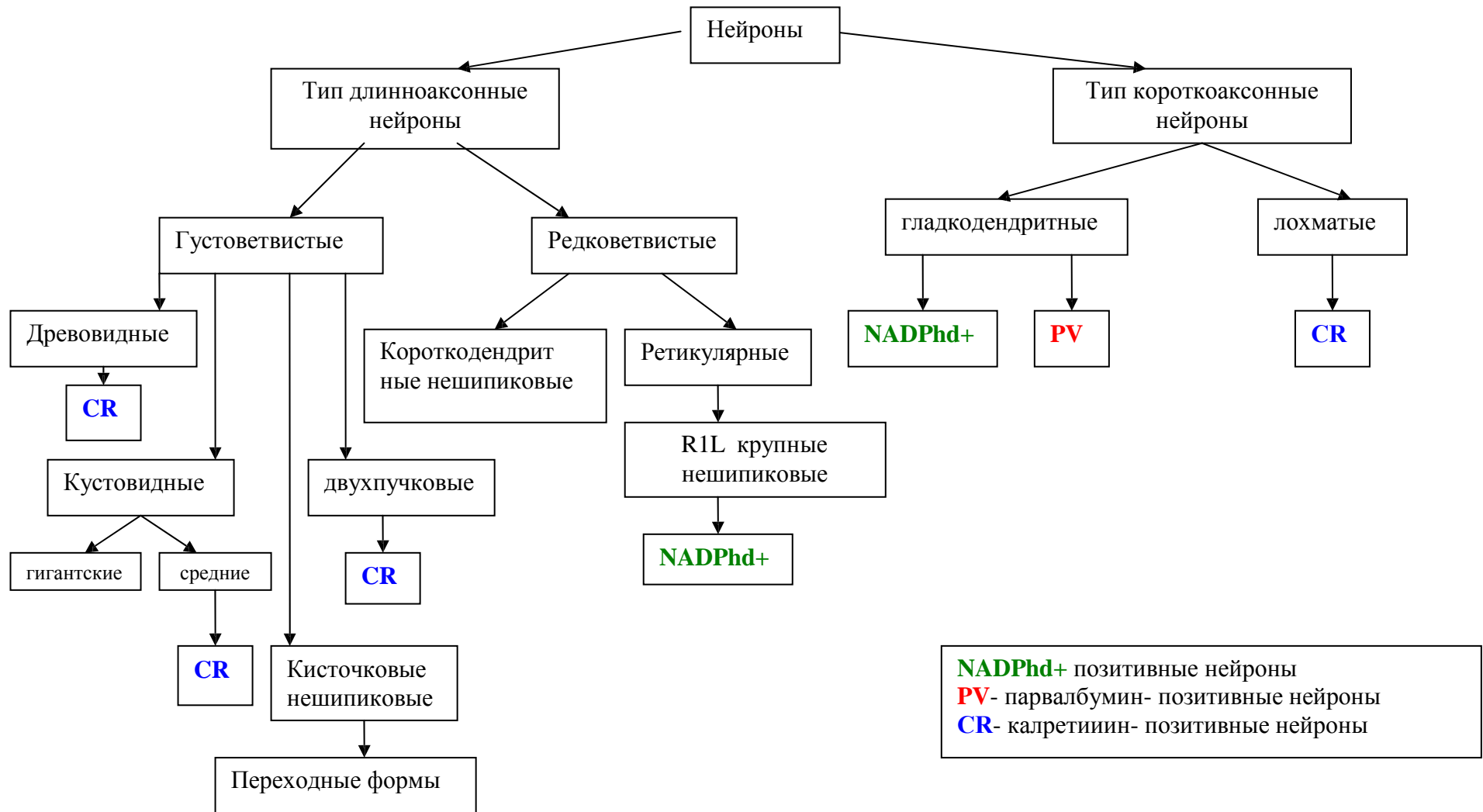


Рис. 25. Короткоаксонные клетки переднего вентрального ядра таламуса человека.

а - гладкодендритные, стрелки - варикозные расширения дендритов;
 б - «лохматодендритные», ак – аксон.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

Классификационная схема 4 нейронов переднего вентрального ядра таламуса человека



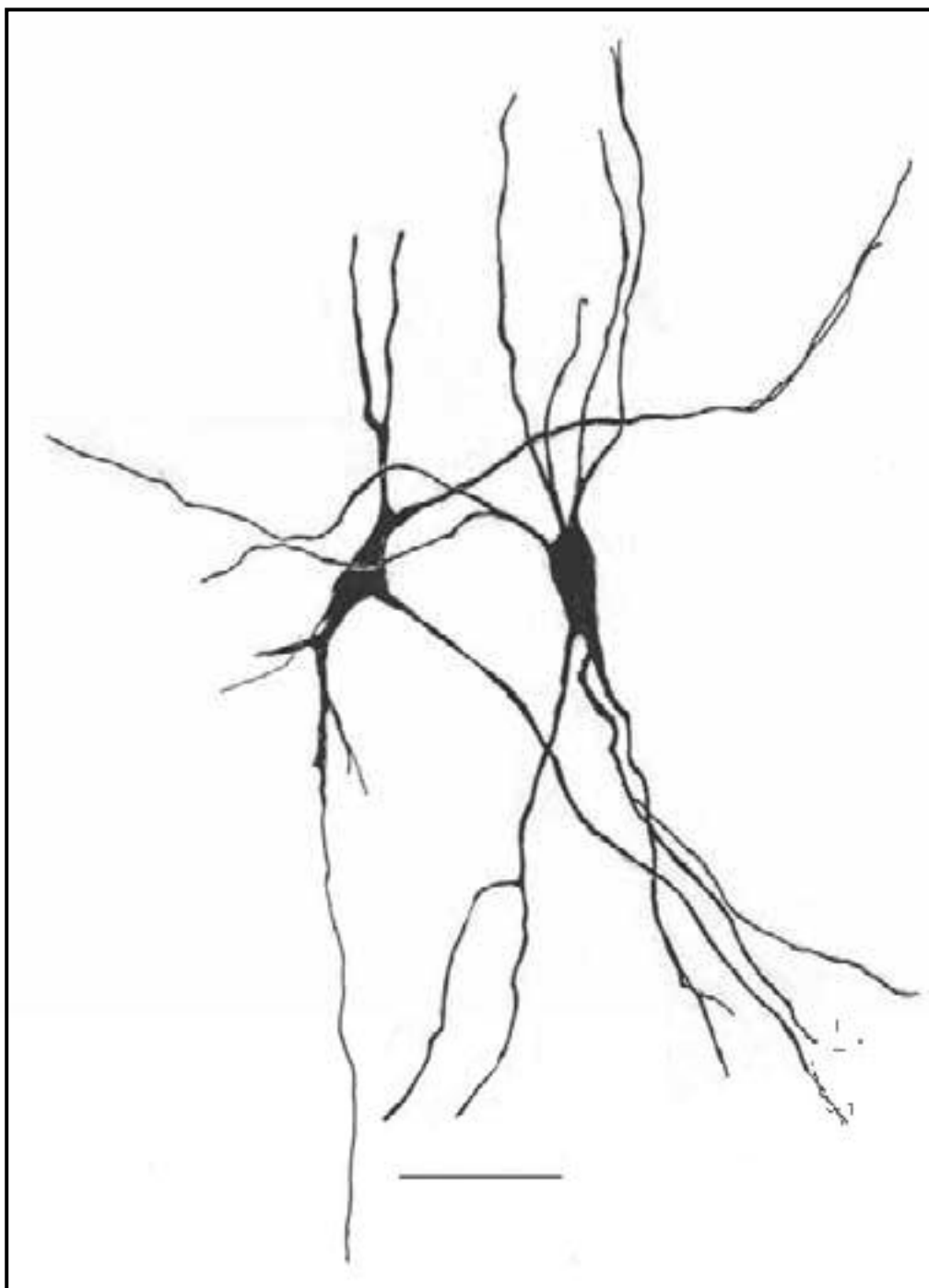


Рис. 26. Ретикулярные нейроны переднего медиального ядра таламуса человека.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм

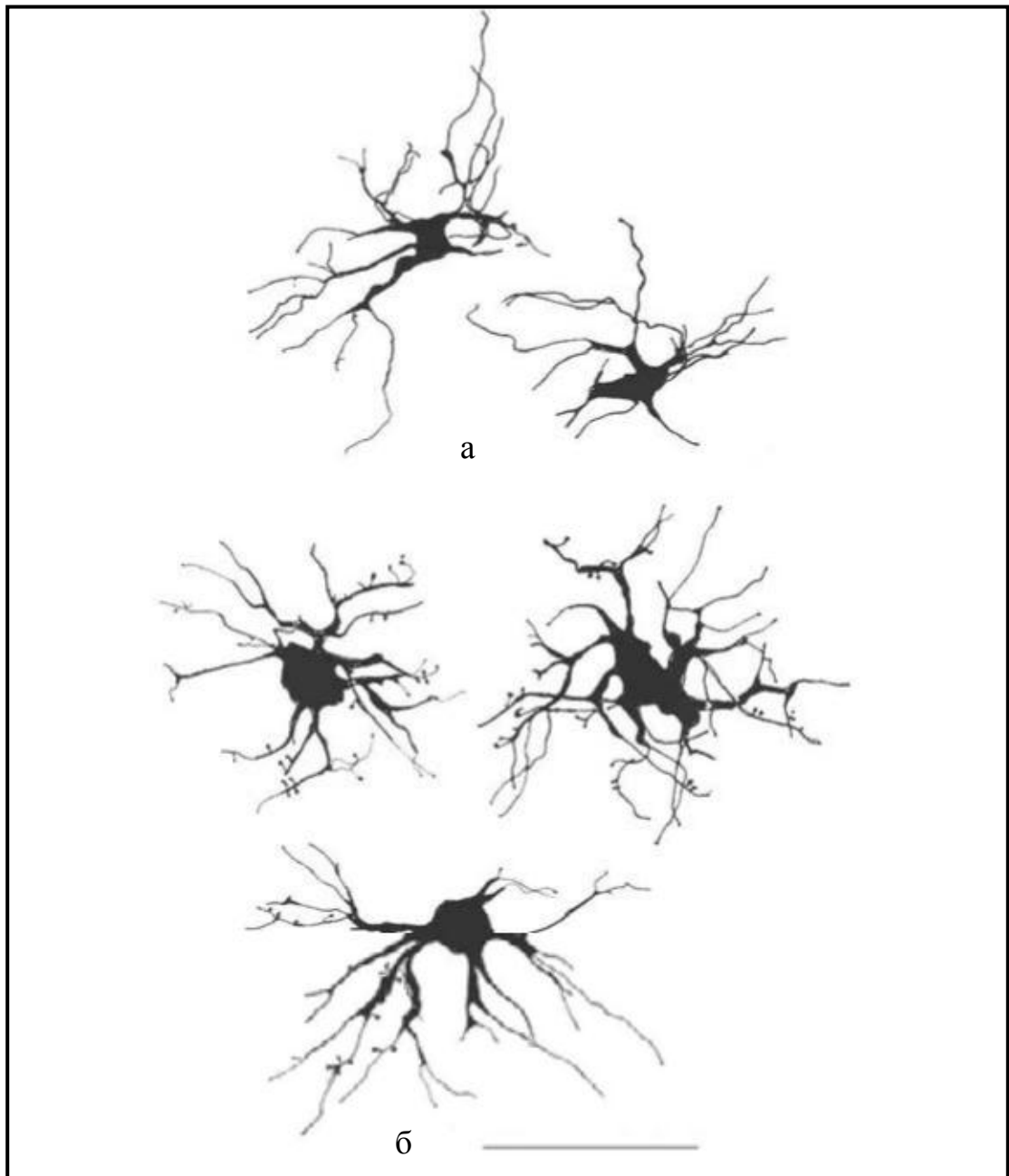


Рис. 27 а, б. Короткодендритные нейроны переднего медиального ядра.
а - с гладкими дендритами, б - крупные нейроны с шипиками на дендрирах.
Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

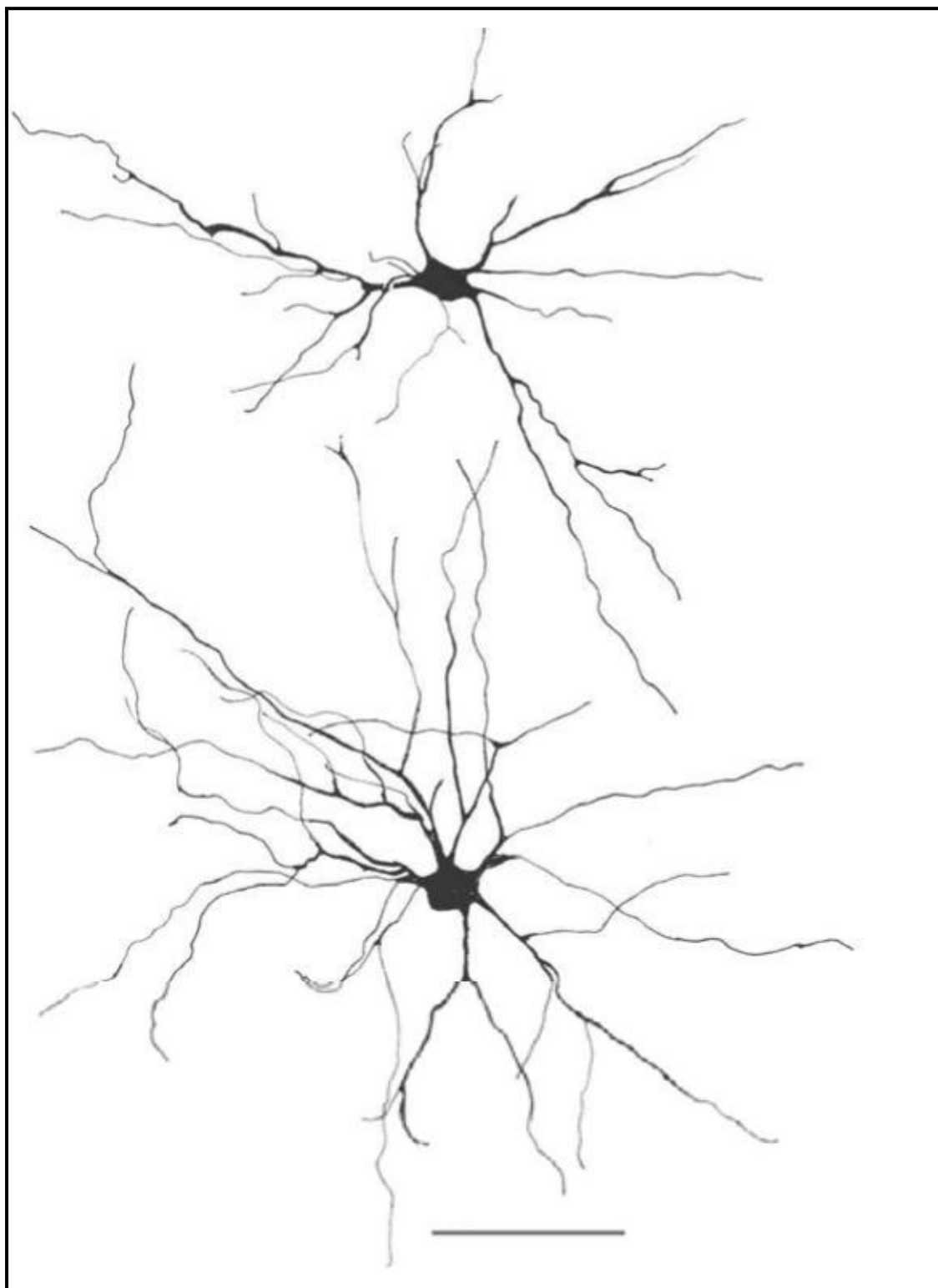


Рис.28. Древовидные нейроны переднего медиального ядра таламуса человека. Метод Гольджи. Рис.апп. Масштаб: 100 мкм.

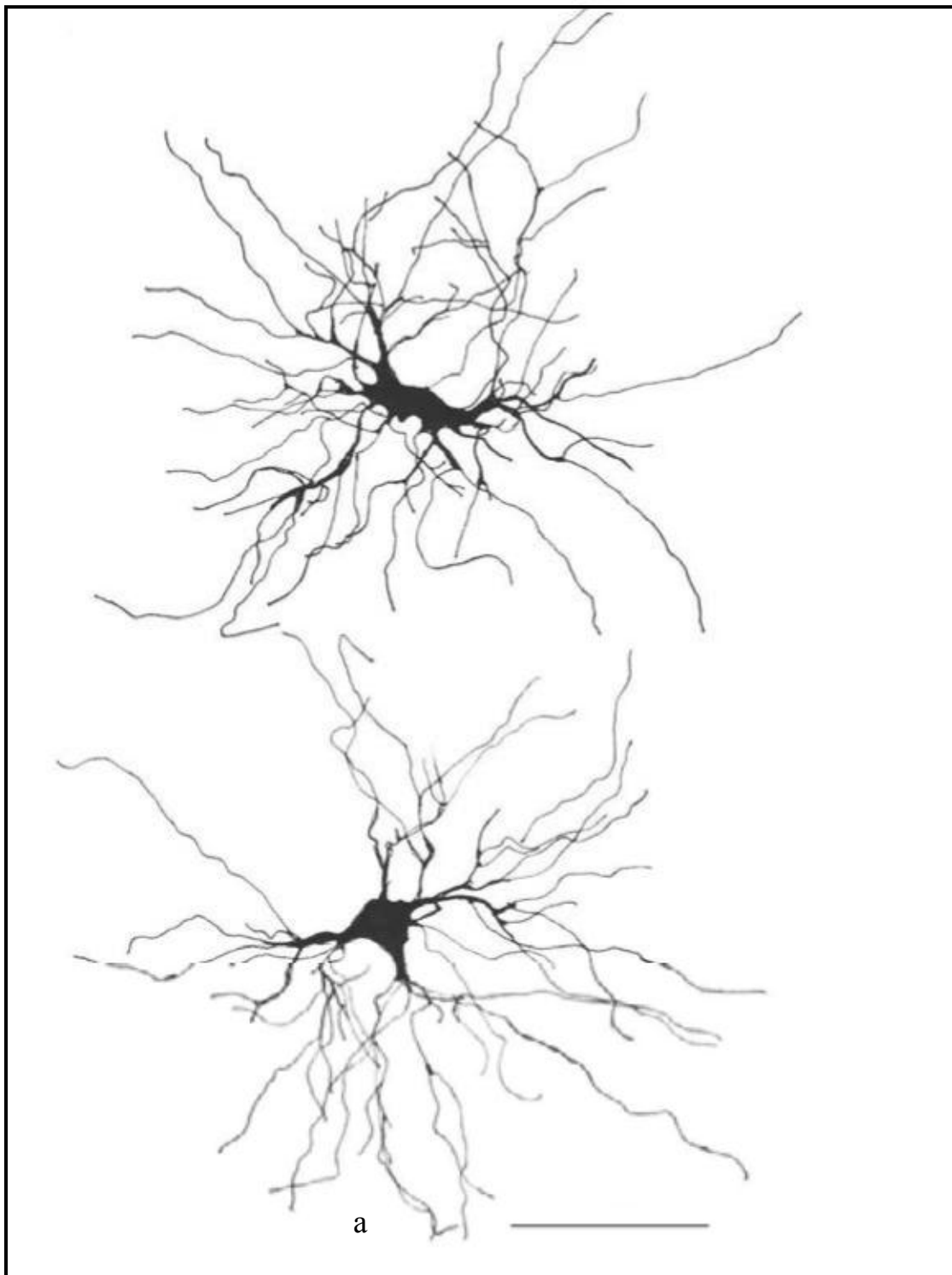
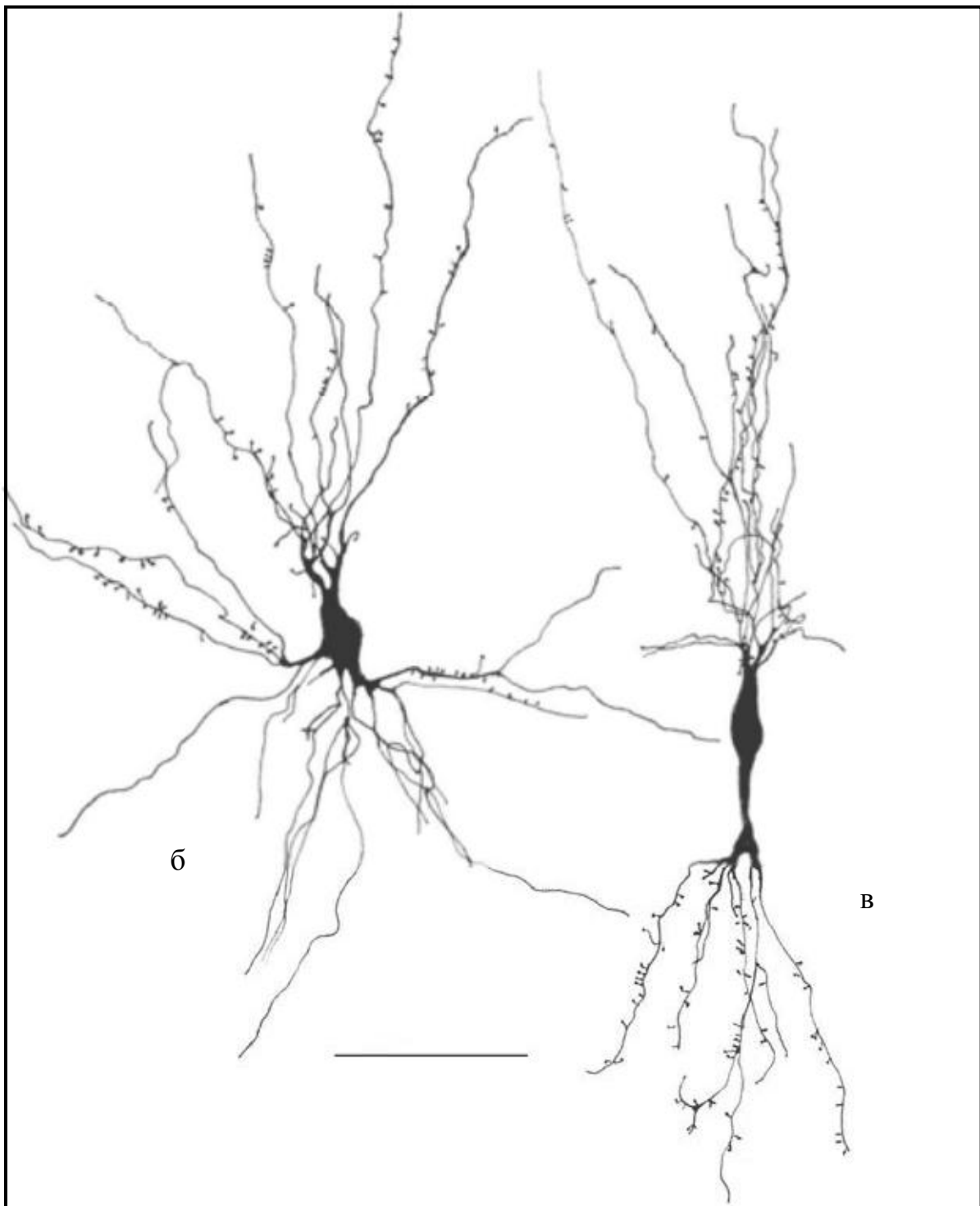


Рис. 29 а, б. Кустовидные нейроны переднего медиального ядра таламуса человека.

а) нешипиковые,

Метод Гольджи. Рис.апп. Масштаб: 100 мкм.



б) Шипиковые кустовидные клетки переднего медиального ядра таламуса человека.

в) разновидность переходной кустовидной шипиковой клетки.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

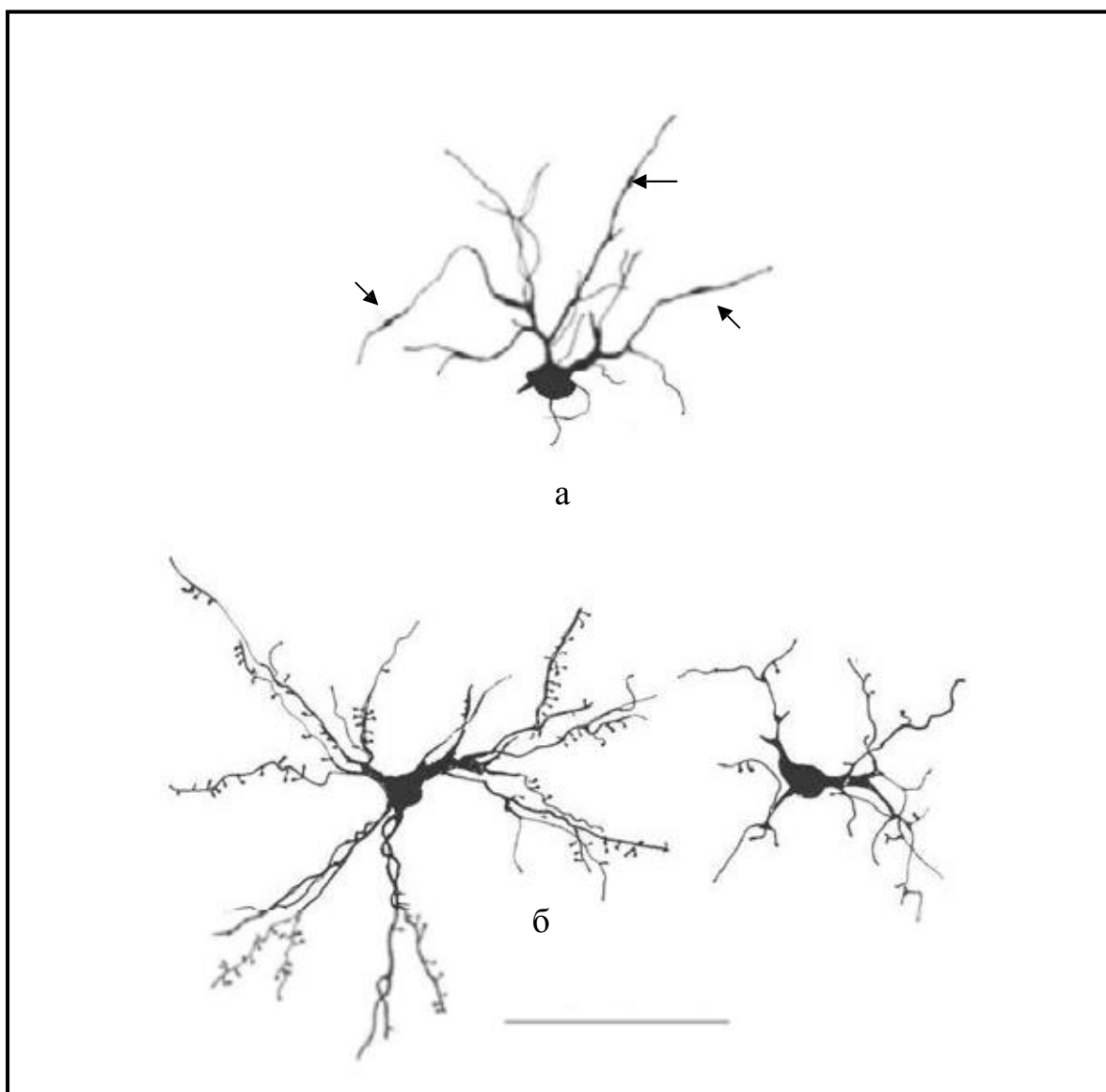
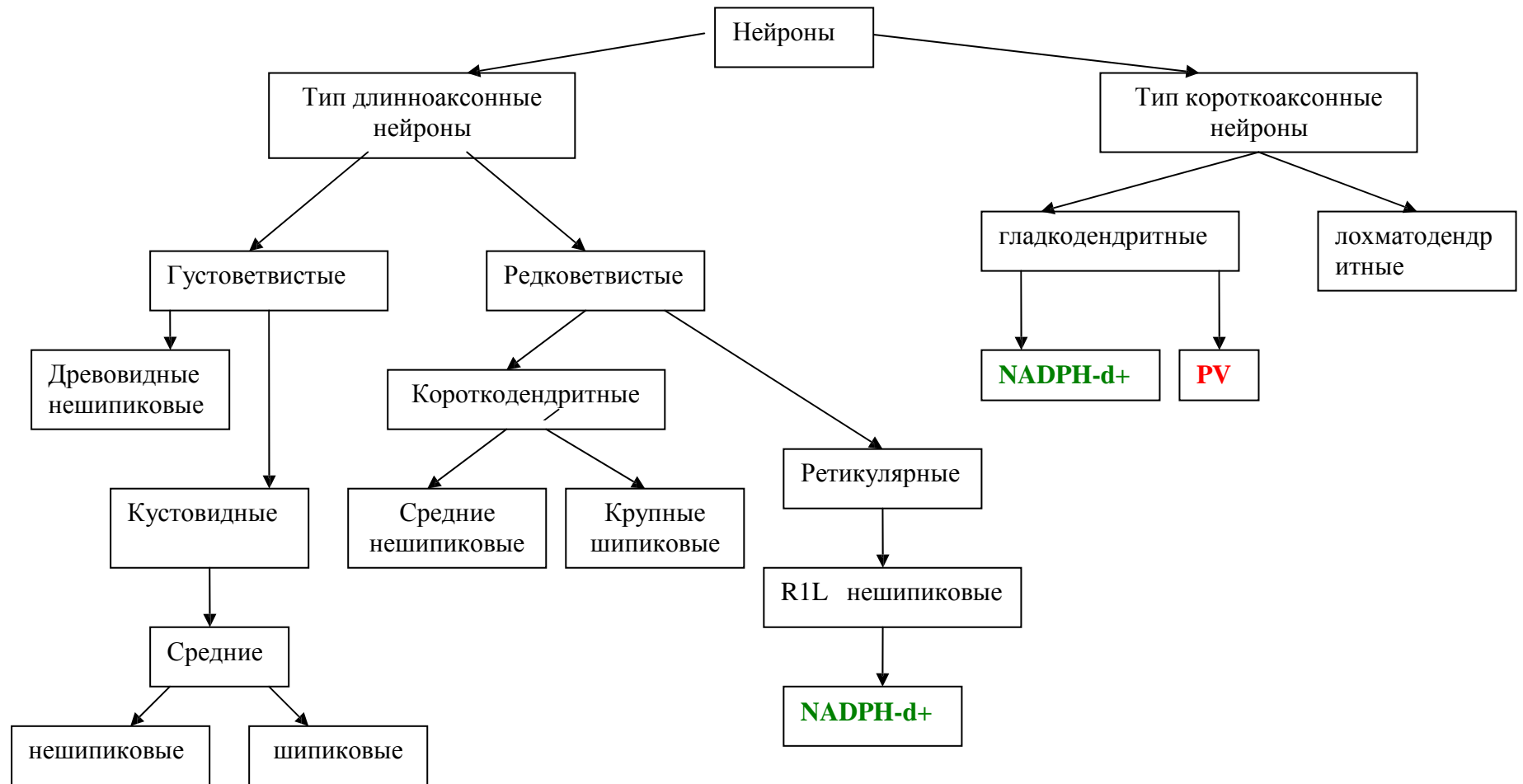


Рис.30. Короткоаксонные нейроны переднего медиального ядра таламуса человека.

а - гладкодендритный нейрон. Стрелки - варикозные расширения на дендритах, б - «лохматодендритные» нейроны
Метод Гольджи. Рис.апп. Масштаб:100 мкм.

Классификационная схема 5 нейронов переднего медиального ядра таламуса



NADPH-d+ - позитивные нейроны
PV - парвальбумин-позитивные нейроны

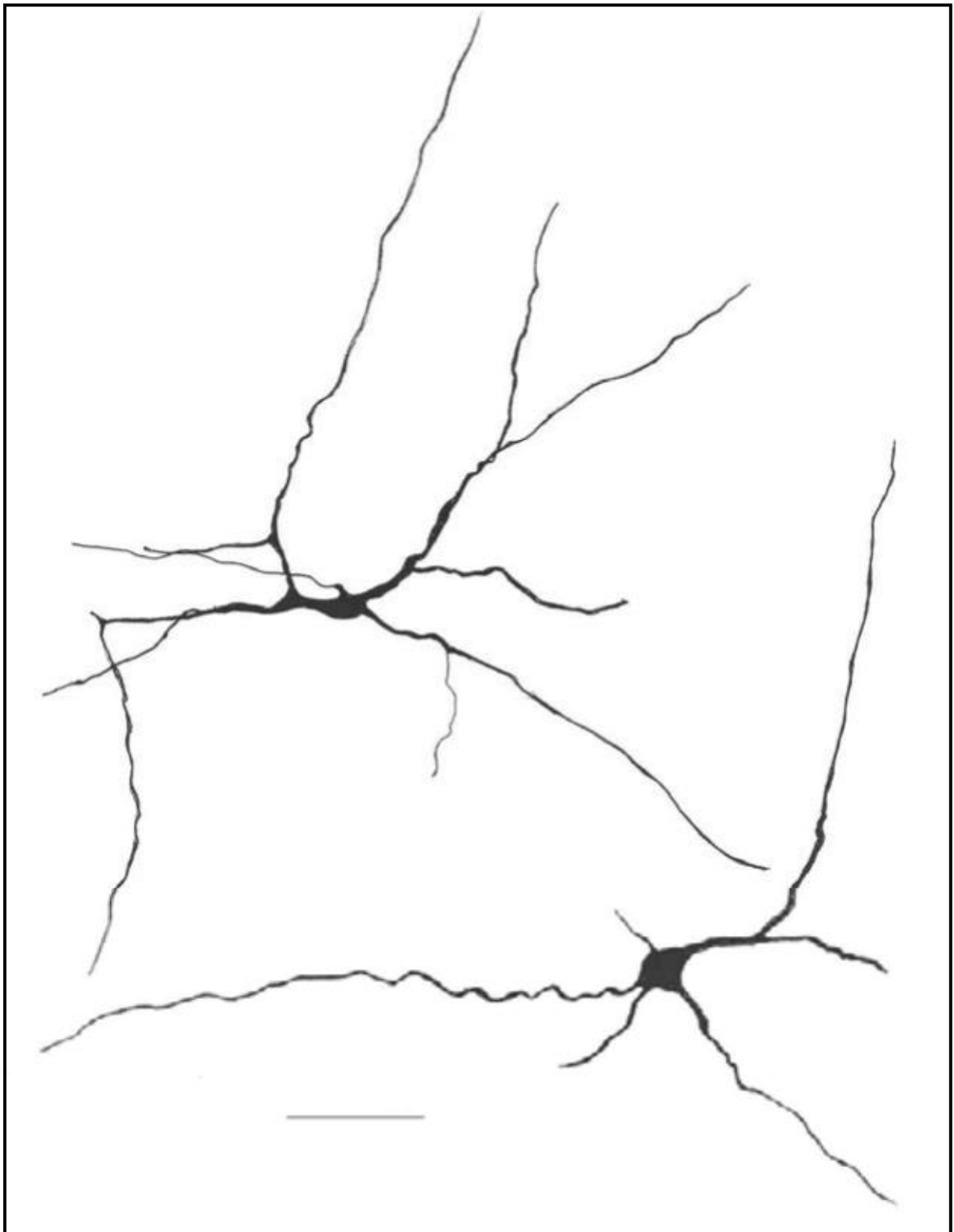


Рис.31. Ретикулярные клетки переднего дорсального ядра.
Метод Гольджи. Рис.апп. Масштаб: 100 мкм

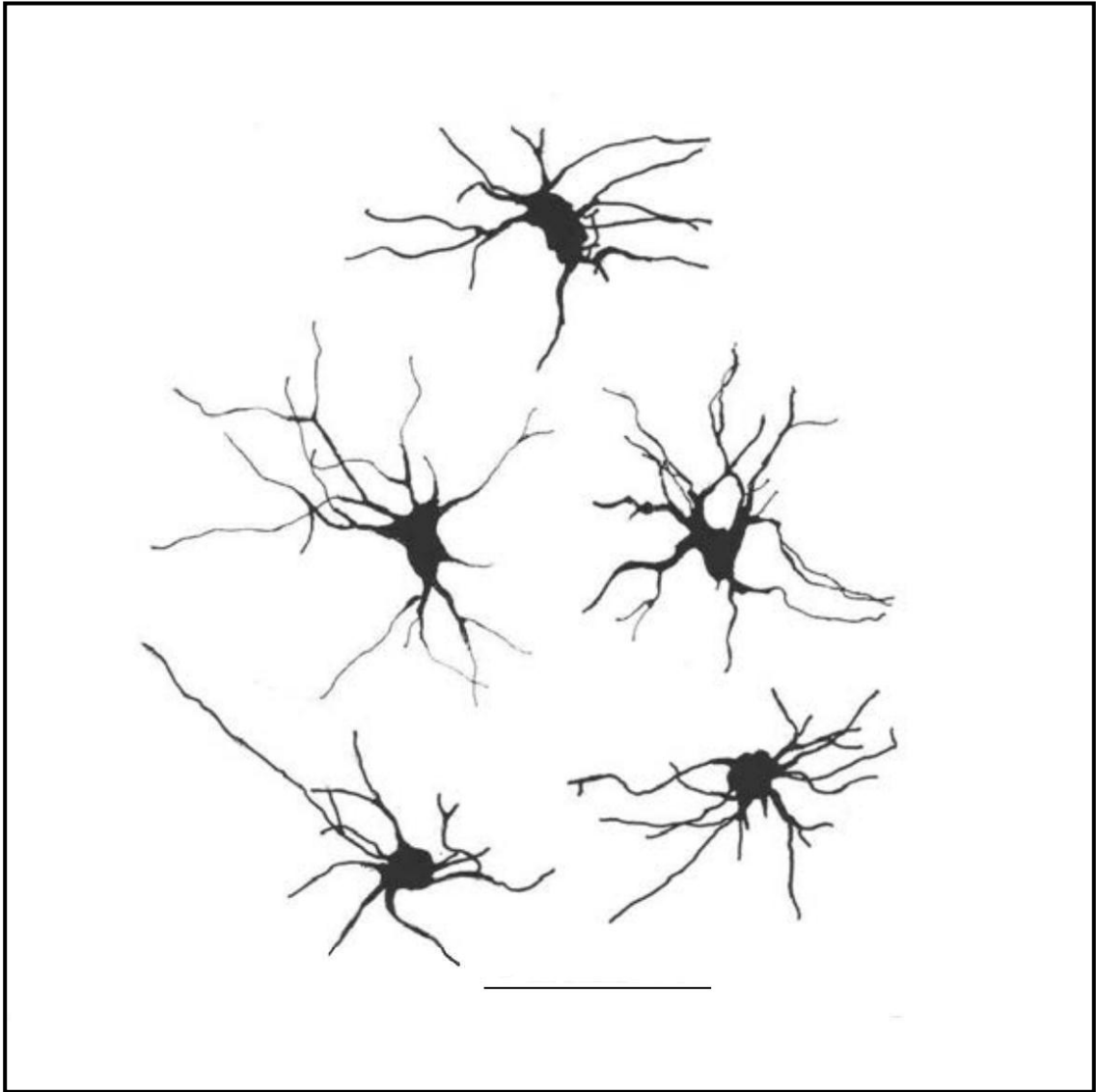


Рис. 32. Короткодендритные нейроны переднего дорсального ядра таламуса человека.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

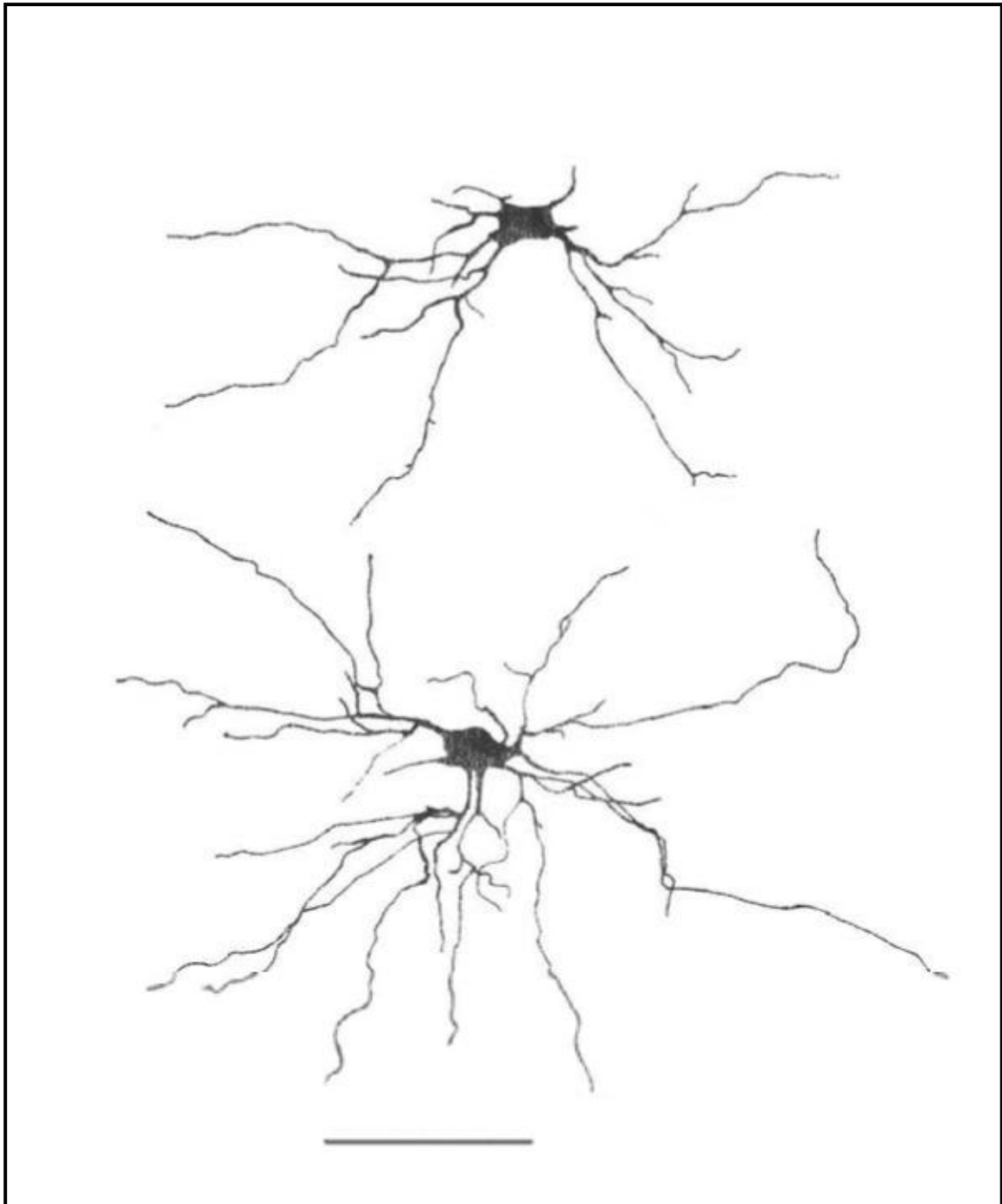


Рис. 33. Древовидные нейроны переднего дорсального ядра таламуса человека.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

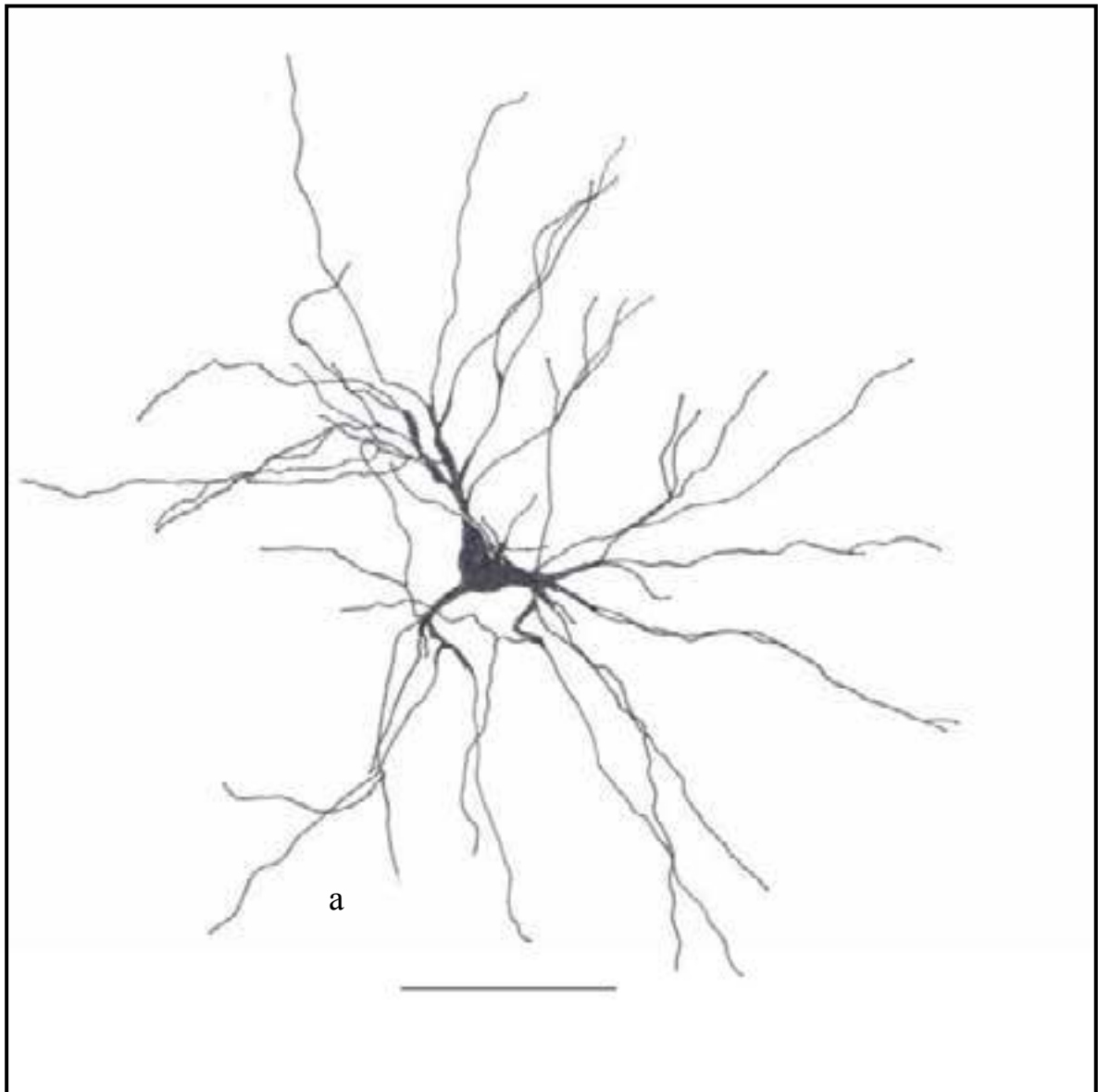
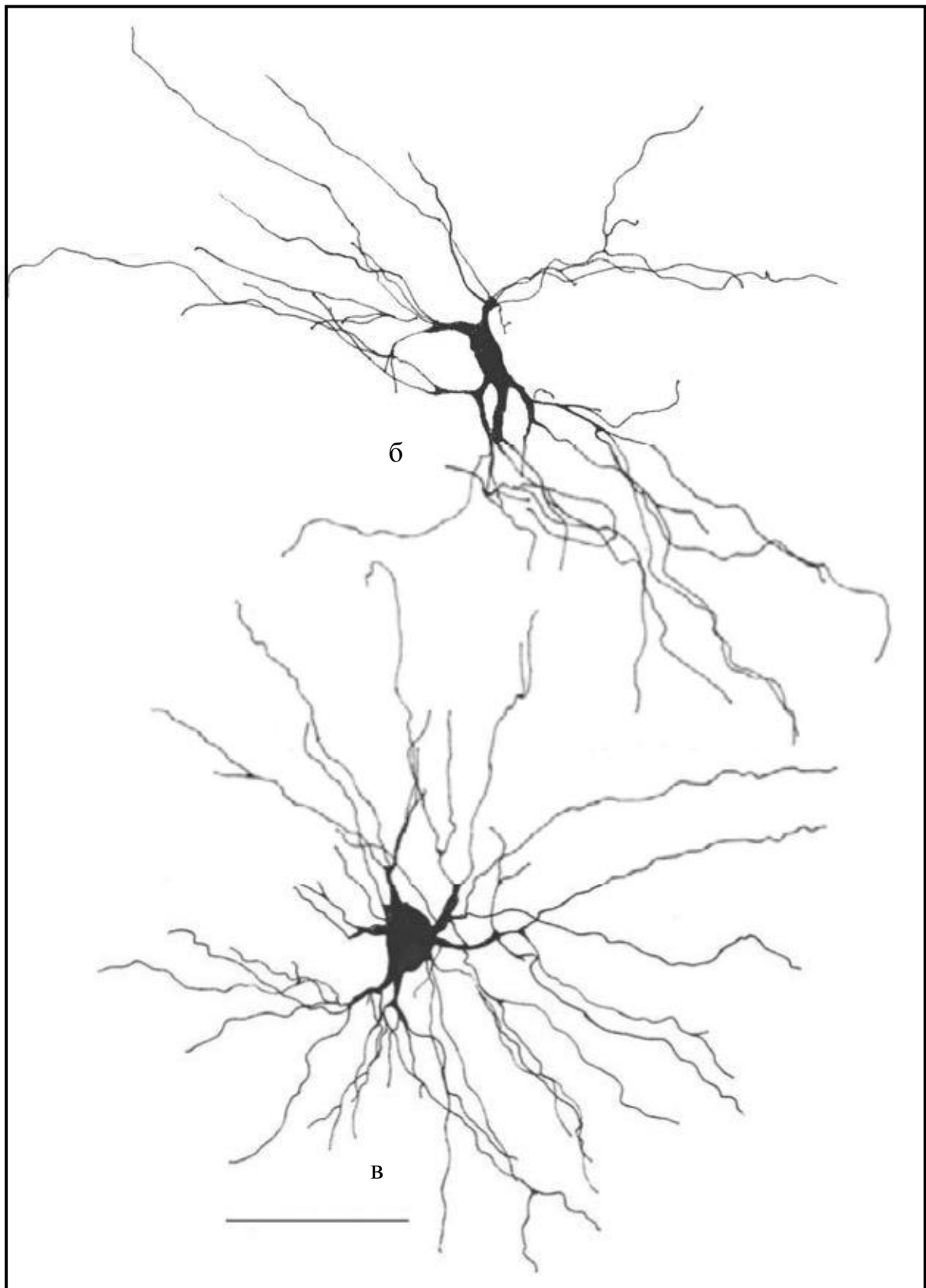


Рис. 34 а-в. Кустовидные нейроны переднего дорсального ядра таламуса человека

а). нейрон с треугольной формой сомы среднего размера.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.



б). Кустовидный нейрон переднего дорсального ядра таламуса человека с вытянутой формой сомы, среднего размера.

в. Кустовидный нейрон с крупной сомой.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

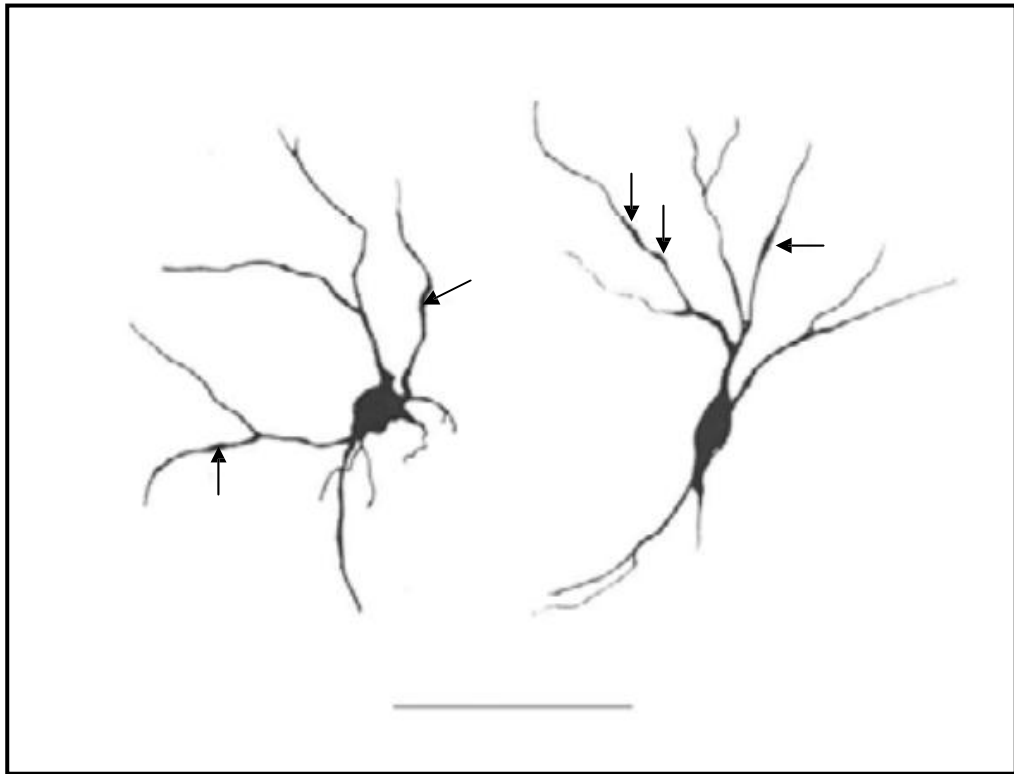


Рис. 35. Короткоаксонные гладкодendrитные нейроны переднего дорсального ядра.

Стрелки - варикозные расширения дендрита.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

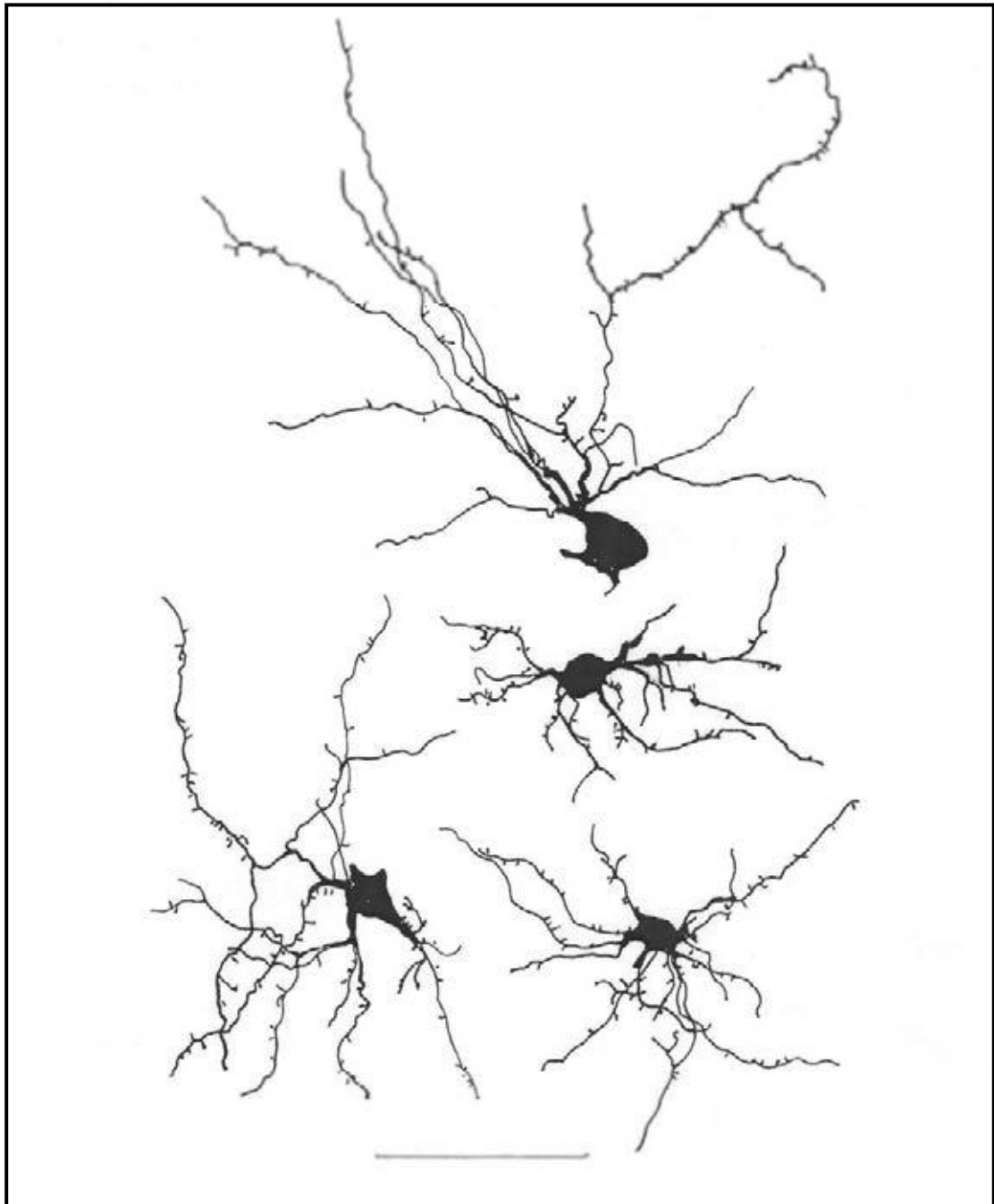
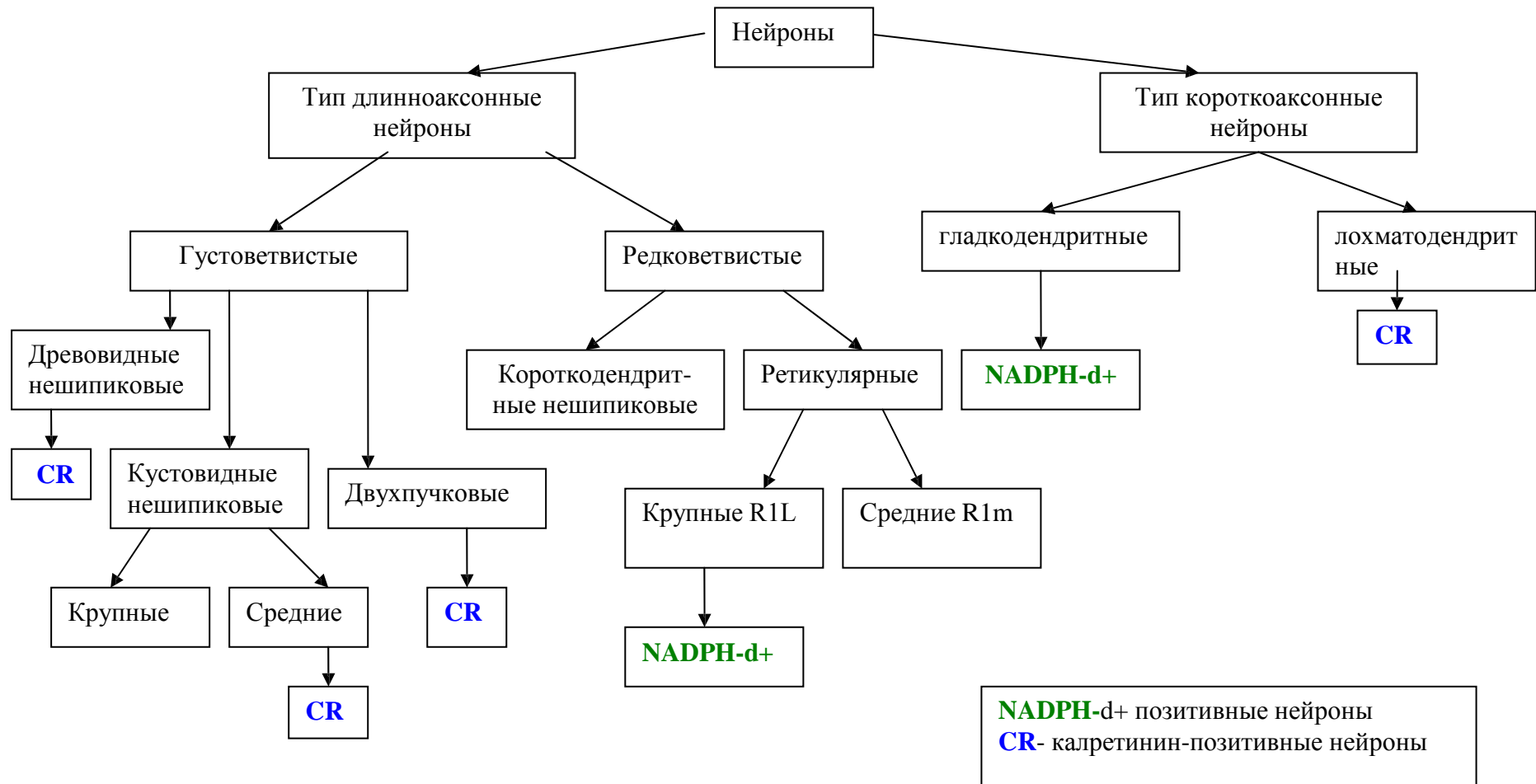


Рис. 36. Короткоаксонные «лохматодендритные» нейроны переднего дорсального ядра таламуса человека.
Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб 100мкм

Классификационная схема 6 нейронов переднего дорсального ядра таламуса



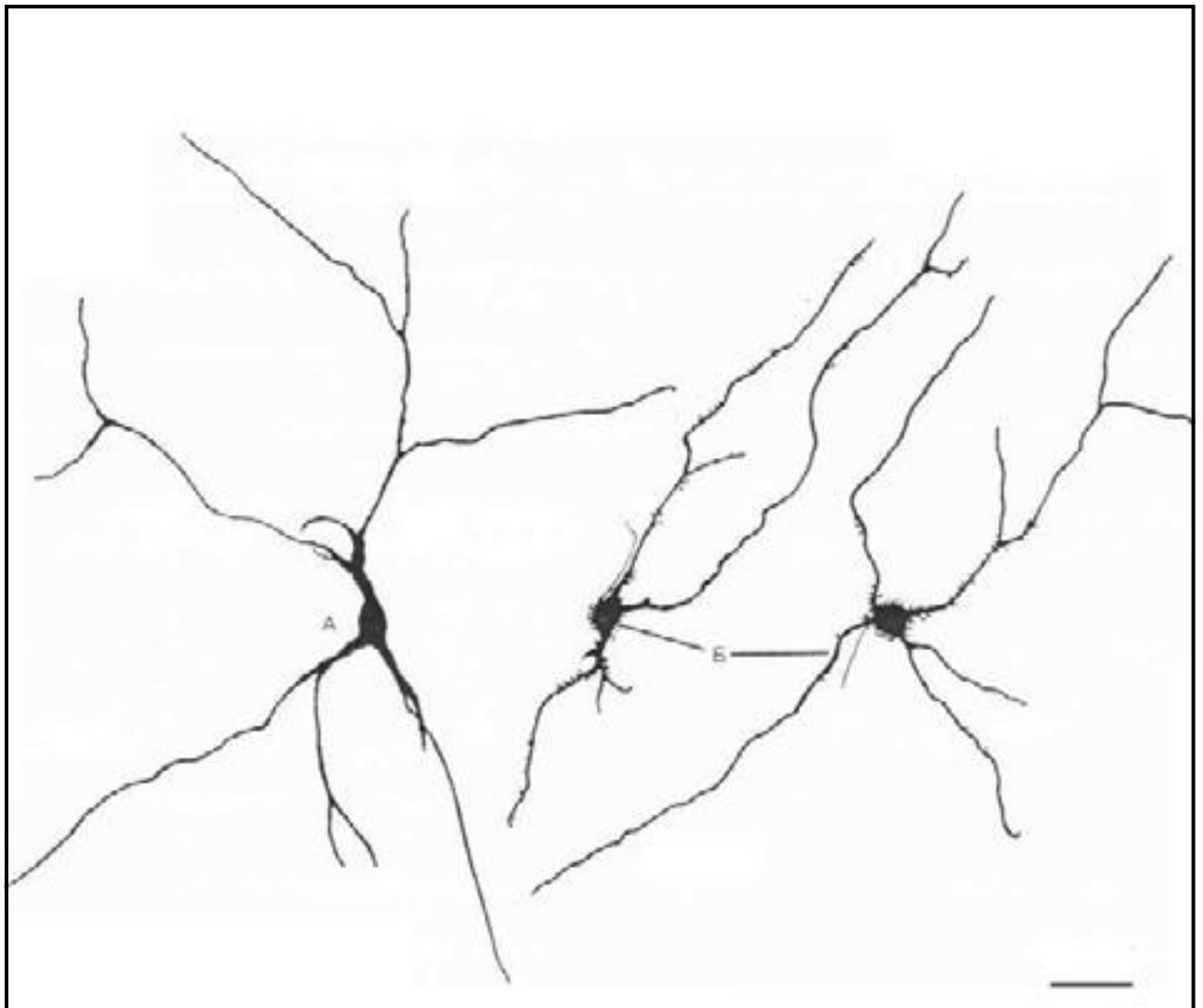


Рис. 37. Крупные редковетвистые ретикулярные нейроны R1L ретикулярного ядра таламуса человека.

А – нешипиковый ретикулярный нейрон;

Б – ретикулярные нейроны с шипиками.

Метод Гольджи. Масштаб: 100 мкм.

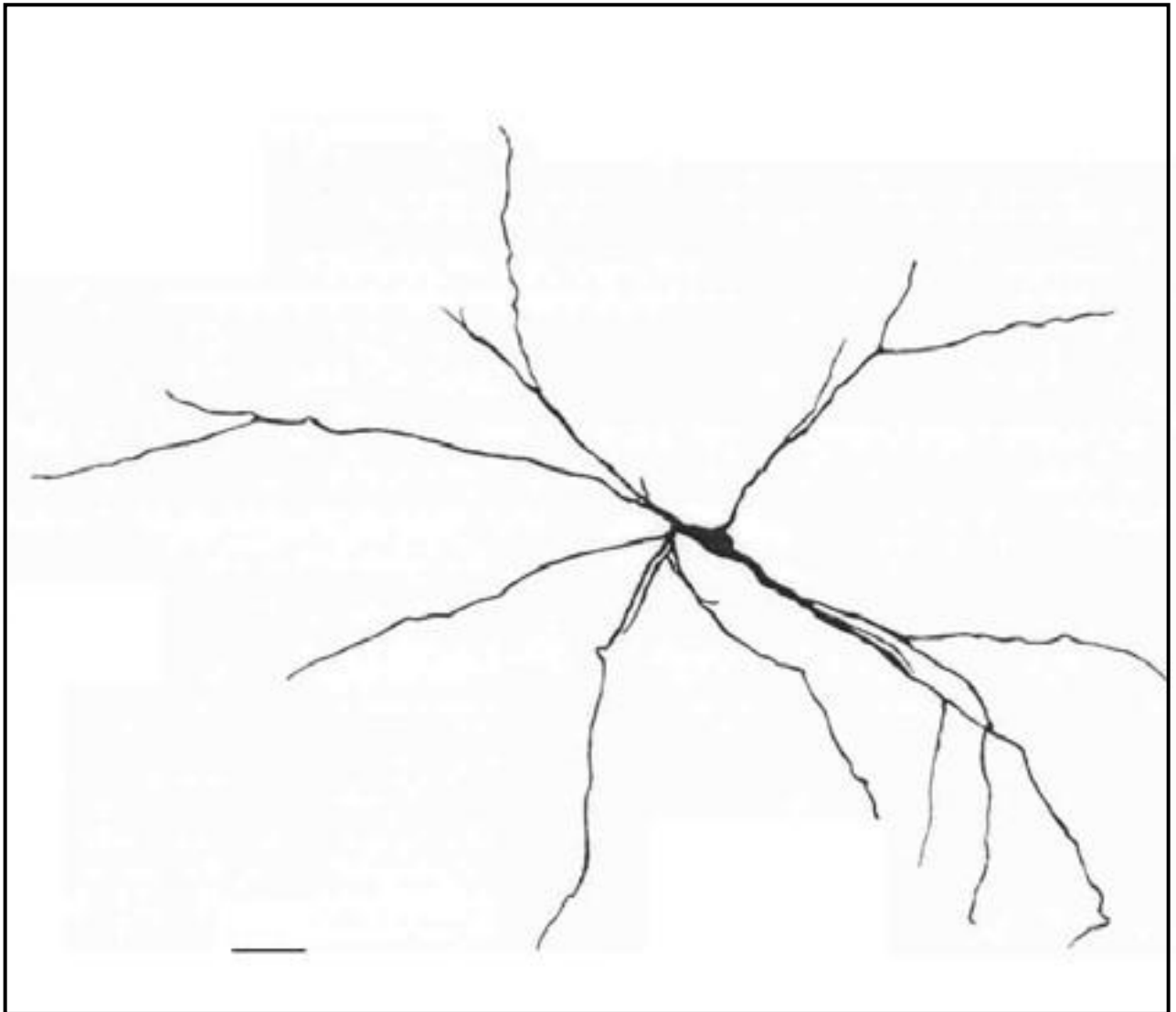


Рис. 38. Крупный редковетвистый ретикулярный нейрон R2L ретикулярного ядра таламуса человека.

Метод Гольджи. Масштаб: 100 мкм

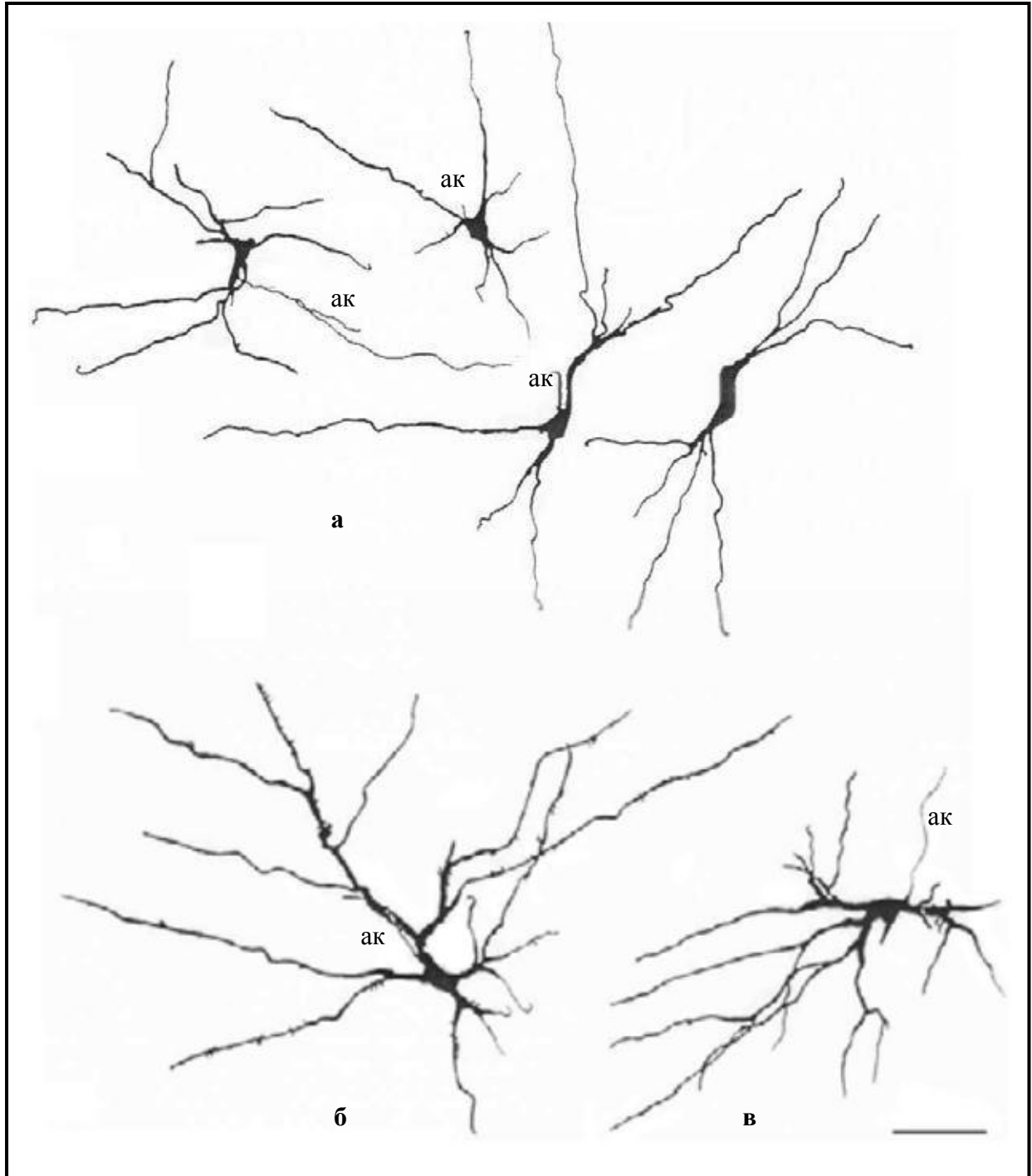


Рис. 39. Средние редковетвистые ретикулярные нейроны ретикулярного ядра таламуса человека.

а – нейроны R1m с ветвлением дендритов по типу R1L;

б, в – нейроны R2m с ветвлением дендритов по типу R2L, б-шипиковые, в - нешипиковые; ак – аксон.

Метод Гольджи. Масштаб: 100 мкм

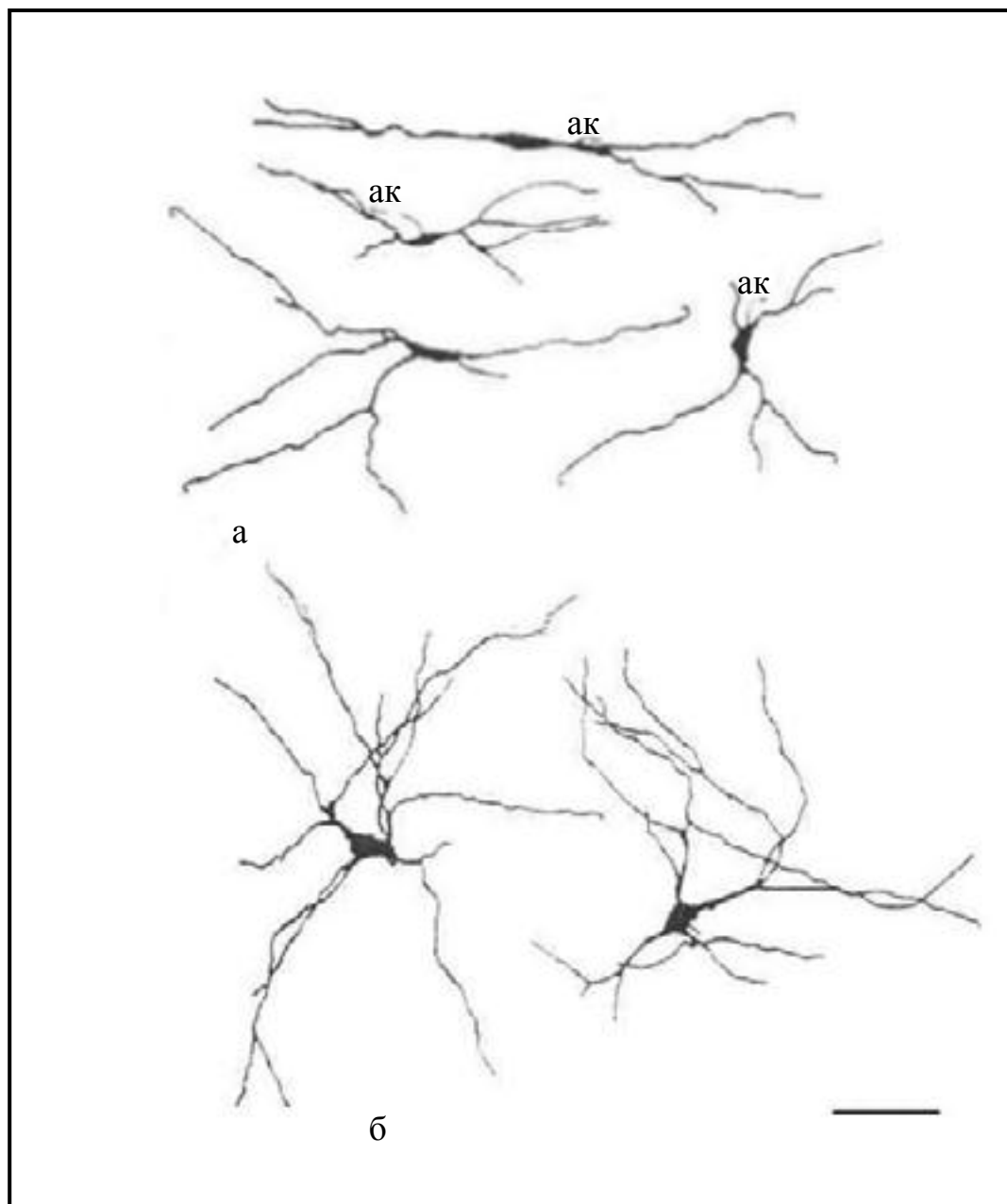


Рис. 40. Мелкие редковетвистые ретикулярные нейроны ядра таламуса человека.

а – нейроны R1s с ветвлением дендритов по типу R1L;

б – нейроны R2s с ветвлением дендритов по типу R2L;

ак – аксон.

Метод Гольджи. Масштаб 100 мкм.

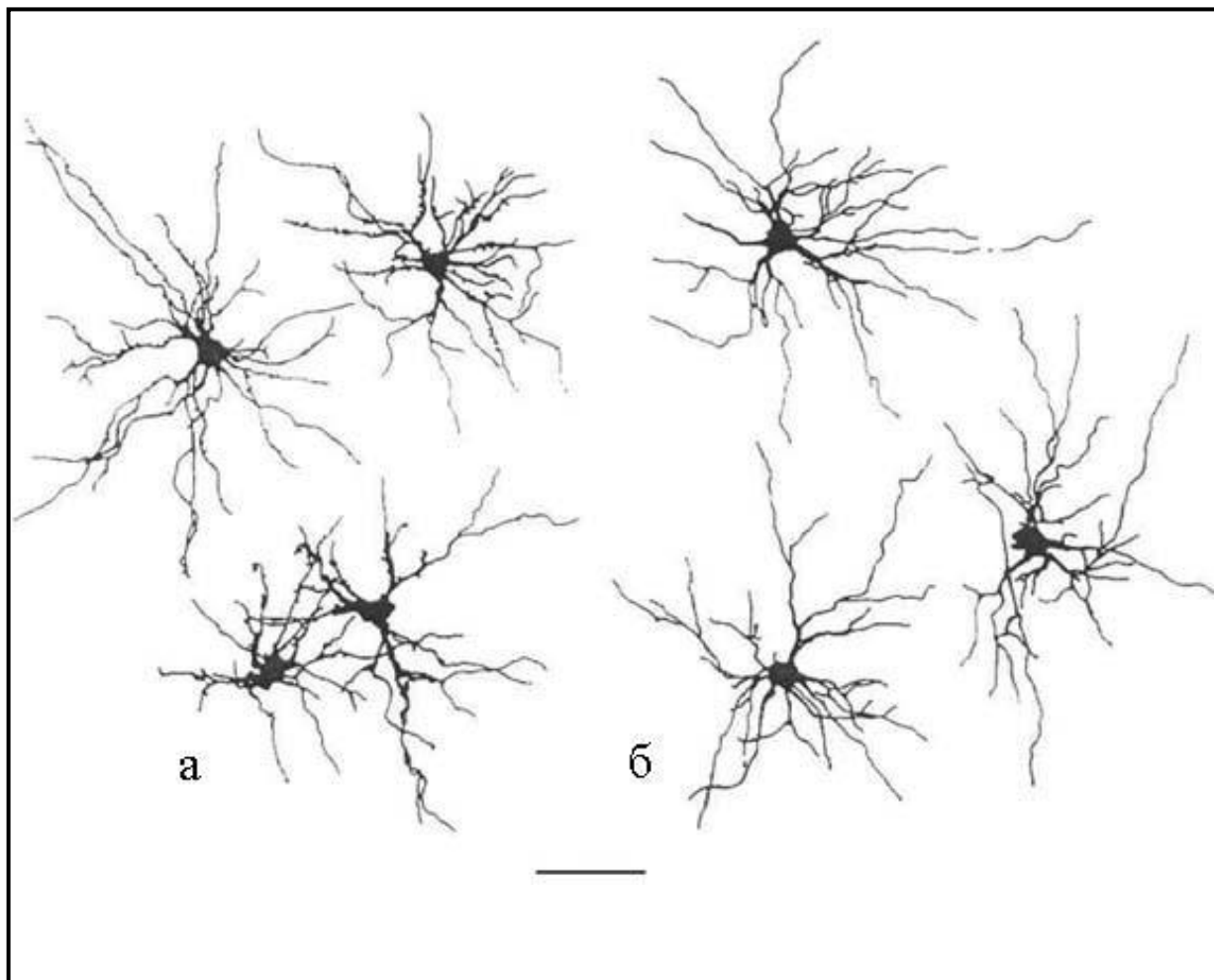
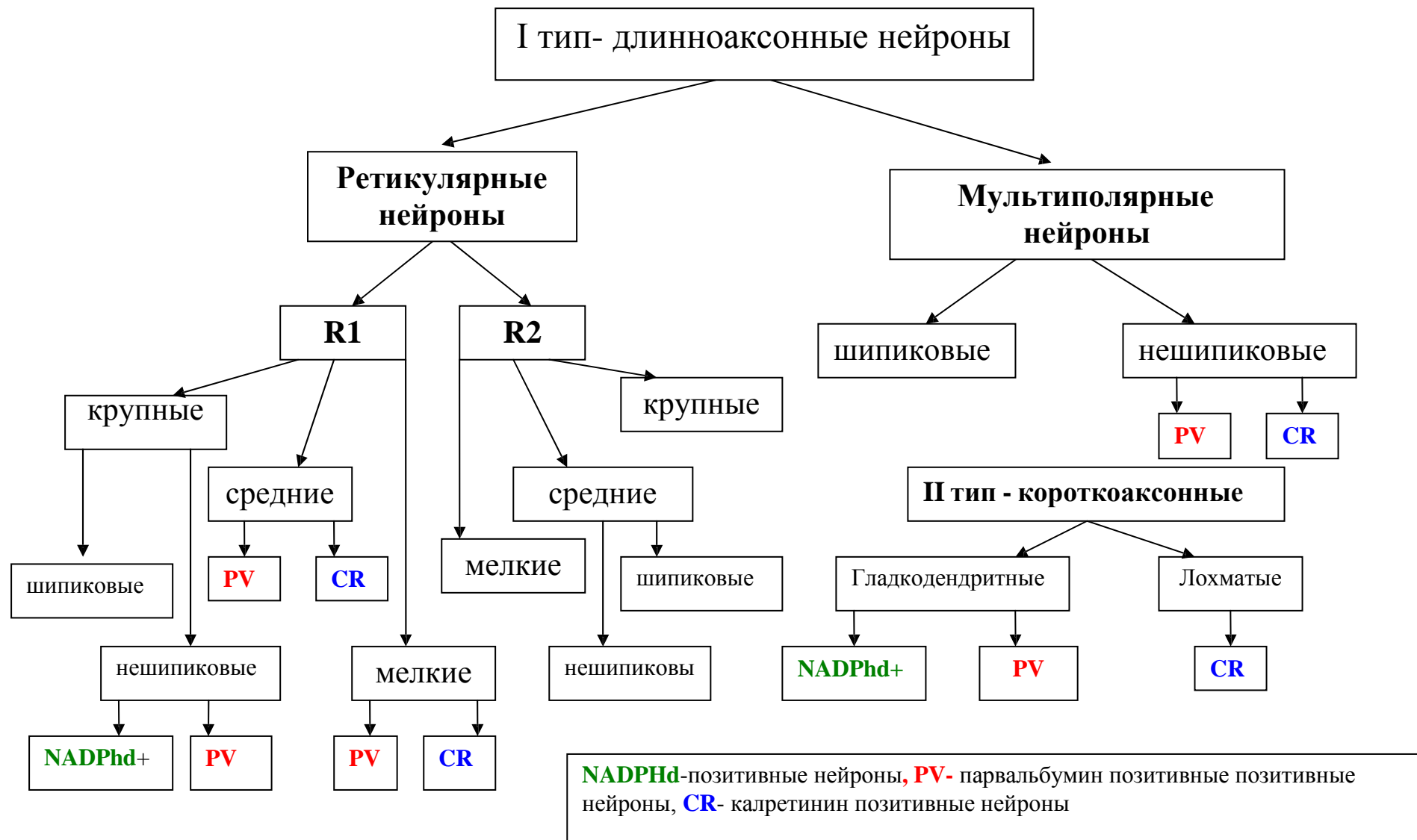


Рис. 41. Густоветвистые (мультиполярные) нейроны ретикулярного ядра таламуса человека.

а – нейроны с шипиками; б – нешипиковые нейроны.

Метод Гольджи. Масштаб: 100 мкм

Классификационная схема 7 нейронов ретикулярного ядра таламуса человека



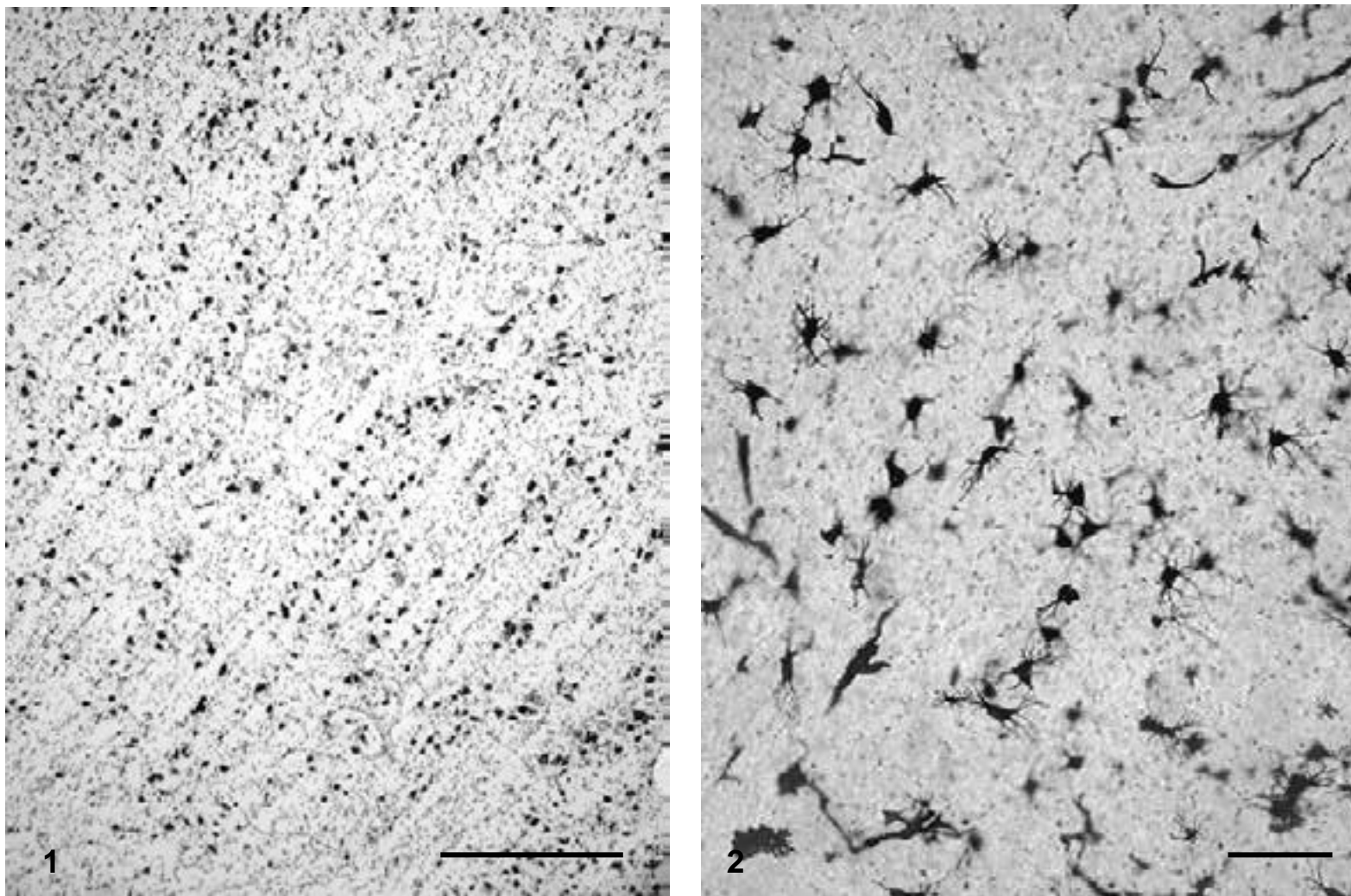


Рис. 42. Цепочечные структурные единицы вентрального латерального ядра таламуса человека. Метод Ниссля (1) и Гольджи (2). Масштаб: 100 мкм.

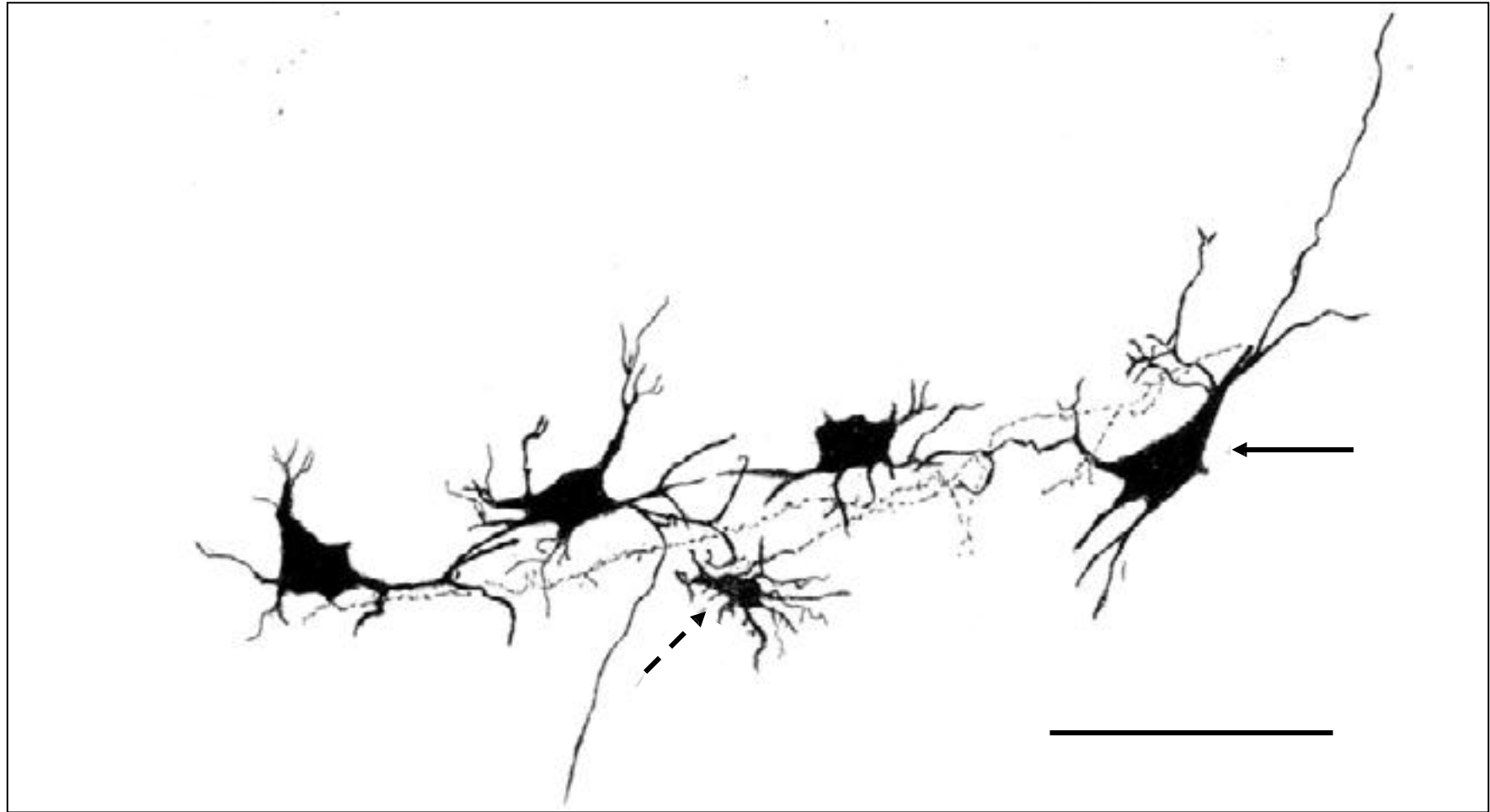


Рис. 43. Первичная структурная единица в виде цепочки, состоящая из 3-х кустовидных нейронов и 1-го древовидного (стрелка). Аксон короткоаксонной «лохмато-дендритной» клетки (пунктирная стрелка) ветвится в пределах дендритов нейронной цепочки.
Метод Гольджи-Брайтенберга. Масштаб: 100 мкм.

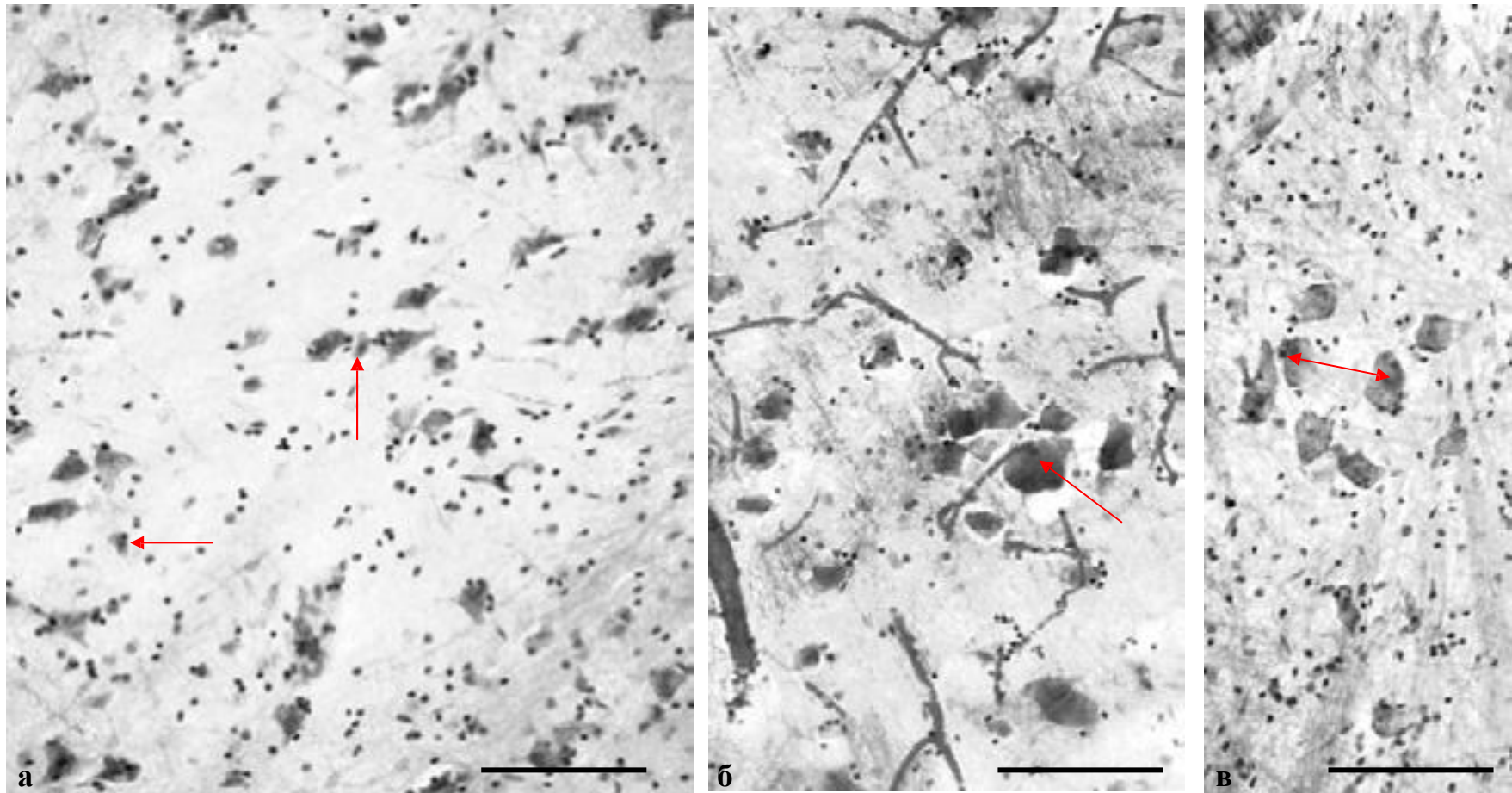


Рис. 44 а, б, в. Первичные групповые структурные единицы – модули из неидентифицированных нейронов. а) включающие мелкие клетки; б) с центральной крупной клеткой; в) с одинаковыми клетками (стрелки). Метод Клювера-Баррера. Масштаб: 100 мкм.

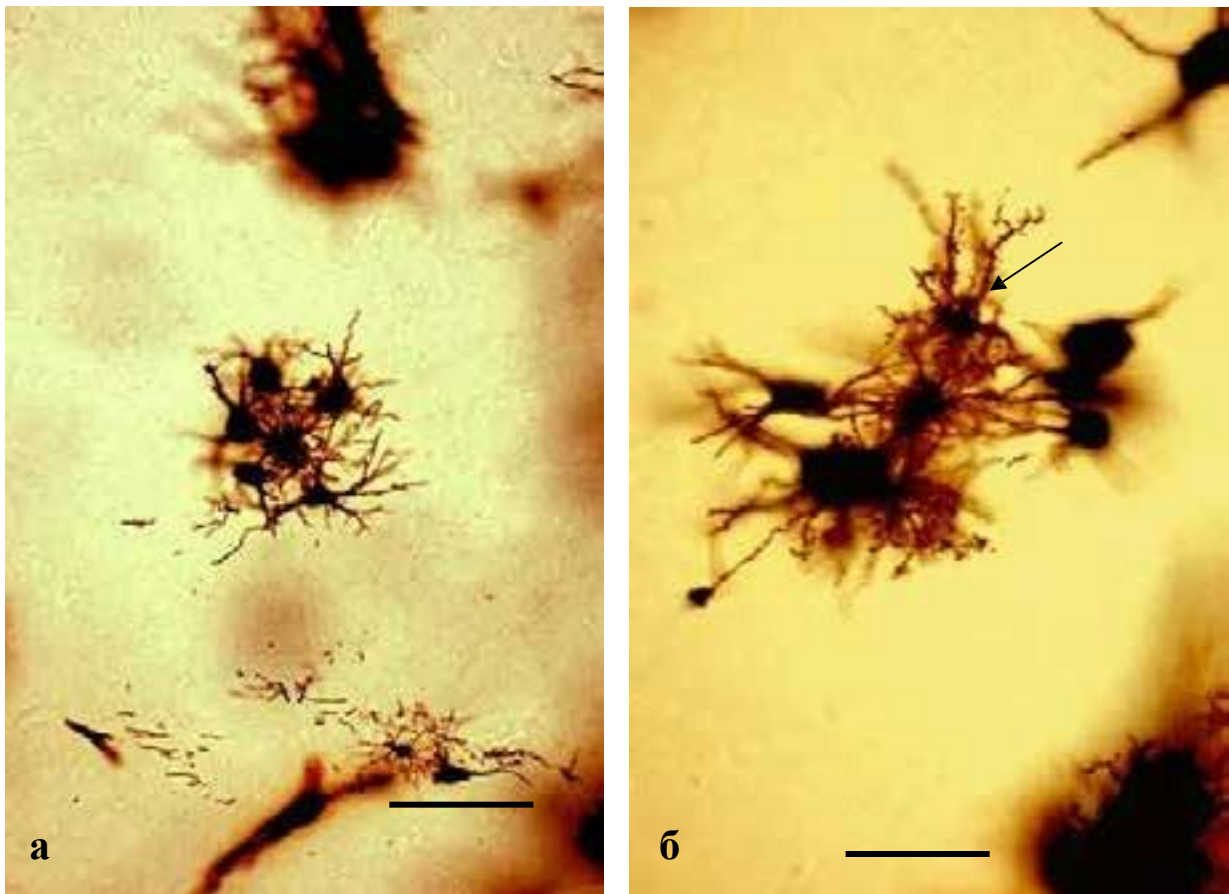
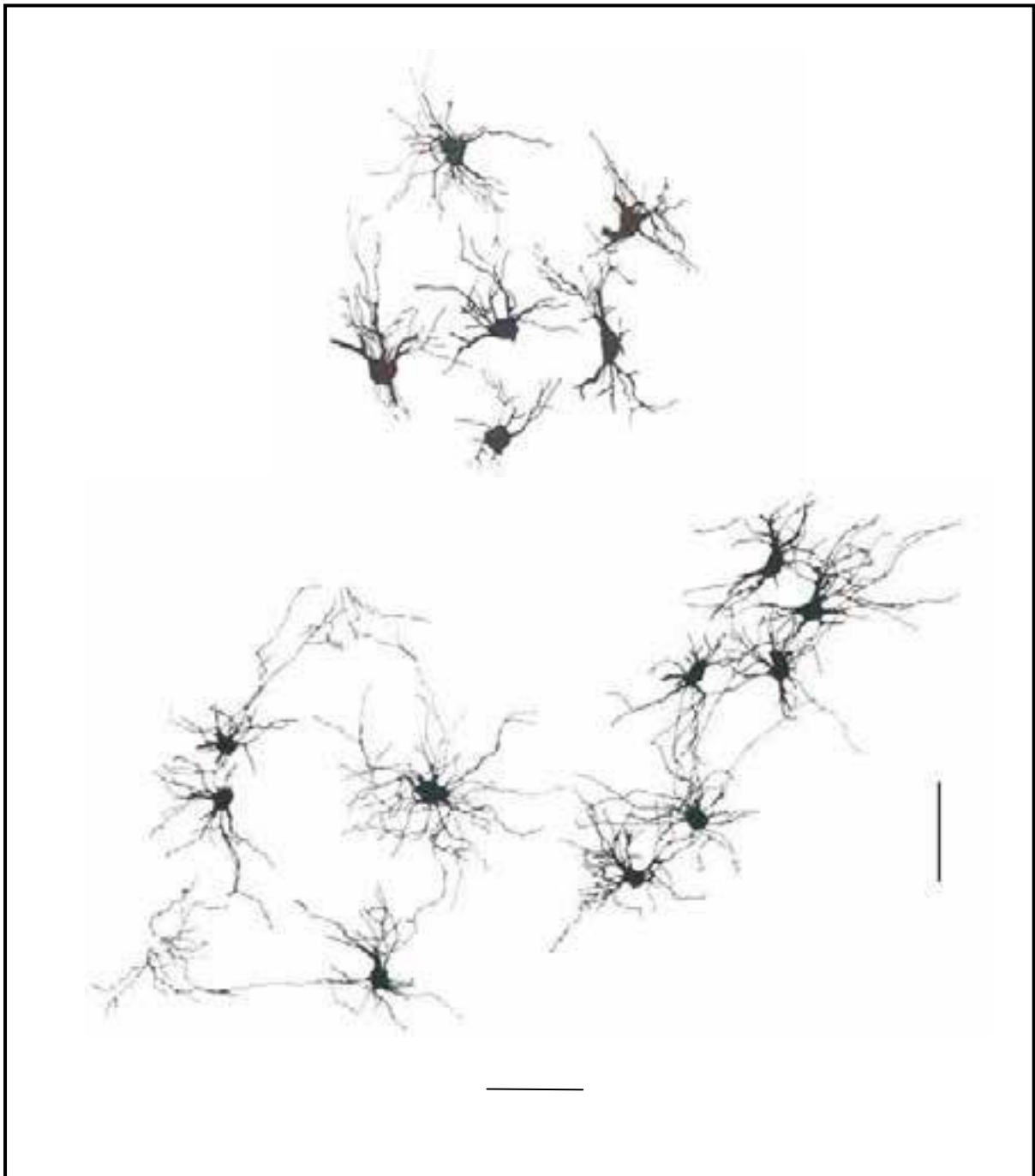
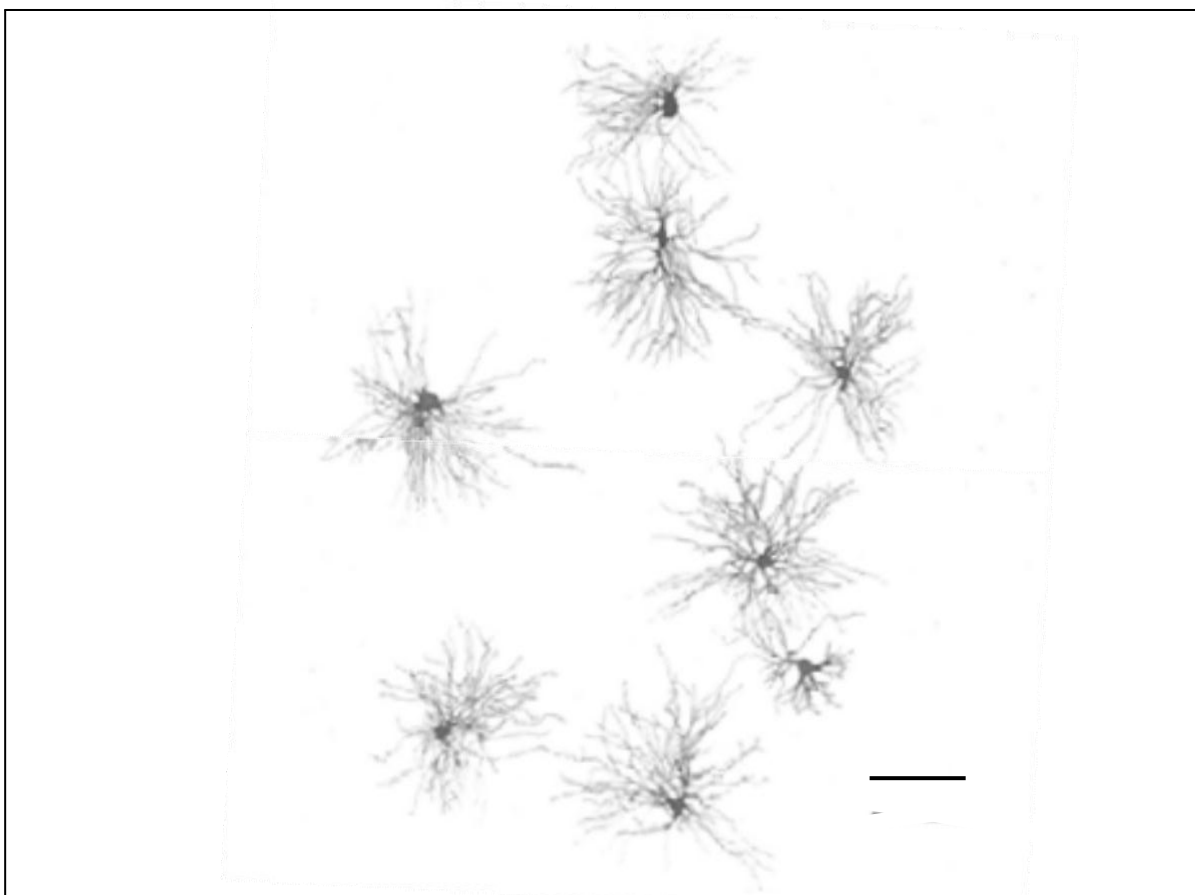
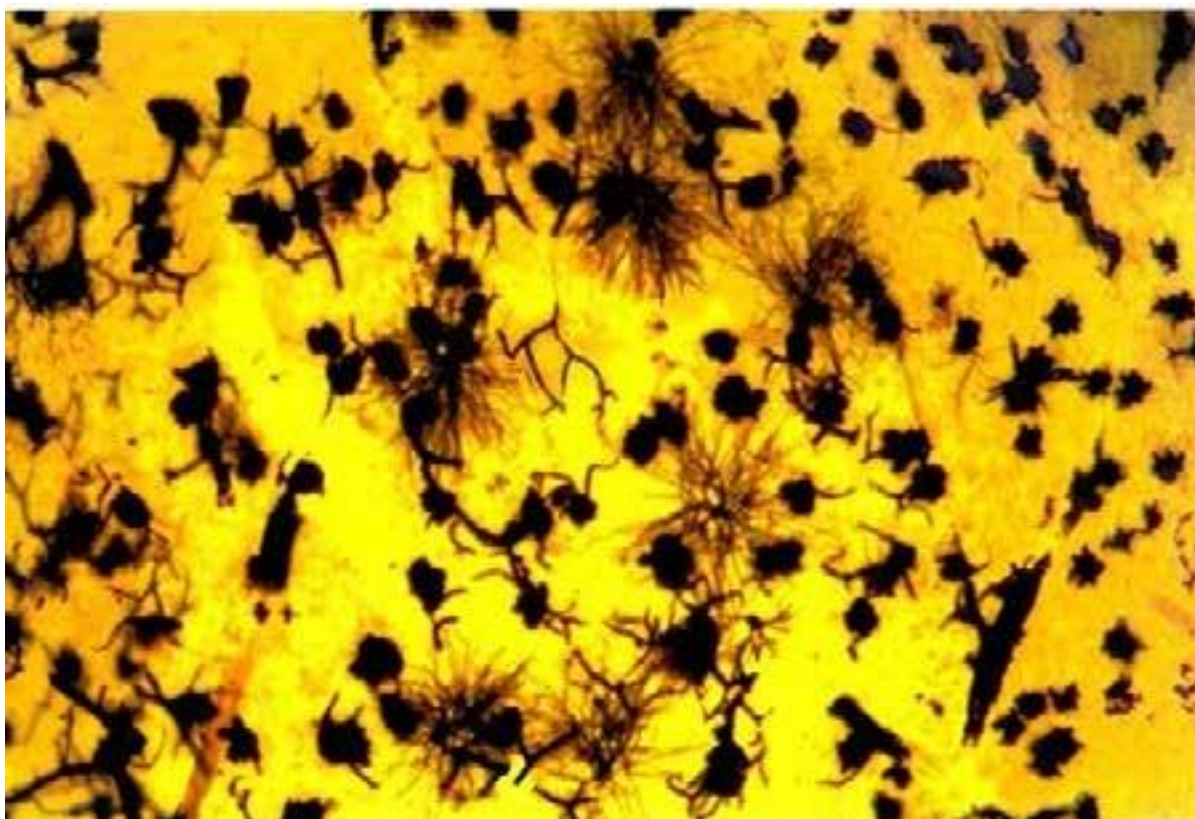


Рис. 45 а-г. Первичные структурные единицы – модули.
а) групповой, образованный кустовидными нейронами;
б) групповой модуль с сателлитной олигодендроглией (стрелка).
Метод Гольджи. Масштаб: 100 мкм.



в) зарисовка первичных структурных модулей, состоящих из средних кустовидных нейронов.
Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб 100 мкм.



г. Групповой модуль вентрального переднего ядра таламуса человека и его зарисовка. Метод Гольджи. Рисовальный аппарат. Масштаб: 100 мкм.

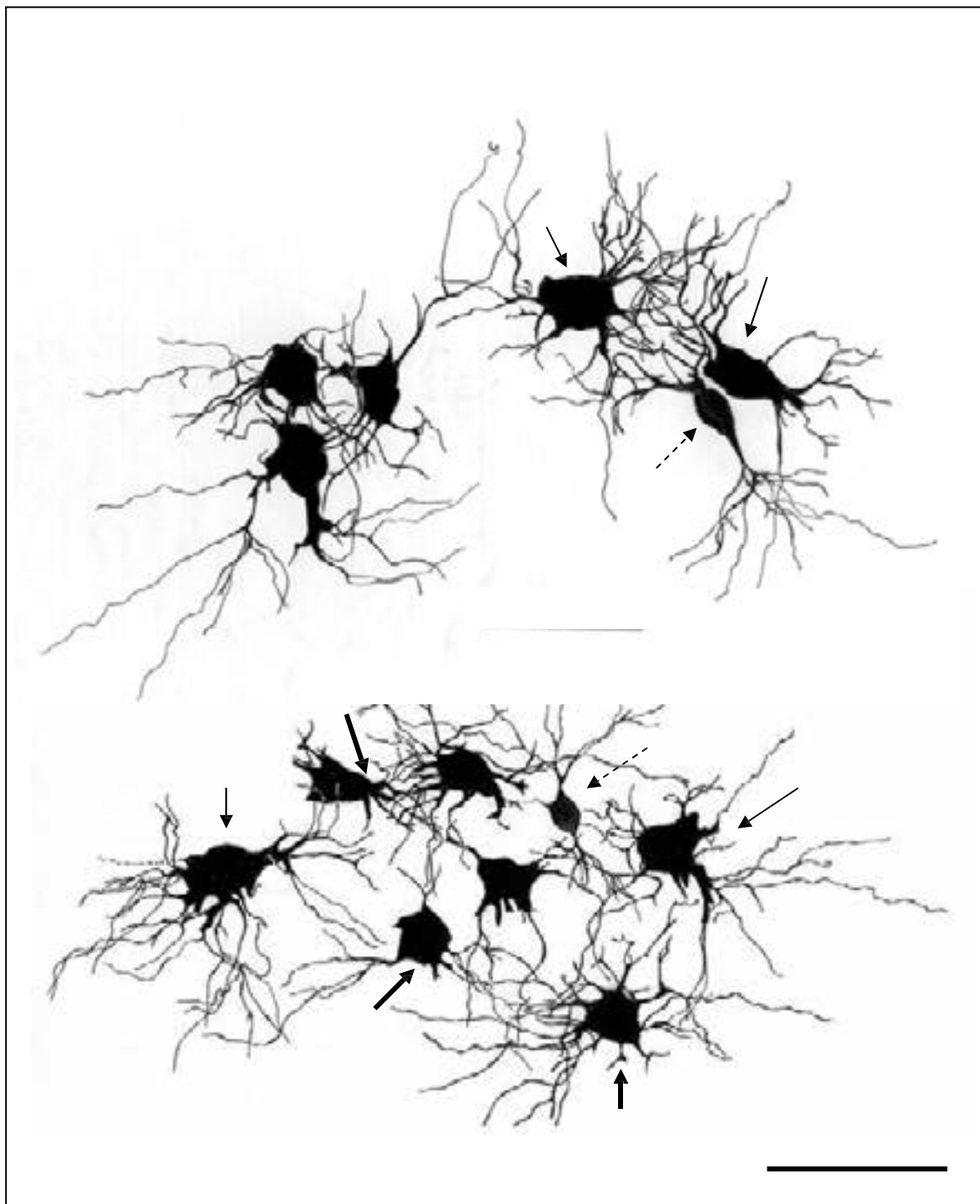
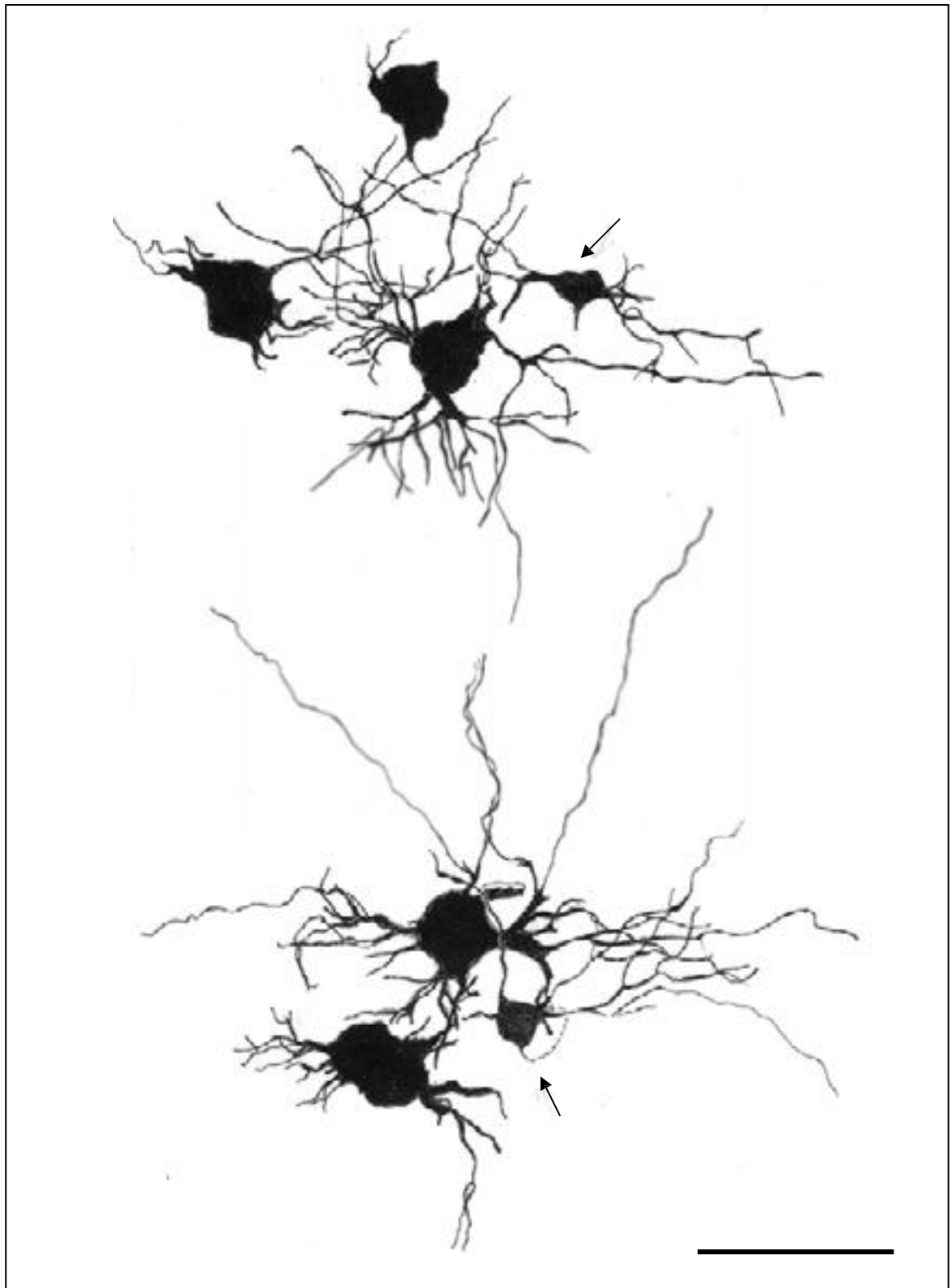


Рис.46 а, б). Зарисовки первичных структурных единиц – модулей.
а) состоящих из кустовидных крупных нейронов (стрелка) и среднего размера (жирная стрелка), а также двухпучковых (пунктирная стрелка).
Метод Гольджи-Брайнтенберг. Рис.апп. Масштаб: 100 мкм.



б). Групповые модули из кустовидных нейронов и двухпучковой (стрелка); кустовидных и гладкодендритной клеток (жирная стрелка).
Метод Гольджи- Брайтенберга. Масштаб: 100 мкм

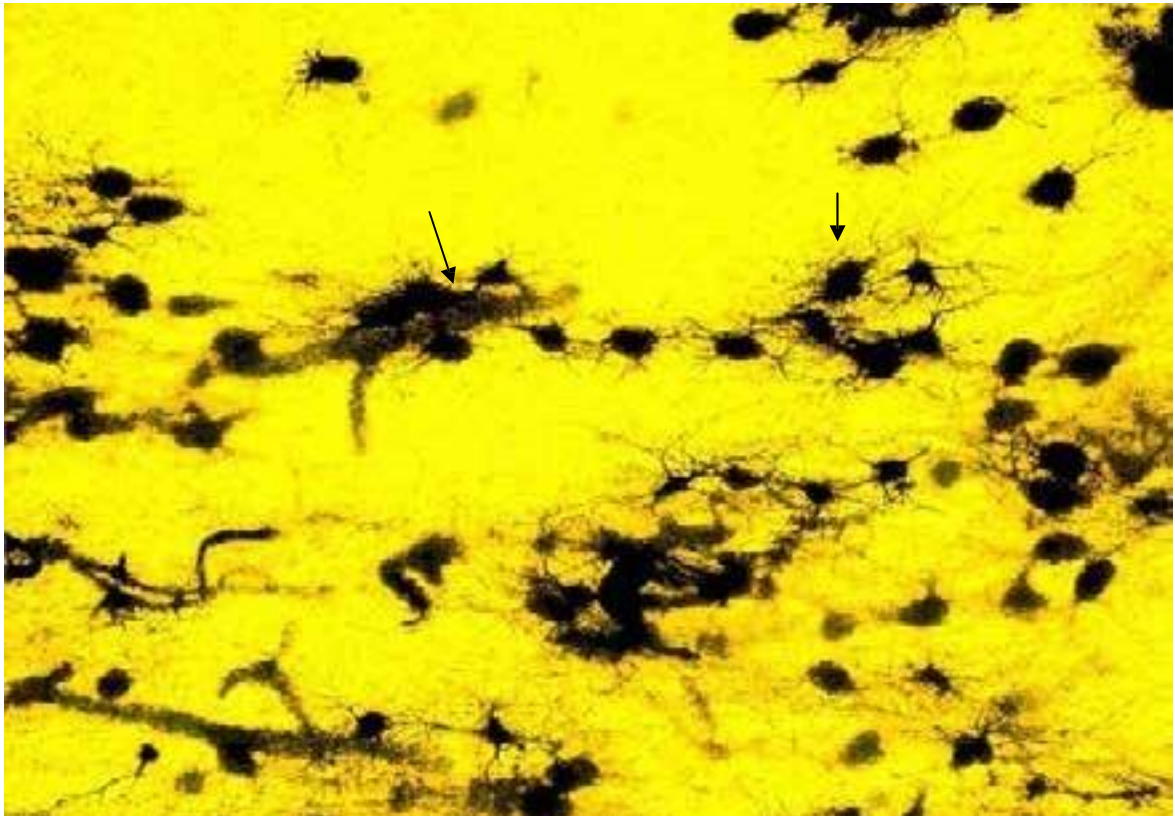


Рис. 47. Два групповых модуля (стрелки) «объединены» цепочкой нейронов (клетки между групповыми модулями).
Метод Гольджи – Брайтенберг. Масштаб: 100 мкм.

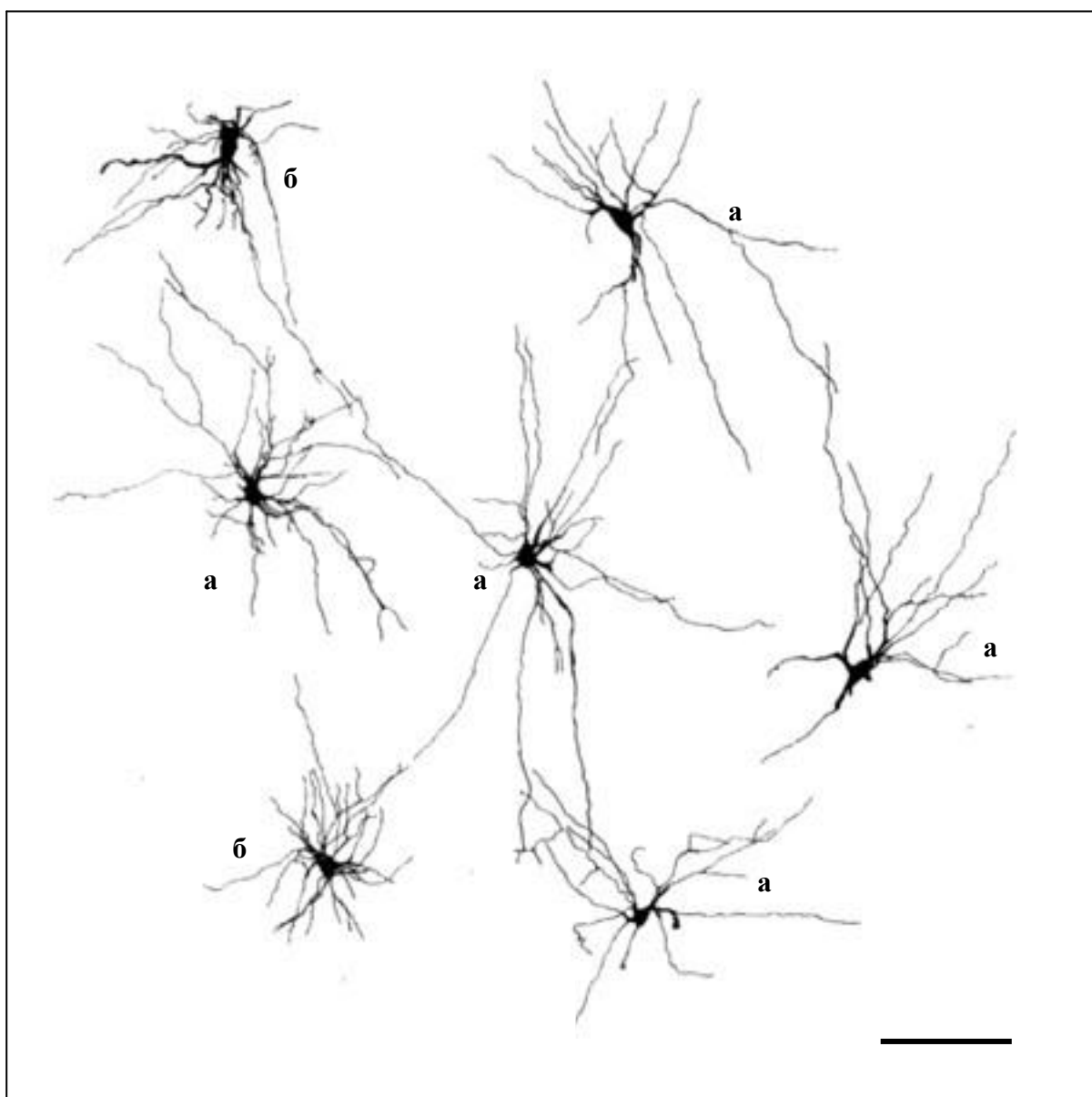


Рис. 48. Групповой модуль, состоящий из древовидных (а) и кустовидных (б) нейронов.

Метод Гольджи. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.



Рис. 49. Сложный групповой модуль (в центре рисунка).
Метод Гольджи-Брайтенберг. Масштаб: 100 мкм.

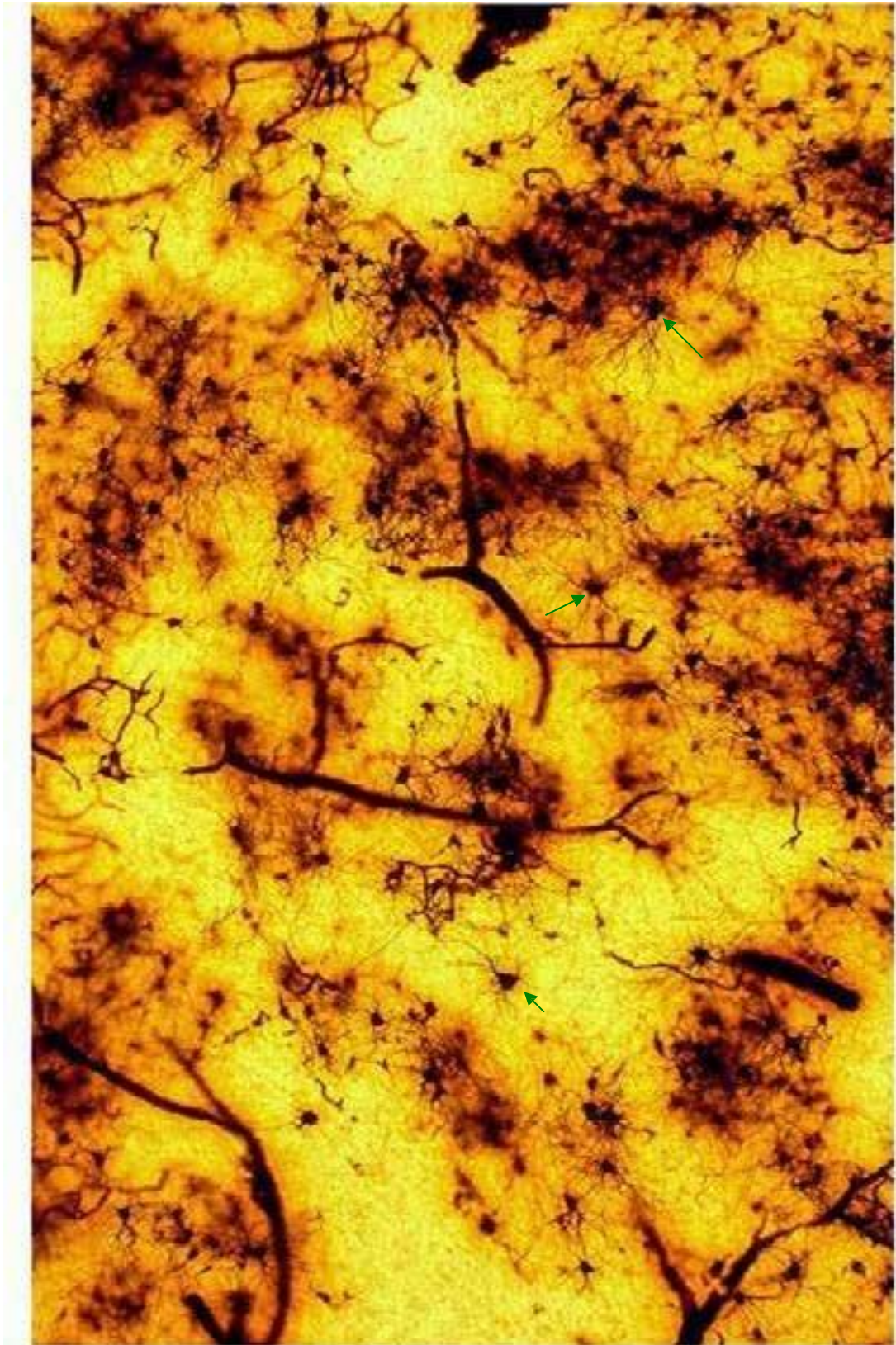
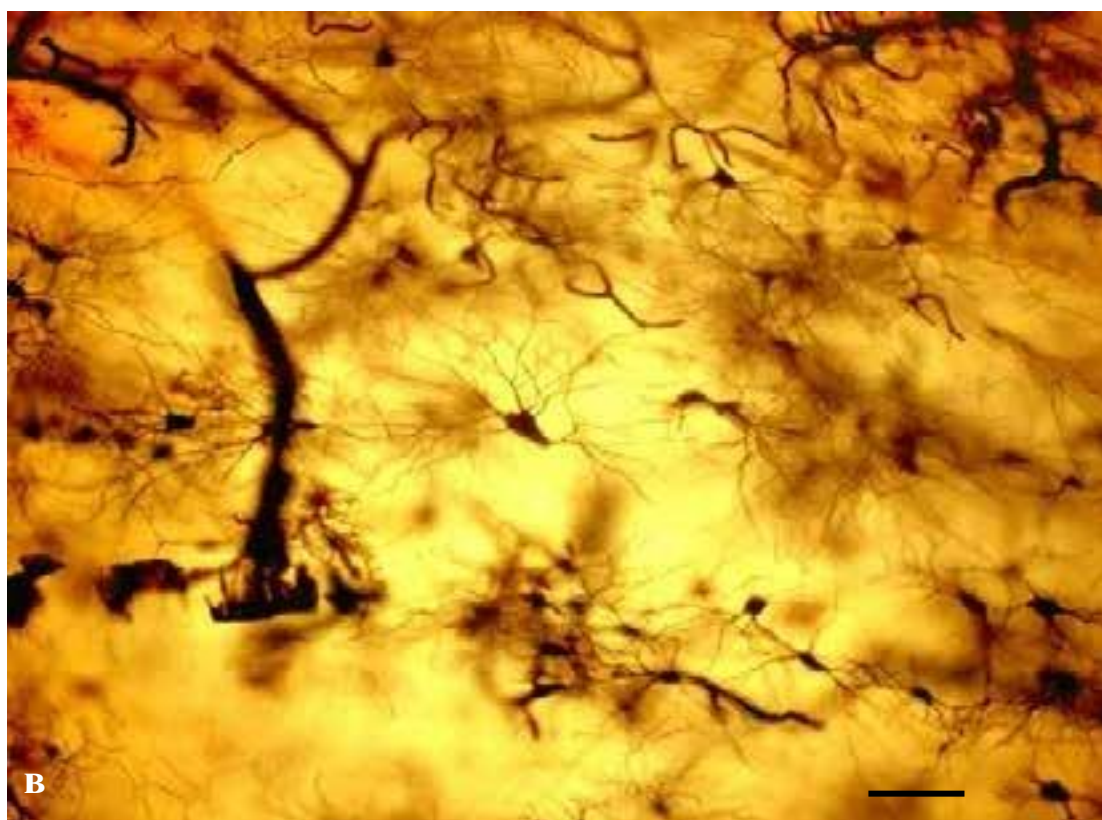
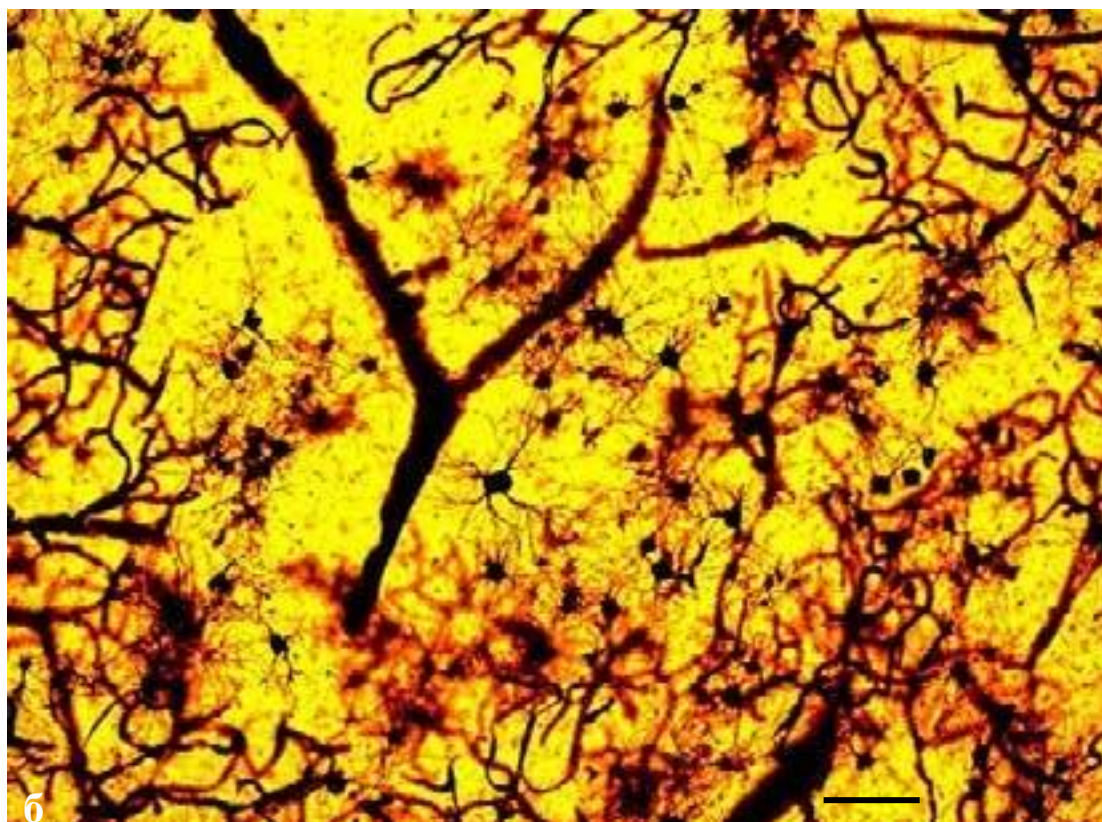


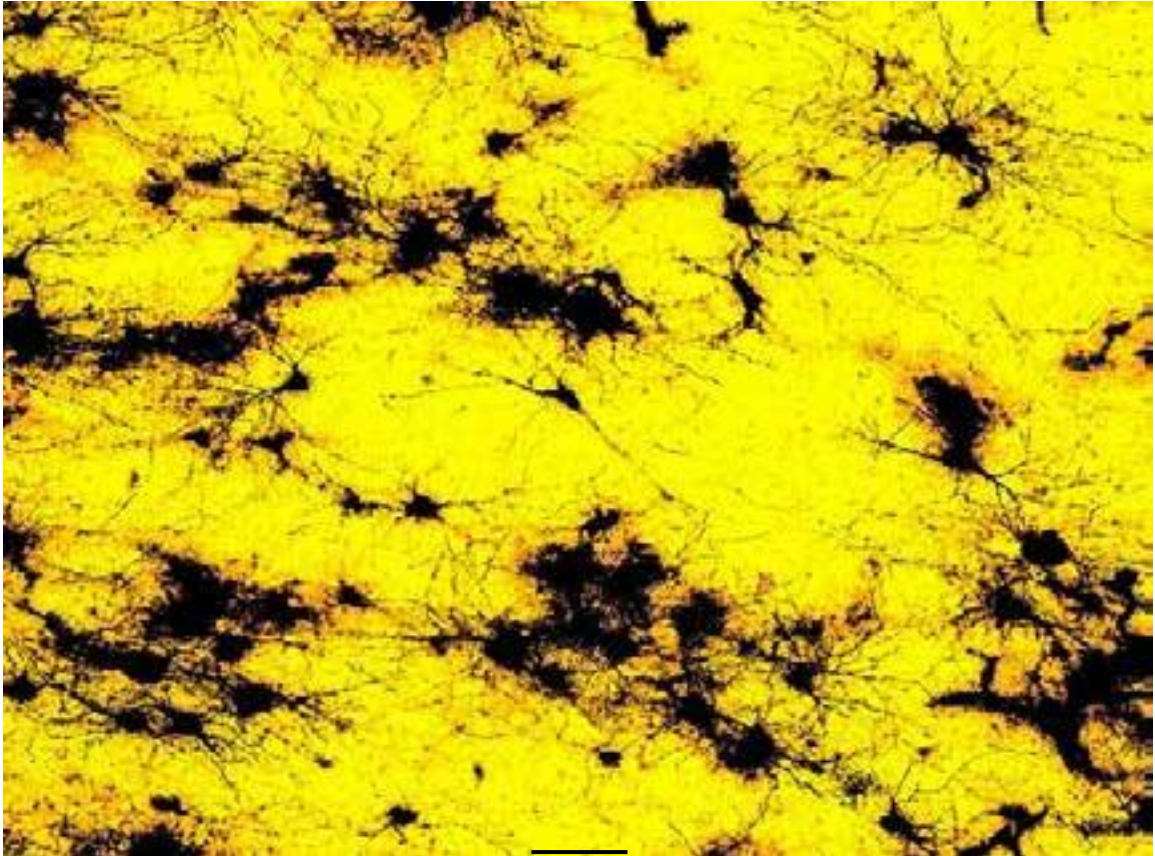
Рис. 50 а-г. Гигантские кустовидные нейроны.

а) Групповые модули нейронов с «объединяющими» гигантскими кустовидными нейронами (стрелки).

Метод Гольджи-Брайтенберг. Масштаб: 400 мкм.



б, в. «Объединяющие» гигантские кустовидные нейроны (в центре) при большем увеличении, дотягивающиеся своими дендритами до близ стоящих групп нейронов.
Метод Гольджи. Масштаб: 100 мкм.



г. Ретикулярный нейрон (в центре), «объединяющий» расположенные рядом клеточные модули.

Метод Гольджи – Брайтенберг. Масштаб: 100 мкм.

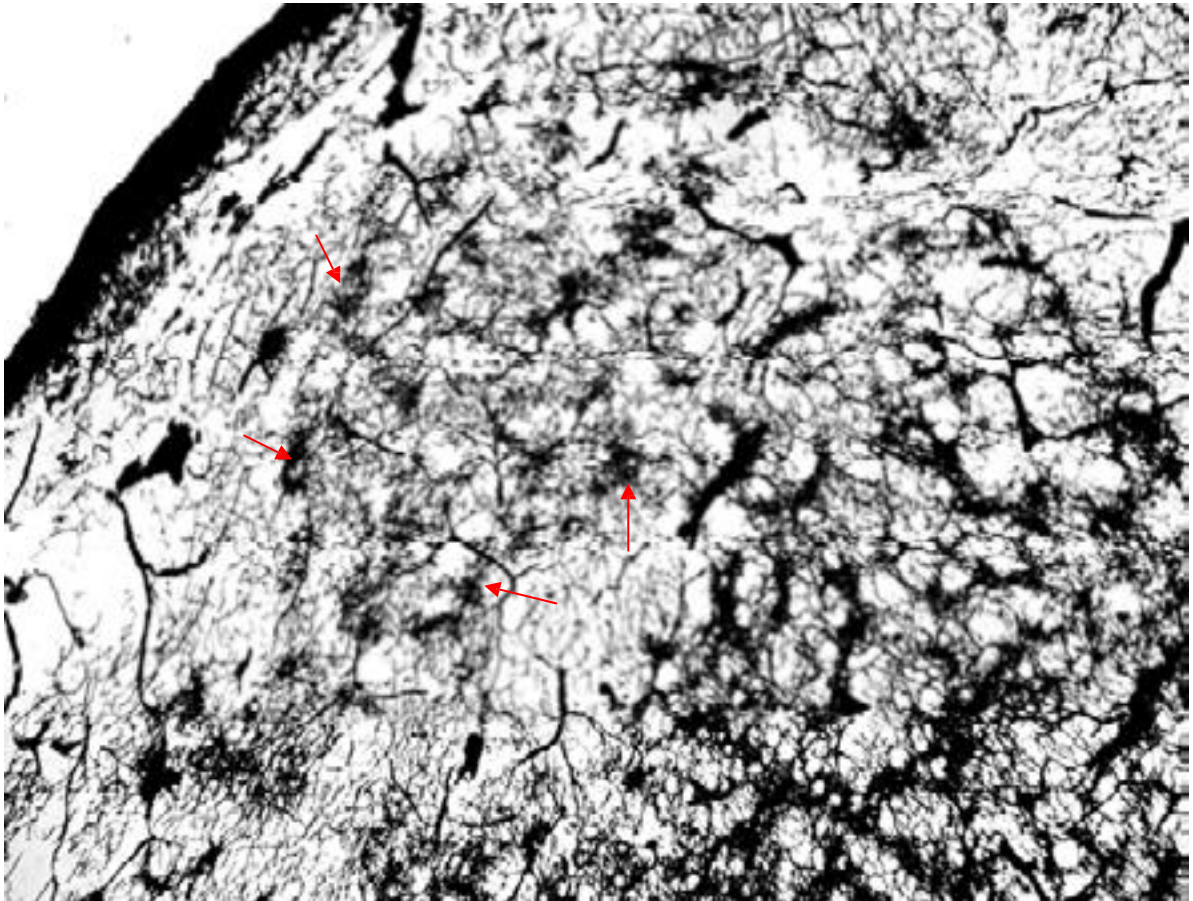


Рис. 51. Вентральное переднее ядро таламуса человека, окрашенное методом Гольджи-Брайтенберг. Укрупненные образования из первичных структурных модулей (стрелки). Масштаб: 1000 мкм.

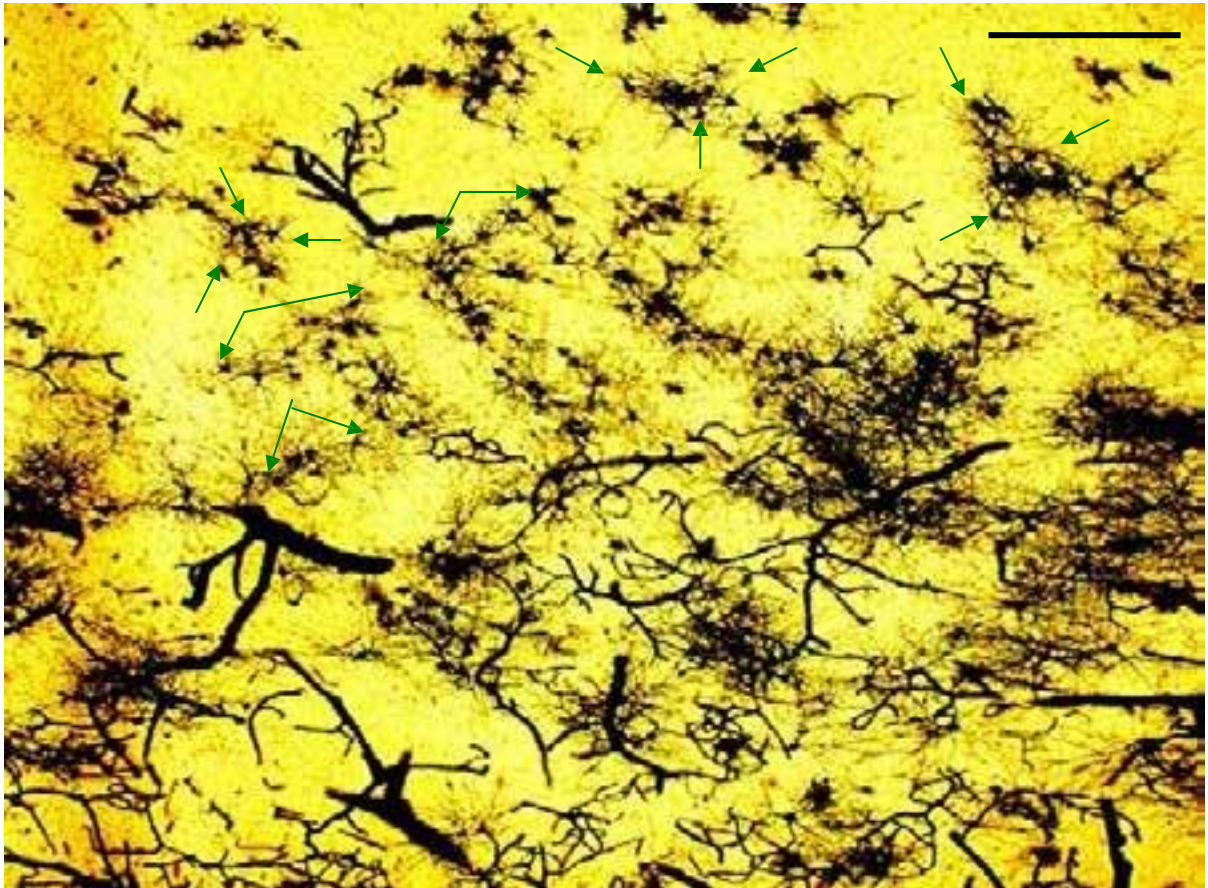
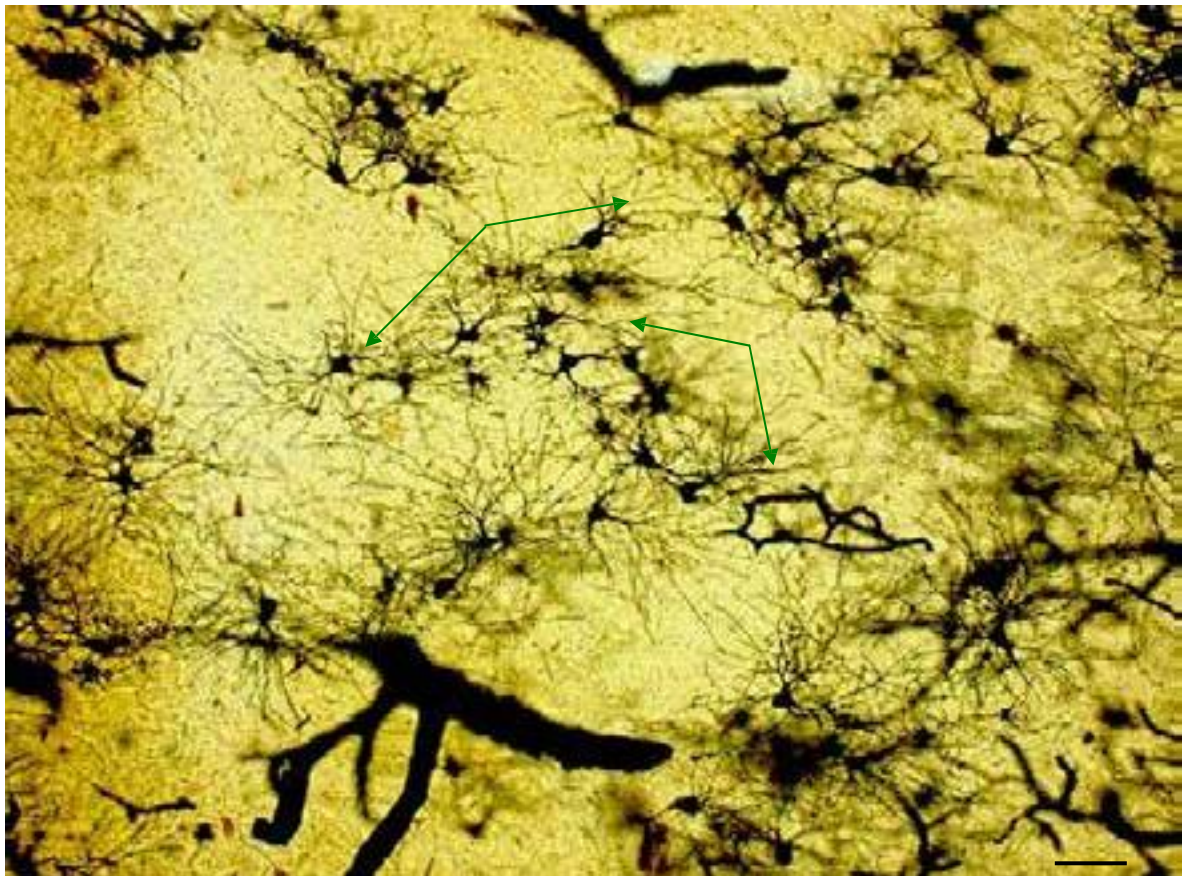


Рис. 52 а, б. Первичные структурные единицы - модули.
а) Групповые (стрелки) и цепочечные (угловые стрелки) модули.
Метод Гольджи-Брайтенберг. Масштаб: 500 мкм.



б. Цепочечные модули из кустовидных нейронов (угловые стрелки) при большем увеличении.

Метод Гольджи-Брайтенберг. Масштаб: 100 мкм.

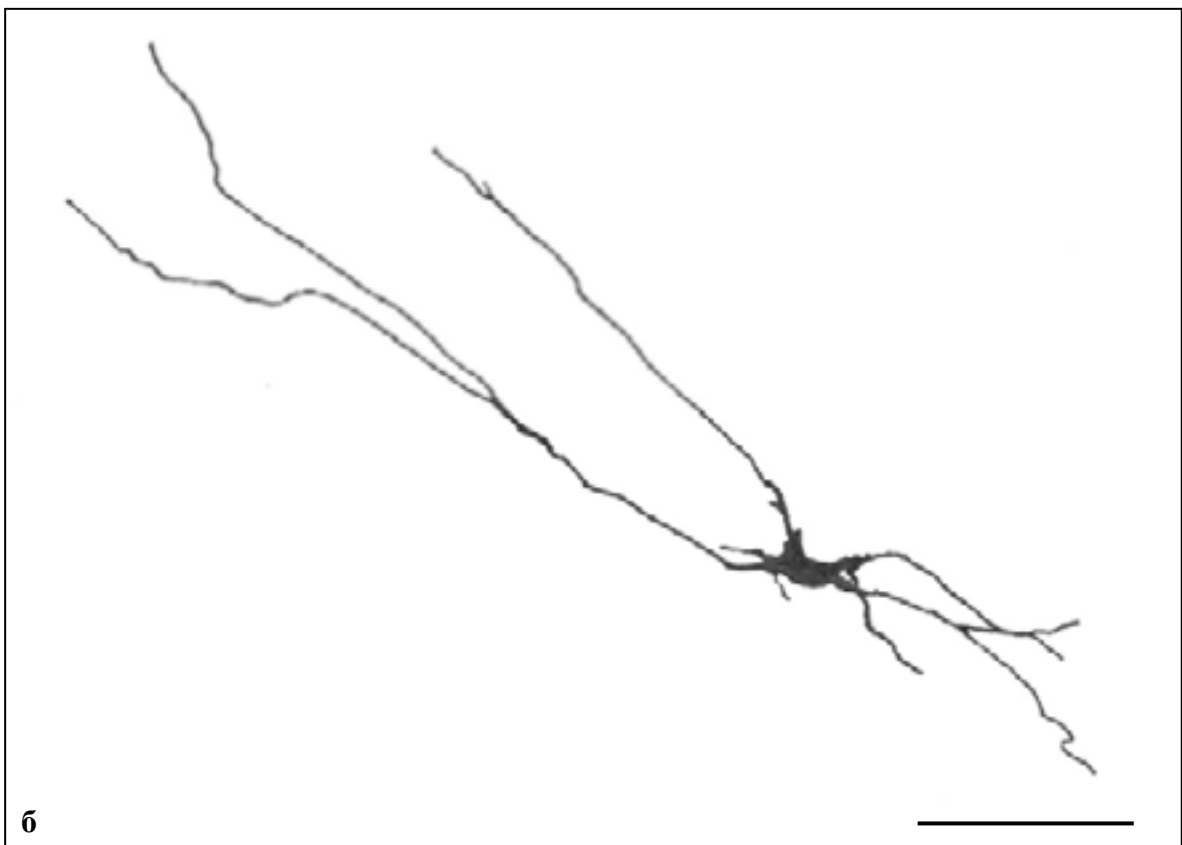
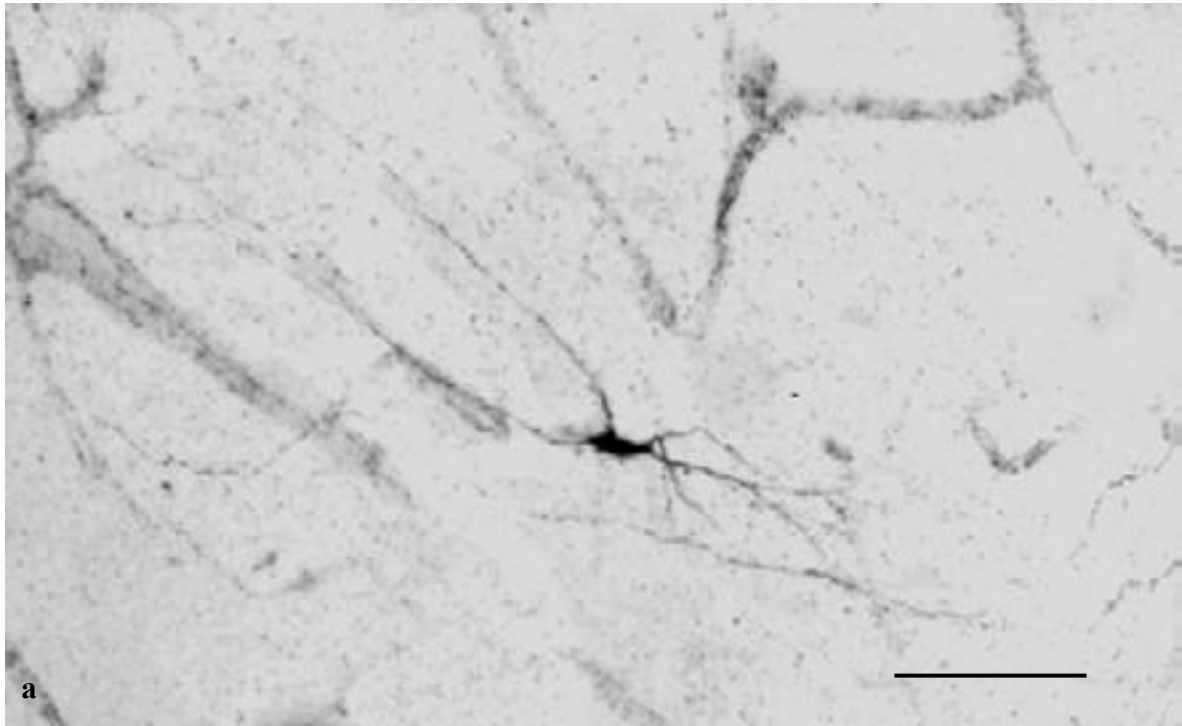


Рис. 53. Длинноаксонный NADPh-d позитивный ретикулярный нейрон вентрального переднего ядра таламуса человека (а); зарисовка этого нейрона (б). Рисовальный аппарат. Гистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

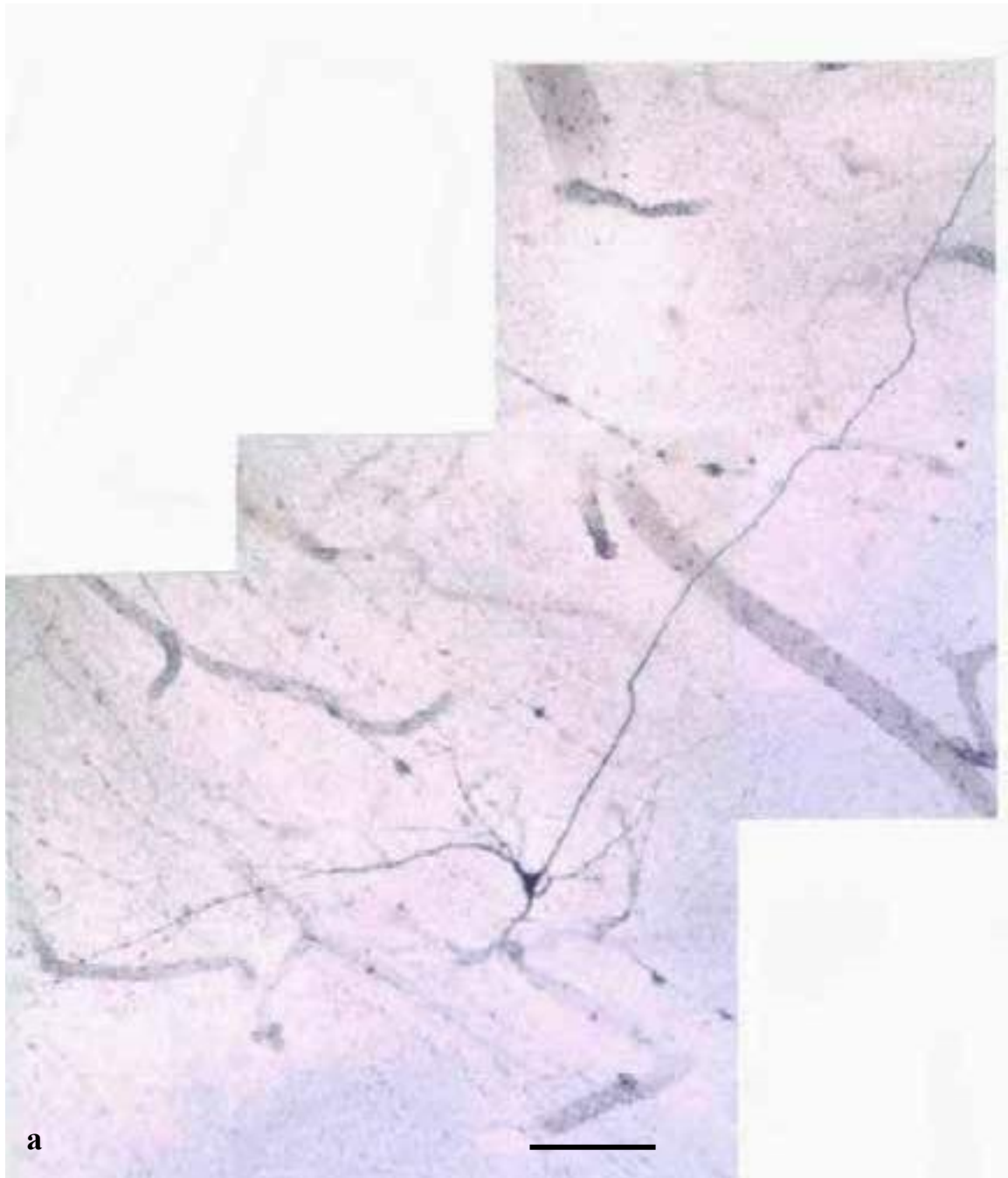
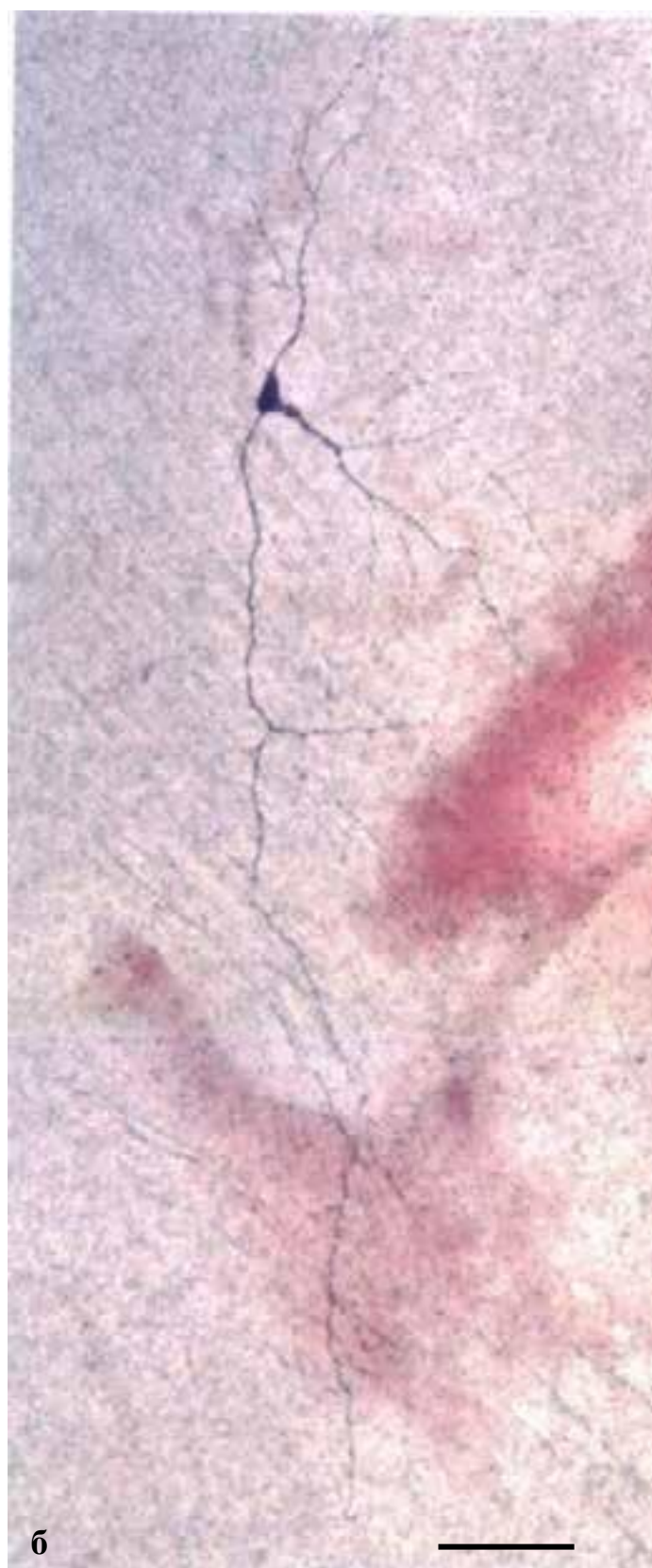


Рис. 54 а, б. а) NADPh-d позитивные ретикулярные нейроны вентрального латерального ядра таламуса человека.
Гистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.



б. Дендриты NADPh-d позитивного ретикулярного нейрона вентрального латерального ядра расположены перпендикулярно волокнам, входящим (выходящим) из внутренней капсулы
Гистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

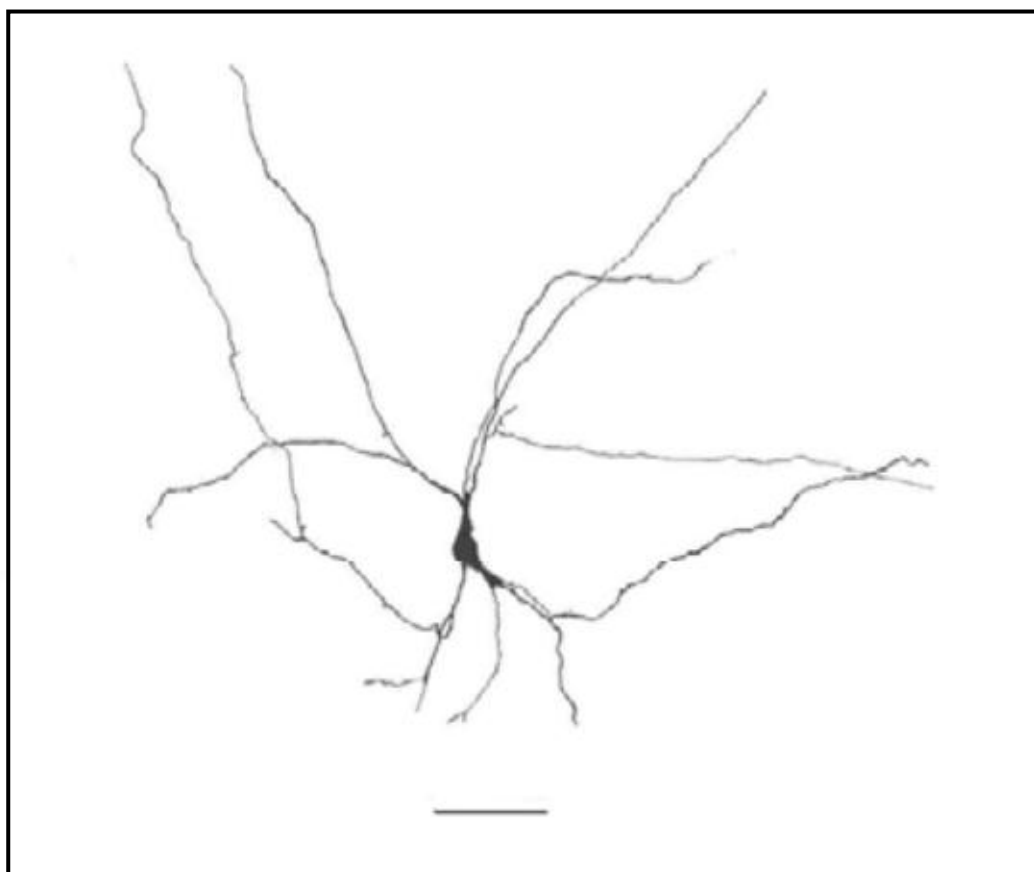


Рис. 55. NADPH-d позитивный длинноаксонный ретикулярный нейрон I типа медиодорсального ядра.

Гистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

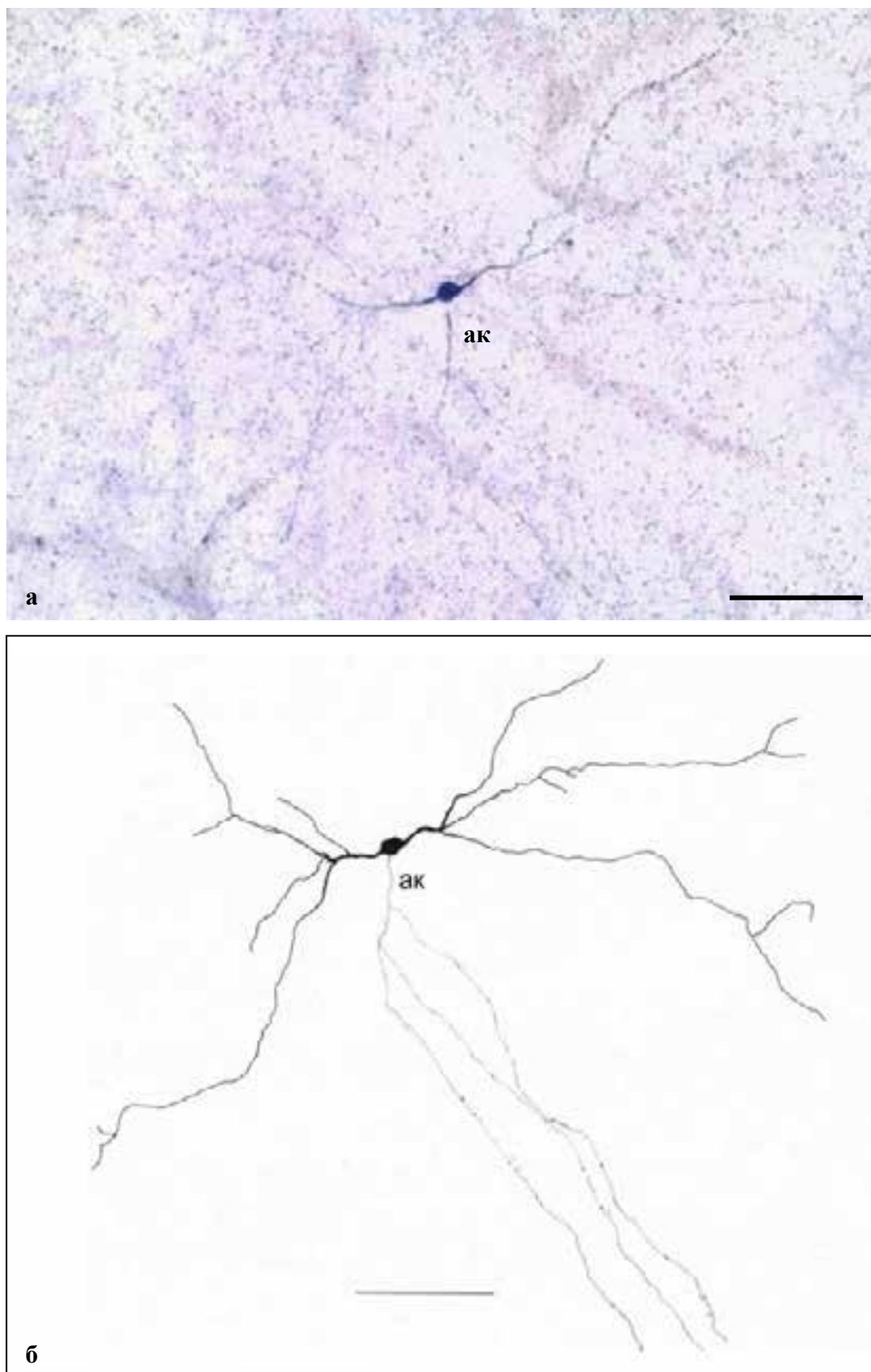


Рис. 56. NADPh-d позитивный нейрон переднего вентрального ядра таламуса человека - (а); ак- аксон. б) зарисовка этой же клетки. Гистохимический метод. Рисовательный аппарат. Масштаб: 100 мкм.

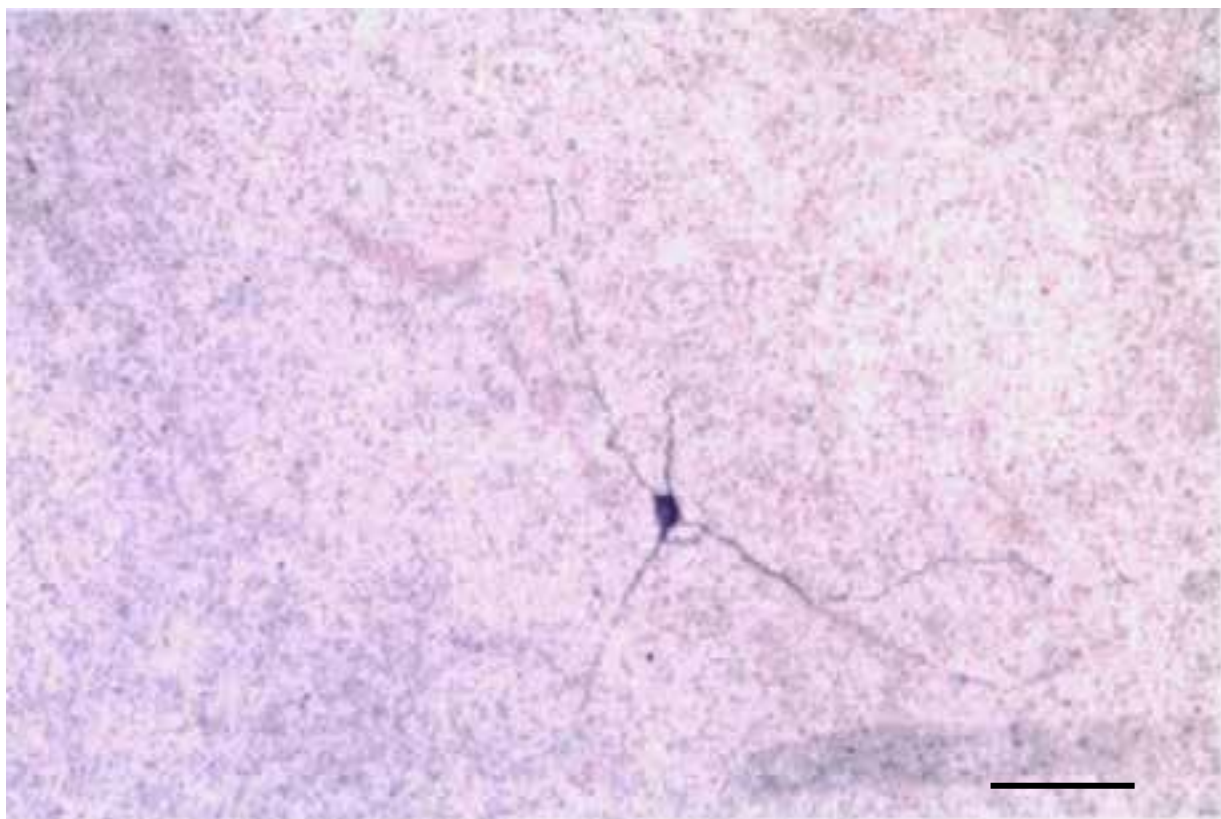


Рис. 57. NADPh-d позитивный нейрон переднего медиального (антеромедиального) ядра таламуса человека. Гистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

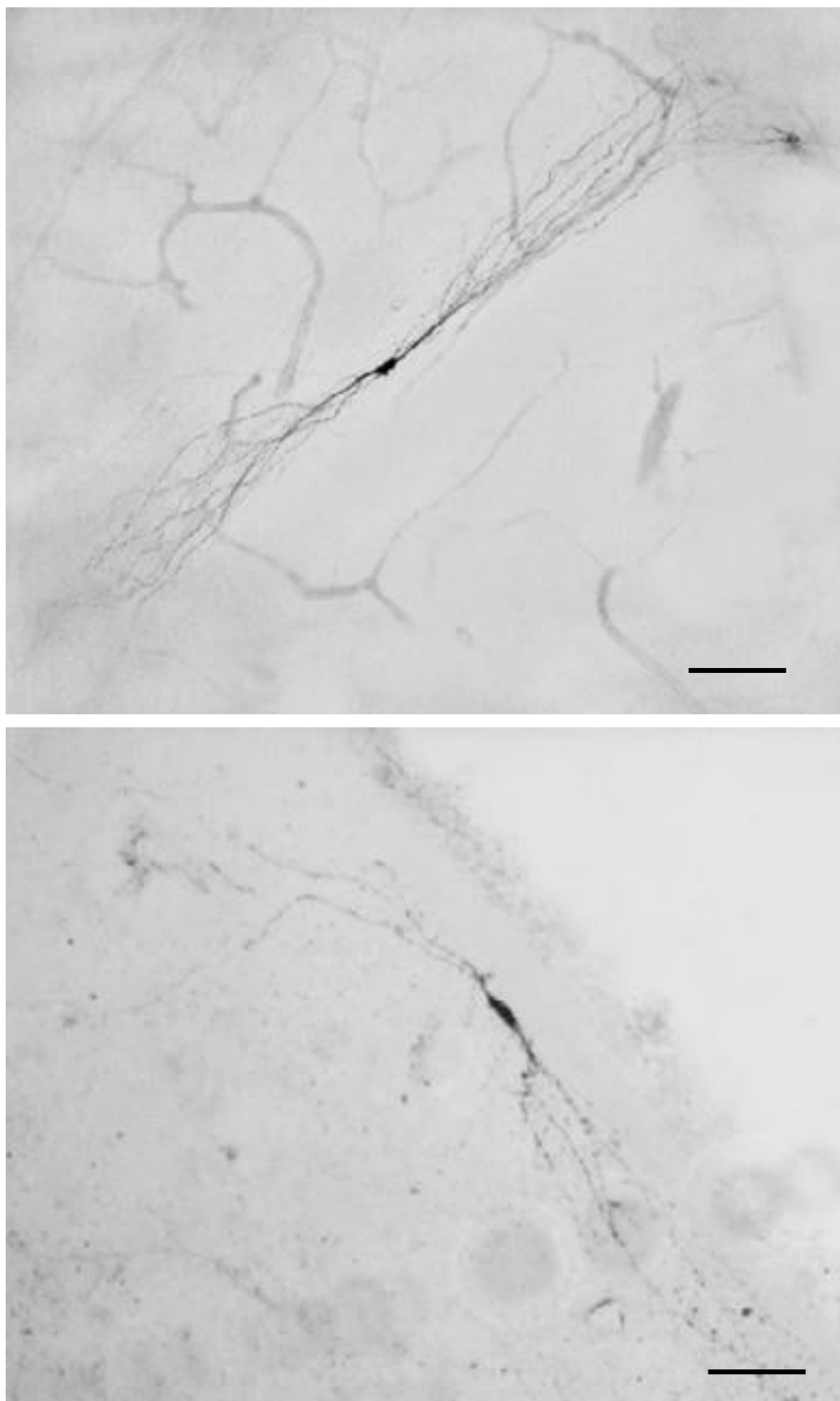


Рис. 58. NADPh-d позитивные ретикулярные нейроны переднего дорсального (антеродорсального) ядра таламуса человека. Гистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

**Сравнительные параметры редковетвистых нейронов
с редковетвистыми NADPh-d – позитивными и густоветвистыми нейронами**

Таблица 1

Метод Гольджи

	Ac	Ad	Nds	Lds (мкм)	D	Er	R (мкм)	Qd	Scl (мкм²)
Густоветвистые основные проекционные	83,3	10,2	834	8186	8,8	24	250	53	807
Редковетвистые (ретикулярные)	10,4	3,1	192	1798	3,8	28,3	357	105	518

Таблица 2

NADPh-d+

	Ac	Ad	Nds	Lds (мкм)	D	Er	R (мкм)	Qd	Scl (мкм²)
Густоветвистые основные проекционные	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Редковетвистые (ретикулярные)	12,9	4,3	178	2286	3,1	29,7	371	93	559

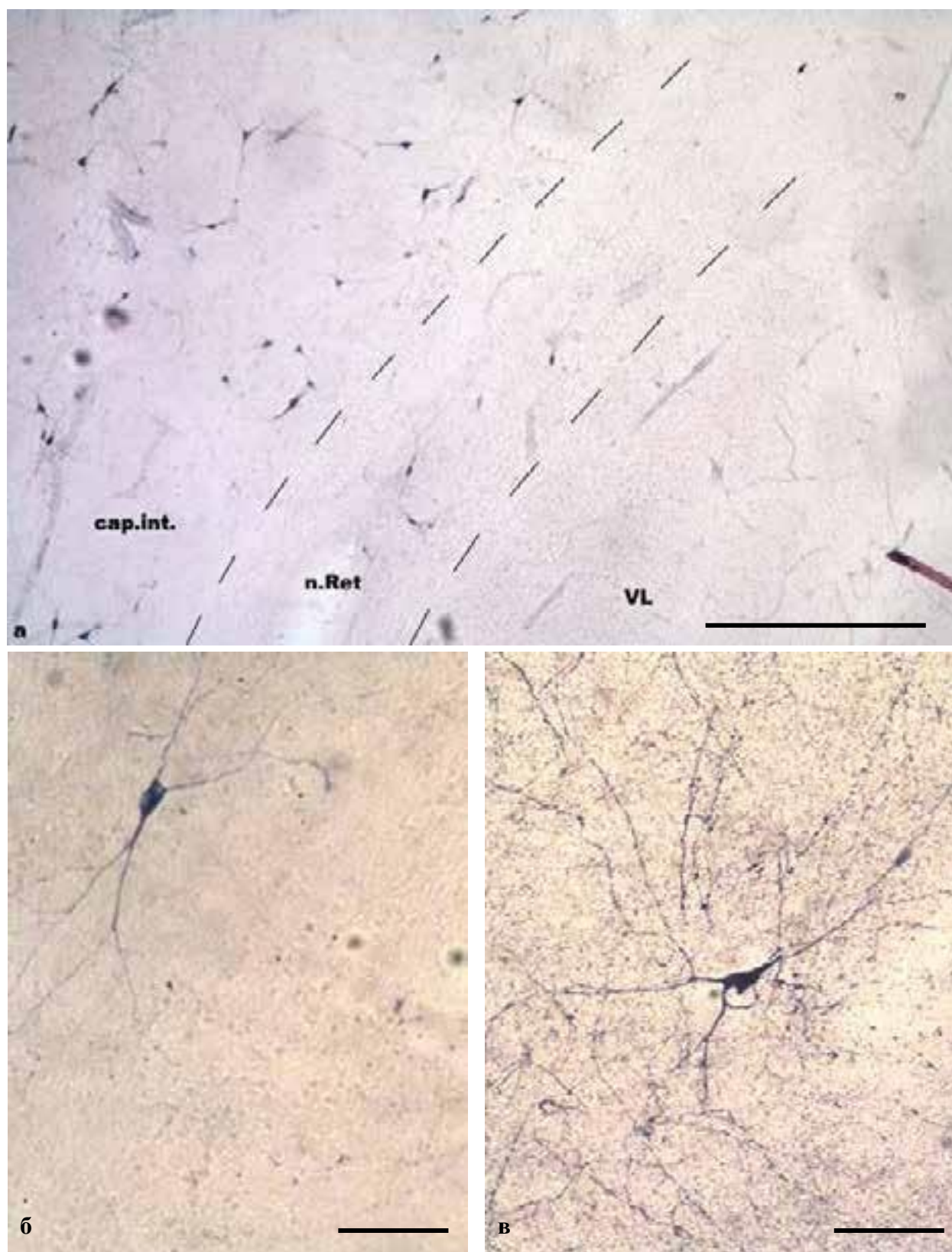


Рис. 59. NADPh-d позитивные нейроны вентрального таламуса человека. cap.int.- внутренняя капсула; n.Ret – ретикулярное ядро; пунктир – границы ядра; VL – вентральное латеральное ядро. а) NADPh-d позитивные нейроны ретикулярного ядра при малом увеличении; б, в) при большем увеличении. Гистохимический метод. Масштаб: а) 500 мкм; б, в) 100 мкм.

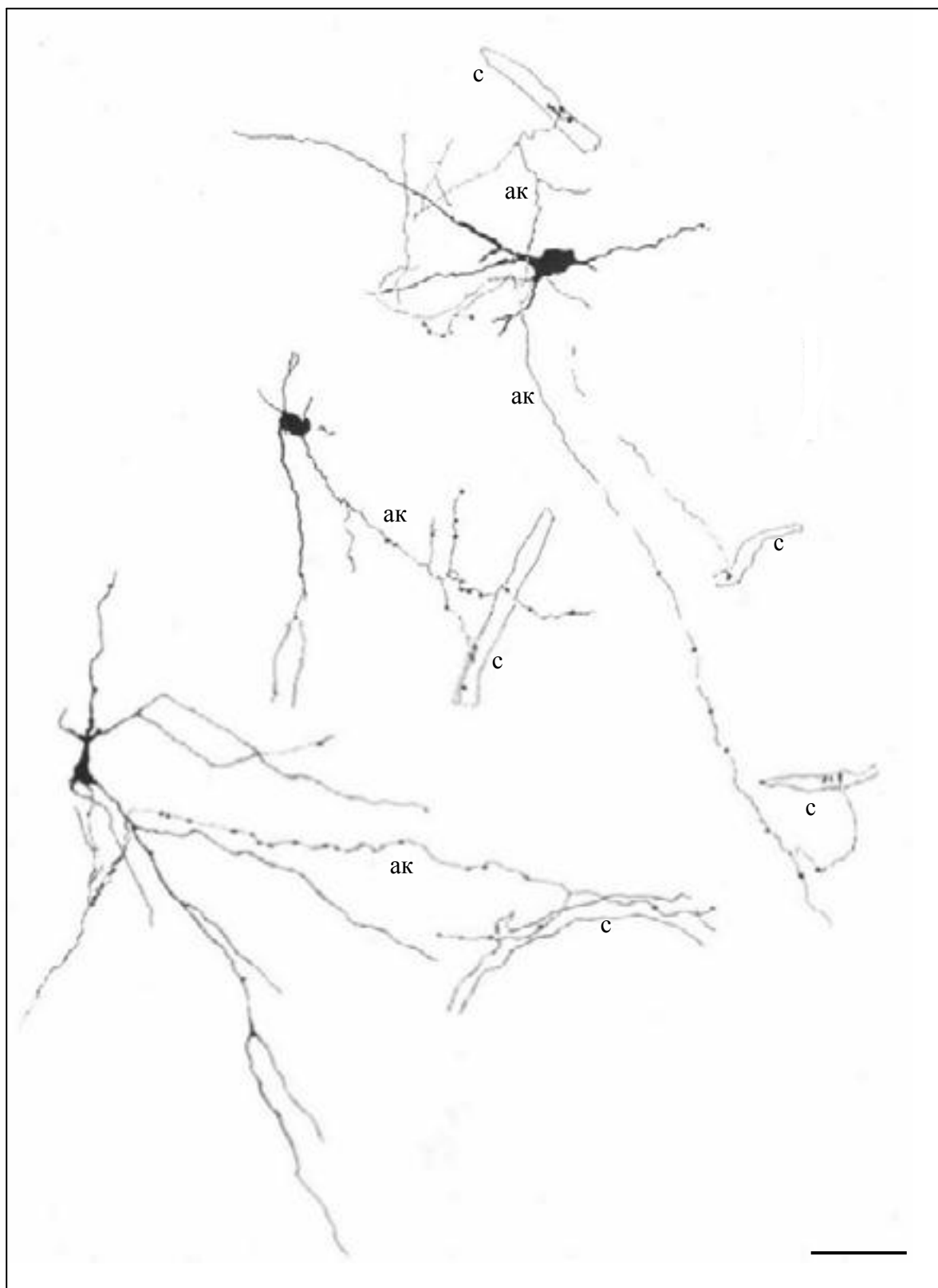


Рис. 60. NADPh-d позитивные ретикулярные нейроны ядер дорсального таламуса человека, взаимодействующие коллатералими аксона с сосудами.

с – сосуд; ак – аксон.

Гистохимический метод. Рисовальный аппарат. Масштаб: 100 мкм.

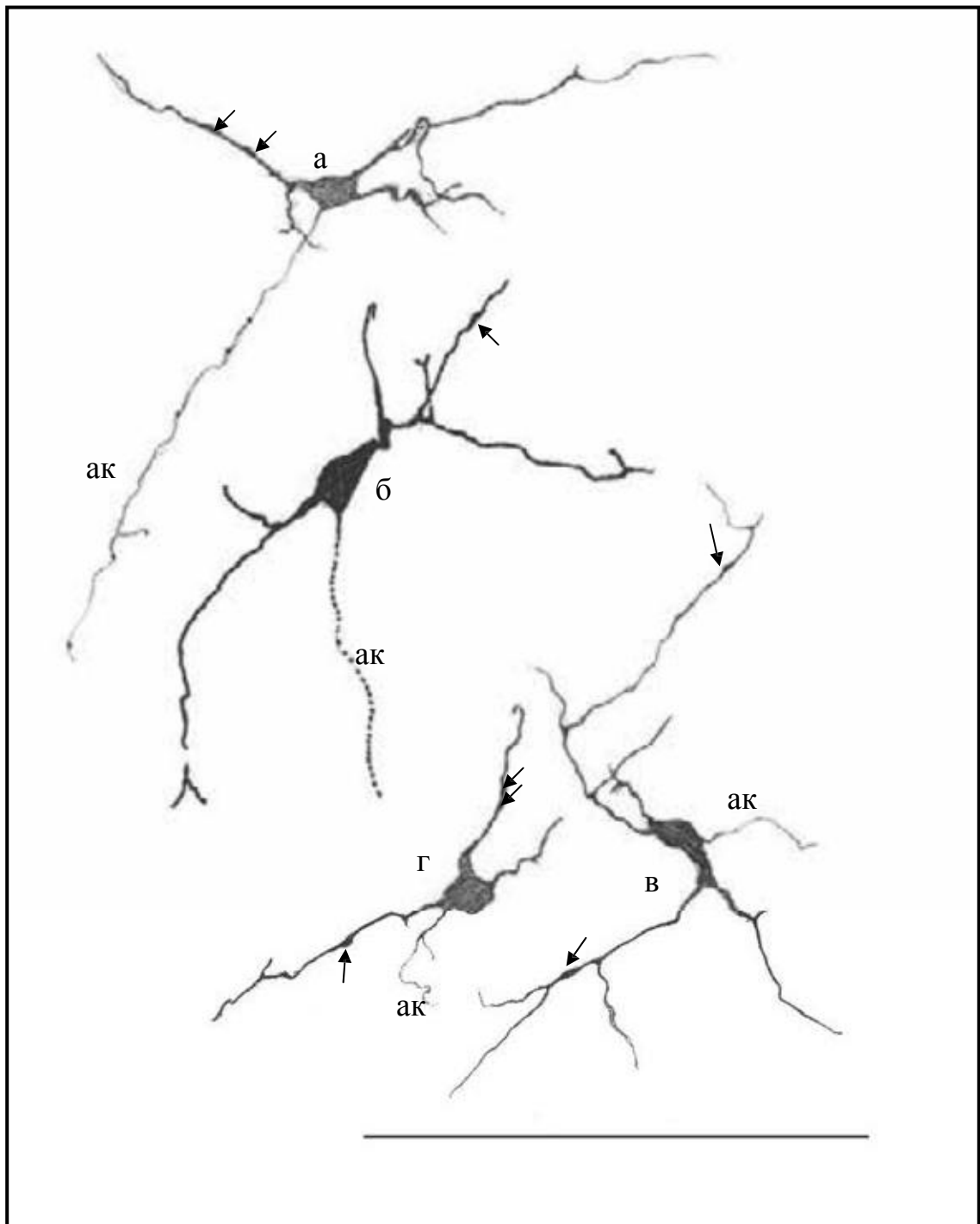
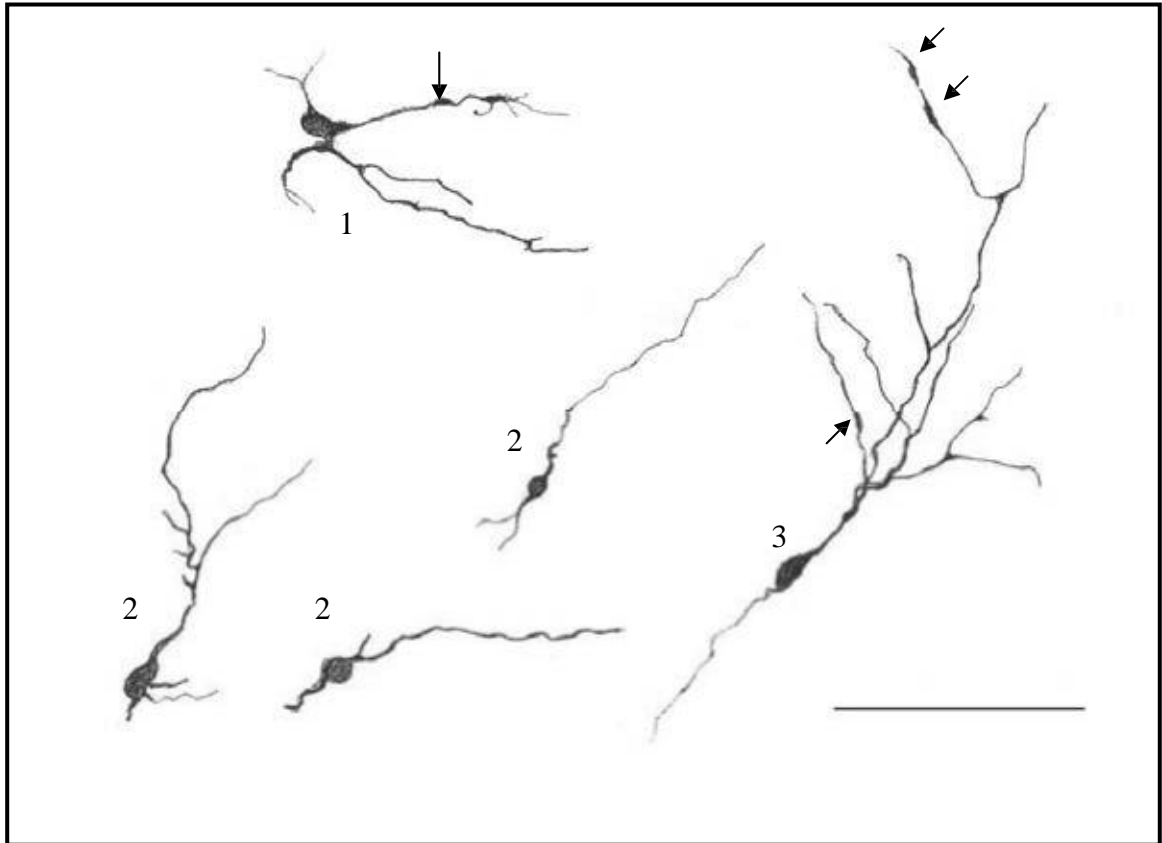


Рис. 61 а-д. II тип NADPH-d позитивных короткоаксонных клеток (гладкодendrитных).

а) из вентрального латерального ядра (VL), б) из вентрального переднего ядра (VA), в) из медиодорсального ядра (Md), г) из ретикулярного ядра (Ret). Стрелки - варикозности дендритов, ак-аксон
Гистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.



д.) NADPH-d позитивные короткоаксонные клетки (гладкодendrитные) передних ядер таламуса человека.

1- переднего вентрального ядра, 2- переднего медиального ядра, 3- переднего дорсального ядра. Стрелки - варикозности дендритов.

Гистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

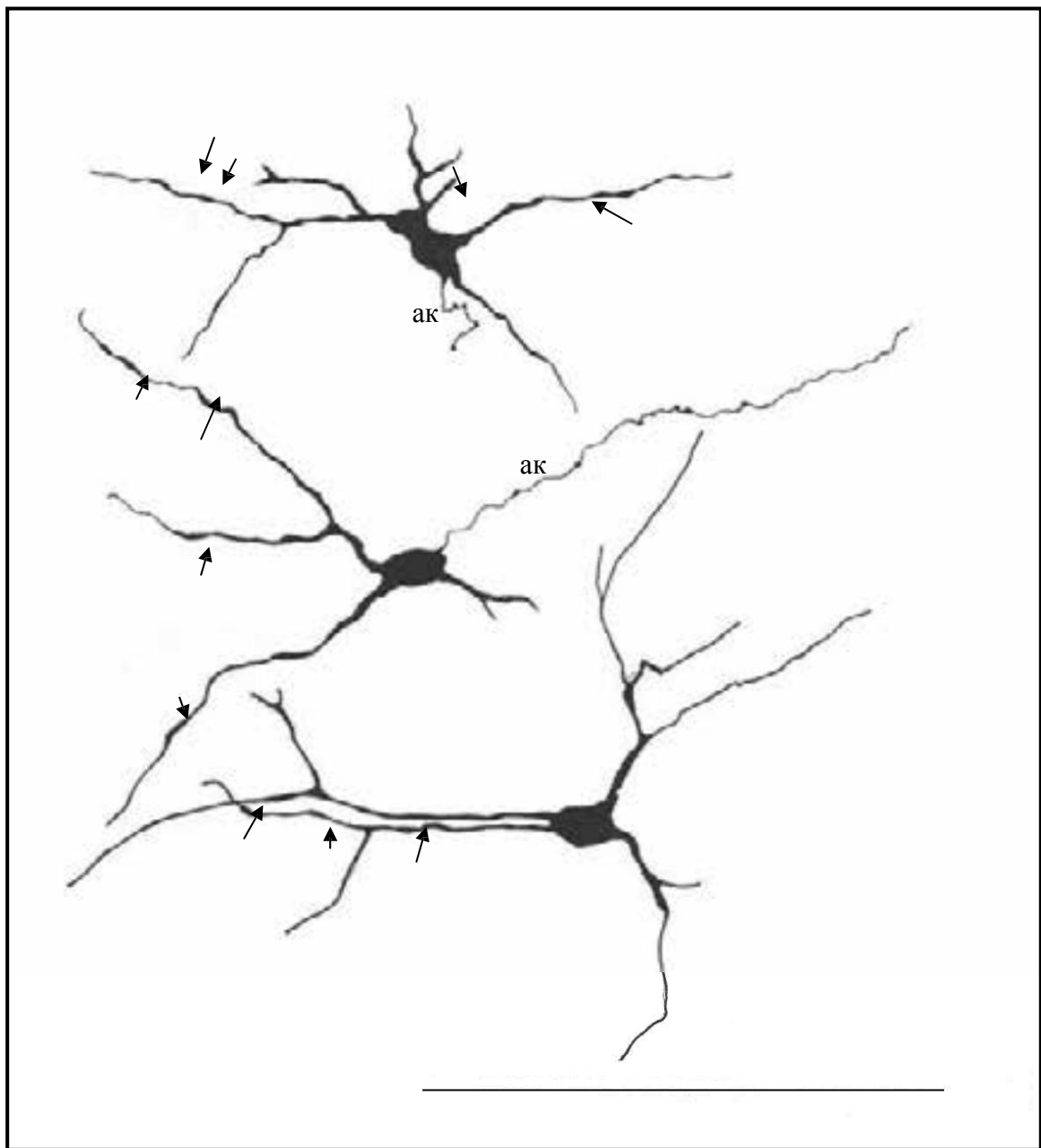
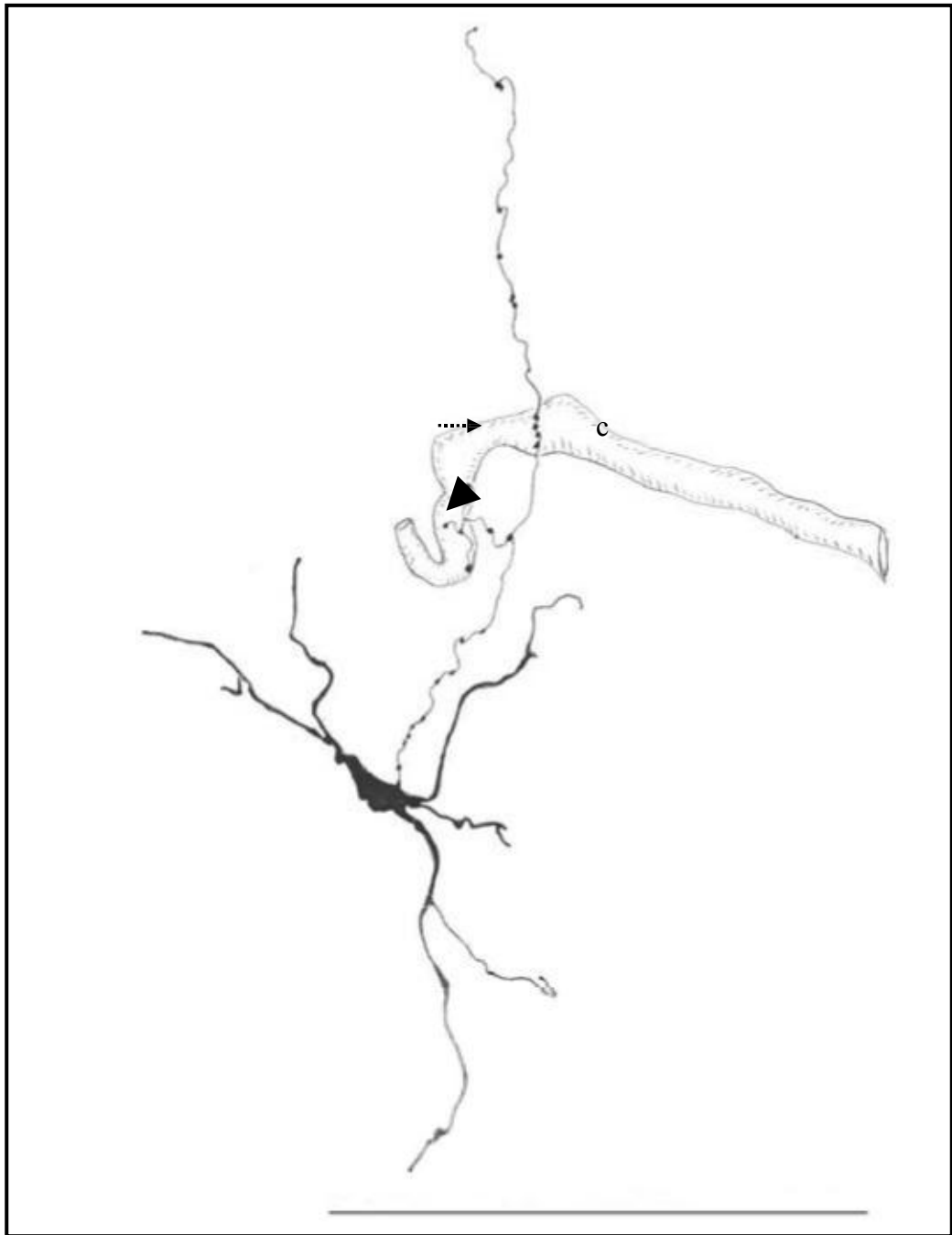


Рис. 62 а, б. NADPH-d позитивные короткоаксонные нейроны.
 а - гладкодендритные нейроны (II типа) медиодорсального ядра таламуса человека.

Стрелки-варикозности дендритов, ак - аксон
 Гистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.



б) - NADPH-d позитивный короткоаксонный гладкодендритный нейрон (II тип) медиодорсального ядра таламуса человека, взаимодействующий с сосудом.

Ак – аксон, с – сосуд, стрелки - аксонные бляшки на сосуде

.....► Касательный контакт по «ходу» аксона

► Терминальные концевые взаимодействия аксона с сосудом.

Гистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

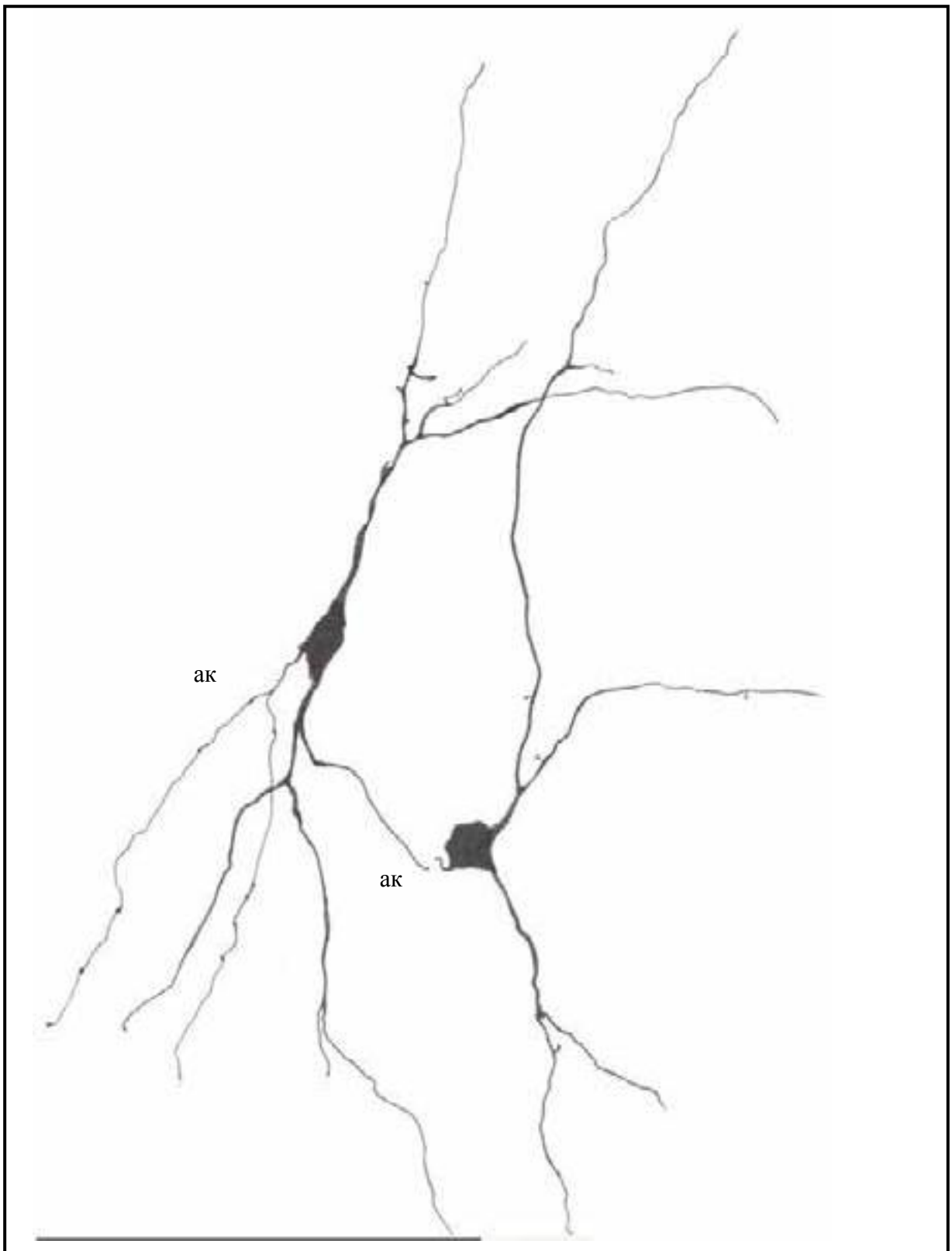


Рис. 63. NADPH-d позитивные короткоаксонные длиннодендритные нейроны (II типа) медиодорсального ядра таламуса человека.

ак - аксон

Гистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

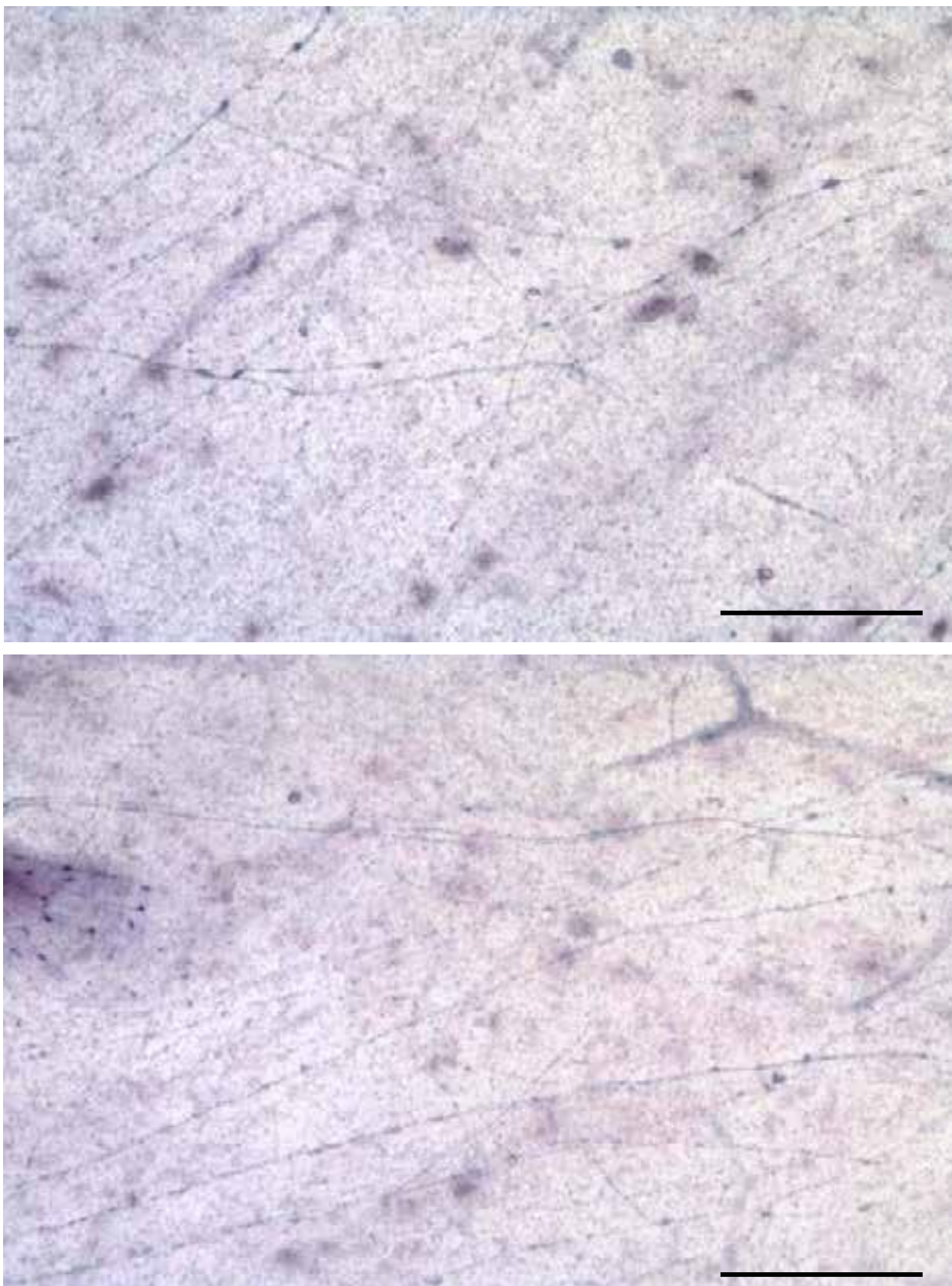


Рис. 64. Неидентифицированные NADPh-d позитивные волокна в ядрах дорсального таламуса.
Гистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

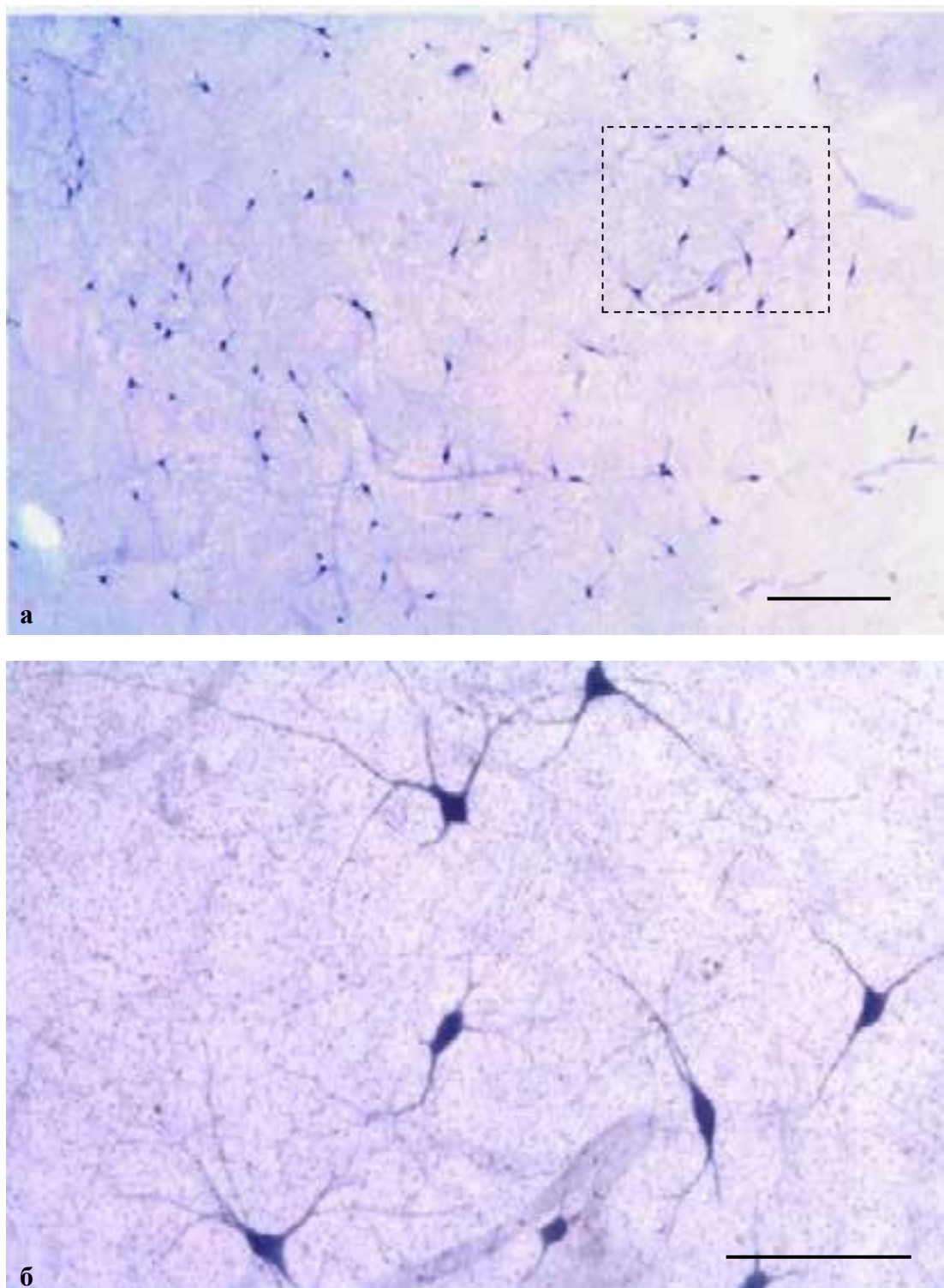


Рис. 65. NADPh-d позитивные ретикулярные клетки внутренней капсулы.
а) обзорный снимок; б) увеличенный фрагмент.
Гистохимический метод. Масштаб: а) 500 мкм; б) 100 мкм.

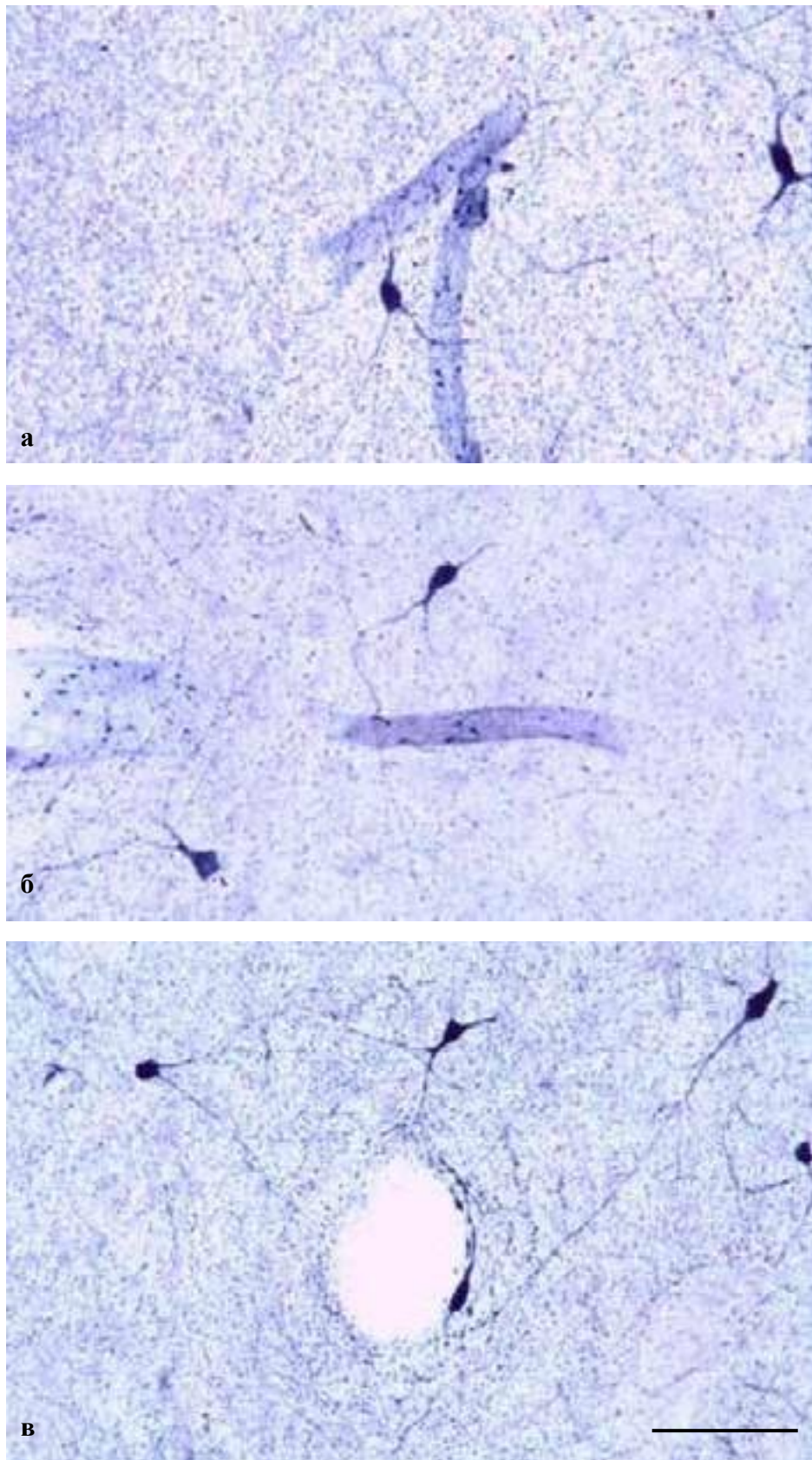
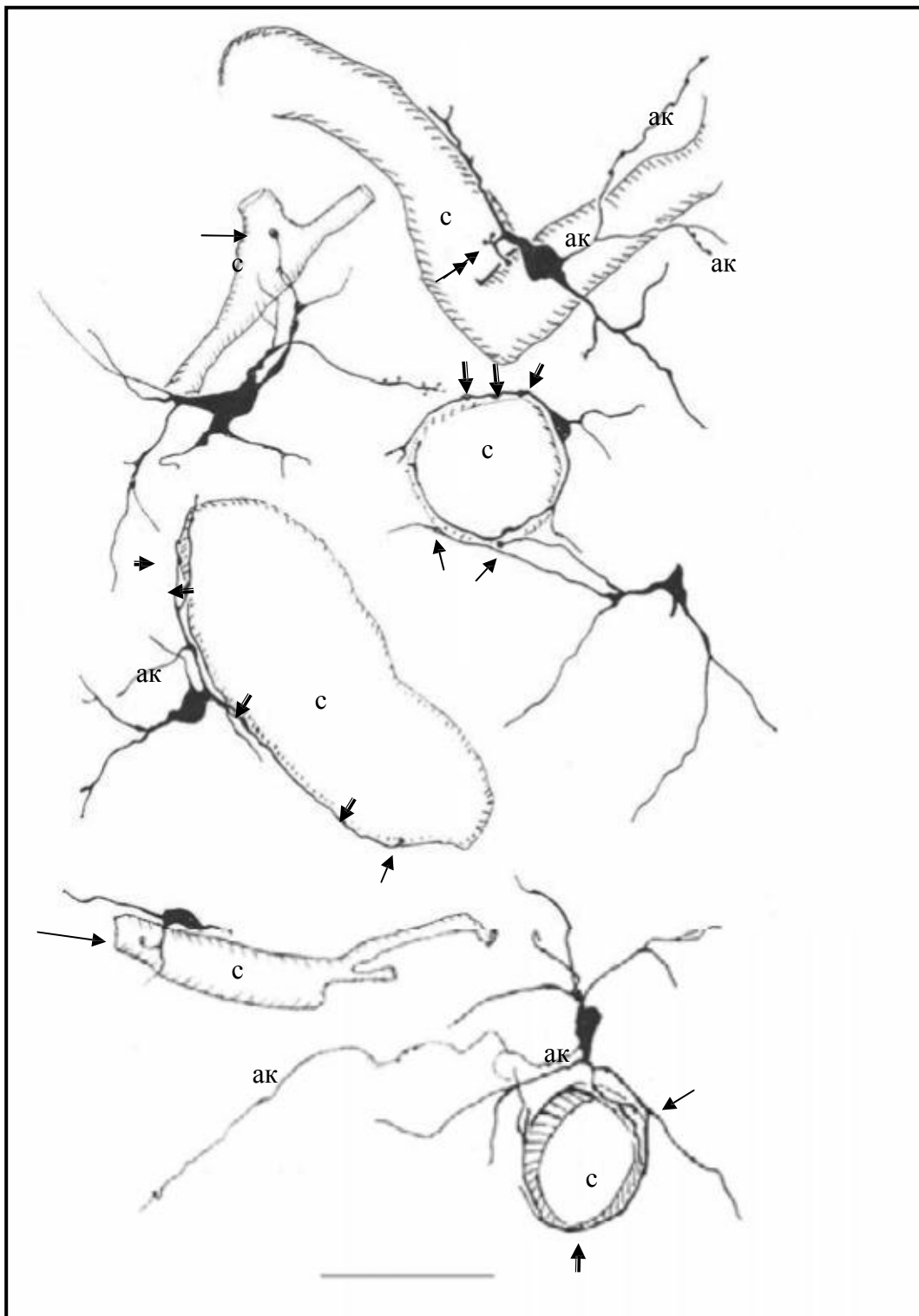


Рис. 66 а-г. NADPh-d позитивные короткоаксонные нейроны среднего размера, контактирующие: а, б) с продольно срезанными сосудами; в) с поперечно срезанным сосудом. Гистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.



г) Зарисовка NADPH-d позитивных клеток внутренней капсулы, контактирующих с поперечно и продольно срезанными сосудами разного размера.

Стрелки- места контактов, с-сосуды, ак – аксон.

Гистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

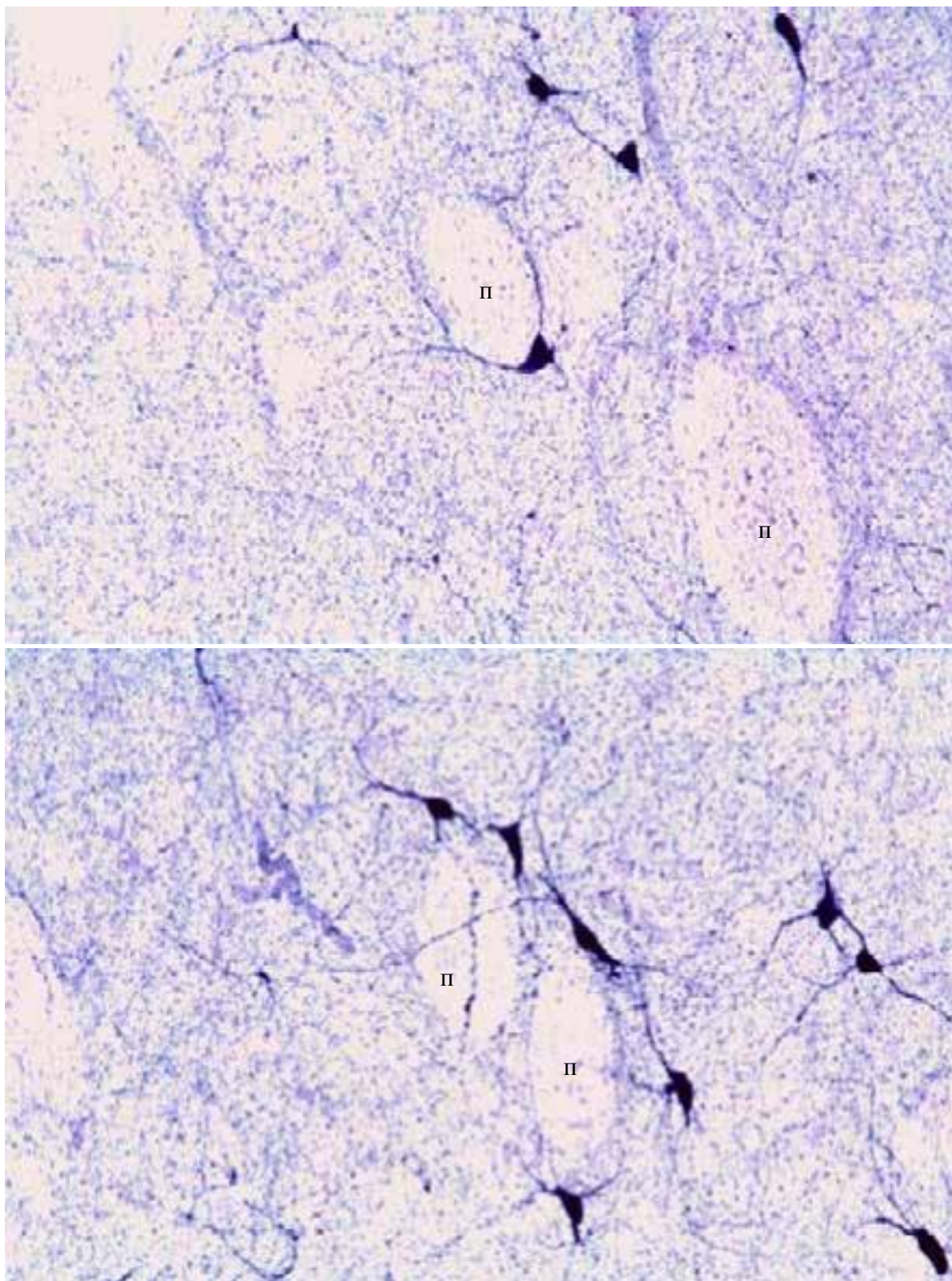


Рис. 67. NADPh-d позитивные нейроны внутренней капсулы, располагающейся у пучков волокон. П – пучки волокон.
Гистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

NADPh-d- позитивные нейроны

Таблица 3

	длинноаксонные					короткоаксонные (интернейроны)		
	редковетвистые	густоветвистые				длиннодендритные	гладкодендритные	«лохматодендритные»
	ретикулярные	древовидные	кустовидные (средние)	кустовидные (крупные и гигантские)	двухпучковые			
VA	R ₁ L	-	-	-	-	-	+	-
VL	R ₁ L	-	-	-	-	-	+	-
Md	R ₁ L	-	-	-	-	+	+	-
AD	R ₁ L	-	-	-	-	-	+	-
AV	R ₁ L	-	-	-	-	-	+	-
AM	R ₁ L	-	-	-	-	-	+	-
Ret	R ₁ L	-	-	-	-	-	+	-

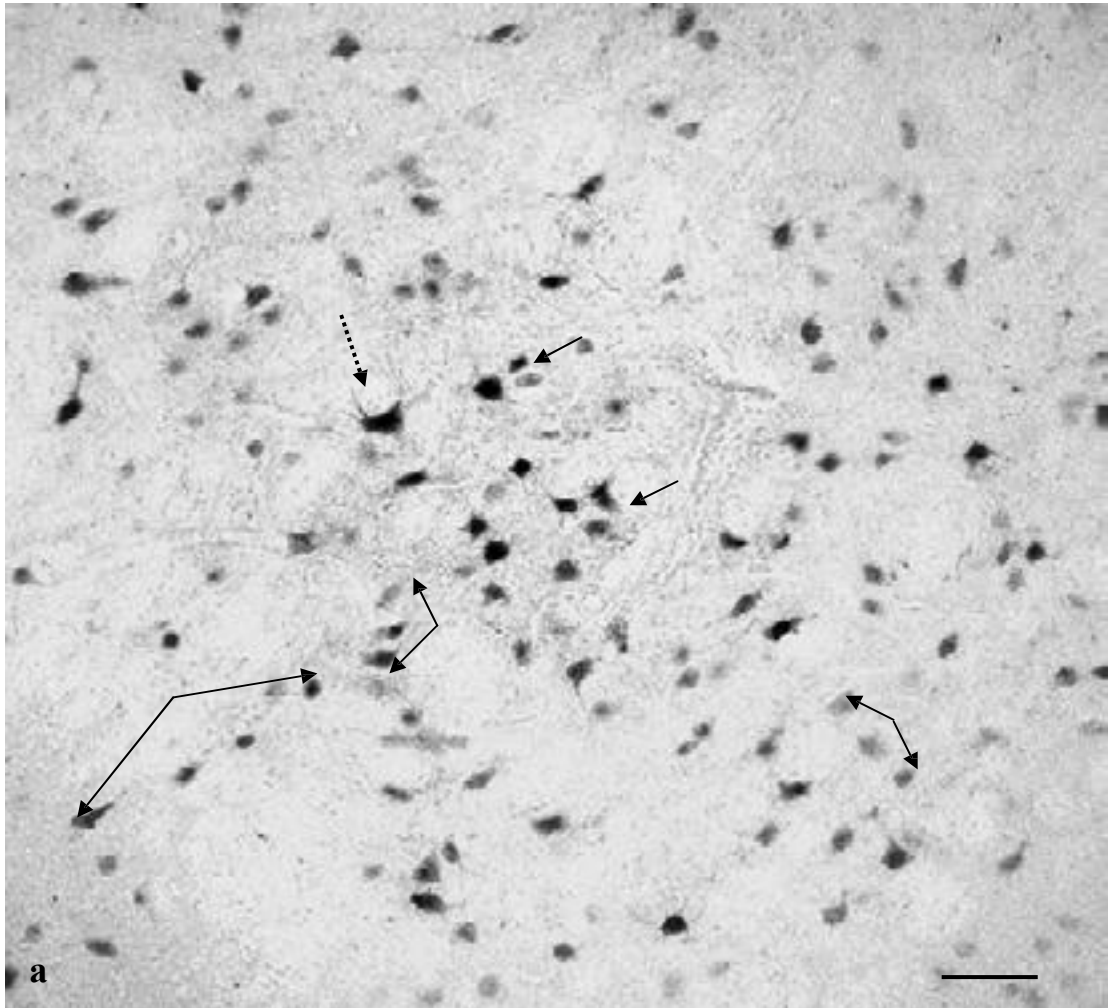
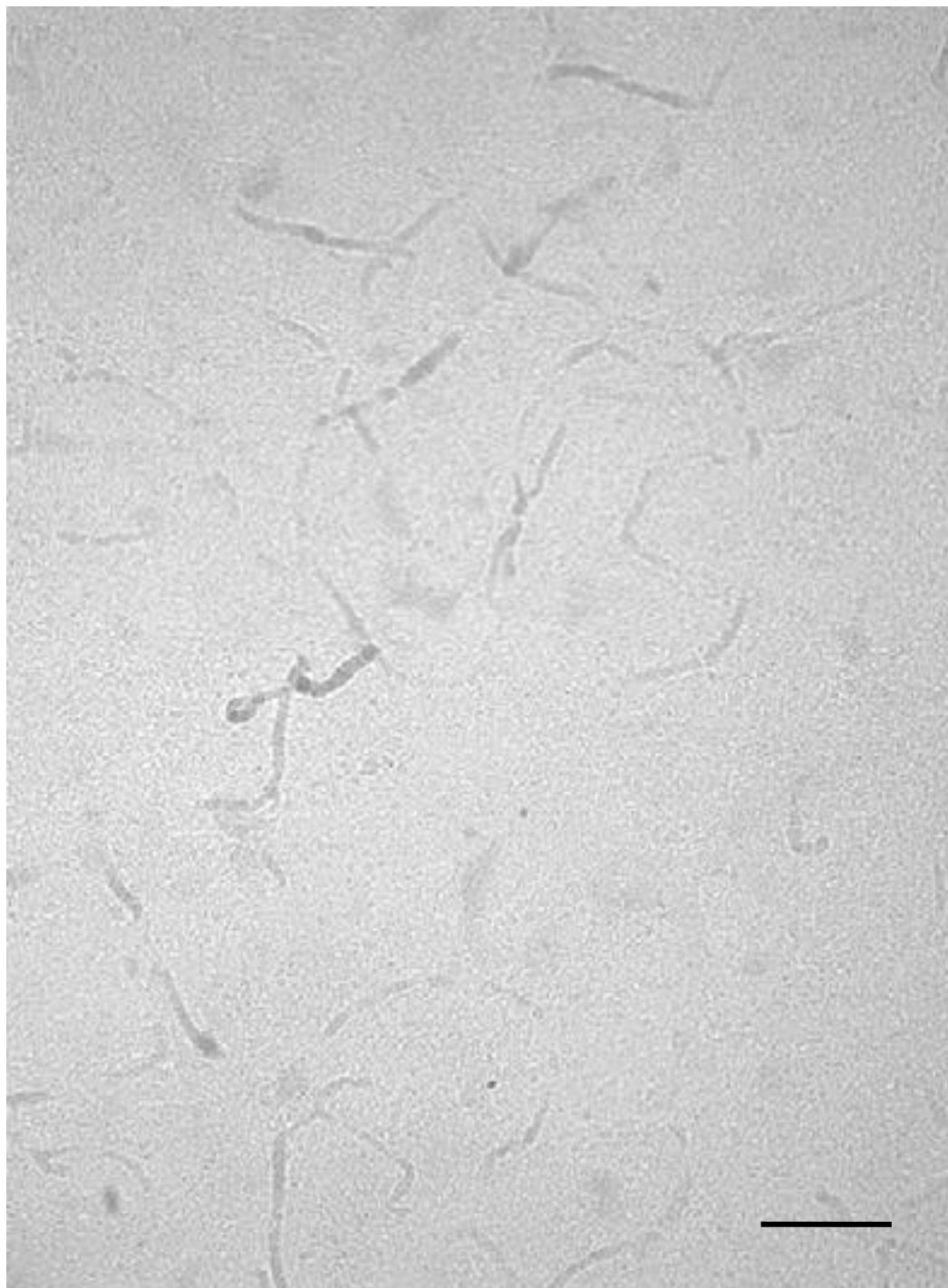


Рис. 68 а, б. Калбиндин-позитивные нейроны вентрального переднего ядра таламуса человека. а) гигантский нейрон - пунктирная стрелка; стрелки – группы нейронов; угловые стрелки – цепочки нейронов. Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.



б). Иммуногистохимический контроль для препаратов на калбиндин.
Масштаб 100 мкм.

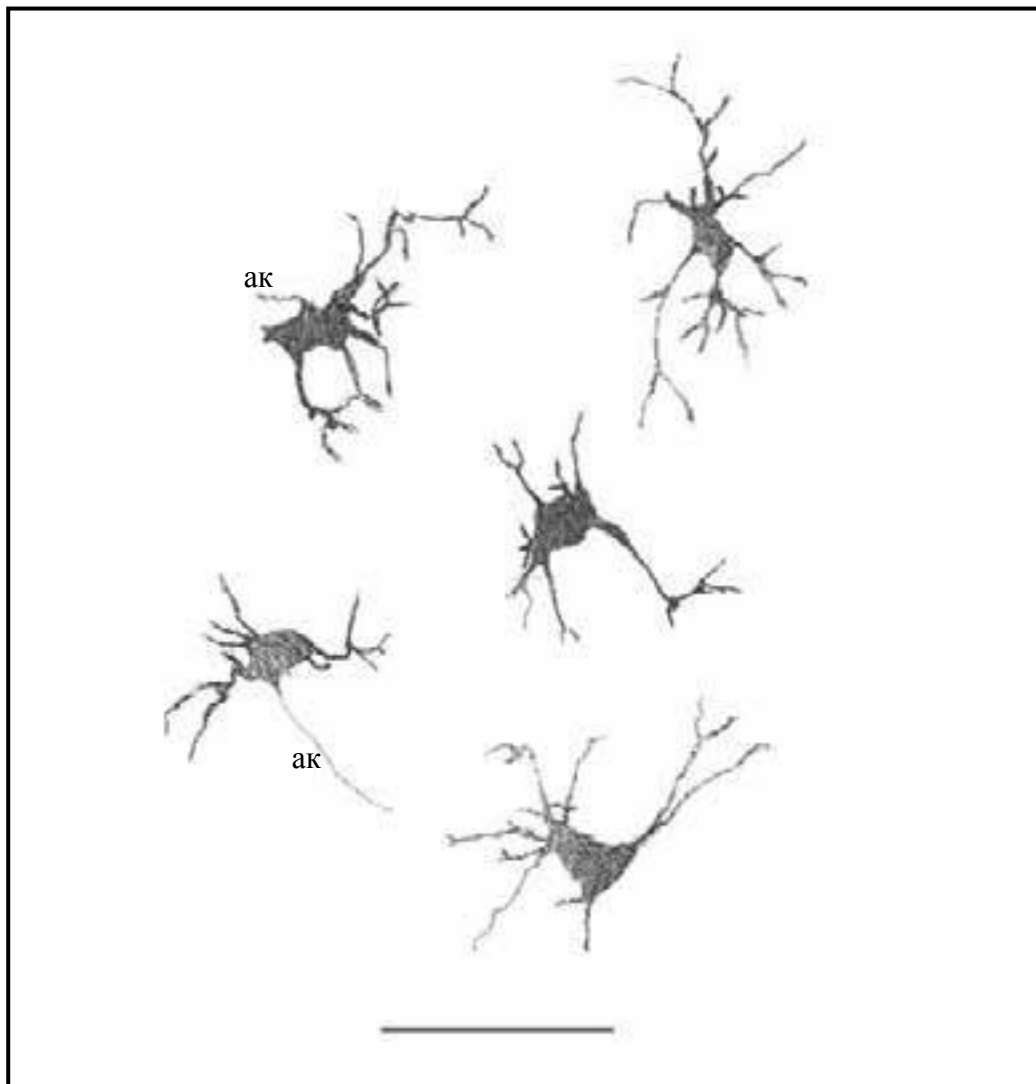


Рис. 69. Зарисовка кустовидных калбиндин-позитивных нейронов вентрального переднего ядра таламуса человека.

ак-аксон

Иммуногистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

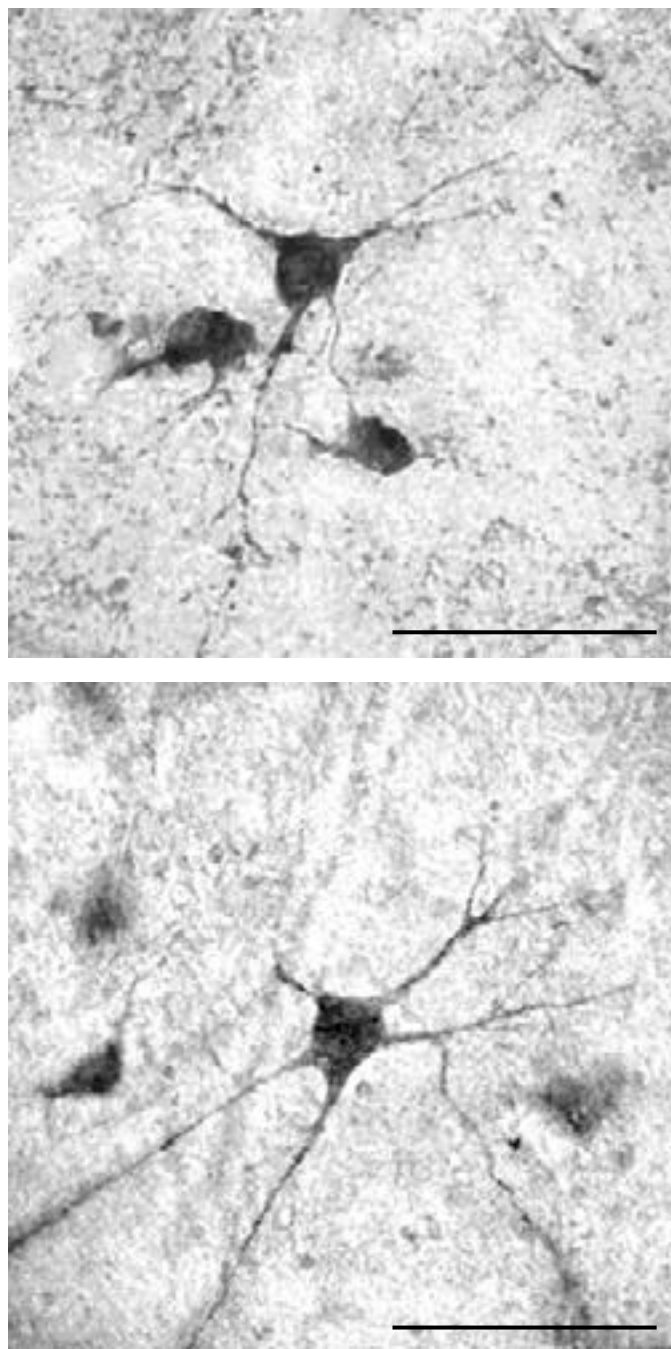


Рис. 70. Древовидные калбиндин-позитивные нейроны вентрального переднего ядра таламуса человека.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

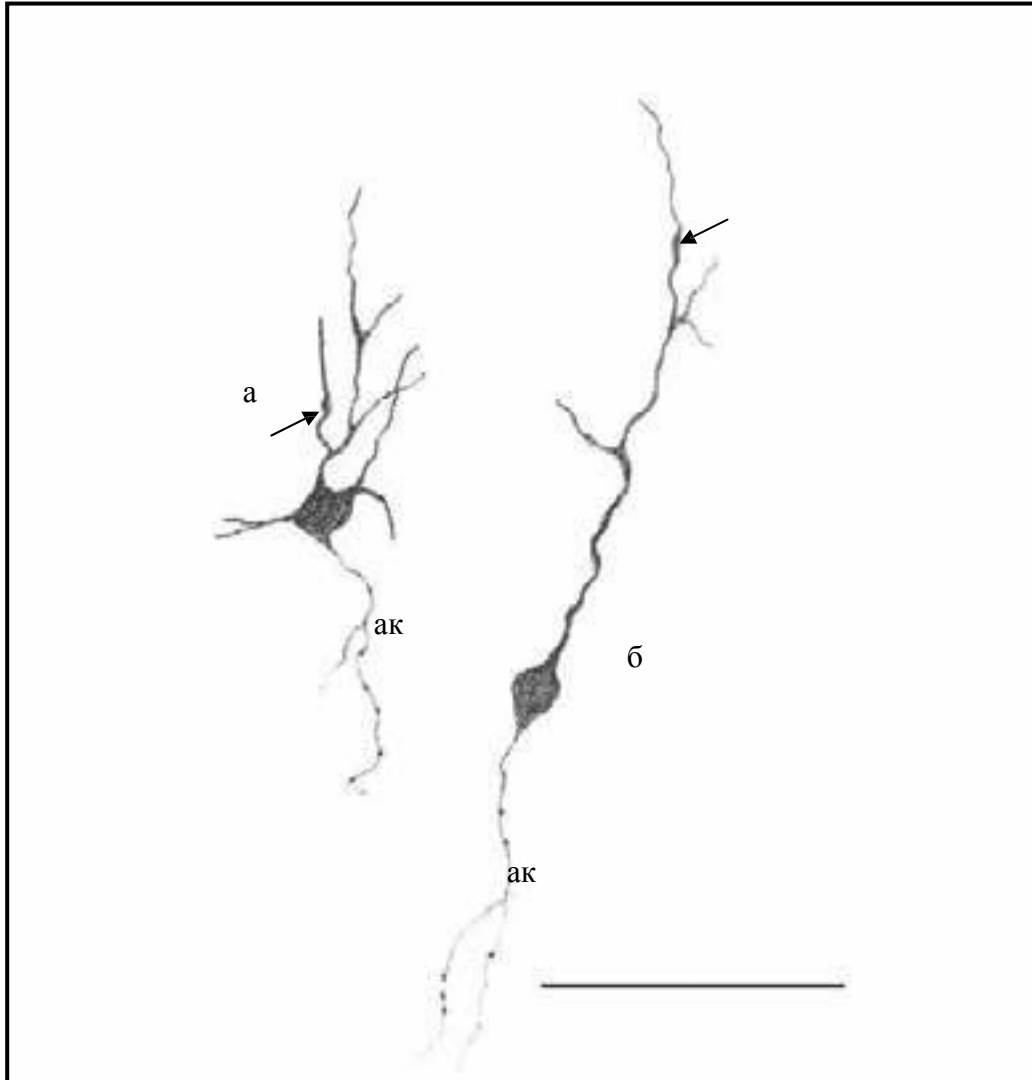


Рис. 71. Зарисовка калбиндин-позитивных короткоаксонных гладкодендритных мелких нейронов
 а) вентрального переднего ядра таламуса человека,
 б) вентрального латерального ядра таламуса человека.
 ак- аксон. Стрелки-варикозности дендритов
 Иммуногистохимический метод. Рис.апп. Масштаб: 100 мкм.

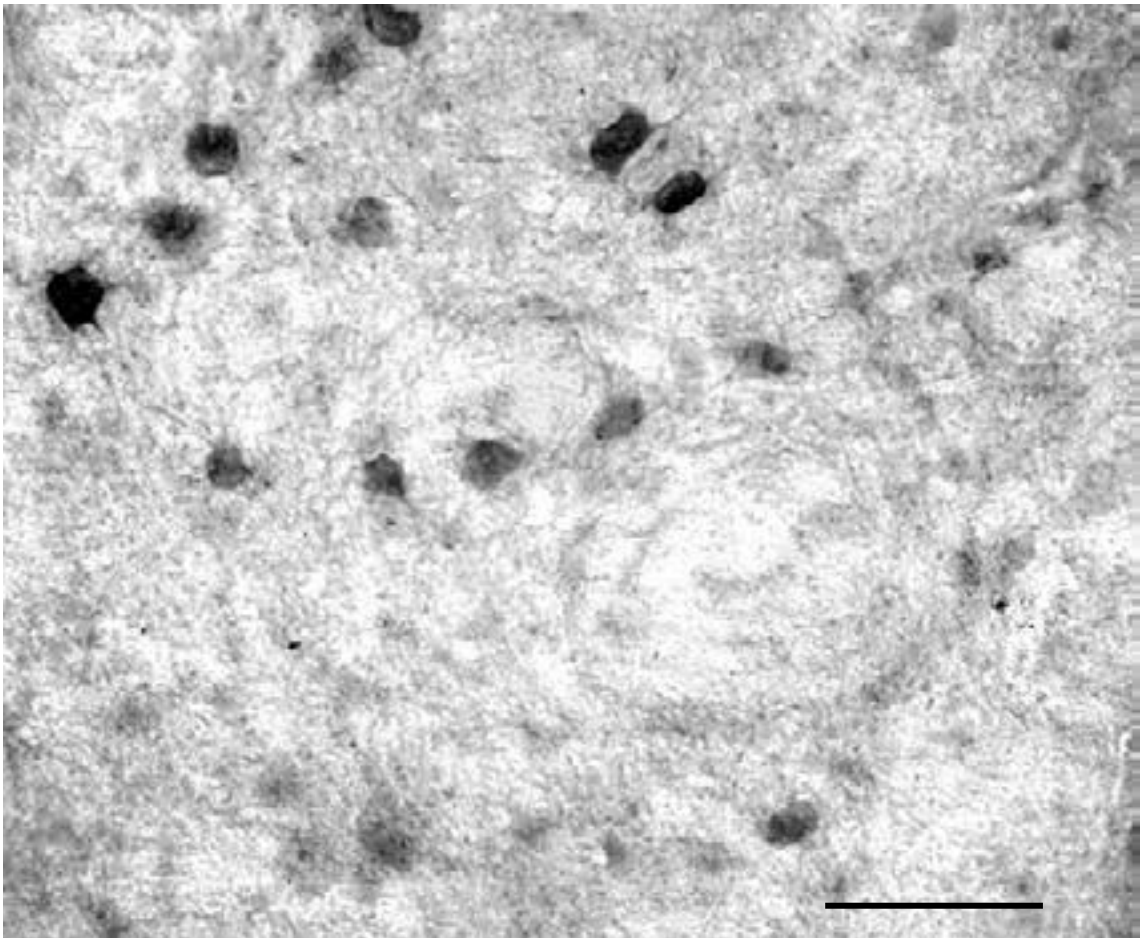


Рис. 72. Калбиндин-позитивные нейроны вентрального латерального ядра таламуса человека, образующие цепочки.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

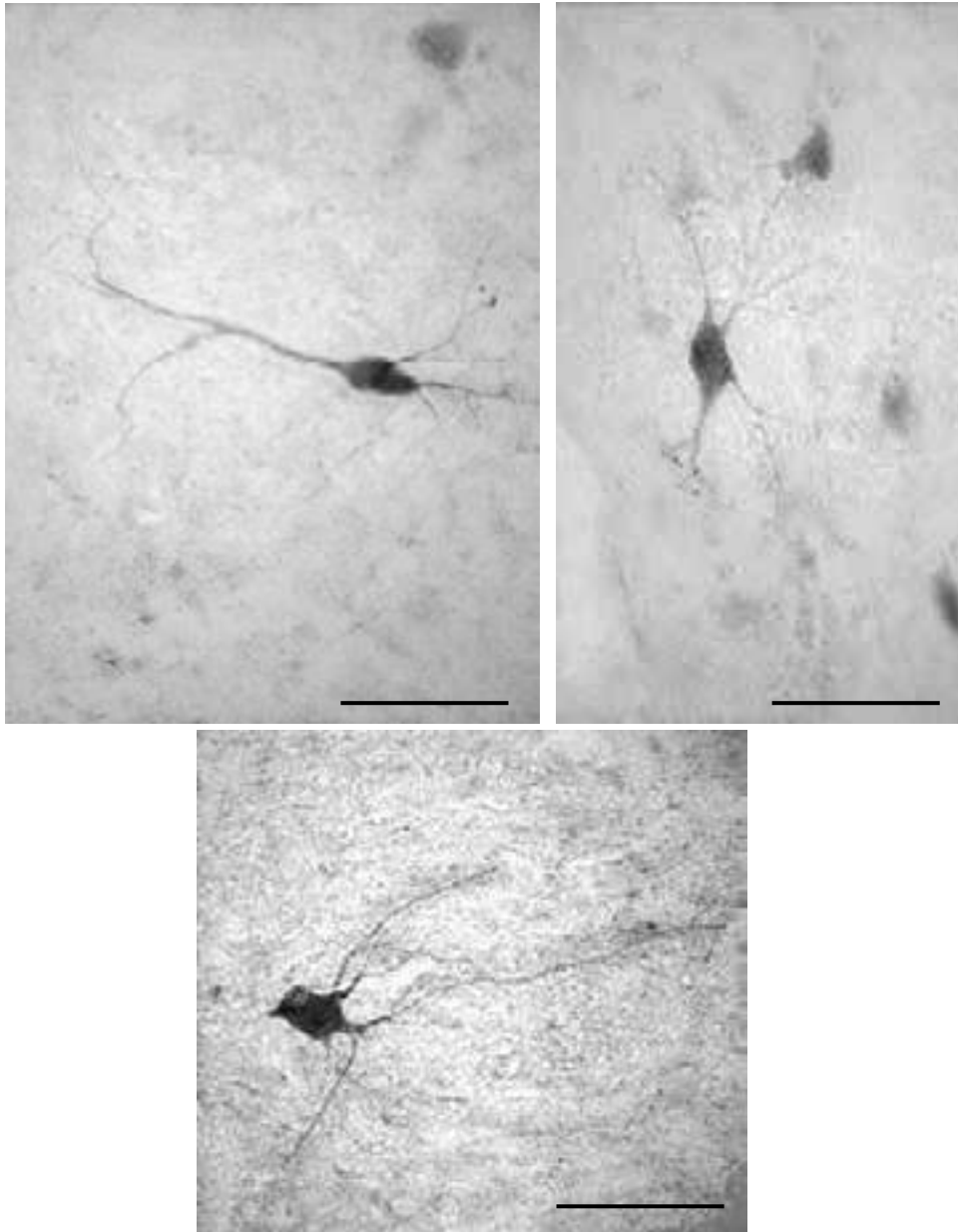


Рис. 73. Древовидные калбиндин-позитивные нейроны вентрального латерального ядра таламуса человека.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

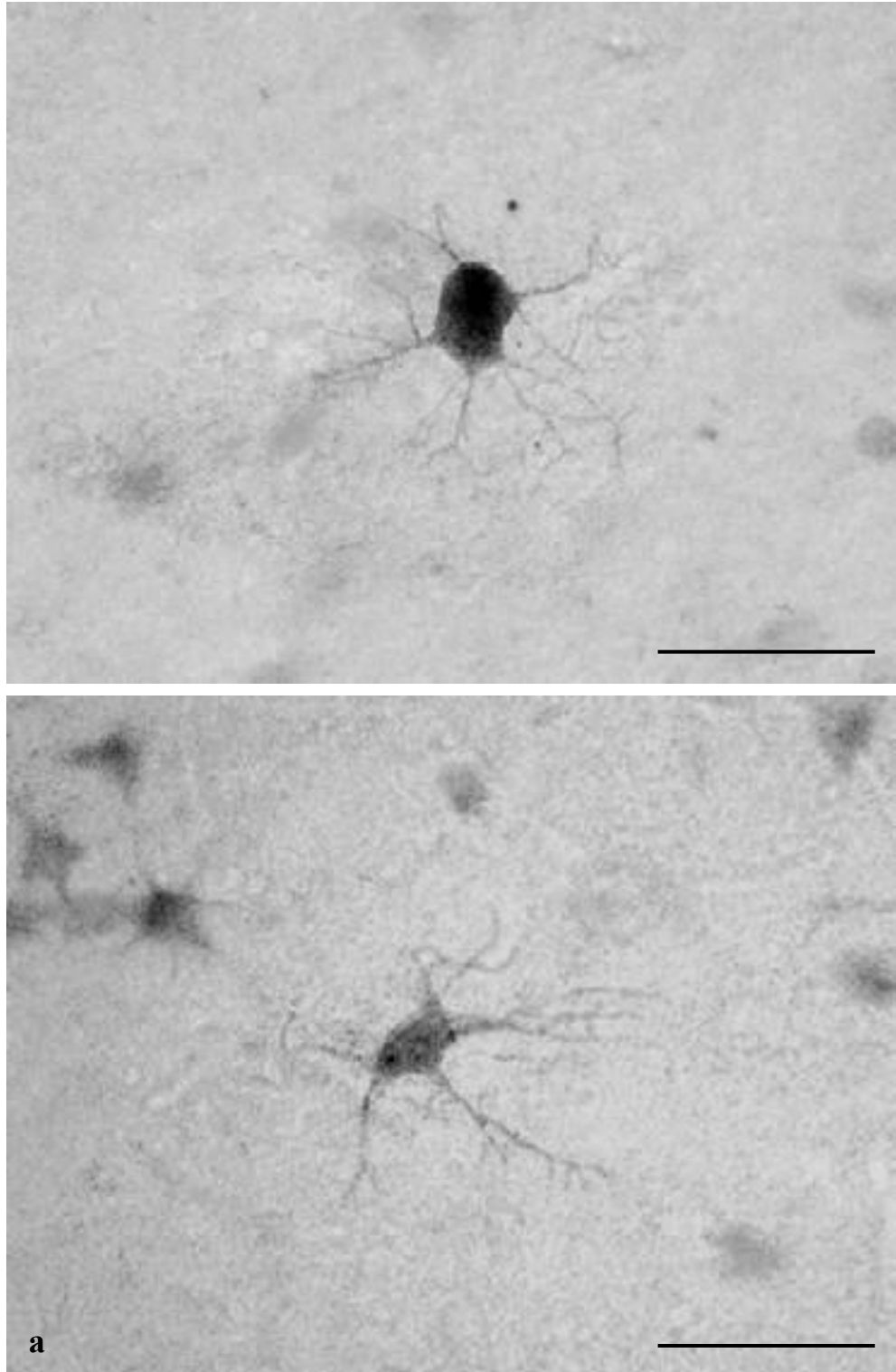
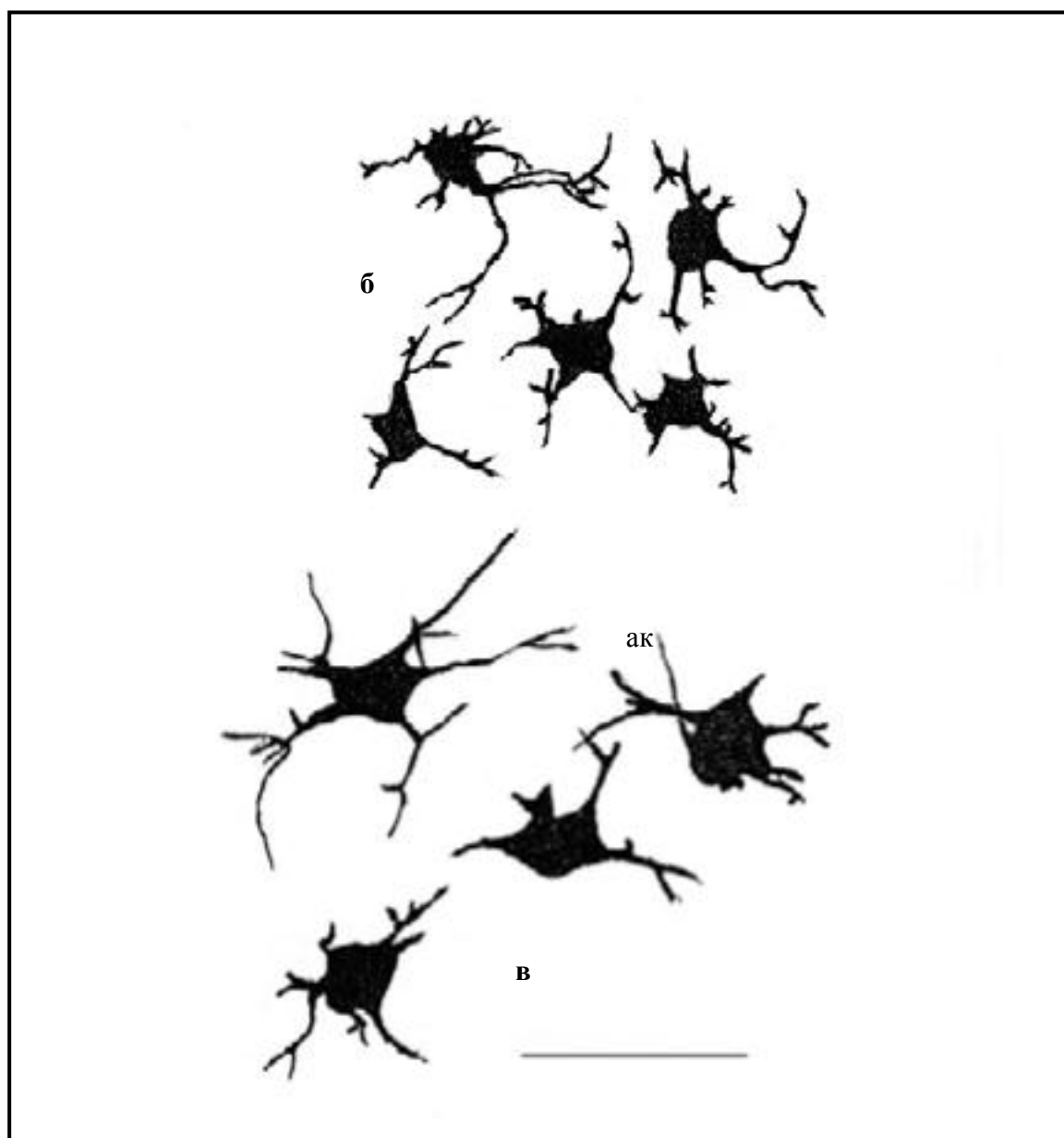


Рис.74 а-в. Калбиндин-позитивные нейроны вентрального латерального ядра таламуса человека.

а) Кустовидные нейроны.

Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.



б, в. Зарисовка кустовидных калбиндин-позитивных нейронов
 б - средних размеров,
 в - крупных размеров
 ак-аксон

Иммуногистохимический метод. Рис.апп. Масштаб: 100мкм.

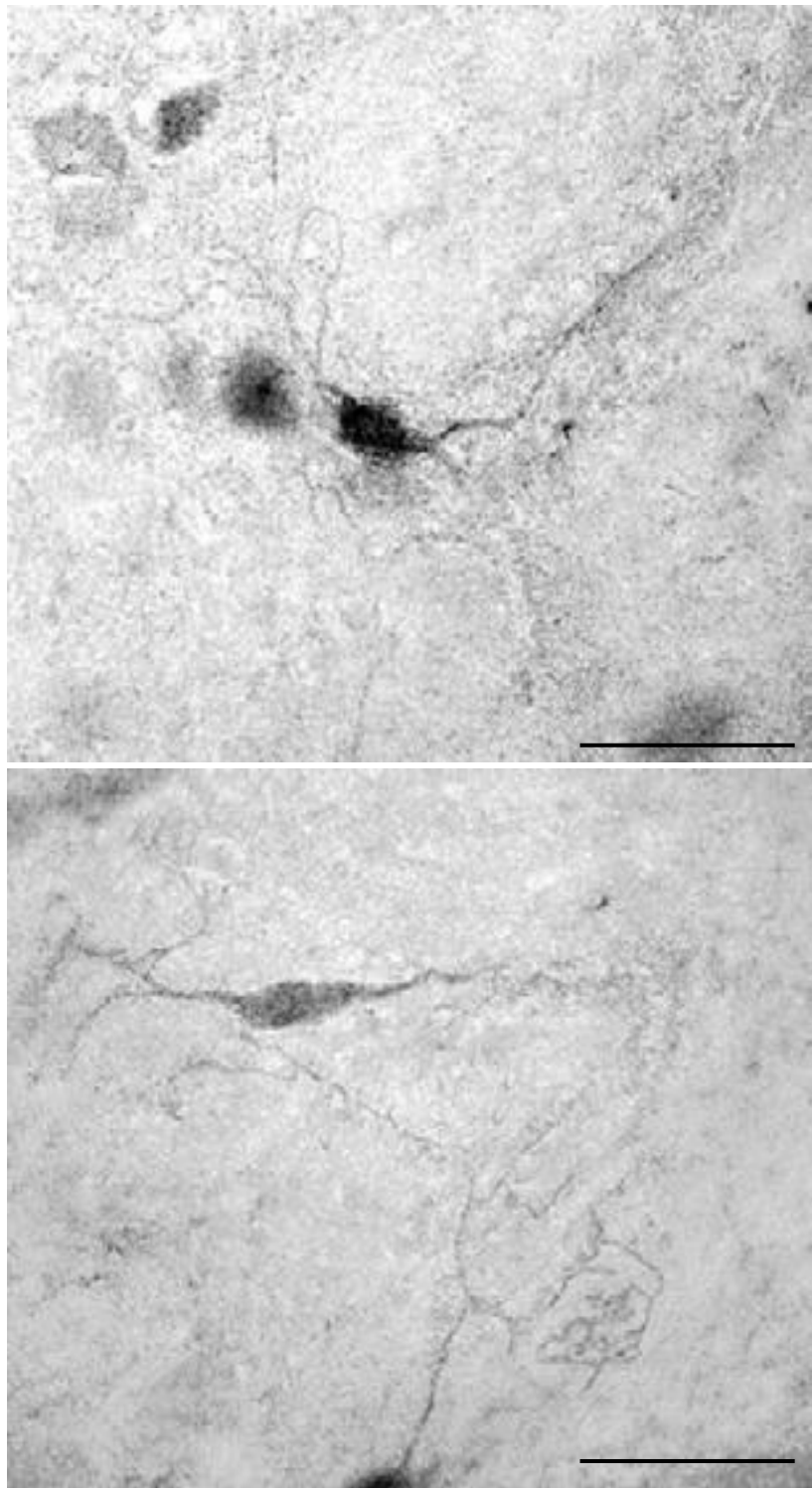
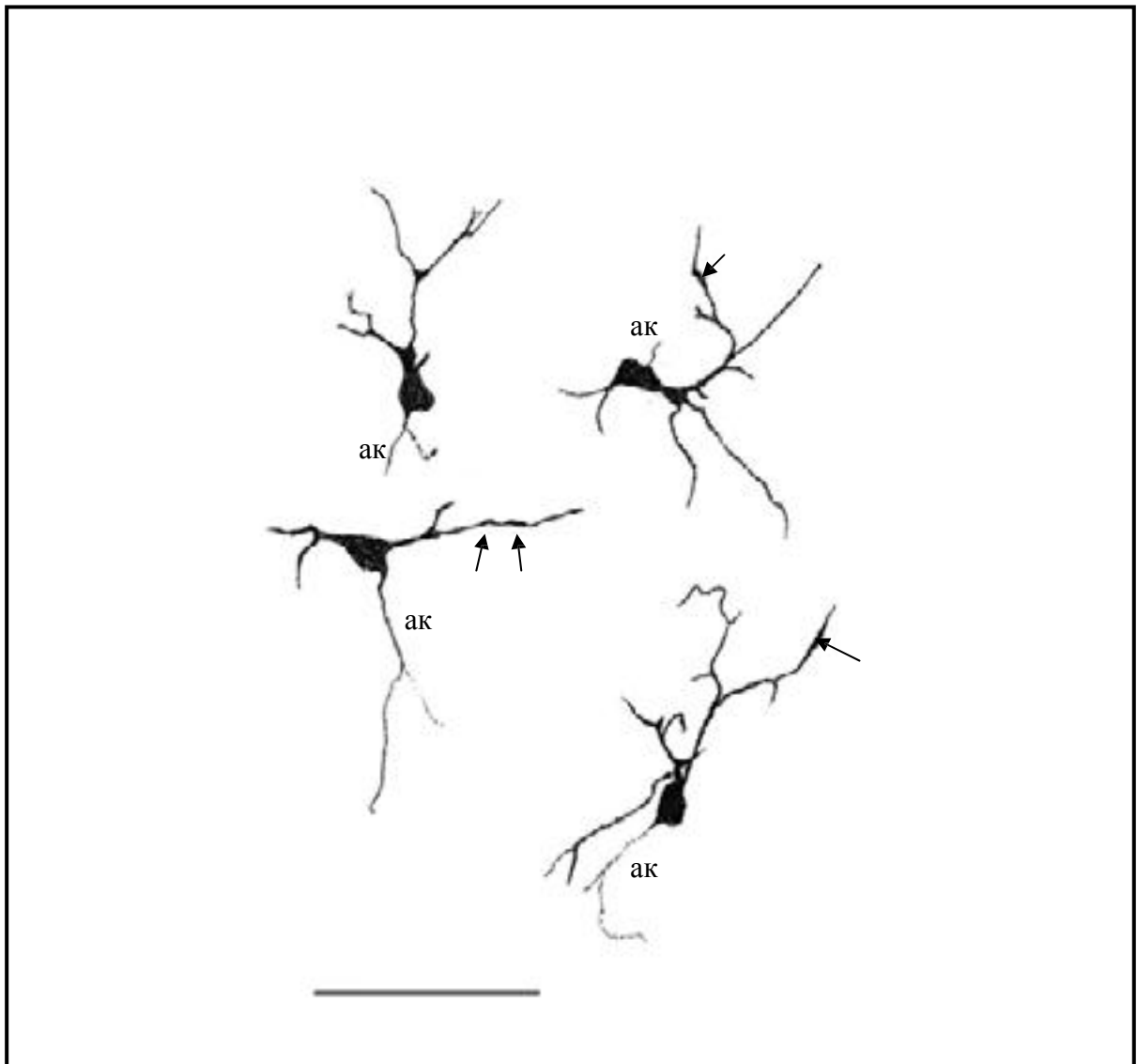


Рис. 75 а-в. Короткоаксонные калбиндин- позитивные нейроны вентрального латерального ядра таламуса человека.

а, б) гладкодендритные нейроны.

Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.



в. Зарисовка короткоаксонных гладкодendrитных калбиндиновых клеток вентрального латерального ядра таламуса человека.

Стрелки - варикозности дендрита, ак-аксон.

Иммуногистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

Таблица 4

Калбиндин- позитивные нейроны

	длинноаксонные					короткоаксонные (интернейроны)		
	редковетвистые	густоветвистые				длиннодендритные	гладкодендритные	«лохматодендритные»
	ретикулярные	древовидные	кустовидные (средние)	кустовидные (крупные и гигантские)	двухлучковые			
VA	-	+	+	+	-	-	+	-
VL	-	+	+	+	-	-	+	-
Md	-	-	-	-	-	-	-	-
AD	-	-	-	-	-	-	-	-
AV	-	-	-	-	-	-	-	-
AM	-	-	-	-	-	-	-	-
Ret	-	-	-	-	-	-	-	-



Рис. 76. Иммуногистохимический контроль для препаратов на парвальбумин.
Масштаб: 100 мкм.

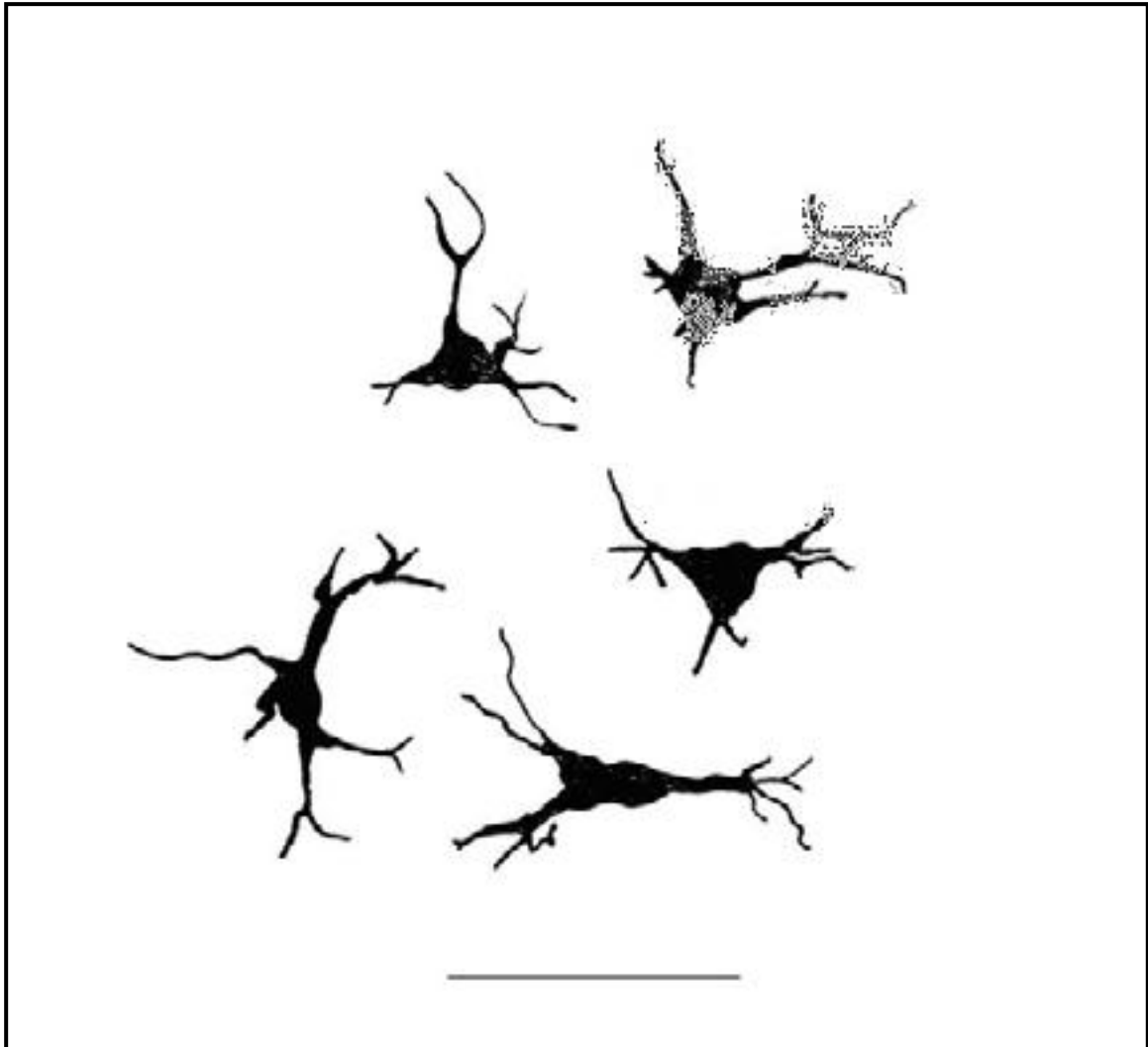


Рис. 77. Зарисовка парвальбумин-позитивных кустовидных нейронов среднего размера вентрального переднего ядра таламуса человека. Иммуногистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

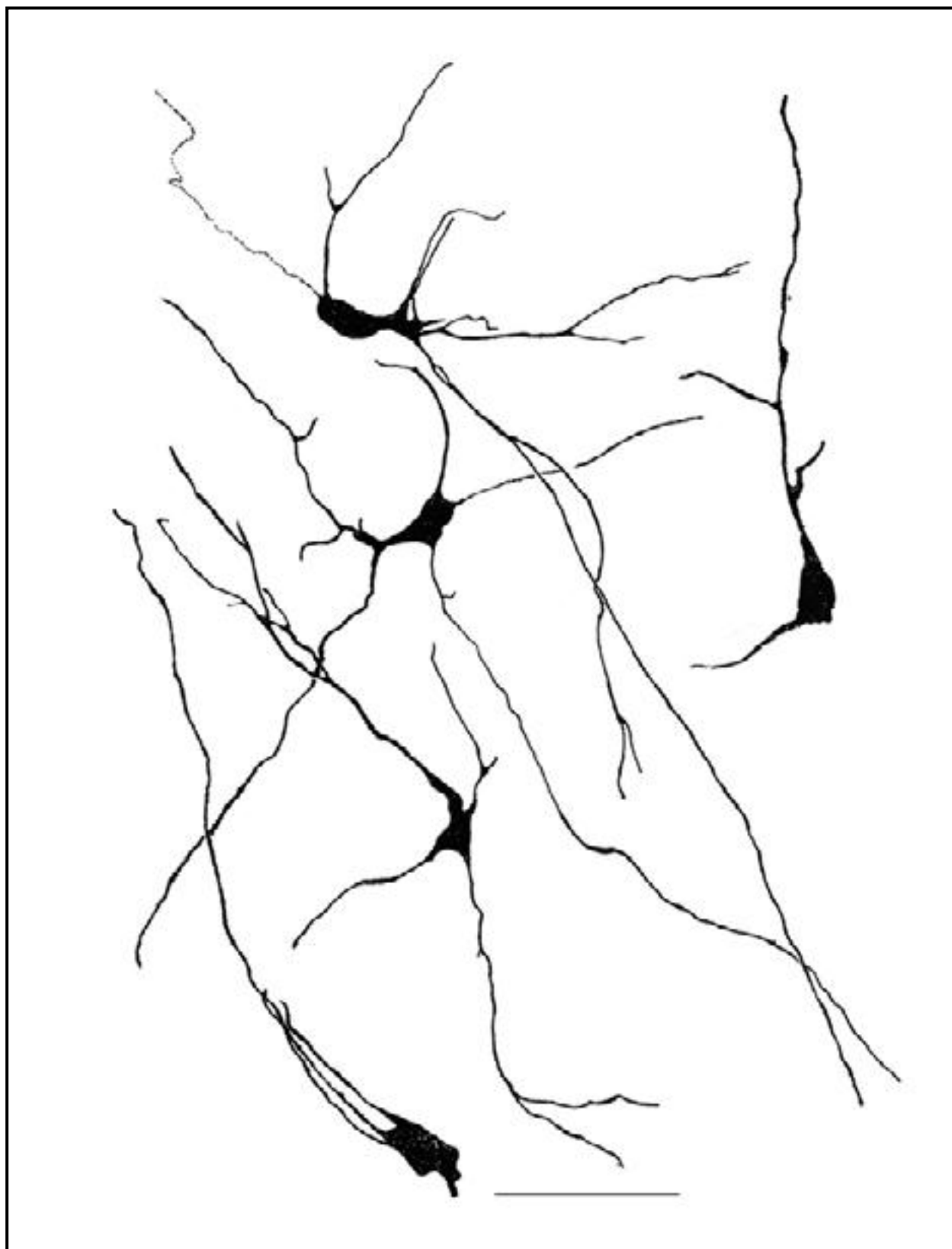


Рис.78. Зарисовка парвальбумин-позитивных ретикулярных клеток
вентрального переднего ядра таламуса человека.
Иммуногистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

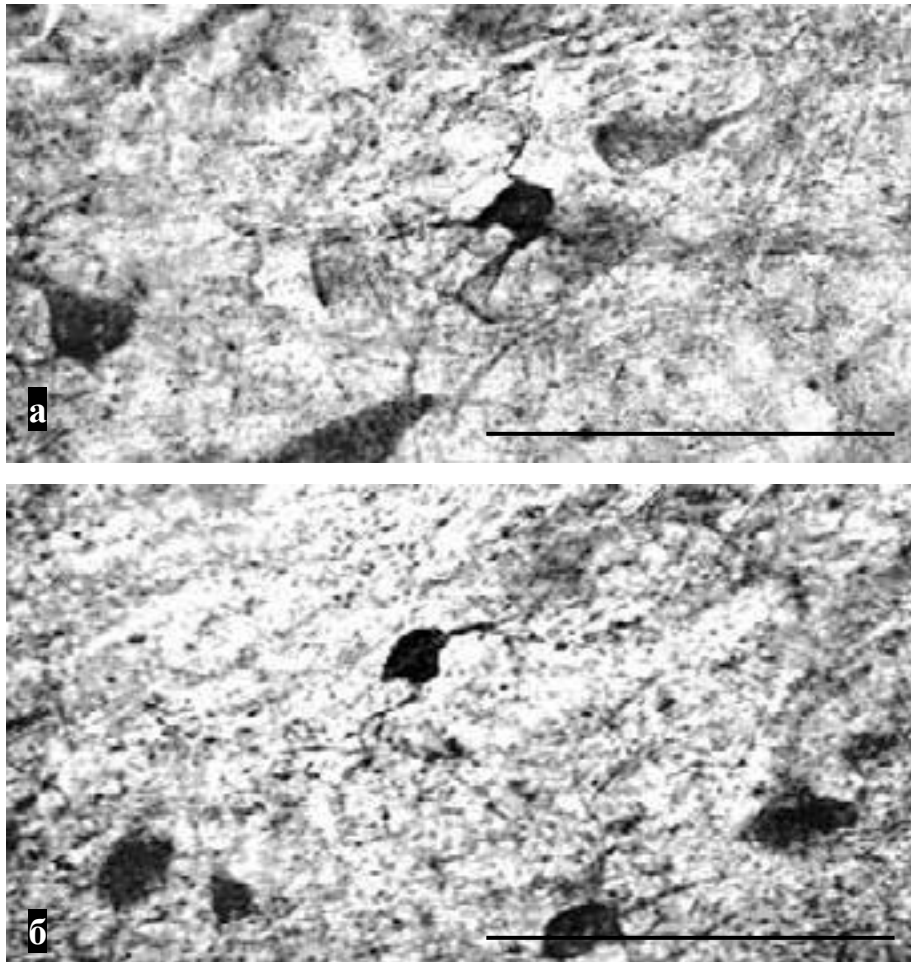


Рис. 79. Короткоаксонные парвальбумин-позитивные нейроны вентрального переднего ядра таламуса человека (а, б).
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

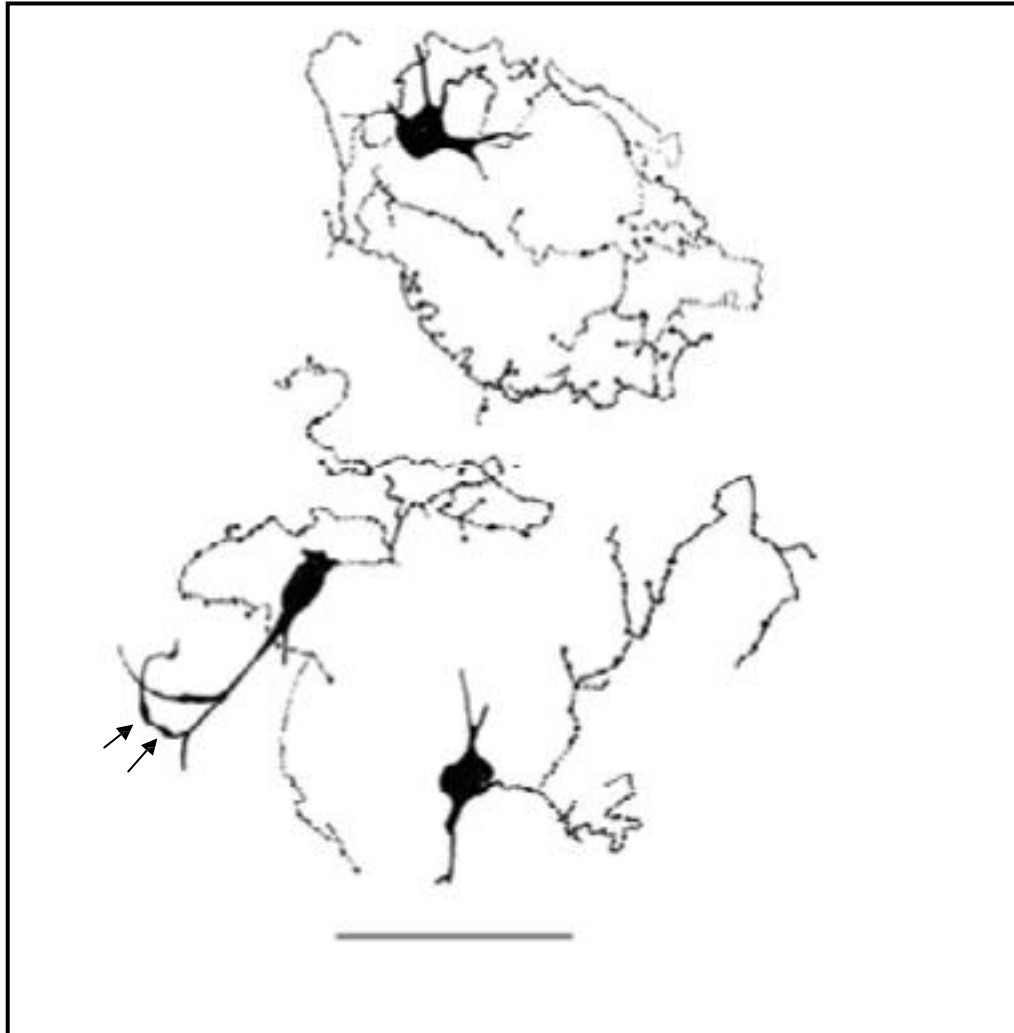


Рис.79 в. Зарисовки короткоаксонных гладкодendrитных парвальбумин -
 позитивных клеток вентрального переднего ядра таламуса человека.
 Стрелки- варикозности дендрита, ак-аксон.
 Иммуногистохимический метод. Рис.апп. Масштаб: 100 мкм.

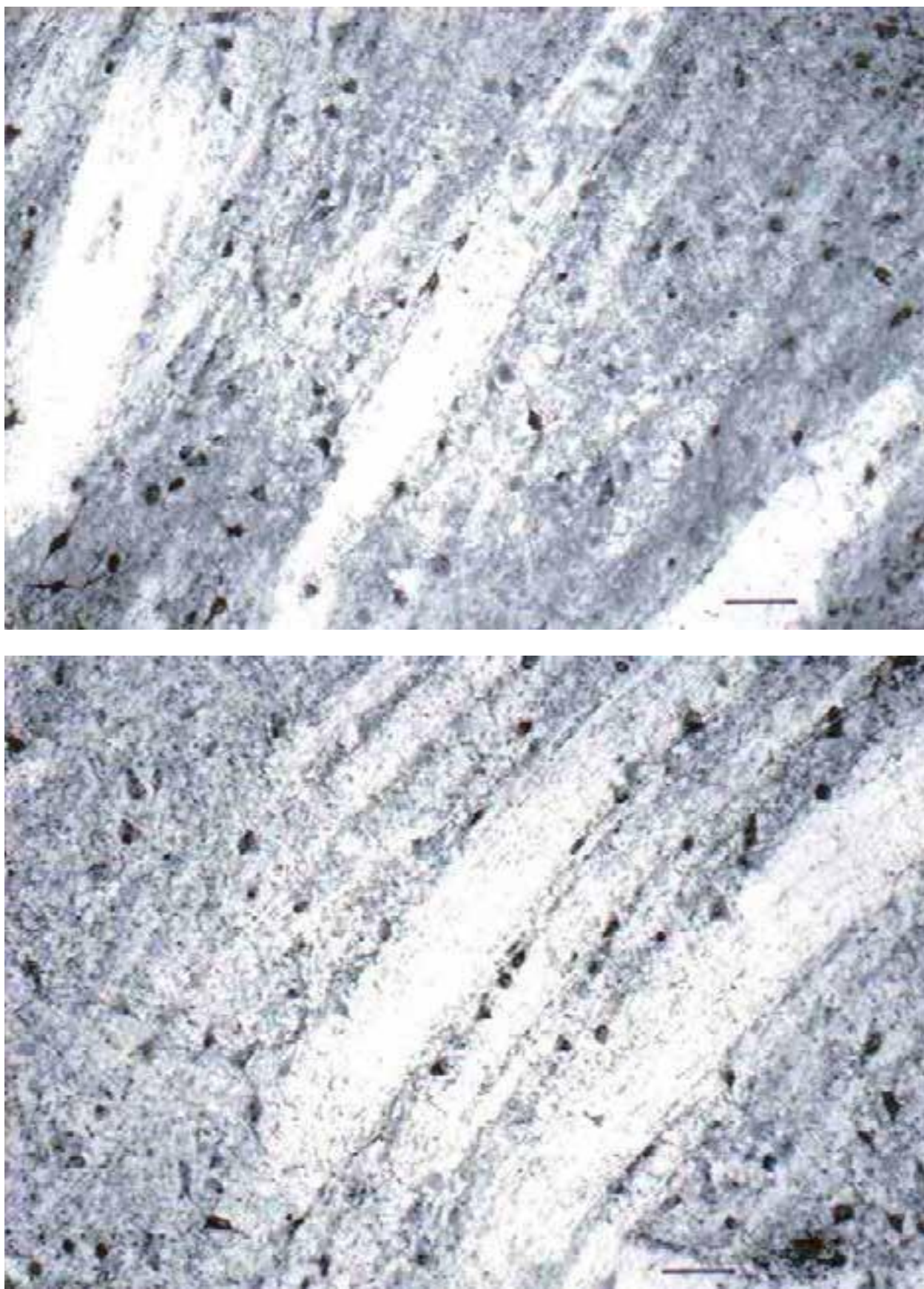


Рис. 80. Парвальбумин-позитивные нейроны вентрального латерального ядра таламуса человека.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

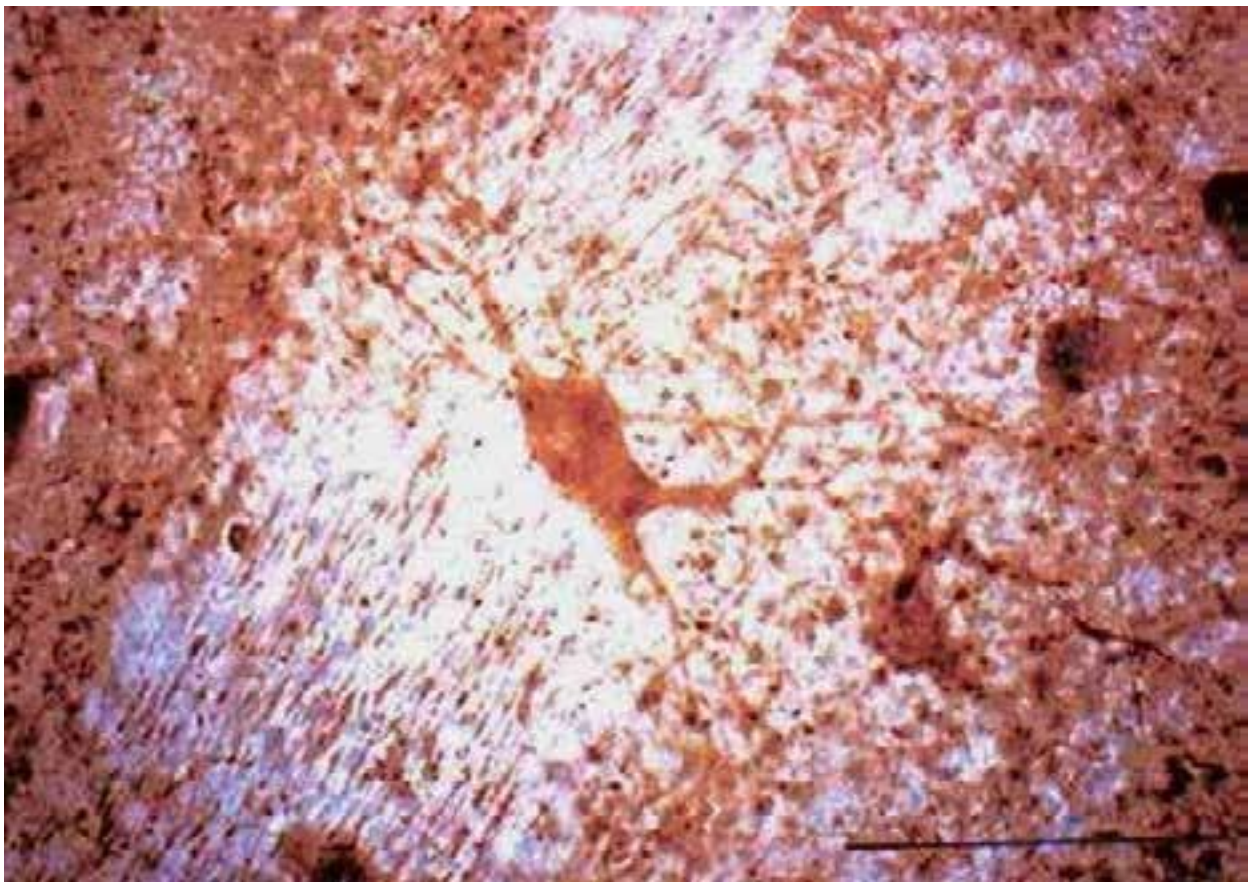
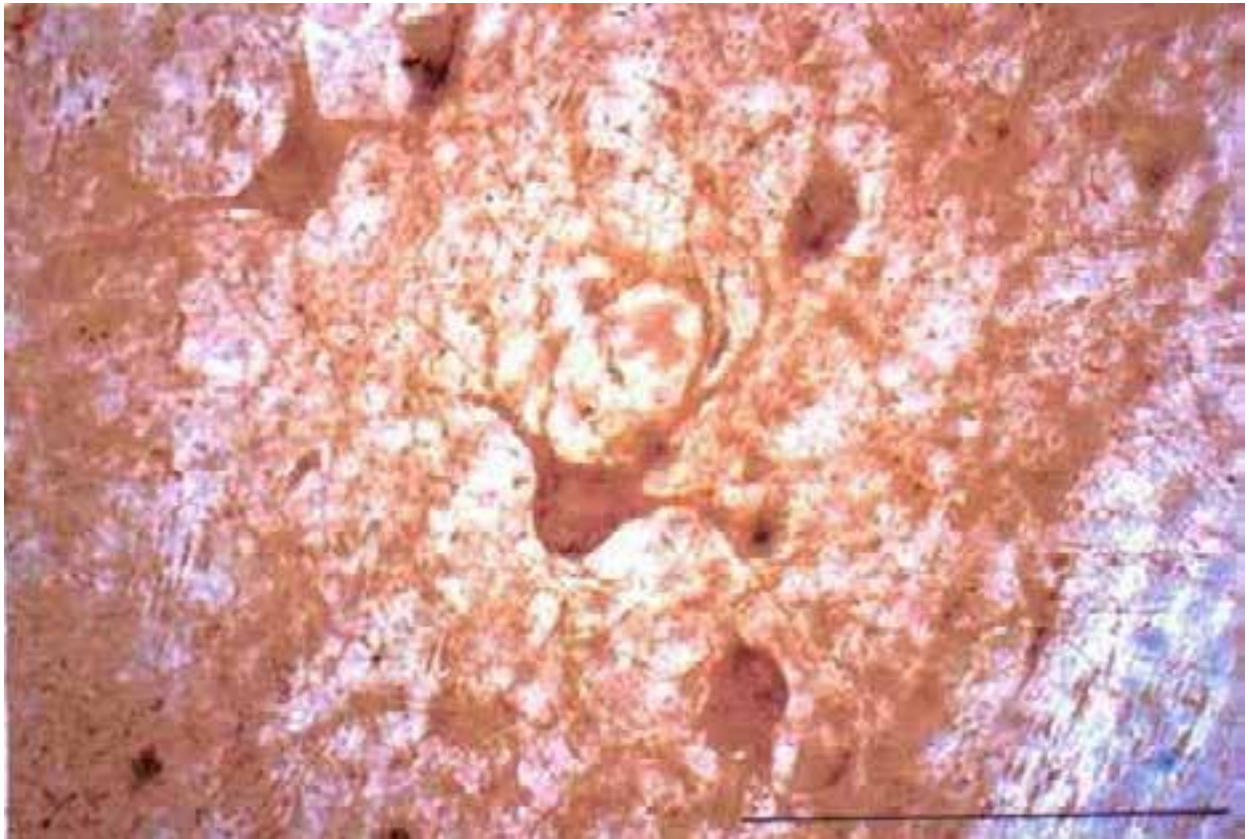


Рис. 81. Кустовидные парвальбумин-позитивные нейроны вентрального латерального ядра таламуса человека.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

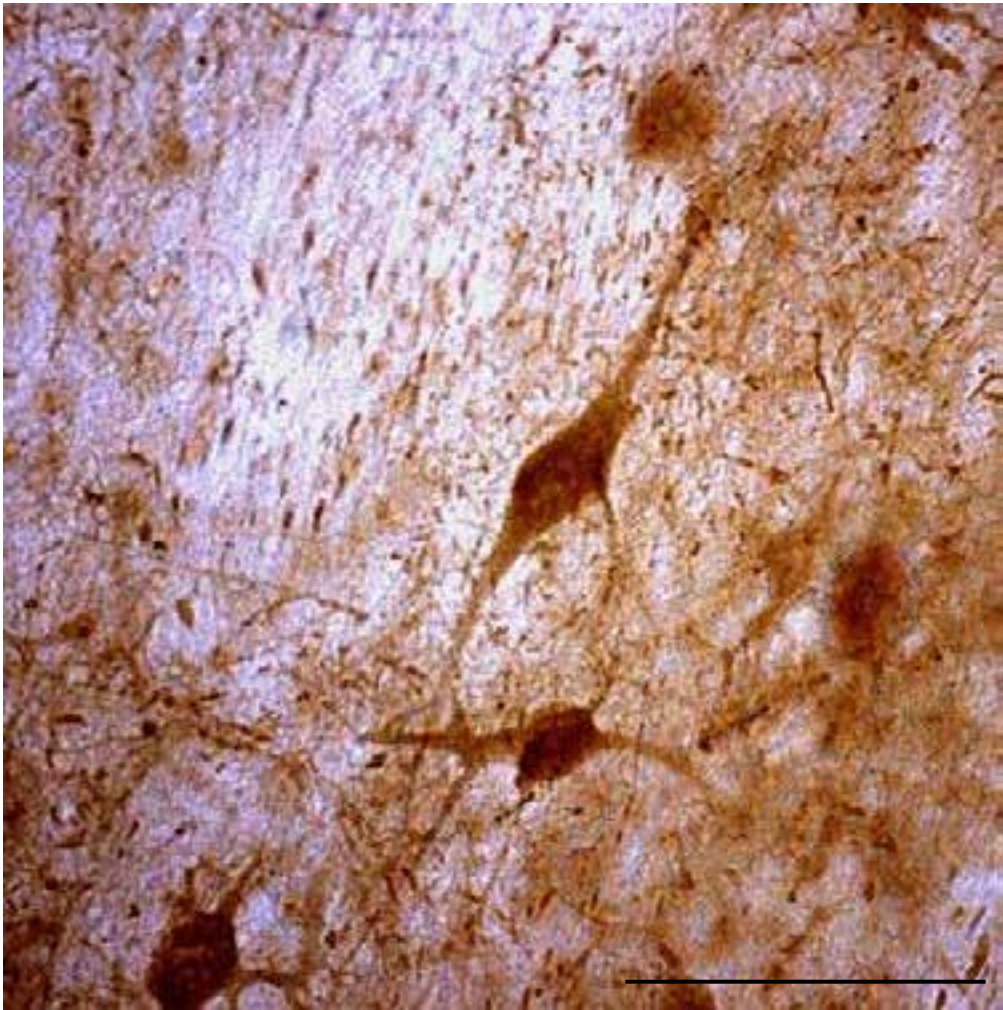


Рис. 82. Паравальбумин-позитивный ретикулярный нейрон вентрального латерального ядра таламуса человека.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

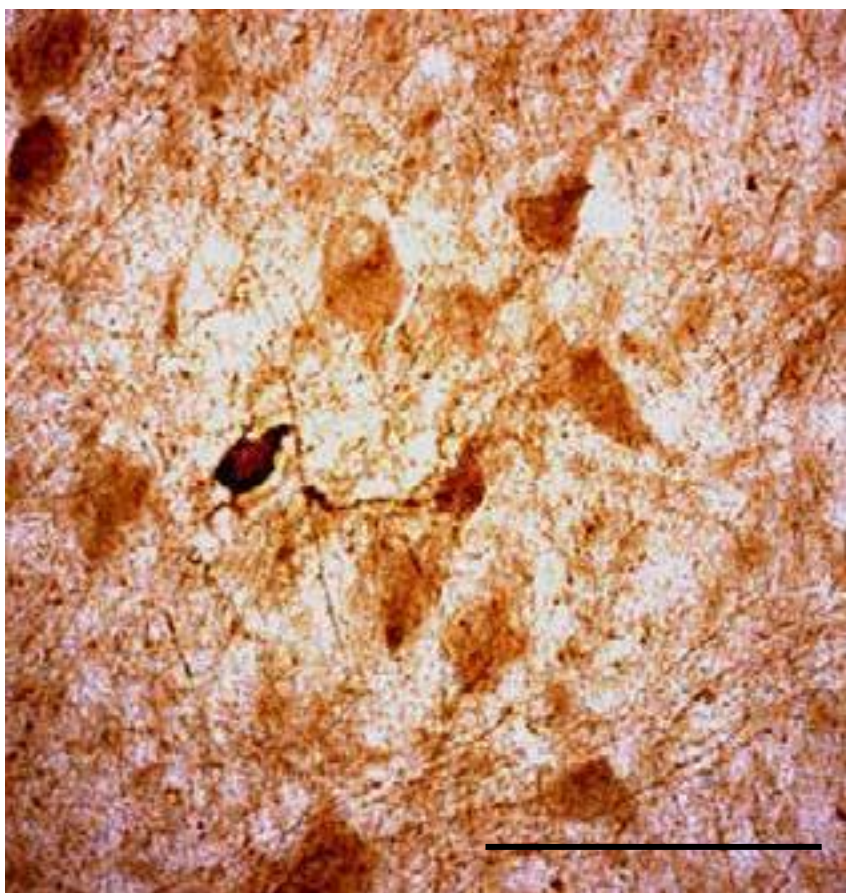


Рис. 83. Короткоаксонный паравальбумин-позитивный нейрон вентрального латерального ядра таламуса человека.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

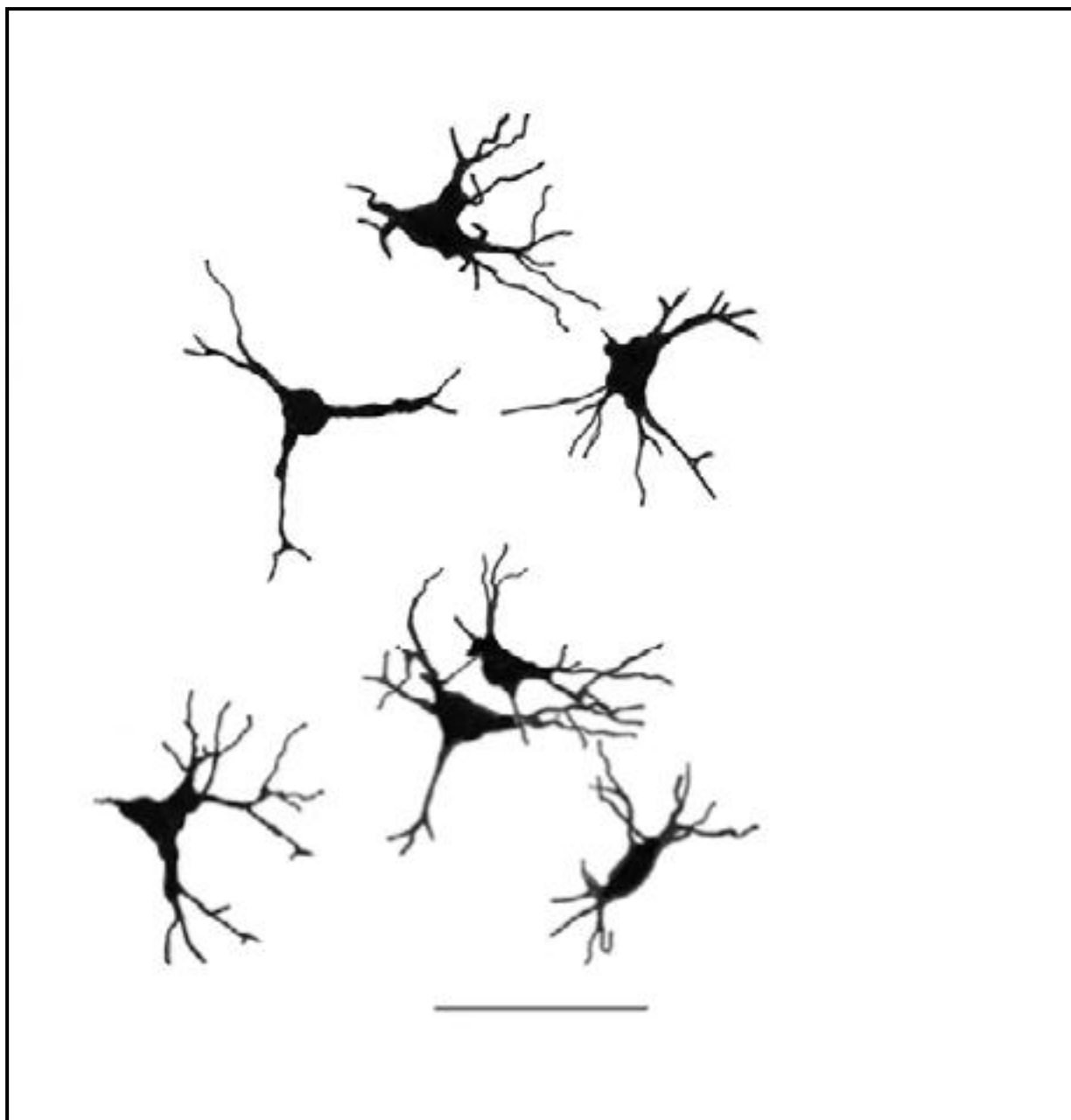


Рис.84. Зарисовка кустовидных парвальбумин-позитивных нейронов медиодорсального ядра таламуса человека. Иммуногистохимический метод. Рис.апп. Масштаб: 100 мкм.

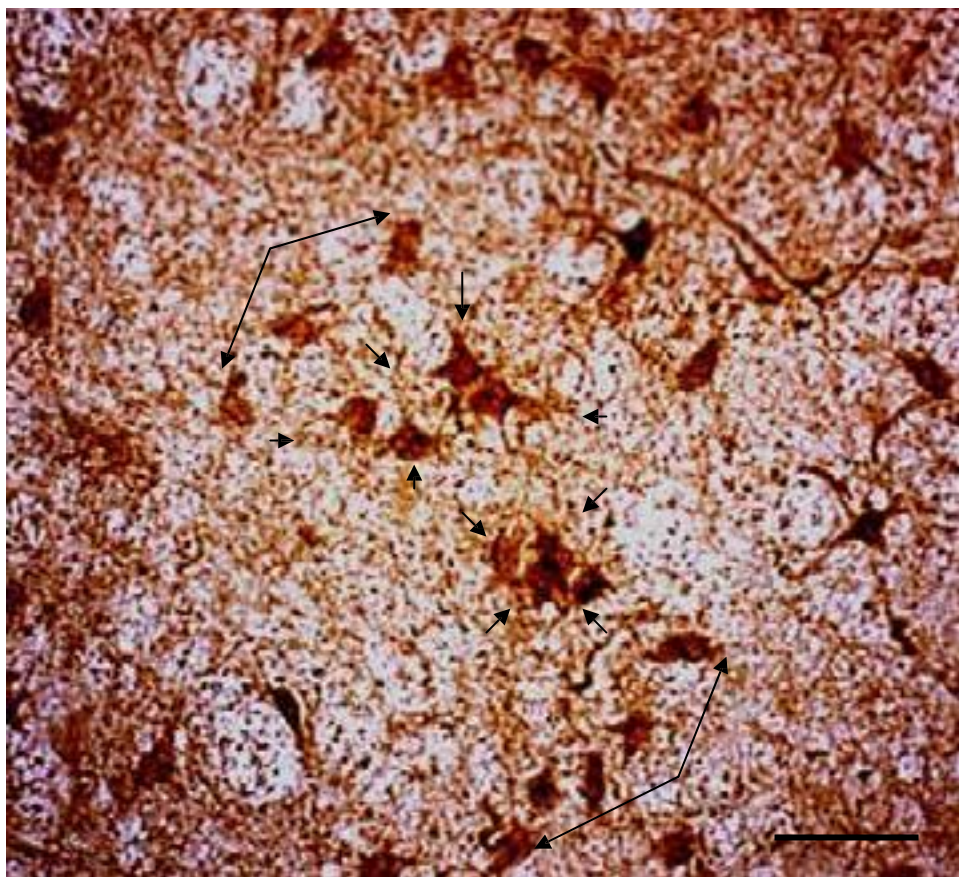


Рис. 85. Модули из кустовидных парвальбумин- позитивных клеток медиодорсального ядра таламуса человека.
Стрелки – групповые модули; угловые стрелки – цепочечные модули.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

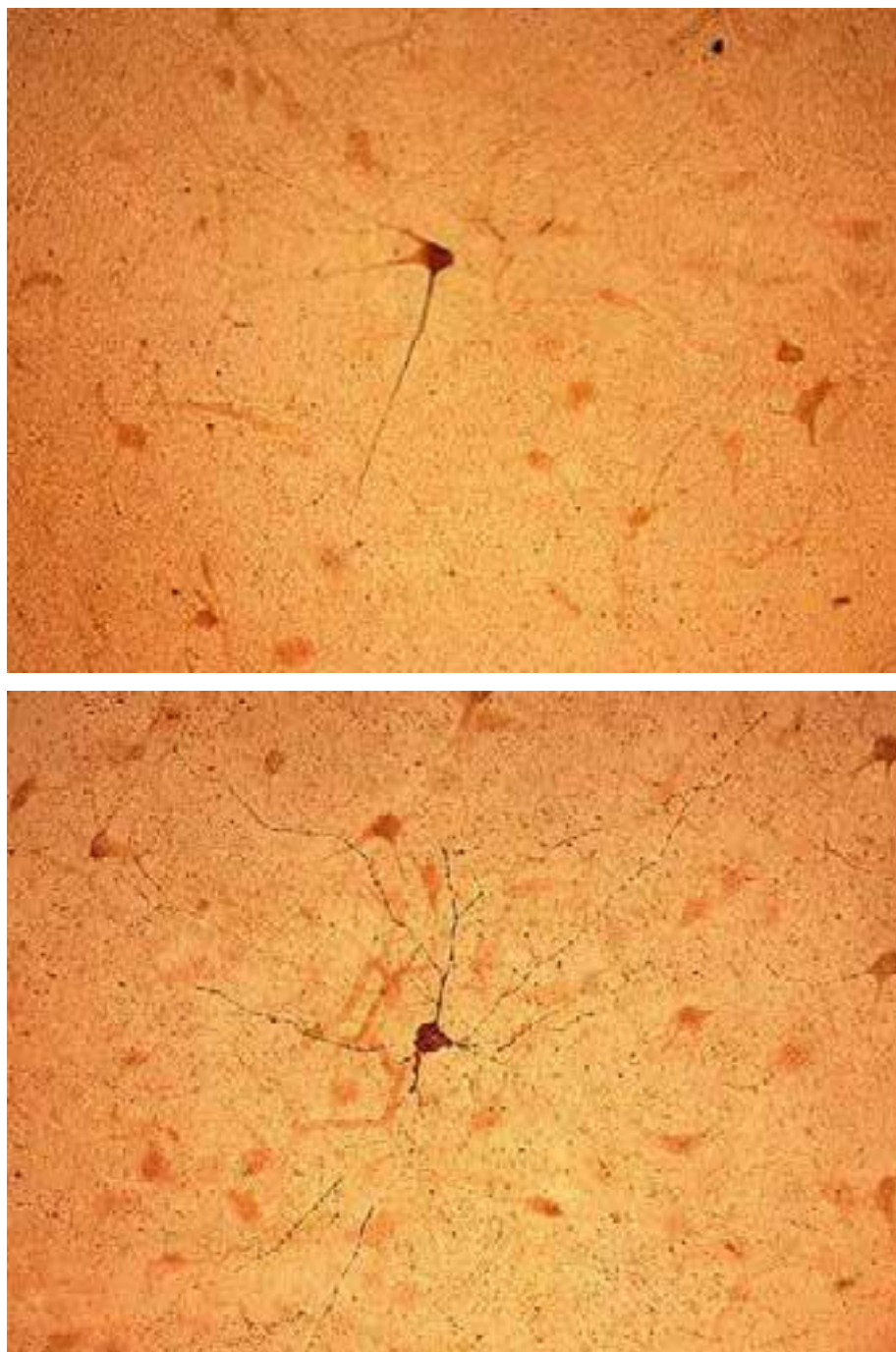


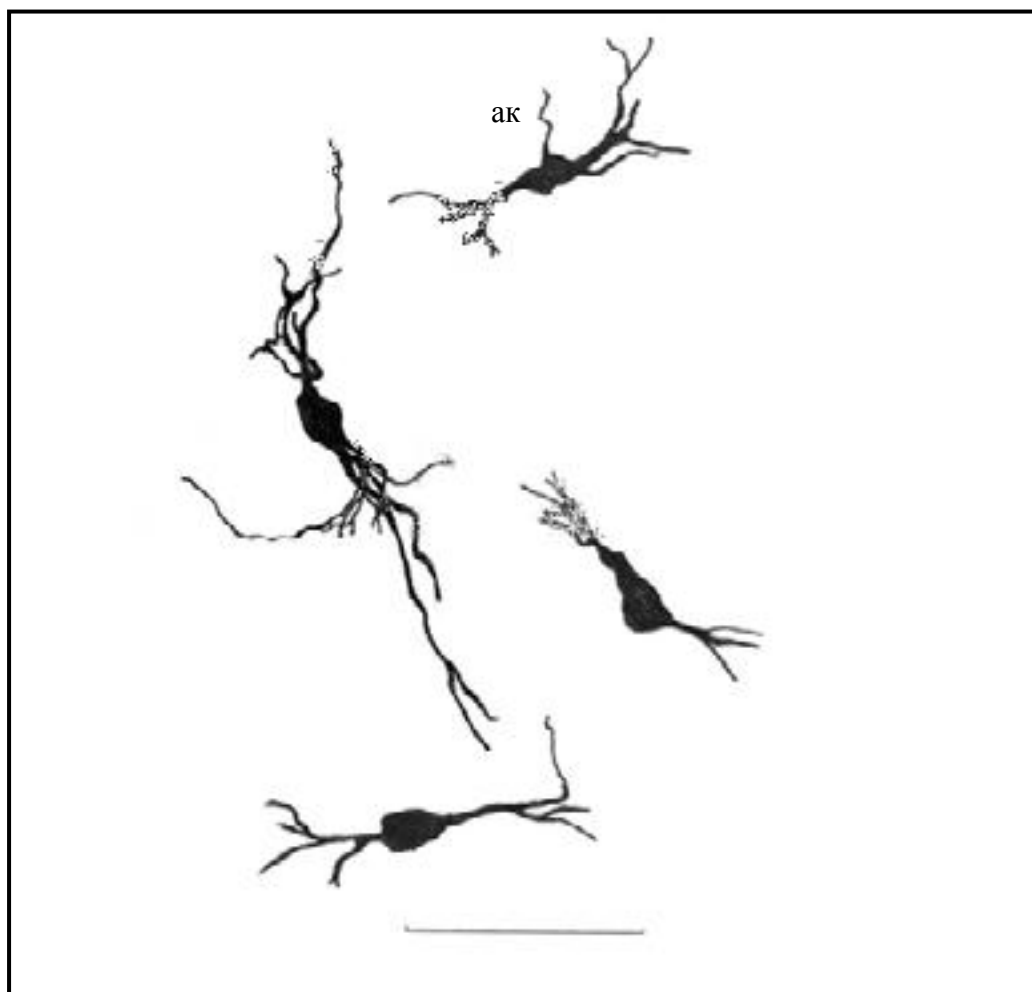
Рис. 86. Ретикулярные парвальбумин-позитивные нейроны медиодорсального ядра таламуса человека.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.



Рис. 87 а, б. Парвальбумин-позитивные нейроны медиодорсального ядра таламуса человека.

а) двухпучковый нейрон.

Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.



б). Двухпучковые парвальбумин -позитивные нейроны медиодорсального ядра таламуса человека.

ак - аксон

Иммуногистохимический метод. Рис.апп. Масштаб: 100 мкм.

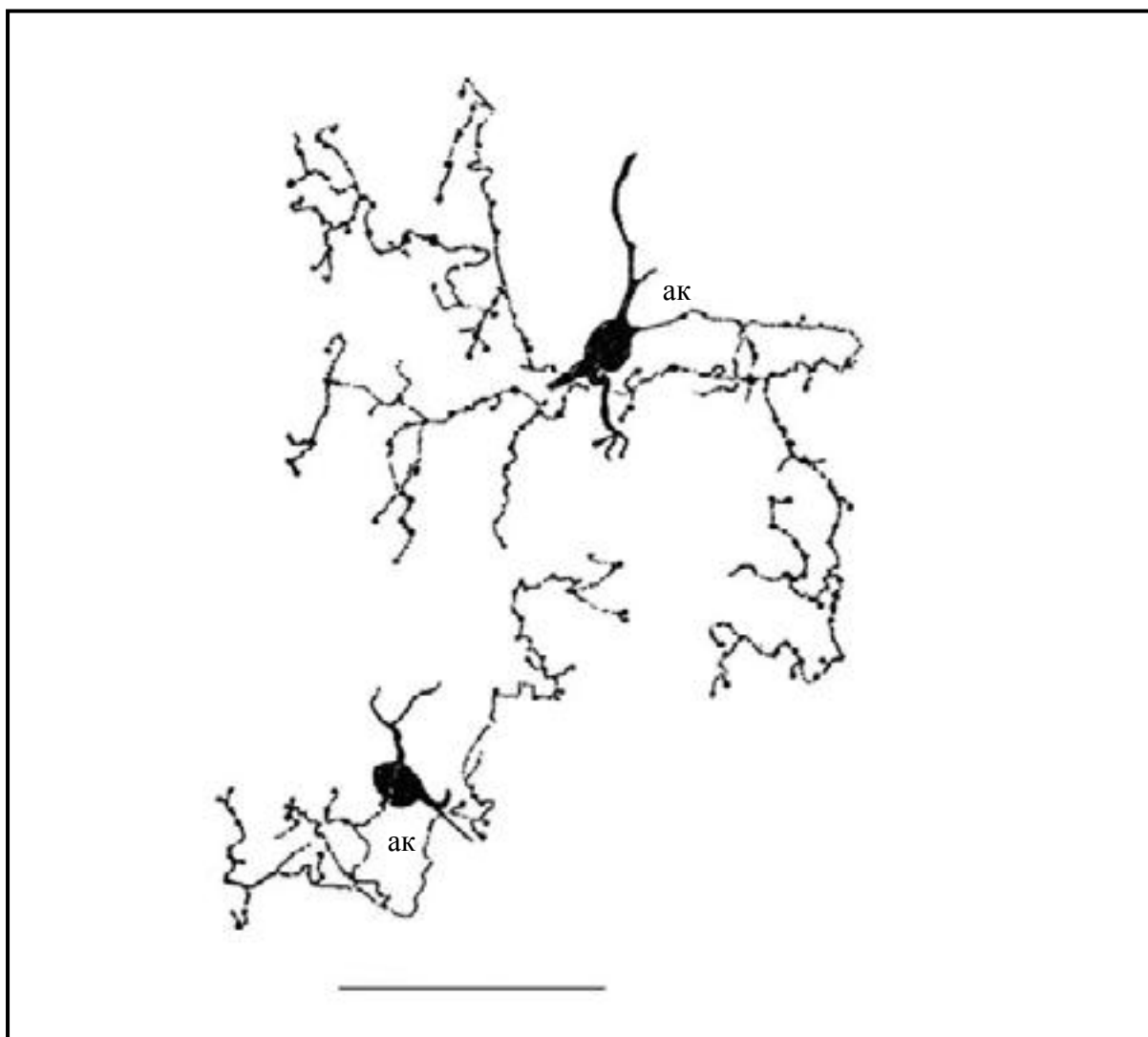


Рис.88. Зарисовка парвальбумин-позитивных короткоаксонных нейронов медиодорсального ядра таламуса человека.

ак - аксон

Иммуногистохимический метод. Рис.апп. Масштаб: 100 мкм.

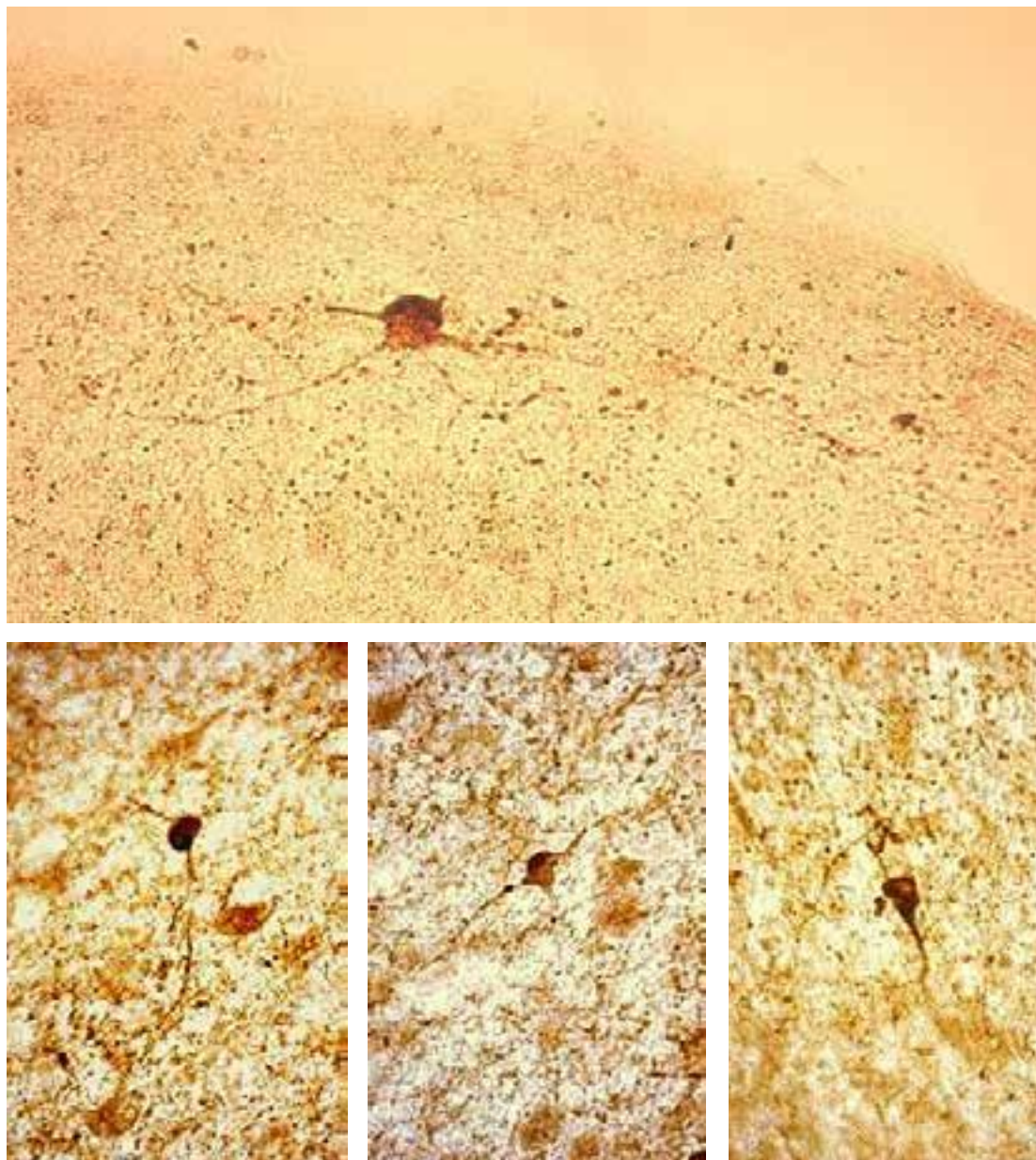


Рис. 89. Мелкие короткоаксонные парвальбумин-позитивные нейроны переднего вентрального ядра таламуса человека.

Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

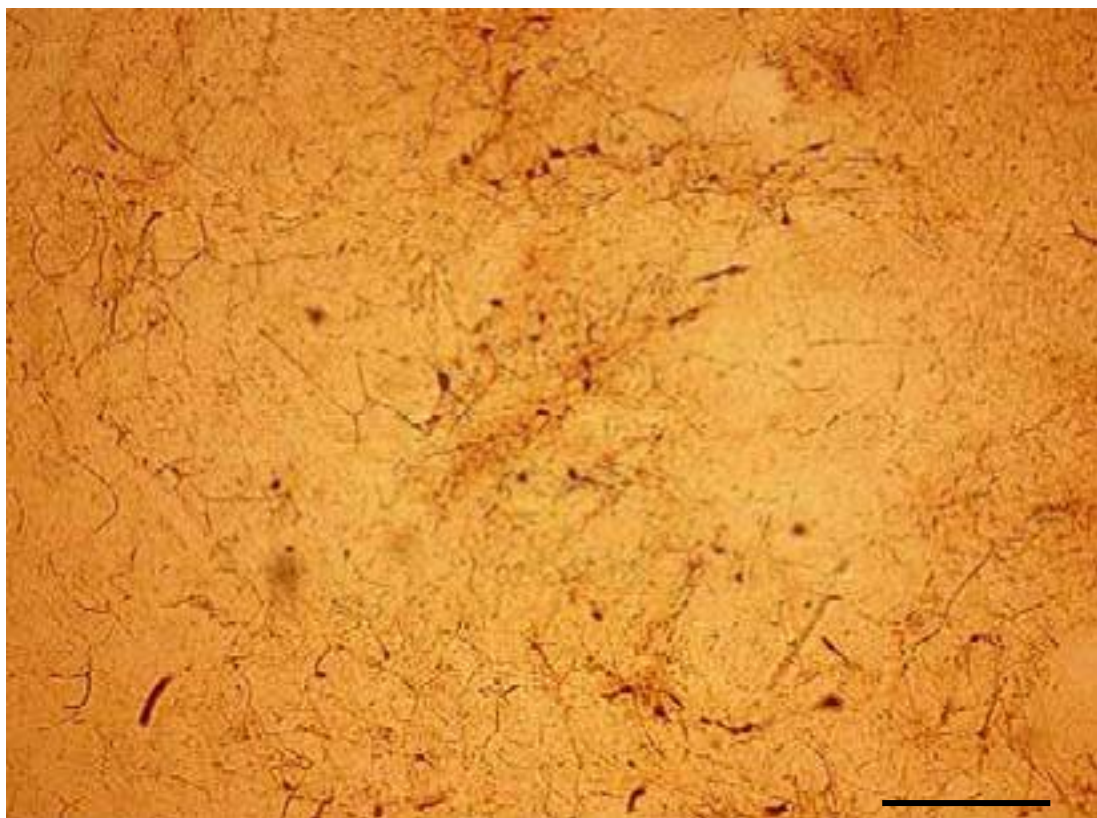


Рис. 90. Парвальбумин- позитивные нейроны ретикулярного ядра таламуса человека.

Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

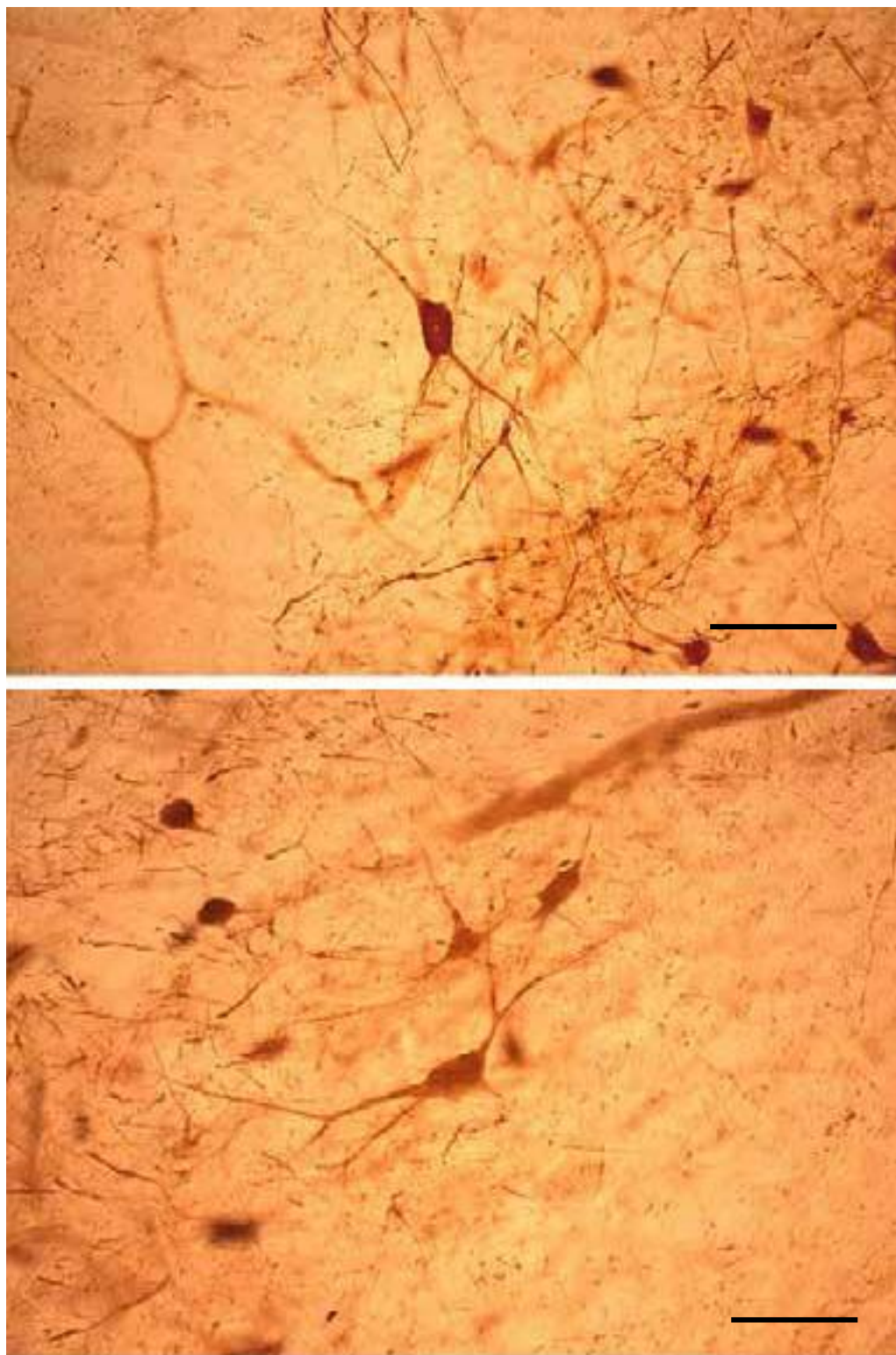


Рис. 91. Крупные ретикулярные парвальбумин-позитивные нейроны ретикулярного ядра таламуса человека. Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

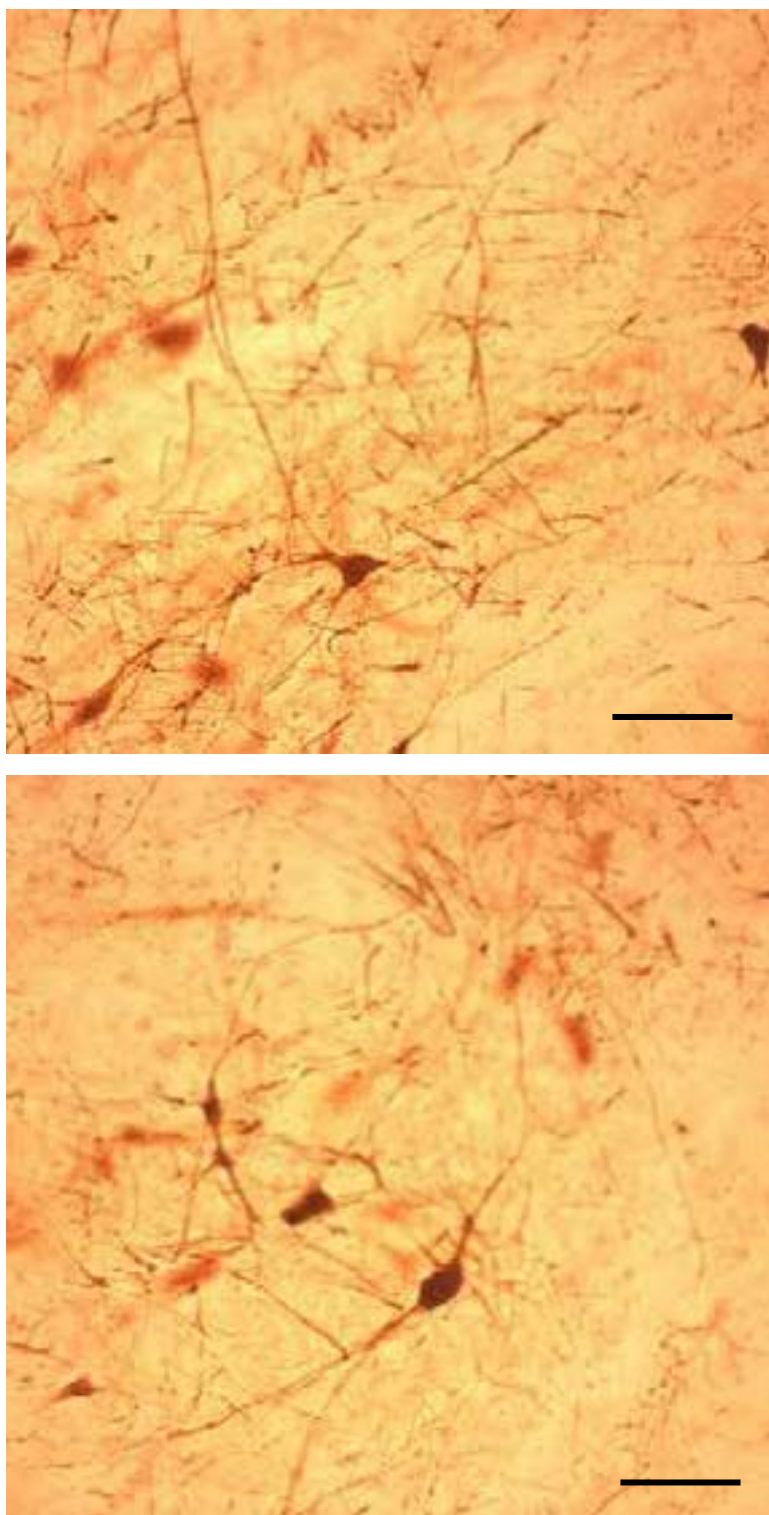


Рис. 92. Ретикулярные парвальбумин- позитивные нейроны среднего размера ретикулярного ядра таламуса человека.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

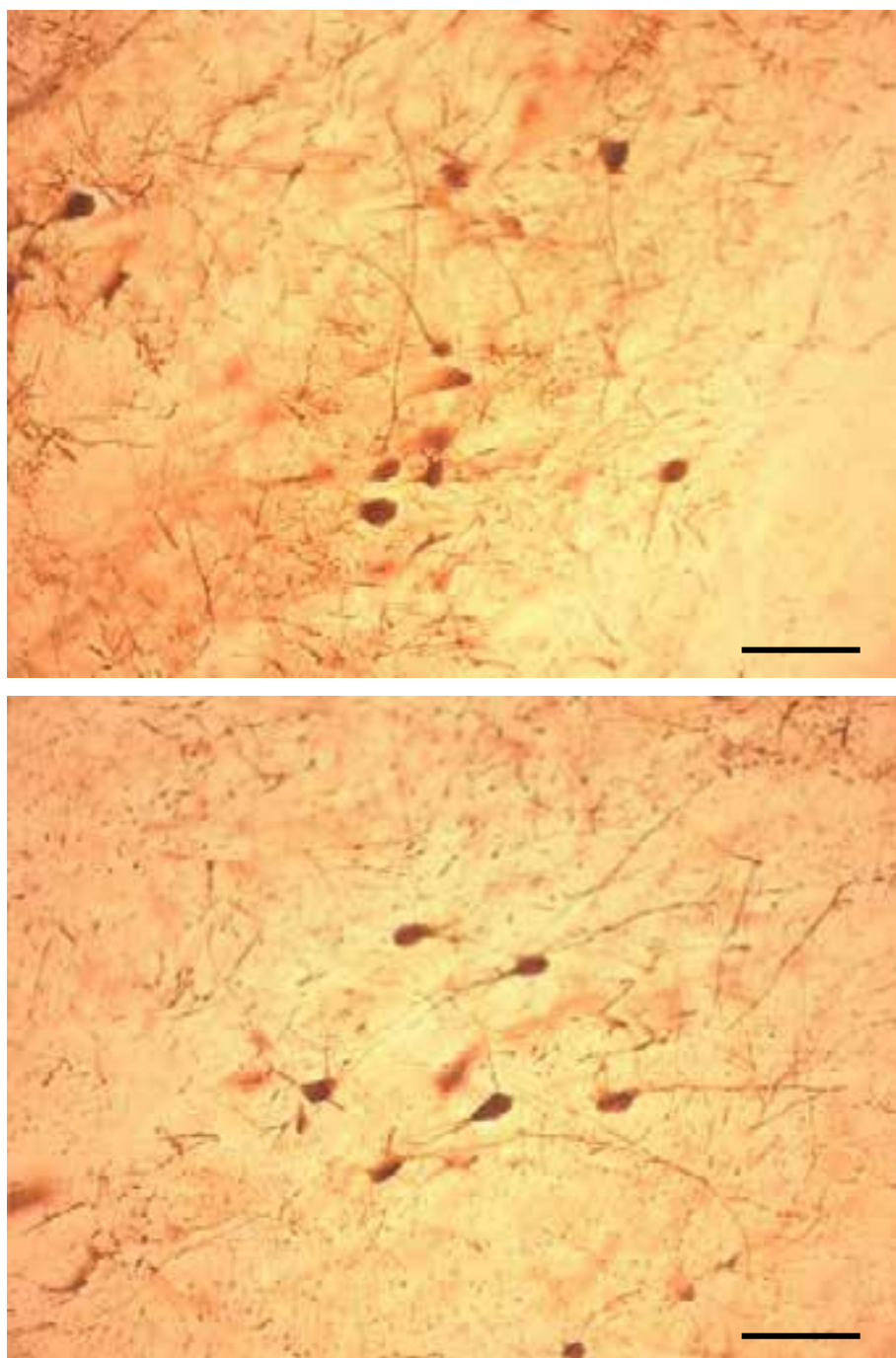


Рис. 93. Мелкие ретикулярные парвальбумин-позитивные нейроны ретикулярного ядра таламуса человека.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

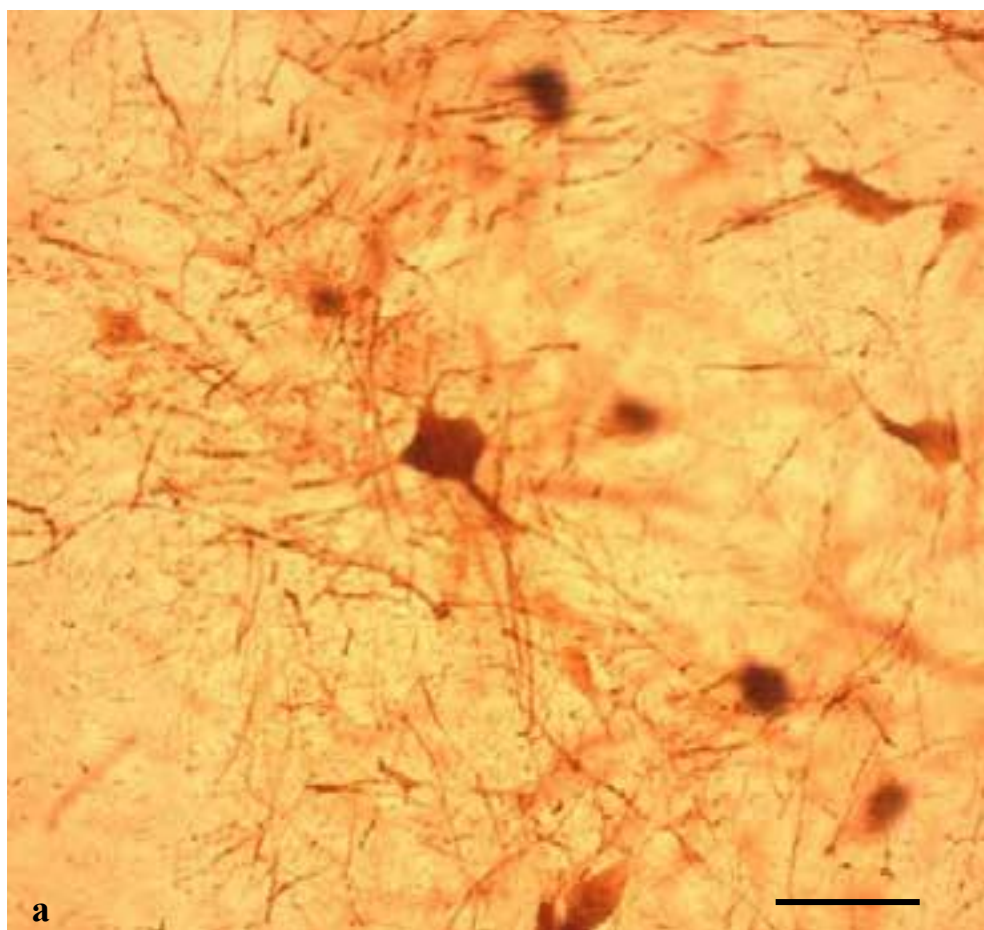
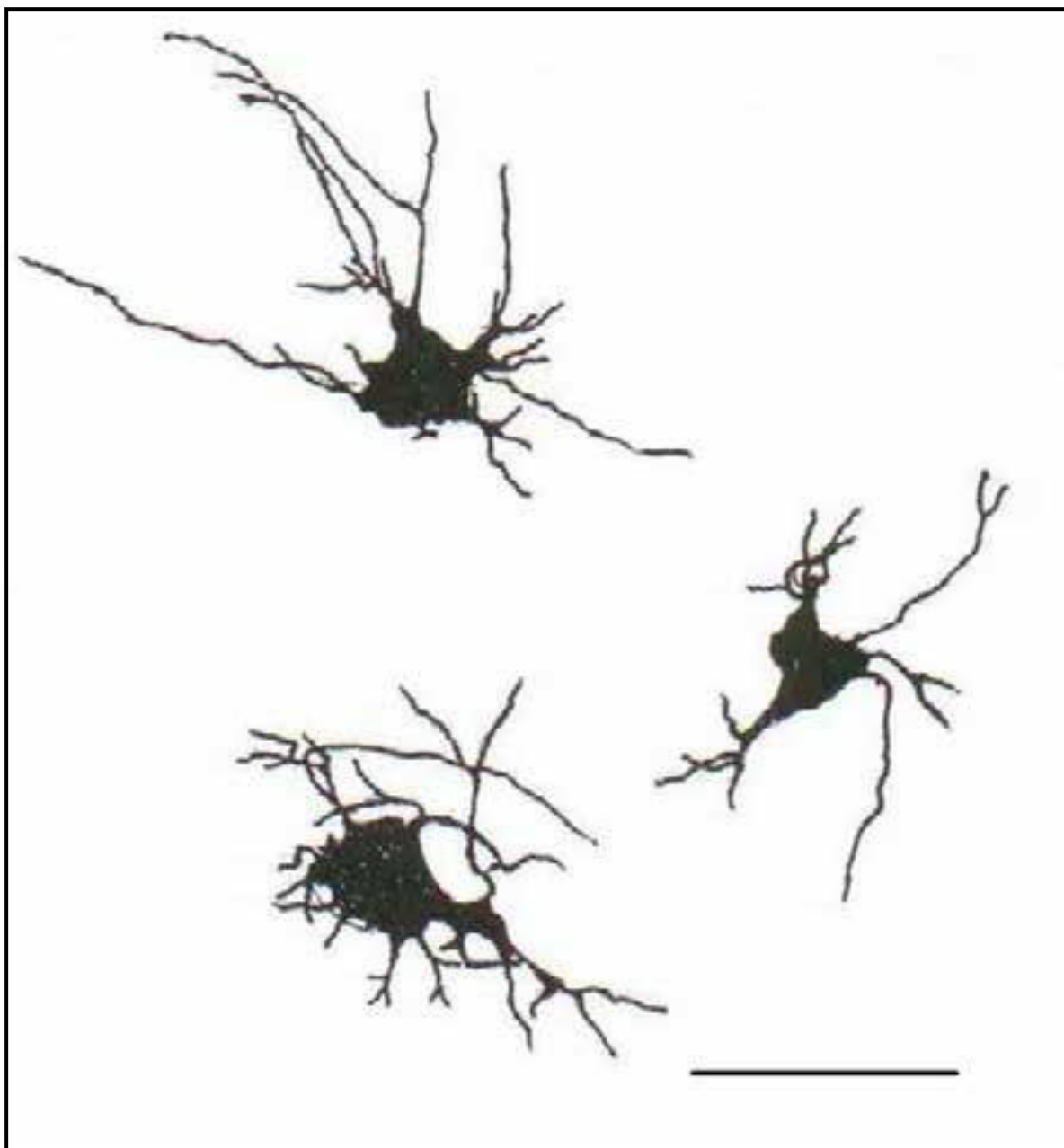


Рис. 94 а, б. Густоветвистые парвальбумин- позитивные нейроны ретикулярного ядра таламуса человека.

а) мультиполярный нейрон.

Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.



б). Зарисовка парвальбумин-позитивных густоветвистых (мультиполярных) нейронов ретикулярного ядра таламуса человека. Иммуногистохимический метод. Рис.апп. Масштаб: 100 мкм.

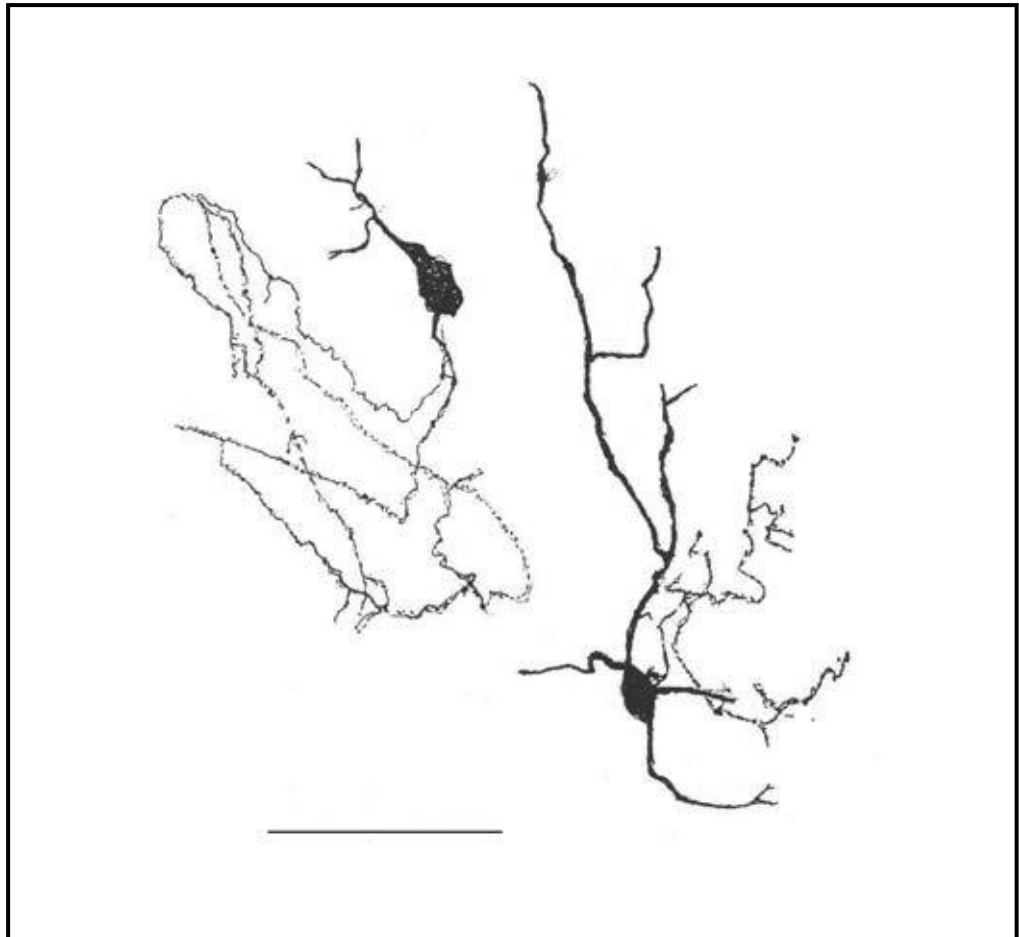


Рис. 95. Зарисовка парвальбумин-позитивных короткоаксонных нейронов ретикулярного ядра таламуса человека.

ак- аксон.

Иммуногистохимический метод. Рис.апп. Масштаб: 100 мкм.

Парвальбумин- позитивные нейроны

Таблица 5

	Длинноаксонные					короткоаксонные (интернейроны)		
	редковетвистые	густоветвистые				длиннодендритные	гладкодендритные	«лохматодендритные»
	ретикулярные	древовидные	кустовидные (средние)	кустовидные (крупные и гигантские)	двухлучковые			
VA	R _{1m}	-	+	-	-	-	+	-
VL	R _{1m}	-	+	+	-	-	+	-
Md	R _{1m}	-	+	-	+	-	+	-
AD	-	-	-	-	-	-	-	-
AV	-	-	-	-	-	-	+	-
AM	-	-	-	-	-	-	+	-
Ret	R _{1L} , R _{1m} , R _{1s}	мультиполярные +				-	+	-

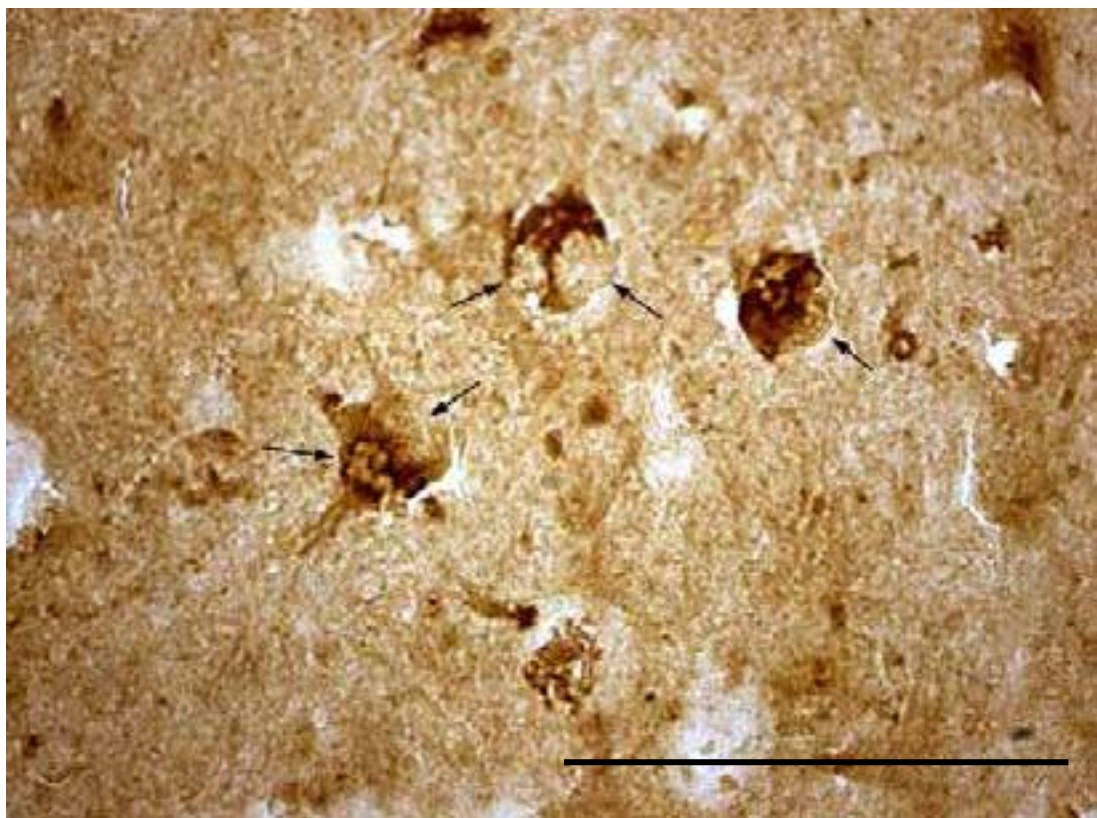


Рис. 96 а, б. Калретинин-позитивные нейроны.
а) содержащие липофусциновые гранулы (стрелки).
Имуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.



б. Иммуногистохимический контроль для препаратов на калретинин.
Масштаб 100 мкм.

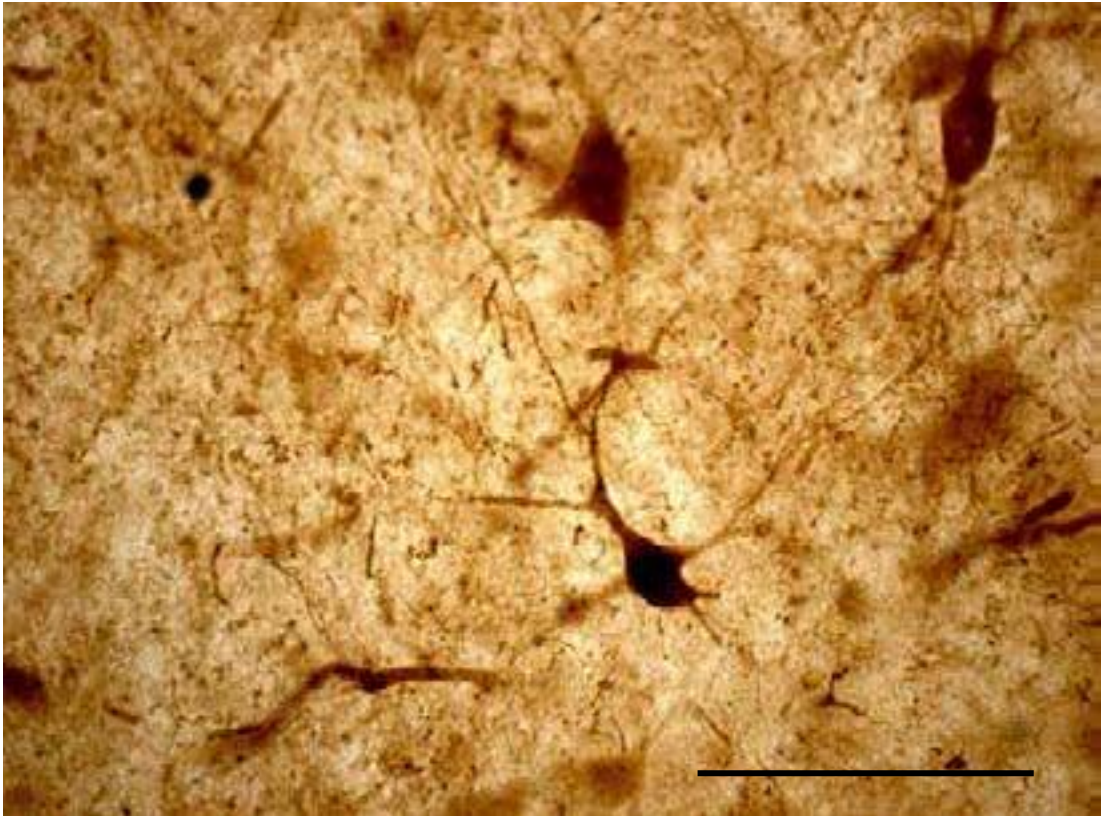


Рис. 97. Длинноаксонный древовидный калретинин-позитивный нейрон
вентрального переднего ядра таламуса человека.
Иммуногистохимический методю Масштаб: 100 мкм.

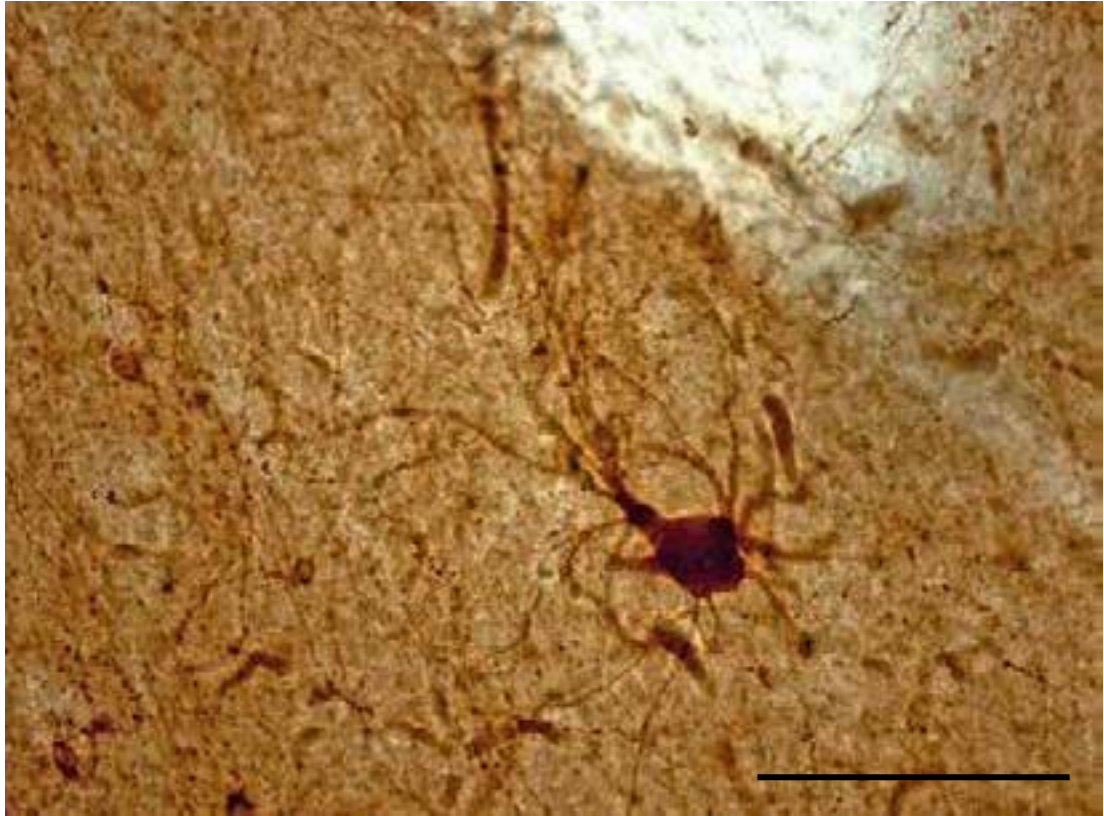
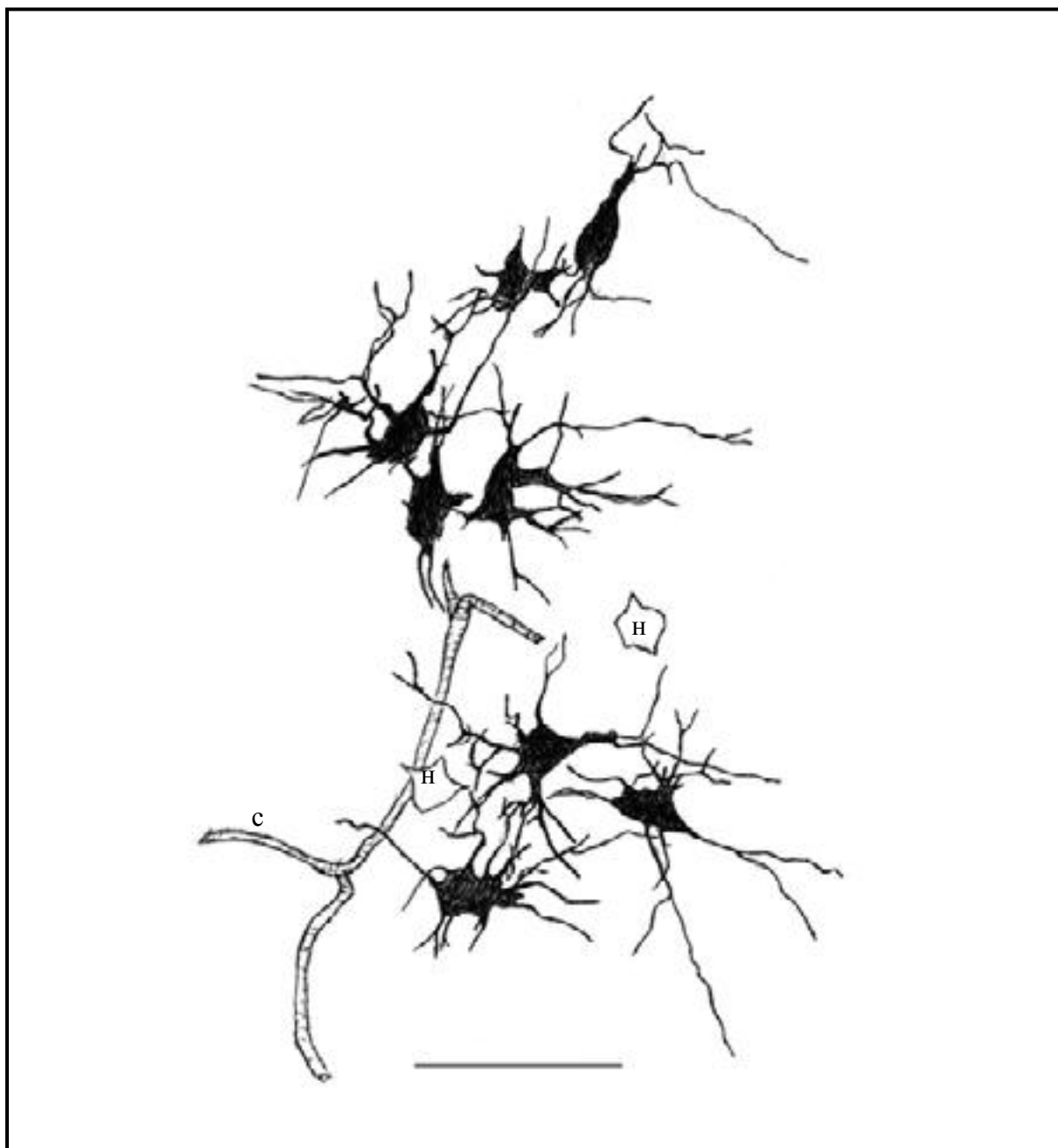


Рис. 98 а, б. Калретинин-позитивные нейроны вентрального переднего ядра таламуса человека.

а) Нейрон среднего размера.

Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.



б). Зарисовка калретинин-позитивных кустовидных нейронов вентрального переднего ядра таламуса человека.

с - сосуд, н - неокрашенные нейроны.

Иммуногистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

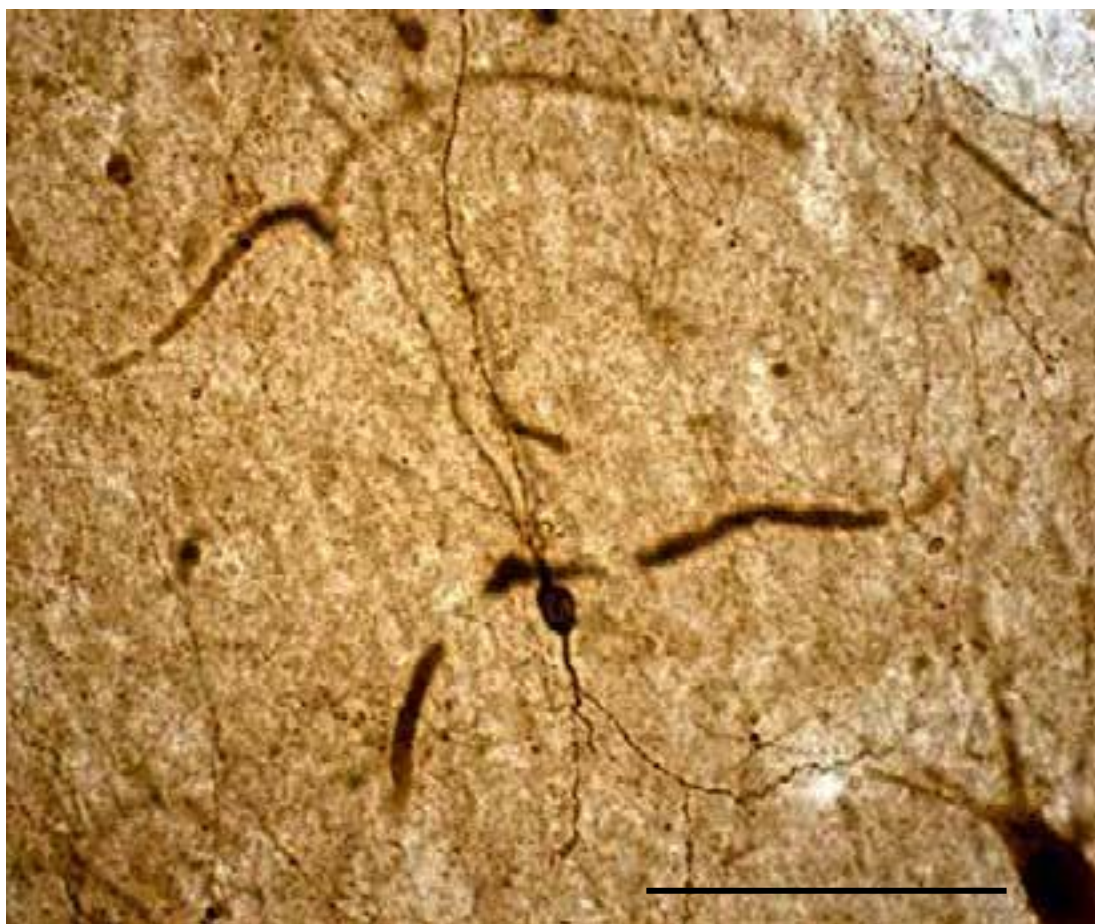


Рис. 99. Калретинин-позитивная мелкая длиннодендритная короткоаксонная клетка вентрального переднего ядра таламуса человека. Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

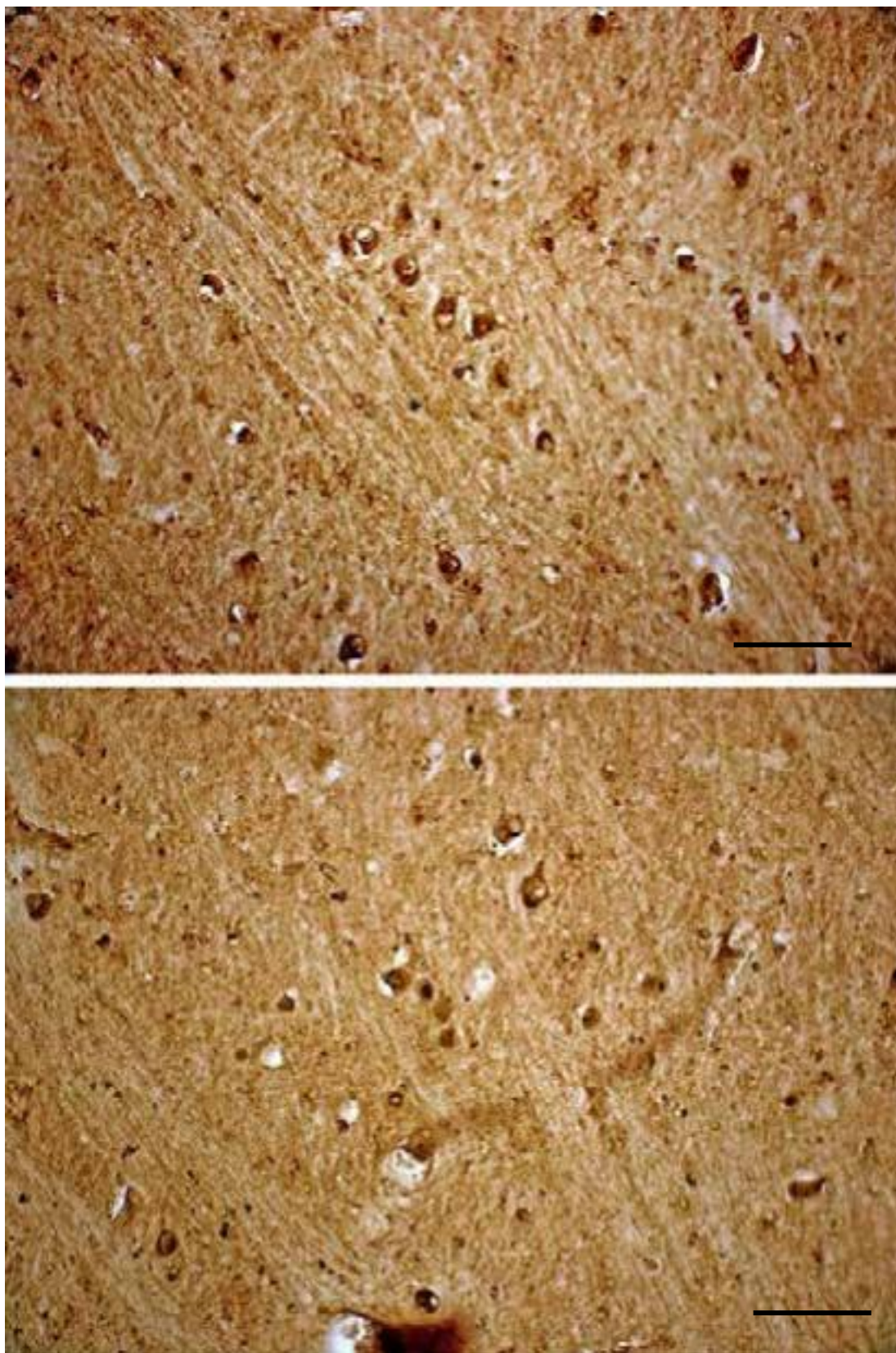


Рис. 100. Цепочечные структурные модули, состоящие из калретинин-позитивных нейронов вентрального латерального ядра таламуса человека. Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

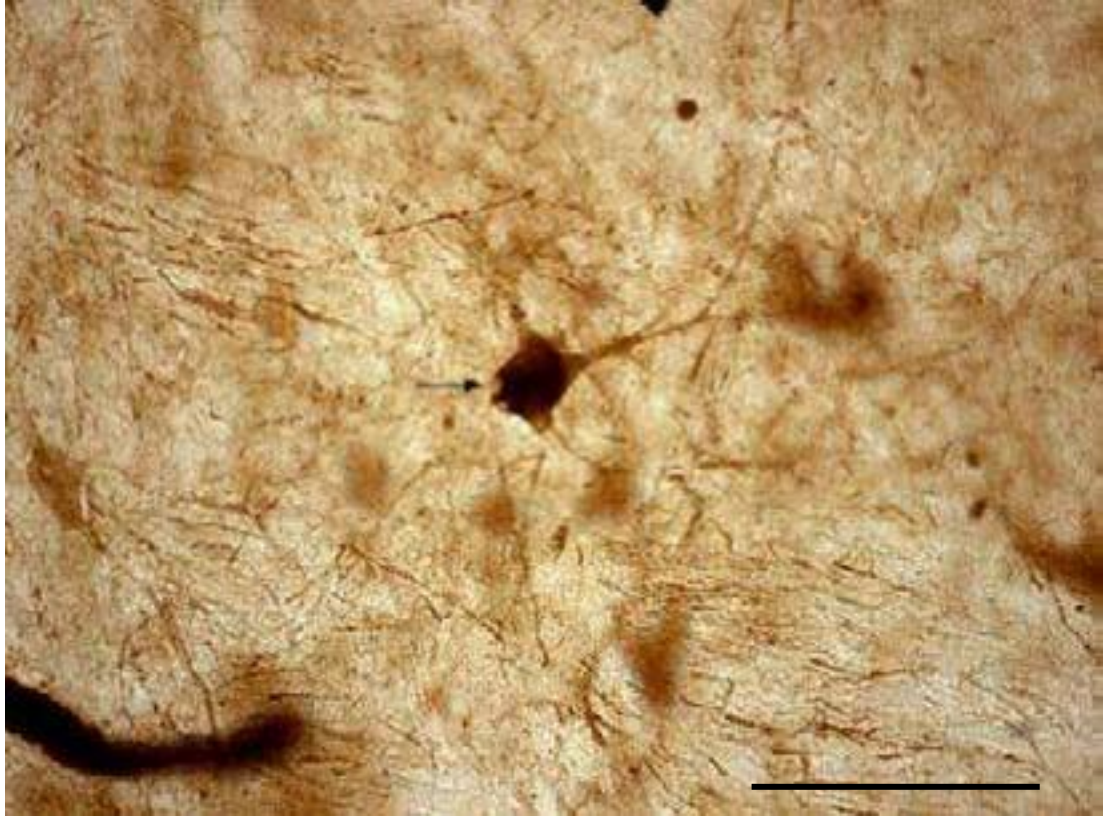


Рис. 101 а, б. Калретинин-позитивные нейроны вентрального латерального ядра таламуса человека.

а) Длинноаксонный древовидный нейрон (стрелка - липофусциновая гранула). Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.



б) Зарисовка калретинин-позитивных древовидных нейронов вентрального латерального ядра таламуса человека.

Иммуногистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

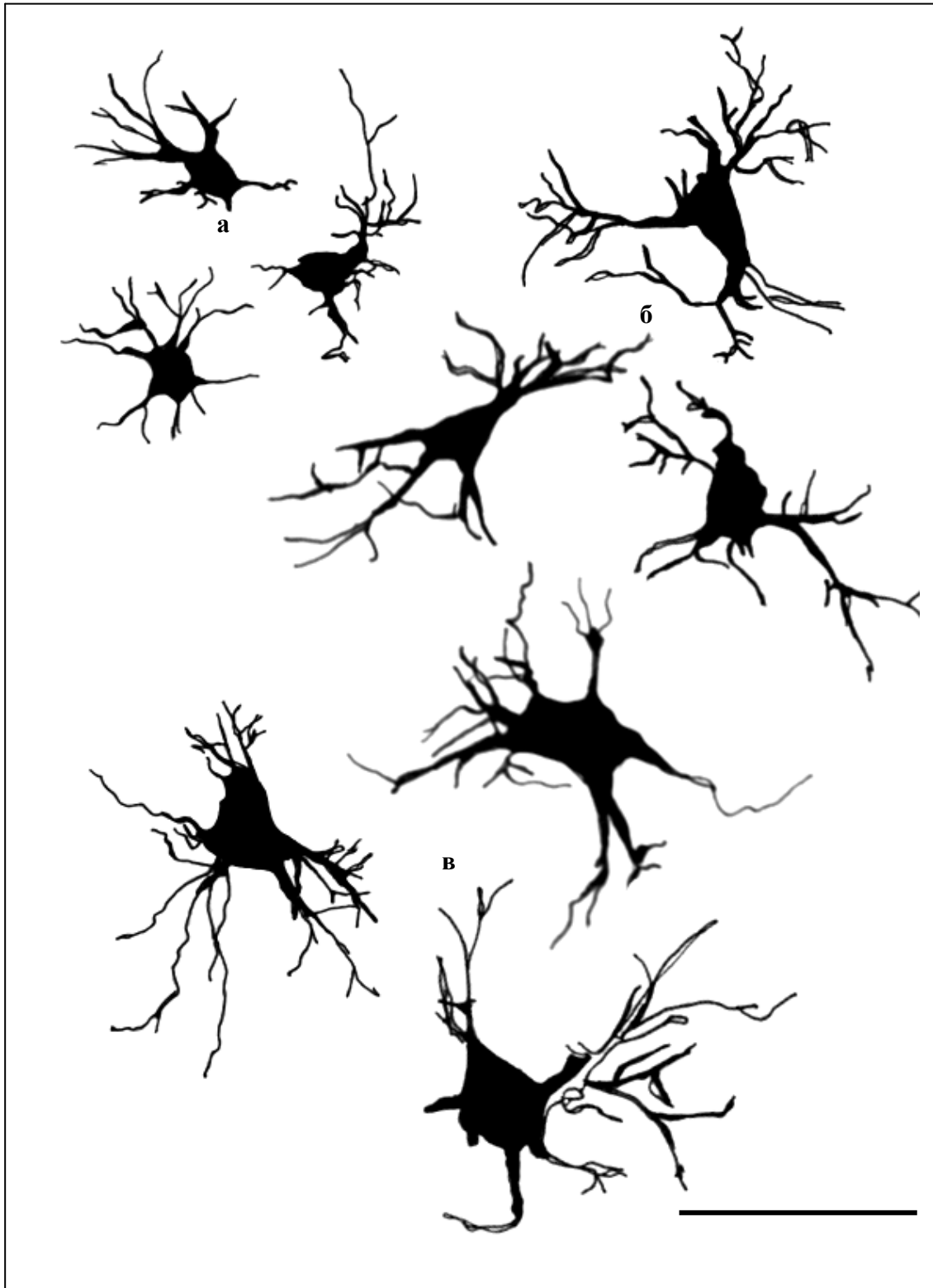


Рис. 102. Зарисовки калретинин-позитивных кустовидных нейронов вентрального латерального ядра.

а – нейроны среднего размера, б – крупного размера, в – гигантские нейроны. Иммуногистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

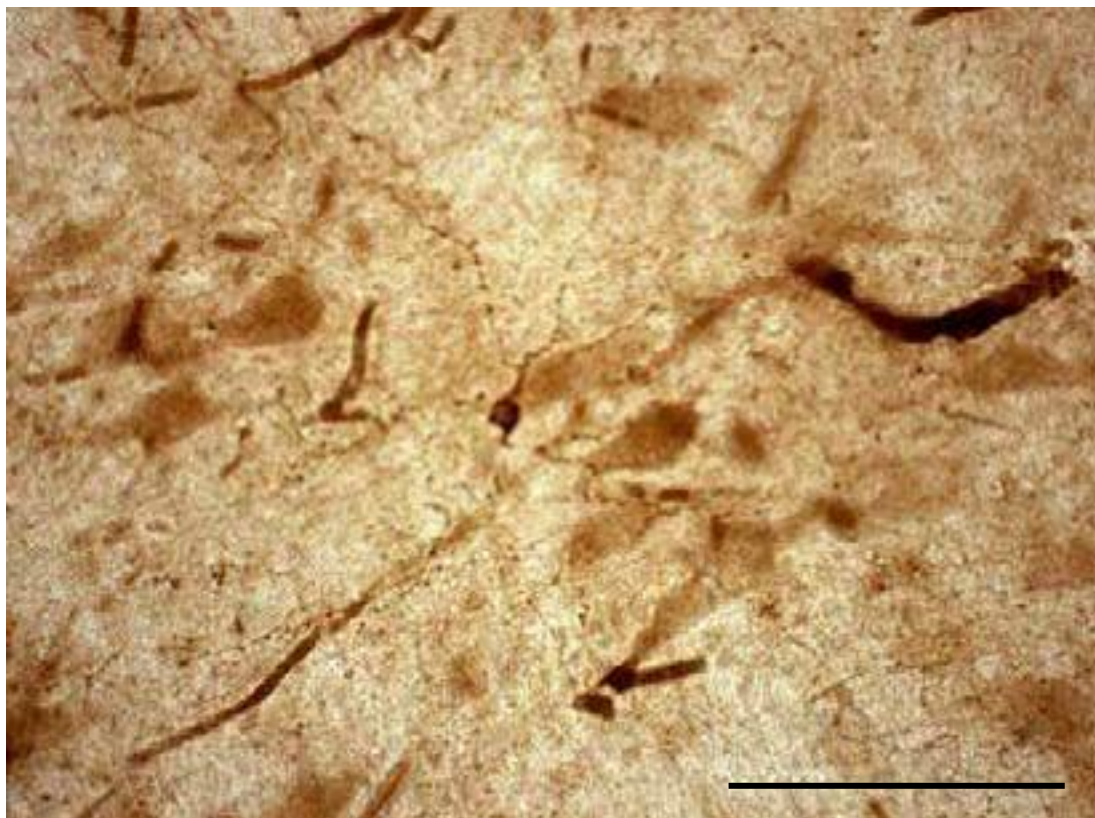


Рис. 103. Мелкий короткоаксонный длинодендритный калретинин-позитивный нейрон вентрального латерального ядра таламуса человека. Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

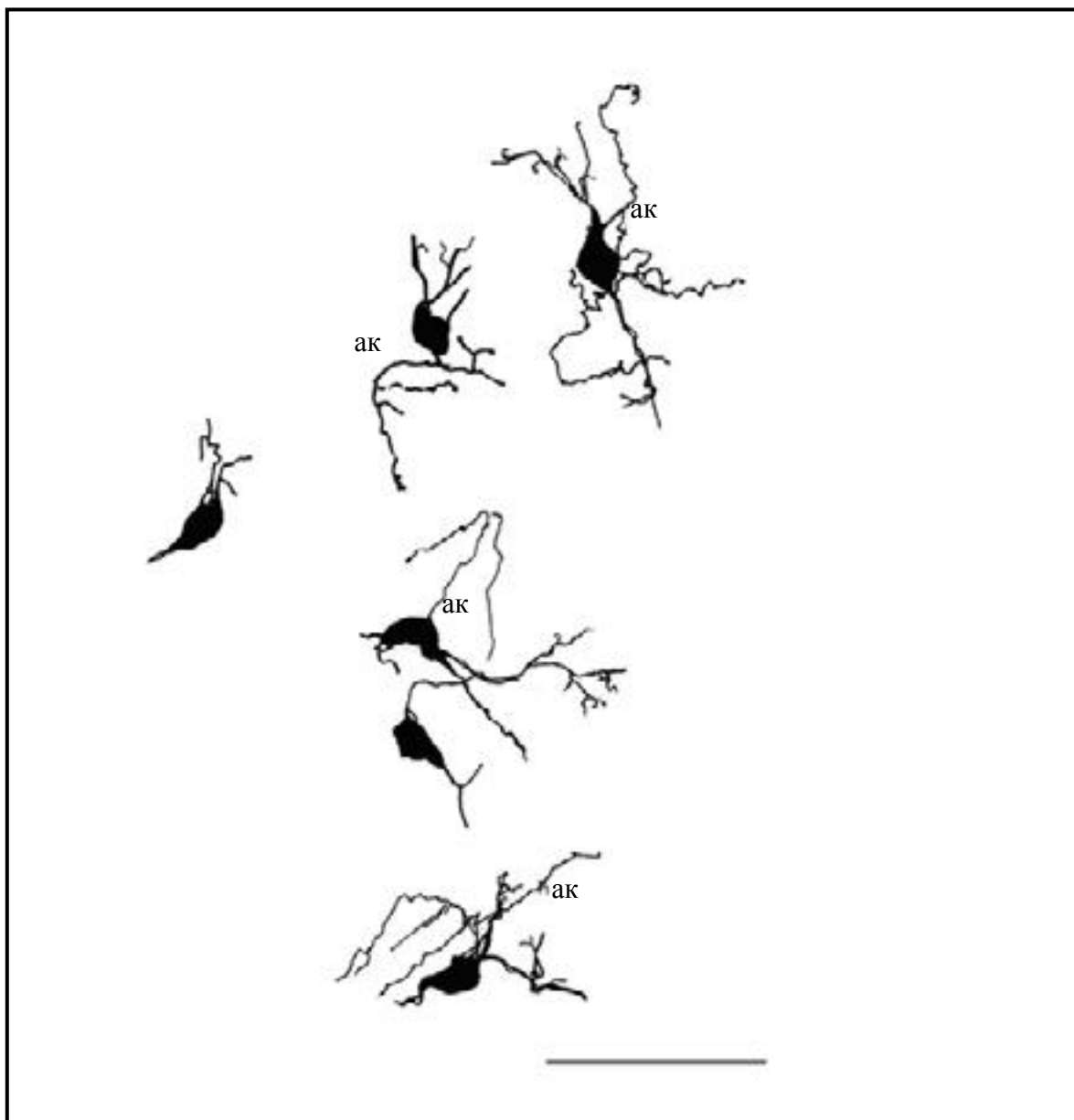


Рис. 104. Зарисовка короткоаксонных калретинин-положительных мелких «лохматодендритных» клеток вентрального латерального ядра таламуса человека.

ак - аксон

Иммуногистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

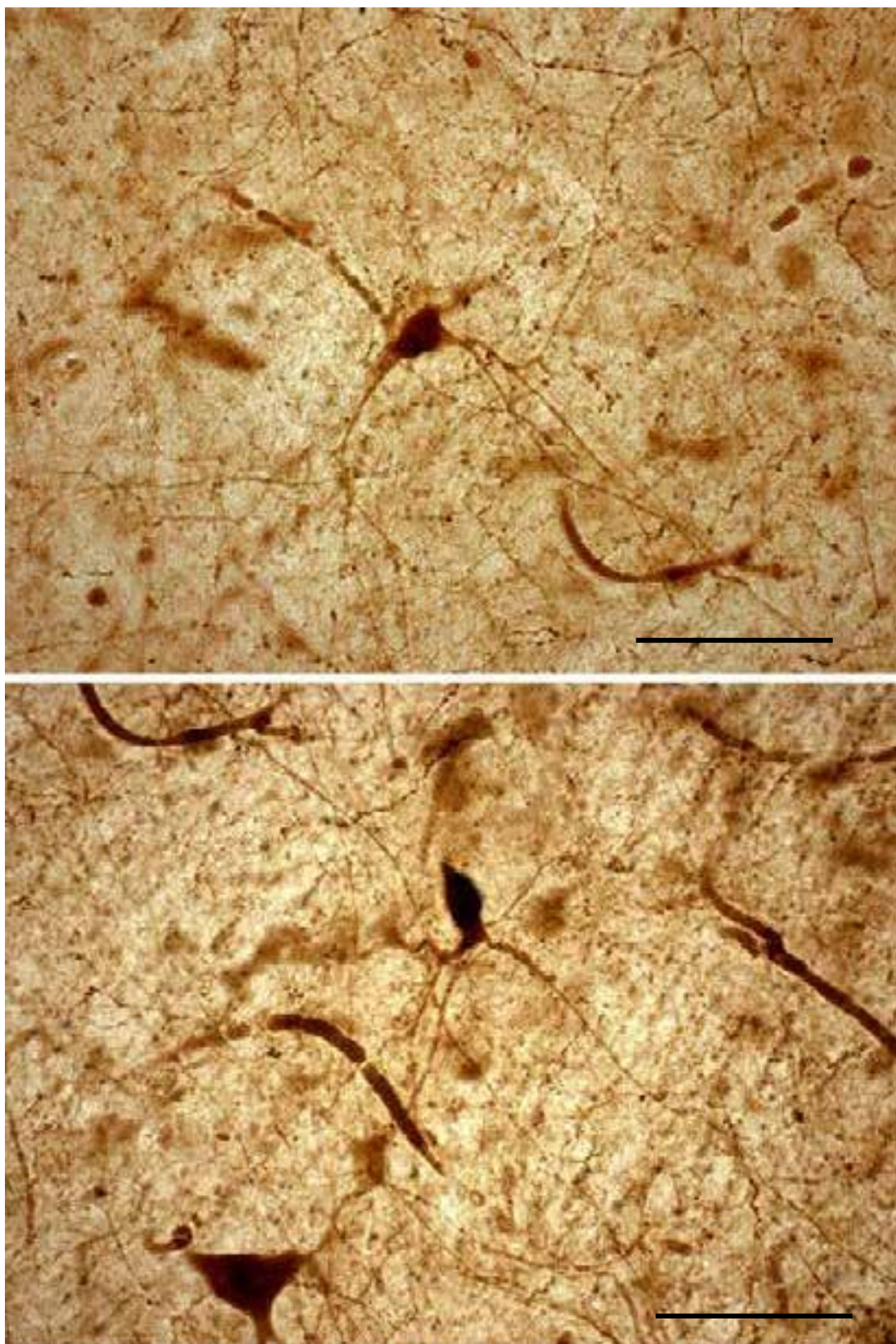
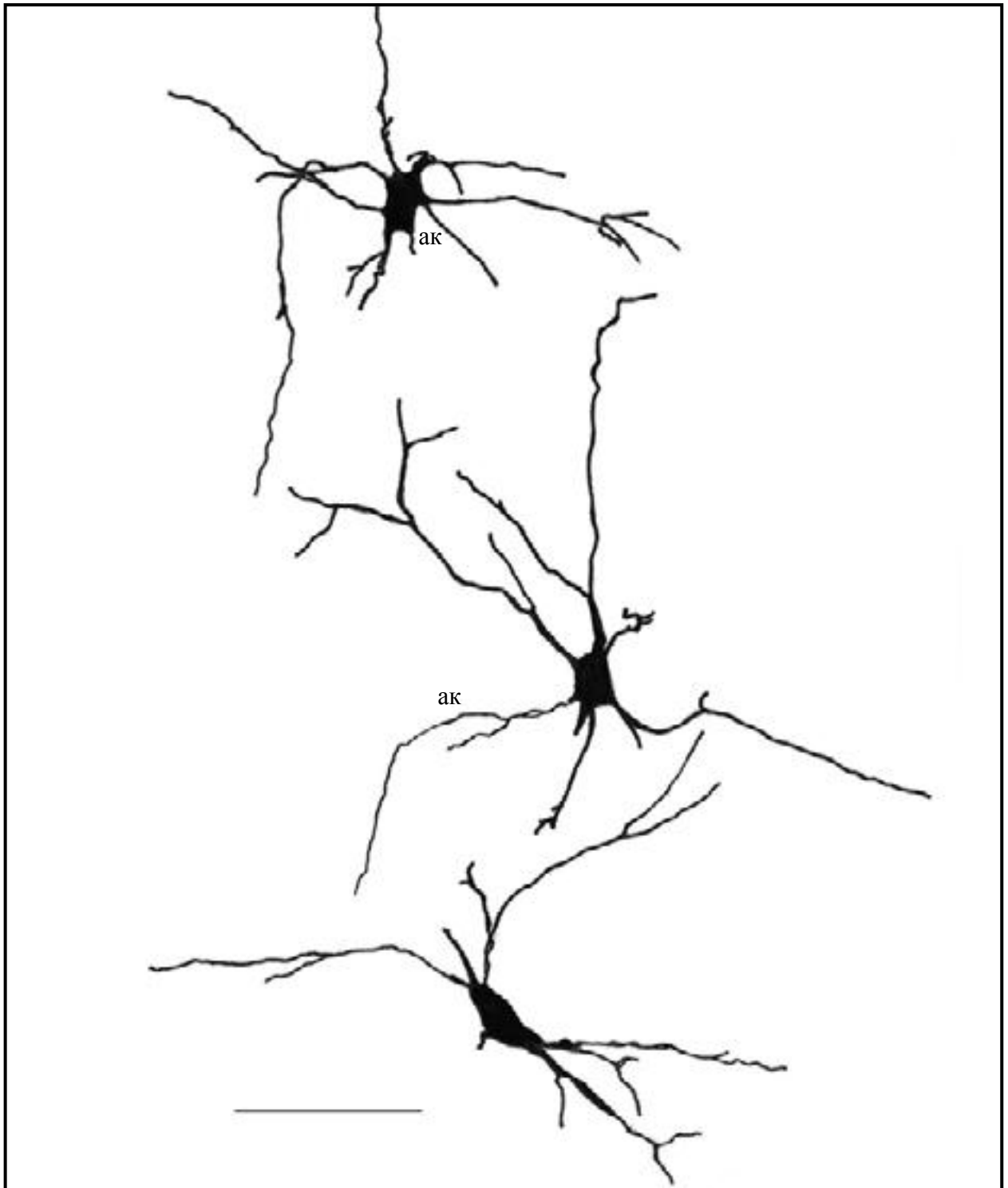


Рис. 105 а, б. Калретинин-позитивные нейроны медиодорсального ядра таламуса человека.

а) Длинноаксонные древовидные нейроны.

Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.



б. Зарисовка древовидных калретинин-позитивных клеток медиодорсального ядра таламуса человека.

ак - аксон

Иммуногистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

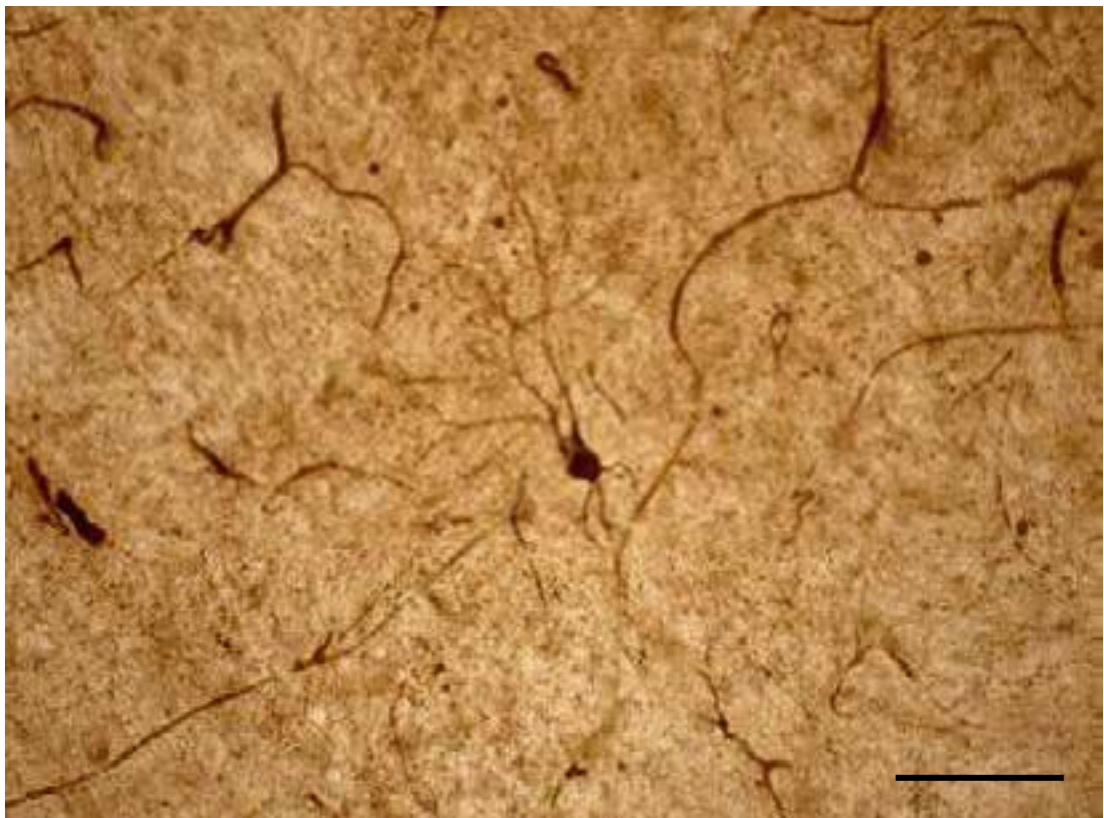


Рис. 106. Длинноаксонный двухпучковый калретинин-позитивный нейрон медиодорсального ядра таламуса человека. Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

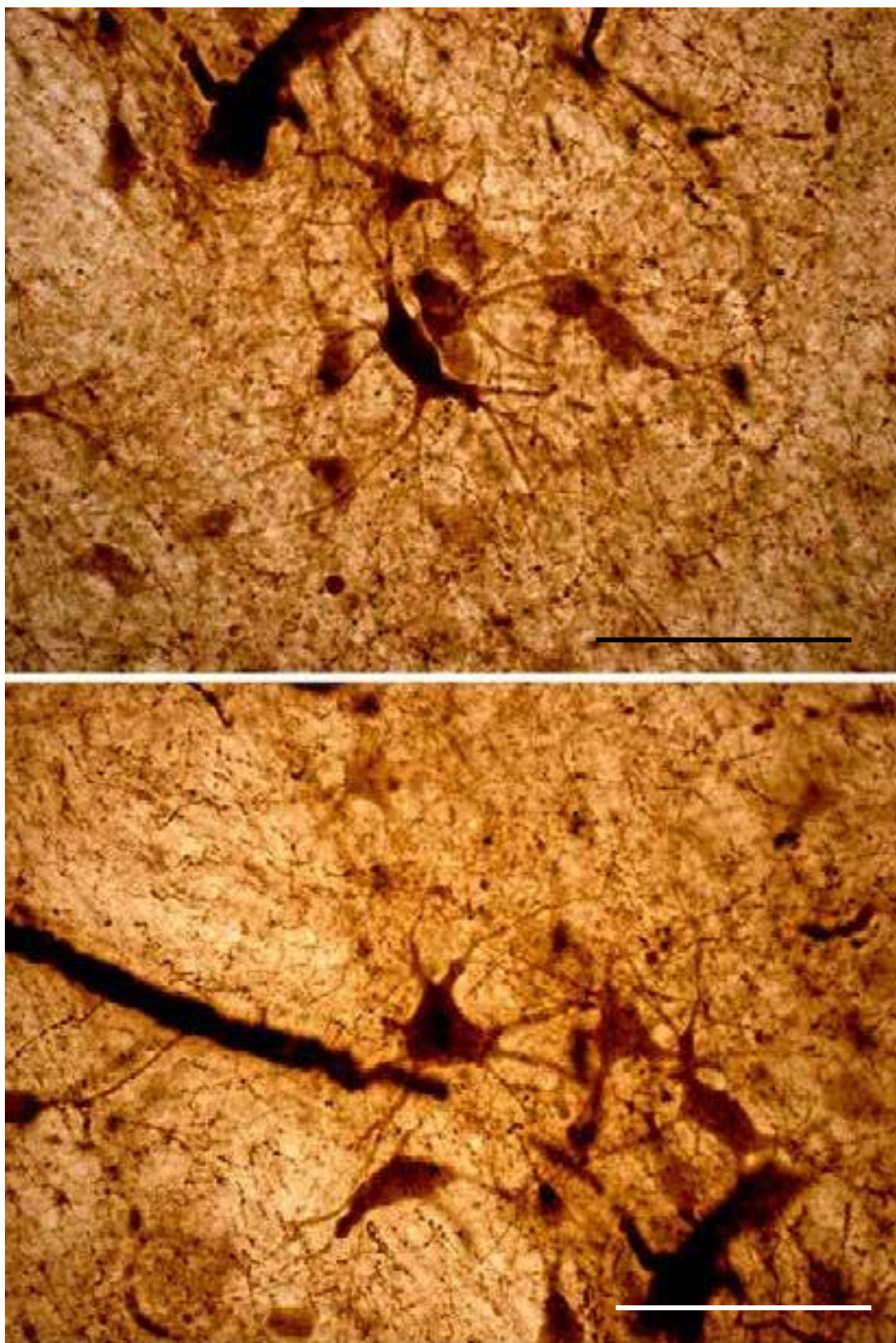


Рис. 107. Калретинин-позитивные кустовидные нейроны медиодорсального ядра таламуса человека.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

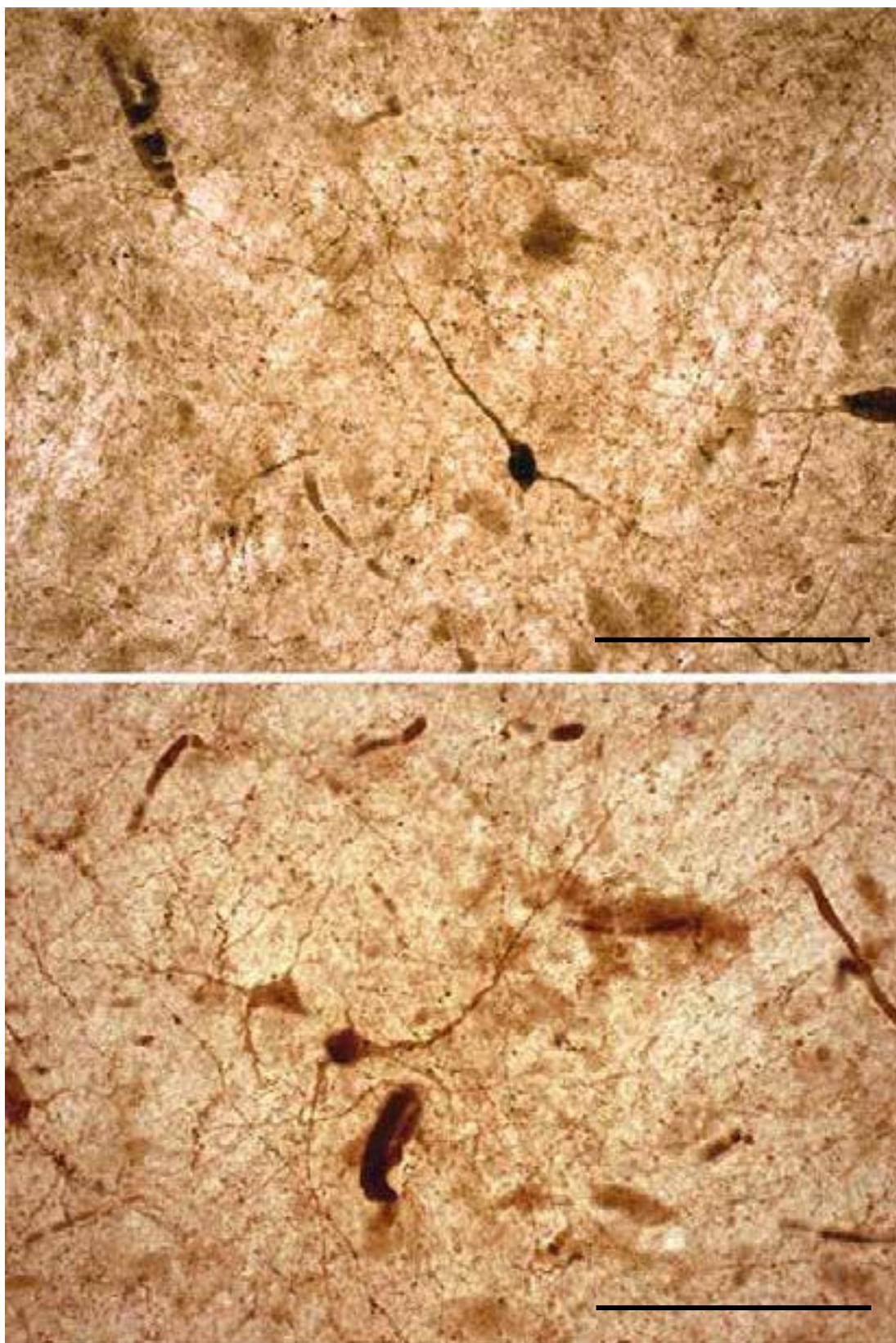


Рис. 108. Калретинин-позитивные мелкие (короткоаксонные) длиннодендритные нейроны медиодорсального ядра таламуса человека. Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

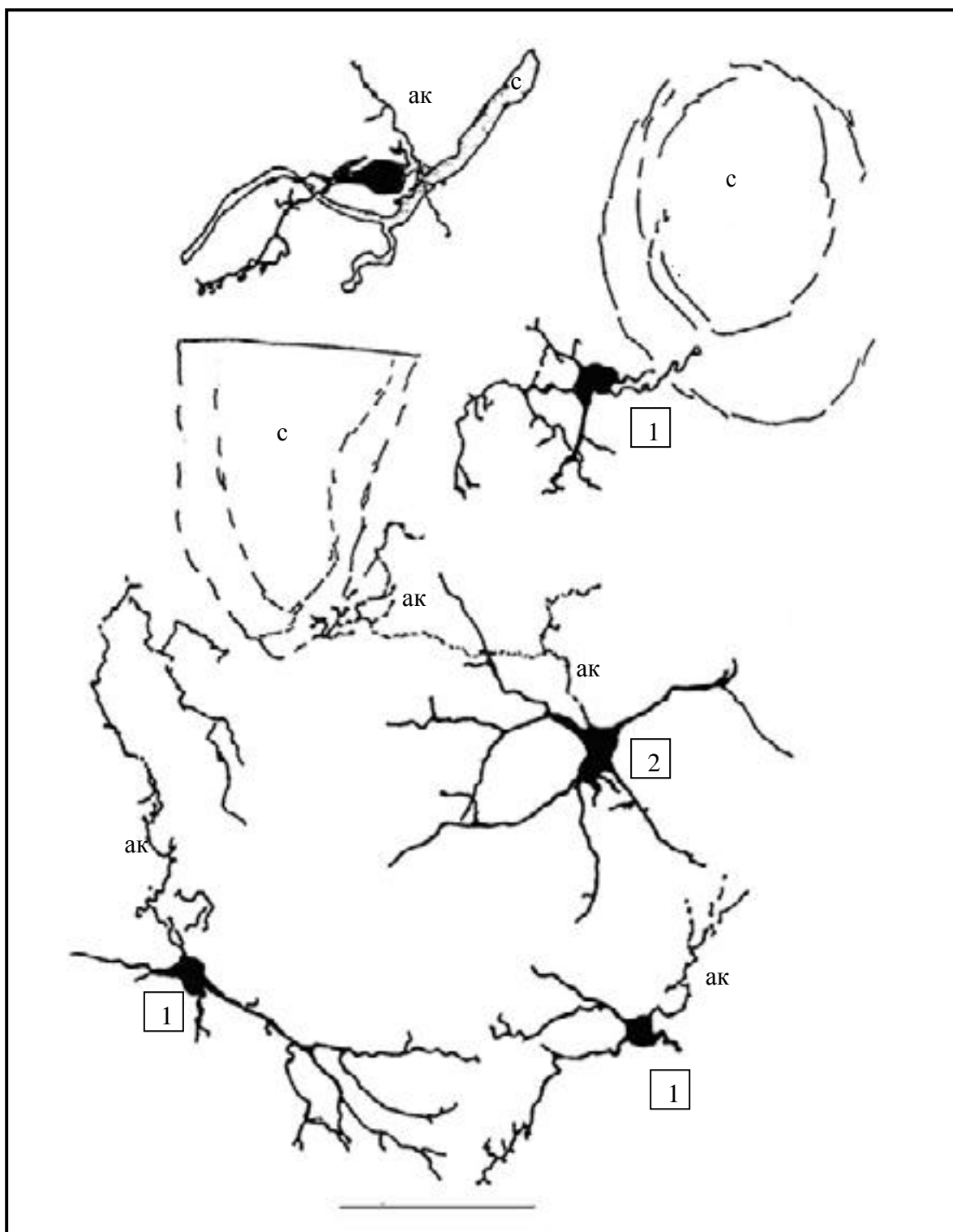


Рис. 109. Калретинин-позитивные короткоаксонные «лохматодендритные» клетки медиодорсального ядра таламуса человека.

ак - аксон, с - сосуд.

Иммуногистохимический метод. Рис.апп. Масштаб: 100 мкм.

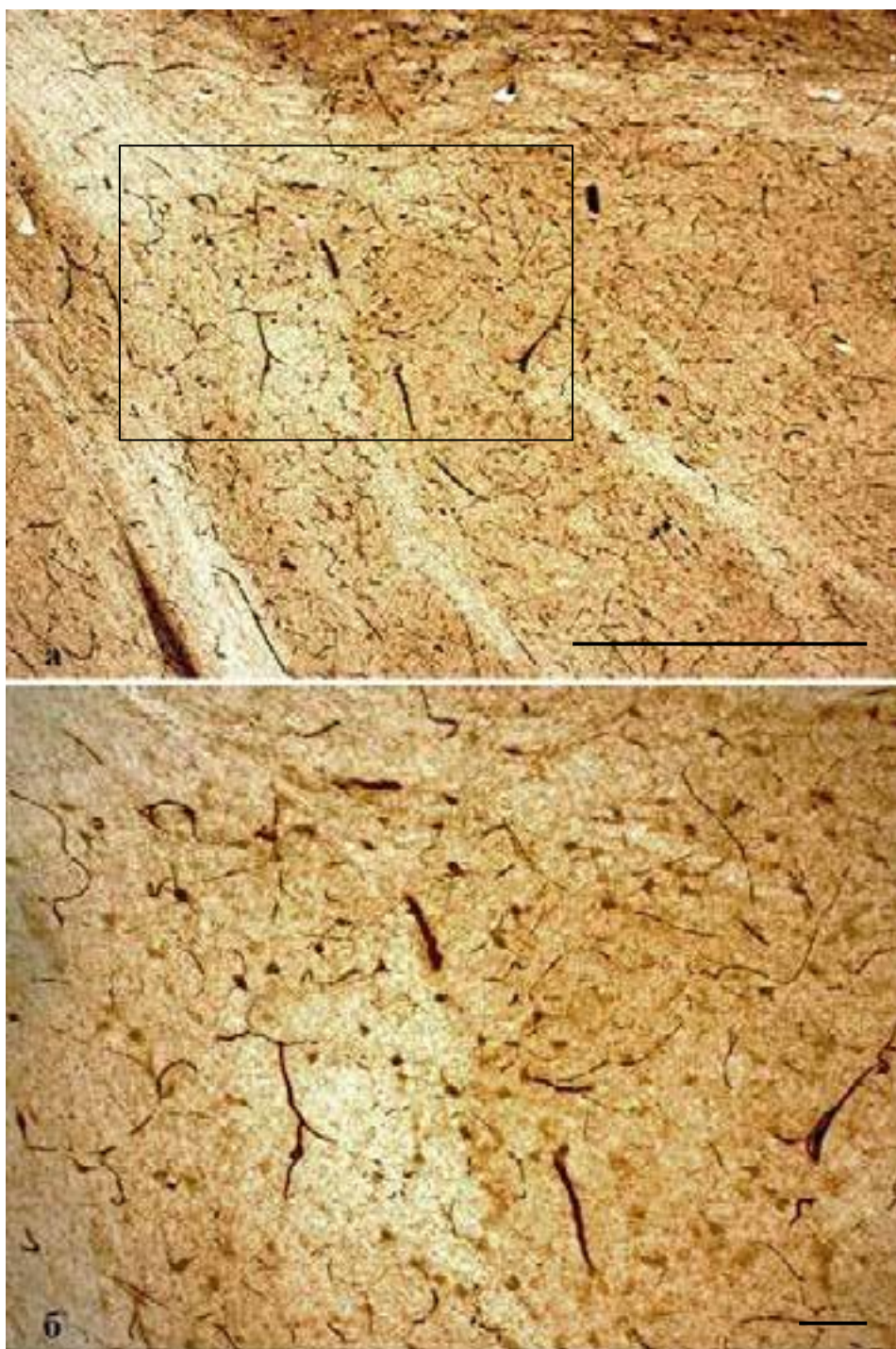


Рис. 110 а, б. а) калретинин-позитивные нейроны переднего вентрального ядра таламуса человека. Масштаб: 1000 мкм.

б) выделенный фрагмент при большем увеличении.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

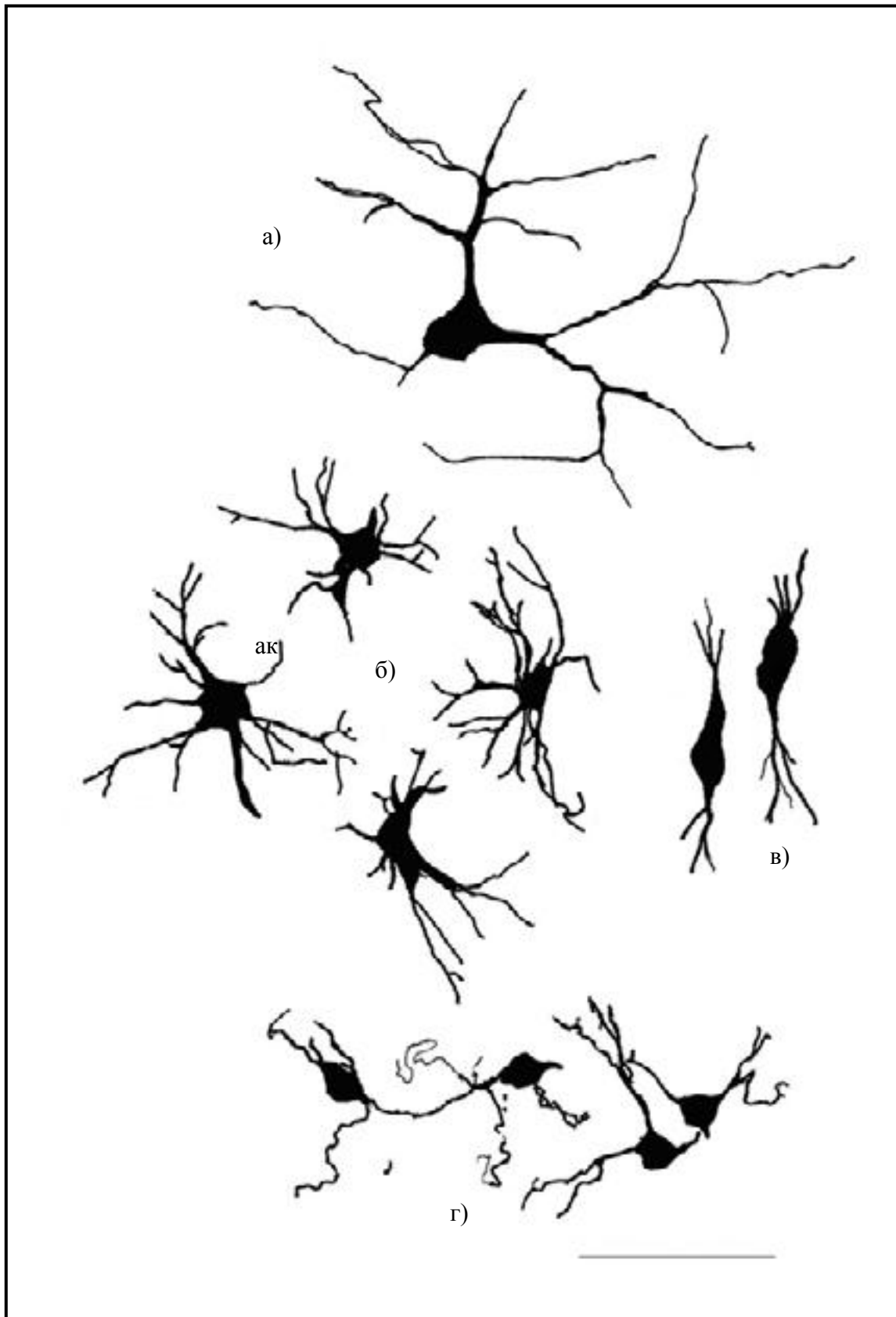


Рис. 111. Зарисовки калретинин-позитивных клеток переднего вентрального ядра таламуса человека.

а) древовидная, б) кустовидные среднего размера, в) двухпучковые, г) короткоаксонные «лохматодендритные».

Иммуногистохимический метод. Рис.апп. Масштаб: 100 мкм.

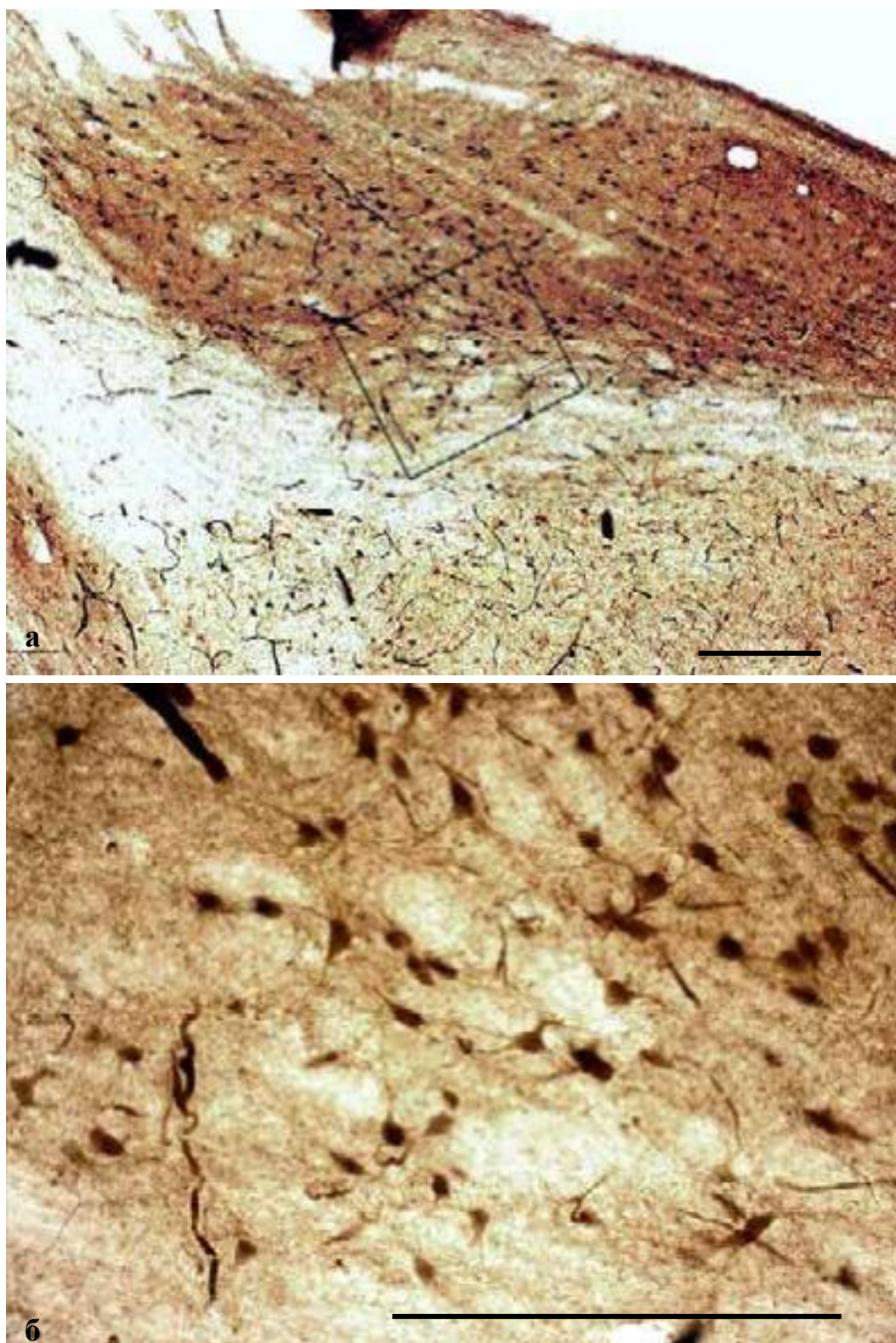


Рис. 112 а, б. Калретинин-позитивные нейроны переднего дорсального ядра таламуса человека (а); б) выделенный фрагмент при большем увеличении. Иммуногистохимический метод. Масштаб: 400 мкм.

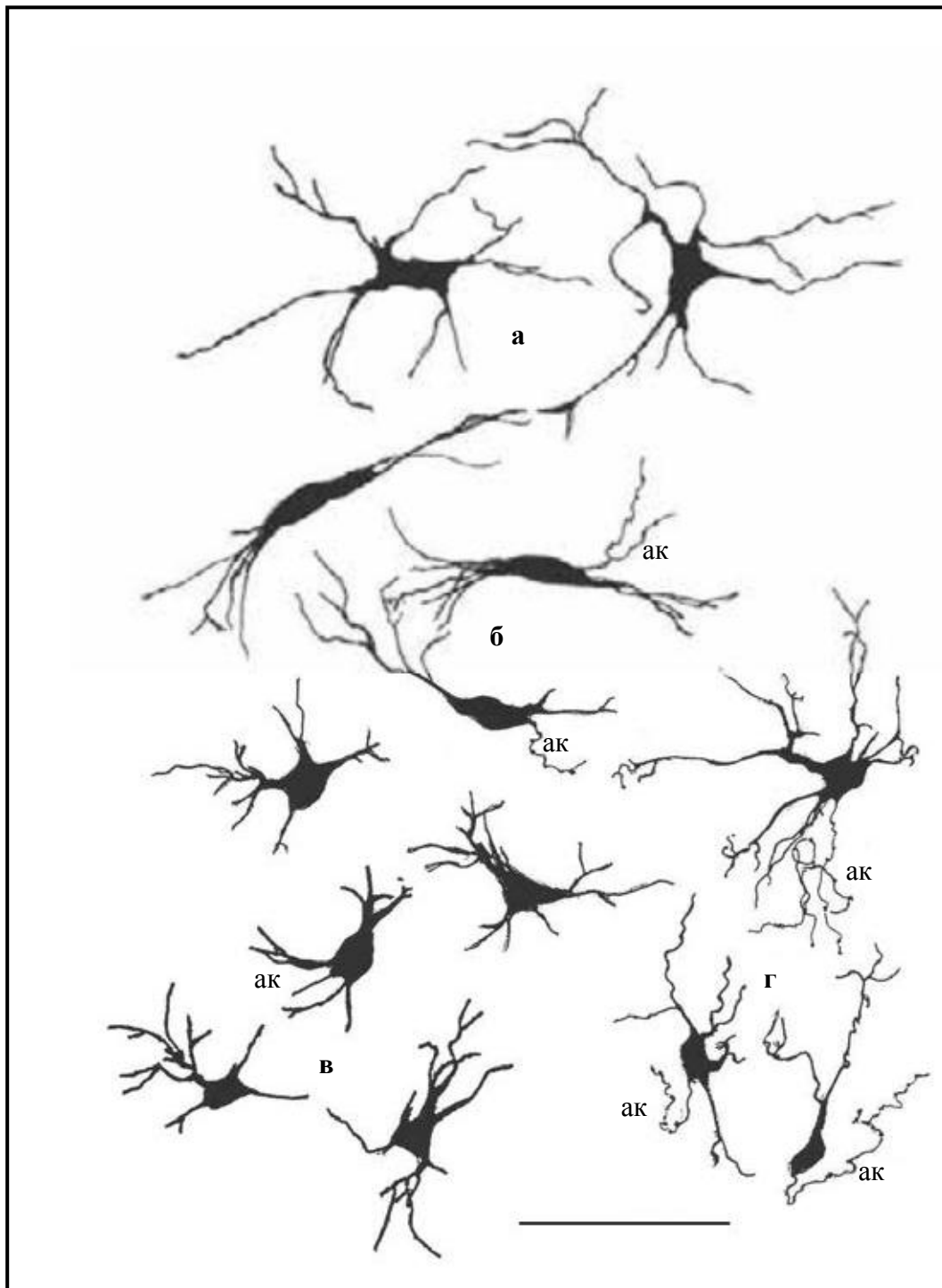


Рис. 113. Калретинин-позитивные клетки переднего дорсального ядра таламуса человека.

а) древовидная, б) двухпучковая, в) кустовидные, г) короткоаксонные «лохматодендритные». ак-аксон.

Иммуногистохимический метод. Рис. апп. Масштаб: 100 мкм.

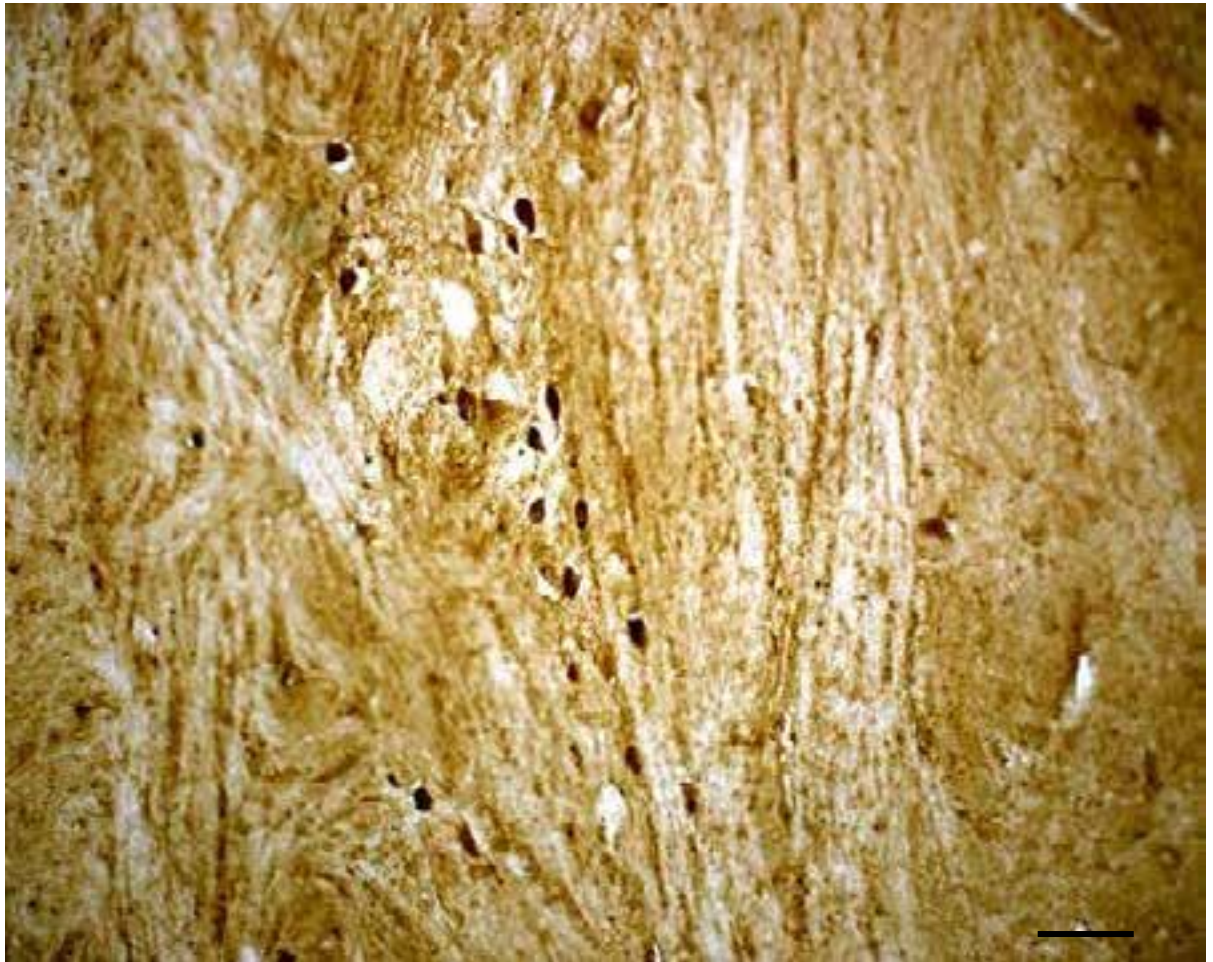


Рис. 114. «Островок» ретикулярного ядра таламуса человека с калретинин-
позитивными нейронами.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

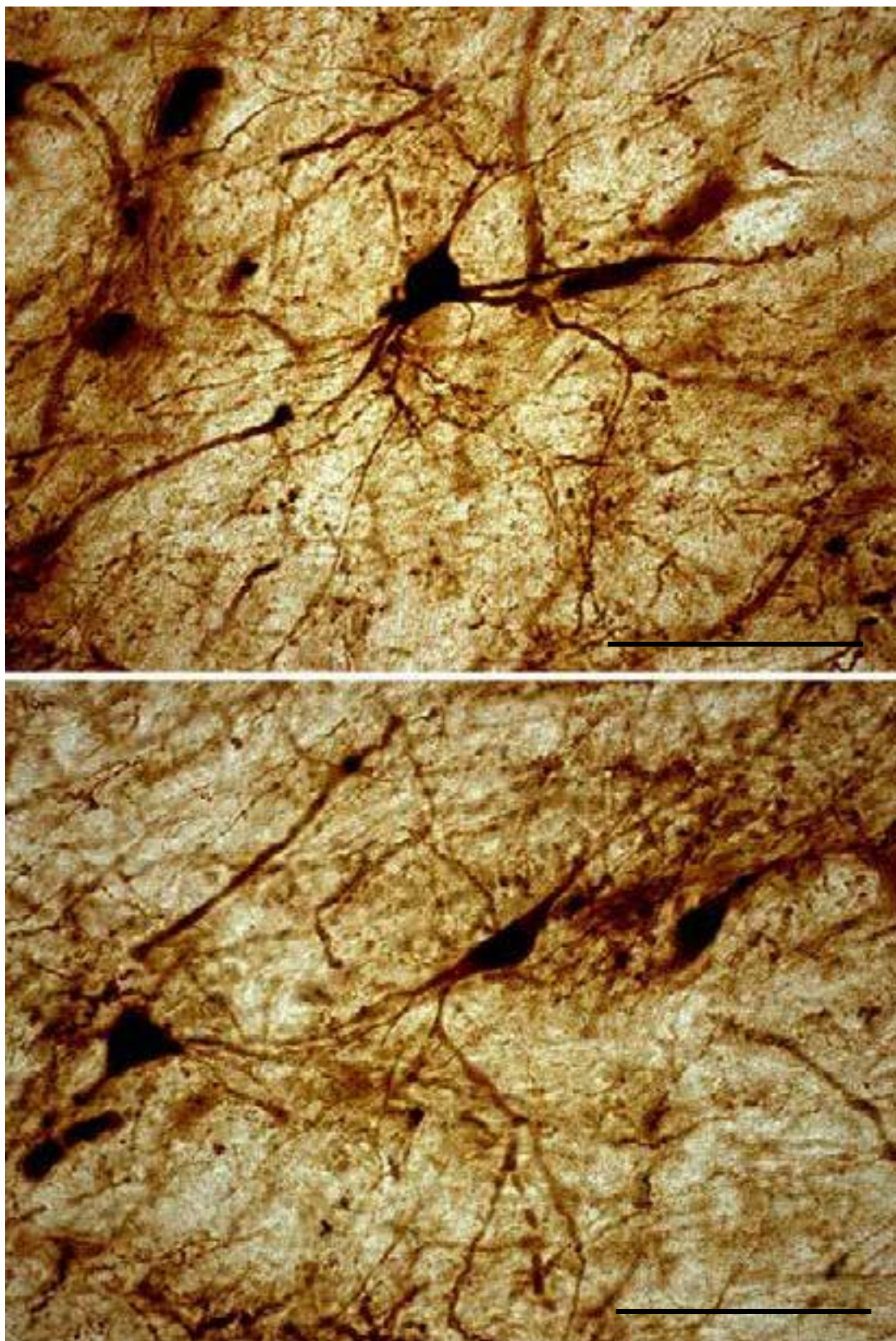


Рис. 115. Калретинин-позитивные ретикулярные нейроны среднего размера ретикулярного ядра таламуса человека. Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

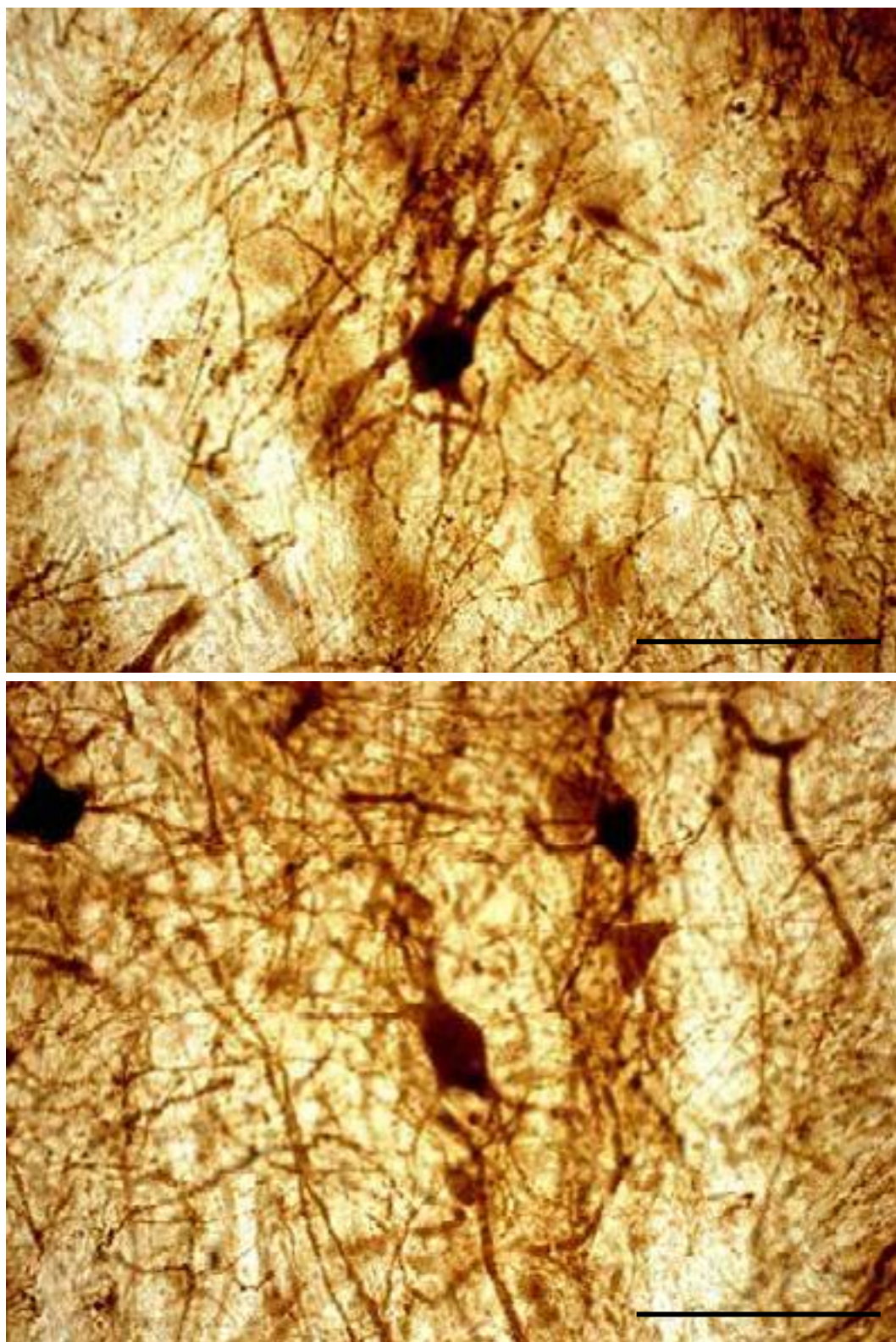


Рис. 116. Калретинин-позитивные густоветвистые (мультиполярные) нейроны ретикулярного ядра таламуса человека. Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

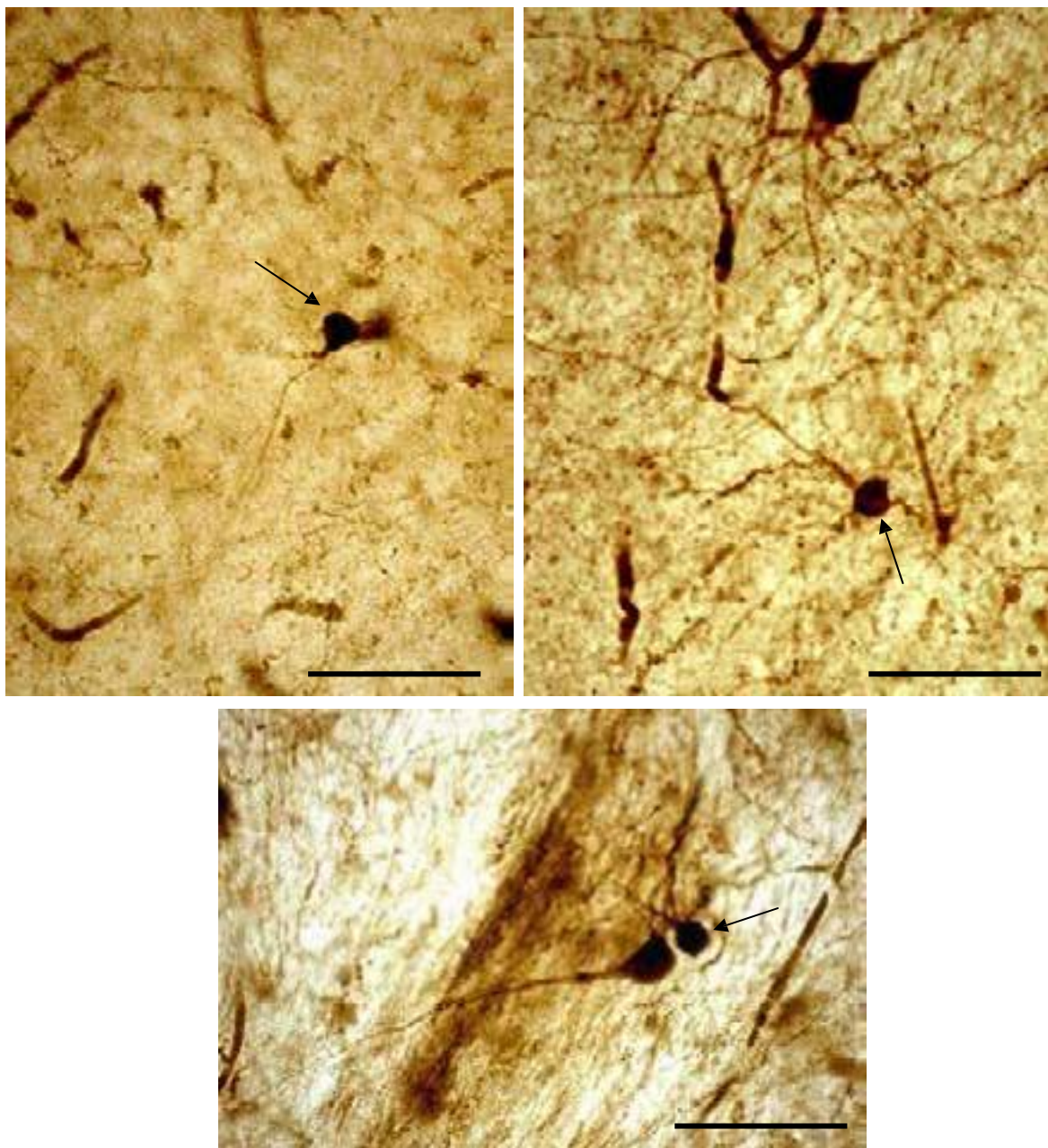


Рис. 117. Калретинин-позитивные короткоаксонные «лохматодендритные» нейроны (стрелки) ретикулярного ядра таламуса человека. Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

Таблица 6

Калретинин- позитивные нейроны

	длинноаксонные					короткоаксонные (интернейроны)		
	редковетвистые	густоветвистые				длинноден- дритные	гладко- дендритные	«лохматоден- дритные»
	ретикулярные	древовидные	кустовидные (средние)	кустовидные (крупные и гигантские)	двухпучковые			
VA	-	+	+	+	-	+	-	-
VL	-	+	+	+	-	+	-	+
MD	-	+	+	-	+	+	-	+
AV	-	+	+	-	+	-	-	+
AD	-	+	+	-	+	-	-	+
Ret	R _{1m} , R _{1s}	+ Мультиполярные				-	-	+