

УДК 591.481.15:591.112.4

М. И. Гуревич, А. Г. Карцева

### МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СТРУКТУР ВЕНТРАЛЬНОЙ ПОВЕРХНОСТИ ПРОДОЛГОВАТОГО МОЗГА, УЧАСТВУЮЩИХ В РЕГУЛЯЦИИ КРОВООБРАЩЕНИЯ

В конце пятидесятых годов нашего века была высказана гипотеза о наличии в поверхностном слое ствола мозга специфических хемосенситивных рецепторов, раздражение которых обуславливает изменение дыхательных движений [31, 32, 33]. Более детальное описание хемосенситивных зон на вентральной поверхности продолговатого мозга принадлежит Митчеллу с сотр. [38].

В настоящее время сложилось представление о наличии на вентральной поверхности продолговатого мозга (ВППМ) ограниченных участков, характеризующихся хемосенситивными свойствами. Апликация к ним ряда химических веществ приводила к изменению частоты и глубины дыхательных движений, а также к изменению уровня системного артериального давления (САД) [7, 8, 13, 15, 16, 17, 22, 25].

Хемосенситивные участки ВППМ обозначены как хемочувствительные зоны *M*, *S*, *L* по первым буквам фамилий описавших эти зоны авторов Mitchell 1963, Schläpke (1967), Loeschke (1970).

Зона *M* занимает ограниченный участок поверхности задней трети трапециевидного тела, зона *S* — находится под каудальным краем трапециевидного тела, размеры ее не превышают 1,5 мм<sup>2</sup>; зона *L* занимает небольшой участок вентральной поверхности вокруг выхода корешков XII черепно-мозговых нервов. Хемочувствительные зоны расположены симметрично по обеим сторонам от средней линии.

При химическом раздражении хемочувствительных зон происходит раздражение терминалей или синапсов, находящихся в этих участках (не глубже 1000 мкм).

Следует отметить, что первая работа, показавшая наличие нейронов в поверхностном слое продолговатого мозга, была опубликована спустя 10 лет после создания гипотезы о хемочувствительных зонах ВППМ. Было показано, что роstralные отделы трапециевидного тела покрыты тонким глиальным слоем — 10—15 мкм — построенным по типу сети с рассеянными в ней клеточными элементами; в каудальном направлении глиальный слой истончается, и на уровне отхождения корешка подъязычного нерва глия становится особенно тонкой. В этой области непосредственно под мягкой мозговой оболочкой имеются скопления черных клеток [39]. В других участках вентральной поверхности продолговатого мозга такое близкое к поверхности залегание нейронов не обнаружено. Описанные нейроны различны по форме и размерам, в длину участок их залегания не превышает 2 мм, ширина и глубина клеточного слоя 0,5—1,0 мм.

В роstralном направлении нервные клетки постепенно удаляются от мозговой поверхности, приближаясь к парагигантоклеточному ядру и сливаясь с ним. Исходя из этого высказано предположение, что скопление нейронов, расположенное непосредственно под мягкой мозговой оболочкой, является частью парагигантоклеточного ядра (часть *a*). Схематическая проекция описанных нейронов, находящихся в непосредственной близости от ВППМ, приведена на рис. 1. Из этой схемы видно, что их расположение совпадает с хемочувствительной зоной *S*. В настоящее время установлено, что интактная зона *S* у кошек содержит 180—200 нервных клеток, имеющих преимущественно эллипсоидную форму. 40 % всех обнаруженных нервных клеток находятся на глубине до 25 мкм от поверхности мозга, величина клеточных тел этой популяции нейронов не превышает 24×14 мкм; 50 % клеток находятся на глубине от 25 до 50 мкм, их размеры 21×34 мкм, и лишь 10 % нейронов расположены на расстоянии до 100 мкм от поверхности мозга, величина этой группы нейронов 31×40 мкм. В медиальном направлении клетки имеют четкую границу с парагигантоклеточным ядром, в латеральном же направлении практически сливаются с ним [45, 46].

Позднее при использо-  
а также комбинированного  
что в области ВППМ имеют  
волокна, направляющиеся к

Электронномикроскопиче-  
поверхность мозга изменяет  
как правило, следующие па-  
ление следования и поворо-

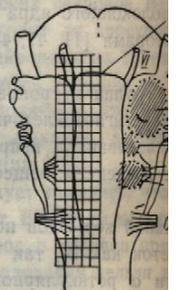


Рис. 1. Схематическое изображение вентральной поверхности продолговатого мозга. М, S, L — хемосенситивные зоны; V—XII — корешки черепно-мозговых нервов.

Рис. 2. Фотография микропрепарата. Черные точки (помечены стрелками) — скопления черных клеток.

покрыты базальной мембраной у кролика, назвать их «спинальными» в области отхождения отходящие к нему без специализированные участки жидкости к нейронам ВППМ.

Используя модифицированную методику [28] в сочетании с интермедулолатеральным ядром (IML) спинного мозга, используя титаниевую фольгу, изучали распределение мечевидных клеток. Исследования проводились на 24 до 321 мек.

Выраженное скопление мечевидных клеток (1700—4500 мкм от поверхности) мозга. Отмеченные нейроны корешков подъязычного нерва полагают, что эти нейроны ретикулярного ядра, но, размеры нейронов, посылающих



Позднее при использовании техники импрегнации серебром, методики Гольджи, а также комбинированного окрашивания нервных клеток и волокон, было показано, что в области ВППМ имеются крупные ганглиозные клетки и многочисленные нервные волокна, направляющиеся к самой поверхности мозга [47, 48].

Электронномикроскопически показано [9], что на ВППМ имеются участки, где поверхность мозга изменяет свои очертания, образуя углубления. Глиальные волокна, как правило, следующие параллельно мозговой поверхности, также изменяют направление следования и поворачивают в глубину мозга. Эти углубления поверхности мозга

## ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ КОРКОВОГО МОЗГА, ВООБРАЩЕНИЯ

казана гипотеза о наличии в рецептивных рецепторов, раз движений [31, 32, 33]. Большой поверхности продолговатого мозга, характеризирующихся химических веществ приводила а также к изменению уровня [6, 17, 22, 25].

хемочувствительные зоны Митчелла, Шлефке и Лешке, соответствующие; *f. c.* — центральная цель; V—XII — корешки черепноспинных нервов; *C<sub>1</sub>* — корешок шейного спинномозгового нерва

и задней трети трапециевидно-треугольного тела, размеры участка вентральной поверхности нервов. Хемочувствительные одной линии. зон происходит раздражение (не глубже 1000 мкм). наличие нейронов в поверхности 10 лет после создания изано, что ростральные отделом — 10—15 мкм — постро- элементами; в каудальном сождения корешка подъязычного области непосредственно под клеток [39]. В других участка близкое к поверхности различны по форме и размеру, ширина и глубина клеточ-

енно удаляются от мозговой и сливаясь с ним. Исходя юв, расположенное непосред- параганглиоцитоматозного я- юв, находящихся в непосред- ой схемы видно, что их рас- астоящее время установлено, их клеток, имеющих преим- их нервных клеток находятся леточных тел этой популяции ятся на глубине от 25 до , расположены на расстоянии нейронов 31×40 мкм. В ме- параганглиоцитоматозным ядром, ним [45, 46].

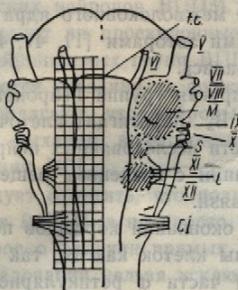


Рис. 1. Схематическое изображение вентральной поверхности ствола мозга кошки. *M*, *S*, *L* — хемочувствительные зоны Митчелла, Шлефке и Лешке, соответственно; *f. c.* — центральная цель; V—XII — корешки черепноспинных нервов; *C<sub>1</sub>* — корешок шейного спинномозгового нерва [по 48].

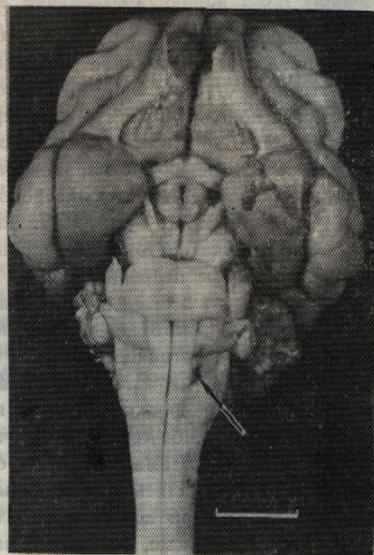


Рис. 2. Фотография вентральной поверхности мозга кошки. Черные точки (помечено стрелкой) — места введения пероксидазы хрена (зона *S*). Масштаб 1 см.

покрыты базальной мембраной, что дало повод Леонарду [30], впервые описавшему их у кролика, назвать их «базальномембранные лабиринты». Последние хорошо представлены в области отхождения корешков подъязычного нерва. На дне лабиринта видны отходящие к нему безмякотные нервные волокна и капилляры. Возможно, через эти специализированные участки осуществляется микроциркуляция цереброспинальной жидкости к нейронам ВППМ, обладающим хемочувствительными свойствами [9].

Используя модифицированный метод ретроградного аксонного транспорта пероксидазы хрена [28] в сочетании с регистрацией антидромных вызванных потенциалов в интермедиолатеральном ядре спинного мозга, Амендт и Захурский [5] предприняли попытку изучения нисходящих проекций нейронов хемочувствительных зон ВППМ кошки, для чего проводили стимуляцию белой соединительной веточки на уровне Th-3 и регистрацию при помощи микроэлектрода вызванного потенциала в интермедиолатеральном ядре (*IML*) спинного мозга. В идентифицированный таким образом участок спинного мозга, используя технику Мезулама [37, 40], вводили пероксидазу хрена и изучали распределение меченых нейронов. При такой постановке опытов авторы регистрировали от 24 до 321 меченых нейронов в стволе мозга.

Выраженное скопление ПХ-положительных нейронов располагалось на расстоянии 1700—4500 мкм от средней линии на глубине 450—1150 мкм от поверхности мозга. Отмеченные нейроны находились на 2,5 мм краниальнее от уровня выхода корешков подъязычного нерва, т. е. у каудального края трапециевидного тела. Авторы полагали, что эти нейроны локализируются в краниальном продолжении латерального ретикулярного ядра, но, возможно, они относятся к скоплению клеток на ВППМ. Размеры нейронов, посылающих аксоны к *IML* спинного мозга, 40—70 мкм. Исходя из



Гуревич М. И., Карцева А. Г.

вышает диаметр клеточного ядра к поверхности продолговатого мозга позволяют объяснить это явление. Блокада этой системы уровнем САД. Предположительно за активацию пре-

проведено на крысах [35], аминокислот (пролина, лейцина) продолговатого мозга и их проекции ВППМ к *IML* ядрам.

Является шагом вперед, позволяющим выявить влияние на кровообращение к группе  $V_1$  (согласно с расположением волокон корешков подъязычного ядра подъязычных нервов [11, 47, 48], однако

и группа нейронов, совпадающая с параганглиозными ядрами исследованных нейронов были с введением веществ, разру-

шающих корешки подъязычных нервов как  $V_1$ , так и  $V_3$ , т. е. в области ретикулярного параганглиозного комплекса, медиальная часть ядра лицевого нерва. Исходящие пути дорсальной, включая сакральные уровни, вентральной роге и промежуточные на шейном и поясничном уровнях в области введения радиоак-

тивных веществ на уровне *obex*, в дорсальной области метки наблюдалось изменение оливы и латерального ядра, проходя через ветви подъязычного нерва направляются к ядру, разделяясь при этом на группы: первая в парабрахиальном ядре и вторая в нижнем холмике дву-

хоточного к среднему мозгу, участвуя в формировании голубого пятна и ядра

соединяется до промежуточного мозга, заканчиваясь в супраоптической области пучок направляется через латеральную дорсальную часть дорсального гипоталамуса; третий пучок достигает гипоталамуса прослеживается до более далеких от нейронных ядер углов мозолистого тела

Детализация нейронных источников описанных проекций проведена с помощью метода ретроградного аксонного транспорта пероксидазы хрена, которую вводили в одну из следующих структур — медиальную перегородку, дорсолатеральный таламус, паравентрикулярное ядро гипоталамуса, дорсомедиальная часть продолговатого мозга, а также боковой рог спинного мозга. При введении метки в медиальную перегородку ПХ-положительные нейроны располагались в гигантоклеточном ядре и каудальном участке ядра подъязычного нерва, одновременно метились нейроны и других ядер, расположенных за пределами ВППМ.

При введении пероксидазы хрена в паравентрикулярное ядро гипоталамуса меченые нейроны обнаружены в структурах ВППМ, но наряду с этим метились и нейроны в области  $A_1$ , а также в ядре солитарного тракта.

Поскольку исследованные пути к гипоталамусу от участка ВППМ, близкого к местонахождению группы клеток  $A_1$ , остаются неповрежденными после введения 6-ОНДА (6-гидроксидаопамина), полагают, что выявленные авторами [35, 36] проекции от ВППМ к гипоталамусу некатехоламинергической природы. Проекция от ВППМ к *IML* начинается от клеток группы  $V_1$  и  $V_3$  и является, по-видимому, серотонинергической. Допускается, что к *IML* направляется дополнительный пучок от несеротонинергических нейронов ВППМ. Используемая авторами техника не позволяет выявить, исходят ли проекционные пути к гипоталамусу и спинному мозгу от одних и тех же нейронных групп ВППМ, или нет.

Имеются указания на функциональную неоднозначность нейронов ВППМ, а именно: предполагают, что нейроны, лежащие более поверхностно, имеют отношение к контролю дыхания, а расположенные более глубоко — участвуют в регуляции кровообращения [45].

Следует отметить, что полной уверенности в том, что все описанные пути начинаются от ВППМ, а не просто проходят через нее, по-прежнему нет. Спорным остается вопрос о наличии прямых путей к перегородке, так как при современной методике исследований нельзя исключить возможность транзитного следования проводящих путей через перегородку к гипокампу.

Пути от ВППМ, направляющиеся к гипоталамусу, паравентрикулярному и супраоптическому ядрам, а также к дорсальной и латеральной областям гипоталамуса, по-видимому, серотонинергические, так как перестают быть видимыми при комбинированном введении маркера и 5,6- или 5,7-ДНТ (дигидрокситриптамина), но остаются неизменными при комбинированном введении маркера и 6-ОНДА. Работами последних лет показано, что в периферической области и переднемозговом пучке содержание серотонина больше, чем в паравентрикулярном и супраоптическом ядрах гипоталамуса [6, 26, 27, 42]. Полагают, что именно ядра шва обеспечивают серотонинергическую иннервацию структуры гипоталамуса, между тем разрушение ядер шва не сопровождается существенным изменением содержания серотонина в гипоталамусе, следовательно, можно допустить, что имеются и другие источники серотонинергической иннервации, в частности от структур ВППМ.

Менее изучены афферентные связи структур ВППМ [21]. Эррингтон и Дэшвуд [14] сделали попытку выявления таких связей методом ретроградного аксонного транспорта пероксидазы хрена, непосредственно приложенной к хемочувствительным зонам ВППМ, лишенным твердой и паутинной оболочек. Этот методический подход имеет свои преимущества, так как в этом случае пероксидаза хрена попадает в структуру мозга непосредственно с его поверхности. Однако такой прием имеет и свои ограничения: а) трудно предотвратить затекание раствора пероксидазы за пределы исследуемой области; б) поглощается относительно небольшое количество пероксидазы, что может обусловить неполное выявление имеющихся путей.

Показано, что захватившие фермент нейроны располагаются в области ядра солитарного тракта, дорсального двигательного ядра блуждающего нерва (преимущественно на стороне введения); прослеживаются волокна, идущие в направлении дорсальной поверхности, средней линии, а также идущие параллельно вентральной поверхности в латеральном направлении. Меченые нейроны обнаружены на стороне введения и в кохлеарных ядрах.

В плане выяснения морфо-функциональной организации супрабульбарных структур, участвующих в регуляции кровообращения, нами [1] было изучено распределение источников афферентных проекций к ВППМ, при введении пероксидазы хрена в

ее участок, соответствующий локализации хемосенситивной зоны «S». При введении 30 % водного раствора пероксидазы хрена (Sigma VI, USA) в количестве 0,1—0,15 мкл на глубину не более 500 мкм захватившие фермент нейроны обнаруживались в медиальном отделе ядра солитарного тракта, двигательном ядре блуждающего нерва, преимущественно на стороне введения; наряду с этим ПХ-положительные нейроны выявлялись в области кохлеарных ядер и структур дорсального гипоталамуса. При изучении эфферентных связей ВППМ пероксидазу хрена вводили в дорсомедиальное ядро гипоталамуса, ядро солитарного тракта и двигательное ядро блуждающего нерва, а также в структуры бокового и заднего рогов спинного мозга на уровне Th-1—Th-6. При этом меченые нейроны располагаются в участках ВППМ на глубине от 250 до 1000 мкм, преимущественно на стороне введения.

Таким образом, использование методов anterо- и retroградного транспорта маркеров для обнаружения связей ВППМ позволило добиться определенных успехов в понимании ее структурной организации и взаимосвязей с другими отделами центральной нервной системы.

Однако по-прежнему остаются нерешенными многие вопросы, касающиеся характера функциональных взаимоотношений нейронов ВППМ со структурами супрабульбарного уровня, с другими ядрами продолговатого мозга, посылающими к ней моносинаптические проекции.

Высказанное предположение о том, что клетки хемосенситивной зоны ВППМ могут оказывать тоническое влияние, направленное на поддержание оптимального уровня САД, и что сохранности структур ВППМ одной стороны достаточно для поддержания этого уровня [16, 17, 22], оставляло открытым вопрос о том, какие конкретно структуры осуществляют эти влияния. В последующие годы в ряде работ Герценштейна и других авторов [23, 24, 25] ВППМ подвергалась интенсивному изучению, позволившему установить ряд новых факторов. В частности, показано, что механическое или электрическое раздражение глицинчувствительной области (хемочувствительная зона S) сопровождается кратковременным повышением САД. Путем нанесения точечных электролитических разрушений определена протяженность полоски ВППМ, чувствительной к механическому, электрическому и химическому раздражению. Приложение глицина к электролитически разрушенному участку ВППМ не сопровождается более понижением САД. В то же время депрессорная реакция сохраняется при приложении глицина к симметричному интактному участку ВППМ.

С целью выяснения механизмов влияний ВППМ на кровообращение изучали ответы в белых соединительных веточках (БСВ) грудных и поясничных сегментов спинного мозга, обусловленные стимуляцией различных хемочувствительных зон ВППМ [3]. Показано, что при такой стимуляции ответные реакции в БСВ имеют сложную структуру. Обнаружена зависимость их характера от локализации раздражения в пределах ВППМ. Наиболее коротколатентные ответы возникали при раздражении участка, стимуляция которого сопровождалась максимальной прессорной реакцией. Показаны особенности электрических реакций в БСВ на различных уровнях грудного и поясничного отделов спинного мозга. Сделан вывод о возможности оказания влияний с ВППМ на спинальный уровень регуляции кровообращения по различным путям.

Помимо глицинчувствительной, на ВППМ выявлена и никотинчувствительная зона, воздействуя на которую можно воспроизвести депрессорную реакцию [24, 25].

В настоящее время полагают, что зона S вовлекается в развитие сино-каротидного рефлекса и рефлекторных реакций с сердца и легких. Основанием для этого послужили опыты с раздражением синусного нерва, депрессорная реакция в ответ на раздражение которого становилась более выраженной при приложении лептазола к зоне S. Повышение внутрисинусного давления не сопровождалось депрессорной реакцией после аппликации нембутала к той же зоне ВППМ. Внутрисердечное введение вератридина, которое обычно приводит к развитию брадикардии и артериальной гипертензии, не сопровождалось появлением этих реакций после аппликации нембутала к зоне ВППМ [24].

Высказано предположение [23] о том, что в ВППМ происходит переключение вегетативного компонента защитной реакции. Через 10—15 мин после аппликации глицина к хемочувствительному участку ВППМ наблюдается снижение САД, уменьшается тонус мезентериальных сосудов, развивается брадикардия. Повторное раздра-

жение участка миндалевидной зоны ВППМ сопровождается расширением зрачка, пи-

При электрическом раз все вегетативные компонентных мышц, сужение мезентерий, частоты и глубины [23], структуры центрально возникновением поведенческой оси полоски, проходящей в 500 мкм. Каудальный край этих авторов оптимальной тивностью нейронов «защитного мозга является область

При детальном исследовании раздражением или выключением аппликация ГАМК или глицину жуточной зоны S приводит дов почки и скелетных мышц к тем же участкам выраженной тахикардии. Токонстрикторных реакций ют, что аппликация ГАМК активности «вазомоторных» ложенные структуры ВППМ ности «вазомоторных» нейр ют в регуляции тонуса поче

В настоящее время значения вентрального участка. Идентифицировано около соответствует расположению поверхности мозга 0—100 м [46]. Выявлена и другая грной зоны L. Описывают окот поверхности — до 180 м не и форме [48].

В тех же областях ВП морфологическими и гистоклетки, содержащие больше норадреналин, а также клет норадреналин, содержащий мелатонинпродуцирующие к рипную и эндокринную фу

Используя плавающие в области ВППМ идентифицированность при снижении рН на 30—70 %; 3 — не изменчивость при механических

На основании описанияности, обеспечиваемой нейроны ВППМ участвуют в т Другие, расположенные зде чивают передаточное звено

Существующие предстцепторных клеток получили клетки обнаружены на изо этих клеток снижается при сенситивной зоны выявлена которая ослабляется при син

зоны «S». При введении (SA) в количестве 0,1—нейроны обнаруживались в ядре блуждающего нерва X-положительные нейроны гипоталамуса. При введении в дорсомедиальное ядро блуждающего нерва мозга на уровне Th-1—нейроны ВППМ на глубине от

градиентного транспорта маркеров определенных успехов в изучении отделами центральной

вопросы, касающиеся характера взаимодействия со структурами супрагипоталамуса, посылающими к ней

чувствительной зоны ВППМ для поддержания оптимального уровня достаточного для поддержания тонуса. Вопрос о том, какие концы в ряде работ галактики интенсивному изучению, показано, что вентральной области (хеморегуляцией САД. Путем протяженности полоски химическому раздражению участку ВППМ не соответствует реакция сохранения участку ВППМ.

воображение изучали от поясничных сегментов хемочувствительных зон реакции в БСВ имеют от локализации раздражения возникали при раздражении прессорной реакции на различных уровнях повод о возможности окислительного кровообращения по раз-

и никотинчувствительная орную реакцию [24, 25]. в развитие сино-каротидной. Основанием для этого реакция в ответ на приложении лептазола к алошь депрессорной реакции. Внутрисердечное введение рдин и артериальной гипотензии аппликации нембутала

происходит переключение мин после аппликации и снижение САД, уменьшение тахикардии. Повторное раздра-

жение участка мидалевидного комплекса в условиях выключения хемосенситивной зоны ВППМ сопровождается менее выраженной вегетативной реакцией: не наблюдается расширение зрачка, пилоэрекция, однако сохраняется тахикардия.

При электрическом раздражении глицинчувствительной области воспроизводятся все вегетативные компоненты защитной реакции, включая дилатацию сосудов скелетных мышц, сужение мезентериальных сосудов, увеличение частоты сердечных сокращений, частоты и глубины дыхательных движений. По мнению некоторых авторов [23], структуры центральной нервной системы, раздражение которых сопровождается возникновением поведенческой реакции защиты, имеют вид вытянутой вдоль нервной оси полоски, проходящей на 3—4 мм латеральнее от средней линии на глубине 500 мкм. Каудальный край этой полоски может подходить к ВППМ. По мнению этих авторов оптимальный уровень САД поддерживается постоянной тонической активностью нейронов «защитной области» ствола, а вентральный участок продолговатого мозга является областью переключения.

При детальном исследовании регионарных сосудистых реакций, обусловленных раздражением или выключением участков ВППМ, показано [50], что топическая аппликация ГАМК или глицина к каудальной части хемосенситивной зоны М и промежуточной зоны S приводит к падению САД, развитию брадикардии, дилатации сосудов почки и скелетных мышц. Подобного рода проявления наблюдаются при аппликации к тем же участкам физостигмина; отличием является лишь появление слабо выраженной тахикардии. Топическая аппликация ГАМК приводит к ослаблению вазоконстрикторных реакций в ответ на зажатие сонных артерий. Авторы предполагают, что аппликация ГАМК к хемосенситивным зонам ВППМ приводит к уменьшению активности «вазомоторных» нейронов. Считают, что описываемые поверхностно расположенные структуры ВППМ играют важную роль в поддержании топической активности «вазомоторных» нейронов, особенно тех нейрональных групп, которые участвуют в регуляции тонуса почечных сосудов.

В настоящее время исследования структурной организации и функционального значения вентрального участка продолговатого мозга продолжают очень интенсивно. Идентифицировано около 180 клеток с каждой стороны ВППМ. Их локализация соответствует расположению хемосенситивной зоны S, глубина залегания клеток от поверхности мозга 0—100 мкм, отдельные клетки могут располагаться в краевой глии [46]. Выявлена и другая группа нервных клеток в области краевой хемочувствительной зоны L. Описывают около 30 нейронов с каждой стороны, глубина их залегания от поверхности — до 180 мкм. Клетки описанных двух групп отличаются по величине и форме [48].

В тех же областях ВППМ выявлены два типа клеток (апудоцитов), обладающих морфологическими и гистохимическими характеристиками APUD-системы: первые клетки, содержащие большое количество гранул, дающих положительную реакцию на норадреналин, а также клетки, содержащие мелатонин. Высказывают мнение [4], что норадреналин, содержащийся в клетках ВППМ, играет роль медиатора, тогда как мелатонинпродуцирующие клетки, расположенные вдоль сосудов, осуществляют паракринную и эндокринную функции.

Используя плавающие микроэлектроды, заполненные проционом желтым [46], в области ВППМ идентифицированы четыре группы нейронов: 1 — изменяющие активность при снижении рН на 100%; 2 — изменяющие активность при снижении рН на 30—70%; 3 — не изменяющие активность при снижении рН; 4 — изменяющие активность при механических раздражениях контралатерального участка ВППМ.

На основании описанных данных создана концепция центральной хемосенситивности, обеспечиваемой нейронами ВППМ. Предполагается, что хемосенситивные нейроны ВППМ участвуют в интеграции информации с различных афферентных входов. Другие, расположенные здесь же, нехемосенситивные нейроны, по-видимому, обеспечивают передаточное звено регуляции.

Существующие представления о наличии на ВППМ хемочувствительных Н-рецепторных клеток получили подтверждение в ряде работ [18, 19]; рН чувствительные клетки обнаружены на изолированной полоске ВППМ. Трансмембранный потенциал этих клеток снижается при аппликации к ним раствора с низким рН. В области хемосенситивной зоны выявлена группа нейронов, обладающих спонтанной активностью, которая ослабляется при снижении рН омывающего ВППМ раствора.

Таким образом, получен ряд убедительных данных, свидетельствующих в пользу гипотезы Фельдберга и Герценштейна о важной роли структур ВППМ в регуляции САД, существенно изменяющей традиционные представления о бульбарном сердечно-сосудистом центре, о доминирующем значении в регуляции кровообращения дорсомедиальных участков продолговатого мозга. Вместе с тем нельзя не учитывать того, что, несмотря на интенсивное изучение этого вопроса [2, 12, 29, 34], остаются еще неясности, относящиеся к функциональному значению хемосенситивных зон ВППМ. Возможно, эта область является участком переключения центральных супрабульбарных влияний на кровообращение и участвует в обеспечении приспособительных реакций сердечно-сосудистой системы при определенных поведенческих ситуациях.

Несомненно одно — структуры ВППМ являются важным звеном центральной нервной регуляции кровообращения, способным реагировать на изменение химического состава церебро-спинальной жидкости и крови.

Наличие многочисленных связей с рядом супрабульбарных структур, участвующих в регуляции кровообращения, может объяснить вовлечение структур ВППМ в возникновение и развитие вегетативных компонентов поведенческих реакций.

Необходимы дальнейшие исследования, направленные на раскрытие характера взаимосвязей и влияний структур ВППМ на другие отделы центральной нервной системы, участвующие в регуляции кровообращения, что будет способствовать выяснению функционального значения хемосенситивных зон ВППМ.

### Список литературы

1. Карцева А. Г., Васильева Н. З. Исследование роли структур вентральной поверхности продолговатого мозга в регуляции гемодинамики. — В кн.: Материалы 5 Всесоюз. конф. по физиологии вегет. нерв. системы, посвящ. 100-летию со дня рождения акад. Л. А. Орбели. Ереван, 1982, с. 158.
2. Кульчицкий В. А. Изменение электрической активности нейронов дыхательного центра и артериального давления при охлаждении хемочувствительных структур: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Казань, 1980. — 18 с.
3. Лебедев В. П., Красюков А. В., Никитин С. А. О нейронной организации симпатизирующих структур вентральной части продолговатого мозга. — В кн.: Материалы 5 Всесоюз. конф. по физиологии вегет. нерв. системы, посвящ. 100-летию со дня рожд. акад. Л. А. Орбели. Ереван, 1982, с. 192.
4. Песков Б. Я., Кветной И. М., Кульчицкий В. А., Нурматов А. А. Участие хемочувствительных зон продолговатого мозга в регуляции артериального давления и их принадлежность к АРУД-системе. — Бюл. эксперим. биологии и медицины, 1982, 94, № 9, с. 8—10.
5. Amendt K., Czachurski J., Dembowsky K., Sellar H. Neurones within the «chemosensitive area» on the ventral surface of the brainstem which project to the intermedialateral column. — Pflügers Arch., 1978, 375, N 1, S. 289—292.
6. Baumgarten H. G., Eretts K. D., Holman R. B. et al. Effect of 5—6-dihydroxytryptamine on monoaminergic neurones in the central nervous system of the rat. — J. Neurochem., 1972, 19, p. 1587—1597.
7. Bousquet P., Feldman J., Velly J., Block R. Role of the ventral surface of the brain stem in the hypotensive action of clonidine. — Europ. J. Pharmacol., 1975, 34, N 1, p. 151—156.
8. Bousquet P., Guertzenstein P. G. Localization of the central cardiovascular action of clonidine. — Brit. J. Pharmacol. Chemother. 1973, 49, N 2, p. 573—579.
9. Brettschneider H., Ullah Z., Dermietzel R. Die feinstruktur eines zentralen chemorezeptors bei Atmung. — Vorsch. Anat. Ges., 1974, 68, p. 409—417.
10. Dahlström A., Fuxe K. Evidence for the existence of monoamine-containing neurons in the central nervous system. I. Demonstration of monoamines in the cell bodies of brain stem neurones. — Acta Physiol. Scand., 1964, 62, suppl. 232, p. 1—55.
11. Dermietzel R. E., Ziebschtein A., Wilkenberg J. et al. In vivo labelling of neurons in the chemosensitive fields of the ventral surface of the medulla oblongata with horseradish peroxidase (HRP). — Proc. Int. Un. Physiol. Sci., 1977, 131, p. 521—534.
12. Dev N. B., Loeschke H. H. Topography of the respiratory and circulatory responses to acetylcholine and nicotine on the ventral surface of the medulla oblongata. — Pflügers. Arch., 1979, 379, N 1, S. 19—27.
13. Ederly H., Guertzenstein P. G. A central vasodepressor effect of Dyflos. — Brit. J. Pharmacol. Chemother., 1974, 50, p. 481—487.
14. Errington M. Z., Dashwood M. R. Projections to the ventral surface of the cat brainstem demonstrated by horseradish peroxidase. — Neurosci. Lett., 1979, 12, N 2/3, p. 153—158.
15. Feldberg W. The ventral surface of the brain stem: a scarcely explored region of pharmacological sensitivity. — Neuroscience, 1976, N 1, p. 427—441.
16. Feldberg W., Guertzenstein P. G. J. Physiol., 1972, 224, N 1, p. 1—12.
17. Feldberg W., Guertzenstein P. G. The central surface of the brain stem. — J. Physiol., 1972, 224, N 1, p. 1—12.
18. Fukuda Y., Honda Y. P. The cat medulla oblongata. — J. Physiol., 1972, 224, N 1, p. 1—12.
19. Fukuda Y., See W. R., et al. The cat medulla oblongata. — J. Physiol., 1972, 224, N 1, p. 1—12.
20. Fuxe K. A., Jonsson G. Studies with the neurotoxic drug 6-hydroxytryptamine. — Pflügers. Arch., 1980, 368, N 1, p. 1—12.
21. Goodchild A. K., Dammschäperclaus C. A. The central vasodepressor area in the rat. — J. Pharmacol., 1980, 11, N 1, p. 1—12.
22. Guertzenstein P. G. The central surface of the brain stem. — J. Physiol., 1972, 224, N 1, p. 1—12.
23. Guertzenstein P. G., H. The origin of vasomotor tone. — J. Physiol., 1972, 224, N 1, p. 1—12.
24. Guertzenstein P. G., Loeschke H. H. The cat medulla oblongata. — J. Physiol., 1972, 224, N 1, p. 1—12.
25. Guertzenstein P. G., See W. R. Studies on the ventral surface of the brain stem. — J. Physiol., 1972, 224, N 2, p. 489—503.
26. Höckfelt T., Elde R. The central nervous system with special reference to the hypothalamus. — J. Physiol., 1972, 224, N 1, p. 1—12.
27. Höckfelt T., Terenius L. Immunoreactive neurons in the central nervous system. — Neurosci. Lett., 1979, 14, N 1, p. 1—12.
28. Kim C. G., Strick P. Z. Peroxidase retrograde transport. — J. Neurochem., 1979, 33, N 1, p. 1—12.
29. Lang W. Y., Rush M. Drugs into the cerebellum. — J. Neurochem., 1973, 47, N 1, p. 196—200.
30. Leonard H. Über topographische Beziehungen im ventrikulären System. — Acta Physiol. Scand., 1964, 62, suppl. 232, p. 1—55.
31. Loeschke H. H., Koepcke H. Drucks bei Einbringung von Clonidin. — Pflügers Arch., 1958, 28, N 1, p. 1—12.
32. Loeschke H. H., Koepcke H. Einwirkungen von Novocain. — Acta Physiol. Scand., 1964, 62, suppl. 232, p. 1—55.
33. Loeschke H. H., Koepcke H. Opiatkonzentration und Clonidin. — Pflügers Arch., 1958, 28, N 1, p. 1—12.
34. Loeschke H. H., Latreille J. and circulation of electrical activity. — Respirat. Physiol., 1972, 1, p. 1—12.
35. Loewy A. D., McKellar D. The intermedialateral column. — J. Physiol., 1972, 224, N 1, p. 1—12.
36. Loewy A. D., Wallach M. S. The central surface of the brain stem. — J. Physiol., 1972, 224, N 1, p. 1—12.
37. Mesulam M. M. The masticatory: incubation period. — J. Neurochem., 1979, 33, N 6, p. 1273—1280.
38. Mitchell R. A., Loeschke H. H. Masticatory sensitivity on the central surface of the brain stem. — J. Physiol., 1972, 224, N 1, p. 1—12.
39. Petrovichy P. Über die Atmung der Katze. — Z. Anat. Histol., 1972, 1, p. 1—12.
40. Price P., Fischer A. W. (nanolitre) volumes of the central surface of the brain stem. — J. Physiol., 1972, 224, N 1, p. 1—12.
41. Ross C. A., Ruggiero A. Close to the ventral surface of the brain stem. — J. Physiol., 1979, 12, N 2/3, p. 143—148.
42. Saavedra J. M., Pollock R. In the nuclei of the rat brain stem. — J. Physiol., 1976, N 1, p. 157—165.



