

минным действием в силу уменьшения гипоксического импульса, при водят к нормализации ритма, чему в немалой степени способствует волокно А. Использование этого волокна для ЭМГ способствует быстрому восстановлению дыхания.

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 обусловливает 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. Аппликация 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, Schlafke (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 ростральные 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 первых 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 ростральном направлении первые клетки постепенно удаляются от мозговой поверхности, приближаясь к парагигантоклеточному ядру и сливаюсь с ним. Исходя из этого высказано предположение, что скопление нейронов, расположенное непосредственно под мягкой мозговой оболочкой, является частью парагигантоклеточного ядра (часть а). 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 использовании комбинированного метода ВППМ имеющиеся волокна, направляющиеся к Электронномикроскопии, поверхность мозга изменяет как правило, следующие падение следования и поворота.

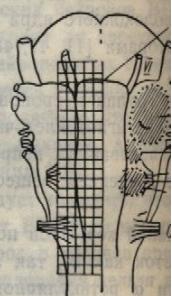


Рис. 1. Схематическое изображение хемосенситивных зон *M*, *S*, *L* — хемосенситивные зоны; *V-XII* — корешки черепных нервов.

Рис. 2. Фотография хемосенситивных зон на вентральной поверхности мозга.

покрыты базальной мембраной, у кролика, называть их «стеклянными» — это не совсем верно, так как они не являются стеклом. Их можно рассматривать как специализированные участки мозга, чувствительные к жидкости, окружающей мозг. Их можно рассматривать как специализированные участки мозга, чувствительные к жидкости, окружающей мозг.

Используя модифицированные сидазы хрина [28] в сочетании с иммуноглобулином яда, попытку изучения нисходящего нерва, для чего проводили стимуляцию и регистрацию при помощи рострального ядра (IML) спинного мозга, используя метод изучения распределения меченых сидазов. Сидазы вводились в спинной мозг через ростральное ядро (IML) спинного мозга, и регистрировались от 24 до 321 мкм. Выраженное скопление нейронов в области 1700—4500 мкм от средней линии мозга. Отмеченные нейроны корешков подъязычного нерва полагали, что эти нейроны — это нейроны ретикулярного ядра, но, возможно, это нейроны, посылающие

ного импульса, при этом способствует  
входа в мозг. А. К. Митчелл и  
Дж. А. Шлефке [1]  
и помощь в гипотезе  
взаимодействия структур  
мозга, проводящих  
внешние стимулы.

## АКТИВАЦИЯ СТРУКТУР МОЗГА ПРИ ВООБРАЩЕНИИ

Показана гипотеза о наличии вспомогательных рецепторов, разделяющих движений [31, 32, 33]. Большой поверхности продолговатого

ствола на вентральной поверхности, характеризующихся химическими веществами приводила а также к изменению уровня [6, 17, 22, 25].

Хемочувствительные зоны M, вторых Mitchell 1963, Schläfle

и задней трети трапециевидного тела, размеры участка вентральной поверхности первых. Хемочувствительные единой линии,

зона происходит раздражение (не глубже 1000 мкм).

наличие нейронов в поверхности 10 лет после создания издано, что ростральные отделы — 10—15 мкм — построены

элементами; в каудальном края корешка подъязычного тела непосредственно под клеток [39]. В других участках близкое к поверхности различны по форме и размерам, ширина и глубина клеточных

удаляются от мозговой и сливаясь с ним. Исходя из расположение непосредственно параганглийного ядра, находящихся в непосредственной схемы видно, что их расположение время установлено, на клеток, имеющих преимущества первых клеток находятся лепочных тел этой популяции на глубине от 25 до 30 мкм. В межпараганглийным ядром, им [45, 46].

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 глубь мозга. Эти углубления поверхности мозга

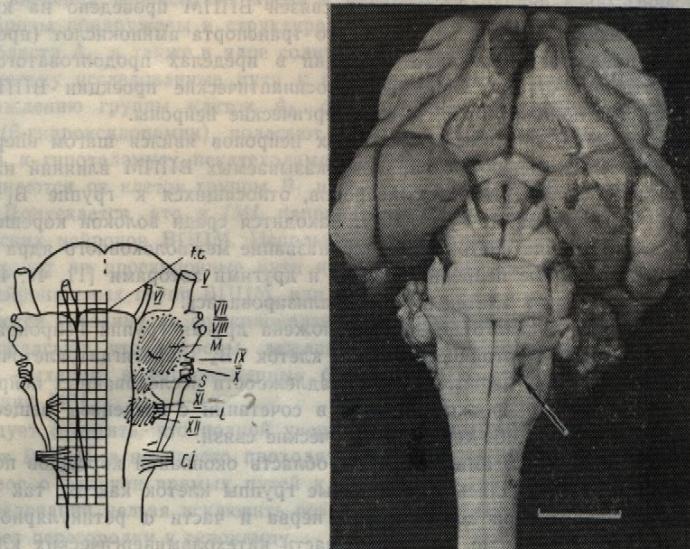


Рис. 1. Схематическое изображение вентральной поверхности ствола мозга кошки. M, S, L — хемосенситивные зоны Митчелла, Шлефке и Лешке, соответственно; f. c. — центральная щель; V-XII — корешки черепномозговых нервов; C<sub>1</sub> — корешок шейного спинномозгового нерва [по 48].

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

покрыты базальной мембраной, что дало повод Леонарду [30], впервые описавшему их у кролика, назвать их «базальнембранные 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 цереброспinalной жидкости к нейронам ВППМ, обладающим хемочувствительными свойствами [9].

Используя модифицированный метод ретроградного аксонного транспорта пероксидазы хрина [28] в сочетании с регистрацией антидиодных вызванных потенциалов в интермедиолатеральном ядре спинного мозга, Амендт и Захурский [5] предприняли попытку изучения инсходящих проекций нейронов хемочувствительных зон ВППМ кошки, для чего проводили стимуляцию белой соединительной веточки на уровне Th-3 и регистрацию при помощи микрэлектрода вызванного потенциала в интермедиолатеральном ядре (IML) спинного мозга. В идентифицированный таким образом участок спинного мозга, используя технику Мезулама [37, 40], вводили пероксидазу хрина и изучали распределение меченных нейронов. При такой постановке опытов авторы регистрировали от 24 до 321 меченных 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 краинальнее от уровня выхода корешков подъязычного нерва, т. е. у каудального края трапециевидного тела. Авторы полагали, что эти нейроны локализуются в краинальном 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

того, что длина дендритов этих нейронов в два раза превышает диаметр клеточного тела, вполне возможно, что дендриты подходят практически к поверхности продолговатого мозга, отстоя от нее лишь на 100–200 мкм. Выявленные моносинаптические эфферентные проекции клеток ВППМ к IML спинного мозга позволяют объяснить влияние раздражения и разрушения этой области на кровообращение. Блокада этой области сопровождается снижением, а стимуляция — повышением уровня САД. Предполагают, что клетки ВППМ тонически активны и ответственны за активацию пре-гангилонарных симпатических нейронов.

Детальное исследование эфферентных связей ВППМ проведено на крысах [35, 36]. Методом антероградного и ретроградного транспорта аминокислот (пролина, лейцина, лизина) показаны восходящие проекции в пределах продолговатого мозга и прилежащих отделов ствола. Описаны моносинаптические проекции ВППМ к IML спинного мозга, где локализуются серотонинергические нейроны.

Учет медиаторной природы исследуемых нейронов явился шагом вперед, позволившим подойти к выяснению механизмов оказываемых ВППМ влияний на кровообращение. Часть серотонинергических нейронов, относящихся к группе  $B_1$  (согласно классификации Дальстрема и Фукса [10]), находится среди волокон корешков подъязычного нерва, эта группа клеток получила название межволоконного ядра подъязычного нерва [49]. Подобные нейроны описаны и другими авторами [11, 47, 48], однако медиаторная природа этих клеток ими не анализировалась.

На уровне ядра лицевого нерва расположена другая группа нейронов, совпадающая с локализацией серотонинергических клеток  $B_3$  параганглийного ядра (часть  $a$ ). Для выяснения медиаторной принадлежности исследованных нейронов были использованы методы маркировки нейронов в сочетании с введением веществ, разрушающих адренергические либо серотонинергические связи.

При введении меченых аминокислот в область окончаний корешков подъязычного нерва в реакцию вовлекались нейрональные группы клеток как  $B_1$ , так и  $B_3$ , т. е. клетки межволоконного ядра подъязычного нерва и части  $a$  ретикулярного параганглийного ядра, а также, возможно, часть катехоламинергических клеток группы  $A_1$  и наиболее латерально расположенные клетки нижнеоливарного комплекса, медиальная часть ретикулярного ядра и наиболее каудальная часть ядра лицевого нерва.

Введение меченых аминокислот позволило проследить нисходящие пути дорсолатерального канатика с окончанием в IML спинного мозга, включая сакральный уровень. Меченные нисходящие пути прослеживались также вентральном роге и промежуточном сером веществе спинного мозга, преимущественно на шейном и поясничном уровнях. Нисходящие пути метились преимущественно на стороне введения радиоактивных изотопов.

Метка была обнаружена также в ядре подъязычного нерва на уровне *obex*, в дорсальном ядре блуждающего нерва; менее выраженное скопление метки наблюдалось в медиальной части ядра солитарного тракта. От клеток нижней оливы и латерального ретикулярного ядра меченные отростки направлялись к мозжечку, проходя через веерчатые тела.

Восходящие пути от окончаний корешков подъязычного нерва направляются через ретикулярную формацию продолговатого мозга, разделяясь при этом на группу волокон, заканчивающихся в ядре Колликера—Фузе, а также в парабрахиальном ядре и группу волокон, заканчивающихся в клиновидном ядре и нижнем холмике двумя холмиями.

Более медиально расположенные пути направляются к среднему мозгу, участвуя в иннервации двигательного ядра тройничного нерва, области голубого пятна и ядра покрышки.

Часть волокон, разделяющаяся на три пучка, прослеживается до промежуточного мозга: первый пучок проникает в латеральный гипоталамус, заканчиваясь в супраоптическом ядре и ретроизматической области; второй пучок направляется через перивентрикулярное вещество мозга, отдавая ветви к области дорсального гипоталамуса, перифорникальной области, паравентрикулярному ядру; третий пучок достигает таламических ядер. Большинство из описанных путей к гипоталамусу прослеживается и на противоположной от введения изотопов стороне. Наиболее далеко от нейронных скоплений ВППМ прослеживаются волокна, идущие вокруг колена мозолистого тела к поясному пучку.

Детализация нейронов метода ретроградного аксиодиагностики показывает, что в IML спинного мозга находятся клетки, имеющие одинаковую проекцию в различные ядра мозга, а также клетки, имеющие различные проекции в одинаковые ядра мозга.

При введении пероксидазы в область ядра подъязычного нерва обнаружены нейроны, имеющие проекции в различные ядра мозга.

Поскольку исследование местонахождения группы 6-ОНДА (6-гидроксидопаина) от ВППМ к гипоталамусу показывает, что эти нейроны имеют проекции в различные ядра мозга.

Имеются указания на то, что эти нейроны являются серотонинергическими и контролируют дыхание, а также кровообращение.

Следует отметить, что эти нейроны являются от ВППМ, а не от других ядер мозга, поэтому вопрос о наличии параллельных исследований нельзя решить через перегородку.

Пути от ВППМ, направляющиеся от ВППМ, а не от других ядер мозга, пока неизвестны. Показано, что в периоде исследований неизвестны, но неизменными при комбинированном введении маркеров являются ядра серотонина больше, чем в периоде исследований.

Менее изучены афферентные пути от ВППМ. [14] сделали попытку транспорта пероксидазы в зону ВППМ, лишенную ядер, и показано, что в периоде исследований неизвестны, но неизменными при комбинированном введении маркеров являются ядра серотонина больше, чем в периоде исследований.

Показано, что захват пероксидазы в зону ВППМ, лишенную ядер, и показано, что в периоде исследований неизвестны, но неизменными при комбинированном введении маркеров являются ядра серотонина больше, чем в периоде исследований.

В плане выяснения путей, участвующих в регуляции источников афферентных

Гуревич М. И., Карцева А. Г.

ышает диаметр клеточного ядра к поверхности продолговатого мозга позволяют объяснить кровообращение. Блокада этой ширины уровня САД. Представлена за активацию пре-

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

вился шагом вперед, позволивший влиять на кровообращение к группе  $B_1$  (согласно и волокон корешков подъязычного ядра подъязычного нерва [11, 47, 48], однако

группа нейронов, совпадающая с парагигантоклеточным ядром следованных нейронов были с введением веществ, разрушающими корешки подъязычного ядра как  $B_1$ , так и  $B_3$ , т. е. парагигантоклеточного ядра лицевого нерва, исходящие пути дорсально, включая сакральный уровень и промежуточный рог и промежуточную на шейном и поясничном уровне введения радиоактивного изотопа ионов кальция на уровне *obex*, в дорсолateralном метке наблюдалось движение метки наблюдается нижней оливы и латерального ожечка, проходя через вентральную и латеральную части ядра, направляясь при этом на группу же в парабрахиальном ядре и нижнем холмике двусторонне.

к среднему мозгу, участвуя в ядрах голубого пятна и ядра

живается до промежуточного ядра, заканчиваясь в супрапараспинном ядре; третий пучок направляется через ядро 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. Меченные 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 аfferентных проекций к ВППМ, при введении пероксидазы хрина в

Детализация нейронных источников описанных проекций проведена с помощью метода ретроградного аксонного транспорта пероксидазы хрина, которую вводили в одну из следующих структур — медиальная перегородка, 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 хрина в паравентрикулярное ядро гипоталамуса меченные 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-гидроксилопамин), полагают, что выявленные авторами [35, 36] проекции от ВППМ к гипоталамусу некатехоламинергической природы. Проекции от ВППМ к *IML* начинаются от клеток группы  $B_1$  и  $B_3$  и являются, по-видимому, серотонинергическими. Допускается, что к *IML* направляется дополнительный пучок от несеротонинергических нейронов ВППМ. Использованная авторами техника не позволяет выявить, исходят ли проекционные пути к гипоталамусу и спинному мозгу от одних и тех же нейрональных 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 супрапараспинному 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 перифорникальной области и переднемозговом пучке содержание серотонина больше, чем в паравентрикулярном и супрапараспиническом ядрах гипоталамуса [6, 26, 27, 42]. Полагают, что именно ядра шва обеспечивают серотонинергической иннервации 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 хрина, непосредственно приложенной к хемочувствительным зонам ВППМ, лишенным твердой и паутинной оболочек. Этот методический подход имеет свои преимущества, так как в этом случае пероксидаза хрина попадает в структуры 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 захватывающие 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. Меченные 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 аfferентных проекций к ВППМ, при введении пероксидазы хрина в

ея 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 коклеарных 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 меченные нейроны располагаются в участках ВППМ на глубине от 250 до 1000 мкм, преимущественно на стороне введения.

Таким образом, использование методов анtero- и ретроградного 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 топическое 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, действуя 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 вератрицина, 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 раздражение участка

жения участка миндалевидной зоны ВППМ сопровождается расширение зрачка, письмо.

При электрическом раздражении все вегетативные компоненты мышц, сужение мезентериальных ядер, частоты и глубины [23], структуры центрально-важного возникновением поведенческой оси полоски, проходящей в 500 мкм. Каудальный край этих авторов оптимальной активностью нейронов «защитного» мозга является область

При детальном исследовании раздражением или выключением аппликации ГАМК или глицина в зоне S приводит к тому, что почки и скелетные мышцы к тем же участкам выраженной тахикардии. Токонконтакторные реакции показывают, что аппликация ГАМК активности «вазомоторных» ложные структуры ВППМ приводят в регуляции тонуса почек

В настоящее время значение вентрального участка неизвестно. Идентифицировано около 10 зон, соответствующих расположению поверхности мозга 0—100 м [46]. Выявлена и другая группа зон L. Описывают околоспinalные зоны от поверхности — до 180 м и в форме [48].

В тех же областях ВППМ морфологическими и гистологическими методами клетки, содержащие большое количество норадреналина, а также клетки, содержащие мелатонин, продуцирующие кринин и эндокринную функцию.

Используя плавающие в области ВППМ идентификационные признаки, при снижении pH на 30—70 %, зоны S — не изменяют свою активность при механических раздражениях.

На основании описанной активности, обеспечиваемой нейронами ВППМ, участвуют в регуляции сердечно-сосудистой системы. Другие, расположенные здесь зоны, не являются передаточным звеном.

Существующие представления о механизмах действия ВППМ предполагают, что цепторные клетки получили импульсы от клеток, обнаружены на изолированных участках. Активность этих клеток снижается при снижении концентрации глицина в зоне S, которая ослабляется при снижении концентрации глицина в зоне S.

зоны « $S$ ». При введении ВППМ в количестве 0,1—0,2 мкг/кг обнаруживались ядро блуждающего нерва и Х-положительные нейроны центрального гипоталамуса. При юдили в дорсомедиальное ядро блуждающего нерва мозга на уровне Th-1—Th-2 ВППМ на глубине от 1,5 до 2,5 см вызывало градного транспорта маркеров определенных успехов в утилизации отделяемыми централь-

вопросы, касающиеся химики со структурами супраизогибов, посылающими к ней

чувствительной зоны ВППМ поддержание оптимального уровня достаточно для подтверждения того, что какие конечные годы в ряде работ галась интенсивному изучению, показано, что активной области (хемоингибированном САД). Путем изучения протяженность полоски химическому раздражению участку ВППМ не соотносится реакция сохраняется участку ВППМ.

Воображение изучали отдельные поясничных сегментов хемочувствительных зон в БСВ имеют от локализации раздражения возникали при раздражении прессорной реакции на различных уровнях провод о возможности оказания кровообращения по раз-

личным уровням. Никотинчувствительная зона в ответ на приложение лептазола к альвеолам депрессорной реакции. Внутрисердечное введение дигидроэпоксидной гидрокортизона и артериальной гипертензии апликации нембутала происходит переключение мин после апликации снижение САД, уменьшение тахикардии. Повторное раздражение

## Морфо-функциональная организация

жение участка миндалевидного 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 тоническая аппликация ГАМК или глицина к каудальной части хемосенситивной зоны  $M$  и промежуточной зоны  $S$  приводят 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. Тоническая 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 поверхности расположенные структуры ВППМ играют важную роль в поддержании тонической 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 продолжаются 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 первых 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 парасимпатическую 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 контроллерного участка ВППМ.

На основании описанных данных создана концепция центральной хемосенситивности, обеспечиваемой нейронами ВППМ. Предполагается, что хемосенситивные нейроны ВППМ участвуют в интеграции информации с различных аfferентных 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. Трансембранный 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-спinalной 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. Каццева 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 симпатоактивирующих структур вентральной части продолговатого мозга. — В кн.: Материалы 5 Всесоюзн. конф. по физиологии вегет. нерв. системы, посвящ. 100-летию со дня рожд. акад. Л. А. Орбели. Ереван, 1982, с. 192.
  4. Песков Б. Я., Квятной 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., Seller H. Neurones within the «chemosensitive area» on the ventral surface of the brainstem which project to the intermediolateral 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 neurons 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 chemozeptors 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., Zieblestein A., Wilkenberg J. et al. In vivo labelling of neurons in the chemosensitive fields of the ventral surface of the medulla oblongata with horse radish 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. Edery 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. munoreactive neurons  
Neurosci. Lett., 1979, 14, 15.
  28. Kim C. G., Strick P. Z. peroxidase retrograde
  29. Lang W. Y., Rush M. drugs into the cerebrum. — 1973, 47, N 1, p. 196—202.
  30. Leonardt H. Über topische Reaktionen im ventrikelseitigen Ganglion. — S. 392—406.
  31. Loeschke H. H., Koepsell H. Drucks bei Einbringung von Pflügers Arch., 1958, 212, 213.
  32. Loeschke H. H., Koepsell H. Einringen von Novocain in das Ganglion. — N 2, S. 628—641.
  33. Loeschke H. H., Koepsell H. Konzentration und Pflügers Arch., 1958, 214, 215.
  34. Loeschke H. H., Latreille J. and circulation of electrically excited afferents. — Respirat. Physiol., 1959, 35, 152.
  35. Loewy A. D., McKellop H. The intermediolateral column. — 152.
  36. Loewy A. D., Wallach H. The distribution of the oblongata in the rat. — 153.
  37. Mesulam M. M. The mystery: incubation period of the rat. — N 6, p. 1273—1280.
  38. Mitchell R. A., Loeschke H. H. Chemosensitivity on the surface of the rat. — 661—681.
  39. Petrovicky P. Über die chemosensitivity of the rat. — Z. Anatomie der Katze. — Z. Anat., 1979, 135, 255—265.
  40. Price P., Fischer A. W. The effect of (nanolitre) volumes of the rat. — 25.
  41. Ross C. A., Ruggiero J. A. Close to the ventral surface of the rat. — 143—148.
  42. Saavedra J. M., Polkoff A. M. Distribution of the nuclei of the rat. — 157—165.

видетельствующих в пользу ректоруктур ВППМ в регуляции о бульбарном сердечно-и кровообращения дорсомедиального не учитывать того, что, 29, 34], остаются еще неяс-сивитивных зон ВППМ. Воз-ентральных супрабульбарных приспособительных реакций их ситуациях.

жным звеном центральной ть на изменение химическо-

барных структур, участвую-ление структур ВППМ в еденческих реакций.

е на раскрытие характера центральной нервной си-дет способствовать выяснен-М.

ица и предполагает возможные ви-иацентрализованное

руктур вентральной поверх-— В кн.: Материалы 5 Все-щ. 100-летию со дня рожде-

нейронов дыхательного цен-гствительных структур: Ав-

тонной организации симпа-ваторного мозга.— В кн.: Ма-системы, посвящ. 100-летию

иков А. А. Участие хемочув-сториального давления и их логии и медицины, 1982, 94,

tones within the «chemosen-ich project to the intermedi-292.

fect of 5—6-dihydroxytrypta- system of the rat.— J. Neu-

ventral surface of the brain Pharmacol., 1975, 34, N 1,

entral cardiovascular action of p. 573—579.

ctur eines zentralen chemo-09—417.

onoamine-containing neurons amines in the cell bodies of pl. 232, p. 1—55.

vivo labelling of neurons in edulla oblongata with horse 1977, 131, p. 521—534.

ry and circulatory responses f the medulla oblongata.—

effect of Dyflos.— Brit. J.

entral surface of the cat bra-osci. Lett., 1979, 12, N 2/3,

scarcely explored region of 427—441.

16. Feldberg W., Guertzenstein P. G. A vasodepressor effect of pentobarbitone sodium.— J. Physiol., 1972, 224, N 1, p. 83—103.
17. Feldberg W., Guertzenstein P. G. Vasodepressor effects obtained by drugs acting on the central surface of the brain stem.— J. Physiol., 1976, 258, N 1, p. 337—355.
18. Fukuda Y., Honda Y. Ph sensitivity of cells located at the ventrolateral surface of the cat medulla oblongata *in vitro*.— Pflügers Arch., 1976, 364, N 1, S. 243—247.
19. Fukuda Y., See W. R., Honda Y. H<sup>+</sup> sensitivity and pattern of discharge of neurones in the chemosensitive areas of the ventral medulla oblongata of rat *in vitro*.— Pflügers Arch., 1980, 388, N 1, s. 53—61.
20. Fuxe K. A., Jonsson G. Further mapping of central 5-hydroxytryptamine neurons: studies with the neurotoxic dihydroxytryptamines.— Advance Biochem. Psychopharmacol., 1974, 10, N 1, p. 1—12.
21. Goodchild A. K., Damney R. A. Afferent and efferent connections of the ventralateral pressor area in the medulla oblongata of the rabbit.— Proc. Aust. Physiol. and Pharmacol., 1980, 11, N 1, p. 33—41.
22. Guertzenstein P. G. Blood pressure effects obtained by drugs applied to the ventral surface of the brain stem.— J. Physiol., 1973, 229, N 2, p. 395—408.
23. Guertzenstein P. G., Hilton S. M., Marshall J. M., Timms R. J. Experiments of the origin of vasomotor tone.— J. Physiol., 1978, 275, N 1, 78—79 p.
24. Guertzenstein P. G., Lopes O. U. A depressor area on the ventral surface of the medulla.— J. Physiol., 1980, 301, N 1, p. 35—36.
25. Guertzenstein P. G., Silver A. Fall in blood pressure produced from discrete region on the ventral surface of the medulla by glycine and lesions.— J. Physiol., 1974, 242, N 2, p. 489—503.
26. Höckfelt T., Elde R., Fuxe K. et al. Aminergic and peptidergic pathways in the nervous system with special pathways in the nervous system with special reference to the hypothalamus.— In: The Hypothalamus. New York: Raven Press, 1978, p. 69—135.
27. Höckfelt T., Terenius Z., Kuypers H. G. J. M., Dahn O. Evidence for enkephalin immunoreactive neurons in the medulla oblongata projecting to the spinal cord.— Neurosci. Lett., 1979, 14, N 1, p. 55—60.
28. Kim C. G., Strick P. Z. Critical factors involved in the demonstration of horse radish peroxidase retrograde transport.— Brit. Res., 1976, 103, N 1, p. 356—361.
29. Lang W. Y., Rush M. Z. Cardiovascular responses to injections of cholinomimetic drugs into the cerebral ventricles of unanaesthetised dogs.— Brit. J. Pharmacol., 1973, 47, N 1, p. 196—205.
30. Leonhardt H. Über topographische Verteilung der subependimalen Basalmembranabirynthe im ventrikelsystem des Kaninchengehirns.— Z. Zellforsch. 1972, 127, N 2, S. 392—406.
31. Loeschke H. H., Koepchen H. P. Über das Verhalten der Atmung und des arteriellen Drucks bei Einbring von veratridin, Lobelin, Cyanid in den Liquor cerebrospinalis.— Pflügers Arch., 1958, 266, N 2, S. 586—610.
32. Loeschke H. H., Koepchen H. P. Beeinträchtigung von Atmung und Vasomotorik durch Einringen von Novocaine im Liquor cerebrospinalis.— Pflügers Arch., 1958, 266, N 2, S. 628—641.
33. Loeschke H. H., Koepchen H. P., Gertz K. H. Über den Einfluss von Wasserstoffionenkonzentration und CO<sub>2</sub>-druck im Liquor cerebrospinalis auf die Atmung.— Pflügers Arch., 1958, 266, N 2, S. 569—585.
34. Loeschke H. H., Latre J. de., Schlafke M. E., Trout C. O. Effects on respiration and circulation of electrical stimulation of the ventral surface of the medulla oblongata.— Respirat. Physiol., 1979, 30, N 1, p. 184—197.
35. Loewy A. D., McKellar S. Serotonergic projections from the ventral medulla to the intermediolateral cell column in the rat.— Brit. Res., 1981, 211, N 1, p. 146—152.
36. Loewy A. D., Wallach J. H., McKellar S. Efferent connections of the ventral medulla oblongata in the rat.— Brain Res. Reviews, 1981, N 3, p. 63—80.
37. Mesulam M. M. The blue reaction product in horseradish peroxidase neurohistochemistry: incubation parameters and visibility.— J. Histochem. Cytochem., 1976, 24, N 6, p. 1273—1280.
38. Mitchell R. A., Loeschke H. H., Severinghaus J. W. et al. Regions of respiratory chemosensitivity on the surface of the medulla.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 1963, 109, N 2, p. 661—681.
39. Petrovicky P. Über die Glia marginalis und oberflächliche Nervenzellen im Hirnstamm der Katze.— Z. Anat. Entw. Gesch., 1968, 127, N 1, p. 221—231.
40. Price P., Fischer A. W. F., Redstone P. A simple apparatus for the injection of small (nanolitre) volumes of horseradish peroxidase.— Neurosci. Lett., 1977, 6, N 1, p. 21—25.
41. Ross C. A., Ruggiero D. A., Reis D. J. Projections to the spinal cord from neurons close to the ventral surface of the hindbrain in the rat.— Neurosci. Lett., 1981, 21, N 1, p. 143—148.
42. Saavedra J. M., Polkovits M., Brownstein M. J., Axelrad J. Serotonin distribution in the nuclei of the rat hypothalamus and preoptic region.— Brain. Res., 1974, 77, N 1, p. 157—165.

43. Schläfke M., Loeschke H. H. Localisation eines un der regulation von atmung und kreislauf beteiligten gebieten an der ventralen Oberflaeche der Medulla oblongata durch Kaelteblockade. — Pflügers Arch., 1967, 297, N 4, S. 201—220.
44. Schläfke M. E., Pokorski M., See W. R. et al. Chemosensitive neurons on the ventral medullary surface (rms). — Bull. Physiopat. Resp., 1975, 11, N 1, p. 277—284.
45. Schläfke M., See W. R. Studies on cardiovascular effects produced from the chemosensitive areas on the ventral medullary surface. — Pflügers Arch., 1978, 373, N 4, S. 76.
46. Schläfke M. E., See W. R. Ventral medullary surface stimulus response in relation to ventilatory and cardiovascular effect. — In: H. P. Koepchen, S. M. Hiefon a. A. Trzebski. Central interaction between respiratory and cardiovascular systems. Berlin: Springer, 1980, p. 56—63.
47. Trout C. O., Loeschke H. H., Berndt J. A superficial substrate on the ventral surface of the medulla oblongata influencing respiration. — Pflügers Arch., 1973, 339, N 1, S. 135—152.
48. Trout C. O., Loeschke H. N., Berndt J. Histological structures in the chemosensitive regions on the ventral surface of the cat's medulla oblongata. — Pflügers Arch., 1973, 339, N 1, S. 171—183.
49. F. Walberg. The lateral reticular nucleus of the medulla oblongata in mammals. A comparative-anatomical study. — J. Comp. Neurol., 1952, 96, N 2, p. 283—343.
50. Wennergren G., Oberg B. Cardiovascular effect elicited from the ventral surface of medulla oblongata in the cat. — Pflügers Arch., 1980, 387, N 2, S. 189—195.

Отд. физиологии кровообращения  
Ин-та физиологии им. А. А. Богомольца  
АН УССР, Киев

Поступила 01.02.83

УДК 612.826:612.014.42

## РЕАКЦИИ НЕЙР КОШКИ НА

Подкорковая структура является важным звеном ли регуляции поведенческих, и формирования мотиваций функций предполагает по. И действительно, в этой сенсорные, зрительные, слуховые, обнаружена обширная конечные пути, по которым эти основных механизмов работы биологической системы. В частности для поступления в МК о сигналов, то высказывали мозга [10, 11]. Однако на морды кошки, иннервируемые коротким путем без перекреста МК при раздражении этого коллатентные реакции нейропроводов на кошках в условиях электрического раздражения

Берштейн С. А., Гуревич М. И., Соловьев А. И.

### ДЕФИЦИТ КИСЛОРОДА И СОСУДИСТЫЙ ТОНУС.

— Киев: Наук. думка, 1984.—3 р.

В монографии рассматриваются теоретические основы взаимосвязи уровней тканевого метаболизма, потребления кислорода и интенсивности физиологических процессов в организме.

Обсуждаются представления о кислородном балансе тканей, его нарушении и гемодинамических последствиях. Описываются современные данные о структурно-функциональных особенностях сосудистых эффектов и анализируются представления о местных (миогенных и обменных) механизмах регуляции тонуса сосудов. Представлены прямые доказательства роли дефицита в тканях в регуляции сосудистого тонуса и рассматриваются возможные механизмы реализации влияния дефицита кислорода на функциональное состояние мышечных элементов сосудистой стенки.

Для физиологов, патофизиологов, фармакологов и врачей.

Опыты проведены на 9 внутрибрюшинным введением миорелаксина. Тяжелые операции на черепе проводили после дополнительного раствором новокaina. Для отасывали его до уровня гиппокампа, его свода и заостренным до 200 мкм к 46° к вертикальной плоскости так, чтобы достичь уровня титрованием 15—60 мОм, за бочку вводили в область мозговой части МК по атласуенную структуру верифицированного пейрана МИ срезов мозга с микроЗондами на фотопленку и введения контраглатерального и кожи подушечек контролем угольными одиночными толчками.

### Результат

Исследованы реакции базолатеральной части МК стимулировались всплескеточными, спонтанного ритма у подушечек Лишь у единичных первых