

УДК 611.818.577.15.01

Л. Ф. Бурчинська, Л. М. Коваль

МОНОАМІНЕРГІЧНІ СТРУКТУРИ РЕТИКУЛЯРНОЇ ФОРМАЦІЇ РОМБОВИДНОГО МОЗКУ КІШКИ

Відомості про розподіл моноамінів у ретикулярній формації (РФ) досить нечисленні, хоча питання про локалізацію моноамінергічних нейронів та шляхів у центральній нервовій системі ссавців взагалі широко вивчалось. Слід відзначити, що основна маса цих праць виконана на щурах, тоді як найбільш поширений об'єкт нейрофізіологічних експериментів — кішка досліджена мало. Дані літератури щодо РФ суперечливі. Так, в РФ ромбовидного мозку щурів, морських свинок, мавп та людини [6, 10, 15, 21] описані дві групи норадренергічних нейронів: в ділянці латерального ядра довгастого мозку та в латеральній частині РФ на рівні каудальної третини сірої речовини моста. У кішок виявлена [22] тільки одна з цих груп — локалізована в ділянці моста. Навіть при вивченні тварин одного виду одержані неоднакові дані. Частина авторів [19, 20] виявляла у кішок катехоламінергічні волокна в ретикулярних ядрах довгастого мозку та моста, інші дослідники [25, 26] ясно бачили їх у котенят, але не знаходили у дорослих тварин. Наведені обставини були причиною для проведення цього дослідження.

Методика досліджень

Для виявлення моноамінів застосовували гістохімічний люмінесцентний метод Фалька — Хілларпа [13, 14]. Для перевірки специфічності світіння використовували попереднє інтраперитонеальне введення тваринам резерпіну або інгібітору моноаміноксидази — іпразиду. Препарати фронтальних зрізів стовбура мозку вивчали з допомогою люмінесцентного мікроскопа ЛМ-2 та набору світлофільтрів: ФС-1, СС-15, ЖС-18, ЖС-19.

Додатково проводили гістохімічну реакцію Гленнера [16] на моноаміноксидазу (МАО). Оскільки МАО є ферментом внутріклітинного розщеплення моноамінів [18], її присутність маркує моноамінергічні структури. Ми вважаємо, що ця реакція є добрим доповненням для вивчення моноамінів, оскільки порівняно з методом Фалька вона більш проста у використанні і дає стабільне забарвлення. Це дозволяє досліджувати препарати тривалий час. Реакцію проводили на фронтальних та сагітальних свіжозаморожених зрізах товщиною 25 мкм. Час інкубації становив 1,5—2 год. Для контролю використовували зрізи після інкубації їх у середовищі, позбавленому субстрату, чи в повноцінному середовищі після попередньої інактивації ферменту тепловою обробкою чи специфічним інгібітором МАО — іпразидом.

Вивчали ядра ретикулярної формації ромбовидного мозку дорослих інтактних кішок (за винятком ядер шва). Користувалися атласами мозку кішок [7, 23, 27]. Ретикулярні ядра позначали за термінологією Бродала [8]. Подібно іншим авторам, які вивчали розподіл моноамінів у центральній нервовій системі ссавців, ми зберегли номенклатуру моноамінергічних груп, вперше запропоновану [10] для мозку щурів.

Результати досліджень

З допомогою методу Фалька — Хілларпа на моноаміни та реакції Гленнера на МАО виявлено, що у досліджуваних ядрах РФ дорослих кішок є моноамінергічні (МА) нейрони, але вони становлять лише незначну частину ретикулярних нейронів ромбовидного мозку. Грубе порівняння загального нейронного складу ретикулярних ядер ромбовидно-

го мозку кішки (в порівнянні з мозком людини) виявлених моноамінергічних нейронів навести орієнтовну картину. Виявлені норадренергічні нейрони при застосуванні методу Фалька — Хілларпа світіння. При цьому нейрони люмінесцюють зеленуватим світлом амінергічних нейронів. Виявляється в перикарионі. Коли світяться відростки. Однак часто відростки клітини мають овальну форму (рис. 1, а, б). Інтересно, що може бути підтвердження інгібітору МАО, клітин, посилюється. Можна спостерігати крім того люмінесцююче периферію.

Використання реакції Гленнера на МАО-вмісних нейронів.

Продукти реакції Гленнера на МАО-вмісних нейронів (рис. 2, а, б). Іноді можна побачити відстані. В частині ядрах на брилках.

Отже, визначають групи — норадренергічні нейрони.

Норадренергічні нейрони в РФ та взаємовідношення в ядрах; 2) групи; 3) дендритні гілки.

1. Поодинокі НА-нейрони у всіх досліджуваних частині РФ люмінесцентні.

Це переважно дрібні та заокругленої форми, рідше розташовані в середній частині.

2. Виявлено дві групи нейронів в ядрах моста (аналогічно групам у ядрах довгастого мозку).

Для першої групи нейронів, які утворюють 3—7—12 клітин (рис. 1, а, б; 2, а, б).

на МАО (рис. 2, а). Виявлено дві групи нейронів в ядрах моста (аналогічно групам у ядрах довгастого мозку).

Для першої групи нейронів, які утворюють 3—7—12 клітин (рис. 1, а, б; 2, а, б).

на МАО (рис. 2, а). Виявлено дві групи нейронів в ядрах моста (аналогічно групам у ядрах довгастого мозку).

Для першої групи нейронів, які утворюють 3—7—12 клітин (рис. 1, а, б; 2, а, б).

на МАО (рис. 2, а). Виявлено дві групи нейронів в ядрах моста (аналогічно групам у ядрах довгастого мозку).

Для першої групи нейронів, які утворюють 3—7—12 клітин (рис. 1, а, б; 2, а, б).

на МАО (рис. 2, а). Виявлено дві групи нейронів в ядрах моста (аналогічно групам у ядрах довгастого мозку).

Для першої групи нейронів, які утворюють 3—7—12 клітин (рис. 1, а, б; 2, а, б).

на МАО (рис. 2, а). Виявлено дві групи нейронів в ядрах моста (аналогічно групам у ядрах довгастого мозку).

Для першої групи нейронів, які утворюють 3—7—12 клітин (рис. 1, а, б; 2, а, б).

на МАО (рис. 2, а). Виявлено дві групи нейронів в ядрах моста (аналогічно групам у ядрах довгастого мозку).

М. Коваль

РЕТИКУЛЯРНОЇ ФОРМАЦІЇ
У КІШКИ

ретикулярній формації (РФ) ізацію моноамінергічних нейронів ссавців взагалі широко аса цих праць виконана на нейрофізіологічних експериментів щодо РФ суперечливих свинків, мавп та людинадренергічних нейронів: в діста в латеральній частині РФни моста. У кішок виявлена а в ділянці моста. Навіть при однакові дані. Частина автоергічні волокна в ретикулярдослідники [25, 26] ясно балих тварин. Наведені обстадослідження.

еня

тохімічний люмінесцентний методіфінності світіння використовувализерпину або інгібітору моноаміновбура мозку вивчали з допомогоюіофільтрів: ФС-1, СС-15, ЖС-18,

еннера [16] на моноаміноксидазуо розщеплення моноамінів [18], їївважаємо, що ця реакція є добримрівняно з методом Фалька воналення. Це дозволяє досліджуватиронтальних та сагітальних свіжостановив 1,5—2 год. Для контролювищі, позбавленому субстрату, чизації ферменту тепловою обробкою

ного мозку дорослих інтактних кіми мозку кішок [7, 23, 27]. Ретин[8]. Подібно іншим авторам, яківій системі ссавців, ми збереглионовану [10] для мозку шурів.

еня

па на моноаміни та реакціїуванних ядрах РФ дорослихе вони становлять лише неібовидного мозку. Грубе поикулярних ядер ромбовидно-

го мозку кішки (в препаратах, забарвлених за методом Ніссля) з кількістю виявлених моноамінергічних ретикулярних нейронів дає змогу навести орієнтовну кількість моноамінергічних нейронів — близько 1%. Виявлені норадренергічні (НЕ) та серотонінергічні (СтЕ) нейрони, які при застосуванні методу Фалька — Хілларпа розрізняються кольором світіння. При цьому методі структури, що містять норадреналін (НА), люмінесціюють зеленим, а серотонін (Ст) — жовтим кольором. В моноамінергічних нейронах дифузна зелена чи жовта люмінесценція завжди виявляється в перикаріоні та іноді — в початкових частинах відростків. Коли світяться відростки, ми бачимо нейрони мультиполярної форми. Однак часто відростки нейронів не виявляються і тоді люмінесціюючі клітини мають овальну, веретеноподібну, трикутну чи багатокутну форму (рис. 1, а, б). Інтенсивність люмінесценції варіює від клітини до клітини, що може бути пов'язано з їх функціональним станом. Після введення інгібітору МАО світіння перикаріонів та відростків, особливо СтЕ клітин, посилюється. Ядро клітини не люмінесціює. В деяких випадках можна спостерігати концентрацію моноамінів навколо ядра — інтенсивно люмінесціююче перинуклеарне кільце.

Використання реакції на МАО дозволяє виявити збіг у локалізації МАО-вмісних нейронів та люмінесціюючих моноамінергічних нейронів.

Продукти реакції на МАО — бузковий пиловидний осад та темносині гранули диформазану виявляються в перикаріоні та відростках (рис. 2, а, б). Іноді можна було прослідкувати відростки клітин на значній відстані. В частині нейронів позитивна реакція на МАО відзначається у ядрах на брилках гетерохроматину.

Отже, визначаються два типи моноамінергічних ретикулярних нейронів — норадренергічні та серотонінергічні.

Норадренергічні нейрони залежно від особливостей їх розподілу в РФ та взаємовідношень розподіляються на: 1) поодинокі нейрони, розсіяні в ядрах; 2) нейрони, які зібрані в закономірно локалізовані групи; 3) дендритні гломерулярні комплекси.

1. Поодинокі НА-вмісні нейрони в незначній кількості траплялись у всіх досліджуваних ядрах, за винятком парамедіанного. В латеральній частині РФ люмінесціюючих клітин було більше, ніж у медіальній. Це переважно дрібні та середнього розміру нервові клітини овальної та заокругленої форми, рідше — відростчасті.

2. Виявлено дві групи НЕ нейронів: в латеральному ядрі довгастого мозку (аналогічно групі А-1 у шурів за [10]), та в каудальному — оральному ядрі моста (аналогічно групі А-7).

Для першої групи характерно нерівномірно-гніздовий розподіл НЕ нейронів, які утворювали на протязі ядра скупчення різного розміру, з 3—7—12 клітин (рис. 1, а). Така ж картина спостерігається при реакції на МАО (рис. 2, а). У 27 серійних ступінчастих зрізах латерального ядра (кожний сьомий 25 мкм зріз) ми налічували в середньому 54—60 МАО-позитивних клітин. Вони займають переважно периферію ядра і рідше розташовані в середині його. Більшу масу групи складають маленькі та середнього розміру клітини овальної чи відростчастої форми (рис. 1, а, б; 2, а, б). Великі клітини поодинокі. Відростки більшої частини нейронів прямують у бік вентральної поверхні мозку до скупчення поперек чи косо зрізаних люмінесціюючих волокон низхідного бульбоспинального НЕ шляху. Відростки інших нейронів прямують дорсо-медіально до РФ.

Нейропіль групи густіший у порівнянні з іншим нейропілем ядра, оскільки він утворюється відростками НЕ клітин групи та захожими моноамінергічними термінальними волокнами, які тут закінчуються.

Моноамінергічні структури

Друга група неіро-
ного-опарного ретику-
coeruleus, в *n. subcoer-*
пних клітин іноді прост-
прямують до ділянки І
травного висхідного І
добре виражений та в
В медіальній Рф

даються з трьох — п'я піднімаються дорсо-ла Можливо, це комплекс 3. Крім закономір

групки, які складаються з квітин, дендритів і мерути. Ми виявляємо лярних ядрах. Лікавою холінергічних дендритів ної природи.

Як показано в даній статті, в Україні, незважаючи на те, що в країні не виключено існування медіаторної практики, є законодавчою встановленою імперативною вимогою, щоб медіатор не був адвокатом, а це означає, що в Україні неможливо існування медіаторів-адвокатів. Крім того, в Україні неможливо існування медіаторів-психологів, оскільки в Україні не існує спеціального законодавства, яке б регулювало діяльність психологів. Таким чином, в Україні неможливо існування медіаторів-психологів, оскільки в Україні не існує спеціального законодавства, яке б регулювало діяльність психологів. Таким чином, в Україні неможливо існування медіаторів-психологів, оскільки в Україні не існує спеціального законодавства, яке б регулювало діяльність психологів.

скупчення, як НА ней- гіантоклітинного дря- локалізованим нейрона рідше — великі, їх відр-

Застосування інте-
значній відстані, аж до
но від нижніх олів, ви-
рек зрізані волокна не
поодинокі нервові клі-
тинисленні серотоніна
ділях РФ.

Отже, складється

Влияние температуры на скорость реакции

тють з тілами та відір-
кі. Максимум реакції
зитетах, тоді як інтерно-
пієро і ледве помітні (1)
тілки ряд яскраво ви-
принни важко встанови-

крім розсіяних варикозних
них пучків варикозних
4 до 8 μm) НЕ волок
гладких волокон серед

Рис. 1. Локалізація моноамінів у РФ ромбовидного мозку кішки. а — група домінуючих НЕ нейронів у дорсальному ретикулярному ядрі; б) ок. 20, ок. 3; в — НЕ ретикулярний нейрон групи *pavida suspecta*; г) ок. 6, ок. 5; — помієнення НЕ терміналей навколо негімонізуючого ретикулярного нейрона платоколітинно-го ядра достового мозку. Імерс. зб. 06, 90, ок. 5; — помієнення СГ-вісім клітин незалежно природи на тіліні ретикулярного нейрона, в якому немає моноамінів. Контрасти ретиклулене зб. про моста. Імерс. зб. 06, 90, ок. 5.

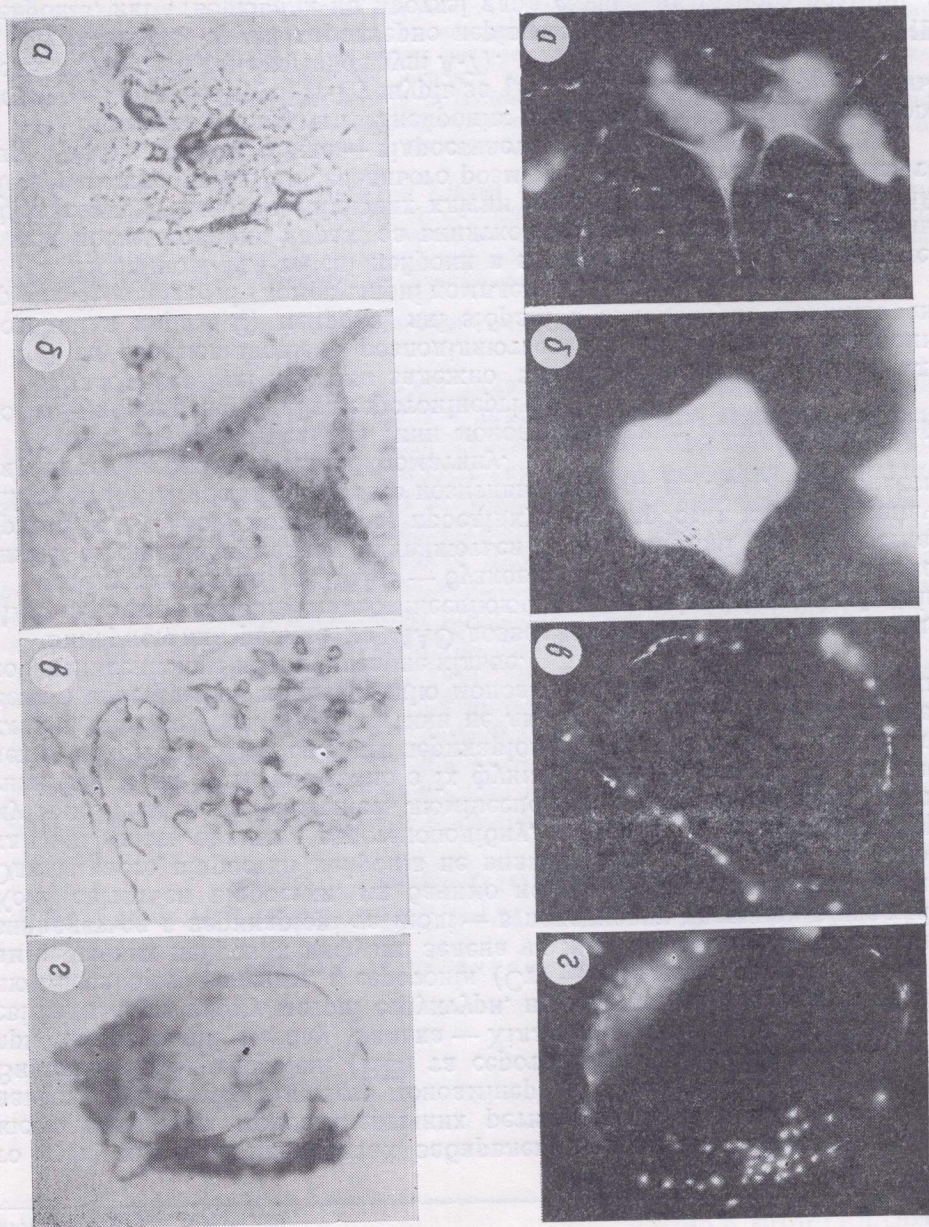


Рис. 2. Локалізація MAO у роговидного мозку кішки.

Друга група нейронів розташована в латеральній ділянці каудального-орального ретикулярних ядер моста, вентро-латерально від *locus coeruleus*, в *p. subcoeruleus* (аналогічно групі А-7 у щурів). Вона має пухко розташовані маленькі та середнього розміру клітини. Відростки цих клітин іноді простежуються в медіальну РФ, де вони губляться чи прямують до ділянки, в якій знаходяться поперек зрізані волокна вентрального висхідного НЕ шляху. Нейропіль цієї групи, як і попередньої, добре виражений та виділяється серед іншого нейропілью.

В медіальній РФ зрідка трапляються маленькі скупчення, які складаються з трьох — п'яти нервових клітин. Їх відростки єдиним жмутом піднімаються дорсо-латерально у напрямку ядра солітарного тракту. Можливо, це комплекси нейронів, об'єднані єдиною функцією.

3. Крім закономірно локалізованих груп НЕ нейронів виявляються групки, які складаються з трьох — п'яти маленьких та середнього розміру клітин, дендрити яких переплітаються. Це так звані дендритні гломерули. Ми виявляємо їх у латеральному та дрібноклітинному ретикулярних ядрах. Цікаво, що при застосуванні реакції на АХЕ [1], крім холінергічних дендритних гломерул, виявлялись гломерули нехолінергічної природи.

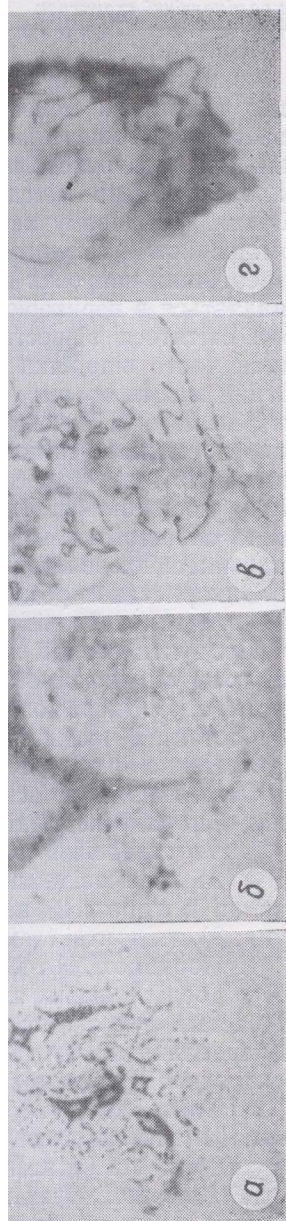
Як показано в даному дослідженні, вони можуть бути норадренергічними, але не виключена можливість існування дендритних гломерул іншої медіаторної природи. Наявність гломерулярних комплексів, очевидно, є закономірною для діяльності цих ядер; значна кількість їх виявлена імпрегнаційним методом Гольджі [31].

Серотонінергічні нейрони не утворюють такого чіткого локального скупчення, як НА нейрони. Вони розсіяні у вентро-латеральній частині гігантоклітинного ядра довгастого мозку та відповідають аналогічно локалізованим нейронам групи Б-3 щурів. Клітини середнього розміру, рідше — великі, їх відростки орієнтовані в медіо-латеральному напрямку.

Застосування інгібітору МАО дозволяє простежити відростки на значній відстані, аж до самої вентральної поверхні мозку. Тут, латерально від нижніх олів, виявляються жовті люмінесцюючі крапки — поперек зрізані волокна низхідного СтЕ шляху. Деякі СтЕ нейрони надсилають відростки в медіальну ретикулярну формацію, де трапляються поодинокі нервові клітини, обплетені серотонін-вмісними терміналами. Нечисленні серотонінвмісні нервові клітини розсіяні у медіальних відділах РФ.

Отже, складається враження, що в цілому латеральна ретикулярна формація багатша моноамінергічними нейронами, ніж медіальна.

Нейропіль досліджуваних ядер при застосуванні реакцій на моноаміни та МАО досить розріджений у порівнянні з нейропілем, який виявляється методами імпрегнації. Це пов'язано з тим, що нейропіль ретикулярних ядер значною мірою утворений могутніми відростками ретикулярних нейронів, які при даній реакції не виявляються (за винятком 1% клітин), а моноамінергічні волокна, що прямують до РФ і контактують з тілами та відростками клітин, порівняно нечисленні і дуже тонкі. Максимум реакцій у цих волокнах спостерігається тільки у варикозитетах, тоді як інтернодальні ділянки відзначаються мінімальною реакцією і ледве помітні (рис. 1, в; 2, в). Тому частіше можна було бачити тільки ряд яскраво висвічуючих чи забарвлених варикозитетів. З цієї причини важко встановити походження таких волокон. В нейропіль РФ крім розсіяних варикозних волокон спостерігали фрагменти нечисленних пучків варикозних (діаметром 1—2 мкм) та гладких (діаметром від 4 до 8 мкм) НЕ волокон, які йдуть у різних напрямках. Зокрема, пучки гладких волокон середньої товщини (6—8 мкм) йдуть горизонтально і



а — група МАО-вмісних нейронів латерального ретикулярного ядра, об. 10, ок. 6; б — позитивна реакція на МАО у перикаріоні та відростках ретикулярного нейрона *locus subcoeruleus* об. 40, ок. 6; в — інтенсивна реакція МАО в терміналях, які обплітають поверхню ретикулярного нейрона, що не містить моноамінів. Імерс. зб. об. 100, ок. 5; 2 — кілька маленьких зірчастих клітин невідомої природи з інтенсивною реакцією на МАО в перикаріоні та відростках (стрілки на поверхні МАО-негативного нейрона). Імерс. зб. об. 100, ок. 5. Всі мікрофото на рис. 1 та 2 збільшені при друкуванні.

пересікають вентральну частину латерального ядра. Виявляються також окремі поперек чи косо зрізані НЕ і СтЕ аксони чи їх скупчення. Тонкі варикозні НА терміналі утворюють «синапси на протязі» з відростками та тілами багатьох ретикулярних нейронів (в яких є чи нема моноамінів, рис. 1, в; 2, в), тоді як СтЕ терміналей значно менше і вони, в основному, обплітають нелюмінесціюючі нейрони. Отже, багато ретикулярних нейронів чутливі до впливу моноамінів, тобто мають аміноцептивні властивості. Крім того, ми бачили нейрони, на яких не було Ст, НА та МАО-вмісних терміналей. Таких нейронів значно більше в РФ моста, ніж у РФ довгастого мозку. Це свідчить про нерівномірний розподіл МА терміналей у РФ ромбовидного мозку кішки.

Клітини невідомої природи. В препаратах, обслідуваних на МАО та моноаміни, виявляються дрібні (10—15 мкм) зірчастої форми клітини з довгими варикозними відростками, які обплітають нервову клітину густою сіткою. На тілі одного нейрона може бути від трьох до п'яти таких клітин. Інтенсивна реакція на МАО визначається в перикаріоні та відростках з максимумом активності ферменту у варикозитетах (рис. 2, г). При обробці тканини мозку за методом Фалька в перикаріоні виявляються гранули, які люмінесціюють яскраво-жовтим кольором, характерним для серотоніну (рис. 1, г). Люмінесціюючі гранули поширюються також у відростки, накопичуючись у варикозитетах та позначаючи таким чином хід відростків. Такі МАО і Ст-вмісні клітини виявляються на ретикулярних нейронах різних ядер, але найбільше їх у латеральному ядрі. Відзначено, що найчастіше вони локалізуються на нейронах, які не містять моноамінів. Природа цих клітин нам не ясна, але розмірами та структурою вони відрізняються від сателітарної глії. Подібні клітини ми бачили на нейронах гіпокампа [2].

Обговорення результатів досліджень

В РФ відомі три функціонально різні групи нейронів: ретикуло-мозочкові, ретикуло-спінальні та нейрони з висхідними проекціями. Однак досі повністю не встановлена медіаторна специфікація нейронів кожної з цих груп. В гістохімічних перепаратах це пов'язано з труднощами визначення ходу аксонів, що залежить від низької концентрації в них медіаторів та ферментів їх метаболізму. Більш результативним виявилось поєднання оперативного втручання з гістохімічною технікою та жививанням фармакологічних речовин, які впливають на метаболізм медіаторів. Подібні дослідження були проведені заради виявлення джерела МА волокон спинного мозку та вищерозташованих структур центральної нервової системи [4, 9, 11, 12, 17]. Було встановлено, що більшість НЕ терміналей в сірій речовині спинного мозку шурів починається від клітин групи А-1, яка розташована в довгастому мозку. Дальстрём і Фукс [10] та інші автори виявляли НА-вмісні клітини цієї групи навколо латерального ядра. Виявлені нами НЕ нейрони розташовані не тільки по периферії ядра, але також і в середині його. Вивчаючи опис Дальстрёмом та Фуксом, складається враження, що клітини групи А-1 не мають відношення до самого ядра, а тільки прилягають або оточують його. Ми гадаємо, що найімовірніше, ці нейрони належать до латерального ядра, але відрізняються своїми зв'язками та функцією від інших його клітин. Нам вдалося простежити, що відростки більшої частини нейронів групи А-1 прямують вентрально та концентруються в ділянці довгастого мозку, де локалізований низхідний бульбо-спінальний НЕ шлях [21]. Раніше нейрогістологічними методами було встановлено, що серед нейронів латерального ядра, переважну кількість яких складають

ретикуло-мозочкові нейрони [2, 24]. Все це дозволяє припустити, що в ядрі кішки НЕ нейрони є ретикулярними. Це розташована більшість клітин довгастого мозку, в тому числі і в ядрах моста [8, 24]), мостових клітин, а у латеральному ядрі довгастого мозку, дозволяє зробити висновок, що в спінних нейронів повинна вироблятися біологічно активні речовини.

1. На холінергічну систему довгастого мозку може впливати НА, які спускаються в спинний мозок.

2. Популяції гліцину та ГАМК вдалося виявити методом пофарбовування цинку і γ-аміномасляної кислоти на електрофізіологічно ідентифікованих нейронах [29], але численність популяцій не встановлено.

3. До складу ретикуло-мозочкових нейронів. В наших дослідженнях було простежити аксон в бік розташування низхідних шведських авторів [9—12, 17] серотонінергічних ретикуло-мозочкових нейронів ядер шва (*n. rap.*).

Отже, для групи ретикуло-мозочкових нейронів характерна різноманітність: їх вплив на інші системи вивчається за допомогою: НА, С, ГАМК, тилхоліну.

Щодо ретикулярних нейронів цієї численної групи також можна сказати, що гістохімічними методами нейрони моноамінергічних груп моста шурів беруть участь у цьому, ми гадаємо, що відростки яких орієнтовані в медіальній РФ довгастого мозку, в ядрі солітарного тракту, по висхідному НЕ шляху [30], можуть бути висхідними проекціями. Це відношення нейронів цієї групи до висхідного НЕ шляху, ми вивчаємо на прикладі А-7.

Група ретикуло-мозочкових нейронів локалізуються у трьох ретикулярних ядрах мозку та у ретикулярному ядрі довгастого мозку. Ці нейрони зв'язані з мозочком та висхідними проекціями [8, 24]. У наших препаратах у латеральному ядрі довгастого мозку ретикуло-спінальні нейрони та НА-вмісні нервові клітини, які розташовані в латеральному ядрі, вдалося, трапляються у ретикулярних ядрах.

ядра. Виявляються також не чи їх скупчення. Тонкі «протязі» з відростками яких є чи нема моноамінергічно менше і вони, в основі. Отже, багато ретикуло-мозочкові мають аміноцетив- на яких не було Ст, НА значно більше в РФ моста, рівномірний розподіл МА

обслідуваних на МАО та зірчастої форми клітини літають нервову клітину від трьох до п'яти та- ачається в перикаріоні та менту у варикозитетах дом Фалька в перикаріоні скраво-жовтим кольором, несціуючі гранули поши- варикозитетах та позна- і Ст-вмісні клітини вияв- р, але найбільше їх у ла- вони локалізуються на цих клітин нам не ясна, гься від сателітарної глії. ампа [2].

ліджень

групи нейронів: ретикуло- висхідними проекціями. Од- а специфікація нейронів ах це пов'язано з труд- від низької концентрації ту. Більш результативним з гістохімічною технікою впливають на метаболізм ені заради виявлення дже- вташованих структур цен- уло встановлено, що біль- о мозку шурів починається атому мозку. Дальстрьом ні клітини цієї групи нав- нейрони розташовані не дині його. Вивчаючи опис що клітини групи А-1 не прилягають або оточують ни належать до латераль- ма та функцією від інших відростки більшої частини концентруються в ділянці й бульбо-спінальний НЕ ами було встановлено, що кількість яких складають

ретикуло-мозочкові нейрони, є набагато ретикуло-спінальних нейронів [2, 24]. Все це дозволяє припустити, що виявлені нами у латеральному ядрі кішки НЕ нейрони є ретикуло-спінальними. Той факт, що у ядрах, де розташована більшість ретикуло-спінальних нейронів (гігантоклітинне ядро довгастого мозку, медіальні ділянки каудального та орального ядер моста [8, 24]), ми бачимо лише поодинокі НА-вмісні нервові клітини, а у латеральному ядрі виявляється нечисленна група НЕ клітин, дозволяє зробити висновок, що тільки невелика частина ретикуло-спінальних нейронів норадренергічної природи. Решта ретикуло-спінальних нейронів повинна виробляти та використовувати як медіатор інші біологічно активні речовини.

1. На холінергічну природу деяких ретикуло-спінальних нейронів довгастого мозку може вказувати виявлення їх АХЕ-вмісних аксонів, які спускаються в спинний мозок [3].

2. Популяції гліцин- та гамма-амінергічних гальмівних нейронів вдалося виявити методом поєднання мікроянофоретичної аплікації гліцину і γ -аміномасляної кислоти (ГАМК) та їх специфічних антагоністів на електрофізіологічно ідентифіковані ретикуло-спінальні нейрони [28, 29], але численність популяцій невідома.

3. До складу ретикуло-спінальних нейронів входять серотонінергічні нейрони. В наших дослідах при попередньому введенні іпразиду можна було простежити аксони деяких нейронів групи Б-3, спрямовані в бік розташування низхідного СтЕ шляху, що узгоджується з даними шведських авторів [9—12, 17]. Вони крім цього показали, що більшість серотонінергічних ретикуло-спінальних нейронів починаються переважно від нейронів ядер шва (*n. raphe obscurus*, *n. raphe pallidus*).

Отже, для групи ретикуло-спінальних нейронів характерна медіаторна різномірність: їх вплив на нейрони спинного мозку може здійснюватися за допомогою: НА, Ст, гліцину, ГАМК, а також, можливо, ацетилхоліну.

Щодо ретикулярних нейронів з висхідними проекціями, то серед цієї численної групи також дуже мало нейронів НЕ природи. Експериментально біогістохімічними дослідженнями [4, 5] було доведено, що нейрони моноамінергічних груп А-1, А-2, А-5, А-6, А-7 довгастого мозку та моста шурів беруть участь в утворенні висхідної НЕ системи. Виходячи з цього, ми гадаємо, що виявлені нами у кішки нейрони групи А-1, відростки яких орієнтовані дорсо-медіально, а також скупчення НЕ клітин в медіальній РФ довгастого мозку з відростками, спрямованими до ядра солітарного тракту, поблизу якого локалізується вентральний висхідний НЕ шлях [30], можуть бути НЕ ретикулярними нейронами з висхідними проекціями. Це відноситься також до групи А-7 моста: частина нейронів цієї групи посилає відростки в ділянку розташування вентрального висхідного НЕ шляху, що локалізований вентро-медіально від групи А-7.

Група ретикуло-мозочкових нейронів складається з нейронів, які локалізуються у трьох ретикулярних ядрах: латеральному, парамедіальному та у ретикулярному ядрі покривки моста. Експериментально-морфологічними дослідженнями [8, 24] було доведено, що в цих ядрах майже всі нейрони зв'язані з мозочком. Виняток становить латеральне ядро, в якому знайдені нечисленні ретикуло-спінальні нейрони та нейрони з висхідними проекціями [8, 24] норадренергічної природи [4, 9, 11, 12, 17]. У наших препаратах у латеральному ядрі також визначаються НЕ ретикуло-спінальні нейрони та НЕ нейрони з висхідними проекціями. Поодинокі НА-вмісні нервові клітини, хід відростків яких прослідкувати не вдалося, трапляються у ретикулярному ядрі покривки моста, але не

виявляються у парамедіанному ядрі. В попередніх дослідях [1] нами було показано, що $1/3-1/2$ частина нервових клітин згаданих ядер дає інтенсивну реакцію на АХЕ-фермент розщеплення ацетилхоліну, тобто може бути холінергічної природи. Наведені дані свідчать про те, що медіаторна характеристика основної маси ретикуло-мозочкових нейронів невідома.

При обстеженні ретикулярної формації ми звернули увагу на те, що її латеральні ділянки (дрібноклітинне ядро) містять багато розсіяних НЕ нейронів. З нейрогістологічних праць [8, 24] відомо, що нейрони дрібноклітинного ядра є «асоціативними» і посилають свої аксони до «еферентних» нейронів медіальної РФ, тому виявлені нами в латеральних ділянках НЕ нейрони можуть бути асоціативними, а їх аксони — складати частину НЕ волокон в медіальній РФ.

Отже, на основі літературних та власних даних можна вважати, що НЕ ретикулярні нейрони ромбовидного мозку кішки встановлюють зв'язки з вище та нижчезрештованими структурами мозку, а також забезпечують взаємодію ретикулярних нейронів, локалізованих у різних ядрах і на різних рівнях РФ; значна кількість ретикулярних нейронів у відношенні медіаторної спеціалізації залишається неідентифікованою.

Порівняння локалізації НЕ і СтЕ груп у різних тварин (щурів, морських свинок, кішок, собак, мавп) та людини показує, що основні клітинні групи зберігаються у всіх, дещо варіюючи в розміщенні та розмірах. Виняток становить група А-1, яка деякими авторами [22], на відміну від нас, не була виявлена у кішок. Це дивно, оскільки встановлено [4, 5, 9, 11, 12, 17], що у інших тварин вона забезпечує НЕ терміналами значну кількість нейронів спинного мозку, а також бере участь в утворенні висхідного НЕ шляху.

Про походження моноамінергічних терміналей, які виявляються в РФ, відомо дуже мало. У дорослих тварин концентрація моноамінів у нетермінальній частині аксонів низька. Максимальна люмінесценція та активність МАО відзначається тільки у варикозитетах терміналей, тоді як інтернодальні ділянки характеризуються мінімальною реакцією і ледве помітні. Тому ми не змогли визначити джерела моноамінергічних терміналей, які закінчуються на ретикулярних нейронах. Це вдалося прослідкувати [19, 20] на молодих тваринах, оскільки у них аксони світяться яскравіше і на всьому протязі. Завдяки цьому при обстеженні мозку котенят згаданим авторам [19, 20] вдавалось бачити люмінесціюючі катехоламінергічні волокна, які виходили з *locus coeruleus* (група А-6) в каудальне ядро моста та колатералі аксонів клітин групи А-6 та А-7 (*n. subcoeruleus*), направлені в довгастий та спинний мозок. Виявлені колатералі аксонів НЕ ретикулярних нейронів групи А-8 середнього мозку, які спускаються в ретикулярну формацію моста. Однак, навіть на молодих тваринах не вдалось одержати повне уявлення щодо термінальної системи цих волокон.

Що стосується серотонінергічних терміналей, то їх особливо важко спостерігати через те, що вони надзвичайно тонкі і чутливі до ультрафіолетових променів, під впливом яких дуже швидко втрачають світіння. Тому нам, як і іншим авторам, не вдалось виявити джерела СтЕ терміналей в РФ.

Висновки

1. Серед ретикулярних нейронів ромбовидного мозку дорослих кішок дуже мало нейронів моноамінергічної природи (приблизно 1%). Виявлено дві групи норадренергічних нейронів: у латеральному ретику-

лярному ядрі довгастого ядра мозку проекціями. Скупчення латеральних частин ретикулярних ядер ноки норадренергічні.

2. Значна частка моноамінів обплетеноцептивні властивості.

3. На ретикулярній невідомої природи,

1. Бурчинська Л. Ф., лярної формації р... № 4, с. 486—493.
2. Торская И. В., Бур... и моноаминоксида... с. 40—46.
3. Фоя Н. М., Бороди... стому мозку кішки...
4. Andén N.-E., Dahlström A., Fuxe K. Neurons from the... p. 44—45.
5. Andén N.-E., Dahlström A., Fuxe K. Monoamine neurons... 1966, 67, N 3—4, p. 3.
6. Battista A., Fuxe K. in monkey.—Experientia... p. 44—45.
7. Berman A. L. The coordinates. The University of Chicago Press, 1975, p. 175.
8. (Brodal A.) Бродаль...
9. Carlsson A., Falck B. the spinal cord.—Acta... p. 348—354.
10. Dahlström A., Fuxe K. in the central nervous system. Brain stem neurons... p. 247, p. 1—36.
11. Dahlström A., Fuxe K. in the central nervous system. Levels of monoamine... p. 247, p. 1—36.
12. Dahlström A., Fuxe K. the terminals of bulbo... Life sci., 1965, N 4, p. 1.
13. Falck B., Hillarp N.-A. compounds condensed... p. 348—354.
14. Falck B., Owman C. for the cellular demonstration... section 2, 1965, N 7, p. 2.
15. Felten D., Lattes A. monkey brain.—Anatomical... p. 591—599.
16. Glenner G. G., Burt... amine oxidase activity... p. 591—599.
17. Hillarp N.-A., Fuxe K. containing dopaminergic... psychopharmacology... University Press, 1965.
18. Iversen L. The uptake... University Press, 1965.
19. Maeda T., Pin C. C. pont chez chaton.—Experientia... p. 591—599.
20. Maeda T., Pin C. C.,

дніх дослідках [1] нами
їтин згаданих ядер дає
ння ацетилхоліну, тобто
свідчать про те, що ме-
ло-мозочкових нейронів

звернули увагу на те,
містять багато розсі-
8, 24] відомо, що нейро-
осилають свої аксони до
явлені нами в латераль-
гивними, а їх аксони —

них можна вважати, що
у кішки встановлюють
рами мозку, а також за-
локалізованих у різних
ретикулярних нейронів у
вся неідентифікованою.
них тварин (щурів, мор-
лазе, що основні клітин-
розміщенні та розмірах.
горами [22], на відміну
їльки встановлено [4, 5,
є НЕ терміналами знач-
бере участь в утворенні

лей, які виявляються в
центрація моноамінів у
альна люмінесценція та
итетах терміналей, тоді
інімальною реакцією і
ерела моноамінергічних
нейронах. Це вдалося
кільки у них аксони сві-
цьому при обстеженні
сь бачити люмінесціюю-
locus coeruleus (група
онів клітин групи А-6 та
а спинний мозок. Вияв-
нів групи А-8 середнього
моста. Однак, навіть на
влення щодо терміналь-

й, то їх особливо важко
і чутливі до ультрафію-
дко втрачають світіння.
ити джерела СтЕ термі-

ого мозку дорослих кі-
проди (приблизно 1%).
у латеральному ретику-

лярному ядрі довгастого мозку та латеральній ділянці орального-кау-
дального ядра моста. Серед них є нейрони з висхідними та низхідними
проекціями. Скупчення серотонінергічних нейронів відзначено у вентро-
латеральній частині гігантоклітинного ядра довгастого мозку. В інших
ретикулярних ядрах, за винятком парамедіанного, траплялись пооди-
нокі норадренергічні та серотонінергічні нейрони.

2. Значна частина ретикулярних нейронів (які містять чи не містять
моноаміни) обплетена моноамінергічними терміналами, тобто має амі-
ноцептивні властивості.

3. На ретикулярних нейронах виявлені дрібні відростчасті клітини
невідомої природи, які містять серотонін та моноаміноксидазу.

Література

1. Бурчинська Л. Ф., Коваль Л. М. Локалізація ацетилхолінестерази в ядрах ретику-
лярної формації ромбовидного мозку кішки.— Фізіол. журн. АН УРСР, 1975, 21,
№ 4, с. 486—493.
2. Торская И. В., Бурчинская Л. Ф., Коротченко В. В. Локализация биогенных аминов
и моноаминоксидазы в гиппокампе кролика.— Нейрофизиология, 1973, 5, № 1,
с. 40—46.
3. Фоя Н. М., Бородин Ю. З. Топография локализации холинергических структур у довга-
стому мозку кішки.— Фізіол. журн. АН УРСР, 1974, 20, № 4, с. 508—516.
4. Andén N.-E., Dahlström A., Fuxe K., Olson L., Ungerstedt U. Ascending noradrenaline
neurons from the pons and the medulla oblongata.— Experientia, 1966, 22, N 1,
p. 44—45.
5. Andén N.-E., Dahlström A., Fuxe K., Larsson K., Olson L., Ungerstedt U. Ascending
monoamine neurons to the telencephalon and diencephalon.— Acta physiol. scand.,
1966, 67, N 3—4, p. 313—326.
6. Battista A., Fuxe K., Goldstein M., Ogawa M. Mapping of central monoamine neurons
in monkey.— Experientia, 1972, 28, N 6, p. 688—690.
7. Berman A. L. The brain stem of the cat. A cytoarchitectonic atlas with stereotaxic
coordinates. The University of Wisconsin Press, Madison, Milwaukee, London, 1968,
175 p.
8. (Brodal A.) Бродаль А. Ретикулярная формация мозгового ствола. М., 1960, 99 с.
9. Carlsson A., Falck B., Fuxe K., Hillarp N.-A. Cellular localization of monoamines in
the spinal cord.— Acta physiol. scand., 1964, 60, N 1—2, p. 112—119.
10. Dahlström A., Fuxe K. Evidence for the existence of monoamine-containing neurons
in the central nervous system. 1. Demonstration of monoamines in the cell bodies of
brain stem neurons.— Acta physiol. scand., 1964, 62, suppl. 232, p. 1—55.
11. Dahlström A., Fuxe K. Evidence for the existence of monoamine-containing neurons
in the central nervous system. 2. Experimentally induced changes in the intraneuronal
amine levels of bulbospinal neuron systems.— Acta physiol. scand., 1965, 64, suppl.
247, p. 1—36.
12. Dahlström A., Fuxe K., Kernell D., Sedvall G. Reduction of the monoamine stores in
the terminals of bulbospinal neurons following stimulation in the medulla oblongata.—
Life sci., 1965, N 4, p. 1207—1212.
13. Falck B., Hillarp N.-A., Thieme G., Torp A. Fluorescence of catecholamines and related
compounds condensed with formaldehyde.— J. Histochem. Cytochem., 1962, N 10,
p. 348—354.
14. Falck B., Owman Ch. A detailed methodological description of the fluorescent method
for the cellular demonstration of biogenic monoamines.— Acta Universitatis Ludensis,
sectio 2, 1965, N 7, 25 p.
15. Felten D., Laties A., Carpenter M. Monoamine-containing cell bodies in the squirrel
monkey brain.— Am. J. Anat., 1974, 139, N 2, p. 153—165.
16. Glenner G. G., Burtner H. J., Brown G. W. The histochemical demonstration of mono-
amine oxidase activity by tetrazolium salts.— J. Histochem. Cytochem., 1957, N 5,
p. 591—599.
17. Hillarp N.-A., Fuxe K., Dahlström A. Demonstration and mapping of central neurons
containing dopamine, noradrenaline and 5-hydroxytryptamine and their reactions to
psychopharmaca.— Pharmac. Rev., 1966, 18, N 1, p. 727—741.
18. Iversen L. The uptake and storage of noradrenaline in sympathetic nerves. Cambridge
University Press, 1967, 252 p.
19. Maeda T., Pin C. Organisation et projections des systèmes catecholaminergiques du
pont chez chaton.— C. r. Soc. biol., 1971, 165, N 11, p. 2137—2141.
20. Maeda T., Pin C., Salvetti D., Ligier M., Jouvet M. Les neurones contenant des

- catecholamines du tegmentum pontique et leurs voies de projection chez le chat.— Brain Res., 1973, 57, N 1, p. 119—152.
21. Nobin A., Björklund A. Topography of the monoamine neuron systems in the human brain as revealed in fetuses.— Acta physiol. scand., 1973, suppl. 388, 40 p.
 22. Pin C., Jones B., Jouvet M. Topographic des neurones monoaminergiques du tronc cérébral du chat: etude par histofluorescence.— C. r. Soc. biol., 1968, 162, N 12, p. 2136—2141.
 23. Reinoso-Suárez F. Topographischer Hirnatlas der Katze für experimental-physiologische Untersuchungen. Herausgegeben von Merck A. G. Darmstadt 1961, 74 p.
 24. (Rossi G., Zancchetti A.) Росси Дж., Цанкетти А. Ретикулярная формация ствола мозга. М., ИЛ, 1960, 260 с.
 25. Sladek J. R. Differences in the distribution of catecholamine varicosities in cat and rat reticular formation.— Science, 1971, 174, N 4007, p. 410—412.
 26. Sladek J. R. Age-dependent differences in catecholamine distribution within cat reticular formation.— Exp. Neurol., 1973, 38, N 3, p. 520—524.
 27. Taber E. The cytoarchitecture of the brain stem of the cat. 1. Brain stem nuclei of cat.— J. Compar. Neurol., 1961, N 1, p. 27—52.
 28. Tebecis A. K., Maria A. di. Strychnine-sensitive inhibition in the medullary reticular formation: evidence for glycine as an inhibitory transmitter.— Brain Res., 1972, 40, N 2, p. 373—383.
 29. Tebecis A. K., Ischikawa T. Glycine and GABA as inhibitory transmitters in the medullary reticular formation. Studies involving intra- and extracellular recording.— Pflügers Arch., 1973, 338, № 3, p. 273—278.
 30. Ungerstedt U. 1. Stereotaxic mapping of the monoamine pathways in the rat brain.— Acta physiol. scand., 1971, suppl. 367, p. 1—48.
 31. Valverde F. Reticular formation of the pons and medulla oblongata. A Golgi study.— J. Compar. Neurol., 1961, N 1, p. 71—99.

Відділ фізіології вищої нервової діяльності
Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця
АН УРСР, Київ

Надійшла до редакції
6.XI 1976 р.

L. F. Burchinskaja, L. M. Koval'

MONOAMINERGIC STRUCTURES OF CAT HINDBRAIN RETICULAR FORMATION

Summary

The data on monoamine and monoaminoxidase histochemical identification in the cat rhomboid reticular formation nuclei allow concluding that 1% of the reticular neurons are monoaminergic ones. The noradrenergic neurons are found in the lateral reticular nucleus and in the lateral parts of the oral-caudal nuclei of the pons. There are neurons with ascending and descending projections among them. The serotonergic neurons are localized in the ventro-lateral region of the medulla oblongata nucleus gigantocellularis. A considerable part of the reticular neurons with and without monoamines possess the aminoceptive properties as the monoaminergic terminals are found on them. Small serotonin- and monoaminoxidase-containing cells of unknown nature with numerous processes are revealed on the reticular neurones.

Department of the Higher Nervous Activity
the A. A. Bogomolets Institute of Physiology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev

І ГІПОТ ПРИ ЗМ

Тинкторіал
з нейросекретор
ми (ГННС) [1].
ту [10], залеж
[6], наявність
кової залози [5].
мах регуляції
процес осморегу
ГННС [1]. Про
суперечливі і не
Наше дослід
нування СКО і

Досліди прове
них на три групи.
віварію; II — позбав
вводили водопровід
В нефіксованих крі
за Нахласом, лакта
ної α -гліцерофосфат
генази (Г-6-ФДГ) з
переднього гіпотала
барвленні альдегід-с
фізі за Гоморі в мо
візуально, обчислюв
ному (СОЯ) і парав
вали відносну сумар
скануючому спектро
121 μm^2 , зона 1 μm^2 .

Встановлено,
чуються фермент
ром якого є Г-6-Ф
 α -ГФДГ відбиває
епендимцитів С
при невисокій ак
мів пов'язана, пер
являється у вигли
ної форми.