

© В. В. Порсева, 2014
УДК 611.822.018:599.323.4

В. В. Порсева

КАЛЬБИНДИН-ИММУНОРЕАКТИВНЫЕ ИНТЕРНЕЙРОНЫ ПРОМЕЖУТОЧНОЙ ЗОНЫ И ВЕНТРАЛЬНОГО РОГА СЕРОГО ВЕЩЕСТВА СПИННОГО МОЗГА БЕЛОЙ КРЫСЫ

Кафедра нормальной физиологии с биофизикой (зав. — проф. П. М. Маслюков), Ярославская государственная медицинская академия

Целью работы явилось изучение топографии и структуры интернейронов, содержащих кальбиндин (КБ) с молекулярной массой 28 килодальтон, в вентральном роге и промежуточной зоне серого вещества на уровне T_{II} - и L_{IV} -сегментов спинного мозга (СМ). Исследование выполнено у взрослых крыс-самок линии Вистар ($n=4$) иммуногистохимическим и морфометрическим методами. Изучены криостатные поперечные срезы СМ толщиной 14 мкм. В промежуточной зоне СМ присутствовали 2 субпопуляции КБ-иммунореактивных (ИР) интернейронов в пластине VII в обоих сегментах: симпатические преанглионарные нейроны и «разделительные клетки» (partition cells). В вентральном роге выявлены также 2 субпопуляции КБ-ИР-интернейронов: клетки Реншоу в пластине IX в T_{II} и в пластине VII в L_{IV} ; крупные интернейроны в пластине VIII в T_{II} и в пластине VII в L_{IV} . Сегментарные различия заключались лишь в большем количестве клеток Реншоу и разделительных клеток в L_{IV} . Средняя площадь сечения КБ-ИР-клеток Реншоу и автономных преанглионарных нейронов была больше в T_{II} , а крупных интернейронов вентрального рога и разделительных клеток — в L_{IV} .

Ключевые слова: спинной мозг, вентральный рог, промежуточная зона, интернейроны, кальбиндин 28 килодальтон

Интернейроны спинного мозга (СМ) представлены множеством различных субпопуляций, которые образуют соединения с другими нейронами различной локализации и функционального назначения. Характерной особенностью интернейронов вентрального рога и промежуточной зоны серого вещества СМ является участие в модуляции возбудимости мотонейронов. Сложность изучения интернейронов СМ — в их нейрохимическом разнообразии, которое с позиций функциональной принадлежности до сих пор не полностью объяснено. В настоящее время широко исследуются кальций-связывающие белки, по которым определяют различные функциональные классы интернейронов СМ. Считается, что для некоторых клеточных субпопуляций интернейронов СМ специфичным маркером является кальбиндин (КБ). Клетки Реншоу вентрального рога и Ia-ингибиторные интернейроны промежуточной зоны, обеспечивая взаимное торможение мотонейронов, развиваются из одного класса эмбриональных V1-нейронов и содержат КБ уже на этапе нейрогенеза [6, 9], иммунореактивность (ИР) к которому сохраняется и в СМ у взрослых животных [2].

Целью данного исследования явилось изучение топографии и структуры интернейронов, ИР к КБ с молекулярной массой 28 килодальтон (calbindin 28 kDa) в вентральном роге и промежуточ-

ной зоне серого вещества грудного и поясничного отделов СМ.

Материал и методы. Исследование проведено на самках крыс линии Вистар ($n=4$), массой 200 ± 10 г. Эвтаназию животных осуществляли в соответствии с «Правилами проведения работ с использованием экспериментальных животных» под уретановым наркозом (3 г/кг внутривенно) путем транскардиальной перфузии фосфатно-солевого буфера (PBS), 0,01 M, pH 7,4 (БиоЛТ, Россия), содержащего гепарин (5 ЕД/л), затем — 4% раствор параформальдегида (Sigma, США) на PBS. Извлеченный СМ с корешками фиксировали в 4% растворе параформальдегида на PBS в течение 2 ч при 4 °С, после чего промывали 3-кратно в PBS в течение 30 мин и оставляли в 30% растворе сахарозы (Panreac, Испания) на 24 ч при 4 °С. Из фиксированного СМ, ориентируясь по корешкам, выделяли II грудной (T_{II}) и IV поясничные (L_{IV}) сегменты, которые замораживали в криогеле Tissue-Tek O.C.T. Compound (Sakura Finetek, Нидерланды). Из выделенных сегментов на криостате Shandon E (Thermo Scientific, Великобритания) готовили поперечные серийные срезы толщиной 14 мкм. Для выявления интернейронов использовали каждый 5-й из серийных срезов — всего 10 срезов каждого сегмента. Иммуногистохимически и морфометрически интернейроны изучали в вентральном роге и промежуточной зоне серого вещества СМ. Для определения их соответствия пластинам Рекседа [15] использовали схему [17] ламинарного строения серого вещества СМ у крыс (рис. 1).

Выявление нервных клеток, ИР к КБ, проводили по ранее описанной методике с использованием меченых антител [1]: первичные антитела (Abscam, Великобритания) поликлональные кроличьи к КБ, разведение 1:500; вторичные ослиные антитела (Jackson ImmunoResearch Laboratories,

Сведения об авторах:

Порсева Валентина Вячеславовна (e-mail: vporseva@mail.ru), кафедра нормальной физиологии с биофизикой, Ярославская государственная медицинская академия, 150000, г. Ярославль, ул. Революционная, 5

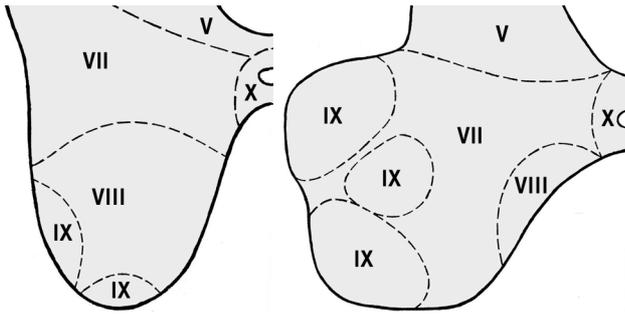


Рис. 1. Пластины Рекседа (римские цифры) II грудного (T_{II}) и IV поясничного (L_{IV}) сегмента спинного мозга крысы по T.J. Steiner и L.M. Turner [17]

США) к кроличьему иммуноглобулину G, конъюгированные с флуоресцеин-изотиоцианатом — FITC, разведение 1:200, флуоресцирующим в зеленой области спектра. Мечение всей популяции нейронов по Нисслю проводили красителем, флуоресцирующим в красной области спектра NeuroTrace Red Fluorescent Nissl Stains (Molecular Probes, США), разведение 1:200. После этого срезы отмывали в PBS и заключали в среду для иммунофлуоресценции VectaShield (Vector Laboratories, США). С целью контроля, для исключения неспецифической реакции, часть срезов инкубировали без первичных антител.

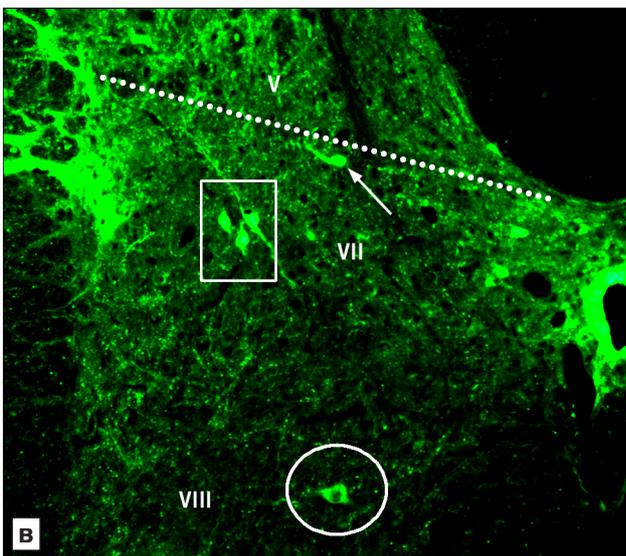
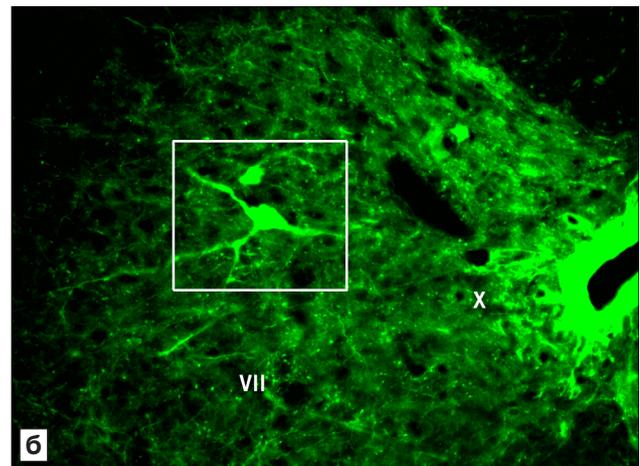
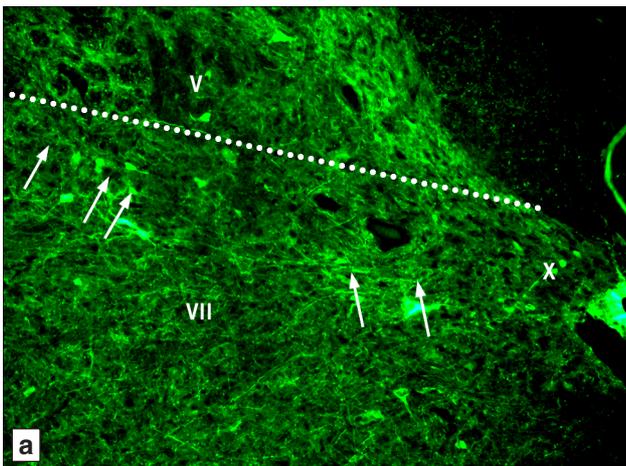


Рис. 2. Расположение интернейронов в промежуточной зоне серого вещества в сегментах L_{IV} (а, б) и T_{II} (в) спинного мозга крысы.

V, VII, VIII, X — пластины Рекседа. Стрелками, квадратами, кругом и точкой обозначены кальбиндин-иммунопозитивные интернейроны. Объяснения в тексте.

Иммуногистохимическая реакция. а, в — об.10, ок.10; б — об.20, ок.10

Препараты анализировали, используя микроскоп Олимпус ВХ43 (Olympus Corporation, Япония), оснащенный соответствующим набором флуоресцентных фильтров-блоков. Изображения получали при помощи охлаждаемой цифровой видеокамеры ТСС-5.0ICE (Tucsen, Китай). Измерение площади сечения ИР-интернейронов проводили по программе Image J (НИН, США) на изображениях срезов, полученных при объективе 20×/0,50. На этих же срезах подсчитывали число ИР-интернейронов в каждой пластине серого вещества СМ. Для определения средних арифметических значений и их стандартных ошибок использовали программу Statistica, версия 10 (StatSoft, Inc., 2011). Для поиска различий между средними применяли анализ вариаций ANOVA, различия считали значимыми при $P < 0,05$.

Результаты исследования. В T_{II} и L_{IV} СМ КБ-ИР-интернейроны выявлены в промежуточной зоне и вентральном роге серого вещества. В промежуточной зоне СМ на обоих уровнях имеются 2 субпопуляции ИР-интернейронов, одна из которых представлена клетками, находящимися в дорсальной её части и вдоль пластины VII в виде цепочек, направляющимися от задней серой спайки до бокового рога серого вещества СМ в T_{II} (рис. 2, в, клетки обозначены стрелками).

**Абсолютное количество (АК) и площадь сечения (S) кальбиндин-иммунопозитивных интернейронов
в различных сегментах спинного мозга крысы ($\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$)**

Часть спинного мозга	Область серого вещества	Пластины Рекседа	Сегменты спинного мозга			
			T _{II}		L _{IV}	
			АК	S, мкм ²	АК	S, мкм ²
Вентральный рог	Вентральная	IX	0,80±0,09	74±6	—	—
		VII	—	—	5,40±0,26*	63±3*
	Медиальная	VIII	0,40±0,03	355±24	—	—
	Центральная	VII	—	—	0,40±0,03	586±19*
Промежуточная зона серого вещества	Дорсальная	VII	4,1±0,7	91±3	3,70±0,13	72±7*
	Промежуточная	VII	1,30±0,06	102±4	5,5±0,6*	116±5*

* Различия значимы по сравнению с показателями в сегменте T_{II} при P<0,05.

В L_{IV} эти клетки были расположены от задней серой спайки до латерального края серого вещества на границе пластин VII и V (см. рис. 2, а, клетки обозначены стрелками). ИР-нейроны данной субпопуляции имели вытянутую и треугольную форму тел, и располагались параллельно медиолатеральной оси. От тел клеток отходили 2–3 отростка, которые распространяясь в медиолатеральном направлении и переплетаясь с отростками соседних клеток, формировали клеточную цепочку. На поперечных срезах СМ в этой области в T_{II} выявлялись от 3 до 5, в L_{IV} — от 3 до 4 ИР-клеток на каждом срезе (таблица) Средняя площадь сечения данных КБ-ИР-интернейронов не превышала 100 мкм², но в T_{II} была больше, чем в L_{IV} на 13% (см. таблицу).

Вторая субпопуляция ИР-клеток, выявляемая в промежуточной зоне, топографически также соответствовала пластине VII на обоих уровнях СМ. Эти ИР-интернейроны располагались диффузно, как одиночно, так и образовывали в центральных областях пластины группы из 2–3 клеток (см. рис. 2, в, клетки обозначены квадратами). В медиальной области пластины VII, примыкающей к пластине X, выявлялись исключительно одиночные клетки, которые находились на расстоянии 130 мкм (T_{II}) и 190 мкм (L_{IV}) от центрального канала (см. рис. 2, б, клетка обозначена квадратом). Данные ИР-интернейроны имели округлую форму тел, от которых к вентральному рогу отходили 3–4 радиальных отростка с максимальной протяженностью 140 мкм. В центральной области пластины VII тела интернейронов имели округлую и вытянутую форму, от них отходили 2–3 отростка, ориентированных дорсовентрально с максимальной протяженностью до 120 мкм в дорсальном направлении с проникновением в пластину V дорсального рога (см. рис. 2, в, клетка обозначена точкой). На поперечных срезах СМ в этой области в T_{II} выявлялось от 2 до 3 ИР-клеток на каждом 2-м срезе, в L_{IV} — от 3 до 7.

Данная субпопуляция ИР-интернейронов имела среднюю площадь сечения более 100 мкм² на обоих уровнях, но в L_{IV} они были больше, чем в T_{II} на 13%.

В вентральном роге также определялись 2 субпопуляции ИР-интернейронов на обоих уровнях СМ, одна из которых располагалась на верхушке вентрального рога, что топографически соответствовало пластине IX (вентромедиальное ядро мотонейронов) в T_{II} и вентральной области пластины VII в L_{IV}. Характерной особенностью топографии данных интернейронов являлось их расположение у места выхода вентральных корешков (рис. 3, а), в зоне локализации мотонейронов пластины IX — вентромедиальных в T_{II} и вентролатеральных в L_{IV} (см. рис. 3, в). Тела КБ-ИР-интернейронов этой субпопуляции имели овальную форму, от них отходили 3–4 тонких отростка (см. рис. 3, б), ветви которых протяженностью до 70 мкм в T_{II} и более длинные — до 120 мкм — в L_{IV}, прослеживались в пластине IX: в T_{II} — в вентральной области рога, где располагалось вентромедиальное ядро мотонейронов; в L_{IV} — в латеральной и центральной областях вентрального рога, где располагались соответственно вентролатеральное и центральное ядра мотонейронов.

Количество интернейронов вентрального рога на поперечных срезах СМ было различным: в T_{II} выявлялись от 1 до 3, в L_{IV} — от 1 до 8 ИР-клеток на каждом 2-м срезе. Средняя площадь сечения ИР-клеток не превышала 100 мкм² и в T_{II} была больше, чем в L_{IV} на 16,5%.

Вторая субпопуляция ИР-клеток вентрального рога была обнаружена в его медиальной области в T_{II}, что топографически соответствовало пластине VIII (см. рис. 2, в, клетка обозначена кругом), и в его центральной области в L_{IV} (см. рис. 3, в, г), что соответствовало пластине VII (см. рис. 1). Выявляемые КБ-ИР-интернейроны имели округлую форму тела, от которого отходили 3–4

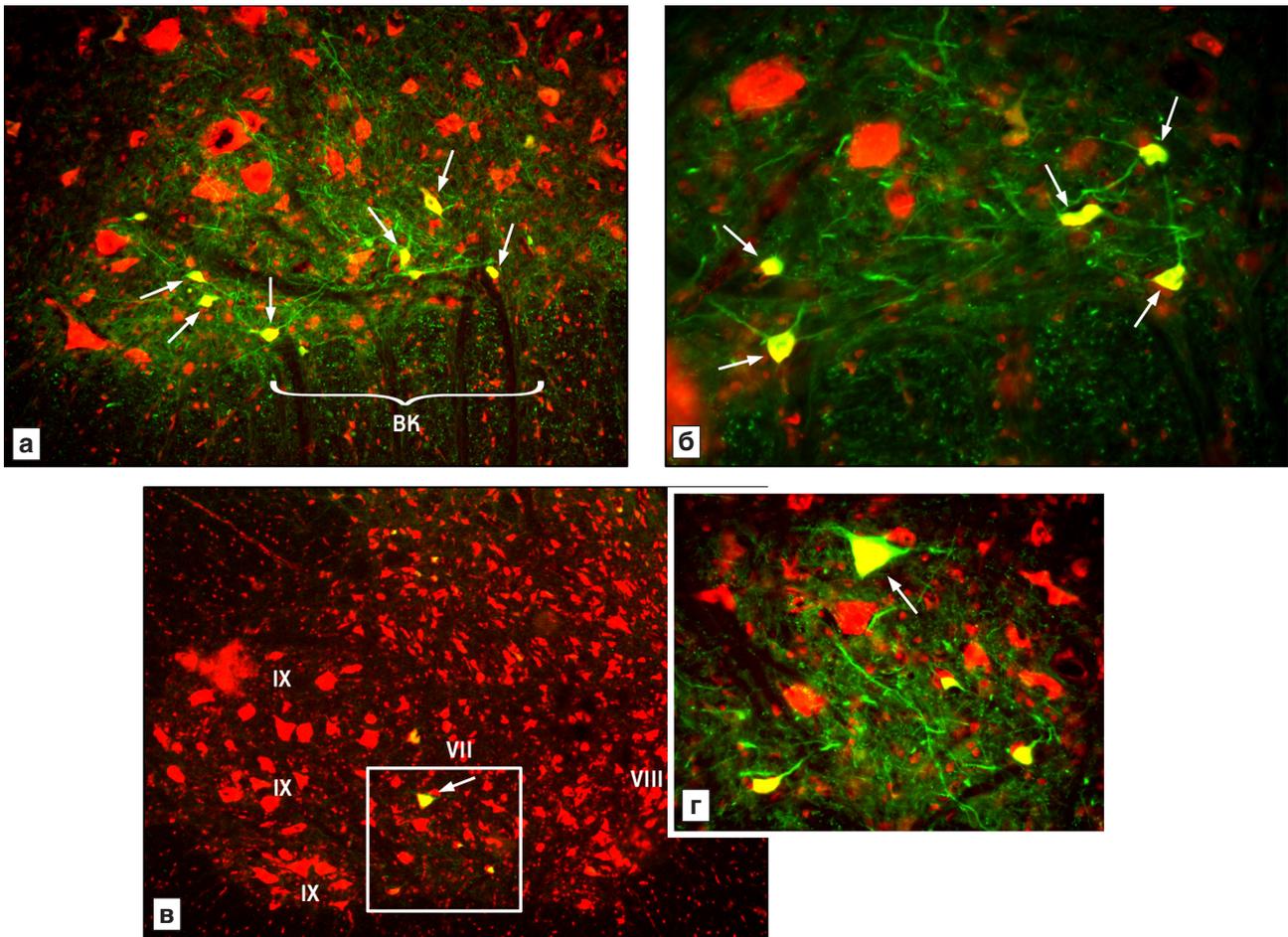


Рис. 3. Кальбиндин-иммунопозитивные интернейроны (а–г) вентрального рога серого вещества L_{IV} -сегмента спинного мозга крысы.

а — вентральный корешок (BK); в — VII, VIII, IX — пластины Рекседа; г — часть рисунка в, обозначенная квадратом. Стрелки — кальбиндин-иммунопозитивные интернейроны. Иммуногистохимическая реакция. а — об.20, ок.10; б, г — об.40, ок.10; в — об.3, ок.10

коротких отростка. В T_{II} ветви отростков не прослеживались, в L_{IV} их протяженность достигала 50 мкм. Число КБ-ИР-интернейронов данной субпопуляции было минимальным: в T_{II} единичные ИР-клетки выявлялись на каждом 3-м срезе СМ; в L_{IV} 1–2 клетки — на каждом 4-м срезе. Средняя площадь сечения выявляемых ИР-клеток превышала 300 мкм² и в L_{IV} была больше, чем в T_{II} на 65% (см. таблицу). Анализ морфометрических данных показал, что средняя площадь данной субпопуляции КБ-ИР-интернейронов превышала размеры КБ-иммунонегативных мотонейронов на 16,5% в T_{II} и на 67% в L_{IV} , средняя площадь которых была в T_{II} — 305 ± 10 мкм², в L_{IV} — 352 ± 16 мкм².

Обсуждение полученных данных. Результаты проведенной работы доказывают гетерогенность КБ-ИР-интернейронов, располагающихся в грудных и поясничных сегментах СМ, в промежуточной зоне и вентральном роге серого

вещества, а также в пределах пластин Рекседа. Об этом свидетельствуют форма, количество отростков, их длина и распространенность, площадь сечения, число интернейронов, содержащих КБ.

Топография КБ-ИР-интернейронов промежуточной зоны T_{II} СМ позволяет отнести группу клеток вытянутой и треугольной формы с площадью сечения менее 100 мкм², распределенную от задней серой спайки до бокового рога серого вещества, к симпатическим преганглионарным нейронам, которые формируют на протяжении пластины VII промежуточно-латеральное автономное ядро, состоящее из основной части ядра, расположенной в боковом роге, центрального ядра, расположенного дорсально от центрального канала, и вставочного ядра, расположенного между основной частью и центральным ядром [7, 8]. Аналогичные по топографии, форме КБ-ИР-интернейроны определяются и на уровне L_{IV} СМ, в котором у крысы также выявляются симпатические преганглионарные нейроны [5].

Субпопуляцию КБ-ИР-интернейронов медиальной и центральной областей промежуточной зоны, представленную округлыми и вытянутыми клетками с отростками, направленными как к дорсальному и вентральному рогам, так и радиально, с площадью тела более 100 мкм² следует отнести к «разделительным» клеткам (partition cells), которые образуют ипсилатеральные соединения с мотонейронами вентрального рога, интернейронами дорсального рога и первичными афферентными нейронами [5, 18]. Полифункциональность интернейронов пластины VII связывают с их глутамат- и глицин-специфичностью, а также с сочетанной локализацией γ -миномасляной кислоты и глицина [12]. Некоторые авторы относят их к комиссуральным интернейронам, радиально направленные отростки которых образуют соединения с контралатерально расположенными нейронами [11].

Субпопуляции КБ-ИР-интернейронов вентрального рога существенно отличаются от субпопуляций в промежуточной области. Одни клетки располагаются на верхушке вентрального рога как в T_{II}, так и в L_{IV}, в пластинках IX и VII, соответственно. Площадь сечения их тел не превышает 100 мкм², а отростки достигают ядер мотонейронов как в T_{II}, так и в L_{IV}. Локализация и размеры клеток, распространение отростков служат основанием [3] для отнесения их к той субпопуляции интернейронов вентрального рога, которые именуются клетками Реншоу и обеспечивают ипсилатеральное моносинаптическое торможение мотонейронов [2, 9]. Сегментарные особенности их количественного представительства и локализации в пластинках Рекседа связаны с изменчивостью топографии ядер мотонейронов [16], сопряженных в T_{II} с эпаксиальной и в L_{IV} с гипаксиальной мускулатурой.

По топографии, отличающейся от локализации ядер мотонейронов в пластинках IX, размерам, характеристике отростков крупные единичные КБ-ИР-нейроны пластин VIII в T_{II} и VII в L_{IV} вентрального рога СМ, выявленные в проведенном исследовании, следует отнести не к мотонейронам, а к интернейронам, тем более, что α -мотонейроны не проявляют иммунореактивность к КБ у взрослых животных [4, 13]. Это совпадает с данными ряда исследователей, относящих такие нейроны к крупным мультиполярным интернейронам, выполняющим премоторную функцию [14]. Наличие механизма индукции КБ в этих клетках также сближает их как с клетками Реншоу [10], так и с интернейронами промежуточной зоны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Маслюков П.М., Коробкин А.А., Коновалов В.В. и др. Возрастное развитие кальбиндин-иммунопозитивных нейронов симпатических узлов крысы. *Морфология*, 2012, т. 141, вып. 1, с. 77–80.
2. Alvarez F.J., Benito-Gonzalez A. and Siembab V.C. Principles of interneuron development learned from Renshaw cells and the motoneuron recurrent inhibitory circuit. *Ann. N Y Acad. Sci.*, 2013, v. 1279, p. 22–31.
3. Alvarez F.J. and Fyffe R.E.W. The continuing case for the Renshaw cell. *J. Physiol.*, 2007, v. 584, p. 31–45.
4. Anelli R. and Heckman C.J. The calcium binding proteins calbindin, parvalbumin, and calretinin have specific patterns of expression in the gray matter of cat spinal cord. *J. Neurocytol.*, 2006, v. 34, № 6, p. 369–385.
5. Barber R.P., Phelps P.E., Houser C.R. et al. The morphology and distribution of neurons containing choline acetyltransferase in the adult rat spinal cord: an immunocytochemical study. *J. Comp. Neurol.*, 1984, v. 229, p. 329–346.
6. Benito-Gonzalez A. and Alvarez F.J. Renshaw cells and Ia inhibitory interneurons are generated at different times from p1 progenitors and differentiate shortly after exiting the cell cycle. *J. Neurosci.*, 2012, v. 32, № 4, p. 1156–1170.
7. Clarke H.A., Dekaban G.A. and Weaver L.C. Identification of lamina V and VII interneurons presynaptic to adrenal sympathetic preganglionic neurons in rats using a recombinant herpes simplex virus type 1. *J. Neurosci.*, 1998, v. 85, № 3, p. 863–872.
8. Deuchars S.A., Milligan C.J., Stornetta R.L. and Deuchars J. GABAergic neurons in the central region of the spinal cord: a novel substrate for sympathetic inhibition. *J. Neurosci.*, 2005, v. 25, № 5, p. 1063–1070.
9. Goulding M. Circuits controlling vertebrate locomotion: moving in a new direction. *Nat. Rev. Neurosci.*, 2009, v. 10, № 7, p. 507–518.
10. Jankowska E. Spinal interneuronal networks in the cat: elementary components. *Brain Res. Rev.*, 2008, v. 57, p. 46–55.
11. Jankowska E., Bannatyne B.A., Liu T.T. et al. Commissural interneurons with input from muscle afferents in midlumbar segments in the cat; axonal projections, transmitter content and target cells. *J. Physiol.*, 2009, v. 587, p. 401–418.
12. Llewellyn-Smith I.J., Martin C.L. and Minson J.B. Glutamate and GABA content of calbindin-immunoreactive nerve terminals in the rat intermediolateral cell column. *Auton. Neurosci.*, 2002, v. 98, № 1–2, p. 7–11.
13. Lunam C.A. Calbindin immunoreactivity in the neurons of the spinal cord and dorsal root ganglion of the domestic fowl. *Cell Tissue Res.*, 1989, v. 257, № 1, p. 149–153.
14. Puskó Z. and Antal M. Localization of last-order premotor interneurons in the lumbar spinal cord of rats. *J. Comp. Neurol.*, 1997, v. 389, № 3, p. 377–89.
15. Rexed B. The cytoarchitectonic organization of the spinal cord of the cat. *J. Comp. Neurol.*, 1952, v. 96, p. 415–495.
16. Saywell S.A., Ford T.W., Meehan C.F. et al. Electrophysiological and morphological characterization of propriospinal interneurons in the thoracic spinal cord. *J. Neurophysiol.*, 2011, v. 105, p. 806–826.
17. Steiner T.J. and Turner L.M. Cytoarchitecture of the rat spinal cord. *J. Physiol.*, 1972, v. 222, p. 123–125.

18. Stepien A. E., Tripodi M. and Arber S. Monosynaptic rabies virus reveals premotor network organization and synaptic specificity of cholinergic partition cells. *Neuron*, 2010, v. 68, p. 456–472.

Поступила в редакцию 21.05.2014
Получена после доработки 22.07.2014

CALBINDIN-IMMUNOREACTIVE INTERNEURONS OF THE SPINAL CORD GRAY MATTER INTERMEDIATE ZONE AND VENTRAL HORNS IN ALBINO RAT

V.V.Porseva

The aim of the study was to examine the topography and structural characteristics of the interneurons containing 28 kDa calbindin (CAB) in the ventral horn and the intermediate zone of the spinal cord (SC) gray matter in T_{II} and L_{IV} segments. The study was performed on 4 adult female Wistar rats using immunohistochemical and morphometric methods. 14 micrometers-thick

cryostat cross-sections of SC were analyzed. Two subpopulations of CAB-immunoreactive (CAB-IR) interneurons were present in the intermediate SM zone in lamina VII in both segments: preganglionic sympathetic neurons and the partition cells. In the ventral horn, also two subpopulations of CAB-IR interneurons were identified: Renshaw cells in the lamina IX in T_{II} and in the lamina VII in L_{IV}; large interneurons in the lamina VIII in T_{II} and lamina VII in L_{IV}. Segmental differences were observed only in larger numbers of Renshaw cells and partition cells in L_{IV}. The average cross-sectional area of CAB-IR Renshaw cells and autonomic preganglionic neurons was greater in T_{II}, while this parameter of large ventral horn interneurons and partition cells was greater in L_{IV}.

Key words: *spinal cord, ventral horn, intermediate zone interneurons, 28 kDa calbindin*

Department of Normal Physiology with Biophysics, Yaroslavl State Medical Academy

© В. В. Шилкин, В. В. Порсева, П. М. Маслюков, А. А. Стрелков, 2014
УДК 612.014.46:611.822.018:599.323.4

В. В. Шилкин, В. В. Порсева, П. М. Маслюков и А. А. Стрелков

ИЗМЕНЕНИЯ КАЛЬБИНДИН-СОДЕРЖАЩИХ НЕЙРОНОВ ЗАДНЕГО РОГА СЕРОГО ВЕЩЕСТВА СПИННОГО МОЗГА И ЧУВСТВИТЕЛЬНОГО УЗЛА СПИННОМОЗГОВОГО НЕРВА БЕЛОЙ КРЫСЫ ПОСЛЕ СЕНСОРНОЙ ДЕПРИВАЦИИ

Кафедра нормальной физиологии с биофизикой (зав. — проф. П. М. Маслюков), Ярославская государственная медицинская академия

У крыс линии Вистар (n=4) иммуногистохимическим методом исследовали влияние капсаицина на морфометрические и структурные характеристики нейронов заднего рога серого вещества T_{II}-сегмента спинного мозга (СМ) и второго грудного чувствительного узла спинномозгового нерва (ЧУСН), содержащих кальбиндин (КБ) с молекулярной массой 28 килодальтон. Капсаицин вводили взрослым животным 3-кратно с интервалом 24 ч в суммарной дозе 125 мг/кг, материал брали на 14-е сутки. Введение капсаицина вызвало уменьшение доли КБ-иммунопозитивных (КБ-ИП) нейронов в ЧУСН (на 60%) и в пластинках заднего рога I–II–III (на 8, 18 и 15% соответственно), средние размеры КБ-ИП-нейронов увеличились за счет внутриклеточного отека. В результате деафферентации развивались однотипные морфометрические и структурные изменения КБ-ИП-нейронов как в ЧУСН, так и в заднем роге серого вещества СМ, которые проявлялись центральным хроматолизом, вакуолизацией ядра и цитоплазмы, свидетельствуя о гидропической дистрофии. О необратимости выявленных изменений в нейронах ЧУСН и пластинках I, II и V заднего рога СМ свидетельствовали деформация ядра, лизис ядрышка, уменьшение числа КБ-содержащих нейронов, признаки нейронофагии с образованием остаточных узелков на месте погибших клеток.

Ключевые слова: *спинной мозг, задний рог, чувствительный узел спинномозгового нерва, нейроны, кальбиндин*

В первичных чувствительных нейронах локализованы TRPV1-рецепторы (Transient Receptor Potential Vanilloid 1), которые взаимодействуют с капсаицином — производным ваниллоидов [7, 12, 17, 19]. Капсаицин — нейротоксин, в небольших дозах оказывает избирательное влияние на боль-

шинство афферентных тонких безмиелиновых С-волокон и частично на тонкие миелиновые А-δ-волокна. Все эффекты капсаицина зависят от вводимой дозы и длительности его применения, поэтому в зависимости от целей исследования, вида и возраста животного применяются раз-

Сведения об авторах:

Шилкин Валентин Викторович (e-mail: shilkin39@mail.ru), Порсева Валентина Вячеславовна (e-mail: vporseva@mail.ru), Маслюков Петр Михайлович (e-mail: mpm@yuma.ac.ru), Стрелков Андрей Анатольевич (e-mail: strelkov-yar@mail.ru), кафедра нормальной физиологии с биофизикой, Ярославская государственная медицинская академия, 150000, г. Ярославль, ул. Революционная, 5