

Вплив подразнення блукаючого нерва на електричну активність дихальних м'язів

А. А. Нуріджанова

Відділ фізіології дихання Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця АН УРСР, Київ

Питання про вплив блукаючого нерва на дихання було предметом численних експериментальних досліджень. В середині минулого сторіччя Герінгом і Брейєром [19] була створена теорія саморегуляції дихання, згідно з якою діяльність дихального центра зумовлюється аферентними імпульсами, що надходять від легенів по чутливих волокнах блукаючого нерва. Важливі дослідження з цього питання були проведені М. Є. Введенським [2]. В кінці XIX сторіччя і особливо в ХХ сторіччі були виконані численні дослідження про природу та характер збудження рецепторів легенів та дихальних шляхів, про механізм дії аферентних імпульсів блукаючого нерва на дихальний центр, про роль блукаючого нерва в ритмічній діяльності дихального центра [1, 6, 7, 8, 9, 12]. Результати досліджень в цьому напрямі узагальнені в монографіях та оглядових статтях [10, 4, 21, 22, 28].

Проте, до останнього часу залишаються дискусійними питання, що стосуються фізіологічної ролі блукаючого нерва в регуляції дихання і влучним є зауваження Холдена [13] про те, що регуляція дихання здійснюється відповідно до потреби тканин організму в кисні, і що процес вагусної «саморегуляції» дихання «взятий сам по собі, зовсім не з'язаний з фізіологічними потребами організму».

Важливим є дальнє експериментальне дослідження питання про характер впливу аферентних імпульсів блукаючого нерва на інспіраторну та експіраторну частини бульбарного дихального центра.

Деякі дослідники [27, 29] вважають, що експіраторний центр відіграє провідну роль в регуляції дихання. В останні роки, завдяки мікроелектродному відведенню потенціалів від нейронів довгастого мозку, було встановлено, що «вдихальні» нейрони у дихальному центрі зустрічаються в кілька разів частіше, ніж «видихальні» [23, 24]. Електроміографічні дослідження дихальних м'язів, проведені в нашій лабораторії [3], і літературні дані [17, 25] показали, що у стані спокою дихальний акт здійснюється тільки вдихальними м'язами. Цей факт підтверджує думку, що первинною є функція інспіраторного центра.

Застосовуючи в своєму дослідженні метод електроміографії, ми вивчали роль блукаючого нерва в координації діяльності інспіраторних та експіраторних м'язів, яка відображає функціональний стан інспіраторної та експіраторної частин дихального центра. Використаний метод дозволяє диференціювати процеси, які відбуваються безпосередньо в дихальних м'язах, мотонейронах спинного мозку, що іннервують ці м'язи, а також в надсегментарних нервових структурах, зв'язаних з діяльністю дихальних м'язів.

Методика дослідження

В гострих дослідах на 26 наркотизованих уретаном (0,7—1 г/кг) і трьох децереброваних кішках відводили електричні потенціали основних дихальних м'язів (зовнішніх і внутрішніх міжреберних м'язів та діафрагми) за допомогою коаксіальних електродів діаметром 100 мк і реєстрували триканальним катодним електроміографом «Діза». На шиї відпрепарували і перерізали блукаючий нерв, центральний кінець якого подразнювали прямокутними імпульсами від електричного стимулатора типу ICE-01 за допомогою заглибних срібних електродів з міжелектродною відстанню 3—4 мм. Параметри застосованого електричного подразника такі: частота повторень 3—4 мс, імпульсів 15—400 им/сек, напруга 0,5—10 в, тривалість стимулу 0,1—5 мсек. Найчастіше застосовували стимиuli напругою 3—5 в, тривалістю 1 мсек при різноманітних частотах.

Результати дослідження

Подразнення блукаючого нерва електричним струмом викликало значні зміни в електричній активності дихальних м'язів. При подразненні центрального кінця блукаючого нерва електричними стимулами частотою від 20 до 80 им/сек були зареєстровані зміни тривалості інспіраторних залпів, порушення початкового (вихідного) співвідношення фаз видиху і вдиху або припинення дихання у фазі вдиху.

Із 107 випадків подразнення центрального кінця вагуса вказаними частотами найчастіше (43,5%) спостерігалось прискорення дихання, яке супроводжувалось помітним зменшенням тривалості інспіраторного залпу. Тривалість пауз між вдихальними залпами при цьому значно не змінюється, тому відношення фази видиху до фази вдиху збільшується. Кількість нейромоторних одиниць, що беруть участь у залпі, як правило, не змінюється, але загальна кількість розрядів у залпі зазнає при подразненні блукаючих нервів значних змін внаслідок зміни тривалості інспіраторної фази. Частота розрядів однієї нейромоторної одиниці утримується примірно на одному рівні. Подразнення блукаючого нерва не викликало істотних змін у тонічній активності дихальних м'язів. Після припинення подразнення через 1—3 дихальні цикли дихання поверталось до вихідного рівня.

Як видно з рис. 1, на якому наведена електроміограма зовнішнього міжреберного м'яза та діафрагми при подразненні центрального відрізка правого блукаючого нерва на протязі 4,7 сек електричним струмом (3 в, 20 им/сек, 1 мсек) дихання прискорюється з 19 до 35 на хвилину в результаті зменшення тривалості вдихальних залпів (з 2,5 до 1,4 сек в діафрагмі і 1 сек в зовнішньому міжреберному м'язі), кількість розрядів в залпі знизилася майже в три рази, а кількість активних нейромоторних одиниць в діафрагмі не змінилась, в зовнішньому міжреберному м'язі зменшилась на одиницю. Після припинення подразнення електрична активність дихальних м'язів повернулась до вихідного рівня.

Подразнення блукаючого нерва електричними стимулами вказаних параметрів в 31% випадку викликало припинення дихання в інспіраторній фазі (рис. 1, II, III). В деяких випадках при припиненні дихання в імпульсації вдихального м'яза помітний фазний характер, завдяки появи на фоні безперервних розрядів імпульсів більш високої амплітуди. В чотирьох дослідах нами було відзначено феномен вислизнення, тобто при триваючому подразненні вагуса електрична активність дихальних м'язів відновлюється через 20—60 сек від початку дії подразника, ще до припинення подразнення. В 25% експериментів було зареєстровано порідшення дихальних рухів з подовженням тривалості інспіраторного залпу і зміною співвідношення тривалості інспіраторних та експіраторних залпів у дихальних м'язах.

При по-
кої частоти
електрично-
му міжреб-
берному м-



Рис. 1.
Пояснені
сано ел-
емігра-
(перері-
40)
На осн-
шому в-
нію

5—13 с
електри-

В ді-
нерва
припин-
знижен-
ної ак-
шення
деяких
них од-
значне
ща від-

По-
тою 10
м'язів
перед

При подразненні блукаючого нерва електричними стимулами високої частоти повторень (150—400 імп/сек) спостерігається припинення електричної активності як у вдихальних м'язах (діафрагмі і зовнішньому міжреберному м'язі), так і у видихальному (внутрішньому міжреберному м'язі). Подібні перерви дихання в наших дослідах тривали

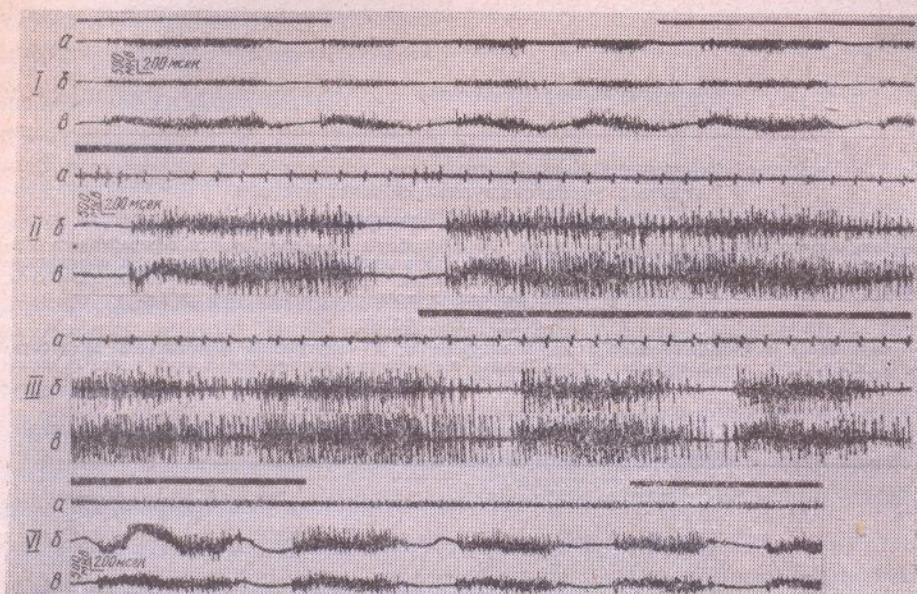


Рис. 1. Зміни електричної активності дихальних м'язів при подразненні блукаючого нерва імпульсами частотою 15—80 імп/сек.

Пояснення до осцилограмами I наведені в тексті. На осцилограмах II і III записано електричні потенціали внутрішнього міжреберного м'яза (a) та діафрагми зліва (b) і справа (в). Одночасно на осцилограмі (a) зареєстровано електрокардіограму. Зазнає подразнення центральний кінець лівого блукаючого нерва (перерва чорної лінії вгорі) електричними імпульсами напругою 5 в, частотою 40 імп/сек, тривалістю 1 мсек. Осцилограма III є продовженням II.

На осцилограмі IV записані електричні потенціали тих самих м'язів, але в іншому досліді, a — тонічна активність внутрішнього міжреберного м'яза, б і в — фазна активність діафрагми зліва і справа. Лівий блукаючий нерв подразнюється електричними імпульсами з параметрами 5 в, 40 імп/сек, 1 мсек.

5—13 сек, на протязі дії подразника. Після припинення подразнення електрична активність відновлювалась з попереднім ритмом (рис. 2).

В деяких випадках при подразненні центрального кінця блукаючого нерва електричними стимулами частотою більше 100 імп/сек повного припинення дихання не вдавалось досягти. В цьому разі зареєстровано зниження частоти дихання із значним порушенням вихідної електричної активності вдихальних і видихальних м'язів: порушення співвідношення тривалості інспіраторних та експіраторних залпів, виключення деяких нейромоторних одиниць, поява активності в нових нейромоторних одиницях. Іноді після припинення подразнення спостерігається значне посилення дихання. За своїм характером воно подібне до явища віддачі.

Подразнення блукаючого нерва електричними стимулами з частотою 100 імп/сек викликає різноманітні зміни в діяльності дихальних м'язів залежно від функціонального стану піддослідної тварини та попереднього рівня дихання: прискорення дихальних рухів (рис. 3, I)

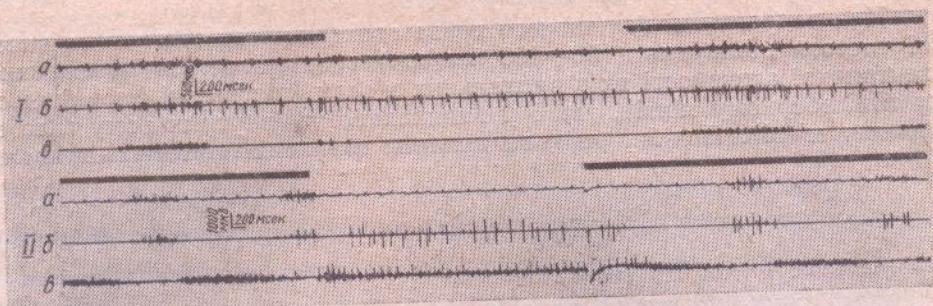


Рис. 2. Характер електрических реакций дыхательных мышц под час подразнения блуждающего нерва стимулами высокой частоты.

На электрограмме I записаны электрические потенциалы:

a — зовнішнього міжреберного м'яза зліва, VI міжребер'я; *b* — зовнішнього міжреберного м'яза справа, VI міжребер'я; *a* — діафрагми справа. На каналах *a* і *b* записано також електрокардіограму. Перерив чорної лінії вгорі — подразнення нерва електрическими стимулами 5 в, 200 имп/сек, 1 мсек.

II електроміограма:

a — внутрішній міжреберний м'яз зліва, V міжребер'я; *b* — внутрішній міжреберний м'яз справа, V міжребер'я; *a* — діафрагма зліва. Зазнає подразнення правий блуждаючий нерв, параметри подразнення: 2 в, 200 имп/сек, 0,1 мсек.

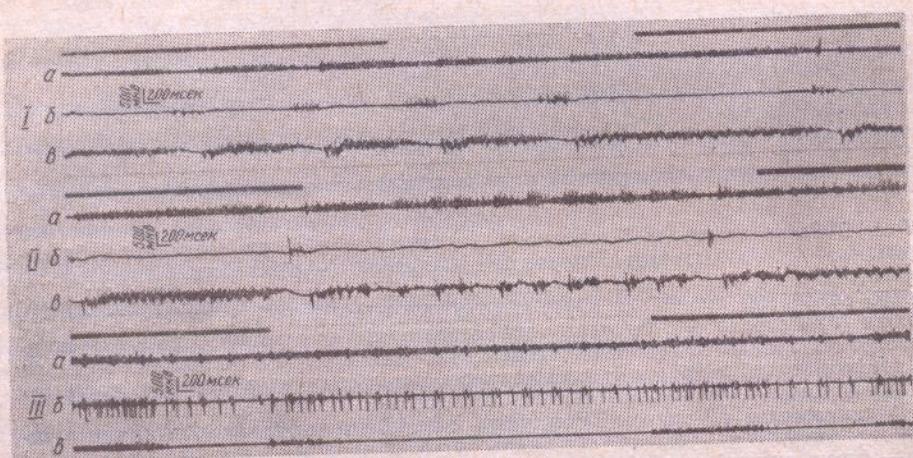


Рис. 3. Характер електричної активності дихальних м'язів при подразненні блуждаючого нерва стимулами частотою 100 имп/сек.

Осцилограмма I:

a — діафрагма справа; *b* — внутрішній міжреберний м'яз зліва; *a* — зовнішній міжреберний м'яз справа. Подразнення лівого блуждаючого нерва (5 в, 100 имп/сек, 1 мсек).

Осцилограмма II:

a — діафрагма справа, *b* — внутрішній міжреберний м'яз зліва, *a* — зовнішній міжреберний м'яз справа. Подразнення лівого блуждаючого нерва тими же параметрами.

Осцилограмма III:

a — зовнішній міжреберний м'яз зліва, VI міжребер'я; *b* — зовнішній міжреберний м'яз справа, VI міжребер'я (рееструється фаза і тонічна активність); *a* — діафрагма справа. Подразнення правого блуждаючого нерва імпульсами напругою 3 в, частотою 100 имп/сек, тривалістю 1 мсек.

або припинення дихання в інспіраторній фазі (рис. 3, II), з одного боку; з другого боку, дуже часто можна спостерігати припинення електричної активності у вдихальних м'язах, тонічна активність і в цьому разі значно не змінюється (рис. 3, III).

Порівняння осцилограм дихальних м'язів при подразненні блуждаючого нерва електрическими стимулами з постійною частотою при зміні інших параметрів подразнення (тривалості імпульсу, напруги) при під-

пороговій електричні

Подра параметрі ності дих гаються і гим інта

I при правого розрядів ноцінні дихання вого блу

У на го симет і діафра хальних блукаю та лівої тенціалі твердил тричної ки післ та хроні

Од M. E. акції в муванні слідже блукає аферен хів, як

Ві ту про Оберго дихал

В дихал (по-рі залеж разни

них в

Т нюва, годж, які п мента

Е елект

ної к

пороговій його інтенсивності не виявило істотної різниці в їх впливі на електричну активність дихальних м'язів.

Подразнення блукаючого нерва електричними стимулами різних параметрів при двобічній ваготомії викликає зміни електричної активності дихальних м'язів менш помітні, але подібні до тих, що спостерігаються при подразненні центрального кінця блукаючого нерва з другим ін tactним блукаючим нервом.

І при однобічній, і при двобічній ваготомії подразнення лівого або правого блукаючого нерва впливає однаково на характер електричних розрядів дихальних м'язів, тобто лівий і правий блукаючий нерви рівноцінні щодо їх функціонального значення в рефлекторній регуляції дихання кішки, на відміну від морської свинки [16], у якої вплив правого блукаючого нерва більший, ніж лівого.

У наших дослідах при відведенні електричних потенціалів із строго симетричних ділянок м'язів лівої і правої сторін грудної клітки і діафрагми зліва і справа не було виявлено асиметрії в діяльності дихальних м'язів при подразненні центрального кінця правого чи лівого блукаючих нервів. Електрична активність міжреберних м'язів правої та лівої сторін грудної клітки змінювалась однозначно, також як і потенціали лівої та правої частин діафрагми (рис. 1). Ці результати підтвердили наші попередні спостереження про однозначність змін електричної активності дихальних м'язів лівої і правої сторін грудної клітки після однобічної ваготомії [5] і докладніше досліджені в гострих та хронічних дослідах на собаках, проведених разом з Д. О. Кочергою.

Обговорення результатів досліджень

Одержані нами результати узгоджуються з фактами, описаними М. Є. Введенським, але з його поясненням залежності дихальної реакції від частоти подразнення вагуса розвитком пессимального гальмування в дихальному центрі зараз не можна погодитись. Завдяки дослідженням Едріана, Уідікома, Пентала [14, 26, 22] встановлено, що по блукаючому нерву з органів дихання в бульбарний центр надходить аферентна імпульсація від різних рецепторів легенів і дихальних шляхів, які відрізняються різною швидкістю адаптації.

Відомо, що аферентні волокна вагуса нерівнозначні і за швидкістю проведення нервового імпульсу [15, 16, 22]. Крім того, дослідження Обергольцера [21] показали, що одні з них пов'язані з інспіраторним дихальним центром, інші — з експіраторним.

В наших дослідах встановлено, що фазна електрична активність дихальних м'язів, яка змінюється при подразненні блукаючого нерва (по-різному в залежності від параметрів подразнення), в значній мірі залежить від аферентної імпульсації, що надходить по вагусу. Подразнюючи різними частотами електричного струму різні групи аферентних волокон блукаючого нерва, ми одержували неоднакові зміни діяльності дихальних м'язів.

Той факт, що тонічна активність дихальних м'язів значно не змінювалась при подразненні центрального кінця блукаючого нерва, узгоджується з результатами дослідів Кочерги, Масьона і Коля [3, 20], які показали, що тонічна функція дихальних м'язів регулюється сегментарними і надсегментарними нервовими структурами, які в своїй діяльності не підпорядковуються бульбарному дихальному центру.

Виявлене при подразненні блукаючого нерва симетричність змін електричної активності дихальних м'язів правої та лівої сторін грудної клітки і діафрагми у тварин з однобічною ваготомією свідчить, на

нашу думку, про те, що дихальний центр працює як єдине ціле навіть тоді, коли аферентна імпульсація надходить в ліву і праву частини дихального центра нерівномірно.

Як видно з наведених вище осцилограм (рис. 3, I), ми могли, подразнюючи блукаючий нерв, спостерігати зміни інспіраторної електричної активності дихальних м'язів при незмінній експіраторній активності. На нашу думку, це підтверджує той погляд, що аферентні волокна блукаючого нерва можуть впливати на інспіраторний дихальний центр не тільки через експіраторний дихальний центр, а й безпосередньо.

Одержані нами експериментальні дані узгоджуються з положенням про те, що ритмічні дихальні рухи пов'язані з комплексним внутрішньорональним процесом, в якому беруть участь різні внутріцентральні і власне рефлекторні механізми [11, 23, 24, 27, 28].

На відміну від рефлекторної регуляції дихання, причинно пов'язаної із зміною газів крові і здійснюваної через систему хеморецепторів синусного і кардіоартального відділів кровоносної системи, вагусна рефлекторна регуляція дихання, пов'язана з рецепторами розтягання легенів, має провідне значення в пристосуванні дихальних рухів до механічних умов функціонування самого дихального апарату.

Висновки

1. Електричне подразнення центрального кінця перерізаного блукаючого нерва викликає різноманітні зміни фазної електричної активності дихальних м'язів у залежності від функціонального стану дихального центра і параметрів подразнення, в першу чергу, від частоти стимулів. При подразненні нерва електричними стимулами частотою 15—80 імп/сек зареєстровані зміни інспіраторної фази дихального циклу або припинення дихання у фазі вдиху. При подразненні блукаючого нерва стимулами частотою 150—400 імп/сек найчастіше спостерігається перерва дихання з припиненням фазної електричної активності в усіх дихальних м'язах. Частота подразнення 100 імп/сек викликала змішаний ефект.

2. У наркотизованих уретаном і децереброваних кішок тонічна активність дихальних м'язів при подразненні блукаючого нерва помітно не змінюється.

3. Подразнення правого та лівого блукаючих нервів викликало однозначні зміни електричної активності дихальних м'язів правої та лівої сторін грудної клітки, що свідчить про функціональну однозначність для дихання впливу лівого та правого блукаючих нервів.

4. Асиметрії в діяльності дихальних м'язів (відведення електричних потенціалів з симетричних ділянок лівої і правої сторін грудної клітки і діафрагми зліва та справа) при подразненні центрального кінця одного з перерізаних блукаючих нервів не спостерігається.

Література

1. Вакслейер Г. А.—Автореф. дисс., Куйбышев, 1955.
2. Введенский Н. Е.—В кн.: Физиология нервной системы, 1952, III, 2, 845.
3. Кочерга Д. О.—Фізіол. журн. АН УРСР, 1963, 9, 3, 100.
4. Маршак М. Е.—Регуляция дыхания у человека. Медгиз, 1961.
5. Нуріджанова А. А.—Фізіол. журн. АН УРСР, 1964, 10, 1, 113.
6. Раевский В. С.—Бюлл. экспер. бiol. и мед., 1948, 25, 1.
7. Раевский В. С.—Бюлл. экспер. бiol. и мед., 1949, 26, 4, 281.
8. Сергиевский М. В.—Физиол. журн. СССР, 1939, 26, 4.
9. Сергиевский М. В.—Бюлл. экспер. бiol. и мед., 1945, 20, 1—2.

10. Сергиевский
ляция его деятел
11. Сергиевский
журн. СССР, 1
12. Фанталова
хим. и фармак
13. Холден Дж
14. Adriane D
15. Agaston 1957, 135, 1,
16. Anderson 6, 623.
17. Campbell London, 1958.
18. Ferroni A.
19. Hering E., 1950).
20. Massion 656.
21. Oberholz
22. Paintal A
23. Salmoiraghi
24. Salmoiraghi
25. Taylor A.
26. Widdicombe
27. Wyss O. siol., Acta, 1958.
28. Wyss O. A.
29. Yoshii N. 13, 3, 218.

В
на э

Отдел

В острой
ках регистри-
фрагмы, нару-
тромиограф
центральный ко-
электронного
пределах 15—

Раздражи-
тельные изм-
ости от фу-
щих стимулов
ной деятельности

При раз-
изменяется
хания или
Раздражи-
всего наблю-
цах, но в

10. Сергиевский М. В.—Дыхательный центр млекопитающих животных и регуляция его деятельности, Медгиз, 1950.
11. Сергиевский М. В., Габдрахманов Р. Ш., Ненашев А. А.—Физiol. журн. СССР, 1965, 51, 1, 723.
12. Фанталова В. Л.—Тезисы докладов на IX съезде Всес. об-ва физиол., биохим. и фармакол., 1959, 1, 375.
13. Холден Дж. С., Пристли Дж. Г.—Дыхание. Биомедгиз, 1937.
14. Adriap E. D.—J. Physiol., 1933, 79, 322.
15. Agostoni E., Chinnock J. E., Daly M. B., Muggay J. G.—J. Physiol., 1957, 135, 1, 82.
16. Anderson F. M., Lindsley D. B.—J. Labor. and Clinical Medicine, 1935, 20, 6, 623.
17. Campbell E. J. M.—The Respiratory Muscles and the Mechanics of Breathing, London, 1958.
18. Ferroni A.—Archivio di fisiologia, 1957, 57, 2—3, 281.
19. Hering E., Breuer—Sitzungsber. d. Acad. Wissenschaft., 1868 (цит. за Сергиевским, 1950).
20. Massion J., et Colle J.—Arch. internat. de Physiol. et Biochimie, 1960, 68, 4, 656.
21. Oberholzer R. J. H.—J. Physiol. (Paris), 1951, 43, 2, 329.
22. Paintal A. S.—Ergebn. Physiol., 1963, 52, 74.
23. Salmoiraghi G. C., Baumgarten R.—J. Neurophysiol., 1960, 23, 1, 2.
24. Salmoiraghi G. C., Burns B.—J. Neurophysiol., 1961, 24, 2, 203.
25. Taylor A.—J. Physiol., 1960, 151, 2, 390.
26. Widdicombe J. G.—J. Physiol., 1954, 125, 336.
27. Wyss O. A. M., Andergassen Ph., Oberholzer R. J. H.—Helvetica Physiol., Acta, 1946, 4, 3, 443.
28. Wyss O. A. M.—Ergebn. Physiol., 1964, 54.
29. Yoshū Naosaburo, Ueda Koichiro—Folia Psychiatr. neurol. Japan, 1959, 13, 3, 218.

Надійшла до редакції
25.VI 1966 р.

Влияние раздражения блуждающего нерва на электрическую активность дыхательных мышц

А. А. Нуриджанова

Отдел физиологии дыхания Института физиологии им. А. А. Богомольца
АН УССР, Киев

Резюме

В оstryх опытах на наркотизированных уретаном или децеребрированных кошках регистрировалась электрическая активность основных дыхательных мышц (диафрагмы, наружной и внутренней межреберных мышц) трехканальным катодным электромиографом «Диза». На шее отпрепаровывали и перерезали блуждающий нерв, центральный конец которого раздражали прямоугольными электрическими импульсами от электронного стимулятора ИСЭ-01. Параметры применяемых стимулов изменялись в пределах 15—400 имп/сек, 0,3—10 в, 0,1—5 мсек.

Раздражение блуждающего нерва электрическими стимулами вызывало значительные изменения в электрической активности всех дыхательных мышц. В зависимости от функционального состояния дыхательного центра и параметров раздражающих стимулов, в первую очередь от частоты, наблюдаются различные сдвиги в фазной деятельности дыхательных мышц.

При раздражении вагуса электрическими импульсами частотой 15—80 имп/сек изменяется инспираторная фаза дыхания, что влечет за собой учащение, урежение дыхания или его остановку на вдохе.

Раздражая блуждающий нерв стимулами частотой 150—400 имп/сек, мы чаще всего наблюдали прекращение электрической активности во всех дыхательных мышцах, но в зависимости от функционального состояния можно было наблюдать зна-

чительное урежение дыхания с изменением соотношения инспираторной и экспираторной фаз, прекращением активности в некоторых нейромоторных единицах.

Раздражение с частотой 100 имп/сек вызывало смешанный эффект.

Тоническая активность дыхательных мышц во время раздражения блуждающего нерва указанными параметрами электрического тока заметно не изменяется.

Полученные экспериментальные данные свидетельствуют о функциональной однозначности в регуляции дыхания кошки левого и правого блуждающих нервов, так как при двусторонней vagotomy изменения в электрической активности дыхательных мышц при раздражении левого или правого блуждающих нервов были одинаковы.

Асимметрии в деятельности дыхательных мышц при отведении электрических потенциалов из симметричных участков левой и правой сторон грудной клетки и диафрагмы раздражение центрального конца vagus не вызывало.

при захвор

О. Ф

Effect of Stimulation of the Vagus Nerve on the Electrical Activity of the Respiratory Muscles

A. A. Nuridzhanova

*Department of physiology of respiration of the A. A. Bogomoletz Institute of Physiology,
Academy of Science of the Ukrainian SSR, Kiev*

Summary

In acute experiments on urethane narcotized or decerebrated cats, the authors recorded the electric activity of the basic respiratory muscles by means of a three-channel electromyograph.

Stimulation of the vagus nerve by electrical stimuli evoked considerable changes in the electrical activity of all respiratory muscles. Depending on the functional state of the respiratory centre and the parameters of the stimulation, above all on the frequency, various changes are observed in the phase activity of the respiratory muscles.

The tonic activity of the respiratory muscles is not perceptibly altered during vagus nerve stimulation.

The experimental data that were obtained are evidence of the functional equality in the regulation of cat's respiration by the left and right vagus nerves, since on bilateral vagotomy the alterations in the electrical activity of the respiratory muscles on stimulation of the left or right vagus nerves were the same.

Asymmetry in the activity of the respiratory muscles during leading off the electric potentials from the muscles of symmetrical areas of the left and right sides of the thorax and diaphragm did not evoke stimulation of the central end of the vagus.

Численна
зана важли
груп білків,
групам. Так
що зумовлю
у дисульфід
компонентом

Слід ві
складу біль
дячи з цьог
ків на кільк
SH-групи;
вачами і з
нішньою сі
тів. Взаємо
лише після

Проте
вають на

На ду
сах зумовл
турою і в
нарешті, п
мічними а

Завдя
як складо
оборотних
ваючи та

У про
зовій рег
центральн

За да
ний у сірі
значно м

Прав
велике з
при збуд

Відо
рефлексу від