

УДК 611.818.577.15.01

ТОПОГРАФІЯ ЛОКАЛІЗАЦІЇ ХОЛІНЕРГІЧНИХ СТРУКТУР У ДОВГАСТОМУ МОЗКУ КІШКИ

Н. М. Фоя, Ю. З. Бородин

*Лабораторія морфології нервової системи
Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця АН УРСР, Київ*

Локалізація АХЕ у ядрах довгастого мозку кролика, кішки та людини описана в ряді праць. Так, на основі ступеня ацетилхолінестеразної активності в ядрах довгастого мозку людини визначають п'ять типів нейронів [6, 7]. Причому, автори підкреслюють, що висока активність АХЕ характерна для перикаріона нейронів, дендритів, мембрани клітини, терміналей, а слабка активність АХЕ — виявлена в аксонах та навколочітинному нейропілі (у кішки і кролика). За їх даними, вміст АХЕ в нейронах довгастого мозку людини вищий, ніж у тварин. Встановлено [2, 5], що реакція рухового ядра блукаючого нерва (пХа) кролика більш виражена, ніж у нейронах ретикулярної формації, де міститься це ядро. При обслідуванні ядер ретикулярної формації довгастого мозку [2, 3] показано, що реакція АХЕ у цих ядрах дуже невелика, порівняно з іншими утвореннями довгастого мозку. Всі автори прийшли до висновку, що АХЕ нерівномірно розподілена у нервових елементах ядер довгастого мозку. Уявлення про участь холінергічних нейронів у формуванні провідних шляхів і в утворенні зв'язку між ядрами довгастого мозку не були висловлені, оскільки обслідування проводились тільки на фронтальних зрізах. Саме це завдання ми ставили перед своїми дослідженнями.

Методика досліджень

Ідентифікація ацетилхолінестеразних структур проводилась за методом Карновського — Рутса (1964) на фіксованій і нефіксованій тканині мозку. Для виявлення істинної АХЕ субстратом був ацетилхолінйодид (АТХІ). Обслідували фронтальні, сагітальні і горизонтальні зрізи довгастого мозку п'яти інтактних, дорослих кішок. Фронтальні зрізи досліджували на рівні центрального каналу, обексу і відкритого шлуночка. Сагітальні і горизонтальні зрізи — в трьох різних площинах. Локалізацію ядерних структур з ацетилхолінестеразною активністю визначали за [4], локалізацію АХЕ в провідних шляхах — за [1]. Відповідно користувались шифром, запропонованим у цих джерелах. Як умовний показник ступеня інтенсивності реакції АХЕ, використовували значення: ++++ інтенсивна реакція, +++ середньої інтенсивності реакція, ++ слабка реакція, + слідова.

Результати досліджень

Як видно з наведених мікрофотографій фронтальних, сагітальних і горизонтальних зрізів, інтенсивність реакції АХЕ у різних структурах довгастого мозку значно відрізняється. За ступенем інтенсивності реакції АХЕ ядра довгастого мозку розподіляються у такому порядку. Найбільш інтенсивна реакція АХЕ (++++) у частині нейронів, глії і нейроглії дорсального ядра блукаючого нерва (DMV). Це видно на фронтальних, сагітальних і горизонтальних зрізах (рис. 1, 2, 3). Реакція

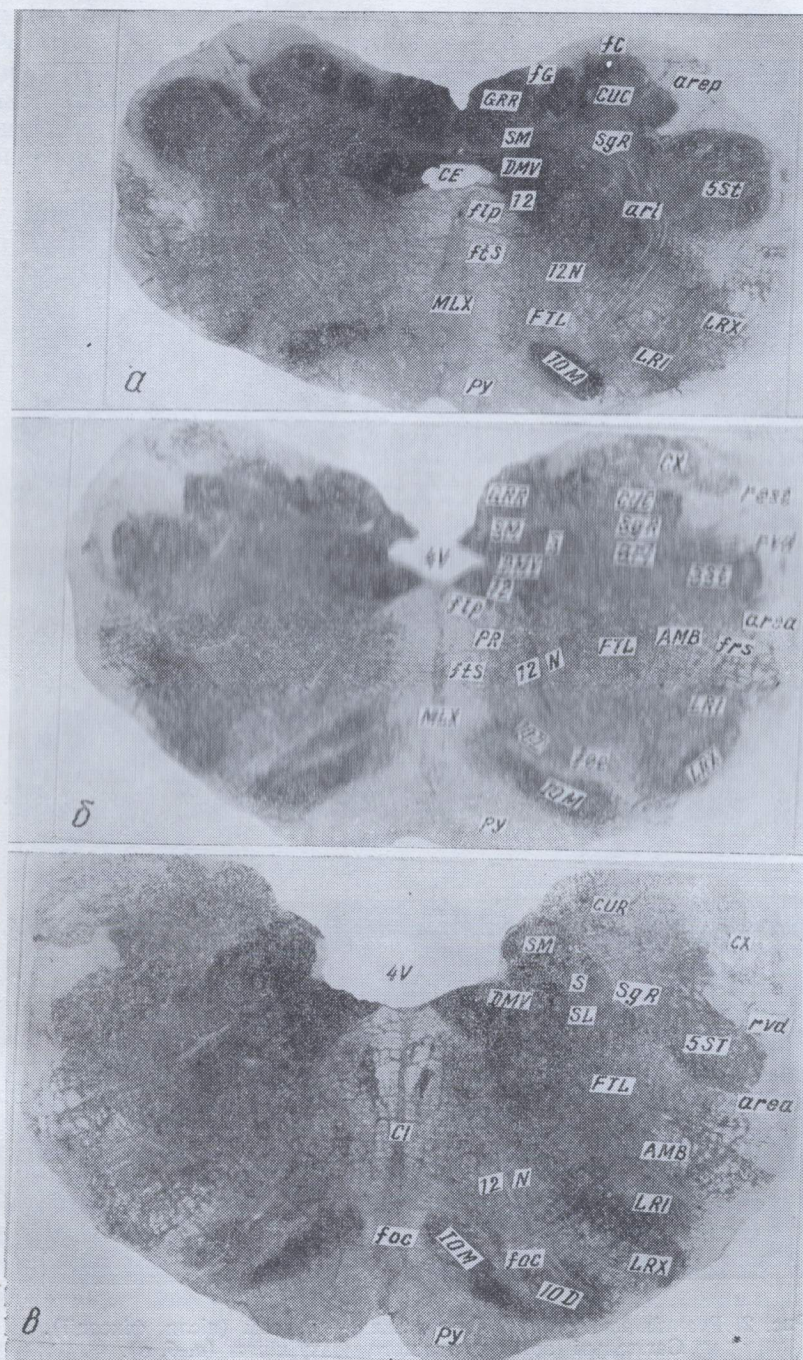


Рис. 1. Реакція на АХЕ за Карновським — Рутсом (після фіксації).

Фронтальні зрізи довгастого мозку кішки: а — рівень центрального каналу; б — рівень розкриття четвертого шлуночка; в — рівень розкритого четвертого шлуночка. CE — центральний канал; 4V — четвертий шлуночок; MLX — медіальна петля; rest — вірьовчасте тіло, куди входять зовнішні дугоподібні передні волокна (area); LRI — внутрішнє латеральне ретикулярне ядро; LRX — зовнішнє латеральне ретикулярне ядро; PY — пірамідний тракт. Інші позначення див. у тексті. Проекції зрізів на фотозбільшувачі.

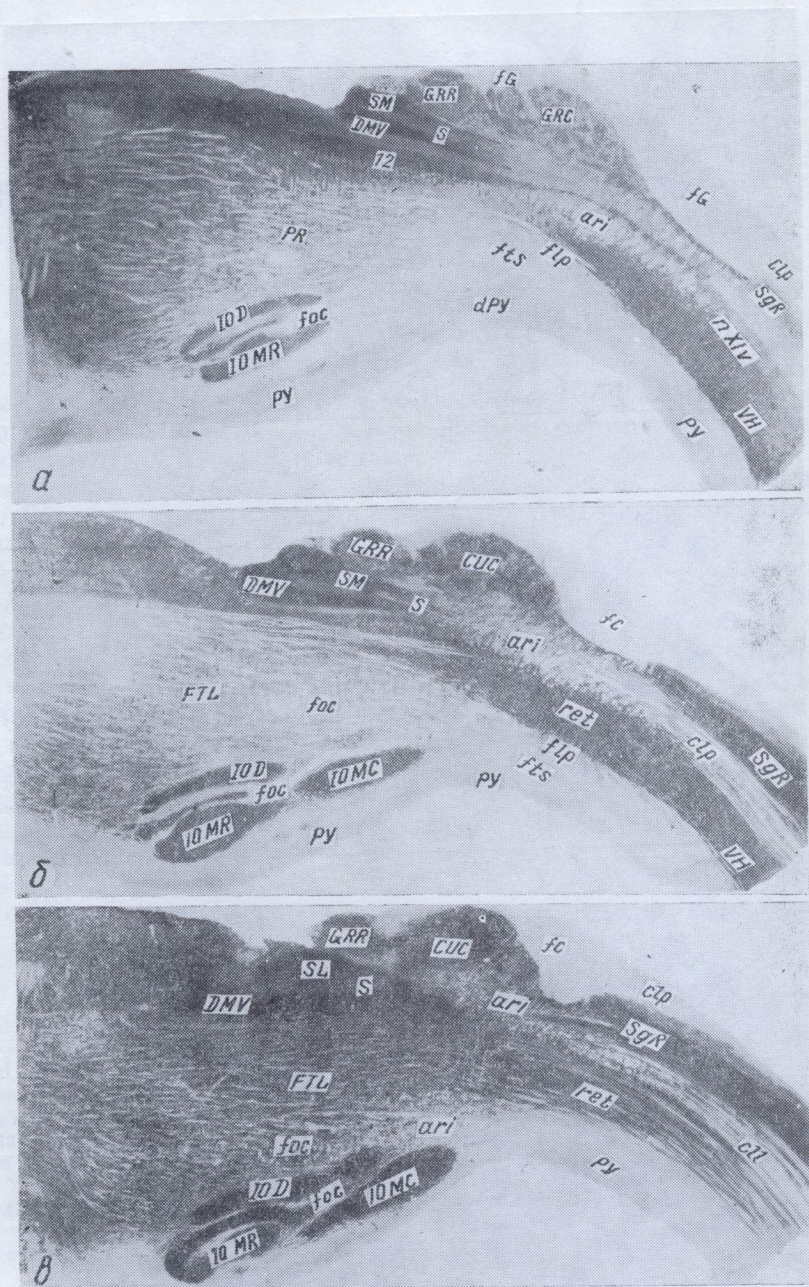


Рис. 2. Реакція на АХЕ за Карновським — Рутсом (після фіксації).

Сарітальні зрізи довгастого мозку кішки (а, б, в).

Clo — задні стовпи білої речовини спинного мозку; Sgr — желатинозна субстанція; nXIV — вентральний ріг спинного мозку; cll — боковий стовп білої речовини спинного мозку; ret — ретикулярна формація спинного мозку. Інші позначення див. у тексті. Проекції зрізів на фотозбільшувачі.

АХЕ виявляється в цитоплазмі нейронів, у клітинах сателітарної глії, де реакція ферменту варіабельна, але, як правило, вища, ніж у нейронів. Реакція АХЕ в аксонах завжди слабкіша, ніж у перікаріоні. Холінергічний нейропіль ядра дає інтенсивну реакцію АХЕ і утворений дендритами холінергічних нейронів, холінергічними аксодендритичними терміналами, які надходять у це ядро, та комісуральними аксонами контралатеральних ядер. На сагітальних зрізах у каудальних відділах

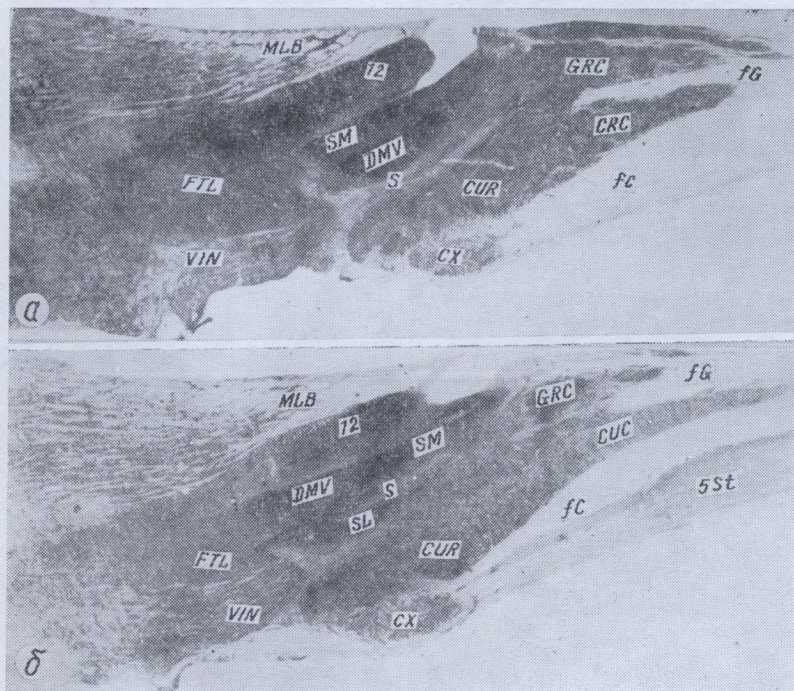


Рис. 3. Реакція на АХЕ за Карновським — Рутсом (після фіксації). Зрізи через горизонтальні площини довгастого мозку кішки (а, б).

MLB — медіальний поздовжній пучок; VIN — нижнє вестибулярне ядро.

ядра ми бачимо групи веретеноподібних біполярних нейронів з інтенсивною реакцією АХЕ (рис. 4, б). Їх тіла витягнуті по довгій осі ядра, відростки поширюються у висхідному і в низхідному напрямках, де вони вступають у ретикулярну формацію і в солітарний тракт (S). На фронтальних зрізах виявлені групи мультиполярних холінергічних нейронів, відростки яких прямують у латеральну ділянку ядра, де формується корінець блукаючого нерва (XN) (рис. 4, з).

Корінець містить холінергічні і незначну частину нехолінергічних волокон. Невелика частина аксонів холінергічних нейронів ядра DMV прямують через комісуру писального пера у контралатеральне ядро DMV (рис. 4, а).

Найбільш слабка (++) реакція АХЕ характерна для ядер солітарного тракту SM, SL (рис. 4, а). Тільки поодинокі нейрони латерального солітарного ядра (SL) мають середню інтенсивність (+++) реакції АХЕ, а у більшості нейронів — реакція слідова (+), або повністю відсутня. Проте, на тих і інших нейронах та в нейропіль ядра трапляються холінергічні термінали. Інтенсивність реакції АХЕ у нейропіль солітарних ядер слабка (++), подібно до ретикулярної формації. Від

медіального ядра *SM* солітарного тракту окремі холінергічні аксони прямують до середньої лінії, пересікають комісуру (рис. 4, *a*) і входять до контралатерального солітарного ядра. Інші холінергічні аксони прямують у желатинозну субстанцію, ретикулярну формацію, солітарний тракт, до складу якого входять холінергічні і нехолінергічні волокна. На фронтальних зрізах в латеральній області медіального ядра ми ба-

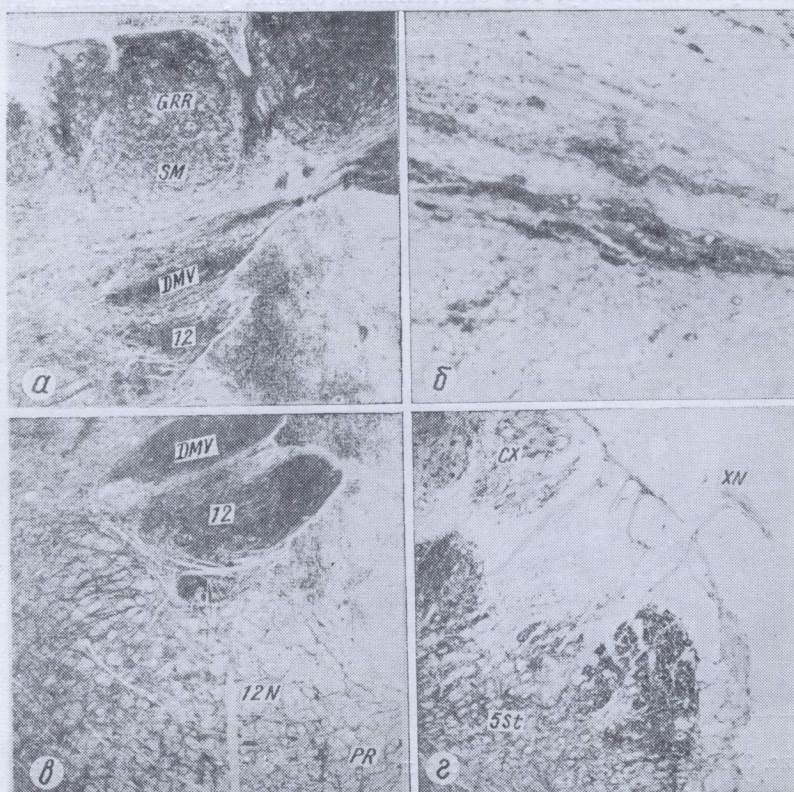


Рис. 4. Реакція на АХЕ в різних ядрах довгастого мозку кішки за Карновським—Рутсом (після фіксації).

a — реакція на АХЕ в ядрі нижнього пучка (*GRR*), дорсальному ядрі блукаючого нерва (*DMV*); в ядрі під'язикового нерва (*12*); в медіальному ядрі солітарного тракту (*SM*); видно холінергічні волокна, які прямують через комісуру в контралатеральне ядро блукаючого нерва (фронтальний зріз); *b* — реакція на АХЕ в групах веретеновидних нейронів *DMV* (сагітальний зріз); *v* — реакція на АХЕ в *12* ядрі; видно корінець *12* ядра (*12N*), який містить більшу частину нехолінергічних волокон (фронтальний зріз); *z* — реакція на АХЕ в ядрі трійчастого нерва (*5st*); видно холінергічні волокна корінця блукаючого нерва (*XN*), який проходить через ядро трійчастого нерва (фронтальний зріз).

чимо пересічені пучки холінергічних волокон солітарного тракту (*S*). На горизонтальних зрізах можна прослідкувати, як нехолінергічні волокна переходять із солітарного тракту у корінець блукаючого нерва.

У ядрі під'язикового нерва (*12*) реакція АХЕ слабкіша (+++±), ніж в *DMV*. Прояв реакції спостерігається в окремих групах крупних мультиполярних нейронів та їх сателітарній глії (рис. 1, 2, 3). Дендрити цих нейронів утворюють нейропіль з інтенсивною реакцією АХЕ. Нейропіль *12* ядра менш густий, ніж в *DMV*. У нейропіль виявляються як холінергічні, так і нехолінергічні нейрони. На тих та інших нейронах трапляються холінергічні терміналі. Частина відростків холінергічних нейронів проникають у дорсальну ділянку ретикулярної формації і

вплітаються в її нейропіль (рис. 4, в). Від латеральної групи холінергічних нейронів 12 ядра холінергічні волокна прямують до желатинозної субстанції (*SgR*). Нехолінергічні нейрони направляють пучки аксонів у вентральні області 12 ядра і формують корінець під'язикового нерва (*12N*; Рис. 1, б, в, 4, в). Корінець містить, в основному, нехолінергічні волокна та невелику кількість волокон із слідовою реакцією АХЕ.

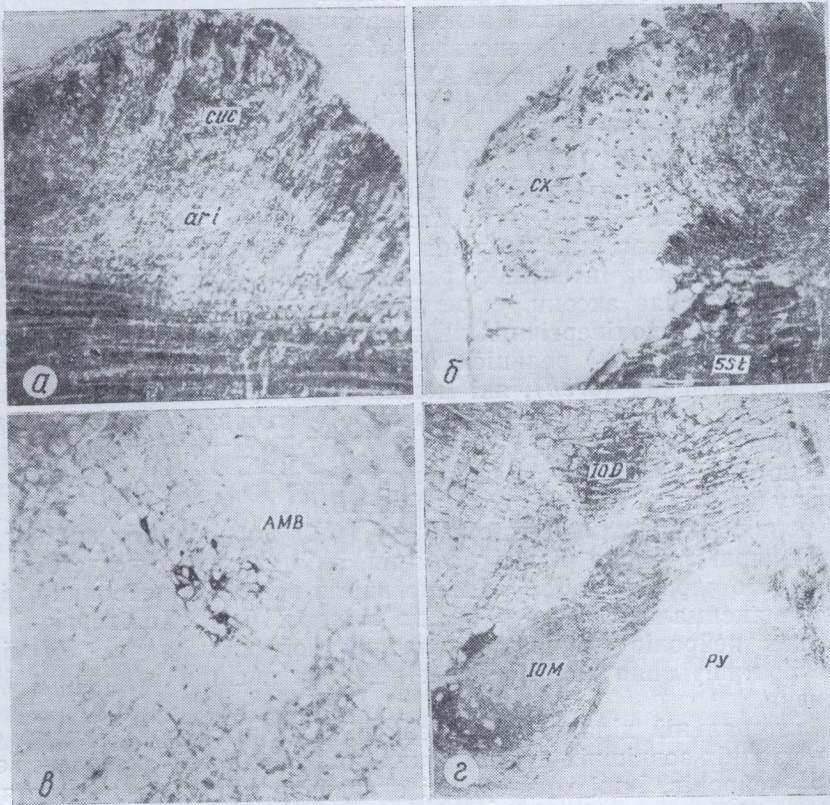


Рис. 5. Реакція на АХЕ в різних ядрах довгастого мозку кішки за Карновським—Рутсом (після фіксації).

а — реакція на АХЕ у каудальному відділі внутрішнього влиновидного ядра (*CUC*), видно формування внутрішніх дугоподібних волокон (сагітальний зріз); б — реакція на АХЕ у зовнішньому клиновидному ядрі (*CX*), (фронтальний зріз); в — реакція на АХЕ в руховому ядрі блукаючого нерва (*AMB*), (фронтальний зріз); г — реакція на АХЕ в оливах (*IOD*, *IOM*), (фронтальний зріз).

Середня інтенсивність (+++) АХЕ — у ядрах нижнього (*GRR*, *GRC*) и клиновидного (*CUR*, *CUC*, *CX*) пучків, у ядрі трійчастого нерва (*5ST*), у латеральних ретикулярних ядрах (*LRI*, *LRX*) і в оливах (*IOM*, *IOD*, *IOMR*, *IOMC* див. рис. 1, 2, 3). Проте, локалізація АХЕ в кожному з цих ядер має свої особливості.

У ядрах нижнього пучка (*GRR*, *GRC*) більшість нейронів, розташованих у латеральних ділянках, мають слабку реакцію АХЕ (++), тільки поодинокі нейрони та їх глія мають середню інтенсивність (+++) реакції АХЕ. Дендрити холінергічних нейронів утворюють груповий нейропіль, або вплітаються у загальний нейропіль ядра, що займає медіальну ділянку ядра.

Саме у цей густий холінергічний нейропіль надходять холінергічні аференти, частина яких приходить у ядро із спинного мозку у складі

ніжного пучка (fG). Вони, в основному, і визначають загальне забарвлення ($+++$) ядра (рис. 4, *a*). Відростки холінергічних нейронів прямують до желатинозної субстанції (SgR), або через комісуру середньої лінії до контралатерального ядра ніжного пучка. Частина холінергічних аксонів приєднується до внутрішніх дугоподібних (ari) волокон, (рис. 1, *a*, *б*) які утворені, в основному, нехолінергічними нейронами ядра. Ці нейрони добре виявляються у каудальному (GRC) і ростральному (GRR) відділах ядра на сагітальних зрізах.

На тілах холінергічних і нехолінергічних нейронів, на глії і в нейропілі ми прослідкували інтенсивно забарвлені термінали. Глія нехолінергічних нейронів також містить АХЕ.

Клиновидні ядра — зовнішнє (CX) і внутрішні (CUR , CUC) відрізняються за вмістом АХЕ (рис. 1, 3). Основна маса нейронів внутрішніх клиновидних ядер (CUR , CUC) має слабку ($++$) реакцію АХЕ, або зовсім не містить ферменту. Поодинокі нейрони мають реакцію середньої інтенсивності ($+++$). Для цього ядра характерне групове розміщення холінергічних нейронів. Вони розташовані у загальному нейропілі, який має інтенсивну реакцію АХЕ. Частина холінергічних нейронів направляє аксони у ретикулярну формацію. Між групами холінергічних і нехолінергічних нейронів у різних напрямках проходять аксони із слідовою ($+$) реакцією АХЕ. Вони утворюють задні зовнішні дугоподібні волокна ($arep$), які можна прослідкувати на фронтальних зрізах (рис. 1, *a*), завертають вентрально і утворюють внутрішні дугоподібні (ari) волокна (рис. 1, *a*, *б*; 2; 5, *a*). До ядра надходять висхідні холінергічні волокна у складі клиновидного пучка (fG). Вони закінчуються у нейропілі, на нейронах, нейроглії.

У зовнішньому клиновидному ядрі (CX) добре видно холінергічні мультиполярні нейрони різних розмірів, які розсіяні у негустому нейропілі усього ядра (рис. 5, *б*). Інтенсивність реакції в нейронах змінюється від максимальної ($++++$), до слідової ($+$). Холінергічні дендрити цих нейронів утворюють власний нейропіль ядра. У місцях тісного розташування холінергічних нейронів реакція нейропіля більш інтенсивна.

У латеральній ділянці ядра нейропіль розріджений і видно формування задніх зовнішніх дугоподібних волокон ($arep$) аксонами холінергічних нейронів. Інші холінергічні аксони прямують до ретикулярної формації, або до внутрішнього клиновидного ядра. На горизонтальних і сагітальних зрізах можна прослідкувати пучки висхідних холінергічних волокон, що надходять у це ядро із спинного мозку у складі клиновидного пучка.

У ядрі трійчастого нерва 5ST (рис. 1) загальна реакція АХЕ середньої інтенсивності ($+++$). Але чітко розрізняються зони з різним ступенем реакції АХЕ у нейропілі (рис. 4, *г*). Найбільш інтенсивна реакція ферменту у нейропілі центральної частини ядра, де рівномірно розподілені нейрони. У самих нейронах реакція АХЕ слабка ($++$), а в області розгалуження дендритів вона посилюється. На тілах нейронів, на глії і в нейропілі виявляються синаптичні термінали з максимальним ($++++$) вмістом АХЕ. Периферичну зону нейропіля ядра із слабкою реакцією АХЕ утворюють розгалужені дендрити, здебільшого нехолінергічних нейронів, і пучки товстих м'якушевих нехолінергічних волокон, які пересікають ядро. У низхідному корінці трійчастого нерва (rVd) невелика кількість нехолінергічних аксонів. На фронтальних зрізах видно, що більшість їх повертають у ядро і закінчуються ацетилхолінестеразними терміналами, а інші пересікають ядро і прямують у ретикулярну формацію.

У ретикулярній формації (рис. 1, 2) реакція АХЕ слабка, але вона неоднакова в окремих ядрах. Так, у латеральних ядрах (*LRI*, *LRX*) середньої інтенсивності (+++) реакція виявлена у нейропілі і в більшій частині дрібних нейронів. Водночас трапляються нейрони із слабкою реакцією (++) і нехолінергічні. На нейронах ми бачимо гліальні клітини, які містять АХЕ і холінергічні термінали. Можна прослідкувати відростки холінергічних нейронів, які прямують від *IRI* і *LRX* до олив, у центральну ділянку ретикулярної формації і приєднуються до передніх зовнішніх дугоподібних волокон (*area*). Латеральні ядра ретикулярної формації пересікаються товстими м'якушевыми волокнами, що йдуть по осі і не містять АХЕ. У центральному ретикулярному ядрі ретикулярної формації (*FTL*) у більшості нейронів ацетилхолінестеразна активність не виявляється, тільки частина розсіяних серед нейропілі нейронів має реакцію АХЕ середньої інтенсивності (+++). Тому, в нейропілі центрального ядра ретикулярної формації і у власне ретикулярних провідних шляхах реакція АХЕ слабка (++). Парамедіанне ядро ретикулярної формації (*PR*) складається із мультиполярних нейронів. Воно має середню інтенсивність реакції (+++) як у нейропілі, так і в нейронах. Холінергічний нейропіль цього ядра не густий і пересікається великою кількістю нехолінергічних волокон, які прямують у шов довгастого мозку, що добре видно на фронтальних зрізах (рис. 1, б).

Інтенсивна (++++) реакція АХЕ виявлена у нейронах і глії рухового ядра блукаючого нерва (*AMB*), завдяки чому воно чітко виділяється у ретикулярній формації (рис. 5, в). Добре видно полігональну форму клітин цього ядра, шляхи холінергічних відростків, що прямують до різних ділянок ретикулярної формації і до корінця блукаючого нерва.

Для оливарних утворень (*IOM*, *IOD*, *IOMR*, *IOMC*) характерно, (рис. 1, 2), що при середній інтенсивності (+++) реакції у всьому ядрі, більшість нейронів не містять АХЕ, а в решті — ацетилхолінестеразна активність слабка (++). Реакція АХЕ концентрується у дуже щільному нейропілі, де вона виявляється на густих, розгалужених волокнах, які надходять з ретикулярної формації, в їх терміналях і гліальних клітинах. Тільки у латеральній ділянці медіальної оливи (*IOM*), виявляються групи нейронів із значною реакцією (++++) ферменту (рис. 5, г). Частина відростків холінергічних нейронів прямують від олив у ретикулярну формацію, решта — в оливо-мозочкові шляхи (*foc.*)

Слабка реакція (++) АХЕ виявлена у частині аксонів, які проходять через довгастий мозок. Це: у поздовжньому пучку *ftl*, у текто-спінальному шляху *fts* і пірамідному тракті *PY* (рис. 1, 2). Частина нижніх холінергічних волокон прямують по ретикулоспінальному шляху (*frs*) у спинний мозок від ядер ретикулярної формації довгастого мозку.

Висновки

1. Більшість ядер довгастого мозку кішки на рівні писального пера мають холінергічні нейрони. Максимальний процент холінергічних нейронів від загальної кількості нейронів кожного ядра — у дорсальному, руховому ядрі блукаючого нерва і в ядрі під'язикового нерва; менша кількість — у клиновидних ядрах, ядрах ніжного пучка, ретикулярній формації, поодинокі холінергічні нейрони — у солітарному ядрі.

2. Дендрити холінергічних нейронів утворюють нейропіль власних і сусідніх ядер.

3. Аксони холінергічних нейронів утворюють зв'язки між ядрами довгастого мозку, входять до складу корінців черепномозкових нервів і до складу низхідних провідних шляхів.

4. До складу провідних шляхів, що пересікають довгастий мозок у різних напрямках, входить невелика кількість холінергічних волокон.

5. Холінергічні аференти вступають у ядра довгастого мозку і утворюють аксосоматичні контакти на холінергічних і нехолінергічних нейронах, аксодендритичні — у нейропілі і на сателітарній глії.

6. Глія, яка містить АХЕ, трапляється на холінергічних і нехолінергічних нейронах.

Література

1. Андрианов О. С., Меринг Т. А.— Атлас мозга собаки, М., 1959.
2. Бородин Ю. З.— Фізіол. журн. АН УРСР, 1972, 2, 259.
3. Райгородская Т. Г.— В сб.: Матер. I Всес. симпоз. по центр. регуляц. кровообр., Л., 1970, 83.
4. Berman A.— The Brain Stem of Cat. A Cytoarchitectonic Atlas with Stereotaxic Coordinates, The University of Wisconsin, 1968.
5. Lawn A.— J. Compar. Neurol., 1966, 127, 2, 1, 307.
6. Papp M., Borsik J.— J. Neurochem., 1966, 913, 6, 697.
7. Papp M.— Acta morph. Acad. Sci. Hung., 1968, 16, 375.

Надійшла до редакції
25.XII 1972 г.

LOCALIZATION TOPOGRAPHY OF CHOLINERGIC STRUCTURES IN THE CAT MEDULLA OBLONGATA

N. N. Foya, Yu. Z. Borodin

Laboratory of Nervous System Morphology, the A. A. Bogomoletz Institute of Physiology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev

Summary

True acetyl cholinesterase (ACE) is found in the neurons of satellitary glia and neuropil of all nuclear formations in the cat medulla oblongata. The intensity of the ACE reaction varies from the maximal (++++) to the trace (+) one. By a degree of the ACE reaction intensity the structures of the medulla oblongata may be distributed as follows. The most intensive reaction of ACE was in the neurons and their satellitary glia of the dorsal, motor nuclei of the vagus nerve and the nucleus of the hypoglossal one. The intensive reaction of ACE was observed in the neuropil of the vagus nerve dorsal nucleus and the nucleus of the hypoglossal nerve. The intensive reaction of ACE is typical of terminals detected on the neurons and in the neuropil of all the nuclei in the medulla oblongata. The medium intensity of the ACE intensity is found in nuclei of the gracilis and cuneate fasciculi in the sensitive nucleus of the trigeminal nerve, in the reticular nuclei and in the olivary ones. However, in each of these nuclei there are found structures having the maximal, medium, weak and trace reaction of ACE. The nuclei of the solitary tract as well as a part of the axons forming the radicles of the cranial nerves and axons, involved into the composition of the descending tracts, have a weak reaction of ACE. Dendrites and axons of the cholinergic neurons form connections between the nuclei of medulla oblongata. Glia containing ACE is detected on the cholinergic and non-cholinergic neurons.