

Иннервация сосудов подкорковых образований головного мозга человека гистоиммунопозитивными нейронами

Л.А. Бережная

ФГБУ «Научный центр неврологии» РАМН (Москва)

Исследовались ядра дорсального таламуса (VA, VL, Md), стриатум, бледный шар и внутренняя капсула. Были изучены структурные элементы нейронов, обеспечивающих афферентную и эфферентную иннервацию сосудов мозга человека, с использованием методов выявления NADPh-диафоразы, парвальбумина и калретинина. Такой подход с выявлением иммунопозитивных нейронов с их отростками позволил идентифицировать два типа нейронов: длинноаксонные и короткоаксонные. Были показаны контакты дендритов и аксонов этих нейронов с сосудами.

Ключевые слова: мозг человека, иммунопозитивные нейроны, иннервация, сосуды.

Важным научным направлением в области клинической и экспериментальной неврологии является раскрытие молекулярных, ультраструктурных, патохимических и нейрофизиологических механизмов пластичности мозга при различных типах патологических процессов в мозге и при старении [15]. Смертность от сосудистой патологии головного мозга в России имеет тенденцию к увеличению, и одной из причин возникновения инфарктов мозга являются изменения мелких внутримозговых артерий, в результате чего развивается лакунарный инсульт [16].

Вся мозговая ткань пронизана сосудами, которые образуют наибольшую площадь разветвлений в различных образованиях мозга. Адаптация интенсивности кровоснабжения нейронов мозга к уровню их функционирования, скорее всего, связана с механизмом синхронизации работы сосудов с иннервирующими их нейронами. Нейрогенным факторам отводится важное место в регуляции локального мозгового кровотока [11, 23], и после некоторого забвения концепция нейрогенной регуляции локального кровотока [10, 23] вновь становится актуальной. В настоящее время существуют работы, показывающие участие оксида азота (NO) в регуляции сосудов, с реализацией данным соединением сосудорасширяющего эффекта [31].

Существенное значение отводится NO в патогенезе ишемической патологии мозга. На разных стадиях развития цере-

бральной ишемии роль NO различна: вначале — защитная (усиливается кровоток и снижается адгезивность тромбоцитов и нейтрофилов), но с усилением ишемии мозга NO становится цитотоксическим фактором [5].

В ранних работах по исследованию NO-содержащих нейронов в неокортексе было отмечено наличие нейронов, взаимодействующих с сосудами в местах их бифуркации, но без идентификации этих нейронов и без определения типа их связи с сосудами [6, 13, 24]. Позднее появились работы, показывающие афферентные и эфферентные связи нейронов, содержащих NO, в мозге крысы [7, 20] и человека [21]. На сегодня в литературе есть лишь единичные публикации гистоиммунохимического профиля, описывающие нейроны подкорковых структур мозга человека, синтезирующие NO и кальций-связывающие белки (парвальбумин, калретинин); явно недостаточно разработаны и вопросы идентификации нейронов, взаимодействующих с сосудами [1].

Целью настоящей работы явилось выявление гистоиммунохимических нейронов, взаимодействующих с сосудами, способов их взаимодействия, а также идентификация этих нейронов в подкорковых образованиях — стриатуме (хвостатом ядре и скорлупе), бледном шаре, медиодорсальном и моторных ядрах таламуса (вентральном переднем и вентральном латеральном) и внутренней капсуле, прилежащей к передним ядрам таламуса головного мозга человека.

Материал и методы исследования

Исследовался мозг четырех людей зрелого и пожилого возраста [14], которые погибли от разных заболеваний, не связанных с неврологической и психической патологией. Материал фиксировался в 4% параформальдегиде на 0,1 М фосфатном буфере не более 24 часов. Вибротомные срезы толщиной 150–200 мкм для исследования NO-синтазных нейронов (по их положительной гистохимической реакции на NADPh-диафорузу – NADPh-d), окрашивались по S.R. Vincent [32], натягивались на стекла, обезжизивались в батарее спиртов восходящей концентрации, ксилоле и заключались в пихтовый бальзам под покровное стекло.

Иммунохимическая реакция на кальций-связывающие белки (парвальбумин, калретинин) проводилась по стандартным описанным методикам [2, 3].

Взаимодействие бляшки или бусинки волокна с сосудом рассматривалось в каждом конкретном случае. Местом контакта считалась «спаянность» двух структур: при работе микровинтом микроскопа контактирующие структуры исчезали и появлялись вместе в поле зрения. В случае отсутствия контакта одна из структур всегда исчезала из поля зрения первой, и тогда между ними наблюдался просвет.

Идентификация гистоиммунопозитивных нейронов проводилась путем сопоставления их с морфотипами нейронов перечисленных образований, изученных ранее методом Гольджи у животных [8] и человека [9].

Результаты

Исследование, направленное на выявление в структурах моторного кольца (вентролатеральное и вентральное переднее ядра таламуса, хвостатое ядро, скорлупа, внутренний и наружный членики бледного шара) NO-синтазных нейронов, взаимодействующих с сосудами, показало, что такие нейроны делятся на две группы: нейроны, «считывающие» информацию с сосудов, и нейроны, «передающие» ее сосудам.

Принцип организации рецепторного «считывающего» устройства на дендритах NADPh-d-позитивных нейронов в изучаемых структурах (хвостатом ядре, скорлупе, внутренней капсуле) был одинаков (рис. 1А–В): организация либо по типу концевой бляшки, либо по типу бляшек, расположенных «по ходу» дендрита. Дендрит имел специфическое устройство в виде концевой расширенной петли с тонкой полупрозрачной мембраной внутри (рис. 1В) или в виде грубой бляшки (рис. 1А, В), располагающихся как в местах бифуркации мелких сосудов, так и на сосудистой стенке недалеко от этого места.

Второй рецепторный способ взаимодействия дендритов NO-синтазных нейронов с сосудами характеризуется тем, что дендриты этих нейронов с расширенными участками

(бляшками) по ходу ветви обхватывают более крупные сосуды по окружности, так что бляшки тесно прилежат к поверхности сосуда (рис. 1А, В). Аксоны этих клеток всегда уходят от сосудов в сторону, не образуя с ними контактов. Идентификация этих нейронов показала, что они относятся к биполярным и триполярным короткоаксонным нейронам (интернейронам).

В моторных ядрах таламуса и обоих члениках бледного шара NADPh-d-позитивные короткоаксонные нейроны, «считывающие» информацию с сосудов, не выявлялись.

Нейроны, содержащие кальций-связывающие белки (парвальбумин и др.) и взаимодействующие с сосудами, найдены нами лишь в скорлупе. К «считывающим» или «снимающим» информацию с сосудов относятся радиальные нейроны, дендриты которых имеют специфические рецепторные образования в виде грубых бляшек – как по ходу дендрита, так и в виде одиночных бляшек на концах дендритов (рис. 2А–В). В одном из сосудов скорлупы наблюдался большой тромб, а в просвете сосуда просматривались форменные элементы крови (эритроциты). За тромбом на стенке, а возможно, и в самой стенке сосуда, просматривались рецепторные дендритные бляшки нейрона (рис. 2Б), позитивного при окраске на парвальбумин.

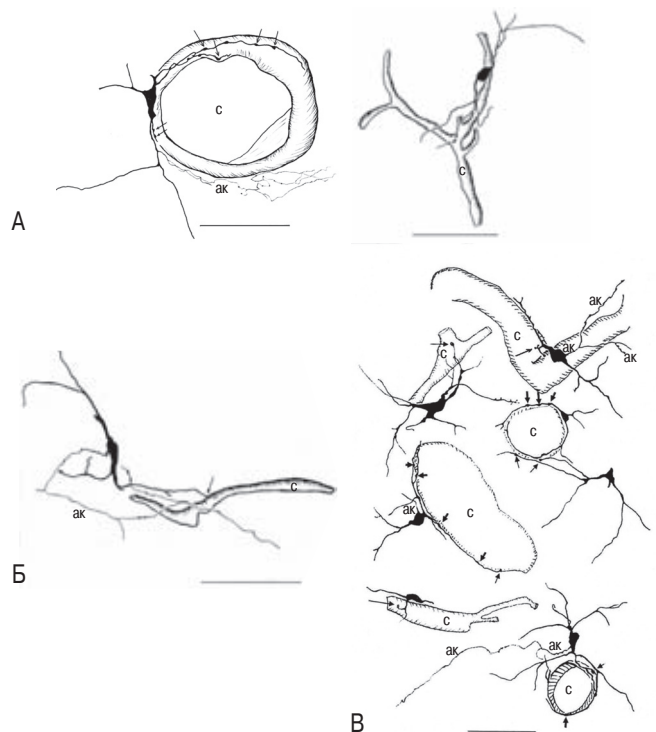


Рис. 1. Зарисовки NADPh-d-позитивных нейронов:

А — в хвостатом ядре; Б — в скорлупе (стрелки — одиночные бляшки дендритов, контактирующие с сосудом; В — во внутренней капсуле (стрелки — места контактов нейронов с поперечно и продольно срезанными сосудами разного размера); с — сосуд, ак — аксон. Гистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

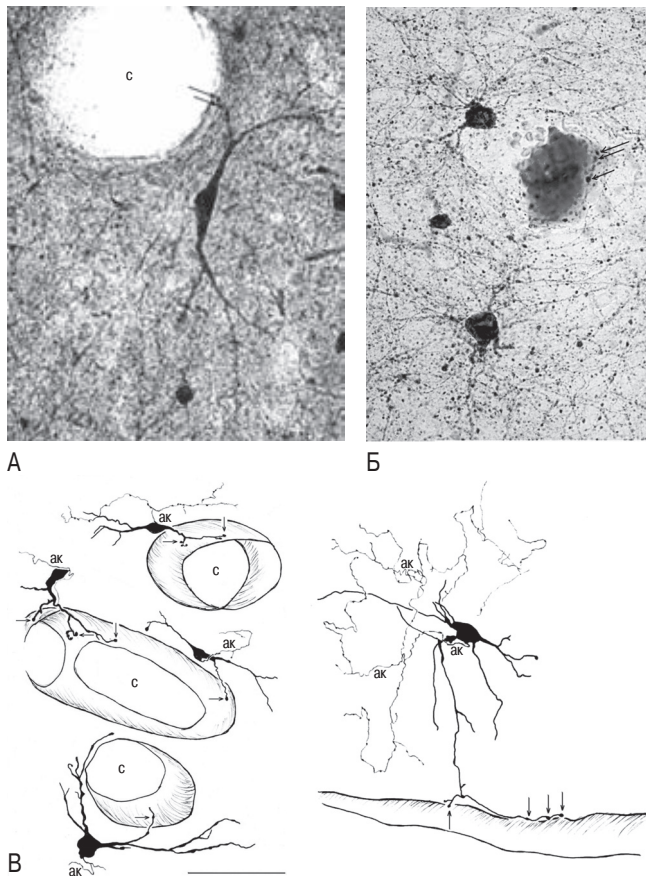


Рис. 2. Нейроны скорлупы, позитивные при окраске на парвальбумин.
А — концевые бляшки дендрита нейрона (стрелки), расположенные на стенке сосуда (с);
Б — образование тромба в зоне контакта дендритов парвальбумин-позитивного нейрона со стенкой сосуда (стрелки — концевые бляшки дендрита). Иммуногистохимический метод, увеличение: ок. x10, об. x40);
В — зарисовки нейронов, взаимодействующих дендритными бляшками (стрелки) со стенками поперечно и продольно срезы сосудов (с); ак — аксон.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

Нейроны, позитивные на калретинин и взаимодействующие с сосудами, были найдены в хвостатом ядре и медиодорсальном ядре таламуса. Нейроны, «считывающие» информацию с сосудов в хвостатом ядре, относились к короткоаксонным ординарным биполярным, дендриты которых имели такие же специфические рецепторные образования (бляшки) на стенке сосудов (рис. 3А).

В медиодорсальном ядре таламуса к категории «считывающих» нейронов относилась одна из разновидностей короткоаксонных нейронов — «лохматодендритные». Эти нейроны на видоизмененном дендрите имели либо расширения в виде крупных, более округлых, грубых варикозностей-бляшек «по ходу» ствола (чем последние и отличались от обычных варикозностей, которые чаще веретеновидно вытянуты), либо дендрит заканчивался одиночной бляшкой (рис. 3Б).

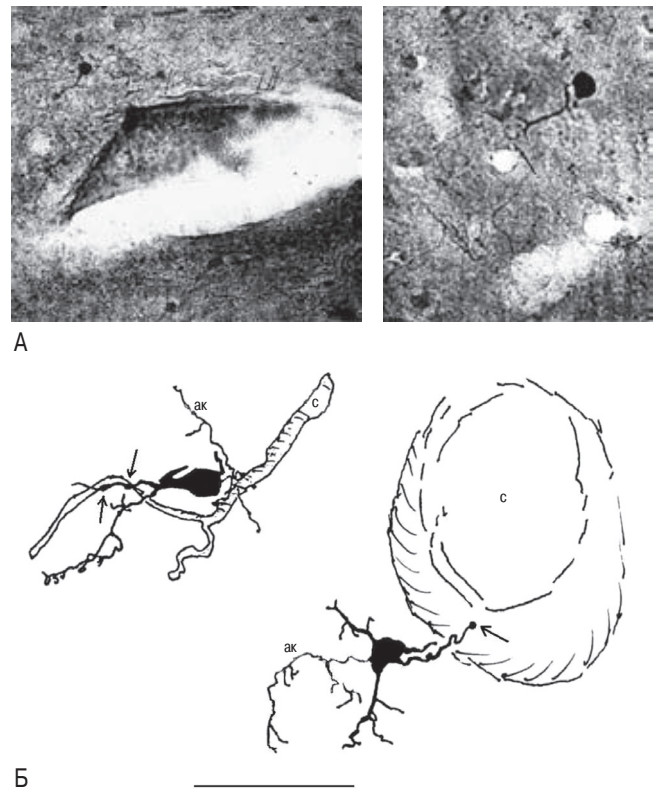


Рис. 3. Нейроны, иммунопозитивные при окраске на калретинин, взаимодействующие со стенками сосудов:
А — в хвостатом ядре. Стрелки — концевые рецепторные бляшки дендритов. Иммуногистохимический метод; увеличение: ок. x10, об. x40. Б — зарисовки нейронов медиодорсального ядра таламуса. Стрелки — концевые рецепторные бляшки дендритов и рецепторные бляшки «по ходу», ак — аксон, с — сосуд.
Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

Нейроны, взаимодействующие с сосудами и «передающие» информацию им, оказывая модулирующее воздействие [29], могут быть короткоаксонными (интернейронами) и длинноаксонными.

Принцип организации связи NADPh-d-позитивных нейронов, «передающих» информацию на сосуды, наблюдаемый нами в хвостатом ядре, скорлупе, моторных ядрах таламуса и медиодорсальном ядре, тоже одинаков, но нейроны, иннервирующие сосуды, разные. В хвостатом ядре и скорлупе взаимодействие с сосудами осуществляют короткоаксонные радиальные нейроны (рис. 4А, Б); в медиодорсальном ядре таламуса эту функцию выполняют короткоаксонные гладкодендритные интернейроны (рис. 4В). Все эти клетки относятся ко II типу нейронов — короткоаксонным интернейронам. Аксоны этих клеток опутывают крупные сосуды своими коллатеральными, по ходу которых расположены мелкие бусинки, часть которых тесно прилежит к стенке сосуда. Коллатерали аксонов могут проникать и в толщу сосудистой стенки (рис. 4 А, Б) и проходить все три составляющие (перичиты,

базальный слой и эндотелиальные клетки) стенки сосуда, что хорошо просматривается на поперечных срезах сосудов.

На стенке более мелких сосудов можно наблюдать несколько «бусинок» (рис. 4а, в), или коллатераль аксона может «ползти» по части сосуда, прикасаясь своими «бусинками» к поверхности, или несколько коллатералей аксона с множественными «бусинками» по ходу могут опутывать сосуд рядом с местом его бифуркации.

Особенностью короткоаксонных NADPh-d-позитивных мелких нейронов (II тип) является способность их аксонов взаимодействовать с сосудами местно, в пределах разветвления своих дендритов. Один и тот же аксон такого нейрона может взаимодействовать с сосудами, лежащими в поле ветвления дендритов нейрона, несколько раз. У нейронов среднего размера аксоны могут захватывать большую территорию иннервации, но в пределах одной структуры, не выходя за её границы. В таких случаях аксон такого нейрона делится вблизи сомы на две коллатерали, которые расходятся в диа-

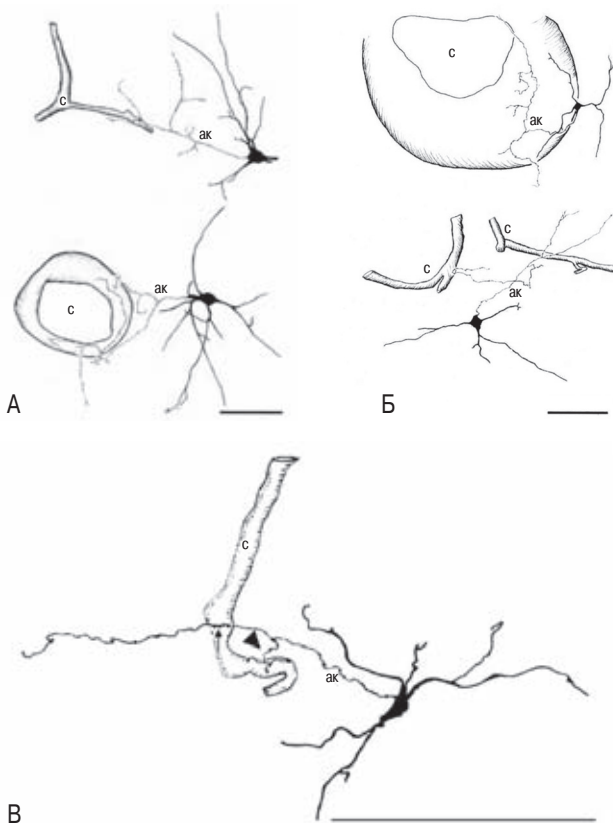


Рис. 4. Взаимодействие аксонов NADPh-d позитивных нейронов с сосудами: А — в скорлупе; Б — в хвостатом ядре; В — в медиодорсальном ядре таламуса. Маленькая стрелка — «касательный» контакт по ходу аксона с сосудом, треугольная стрелка — концевые взаимодействия аксона с сосудом в виде «вилочки». с — сосуд, ак — аксон. Гистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

метрально противоположные стороны и иннервируют сосуды в разных частях одного и того же образования.

Более обширные поля иннервации у NADPh-d-позитивных длинноаксонных ретикулярных крупных и средних нейронов (рис. 5). Аксоны этих нейронов длинные и могут выходить за пределы тех структур, где располагаются их тела. Аксоны средних нейронов могут достигать соседних образований. Аксоны крупных ретикулярных клеток, возможно, способны достигать коры. Организация взаимодействия с сосудами аксонов крупных и средних ретикулярных нейронов — чаще всего по «касательной». Коллатерали аксонов таких клеток охватывают большое количество сосудов на большой территории, касаясь 1–4 «бусинками» стенки сосудов по ходу коллатерали (рис. 5) и уходя в сторону к следующему сосуду или покидая это образование. Ярким примером взаимодействия аксонов ретикулярных клеток в других структурах являются найденные нами NADPh-d-позитивные ретикулярные клетки, сопровождающие ход волокон во внутренней капсуле (рис. 6А, Б), иннервирующие сосуды как в самой капсуле, так и в передних ядрах дорсального таламуса (рис. 6В).

Массовый вход из внутренней капсулы NADPh-d-позитивных крупных аксонов, пересекающих ретикулярное ядро таламуса, в передние моторные ядра таламуса (вентральное переднее и вентральное латеральное) и взаимодействие части их с сосудами этих ядер по «касательной» (рис. 6В) позволяет



Рис. 5. NADPh-d позитивные ретикулярные нейроны ядер дорсального таламуса, взаимодействующие коллатеральными аксонами с сосудами. с — сосуд, ак — аксон. Гистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

предположить, что эти аксонные коллатерали относятся к ретикулярным NADPh-d-позитивным нейронам внутренней капсулы. Множество аксонных коллатералей пересекают передние моторные ядра дорсального таламуса с латеральной стороны к медиальной и контактируют со многими сосудами.

Но не во всех подкорковых структурах моторного кольца аксоны NADPh-d-позитивных нейронов взаимодействуют с сосудами. В бледном шаре — как в наружном, так и во внутреннем членике — нами не найдено аксонных взаимодействий с сосудами нейронов, содержащих NO.

Аксоны нейронов, содержащих кальций-связывающие белки, также взаимодействуют с сосудами в исследуемых образованиях моторного кольца.

«Передающие» информацию нейроны хвостатого ядра, позитивные на калретинин, относятся к короткоаксонным радиальным (рис. 7А). Аксоны таких нейронов «опутывали» сосуды, которые лежали в поле их ветвления. Коллатерали аксона с одного сосуда могли «перешагивать» на другие и затем возвращаться к первому, создавая своеобразную сеть вокруг сосудов.

В медиодорсальном ядре нейронами, позитивными на калретинин и «передающими» информацию на сосуды, были длинноаксонные редковетвистые нейроны — короткодендритные. Эти нейроны имеют длинные аксоны с длинными коллатералими, захватывающими большие территории как в самой структуре (иннервируя при этом большое число сосудов), так, вероятно, и за ее пределами в других образованиях мозга, для которых они являются афферентными (рис. 7Б). Иннервация сосуда может осуществляться короткой веточ-

кой с «бусинками» на концах коллатерали аксона (рис. 7Б) или «бусинками» по ходу самого аксона и его коллатералей.

Очень интересны взаимодействия нейронов, позитивных на парвальбумин, с сосудами в скорлупе. «Передающие» парвальбумин-позитивные нейроны скорлупы относятся к короткоаксонным радиальным нейронам. Такие нейроны расположены недалеко от сосуда и своими тонкими коллатералими аксонов с мелкими «бусинками» по ходу опутывают сосуд по окружности. Отдельные «бусинки» тесно прилежат к стенке сосуда. Одно волокно может несколько раз возвращаться к одному и тому же сосуду, иннервируя достаточно большой его участок, а уходя от него на соседние сосуды, он также «опутывает» и их. Один нейрон своими аксонными коллатералими охватывает местно большое количество сосудов, расположенных в зоне ветвления его аксона.

Короткоаксонные радиальные нейроны в местах бифуркации сосудов, не равнозначных по диаметру, «снимают» информацию с сосуда с меньшим диаметром рецепторными «бляшками» своих дендритов, а коллатералими своего же аксона адаптируют более крупный сосуд к изменившимся условиям, то есть «передают» информацию (рис. 8).

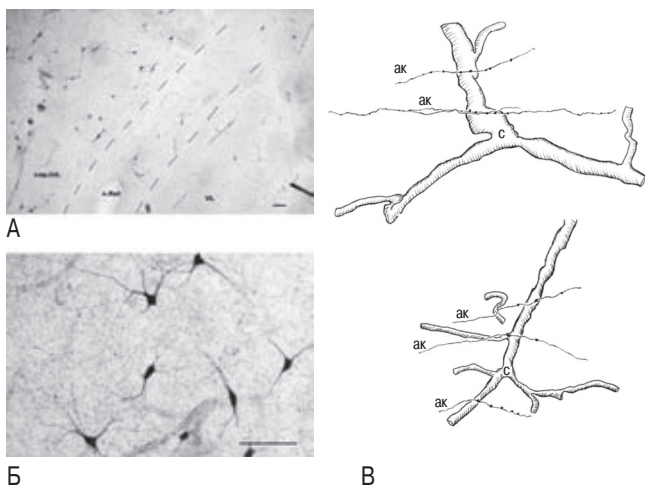


Рис. 6. NADPh-d-позитивные нейроны внутренней капсулы. А — обзорный снимок (cap. Int. — внутренняя капсула, n. Ret. — ретикулярное ядро, VL — вентральное латеральное ядро таламуса); Б — нейроны при большем увеличении; В — зарисовка аксонных коллатералей NADPh-d-позитивных нейронов внутренней капсулы, взаимодействующих «по касательной» с сосудами передних ядер дорсального таламуса. Гистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

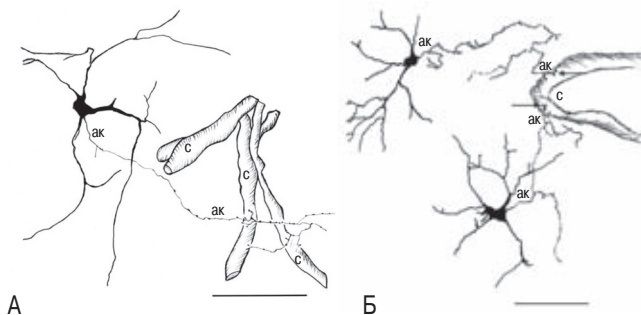


Рис. 7. Нейроны, позитивные при окраске на калретинин, взаимодействующие с сосудами: А — в хвостатом ядре; Б — в медиодорсальном ядре таламуса. с — сосуд, ак — аксон, стрелки — концевые взаимодействия аксона с сосудом в виде «вилочки». Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

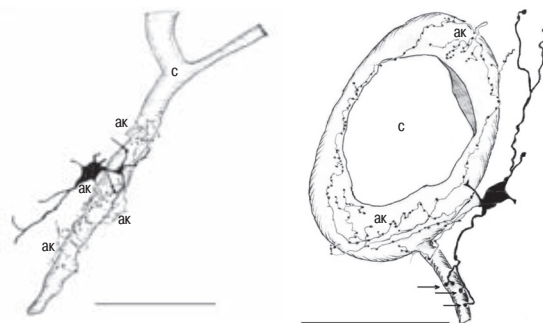


Рис. 8. Зарисовки нейронов, позитивных при окраске на парвальбумин, контактирующих с сосудами в скорлупе. Стрелки — концевые дендритные бляшки на стенке сосуда (с), ак — аксоны. Иммуногистохимический метод. Масштаб: 100 мкм.

Обсуждение

О регуляции локального мозгового кровотока, который осуществлялся различными механизмами, в том числе нейронными факторами, было известно и ранее [11, 18, 23], но не было доказательств существования взаимодействия нервных клеток со стенками сосудов. В последние десятилетия появились работы, показывающие, что в регуляции мозговой гемодинамики участвуют нервные клетки, содержащие NO, который обладает сосудорасширяющими свойствами [31, 32]. Было предположено, что такие нейроны адаптируют состояние локальной гемодинамики к метаболическим потребностям мозга.

В литературе имеется ряд сообщений [7, 13, 31, 32] о регуляции локального мозгового кровотока в коре посредством NO. Имеются работы по иннервации сосудов NO-содержащими нейронами, показывающие рецепторный аппарат этих нейронов, взаимодействующий с сосудами головного мозга в норме и при артериальной гипертензии II–III степени [21]. Продемонстрирована не только эфферентная иннервация сосудов мозга [6, 7, 12, 19], но и афферентная [20, 21]. Были выявлены афферентные рецепторы в виде «древовидной арборизации» на крупных артериях, которые с уменьшением диаметра сосудов замещаются кустиковыми рецепторами, сменяющимися, в свою очередь, клубочковыми нервными окончаниями. Авторы относят клубочковые рецепторы к барорецепторам, реагирующим на изменения артериального давления и сигнализирующим о тонусе и сократительной деятельности сосудов [20, 27].

На сосудах подкорковых структур моторного круга мозга человека нами наблюдались лишь два вида афферентных рецепторных образований. Дендрит, взаимодействующий с сосудом, заканчивался одиночной бляшкой или дендриты обхватывали сосуд и контактировали с ним множественными варикозно-подобными расширениями (бляшками) по ходу дендритов. Места локализации клубочковых рецепторов, показанных нами и другими авторами [20], совпадают (бифуркация сосудов); не исключено, что это одни и те же рецепторы из класса барорецепторов, а описанный в упомянутой работе III тип рецепторов можно соотнести с выявленными нами рецепторными дендритами с множественными варикозно-подобными бляшками.

В коре мозга крысы выявлены определенные особенности иннервации NO-содержащими нейронами радиальных артерий [7]. Авторы наблюдали «терминальные утолщения» дендритов не только на поверхности стенки сосуда, но и в самой стенке. В настоящем исследовании у человека зрелого возраста в подкорковых структурах нами наблюдались взаимодействия дендритов лишь на поверхности сосудов, но не исключено, что рецепторные дендриты способны пронизывать стенку сосуда, захватывая все три ее составляющие (эндотелиальные клетки, базальный слой и перicyты) [22]. Нами наблюдались отдельные дендритные ветви в

толще стенки сосудов, бляшки которых были распределены по всей толщине стенки сосуда, вплоть до полости сосуда. Такое распределение рецепторных образований было бы оправдано, так как информация о состоянии сосуда снималась бы со всех составляющих стенки сосуда.

Идентифицированные NO-содержащие нейроны, контактирующие с сосудами в подкорковых структурах, описывались нами ранее [1]. Но в иннервации сосудов головного мозга принимают участие не только нейроны, содержащие NO. Большую роль в пластических процессах в мозге играют кальций-связывающие белки, также осуществляющие модулирующую функцию по отношению к сосудам. В мозге ионы кальция необходимы для непрерывного высвобождения содержимого синаптических пузырьков. Вход кальция в клетку является важнейшим звеном, связывающим деполаризацию пресинаптического окончания и выброс нейромедиатора в синаптическую щель. В отсутствие кальция химическая передача сигнала прекращается, несмотря на то, что нервный импульс по-прежнему доходит до пресинаптической терминали [25, 33] или иннервируемой структуры.

Не исключено, что подобные процессы происходят и при взаимодействии нейрона, содержащего кальций-связывающие белки, с сосудом — с той лишь разницей, что в качестве пресинаптического или постсинаптического элемента выступают клетки, образующие стенку сосуда. Ряд авторов при электронно-микроскопическом исследовании в клетках, формирующих стенку сосуда, находят сократительные или контрактильные фибриллярные структуры в цитоплазме эндотелиальных клеток [22] и перicyтов [28, 30]. Некоторые исследователи рассматривают перicyты как клетки, способные сокращаться и изменять просвет капилляров [17, 26]; это означает, что аксоны нейронов, взаимодействующие с сосудами, способны адаптировать их к изменившимся условиям. По нашему мнению, фибриллярные структуры, наблюдаемые в цитоплазме клеток стенки сосудов, существуют непостоянно. При определенных условиях происходит быстрая сборка их из протофибрилярного (неорганизованного) материала клетки, а следом идет разборка или пептизация фибриллярных структур. Процесс этот идентичен тому, что наблюдался нами в аксонах беспозвоночных [4]. Поэтому многими авторами в эндотелиальных клетках и перicyтах наблюдаются лишь фрагменты пучков фибриллярных структур [22, 28, 30].

В исследованных нами подкорковых образованиях большого мозга человека были выявлены гистоиммуно-позитивные нейроны, взаимодействующие с сосудами двух типов: длинноаксонными и короткоаксонными. В каждом типе клеток есть вид нейронов, который является морфологически общим, но с разной гистоиммунной позитивностью.

Гистоиммунопозитивные нейроны, взаимодействующие с сосудами, разделились на две группы: «считывающие» информацию с сосудов головного мозга и «передающие»

информацию на сосуды. Все «считывающие» нейроны относятся ко II типу – короткоаксонным радиальным нейронам, которые могут быть иммунопозитивны по отношению к парвальбумину или калретину, либо содержать NO. В медиодорсальном ядре эту функцию выполняют короткоаксонные «лохматодендритные» калретинин-позитивные клетки, отличающиеся по своему морфологическому виду от радиальных нейронов. Короткоаксонные нейроны могут местно адаптировать сосуды к изменившимся условиям в случае «считывания» и «передачи» информации на одном и том же сосуде либо запускать более длительную реакцию через ряд вставочных нейронов; в этой схеме конечными нейронами, взаимодействующими с сосудами и передающими информацию на сосуд, могут быть и нейроны I типа – длинноаксонные.

«Передающими» иммуногистохимическими нейронами в подкорковых образованиях мозга человека были нейроны I-го типа (длинноаксонные нейроны двух видов – редковетвистые ретикулярные NO-позитивные и длинноаксонные редковетвистые короткодендритные калретинин-позитивные – клетки медиодорсального ядра таламуса) и нейроны II-го типа – короткоаксонные радиальные, позитивные при окраске на парвальбумин и калретинин и держащие NO.

Наличие нейронов одинакового морфологического вида, но с различной иммунопозитивностью, может свидетельствовать о разнесенном временном созревании биохимической составляющей цитоплазмы нейронов в ростовых зонах мозга.

Список литературы

1. Бережная Л.А. NADPh-диафоразно-позитивные клетки ядер таламуса и внутренней капсулы человека. Морфология 2004; 1: 16–22.
2. Бережная Л.А. Система нейронов иммунопозитивных к калретину в ядрах таламуса человека. Естественные и технические науки 2013; 5: 79–87.
3. Бережная Л.А. Система нейронов позитивных к парвальбумину в ядрах таламуса взрослого человека. Естественные и технические науки 2013; 5: 88–94.
4. Бережная Л.А. Особенности филаментозного материала в нейронах виноградной улитки: его возможная роль в проведении возбуждения. Эвол. биох. физиол. 1996; 1: 61–66.
5. Викторов И.В. Окись азота: роль в норме и патологии ЦНС. В сб.: Механизмы структурной, функциональной и нейрохимической пластичности мозга. М., 1999: 18.
6. Коцюба А.Е., Бабич Е.В. Черток В.М. Вазомоторная иннервация мягкой оболочки головного мозга человека при артериальной гипертензии. Журн. неврол. и психиатрии им. С.С. Корсакова 2009; 9: 56–62.
7. Коцюба А.Е., Коцюба Е.П. Черток В.М. Нитроксидергические нервные волокна внутримозговых сосудов. Морфология 2009; 2: 27–32.
8. Леонтович Т.А. Нейронная организация подкорковых образований переднего мозга. М.: Медицина, 1978.
9. Леонтович Т.А., Мухина Ю.К. Федоров А.А. Нейроны базальных ганглиев мозга человека (стриатума и базолатеральной миндалины), экспрессирующие фермент NADH-d. Росс. физиол. журнал им. И.М. Сеченова 2002; 10: 1295–1308.
10. Мотавкин П.А., Черток В.М. Иннервация мозга. Тихоокеанский мед. журн. 2008; 2: 12–24.
11. Мотавкин П.А., Черток В.М., Пиголкин Ю.И. Морфологические исследования регуляторных механизмов внутримозгового кровообращения. Арх. анат. 1982; 6: 42–49.
12. Мотавкин П.А., Пиголкин Ю.И., Каминский Ю.В. Гистофизиология кровообращения в спинном мозге. М.: Наука, 1994.
13. Охотин В.Е., Курприянов В.В. Нейровазальные отношения в новой коре головного мозга человека. Морфология 1996; 4: 17–22.
14. Справочник. Морфо-функциональные константы детского организма (ред. В.А. Доскин, Х. Келлер, Н.М. Мураенко, Р.В. Тонкова-Ямпольская). М.: Медицина, 1997.
15. Суслина З.А., Иллариошкин С.Н., Пирадов М.А. Неврология и нейронауки – прогноз развития. Анн. клин. эксперимент. неврол. 2007; 1: 5–9.
16. Суслина З.А. Сосудистая патология головного мозга: итоги и перспективы. Анн. клин. эксперимент. неврол. 2007; 1: 10–16.
17. Чернух А.М., Александров П.Н., Алексеев О.В. Микроциркуляция. М.: Медицина, 1984.
18. Черток В.М., Пиголкин Ю.И., Мирошниченко Н.В. Сравнительное исследование холин- и адренергической иннервации сосудов мозга человека и некоторых лабораторных животных. Арх. анат. 1989; 4: 28–33.
19. Черток В.М., Коцюба А.Е., Бабич Е.В. Эфферентная иннервация артерий мягкой оболочки мозга человека при артериальной гипертензии. Морфология 2009; 3: 35–41.
20. Черток В.М., Коцюба А.Е. Оксид азота в механизмах афферентной иннервации артерий головного мозга. Цитология 2010; 1: 24–29.
21. Черток В.М., Коцюба А.Е. Рецепторный аппарат сосудов головного мозга при артериальной гипертензии. Журн. неврол. и психиатрии им. С.С. Корсакова 2010; 10: 40–47.
22. Шахламов В.А. Капилляры. М.: Медицина, 1971.
23. Del Zoppo G.J., Mabuchi T. Cerebral microvessel responses to focal ischemia. J. Cereb. Blood Flow Metab. 2003; 34: 879–894.
24. Estrada-Carmen E., DeFelipe J. Feature article nitric oxide-producing neurons in the neocortex: morphological and functional relationship with intraparenchymal microvasculature. Cerebral Cortex 1998; 8: 193–203.
25. Katz B., Miledi R. The timing of calcium action during neuromuscular transmission. J. Physiol. 1967; 184: 535–544.

26. Kelley C.D., Amore P., Hechrman H.B., Shepro D. Microvascular pericyte contractility in vitro: comparison with other cells of the vascular wall. *J. Cell Biol.* 1987; 3: 483–490.

27. Motavkin P.A., Lomakin A.V., Pigolkin Y.I., Certok V.M. Receptor glomeruli and their ultrastructural organization in the arteries and pia mater of the human brain and spinal cord. *Neurosci. Behav. Physiol.* 1990; 5: 471–475.

28. Posdnyakov O.M., Chernukh A.M. On the probable participation of the pericytes in the changes of capillary lumen. In: 6th Conference on circulation. European Society for microcirculation. Denmark, 1970: 67.

29. Prast H., Philippu A. Nitric oxide as modulator of neuronal function. *Prog. Neurobiol.* 2001; 64: 51–68.

30. Stensaas L.J. Pericytes and perivascular microglial cell in the basal forebrain of the neonatal rabbit. *Cell Tissue Res.* 1975; 158: 517–541.

31. Toda N., Okamura T. The pharmacology of nitric oxide in the peripheral nervous system of blood vessels. *Pharmacol. Rev.* 2003; 55: 271–324.

32. Vincent S.R. Nitric oxide: a radical neurotransmitter in the central nervous system. *Progr. Neurobiology* 1994; 42: 129–160.

33. Yost H. Cellular physiology. (Иост Х. Физиология клетки). М.: Мир, 1972.

Innervation of blood vessels in subcortical regions of the brain by immunoreactive neurons

L.A. Berezhnaya

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

Key words: human brain, immunoreactive neurons, innervation, blood vessels.

Human dorsal thalamic nuclei (VA, VL and Md), striatum, pallidum and capsula interna were studied. Structural elements of neurons that provide afferent and efferent innervation of blood vessels in the human brain were stained for NADPh-diaphorase, parvalbumin and calretinin. Such approach

revealing immunoreactive neurons with their branches made it possible to identify two types of neurons: long-axonal and short-axonal. Dendrite-vascular and axon-vascular contacts of these immunoreactive neurons were shown.

Контактный адрес: Бережная Лариса Александровна – канд. мед. наук, зав. лаб. нейронной структуры мозга ФГБУ «НЦН» РАМН.

125367 Москва, Волоколамское ш., д. 80. Тел.: +7 (495) 917-18-65; факс: (499) 764-98-80. E-mail: putamen@list.ru