

УДК 612.37:612.23

Н. Н. Нагнибеда

СИМПАТО-АДРЕНАЛОВАЯ СИСТЕМА В ГИПОКСИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

При остро возникающих гипоксических состояниях организм испытывает общее функциональное напряжение, которое сопровождается активацией деятельности симпато-адреналовой и гипоталамо-гипофизарной систем [5]. Именно адренергическая система, ее медиаторы—норадреналин и секретируемый под влиянием ее импульсов адреналин, а также адренергические элементы ретикулярной формации активируют при их возбуждении кору головного мозга, повышают реактивность всех анализаторов, вызывают мобилизацию энергетических ресурсов и их утилизацию стимулируют деятельность сердечно-сосудистой системы, усиливают работоспособность мышц, активируют иммунобиологические процессы и, наконец, включают вторую адаптационную систему гипоталамо-гипофиз — кора надпочечников, т. е. механизм общей адаптации [9], который представляет собой биологический феномен адаптации и защиты.

Исторически сложилось так, что наиболее обширные сведения имеются о реакции надпочечников на гипоксическое воздействие. Несмотря на небольшие различия в результатах опытов, большинство исследователей пришли к заключению, что разное воздействие гипоксии стимулирует секрецию катехоламинов надпочечниками животных [1, 11, 23, 24]. Одни из них наблюдали повышение содержания этих аминов в крови и моче [15, 19, 21], другие, наоборот, не отмечали изменений в экскреции катехоламинов в условиях высокогорья [16], третьи показали, что у полностью акклиматизированных к условиям высокогорья концентрация катехоламинов в пределах нормы [13]. Однако все авторы единодушны в одном — гипоксия активирует симпато-адреналовую систему, мобилируя защитно-приспособительные реакции организма. Действие ее проявляется прежде всего на центральной нервной системе. Гипоксия изменяет метаболические процессы в тканях мозга, которые во многом определяются изменениями в обмене моноаминов. Она понижает активность ферментов, лимитирующих синтез моноаминов [18, 22], чем и создается биохимический базис для изменения функции центральной нервной системы в гипоксических условиях. Важная роль в саморегуляции обеспечения клеток мозга кислородом отводится адренергическим механизмам [13].

Все изложенное подчеркивает важность изучения метаболизма и роли биологически активных аминов в таких отделах головного мозга, как гипоталамус и кора, и активности симпато-адреналовой системы под влиянием гипоксии. К сожалению, в литературе данный вопрос описан недостаточно, особенно исследование интимных механизмов, которые лежат в основе нейрорегуляторных процессов симпато-адреналовой системы при кислородном голодании.

У животных, подвергавшихся гипоксическому воздействию, в мозгу, надпочечниках и биологических жидкостях (кровь, моча) мы определяли содержание биогенных аминов, что дало возможность проследить изменения уровня катехоламинов и охарактеризовать активность симпато-адреналовой системы при различных степенях кислородной недостаточности (острой и хронической гипоксической гипоксии).

Методика исследований

Опыты проведены на 175 крысах-самцах массой 150—180 г. Животных в специальной камере в течение часа подвергали ингаляции газовой смесью, содержащей 16, 14, 12, 10, 8,7, 7 и 5,3 % кислорода в азоте. Хроническое гипоксическое воздействие достигали пребыванием животных на разных высотах (2100, 3200, 3500 м).

После окончания экспозиции животных декапитировали. Адреналин и норадреналин в тканях мозга, надпочечников, в крови и моче исследовали флуорометрическим методом в модификации [3, 7]. Флуоресценцию измеряли на спектрофлуориметре фирмы «Hitachi» и отечественном флуориметре 3-ЭФ. Содержание биогенных аминов исследовали не в целом мозгу, а в отдельных его структурах (кора головного мозга и гипоталамус) с целью получить дополнительную информацию об участии адренергических структур мозга в ответ на гипоксическое воздействие.

Результаты исследований

Установлено, что пребывание животных в гипоксической среде изменяет обмен катехоламинов в тканях мозга и надпочечников тем значительнее, чем сильнее гипоксическое воздействие.

При одночасовом пребывании животных в специальной камере, куда подавали газовую смесь, содержащую 16, 14, 12 и 10 % кислорода, не отмечалось существенных изменений в содержании норадреналина и адреналина в гипоталамической области головного мозга крыс. Гипоксическое воздействие 10 и 14 % кислорода не вызывает изменений содержания катехоламина в коре головного мозга, однако при ингаляции газовой смеси, содержащей 12 % кислорода содержание адреналина возрастает, при 10 % — продолжает повышаться, а норадреналина — снижаться. Эти данные представлены в табл. 1.

При усилении гипоксического воздействия, до развития острой гипоксии (8,6; 7 и 5,3 % кислорода), когда гипоксическая гипоксия является некомпенсированной, установлено существенное снижение содержания норадреналина, которое прогрессирует (табл. 1) по мере усиления гипоксического воздействия.

Определение содержания адреналина и норадреналина в надпочечниках, откуда они под влиянием стимуляции секреторируются в кровяное русло, быстро и интенсивно ускоряя обменные процессы в важнейших функциональных системах, показало, что содержание этих биологически активных аминов изменяется фазно в зависимости от степени гипоксического воздействия (табл. 1).

Так, при вдыхании животными газовой смеси, содержащей 16 % кислорода, концентрация адреналина в ткани надпочечника не изменя-

ется, а норадреналина к норадреналину тилирования норадреналина смеси, содержащей ний в содержании адвдыхание животным проводится повынорадреналина вческой гипоксии явл

С понижением 10 и 8,6 % кислородрадреналина в надпреобладания перво

Вдыхание смеси нием содержания иСоотношение А/НА. Наиболее жесткое гс 5,3 % кислорода вадреналина, не изменалина и норадрена(табл. 2). Следователации адреналина всекрецией этого аминорадреналина в крэтих исследований пр

При вдыхании стически достоверное в моче и крови крынадпочечниками. Одадреналина и норадрнемия. При вдыханислорода в азоте набнорадреналина в крчительна.

При исследованиации к высокогорноактивности симпато-медиаторном звене. И

Содержание катехоламинов в тканях

(мкг/г) при гипоксии (n = 80)

Исследуемый орган	Статистич. показатели	Норма		16 % O ₂		14 % O ₂		12 % O ₂		10 % O ₂	
		А	НА	А	НА	А	НА	А	НА	А	НА
Надпочечник	M	346	138	373	45,5	358	64	545	72	787,5	2
	±m	24	38	24,03	5,8	18,96	15,72	77,14	20,95	22,01	2
	t			22,5	2,46	0,816	2,14	2,06	2,082	6,113	
	p			<0,001	<0,05	<0,05	>0,05	>0,001	<0,01	<0,001	>
Кора головного мозга	M	0,021	0,271	0,026	0,271	0,038	0,348	0,032	0,274	0,042	
	±m	0,006	0,046	0,003	0,019	0,011	0,069	0,002	0,073	0,002	
	t			1,49	0	0,017	1,502	2,73	0,053	5,22	
	p			<0,2	>0,5	>0,5	<0,2	>0,02	>0,5	<0,001	<
Гипоталамус	p	0,07	0,867	0,085	0,932	0,094	0,974	0,061	0,813	0,032	
	±m	0,007	0,066	0,013	0,086	0,016	0,128	0,005	0,195	0,002	
	t			0,014	1,18	1,677	0,976	0,236	0,261	0,336	
	p			>0,5	<0,5	>0,1	<0,5	>0,5	>0,5	>0,5	<

ется, а норадреналина — снижается. Изменяется соотношение адреналина к норадреналину, что свидетельствует об усилении процесса метилирования норадреналина в адреналин. Ингаляция крысам газовой смеси, содержащей 14 % кислорода, не вызывает достоверных изменений в содержании адреналина, норадреналина в надпочечниках. Однако вдыхание животными газовой смеси, содержащей 12 % кислорода, сопровождается повышением концентрации адреналина и падением уровня норадреналина в надпочечниках. Вероятно, эта степень гипоксической гипоксии является пороговой для надпочечника.

С понижением концентрации кислорода в газовых смесях, т. е. при 10 и 8,6 % кислорода, четко наблюдается уменьшение содержания норадреналина в надпочечниках, меняется соотношение А/НА в сторону преобладания первого.

Вдыхание смеси азота с 7 % кислорода сопровождается уменьшением содержания и адреналина, и норадреналина в надпочечниках. Соотношение А/НА составляет 3/1, т. е. как у интактных животных. Наиболее жесткое гипоксическое воздействие — вдыхание смеси азота с 5,3 % кислорода вызывает небольшое изменение в содержании норадреналина, не изменяя концентрацию адреналина. Содержание адреналина и норадреналина в крови у животных значительно увеличено (табл. 2). Следовательно, относительно небольшие изменения концентрации адреналина в надпочечниках могут быть объяснены повышенной секрецией этого амина в кровь. Определение содержания адреналина и норадреналина в крови и моче подтвердило эту точку зрения. Данные этих исследований представлены в табл. 2 и 3.

При вдыхании смеси азота с 7 % кислорода наблюдается статистически достоверное увеличение уровня адреналина и норадреналина в моче и крови крыс, что говорит об усиленном выбросе адреналина надпочечниками. Однако, если в крови более повышена концентрация адреналина и норадреналина, то в моче отмечается гипернорадреналинемия. При вдыхании менее резкой гипоксической смеси — 10 % кислорода в азоте наблюдается повышение концентрации адреналина и норадреналина в крови; экскреция адреналина при этом более значительна.

При исследовании симпато-адреналовой системы в условиях адаптации к высокогорной гипоксии нами наблюдались фазные изменения активности симпато-адреналовой системы как в гормональном, так и медиаторном звене. Известно, что в процессе адаптации к высокогорью

(мкг/г) при гипоксии ($n = 80$)

Таблица 1

НА	12 % O ₂		10 % O ₂		8,6 % O ₂		7 % O ₂		5,3 % O ₂	
	А	НА	А	НА	А	НА	А	НА	А	НА
64	545	72	787,5	29,5	477	67,4	168,5	53,4	343	110
15,72	77,14	20,95	22,01	2,921	45	8,98	10,5	12,92	32	21
2,14	2,06	2,082	6,113	2,86	3,44	1,91	8,22	2,367	0,14	0,18
>0,05	>0,001	<0,01	<0,001	>0,02	>0,01	>0,1	<0,001	<0,05	>0,5	>0,5
0,348	0,032	0,274	0,042	0,242	0,032	0,128	0,045	0,201	0,045	0,245
0,069	0,002	0,073	0,002	0,031	0,008	0,044	0,009	0,038	0,009	0,013
1,502	2,73	0,053	5,22	0,836	1,658	10,16	3,073	2,665	3,073	0,87
<0,2	>0,02	>0,5	<0,001	<0,5	<0,2	<0,001	<0,02	<0,05	>0,02	<0,001
0,974	0,061	0,813	0,032	0,81	0,085	0,643	0,14	0,456	0,116	0,775
0,128	0,005	0,195	0,002	0,113	0,013	0,091	0,02	0,042	0,006	0,071
0,976	0,236	0,261	0,336	0,257	1,383	2,224	37,53	8,073	11,13	2,12
<0,5	>0,5	>0,5	>0,5	<0,5	>0,2	<0,05	<0,001	<0,001	<0,001	<0,05

происходят значительные изменения гормонального статуса организма. Биогенные амины принимают непосредственное участие в осуществлении клеточной и органной адаптации. Результаты комплексного изучения этих гормонов-медиаторов в различных участках мозга и надпочечниках представлены в табл. 4.

Таблица 2
Содержание катехоламинов в крови (мкг/л) при гипоксии ($n = 50$)

Катехоламины	Статистические показатели	Норма	16 % O ₂	14 % O ₂	12 % O ₂	7 % O ₂
Адреналин	<i>M</i>	1,73	1,52	1,93	2,78	6,04
	$\pm m$	0,158	0,069	0,1168	0,178	0,2853
	<i>t</i>		1,45	1,8762	1,9437	18,13
	<i>p</i>		>0,1	>0,1	>0,05	<0,01
Норадреналин	<i>M</i>	3,865	3,98	3,77	4,67	6,99
	$\pm m$	0,4653	0,121	0,3396	0,2987	0,2944
	<i>t</i>		3,561	0,3144	2,24	5,55
	<i>p</i>		<0,001	>0,1	<0,01	<0,01

Таблица 3
Экскреция адреналина и норадреналина у крыс при гипоксии ($n = 10$)

Катехоламины	Статистические показатели	Норма	14 % O ₂	12 % O ₂	10 % O ₂	7 % O ₂
Адреналин	<i>M</i>	0,2576	0,2981	0,3214	0,3118	0,3281
	$\pm m$	0,03	0,052	0,042	0,032	0,036
	<i>t</i>		11,12	4,52	6,78	6,52
	<i>p</i>		<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
Норадреналин	<i>M</i>	0,1114	0,1401	0,1516	0,1511	0,4518
	$\pm m$	0,012	0,011	0,024	0,025	0,031
	<i>t</i>		10,56	2,44	14,52	10,16
	<i>p</i>		<0,01	<0,01	<0,01	<0,001

В первые дни пребывания животных в горах в острой фазе адаптации к высокогорью наблюдается резкое падение уровня норадреналина в гипоталамусе и коре головного мозга, особенно четко выраженное на высоте 3200 и 3500 м. При этом происходит увеличение выброса адреналина надпочечниками. На высоте 2000 м намечающиеся сдвиги в содержании катехоламинов в надпочечниках еще недостоверны. До высоты 3000 м адаптация к гипоксической среде осуществляется легко, посредством рефлексогенных зон, повышение частоты дыхательных движений и сердечного дебита вследствие стимулирования синокаротидных и аортальных хеморецепторов. Однако на высотах 3200 и 3500 м эти изменения выражены четко.

Изменения в содержании биогенных аминов в мозгу, возникшие при адаптации к высокогорью, носят двухфазный характер. После падения содержания норадреналина в гипоталамусе и коре происходит четкое его нарастание, которое сохраняется на протяжении всего периода пребывания в горах (табл. 4). К 8—10 дню количество катехоламинов в надпочечниках снижается. В дальнейшем, несмотря на продолжающееся влияние горной гипоксии, содержание адреналина нормализуется. Концентрация норадреналина в надпочечниках повышается с 10 дня и к 30 дню продолжает оставаться высокой. Вероятно, преобладание норадреналина в поздние сроки адаптации направлено на предохранение от чрезмерного усиления функции гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы. Обнаруженные изменения во всех функ-

Содержание катехол

Исследуемый	Статистические показатели
-------------	---------------------------

Надпочечник *M*
 $\pm m$
t
p

Кора головного мозга *M*
 $\pm m$
t
p

Гипоталамус *M*
 $\pm m$
t
p

Исследуемый	Статистические показатели
-------------	---------------------------

Надпочечник *M*
 $\pm m$
t
p

Кора головного мозга *M*
 $\pm m$
t
p

Гипоталамус *M*
 $\pm m$
t
p

Исследуемый	Статистические показатели
-------------	---------------------------

Надпочечник *M*
 $\pm m$
t
p

Кора головного мозга *M*
 $\pm m$
t
p

Гипоталамус *M*
 $\pm m$
t
p

Таблица 4
Содержание катехоламинов в тканях (мкг/г) при хронической гипоксии ($n = 35$)

Исследуемый	Статистические показатели	Высота 90 м		Высота 2000 м					
				3 день		10 день		18 день	
		А	НА	А	НА	А	НА	А	НА
Надпочечник	M	216	26	397	24	365	13	144	22
	$\pm m$	12,35	3,38	107	4,07	104,4	2,25	38,8	3,28
	t			1,69	0,88	1,43	5,15	1,95	4,96
	p			$>0,1$	$>0,5$	$>0,2$	$<0,001$	$>0,1$	$<0,001$
Норадреналин									
Кора головного мозга	M	0,240		0,220		0,290		0,604	
	$\pm m$	0,020		0,037		0,030		0,054	
	t			0,94		0,90		1,28	
	p			$>0,5$		$>0,5$		$>0,2$	
Гипоталамус	M	1,16		1,48		2,66		2,31	
	$\pm m$	0,089		0,155		0,348		0,192	
	t			2,53		4,46		6,74	
	p			$<0,02$		$<0,02$		$<0,001$	
Исследуемый	Статистические показатели	Высота 3200 м							
		1 день		3 день		10 день		30 день	
		А	НА	А	НА	А	НА	А	НА
Надпочечник	M	605	42	524	32	265	45	322	49
	$\pm m$	45,2	10,1	50	5,4	55	4,2	65	3,6
	t	2,8	1,8	2,1	1,5	1,2	6,0	1,6	8,1
	p	$<0,01$	$>0,1$	$<0,05$	$>0,5$	$>0,2$	$<0,01$	$>0,2$	$<0,01$
Норадреналин									
Кора головного мозга	M	0,052		0,05		0,478		0,49	
	$\pm m$	0,005		0,006		0,032		0,04	
	t	8,6		9,65		8,4		7,2	
	p	$<0,001$		$<0,001$		$<0,001$		$<0,001$	
Гипоталамус	M	0,602		0,618		1,472		2,00	
	$\pm m$	0,12		0,2		0,32		0,11	
	t	4,5		4,0		1,5		6,39	
	p	$<0,001$		$<0,001$		$>0,2$		$<0,001$	
Исследуемый	Статистические показатели	Высота 3500 м							
		1 день		3 день		10 день		18 день	
		А	НА	А	НА	А	НА	А	НА
Надпочечник	M	791	47	327	32	272	39	156	22
	$\pm m$	46,2	14,12	51,1	5,53	65,7	3,67	27,31	3,28
	t	12,88	1,53	2,23	1,37	0,86	9,00	2,46	4,96
	p	$<0,001$	$>0,1$	$<0,05$	$>0,2$	$>0,5$	$<0,001$	$<0,02$	$<0,001$
Норадреналин									
Кора головного мозга	M	0,049		0,05		0,545		0,504	
	$\pm m$	0,008		0,006		0,037		0,064	
	t	10,06		9,65		9,63		4,33	
	p	$<0,001$		$<0,001$		$<0,001$		$<0,001$	
Гипоталамус	M	0,502		0,512		1,374		2,23	
	$\pm m$	0,165		0,191		0,38		0,21	
	t	4,72		3,82		0,56		5,39	
	p	$<0,001$		$<0,001$		$>0,5$		$<0,001$	

средственные нейрорефлекторные механизмы, вызывающие появление компенсирующей гипервентиляции с целью восстановления потерянного равновесия. Показано, что гипоксия (10 % O_2) у крыс и кроликов вызывает повышение активности и увеличение высвобождения катехоламинов в каротидном теле. Пока не известны механизм, однако полагают, что катехоламины принимают участие в хеморецепторной функции каротидных желез [17]. Находящиеся в крови катехоламины также оказывают влияние на регуляцию дыхания. Действуя на ретикулярную формацию, они стимулируют респираторные центры.

Исследование симпато-адреновой системы при адаптации к высокогорной гипоксии показало, что до высоты 3000 м адаптация к гипоксической среде осуществляется легко посредством рефлексогенных зон, повышением частоты дыхательных движений и сердечного дебита вследствие стимулирования синокаротидных и аортальных хеморецепторов. Происходит активация симпато-адреновой системы. Стретьего дня начинается повышение уровня норадреналина в гипоталамусе и коре головного мозга экспериментальных животных, что, вероятно, объясняется увеличением активности норадренергических нейронов мозга. Это наблюдается в тех случаях, когда увеличивается экспозиция в гипоксических условиях и активируется тирозингидроксилаза, ключевой фермент, лимитирующий синтез катехоламинов [20]. Кроме этого показано, что в подобных условиях происходит угнетение активности митохондриальной моноаминоксидазы, фермента, участвующего в метаболизме биогенных аминов, расположенного вблизи многоферментных комплексов тканевого дыхания, шунтирующего основную дыхательную цепь на всем ее протяжении [9].

Двухфазный характер изменений в обмене катехоламинов в мозгу указывает на сложные формы адаптации обмена медиаторов к условиям высокогорья, свидетельствует о перестройке регуляторной деятельности симпато-адреновой системы с целью закрепления специфических адаптивных реакций организма.

Таким образом, возбуждение симпато-адреновой системы и усиленное выделение катехоламинов при кислородном голодании является защитной реакцией организма — биохимической мобилизацией, в основе которой лежит увеличение мощности систем, участвующих в реакции организма на этот фактор. Она оценивается как генерализованная реакция мобилизации энергетических и структурных ресурсов организма. Но в дальнейшем эта реакция может привести к своей противоположности, так как накопление большого количества катехоламинов неблагоприятно сказывается на тканевых окислительных процессах, при этом развивается понижение чувствительности тканей к катехоламинам [6].

Выводы

1. Нормобарическая гипоксия (5,3; 7; 8,6 % O_2 в азоте) вызывает изменения обмена катехоламинов в мозгу: содержание норадреналина в коре и гипоталамусе снижается, а адреналина — повышается.
2. Нормобарическая гипоксия (16; 14; 12; 10 % O_2 в азоте) не оказывает влияния на обмен норадреналина в гипоталамусе.
3. При гипоксическом воздействии (5,3; 7; 8,6; 10 % O_2) происходит явление «гормонально-медиаторной диссоциации», как формы изменения активности симпато-адреновой системы. Концентрация адреналина в надпочечниках не меняется, норадреналина — снижается.
4. Определение содержания адреналина и норадреналина в крови у этих животных указывает на резкое увеличение этих показателей при параллельном повышении экскреции катехоламинов с мочой.
5. При адаптации к высокогорной гипоксии отмечены фазовые изменения функции симпато-адреновой системы как в гормональном,

так и медиаторном звене. Острая фаза в первые дни адаптации вызывает снижение концентрации норадреналина в гипоталамусе, выброс адреналина надпочечниками, стимулирование его биосинтеза. В этот период преобладает активность гормонального звена симпато-адреналовой системы. Длительное воздействие высокогорной гипоксии сопровождается повышением содержания норадреналина в гипоталамусе, усиливается экскреция катехоламинов, особенно норадреналина. Происходит преобладание медиаторного звена симпато-адреналовой системы, имеющего большое значение при адаптации.

N. N. Nagnibeda

THE SYMPATHOADRENAL SYSTEM UNDER HYPOXIC CONDITIONS

Summary

A study of catecholamine amount variation in the rat brain (cortex, hypothalamic area), in adrenal and biological fluids (blood, urine) made it possible to characterize the sympathoadrenal system activity at various degrees of acute oxygen deficiency (16, 14, 12, 10, 8, 7, 6 and 5.3 % of oxygen in nitrogen) and chronic hypoxic hypoxia (residence in mountains at various heights). Excitation of the sympathoadrenal system and intensified catecholamine secretion under oxygen deficiency are a protective reaction of the organism, biochemical mobilization based on an increase of the power of systems participating in the organism response to the factor.

Department of Physiology of Hypoxic States,
A. A. Bogomoletz Institute of Physiology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev

Список литературы

1. Аджикулов Э. А., Мансутов К. М. Динамика изменений содержания катехоламинов у кроликов в условиях высокогорья. — В кн.: Внешние и внутренние факторы регуляции обмена веществ. Фрунзе: Илим, 1972, с. 80—82.
2. Базаревич Г. Я., Богданович У. Я., Волкова И. Н. Медиаторные механизмы регуляции дыхания и их коррекция при экстремальных состояниях. — Л.: Медицина, 1979.—246 с.
3. Бару А. М. Исследование катехоламинов в моче человека. — Биохимия, 1962, 27, № 2, с. 260—266.
4. Брейдо Г. Я., Рейдлер Р. М. Роль надпочечников в изменении содержания катехоламинов у белых крыс после физической нагрузки. — Физиол. журн. СССР, 1968, 54, № 3, с. 370—374.
5. Горизонтов П. Д. Руководство по патологической физиологии. — М.: Наука 1966.—176 с.
6. Маркова Е. А. Нейрогуморальная регуляция функций при кислородном голодании: Автореф. дис. ... д-ра мед. наук. — Тернополь, 1967.—52 с.
7. Матлина Э. Ш. Флуорометрический метод определения адреналина и норадреналина в крови. — В кн.: В. В. Меньшиков. Методы исследования некоторых систем гуморальной регуляции. М.: Б. и., 1976, с. 112—124.
8. Рубанова Н. А. Биогенные амины и ферменты их преобразования в условиях острой гипоксии мозга разного генеза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Горький, 1971.—27 с.
9. Селье Т. Очерки об адаптационном синдроме. — М.: Медицина, 1960.—146 с.
10. Хауликэ И. Вегетативная нервная система. — Бухарест: Мед. изд-во, 1979.—368 с.
11. Шаповалова С. С. Изменение катехоламинов в крови и надпочечниках при адаптации к высокогорной гипоксии. — В кн.: Перекрестные адаптации к природным факторам среды. Фрунзе: Илим, 1972, с. 121—128.
12. Эскин И. А., Щедрина Р. Н. Катехоламины и гипоталамическая регуляция системы гипофиз — кора надпочечников — В кн.: Физиология и биохимия биологических аминов. М.: Наука, 1969, с. 106—111.
13. Brown R. M., Keho I., Carlsson A. Functional and biochemical aspects of catecholamine metabolism in brain under hypoxia. — Brain Res., 1975, 85, N 3, p. 491—509.
14. Costa E., Meek I. L., Regulation of catecholamine and serotonin in the CNS. — Rev. Pharmacol., 1974, 14, N 3, p. 491—511.
15. Cunningham W. L., Becker E. I. Catecholamines in plasma and urine at high altitude. — J. Appl. Physiol., 1965, 20, N 4, p. 607—610.
16. Feldman J. R. On the vago insulin and sympathoadrenal system and their mutual relationship under conditions of central excitation induced by anoxia and convulsant drugs. — Amer. J. Physiol. 1940 / 41, 131, N 2, p. 281—289.

17. Henderson C., Unge-
transmission of vas-
of the dog. — J. Phy-
18. Kaufman S., Ficher-
acids in the brain
19. Malmajak J., Char-
tion surrenale d'adr-
20. Mussachio J. M., J-
hydroxylase activity
U. S. A., 1969, 63, N
21. Nahas G. G., Mathe-
xia on sympathetor-
N 1, p. 13—15.
22. Neff N. H., Costa E-
vo. — Fed. Proc., 196
23. Mc. Quarrie L., et
1939, 4, N 42, p. 513
24. Richtaric A., Hift H-
to hypoxia. — Arch. I

Институт физиологии и
АН УССР, Киев

17. Henderson C., Ungar A. Effect of cholinergic antagonists on systematic ganglionic transmission of vasomotor reflexes from the carotid baroreceptor and chemoreceptor of the dog. — J. Physiol., 1978, 277, N 3, p. 379—389.
18. Kaufman S., Ficher D. B. Brain tryptophan hydroxylase activity. — In: Aromatic amino acids in the brain: Ciba Foundation Symp. Paris, 1974, vol. 22, p. 82—108.
19. Malmajak J., Chardon K. Mechanisme de declenchement et d'entretien de la secretion surrenale d'adrenaline en anoxie. C. R. Soc. Biol., 1947, N 3, p. 395—396.
20. Mussachio J. M., Julond L., Kety S. S., Glowinski J. Increased rat brain tyrosine hydroxylase activity produced by electroconvulsive shock. — Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., 1969, 63, N 5, p. 1117.
21. Nahas G. G., Mather G. W., Wargo J. D. M., Adams W. L. Influence of acute hypoxia on sympathectomized and adrenalectomized dogs. — Amer. J. Physiol., 1954, 177, N 1, p. 13—15.
22. Neff N. H., Costa E. The effects on the turnover rate of the biogenic amines in vivo. — Fed. Proc., 1967, 26, N 53, p. 463.
23. Mc. Quarrie L., et al Mechanism of insulin convulsions. — Proc. Soc. Exp. Biol., 1939, 4, N 42, p. 513—514.
24. Richtaric A., Hift H., Valdivia E. Catecholamine in tissue of guinea pigs subjected to hypoxia. — Arch. Intern. Pharmacol. 1966, 159, N 1, p. 44—47.

Институт физиологии им. А. А. Богомольца
АН УССР, Киев

Поступила в редакцию
02.06.81