

Общие принципы нейронной организации ядер дорсального таламуса человека

Л.А. Бережная

ФГБУ «Научный центр неврологии» РАМН (Москва)

В ядрах дорсального таламуса (VA, VL, AV, AM, AD, MD) человека изучены нейроны методом Гольджи. Метод позволил идентифицировать виды длинноаксонных густоветвистых нейронов (I тип): кустовидные и кустовидные шипиковые среднего размера, крупные и гигантские кустовидные, древовидные, кисточковые, двухпучковые и переходные формы нейронов. Идентифицированы также виды длинноаксонных редковетвистых: короткодендритные и ретикулярные нейроны. II тип нейронов – короткоаксонные нейроны (интернейроны) – представлен гладкодендритными, «лохматодендритными» и длиннодендритными клетками. Дана классификация нейронов ядер дорсального таламуса, установлены закономерности внутренней организации этих ядер.

Ключевые слова: человек, мозг, таламус, ядра, нейроны.

Структуре нейронов в коре головного мозга и в подкорковых образованиях животных и человека посвящено достаточно много работ, но до настоящего времени нет единого взгляда на нейронный состав таламических ядер у человека и животных. В зарубежной литературе существует лишь описательная морфологическая характеристика нейронов, не позволяющая представлять, о каких клетках говорит тот или иной автор, а в отечественной литературе имеется классификация нейронов таламуса лишь у месячных щенят собаки [17]. Очевидно, что для такого важного образования как таламус человека, объединяющего практически все потоки информации и передающего их на кору, необходимо детальное изучение нейронной организации его ядер и уточнение классификации соответствующих нейронов.

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. Однако не тело нейронов, а их дендриты являются теми структурами, которые различаются не только между собой у разных нейронов, но и отличают их от других клеток организма и составляют наибольшую часть клетки. Геометрия рецепторного аппарата у различных нейронов не одинакова. Отсюда возникает необходимость классифицировать нейроны по геометрии их дендритов.

Попытки классифицировать нейроны по строению дендритов предпринимались и ранее. E. Ramon-Moliner [44–46] выделял два самых древних типа клеток: лептодендритические, с длинными слабо ветвящимися дендритами, и лофодендритические. Автор предположил, что от первых произошли изодендритические (ретикулярные и другие редковетвистые нейроны), аллодендритические (специализированные) и идиодендритические (высокоспециализированные) клетки, а лофодендритические дали начало пирамидным клеткам [45]. Эта классификация в настоящее время не получила должного распространения.

Важная роль дендритов нейронов в различных структурах мозга подтверждена в работах отечественных [15, 18, 19, 23–26, 31, 32] и зарубежных исследователей [35, 46, 47]. В ядрах дорсального таламуса человека зрелого возраста нейронная организация методом импрегнации серебром изучена явно недостаточно; поэтому целью настоящего исследования являлась идентификация нейронов по структуре их дендритов, а также их классификация и выявление общих принципов нейронной организации ядер.

Материал и методы исследования

В настоящей работе использовался аутопсийный материал мозга человека в возрасте от 39 до 80 лет, всего 30 случаев. Мозг резался во фронтальной и сагиттальной плоскостях на пластины толщиной 0,5 см, из которых вырезались блоки, содержащие исследуемые таламические ядра. Взятие материала осуществлялось в течение 6–10 час после смерти. Материал резался на вибротоме (Series 1000, USA). Исследовались серийные срезы сагиттальной и фронтальной проекций таламуса людей, погибших от различных заболеваний, не связанных с неврологической или психической патологией. Для окраски гистологическими методами блоки фиксировались в течение периода от 2 недель до 1 месяца (иногда более) в 4% параформальдегиде. Использовался метод Гольджи в модификации (срезы 180–250 мкм) [21]. Точные зарисовки нейронов проводились на микроскопе ORTOLUX (Leitz, Германия) с рисовальным аппаратом при увеличении в 400 раз.

Исследовались нейроны ядер дорсального таламуса: вентрального переднего (VA), вентрального латерального (VL), переднего вентрального (AV), переднего медиального (AM), переднего дорсального (AD) и медиодорсального (MD). Для классификации нейронов по структуре их дендритов проводился анализ трех зон дендритов: проксимальная часть дендрита, дистальные части и фокус максимальной ветвления дендрита (точка, из которой выходят более чем два дендрита).

Результаты и обсуждение

Нейроны исследуемых ядер таламуса подразделяются на два типа: длинноаксонные и короткоаксонные. Тип — длинноаксонные нейроны — характеризуется тем, что аксоны нейронов выходят за пределы тех образований, где находятся их тела. У короткоаксонных клеток аксон ветвится в пределах этого же образования, а чаще в пределах ветвления своих дендритов.

Длинноаксонные нейроны человека зрелого возраста включают два класса: густоветвистые и редковетвистые.

Класс густоветвистых нейронов (переключательных), составляющих основную массу длинноаксонных клеток в исследуемых ядрах, содержит следующие виды нейронов: кустовидные, древовидные, кисточковые, двухпучковые и переходные формы. Эти виды нейронов в ядрах таламуса представлены неодинаково. Основными нейронами в ядрах являются кустовидные клетки.

Кустовидные нейроны (нешиповые) имеют сомю среднего размера (рис. 1.1). Их дендриты характеризуются боль-

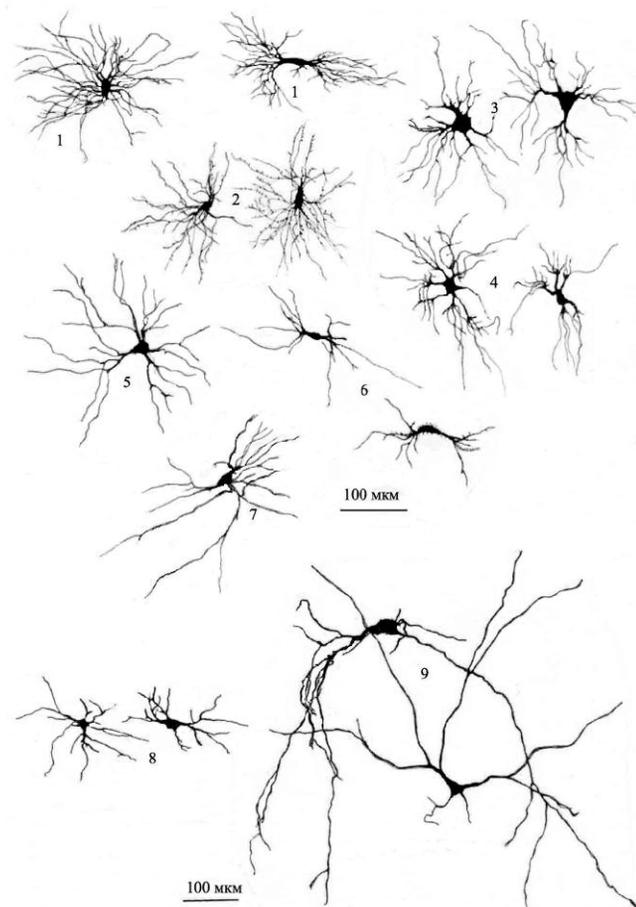


рис. 1: Зарисовки длинноаксонных нейронов ядер дорсального таламуса человека (метод Гольджи).

1.1, 1.2 — кустовидные нейроны среднего размера; 1.3 — гигантские кустовидные нейроны; 1.4 — кисточковые нейроны; 1.5 — древовидный нейрон; 1.6 — двухпучковые нейроны; 1.7 — переходный нейрон; 1.8 — короткодентритные нейроны; 1.9 — ретикулярные нейроны.

шим количеством разветвлений, отходящих не только от проксимальных отростков, но и от сомы. Короткий, очень толстый отросток распадается сразу на куст тонких ветвей. Фокус максимального ветвления очень выражен и приближен к соме. Встречаются также единичные кустовидные нейроны с сомой среднего размера, содержащие шипики (рис. 1.2). Распределение шипиков по ходу дендритной ветви неравномерное, наблюдается сгруппированность по 2-4 шипика. Редко встречаются кустовидные нейроны с крупной сомой или гигантской (рис. 1.3). Принцип ветвления дендритов у таких нейронов идентичен ветвлению дендритов кустовидных нейронов среднего размера. Характер ветвления дендрита — по-видимому, стабильный признак нейронов, поскольку прослеживается у нейронов в разных ядрах таламуса человека, собаки [19], крысы [40]. На крысах у подобных нейронов вентрального латерального ядра таламуса была определена биохимическая чувствительность. Авторы показали, что к таким нейронам подходят афференты из мозжечка, которые содержат глутамат [40].

Кисточковые нейроны (рис. 1.4) характеризуются особенными толстыми проксимальными частями дендритов, отходящими от сомы и которые часто на конце имеют расширение с отходящими тонкими, повторно делящимися, дендритными ветвями в виде кисти. Шипиков на дендритах нет. Фокус максимального ветвления хорошо выражен.

Классические кисточковые нейроны были найдены нами только в VA ядре. Особенностью таких клеток является выход множества коротких веточек из одной точки и присутствие среди них 1–2 более длинных.

В AV ядре тоже было обнаружено большое количество кисточковых клеток, но кисти этих нейронов были более длинные, чем у классических нейронов вентрального переднего ядра. Увеличение длины дендритной кисти у кисточковых нейронов этого ядра человека можно связать с нарастанием числа вероятностных афферентов [19] в мозге человека, контактирующих с этими клетками. Для вероятностных афферентов характерны редкие одиночные контакты. Увеличение длины ветви позволяет увеличить количество контактов с коллатералами либо одного афферента, либо с разными. У кисточковых нейронов, как и у кустовидных клеток, 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.

Древовидные нейроны (рис. 1.5) имеют сомю среднего размера и характеризуются тем, что их дендриты более равномерно и последовательно ветвятся. Фокус максимального ветвления выделить не удается. Эти клетки более изящны, чем кустовидные и кисточковые нейроны. Проксимальный отросток более вытянут, не так резко контрастирует по толщине, как у кустовидных и кисточковых, с дистальными отростками дендритов. Отходящие от проксимального отростка ветви более тонкие, шипиков нет. Отрезки основного ствола дендрита между отходящими боковыми ветвями длинные. У крысы к подобному нейрону вентрального переднего ядра таламуса подходят афференты из базальных ганглиев, содержащие ГАМК [40]. Указанные авторы полагают, что афференты, приходящие как к древовидным нейронам, так и к кустовидным нейронам вентральных передних ядер таламуса, содержат

ГАМК и глутамат и способны модулировать информацию, передаваемую в кору этими нейронами [40].

Двухпучковые нейроны (рис. 1.6) характеризуются вытянутым веретеновидным телом, с противоположных концов которого от проксимальных частей дендритов отходят пучки более тонких, повторно делящихся ветвей. Двухпучковые клетки могут быть шипиковыми и нешипиковыми и отнесены нами к длинноаксонным. Фокус максимального ветвления выражен хорошо и приближен к соме.

В.Б. Бабминдра и Т.А. Брагина [5], исследуя медиодорсальное ядро кошки в опытах с ретроградным транспортом пероксидазы хрена, описали нейроны, которые они назвали клетками III типа и которые при сравнении оказались идентичны 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 хроматоллиз [5]. Это 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 [5] считают, что эти нейроны отличаются от типичных релейных клеток медиодорсального ядра по характеру ветвления их аксонов, форме и размеру тела клетки и полагают, 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 весьма сложным, и один вид клеток не может определять такую функцию.

Переходные нейроны (рис. 1.7), выявленные у человека, наблюдались в кустовидных и кисточковых видах. Характеризуются они наличием дендритов с разным характером ветвления, отходящих от одной и той же сомы. Среди средних кустовидных нейронов наблюдаются переходные формы клеток, у которых последовательное отхождение части боковых дендритных ветвей от основного ствола говорит о принадлежности этих дендритов к древовидному виду нейронов (рис. 1.7, стрелки). Другая же часть дендритных ветвей схожа с ветвлением дендритов кустовидных нейронов.

Интересны переходные кисточковые клетки. Основную массу клеток AV ядра составляют кисточковые нейроны, но они отличаются от кисточковых клеток, описанных в вентральном переднем ядре. От сомы клетки отходят проксимальные отростки, иногда довольно толстые, конец которых имеет характерную расширенную площадку или кулю, характеризующую дендриты кисточковых клеток.

От нее в разные стороны отходят тонкие ветви разной длины. Не все проксимальные отростки у одной и той же клетки имеют подобное строение. У переходных кисточковых клеток отдельные дендритные ветви по характеру ветвления похожи на кустовидные или древовидные нейроны.

Сравнение выявленных методом серебрения крупных и среднего размера нейронов человека с такими же нейронами животных показало, что все нейроны человека по

структуре своих дендритов идентичны длинноаксонным нейронам млекопитающих.

Наличие у крупных и средних нейронов длинных аксонов в таламусе показано в экспериментальных работах с удалением у субприматов [1] и приматов [42] новой коры. Исчезновение в релейных моторных ядрах таламуса животных (вентральном переднем и вентральном латеральном) большинства нейронов крупного и среднего размера еще раз позволяет убедиться в том, что крупные и среднего размера клетки, относятся к длинноаксонным релейным нейронам, проецирующимся как на кору, так и на другие подкорковые образования. Мелкие же клетки оставались сохранными, т.к. являются короткоаксонными.

Класс редковетвистых нейронов содержит следующие виды: короткодendrитные и ретикулярные нейроны.

Редковетвистые короткодendrитные клетки (рис. 1.8) по характеру ветвления дендритов являются пограничными нейронами между густоветвистыми клетками и редковетвистыми. Дендриты у этих клеток, отходящие от сомы — прямые и последовательно ветвящиеся, как и у густоветвистых древовидных нейронов, но эти дендриты короче и расстояние между боковыми ветвями тоже короткие. Чаще всего дендриты указанных нейронов нешипиковые. Фокус максимального ветвления этих нейронов не определяется. Такие нейроны в исследуемых ядрах таламуса (кроме переднего медиального ядра) встречаются редко. Подобные длинноаксонные нешипиковые короткодendrитные нейроны среднего размера в наружном коллатеральном теле млекопитающих описывала и Е.Г. Школьник-Яррос [33].

В переднем медиальном ядре таламуса выявляются редковетвистые короткодendrитные нейроны двух разновидностей — нешипиковые и шипиковые. Размеры их тел также разнятся. Нешипиковые нейроны могут быть среднего и более крупного размера. Вторая разновидность короткодendrитных нейронов имеет мощные грубые крупные тела, иногда округлые, но чаще полигональной формы. Короткие толстые проксимальные отростки распадаются на тонкие ветви дендритов, которые имеют шипики. Шипики разные — есть классические с хорошо оформленной головкой, но есть и в виде палочек. Палочковидные шипики, как показывают электронно-микроскопические работы [2, 15, 41], являются менее дифференцированными образованиями по сравнению с типичными шипиками с головкой. Такие шипики могут быть разной величины и формы, в их цитоплазме могут быть зачатки шипикового аппарата и характерный мелкогранулированный матрикс [15]. В работе на животных показано, что шипиковый аппарат в палочковидных шипиках может быть представлен одной вакуолью [2], а не классическим шипиковым аппаратом в виде уплощенных цистерн эндоплазматического ретикулума, наблюдаемых в классическом шипике. Расположены шипики на ветвях дендритов ближе к проксимальным концам.

Появление шипиковых форм нейронов в ядрах дорсального таламуса рассматривается нами у человека как пластическая перестройка нешипиковых нейронов с целью улучшения качества принимаемого сигнала [9]. О функциональной роли дендритных шипиков позвоночных животных имеется несколько точек зрения [4, 6, 18, 19, 22, 28, 34, 37–39, 47]. 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 [37]. Современные представления о функции шипиков основываются на физиологических исследованиях, сформированных еще в 1985 г. Предполагается, что входное сопротивление шипика выше, чем сопротивление самой дендритной ветви. Во время электрической стимуляции афферентов постсинаптические шипики претерпевают ряд изменений формы и цитохимии, что может усиливать (повышать) передачу электрического заряда к основной дендритной ветви [37].

У отдельных короткодендритных нейронов в переднем медиальном ядре таламуса наблюдается сочетание шипиковых дендритных ветвей и гладкоствольных.

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.

У животных (щенят собаки) Т.А. Леонтович [19] отмечала, что короткодендритные нейроны (переключательные карликовые) среднего размера обладают шипиками, которые распределены равномерно вдоль более дистальных частей дендритов.

Редковетвистые длинноаксонные короткодендритные нейроны также одинаковы во всех ядрах и, как показано в настоящей работе, основная масса этих нейронов среднего размера на своих дендритах во всех исследованных нами ядрах шипиков не имеют.

Редковетвистые короткодендритные нейроны и схожие с ними по характеру ветвления дендритов густоветвистые древовидные клетки не имеют четко выраженного фокуса максимального ветвления дендритов, 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 [3, 10]. 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 (т.е. дендритные узлы разветвления дендритных ветвей 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 [3, 10, 35]. Именно в узлах ветвления дендрита методом электронной микроскопии показано присутствие энергетических структур, которые могут способствовать регуляции проведения импульсов — митохондрий и гранулярного ретикула [2, 11, 12, 17, 43], а также вакуолей, которые, по нашему мнению, являются шипиковым аппаратом и могут служить «резонаторами», усиливающими

сигналы аналогично классическим шипикам. У более примитивных животных, таких как беспозвоночные, как и у некоторых позвоночных, методом электронной микроскопии показано, что вакуоли — это недостаточно развитый шипиковый аппарат [2, 11].

Редковетвистые ретикулярные нейроны (рис. 1.9) очень редко рассеяны среди других густоветвистых клеток таламуса. Размер тела этих клеток различен. Сомы этих клеток могут быть крупного и среднего размера и чаще веретенообразно вытянуты. Дендриты очень длинные, толстые и прямые, лишь иногда можно наблюдать дихотомическое ветвление ближе к дистальным концам. Фокус максимального ветвления не определяется.

Если сравнивать редковетвистые длинноаксонные ретикулярные нейроны трех передних ядер, двух релейных моторных, медиодорсального ядра и в других структурах мозга, то ветвление дендритов этих клеток идентично во всех структурах мозга.

Ретикулярные клетки таламических ядер, по-видимому, относятся к древнему интеграторному типу длинноаксонных клеток, составляющих ретикулярную формацию, т.к. они идентичны по строению. Эти клетки рассеяны в виде единичных элементов во всех ядрах дорсального таламуса, что показано в настоящей работе и в подкорковых образованиях и коре [16, 19, 21, 25, 48]. В более поздней работе [19] было высказано предположение, а затем показано наглядно, что такие нейроны животных формируют единую ретикулярную систему клеток вплоть до коры головного мозга; по нашему мнению, в этом аспекте человек не является исключением среди млекопитающих.

В настоящей работе идентифицированы три вида короткоаксонных нейронов (рис. 2 а–в).

На характер ветвления дендритов короткоаксонных клеток обратил внимание S.R. Cajal [36], исследуя ядра сенсорных систем таламуса. В 1959 г. Т.А. Леонтович, изучая ядра дорсального таламуса собаки и кошки, подробно описала дендриты и аксоны этих клеток [18]. В последующие годы на животных эти клетки были показаны многими исследователями [39, 41, 49, 50–53]. Если большинство авторов описывали короткоаксонные клетки животных, акценти-

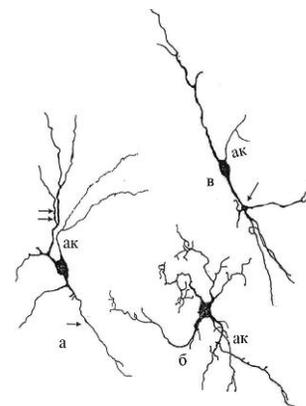


рис. 2: Короткоаксонные нейроны (метод Гольджи):
а) гладкодендритный нейрон, стрелки — варикозные расширения дендрита;
б) «лохматодендритный» нейрон; в) длиннодендритный нейрон, стрелка — расширенная площадка дендрита, ак — аксон.

руа внимание на длине и ветвлении аксона этих клеток, то в некоторых работах [18, 19] 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 человека идентичны по характеру ветвления дендритов. В медиодорсальном ядре, помимо двух видов клеток – гладкодендритных и «лохмато дендритных» (название «лохматые» нейроны заменено «лохмато дендритными» потому, что идентификация нейронов проводилась по структуре дендритов, а не по самой клетке), – нами найдена еще одна разновидность мелких короткоаксонных клеток: длиннодендритные.

Короткоаксонные гладкодендритные нейроны (рис. 2а) в мозге человека зрелого возраста характеризуются особыми редкими расширениями (варикозностями) по ходу дендритных ветвей. Само существование варикозностей на дендритах отдельных клеток в нормальной нервной ткани долго не признавалось, хотя они были выявлены во многих структурах: в слуховых ядрах птиц и млекопитающих [14], таламических ядрах шеняты собаки [19] и, как показано в настоящей работе, они же существуют на дендритах короткоаксонных гладкодендритных нейронов в ядрах дорсального таламуса человека (рис. 2а). В электронномикроскопических исследованиях показано, что варикозности существуют на дендритах определенных видов клеток и являются зонами синаптической плотности у многих представителей филогенетического ряда. По мнению Л.С. Богословской и соавт. [13], варикозности существенно обогащают возможности дендритных ветвлений как функциональных преобразователей потока импульсов. Варикозность небольшой длины может блокировать распространение возбуждения. Поверхность варикозности может служить сумматором поступающих на него возбуждающих воздействий и, как предполагает автор, расположенные на них синапсы могут менять величину задержки при распространении импульса к соме клетки в широких пределах [13].

К гладкодендритным мелким клеткам относятся почти все разновидности короткоаксонных клеток, описанные в коре [26, 27, 29]; вероятно, что эти короткоаксонные гладкодендритные нейроны (интернейроны) коры и подкорковых образований мозга выполняют какую-то одинаковую определенную функцию.

«Лохмато дендритные» нейроны (рис. 2б), дендритные ветви которых извилисты и опушены короткими выростами, на концах имеют головку, сходную с шипиковой. Наличие этих выростов придает нейрону характерный вид, что и отразилось в названии нейронов. В предыдущих наших работах было показано, что такие нейроны являются позитивными по кальцитрину [7, 8]. Предположительно этот кальций-связывающий белок обладает модулирующими свойствами.

Длиннодендритные нейроны (рис. 2в) имеют длинные проксимальные части дендритов, на которых иногда можно наблюдать сильно расширенные дендритные площадки с отходящими от них более тонкими дендритами.

Аксоны всех короткоаксонных клеток очень тонкие (очень хорошо выявляются методами на кальций-связывающие

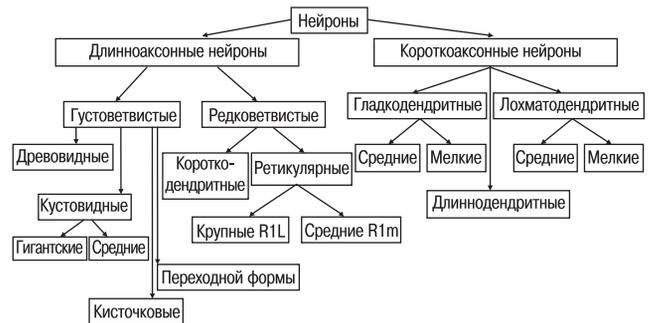


рис. 3: Классификационная схема нейронов ядер дорсального таламуса человека.

белки), имеют многочисленные мелкие «бусинки» по ходу. Аксоны этих клеток ветвятся рядом с сомой клетки, в пределах своих дендритов, но могут охватывать и близкорасположенную территорию. Иногда наблюдается деление аксона на две равнозначные коллатерали, расходящиеся в противоположные стороны и теряющиеся в ткани среза мозга. Вероятно, такие коллатерали аксонов иннервируют более отдаленные территории внутри этого же образования. Еще Л.А. Марко и Т.С. Браун предположили тормозное и возбуждающее влияние короткоаксонных клеток на переключаемые нейроны. Авторы показали, что короткоаксонные нейроны обладают более высоким порогом, чем переключаемые клетки, и возбуждаются при повышенной активации переключаемых нейронов, тормозя их [20].

Результаты исследования нейронов ядер дорсального таламуса позволили нам составить классификационную схему нейронов (рис. 3), где отражены имеющиеся нейроны во всех исследованных ядрах таламуса.

Таким образом, в результате проведенного исследования методами серебрения выявлены особенности структуры дендритов и их разветвлений у разных нейронов в исследованных ядрах дорсального таламуса взрослого человека. Показано, что нейроны по структуре их дендритов объединены в виды, формирующие 2 класса: густоветвистые и редковетвистые. Густоветвистые включают древовидные, кустовидные, кисточковые, двухпучковые и переходные нейроны, редковетвистые – ретикулярные и короткодендритные нейроны.

Структура дендритов одного и того же вида нейронов в разных ядрах имеет сходное строение что, по-видимому, определяет общую закономерность. Выявленные особенности структуры дендритов и их разветвлений у разных нейронов в исследованных ядрах дорсального таламуса взрослого человека также закономерны и определяют уровень взаимодействия с другими нейронами. Разнообразие же клеточного состава ядер таламуса человека, при различных сочетаниях нейронов, несмотря на сходство нейронной структуры, может отражать сложность выполняемых функций этих ядер.

Нейронный состав исследованных ядер, связанный с таламо-кортикальными путями, одинаков и включает густоветвистые и редковетвистые нейроны в разных соотношениях.

Общим для всех ядер дорсального таламуса человека является наличие большого количества нешипиковых кустовидных нейронов среднего размера с редким включением крупных и гигантских клеток.

Список литературы

1. *Адрианов О.С.* О принципах структурно-функциональной организации мозга. М.: Медицина, 1976.
2. *Артюхина Н.И.* Структурно-функциональная организация нейронов и межнейронных связей. М.: Наука, 1979.
3. *Аршавский Ю.И., Беркинблит М.Б., Ковалев С.А. и др.* Анализ функциональных свойств дендритов в связи с их структурой. В кн.: Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем. М., 1966: 28–70.
4. *Аршавский Ю.И., Беркинблит М.Б., Введенская Н.Д. и др.* Функциональное значение структурных особенностей дендритов. В сб.: Дендриты (структура и функциональные свойства). М., 1971: 32–35.
5. *Бабминдра В.Б., Брагина Т.А.* Структурные основы межнейронной интеграции. Л.: Наука, 1982.
6. *Беритов И.С., Ройтбак А.И.* О природе процесса центрального торможения. Журн. высш. нервн. деят. 1955; 5: 173–176.
7. *Бережная Л.А.* Калретинин-позитивные клетки моторных ядер таламуса человека и прилежащего к ним ретикулярного ядра. Пластичность и структурно-функциональная взаимосвязь коры и подкорковых образований мозга (мат-лы Всеросс. конф.). М., 2003: 14.
8. *Бережная Л.А.* «Калретинин-позитивные клетки медиодорсального ядра таламуса человека». В сб.: Механизмы синаптической передачи. М., 2004: 18.
9. *Бережная Л.А.* Структурная пластичность нейронов ядер таламуса. В сб.: Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии и нейропластичности. Мат-лы всеросс. конф. с международным участием. М., 2008: 445–450.
10. *Беркинблит М.Б.* Периодическое блокирование импульсов в возбуждаемых тканях. Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем. М., 1966: 131–158.
11. *Боголепов Н.Н.* Ультраструктура межнейронных контактов наружного колленчатого тела. Журн. невропатол. и психиатрии им. С.С. Корсакова 1969; 69: 1020–1025.
12. *Боголепов Н.Н.* Методы электронно-микроскопического исследования мозга. М.: Институт мозга АМН СССР, 1976.
13. *Богословская Л.С., Гаазе-Рапопорт М.Г., Жукова Г.П., Школьник-Яррос Е.Г.* О некоторых особенностях структур ЦНС, обеспечивающих их универсальность и специализацию. Проблемы бионики 1973: 287–299.
14. *Богословская Л.С., Поляков Г.И.* Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных. М.: Наука, 1981.
15. *Жукова Г.П.* К вопросу о развитии коркового конца двигательного анализатора. Арх. анат. гистол. эмбриол. 1953; 30: 32–38.
16. *Жукова Г.П., Леонтович Т.А.* Особенности нейронной структуры и топографии ретикулярной формации у хищных. Журнал высш. нервн. деятельности 1964; 14: 122–147.
17. *Косицын Н.С.* Микроструктура дендритов и аксондендритических связей в центральной нервной системе. М.: Наука, 1976.
18. *Леонтович Т.А.* Сравнительные данные о строении подкорковых узлов у различных млекопитающих и человека. В кн.: С.А. Саркисов, Н.С. Преображенская (ред.) Развитие центральной нервной системы. М., 1959: 185–204.
19. *Леонтович Т.А.* Нейронная организация подкорковых образований переднего мозга. М.: Медицина, 1978.
20. *Марко Л. А., Браун Т.С.* Взаимодействие парных нейронов в вентролатеральном таламусе кошки. Журн. высш. нервной деятельности 1969; 19: 134–142.
21. *Мухина Ю.К., Леонтович Т.А.* Особенности нейронного строения некоторых ядер миндалевидного комплекса собаки. Архив анат., гистол., эмбриол. 1970; 59(8): 62–70.
22. *Поляков Г.П.* О тонких особенностях структуры коры головного мозга человека и функциональных взаимодействиях между нейронами. Арх. анат. гистол. эмбриол. 1953; 30 (5): 48–61.
23. *Поляков Г.П.* Некоторые новые данные по раннему эмбриогенезу нейронов коры головного мозга человека. Журн. высш. нервной деятельности 1954; 4: 123–132.
24. *Поляков Г.П.* О некоторых особенностях усложнений структуры нейронов центральной нервной системы у человека, приматов и других млекопитающих. Сов. антропол. 1958; 2: 35–55.
25. *Поляков Г.П.* О некоторых особенностях усложнения нейронного строения коры мозга у человека, обезьян и других млекопитающих. Сов. антропол. 1958; 2: 69–85.
26. *Поляков Г.П.* Прогрессивная дифференцировка нейронов коры головного мозга человека в онтогенезе. В кн.: С.А. Саркисов, Н.С. Преображенская (ред.) Развитие центральной нервной системы. М., 1959: 11–26.
27. *Поляков Г.И., Блинова К.К.* Материалы по варибельности клеток нового строения коры головного мозга человека. I. Классификация нейронов коры. Вопр. антропол. 1962; 10: 55–76.
28. *Поляков Г.П.* О принципах нейронной организации мозга. М.: Изд-во МГУ, 1965.
29. *Поляков Г.П.* Основы систематики нейронов новой коры большого мозга человека. М.: Медицина, 1973.
30. *Попова Н.С.* Сравнительная характеристика динамики нервных процессов в слуховом и зрительном анализаторах собаки в связи с особенностями их строения. Журн. высш. нервной деятельности 1961; 4: 690–696.
31. *Школьник-Яррос Е.Г.* К морфологии зрительного анализатора. Журн. высш. нервной деятельности 1954; 4: 289–304.
32. *Школьник-Яррос Е.Г.* О различиях нейронов коркового конца зрительного анализатора кролика и кошки. В кн.: С.А. Саркисов, Н.С. Преображенская (ред.) Развитие центральной нервной системы. М., 1959: 169–184.
33. *Школьник-Яррос Е.Г.* Нейроны и межнейронные связи. Зрительный анализатор. Л.: Медицина, 1965.
34. *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; 12: 217–224.
35. *Andersen P., Lomo T.* Mode of activation of hippocampal pyramidal cell by excitatory synapses on dendrites. Exp. Brain Res. 1966; 2: 247–260.
36. *Cajal S.R.* Texture of the Nervous System of man and vertebrates / Ed. P. Pasik, T. Pasik. New York; Barcelona, 1999–2002, v. I–III.
37. *Coss R.G., Perkel D.H.* Review the function of dendritic spines: a review of theoretical issues. Behav. Neurol. Biology 1985; 44: 151–185.
38. *Eccles J.* The physiology of synapses. Berlin, 1964.
39. *Kocsis J.D., Sugimori M., Kitai S.T.* Convergence of excitatory synaptic inputs to caudate spiny neurons. Brain Res. 1977; 124 (3): 403–413.
40. *Nakamura K., Sharott A., Magill P.J.* Temporal coupling with distinguishes spontaneous neuronal activities in identified basal ganglia-recipient and cerebellar-recipient zones of the motor thalamus. Cerebral Cortex 2012; doi:10.1093/cercor/bhs 287.
41. *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.
42. *Percheron G., Francois C., Talbi B. et al.* The primate motor thalamus. Brain Res. Rev. 1996; 22: 93–181.
43. *Peters A., Palay S.L., Webster H.D.F.* (Питерс А., Палей С., Уэбстер Г.) Ультраструктура нервной системы (пер. с англ.). М.: Мир, 1972.
44. *Ramon-Moliner E.* An attempt of classifying nerve cells on the basis of their dendritic patterns. J. Comp. Neurol. 1962; 119: 211–227.
45. *Ramon-Moliner E., Nauta W.J.H.* The isodendritic core of the brain stem. J. Comp. Neurol. 1966; 126: 311–335.
46. *Ramon-Moliner E.* The morphology of dendrites. In the structure and function of nervous tissue. N-Y. Acad. Press 1968; 1: 205–267.

47. *Scheibel M., Scheibel A.* On the nature of dendritic spines – report of a workshop. *Commun. Behav. Biol.* 1968; 1: 231–265.

48. *Scheibel M.E., Scheibel A.B.* The organization of the ventral anterior nucleus of the thalamus. A Goldgi study. *Brain Res.* 1966, 1: 250–268.

49. *Show K.* Regional degeneration of the thalamic reticular nucleus following cortical ablations in monkey. *J. Comp. Neurol.* 1952; 97: 37–59.

50. *Szentagothai J.* Models of specific neuron array in thalamic nuclei. *Acta Morph. Hung.* 1967; 15: 113–123.

51. *Szentagothai J., Arbib M.A* (Сентаготаи Я., Арбиб М.) Концептуальные модели нервной системы (пер. с англ.). М.: Мир, 1976.

52. *Tombol T.* Short neurons and their synaptic relations in the specific thalamic nuclei. *Brain Res.* 1966/67; 3: 307–326.

53. *Tombol T.* Cellular and synaptic organization of the dorsomedial thalamic nucleus. *Acta morphol. Acad. Sci. Hung.* 1968; 16: 183–203.

General principles of neuron organization in the human dorsal thalamus nuclei

L.A. Berezhnaya

Research Center of Neurology, Russian Academy of Medical Sciences (Moscow)

Key words: : human, brain, thalamus, nuclei, neurons.

In the human dorsal thalamus nuclei (VA, VL, AV, AM, AD, and MD), neurons were studied using Goldgi staining method. The method allowed identifying different species of long-axon neurons (type I): densely branched bushy neurons, bushy spine neurons, large and gigantic bushy neurons, tree-like (arborescent) neurons, brush-like neurons, double-tufted neurons, and intermediary (or combined) neurons. Species of sparsely branched neurons were

also identified: short-dendritic neurons and reticular neurons. Type II neurons – short-axon neurons (interneurons) – were presented by smooth-dendritic, shaggy-dendritic and long-dendritic neurons. A classification of the nerve cells of the dorsal thalamic nuclei is proposed, and some principal features of their internal organization are established.

Контактный адрес: Бережная Лариса Александровна – канд. биол. наук, зав. лаб. нейронной структуры мозга отдела исследований мозга ФГБУ «НЦН» РАМН. 105064, Москва, пер. Обуха, д. 5. Тел.: +7 (495) 917-18-65; e-mail: putamen@list.ru.