

ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ НЕЙРОНОВ ПЕРЕДНЕЙ АМИГДАЛЯРНОЙ ОБЛАСТИ И ИХ РЕАКТИВНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ НА ФОНЕ РАЗЛИЧНЫХ УРОВНЕЙ ПОЛОВЫХ СТЕРОИДОВ

© З. Р. Хисматуллина, А. В. Ахмадеев, Л. А. Шарифутдинова, Л. Б. Калимуллина

Кафедра морфологии и физиологии человека и животных Башкирского государственного университета, Уфа;
электронный адрес: HismatullinaZR@mail.ru

Даны цитологические характеристики нейронов, глии и синапсов передней амигдаллярной области миндалевидного комплекса мозга крыс — одной из зон полового диморфизма на стадии эструса и после гонадэктомии. При электронно-микроскопическом исследовании нейронов на стадии эструса выявлено, что большая часть нейронов находится в состоянии повышенной или умеренной активности. После операции гонадэктомии определяется снижение функциональной активности нейронов ПАО.

Ключевые слова: миндалевидный комплекс мозга, зоны полового диморфизма, передняя амигдаллярная область, половые стероиды, гонадэктомия, эстральный цикл.

Принятые сокращения: AR — андрогенный рецептор, ER α — эстрадиоловый рецептор α -типа, ER β — эстрадиоловый рецептор β -типа, PR — рецепторы прогестерона, ЛГ — лютеинизирующий гормон, МК — миндалевидный комплекс, ПАО — передняя амигдаллярная область, ПДМ — половая дифференциация мозга, ФСГ — фолликулостимулирующий гормон, ЭС — эндоплазматическая сеть, ЭЦ — эстральный цикл.

Современный этап исследований центральных механизмов нейроэндокринной регуляции репродуктивных процессов характеризуется изучением роли экстрагипоталамических структур мозга, важное место среди которых занимает миндалевидный комплекс (МК). В обширных исследованиях его функциональной морфологии и нейроэндокринологии доказано его участие в половой дифференциации мозга (ПДМ) и сформулированы основные положения концепции о росто-каудальном градиенте в его структурно-функциональной организации (Акмаев, Калимуллина, 1993). Предполагается, что на территории МК существуют два нейроэндокринных центра, расположенных в составе его переднего и заднего отделов, способных модулировать деятельность гипоталамических центров регуляции секреции гонадотропинов и половое поведение.

Показано, что в передней амигдаллярной области (ПАО) влияние фактора пола проявляется в различиях объема клеточного ядра нейронов, плотности их расположения и величинах ее росто-каудальной протяженности у самцов и самок крыс. Известно, что нейроны ПАО реагируют изменением объема кариоплазмы на орхидэктомии, а также на циклические колебания содержания половых стероидов в динамике эстрального цикла (ЭЦ) (Акмаев, Калимуллина, 1982; Калимуллина, 1989). Однако вопрос о том, какова электронно-микроскопическая характеристика ПАО и какие ультраструктурные перестройки в ней происходят на фоне изменений уровней половых стероидов, остается неисследованным.

Цель данной работы — анализ цитологических характеристик клеток ПАО, а также перестроек их ультраструктуры, вызванных изменениями уровней половых стероидов.

Материал и методика

Исследования проведены на половозрелых крысах линии Вистар массой тела 300—320 г., содержащихся в условиях вивария кафедры морфологии и физиологии человека и животных Башкирского государственного университета в весенний период при продолжительности светового дня 14 ч. После нембуталовой анестезии (60 мг на 1 кг массы тела животного) и декапитации головной мозг 10 крыс (по 5 каждого пола) фиксировали в 10%-ном нейтральном формалине и после проводки заливали в парафин. Готовили серии фронтальных срезов толщиной 8—10 мкм (для изучения цитологических характеристик нейронов) и 20 мкм (для исследования цитоархитектоники), которые окрашивали крезолом фиолетовым по Нисслю. Нейронную организацию МК изучали на фронтальных срезах толщиной 100 мкм, импрегнированных азотнокислым серебром по методу Гольджи (10 крыс). Идентификация нейронов была проведена на основании классификации Леонтович (1978). Материал для электронно-микроскопического исследования был взят у 6 крыс (3 самки на стадии эструса и 3 самки через 2 нед. после гонадэктомии). Стадии эстрального цикла определяли по цитологической картине влагалищных мазков. Гонадэктомия проведена по общепринятому методу (Кабак, 1968). Для проведения электронно-микроскопических исследований материал фиксировали путем погружения в охлажденный 2.5%-ный глутаральдегид на фосфатном буферном растворе (рН 7.4) и постфиксировали в 2%-ном растворе OsO $_4$, обезвоживали в этаноле и заливали в Эпон-812. Готовили ультратонкие срезы на ультратоме LKB III, контрастировали цитратом свинца (Rey-

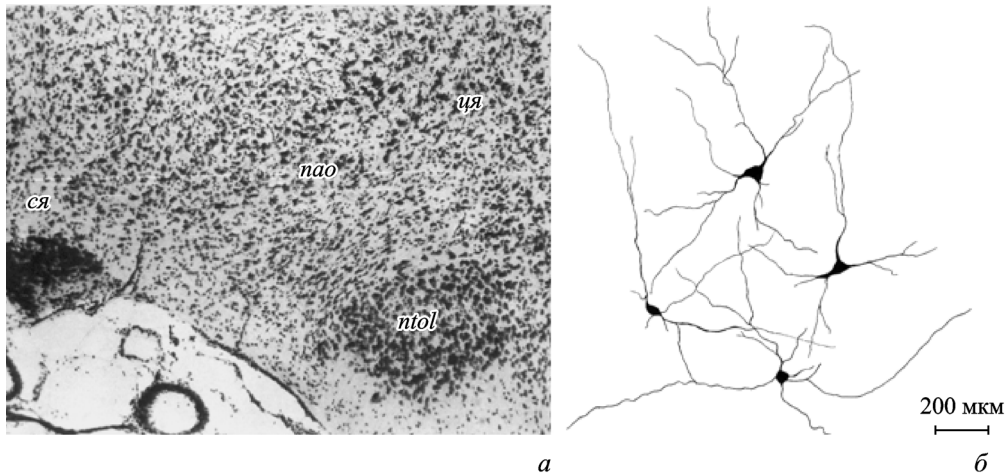


Рис. 1. Структурная организация передней амигдаларной области МК мозга крысы.

a — цитоархитектоника: *nao* — передняя амигдаларная область, *ntol* — ядро латерального обонятельного тракта, *ся* — супраоптическое ядро, *ця* — центральное ядро; окраска крезилом фиолетовым; об. 8×, ок. 10×. *б* — редковетвистые длинноаксонные нейроны.

nolds, 1963) и анализировали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM 200 EX (75 кВ). Идентификацию функционального состояния нейронов проводили на основании критериев, разработанных ранее (Ахмадеев, Калимуллина, 2006). Статистическую обработку полученных данных проводили при использовании программы Statistica 5.5.

Результаты

ПАО формирует ростральный полюс МК, который начинается сразу за диагональной полоской и обонятельным бугорком. На территории переднего отдела МК она формирует край полушария мозга, располагаясь медиально от ядра латерального обонятельного тракта. Выше ПАО находится центральное ядро МК, граница с которым нечеткая. Каудальнее от ПАО располагаются медиальное и кортикальное ядра переднего отдела МК (рис. 1, *a*).

Нейроны, входящие в состав ПАО, имеют различные размеры: есть крупные, средние и мелкие. Тела крупных нейронов обладают полигональной формой, у них хорошо выявляются два или три мощных дендрита, содержащих в своих проксимальных частях базофильное вещество. Крупные нейроны (25 × 20 мкм) имеют массивные тела, цитоплазма содержит большое количество глыбок и зерен хроматофильного вещества, вследствие чего они хорошо выделяются среди остальных нейронов. Средние нейроны (17 × 7 мкм) имеют округло-овальную форму тела, центрально расположенное светлое ядро с интенсивно окрашенным ядрышком. Базофильная субстанция в средних нейронах представлена мелкими глыбками и зернами, вследствие чего эти нейроны выглядят умеренно хроматофильными. Мелкие нейроны обладают узким ободком цитоплазмы, в которой определяются небольшие количества хроматофильной субстанции. Нейроны располагаются с одинаковой плотностью в различных областях ядра, за исключением зоны, выходящей на базальную поверхность мозга, где плотность расположения нейронов низкая.

Импregnация серебром по методу Гольджи показывает, что нервные клетки ПАО являются длинноаксонными редковетвистыми нейронами, среди которых преоблада-

ют ретикулярные. Для них характерно наличие округло-овального тела и 4—5 первичных дендритов. Дендриты уходят от тела клетки на большие расстояния, слабо ветвятся и снабжены немногочисленными палочковидными шипиками. Нейроны мультиполярны или слегка поляризованы за счет концентрации на противоположных полюсах тела клетки. В последнем случае нейроны приобретают форму пирамидообразных (рис. 1, *б*).

Среди длинноаксонных редковетвистых нейронов мы нашли единичные крупные нейроны, которые носят характер длинноаксонных густоветвистых и являются мультиполярными гигантскими нейронами. Они имеют до девяти дендритов, которые на близких расстояниях от тела распадаются на тонкие ветви, покрытые шипиками. Распределение дендритов в дендритном поле равномерное.

Исследование электронно-микроскопических характеристик нейронов ПАО у крыс на стадии эструса показало, что большинство (60 %) нейронов находится в стадии умеренной или повышенной функциональной активности. Это отражается в состоянии как хроматина, так и ультраструктур цитоплазмы.

В клеточных ядрах нейронов отмечаются признаки транскрипционной активности, что проявляется наличием очаговых скоплений интерхроматиновых гранул и перихроматиновых фибрилл. Интерхроматиновые гранулы выделяются четкой осмиофилией и имеют размер 20—25 нм. Скопления, формируемые ими, различны по величине в разных нейронах. Перихроматиновые фибриллы выявляются около гетерохроматина под внутренней ядерной мембраной или около его глыбок в центральных зонах кариоплазмы. Ядрышко увеличено, содержит гранулярный компонент. В нем выявляются фибриллярные центры, количество которых достигает пяти. Краевой хроматин представлен под внутренней ядерной мембраной небольшими скоплениями, местами отсутствует. Перинуклеарное пространство имеет ширину до 160 нм и переходит в расширенные каналы гранулярной эндоплазматической сети (ЭС). Ядерные поры выявляются четко, на тангенциальных срезах видны глобулярные белки поровых комплексов. Поверхность клеточного ядра неровная из-за складок, в разных зонах поверхности ядра и в разных нейронах имеет различную выраженность (рис. 2, *a*).

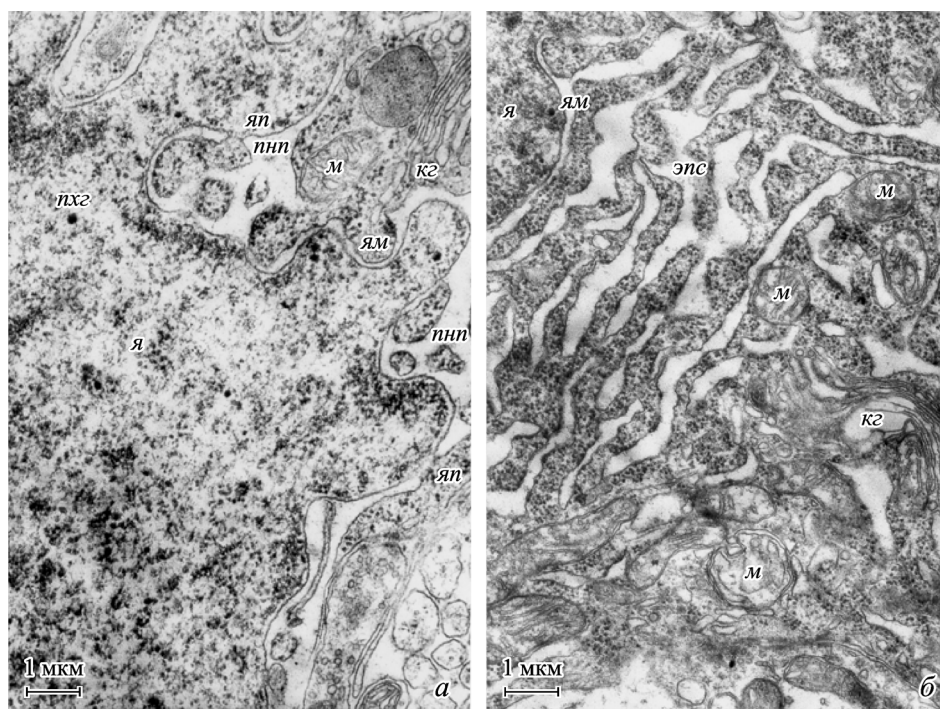


Рис. 2. Ультраструктура нейронов на стадии эструса.

а — ядро нейрона, *б* — цитоплазма нейрона. *кз* — комплекс Гольджи, *м* — митохондрия, *пнп* — перинуклеарное пространство, *пхг* — перихроматиновые гранулы, *эпс* — эндоплазматическая сеть, *я* — ядро, *ям* — ядерная мембрана, *яп* — ядерные поры.

В цитоплазме определяется хорошо развитая сеть канальцев гранулярной ЭС, просвет которых значительно расширен. Между канальцами ЭС находятся полисомы, имеющие вид розеток из 6—8 рибосом. Размеры митохондрий и их число увеличены, матрикс обладает электронной плотностью, кристы хорошо различимы, располагаются поперек длинной оси. Митохондрии располагаются во всех зонах цитоплазмы. Гипертрофия комплекса Гольджи проявляется расширением просвета цистерн и увеличением числа транспортных пузырьков. Он располагается около ядра и в срединных зонах цитоплазмы (рис. 2, б).

Меньшая часть нейронов ПАО находится в состоянии, которое можно оценить как режим спокойного функционирования. Для них характерно наличие светлого, богатого эухроматином клеточного ядра с расположенным в его центральных зонах компактным ядрышком. Перинуклеарное пространство узкое (50 нм). В кариоплазме отдельные мелкие гранулы — интерхроматиновые (20 нм) и перихроматиновые (от 40 до 60 нм). Ядрышко имеет четкие контуры, в нем выявляются один или два крупных светлых фибриллярных центра. Небольшие глыбки конденсированного хроматина располагаются равномерно по всей кариоплазме. В различных зонах цитоплазмы представлены узкие канальцы гранулярной ЭС, небольшие скопления полисом и умеренное количество митохондрий с поперечно расположенными кристами. Матрикс митохондрий обладает умеренной осмиофилией. Комплекс Гольджи представлен стопками уплощенных цистерн различной протяженности, располагается в перинуклеарной зоне. В цитоплазме клеток выявляются первичные лизомы и отдельные липофусциновые гранулы.

В нейропиле ПАО присутствуют аксонендритные и аксосоматические синапсы, но преобладают аксошипиновые. Большинство синапсов имеет характер симметрич-

ных, среди них немало перфорированных. Синаптические пузырьки, выявляемые в пресинаптических бутонах, мелкие, прозрачные, диаметром 50—60 нм или носят характер везикул с плотным центром, диаметр которых колеблется от 50 до 110 нм. Нами выявлены и межклеточные несинаптические контакты, которые носят характер плотных и десмосомоподобных контактов. Они определяются между телами нейронов и астроцитов, а также двумя нейронами или между астроцитами (рис. 3, в).

Глия ПАО представлена протоплазматическими астроцитами и олигодендроцитами. Отростки астроцитов, выявляющиеся около сосудов, набухшие, в некоторых из них определяются липидные капли и везикулы с плотным центром. Эндотелий сосудов имеет многочисленные микроворсинки, высота которых достигает 1.5—2.0 мкм.

В составе нейропиля находятся крупные терминалы, содержащие многочисленные везикулы с плотным центром, диаметр которых колеблется от 70 до 120 нм. Они хорошо выделяются на фоне нейропиля осмиофильным содержимым. Выявлено немало терминалей с пустыми пузырьками того же диаметра.

Для ультраструктуры нейронов ПАО гонадэктомированных крыс характерны показатели снижения функциональной активности. В ядрах нейронов определяются большие скопления гетерохроматина, которые выявляются как в краевых, так и в центральных зонах кариоплазмы. Ядрышко компактное, плотное. В нем не выявляются фибриллярные центры и отсутствует гранулярный компонент. Перихроматиновые фибриллы единичны, перихроматиновые гранулы отсутствуют. В сетевидной структуре эухроматина видны участки разрежения. Перинуклеарное пространство узкое (50 нм), с единичными, слабо выраженными складками (рис. 3, а).

В цитоплазме определяются короткие редкие канальцы гладкой ЭС, между которыми располагаются неболь-

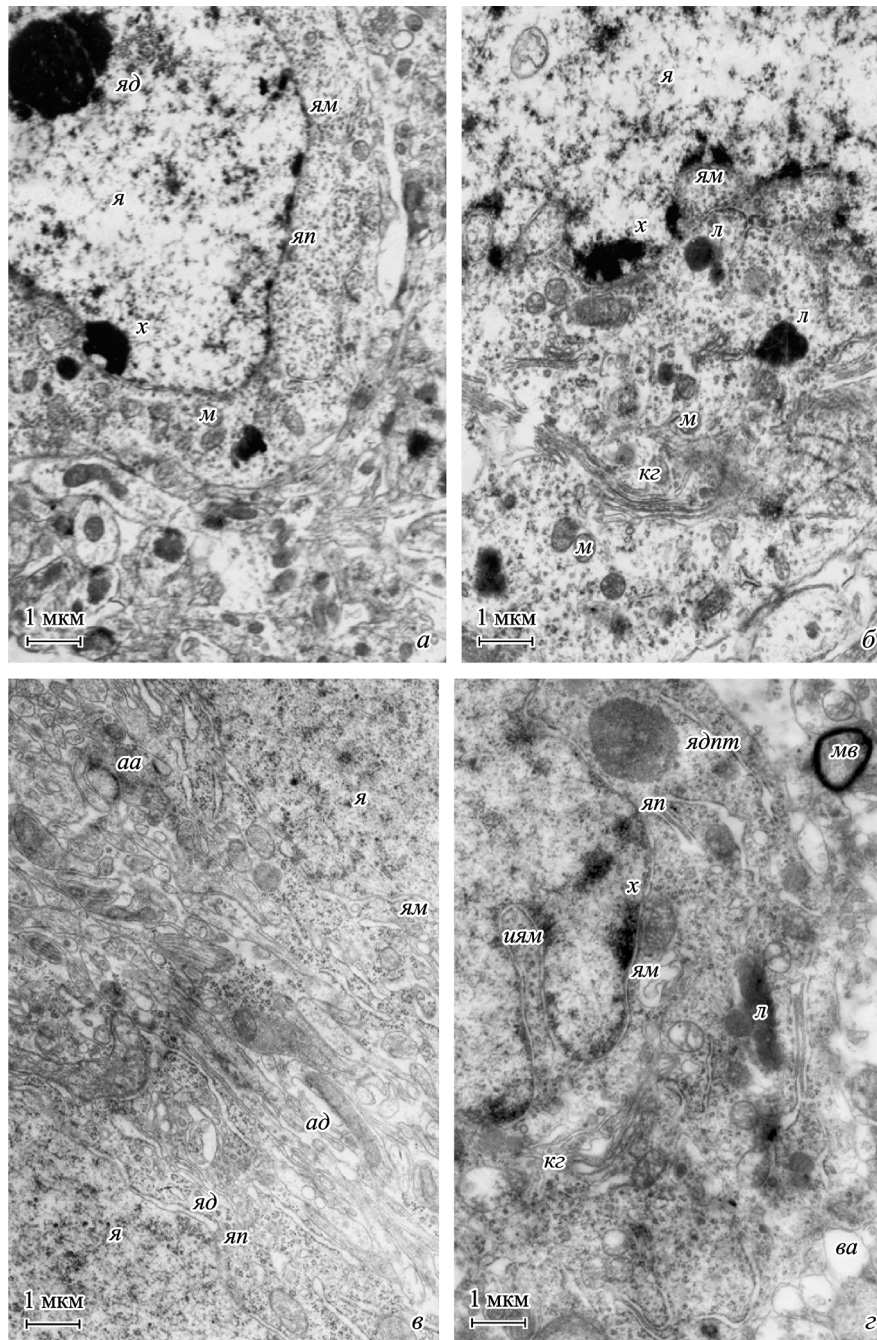


Рис. 3. Ультраструктура нейронов гонадэктомированных крыс.

а — ядро нейрона, *б* — цитоплазма нейрона, *в* — нейропил *пао* (синапсы), *г* — нейрон с ядрышкоподобным тельцем, *л* — лизосома, *х* — хроматин, *яд* — ядрышко, *аа* — аксо-аксональный синапс, *ад* — аксодендритный синапс, *ва* — вакуоль, *иям* — инвагинация ядер мембраны, *мв* — миелиновое волокно, *ядпт* — ядрышкоподобное тельце; остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

шие группы рибосом и отдельные полисомы. В различных зонах клетки выявляются участки осмиофобной цитоплазмы, не содержащие рибосом. В таких участках можно видеть элементы цитоскелета нейрона — микротрубочки и нейрофиламенты. Комплекс Гольджи представлен уплощенными сближенными цистернами, просвет которых свободен от содержимого. Около комплекса Гольджи располагаются единичные микропузырьки. Комплекс Гольджи располагается в центральных зонах перикариона. Выявляются отдельные липофуциновые тельца и группы мультивезикулярных телец. В цитоплазме ней-

ронов присутствуют везикулы с плотным центром, имеющие диаметр от 80 до 110 и 210 нм (рис. 3, б).

В цитоплазме отдельных нейронов обнаружены округлые гранулярно-фибрилярные структуры, не имеющие ограничивающей их мембраны. Их размер варьировал от 1 до 2 мкм. Вокруг таких телец обычно отмечалась зона просветленной цитоплазмы, не содержащей канальцев ЭС. Определялись картины их маргинальной фрагментации. Они похожи на ядрышкоподобные тельца (рис. 3, г), выявленные у нейросекреторных клеток при снижении их активности (Красновская, 1984).

Обсуждение

В работе впервые дана электронно-микроскопическая характеристика нейронов, глии и синапсоархитектоники ПАО, а также ультраструктурных перестроек, происходящих в нейронах на фоне повышения содержания половых стероидов на стадии эструса и их снижения, обусловленных орхидэктомией. Эти данные демонстрируют наличие модулирующего влияния половых стероидов на деятельность нейронов ПАО и подтверждают сведения, полученные ранее на уровне световой микроскопии (Акмаев, Калимуллина, 1982; Калимуллина, 1989).

В составе различных структур МК выявлены рецепторы (ER α , ER β , AR и PR) к половым стероидам, выраженность экспрессии которых зависит от уровней циркулирующих гормонов (Бабичев, 2005). Известно, что пики эстрогенов и ЛГ имеют место на стадии проэструса, пики уровней прогестерона и ФСГ отмечены в первой половине дня на стадии эструса (Бабичев, 1986). Выброс ЛГ на фоне повышения концентрации эстрогенов приводит к овуляции, которая происходит в эструсе. В ранее проведенном исследовании (Калимуллина, 1989) было установлено, что объем ядер нейронов ПАО увеличивается в эструсе по сравнению с метэструсом. Также получены данные о динамике ³H-эстрадиолсвязывающей активности ткани МК в динамике ЭЦ (Асрибекова, Калимуллина, 1989). Из них следует, что в ростральных частях МК (в состав которой входит ПАО) на стадии эструса отмечается наименьшее содержание эстрогенных рецепторов в цитозоле, отражающее их эвакуацию в ядро.

Известно, что половые стероиды, обладая липофильностью, легко проникают в клетку через плазматическую мембрану и, взаимодействуя с рецепторами в цитозоле, создают активный гормон-рецепторный комплекс. Этот комплекс способен присоединиться в ядре к определенному гормон-реактивному элементу ДНК, функционально аналогичному энхансеру или сайленсеру. Комплекс регуляторных элементов ДНК и белковых факторов (коактиваторов, корепрессоров) формирует гормон-реактивную единицу, которая с участием белков-коинтеграторов СВР и р300 взаимодействует с базальной машиной транскрипции (Кулинский, Колесниченко, 2005). Морфологически эти процессы проявляются появлением ядерных транскриптов (Ченцов, 2004), которые мы описали в нейронах ПАО при исследовании их на стадии эструса.

На стадии эструса в цитоплазме нейронов ПАО мы видели представительство канальцев гранулярной цитоплазматической сети на всей территории цитоплазмы нейрона, при этом большая часть канальцев была значительно расширена. Высокую реактивность цитоплазматической сети на повышение уровней половых стероидов можно объяснить наличием в ее мембране ферментов, участвующих в метаболизме этих гормонов, а также ряда белков, способствующих транспорту ERs к ядру нейрона. Известно, что в ней локализуется ароматазный комплекс ферментов, осуществляющий трансформацию тестостерона в эстрадиол (Shinoda et al., 1994), а также белок ар55, который заякоривает на мембране цитоплазматической сети комплекс E—RAF (комплекс эстрогенного рецептора и белка trp66) (Govind et al., 2003a). Транспорт гормон-рецепторного комплекса в ядро нейрона осуществляется при участии белка прср38, который входит в состав белков порового комплекса (Govind et al., 2003b). Половые стероиды способны оказывать влияние и на мембра-

ны клетки, вызывая их пролиферацию, а также влиять на процессы трансляции через ключевые активаторы — две протеинкиназы и фактор инициации трансляции 4E (Кулинский, Колесниченко, 2005).

Исследование структуры нейронов выявило гипертрофию и гиперплазию многих органоидов, но особенно это выражено в митохондриях. Этот факт можно объяснить наличием в них рецепторов стероидных гормонов (Solakidi et al., 2005). С их участием в митохондриях обеспечивается увеличение синтеза ферментов дыхательной цепи за счет усиления экспрессии митохондриальных генов, а также митохондриогенез.

Кроме прямого генотропного влияния половых стероидов на нейроны репродуктивных центров мозга возможен не прямой, негеномный механизм их действия через моноаминергические системы (Yang, Voogt, 2001). Известно, что через территорию ПАО идет вентральная амгдало-фугальная система волокон, являющаяся частью медиальной переднемозговой связки. Эта система волокон обеспечивает «доставку» в ПАО дофаминергических и серотонинергических волокон от нейронов черного вещества и вентральной части покрышки среднего мозга (Fallon et al., 1978), а также ядер шва ствола мозга (Azmitia, Siegel, 1978). В иммуноцитохимических исследованиях на хомячках показано, что кастрация самцов снижает активность тирозингидроксилазы в ростральных частях МК (Asmus, Neuman, 1994). Кроме того, уровень половых стероидов влияет на экспрессию моноаминоксидазы (фермента, разрушающего моноамины) в стволе мозга, что может иметь как следствие снижение транспортируемых по аминергическим путям моноаминов и меньшее поступление их в ПАО (Gundlah et al., 2002). В своей работе мы видели на электронограммах многочисленные терминалы с везикулами размером 50—110 нм, имеющими плотный центр, что характерно для моноаминов (Поленов, 1993; Гарлов, 2002).

Увеличение количества гетерохроматина в нейронах гонадэктомированных крыс следует рассматривать как следствие повышения конденсации хроматина, которая наблюдалась при резком снижении содержания тестостерона в крови орхидэктомированных крыс. Известно, что половые стероиды в форме гормон-рецепторного комплекса после вступления в ядро клетки выполняют там роль транскрипционных факторов (Смирнов, 2005). В ядрах эукариотических клеток ДНК упакована в сложноорганизованные фибриллы, хроматин и поэтому недоступна для многих факторов аппарата транскрипции. Показано, что активация транскрипции связана с реорганизацией структуры хроматина, а при репрессии генов отмечается возвращение к исходной конденсированной форме (Шидловский, Набирочкина, 2005).

Появление в нейронах гонадэктомированных крыс ядрышкоподобных телец можно объяснить развитием явлений сегрегации ядрышка, наступающей при блокаде синтеза РНК в ядрышке (Ченцов, 2004). Появление ядрышкоподобных телец в цитоплазме нейросекреторных клеток описано при снижении их активности (Красновская, 1984), а также на ранних этапах их дифференцировки (Войткевич, Дедов, 1972). Вероятно, эти полярные точки зрения на появление ядрышкоподобных телец можно примирить, если иметь в виду, что и в стареющих, и в интенсивно растущих клетках могут возникать затруднения в обеспечении синтеза белка в цитоплазме, которые, вероятно, ликвидируются экспресс-методом — доставкой РНП-частиц.

На территории ПАО выявлены нейроны, содержащие кортикотропин — рилизинг-гормон, который является посредником экспрессии РНК в МК крыс после удаления надпочечников (Palkovits et al., 1998).

В цитоплазме нейронов ПАО мы видели везикулы с плотным центром, размер которых варьировал от 50 до 250 нм. Они, согласно данным литературы, могут содержать моноамины (50—110 нм), пептиды (80—120 нм) и нанопептиды (130—300 нм) (Поленов, 1993; Гарлов, 2002). При этом пептиды могут быть представлены в ПАО LH-RF, β -эндорфином, α -меланоцитстимулирующим гормоном, нейротензином, нейрокинином А, соматостатином и α -неоэндорфином (Marcos et al., 1998). Наличие везикул с плотным центром в нейронах гонадэктомированных крыс, вероятно, свидетельствует о нарушении их транспорта внутри нейронов и последующего экзоцитоза, осуществляемого элементами цитоскелета клетки при участии половых стероидов (Charalampopoulos et al., 2005).

ПАО играет важную роль в связях МК с латеральной преоптической и гипоталамической областями, вместе с которыми участвует в организации полового поведения и модуляции деятельности циклического центра секреции гонадотропинов (Lammers, 1972; Wakefield, Hall, 1974; Акмаев, Калимуллина, 1993; Portillo, Paredes, 2004). При этом она опосредует получаемую из основной обонятельной луковицы по прямым связям информацию, являющуюся существенной на ранних этапах коммуникаций представителей разного пола не только у животных, но и у человека (Olmos, 1972; Scalia, Winans, 1975; O'Connell, Meredith, 1984; Gustavson et al., 1987; Kippin et al., 2003; Maras, Petrulis, 2006). Уместно отметить при этом, что половые стероиды предварительно активируют нейроны, реагирующие на обонятельные стимулы (Wood, 1997). В экспериментах с разрушением ПАО выявлена ее причастность к реализации положительной обратной связи эстрогенов на выделение ЛГ, что проявлялось в изменении срока первой овуляции и даты открытия влагалища у крыс (Docke, Chaoui, 1985).

При изучении нейронной организации ПАО нами найдены длинноаксонные густоветвистые нейроны, относящиеся к классу мультиполярных гигантских нейронов (Леонтович, 1978). По мнению автора, это особые нейроны, специализированные для интеграции на своих длинных ветвящихся по радиусам дендритах импульсации как от окружающих ретикулярных нейронов, так и от подходящих к ним афферентов. Наличие мультиполярных гигантских нейронов в составе ПАО указывает на ее интегративные функции в системе, объединяющей обонятельные и репродуктивные центры переднего мозга.

Список литературы

Акмаев И. Г., Калимуллина Л. Б. 1982. Миндалевидный комплекс гонадэктомированных крыс, реакция нейронов кортико-медиального отдела. *Арх. анат. гистол. эмбриол.* 83 (12) : 48—59.

Акмаев И. Г., Калимуллина Л. Б. 1993. Миндалевидный комплекс мозга: функциональная морфология и нейроэндокринология. М.: Наука. 272 с.

Асрибекова М. К., Калимуллина Л. Б. 1989. Структурно-функциональная организация миндалевидного комплекса мозга в динамике эстрального цикла. *Бюл. эксперим. биол. мед.* 104 (6) : 748—750.

Ахмадеев А. В., Калимуллина Л. Б. 2006. Показатели модулирующего влияния половых стероидов на ультраструктурные

характеристики нейронов дорсомедиального ядра миндалевидного комплекса мозга. *Цитология.* 48 (12) : 971—979.

Бабичев В. Н. 1986. Рецепторы половых гормонов в гипоталамусе и их значение в регуляции циклической деятельности яичников. В кн.: *Физиология гормональной регуляции.* Л.: Наука. 70—102.

Бабичев В. Н. 2005. Нейроэндокринный эффект половых стероидов. *Успехи физиол. наук.* 36 : 54—67.

Войткевич А. А., Дедов И. И. 1972. Ультраструктурные основы гипоталамической нейросекреции. М.: Медицина. 240 с.

Гарлов П. Е. 2002. Морфофункциональная основа пластичности нейросекреторных клеток. *Цитология.* 44 (8) : 747—767.

Кабак Я. М. 1968. Практикум по эндокринологии. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ. 275 с.

Калимуллина Л. Б. 1989. Реакция нейронов миндалевидного комплекса в динамике эстрального цикла. *Проблемы эндокринологии.* 6 (1) : 60—64.

Красновская И. А. 1984. Реакция некоторых нейросекреторных центров гипоталамуса крысы при охлаждении и введении тиролиберина. *Проблемы эндокринологии.* 30 (1) : 52—55.

Кулинский В. Н., Колесниченко Л. С. 2005. Молекулярные механизмы действия гормонов. II. Киназные системы. Системы с внутриклеточными рецепторами. Трансактивация СТС. *Биохимия.* 70 (3) : 476—492.

Леонтович Т. А. 1978. Нейронная организация подкорковых образований переднего мозга. М.: Медицина. 384 с.

Поленов А. Л. 1993. Морфофункциональная организация нейросекреторных клеток гипоталамуса. В кн.: *Нейроэндокринология.* СПб.: Наука. 31—70.

Смирнов А. Н. 2005. Мембранная локализация ядерных рецепторов: парадокс с важными последствиями. *Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова.* 91 : 31—45.

Ченцов Ю. С. 2004. Введение в клеточную биологию. М.: Академкнига. 67—71.

Шидловский Ю. В., Набирочкина Е. Н. 2005. Влияние ремоделирования и модификаций хроматина на процесс инициации транскрипции РНК-полимеразой II. *Генетика.* 41 (7) : 884—893.

Asmus S., Neuman S. 1994. Colocalization of tyrosine hydroxylase and Fos in the male Syrian hamster brain following different states of arousal. *Neurobiology.* 25 : 156—168.

Azmitia E. G., Siegel M. 1978. An autoradiographic analysis of the differential ascending projection of dorsal and medial raphe nuclei in the rat. *Comp. Neurol.* 179 : 641—668.

Charalampopoulos I., Dermizaki E., Vardouli L. 2005. Dehydroepiandrosterone sulfate and allopregnanolone directly stimulate catecholamine production via induction of tyrosine hydroxylase and secretion by affecting actin polymerization. *Endocrinology.* 146 : 3309—3318.

Docke F., Chaoui R. 1985. Short-term implantation of oestrogen into the anterior amygdaloid area of immature rats delays the first pubertal ovulation. *Exp. and Clin. Endocrinol.* 85 : 361—364.

Fallon J. H., Koziel D. A., Moore R. Y. 1978. Catecholamine innervation of the basal forebrain. 2. Amygdala suprarhinal cortex and entorhinal cortex. *Comp. Neurol.* 180 : 509—532.

Govind A., Sreeja S., Thampan R. 2003a. Proteins that mediate the nuclear entry of the goat uterine estrogen receptor activation factor (E-RAF): identification of a molecular basis for the inhibitory effect of progesterone. *Biochemistry.* 89 : 108—119.

Govind A., Sreeja S., Thampan R. 2003b. Estradiol dependent anchoring of the goat uterine estrogen receptor activation factor (E-RAF) at amygdala, suprarhinal cortex and entorhinal cortex. *Comp. Neurol.* 180 : 509—532.

Gundlach C., Lu N., Bethea C. 2002. Ovarian steroid regulation of monoamine oxidase-A and B- MRNAs in the macaque dorsal raphe and hypothalamic nuclei. *Psychopharmacology.* 160 : 271—282.

Gustavson A., Dawson M., Bonetti D. 1987. Androsterol, a putative human pheromone, affects human (*Homo sapiens*) male choice performance. *Comp. Neurol.* 101 : 210—212.

- Kippin T., Cain S., Pfau J. 2003. Estrous odors and sexually conditioned neutral odors activate separate neural pathways in the male rat. *Neuroscience*. 117 : 971—979.
- Lammers H. J. 1972. The neural connections of the amygdaloid complex in mammals. In: *The neurobiology of amygdala*. New York: Plenum Publ. Co. 123—143.
- Maras P., Petrusis A. 2006. Chemosensory and steroid-responsive regions of the medial amygdala regulate distinct aspects of opposite-sex odor preference in male Syrian hamsters. *Eur. J. Neurosci*. 24 : 3541—3552.
- Marcos P., Covecas R., Narvaez J. 1998. Neuropeptides in the cat amygdala. *Brain Res. Bull.* 45 : 261—268.
- O'Connell R., Meredith M. 1984. Effect of volatile and non-volatile chemical signals on male sex behaviors mediated by the main and accessory olfactory systems. *Behav. Neurosci.* 98 : 1083—1093.
- Olmos J., de. 1972. The amygdaloid projection field in the rat as studied with the cupric-silver method. In: *The neurobiology of the amygdala*. New York: Plenum Publ. Co. 145—204.
- Palkovits M., Young W. S., 3rd, Kovacs K., Tyth Z., Makara G. B. 1998. Alterations in corticotrophin-releasing hormone gene expression of central amygdaloid neurons following long-term paraventricular lesions and adrenalectomy. *Neuroscience*. 85 : 135—147.
- Portillo W., Paredes R. 2004. Sexual incentive motivation, olfactory preference, and activation of the vomeronasal projection pathway by sexually relevant cues in non-copulating and naive male rats. *Horm. Behav.* 46 : 330—340.
- Reynolds E. S. 1963. The use of lead citrate at high pH as an electronopaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.* 17 : 157—176.
- Scalia F., Winans S. S. 1975. The differential projections of the olfactory bulb and accessory olfactory bulb in mammals. *Comp. Neurol.* 161 : 31—56.
- Shinoda K., Nagano M., Osako Y. 1994. Neuronal aromatase expression in preoptic, striatal and amygdaloid regions during late prenatal and postnatal development in the rat. *Comp. Neurol.* 343 : 113—129.
- Solakidi S., Psarra A., Sekeris C. 2005. Differential subcellular distribution of estrogen receptor isoforms: localization of ER α in the nucleoli and ER β in the mitochondrial of human osteosarcoma SaOS-2 and hepatocarcinoma HepG2 cell lines. *Biochim. biophys. acta.* 3 : 467—478.
- Wakefield C., Hall E. 1974. Hypothalamic projection to the amygdala in the cat. *Cell Tissue Res.* 151 : 499—508.
- Wood R. 1997. Thinking about networks in the control of male hamster sexual behavior. *Horm Behav.* 32 : 40—45.
- Yang S., Voogt J. 2001. Mating-activated brainstem catecholaminergic neurons in the female rat. *Brain Res.* 894 : 159—166.

Поступила 5 VI 2007

CYTOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE ANTERIOR AMYGDALOID AREA NEURONS
AND THEIR REACTIVE CHANGES ON A BACKGROUND OF VARIOUS LEVELS
OF GONADAL STEROIDS

Z. R. Khismatullina, A. V. Akhmadeev, L. A. Sharafutdinova, L. B. Kalimullina

Department of Morphology and Physiology of Humans and Animals, Bashkir State University, Ufa;
e-mail: HismatullinaZR@mail.ru

The work deals with cytological characteristics of neurons, glias and synapses of the anterior amygdaloid area of rat brain amygdaloid complex, one of the areas of sexual dimorphism, at the stage of estrous and after gonadectomy. The electron microscopic investigation of neurons at the stage of estrous has revealed that greater part of neurons display increased or moderate activities. A decrease in the functional activities of AAA neurons was observed after gonadectomy.