

ORIENTATION REFLEX AT HUMAN AGING

The paper is devoted to a study of age peculiarities in the orientation reflex (OR) which reflects the functional activity of various structures of the cortical-subcortical level and thus is considered as an index of the integrative brain activity. Polygraphic examination of OR was carried out in 147 practically healthy people of young, middle, elderly and old ages including long-living people. Various types of OR are distinguished depending on the ability to extinction. It is found that a hyporeactive response gets more significant with age and intensive manifestation of OR becomes expressive in long-living people. Frequency-integrative analysis of the EEG component of the response and θ -rhythm from the central-temporal recording of both hemispheres showed pronounced age differences in hippocampal provision of the OR motivation mechanisms and a peculiar age rearrangement of activating reticulo-hypothalamo-hippocampal systems that ensure external manifestations of the response adequate to the situation and age.

Institute of Gerontology,
Academy of Medical Sciences, USSR, Kiev

Список литературы

1. Адрианов О. С. Концепция о структурной организации церебральных функций. — В кн.: Учение о локализации и организации церебральных функций на современном этапе. М., 1978, с. 6—8.
2. Анохин П. К. Очерки по физиологии функциональных систем. — М.: Медицина. 1975.—447 с.
3. Бехтерева Н. П. Здоровый и больной мозг человека. — Л.: Наука, 1980.—208 с.
4. Вейн А. М., Соловьева А. Д. Лимбико-ретикулярный комплекс и вегетативная регуляция. — М.: Наука, 1973.—268 с.
5. Виноградова О. С. Гиппокамп и память. — М.: Наука, 1975.—332 с.
6. Костюк П. Г. Физиология центральной нервной системы. — Киев: Вища школа, 1977.—319 с.
7. Латаш Л. П. Гипоталамус, приспособительная активность и электроэнцефалограмма. — М.: Наука, 1968.—292 с.
8. Ливанов М. Н. Пространственная организация процессов головного мозга. — М.: Наука, 1972.—182 с.
9. Маньковский Н. Б., Белоног Р. П., Литовченко С. В., Карабань И. Н. Высшая нервная деятельность и биоэлектрическая активность мозга. — В кн.: Биология старения. Л.: Наука, 1982, с. 383—402.
10. Маньковский Н. Б., Минц А. Я. Старение и нервная система. — Киев: Здоров'я, 1972.—279 с.
11. Фролькис В. В. Старение. Нейрогуморальные механизмы. — Киев: Наук. думка, 1981.—320 с.
12. Хомская Е. Д. Мозг и активация. — М.: Изд-во Москов. ун-та, 1972.—380 с.
13. Lobstein T., Webb B., Edholm O. Orienting responses and locus of control. — Brit. J. Soc. and Clin. Psychol., 1979, 18, N 1, p. 13—19.
14. Mizuki V., Tanaka M., Isozaki H., Nishijima H. Periodic appearance of theta rhythm in the frontal midline area during performance of a mental task. — Electroencephalogr. and Clin. Neurophysiol., 1980, 49, N 3/4, p. 345—351.
15. Schacter D. EEG theta waves and psychological phenomena to review and analysis. — Biol. Psychol., 1977, 5, N 1, p. 47—82.

Ин-т геронтологии
АМН СССР, Киев

Поступила 28.06.83

УДК 612.678.264.014.42—06:615.357

В. В. Безруков

ВЛИЯНИЕ АДРЕНАЛИНА, ИНСУЛИНА И ЭСТРАДИОЛ-ДИПРОПИОНАТА НА ЭЛЕКТРИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ И ВОЗБУДИМОСТЬ ЯДЕР ГИПОТАЛАМУСА У ЖИВОТНЫХ РАЗНОГО ВОЗРАСТА

В соответствии с представлениями В. В. Фролькиса [8], сформулированными в его адаптационно-регуляторной теории старения, существенное значение в поддержании оптимального уровня регуляции

обмена и функций организма в старости играют изменения на этапе прямых и обратных связей. Особо важную роль механизмы обратной связи играют в обеспечении адаптивной функции гипоталамуса, полноценной регуляции эндокринной системы. Гормональные сдвиги, развивающиеся при старении, изменение чувствительности гипоталамических центров к гуморально-гормональным воздействиям в системе обратной связи оказывают существенное влияние на функциональное состояние центров гипоталамуса и гипоталамический контроль желез внутренней секреции. Важным механизмом оповещения гипоталамуса о сдвигах на периферии, во внутренней среде организма является изменение уровня инсулина, адреналина и половых гормонов, что приводит к существенным изменениям деятельности гипоталамических структур, электрической активности гипоталамуса, его возбудимости, влияний на соответствующие функциональные системы.

В геронтологических исследованиях гормональные механизмы обратной связи изучались, главным образом, при анализе роли гипоталамических сдвигов в старении репродуктивной системы. Вместе с тем особенности влияния гормонов на функциональное состояние подкорковых структур, электрическую активность и возбудимость их изучались в единичных работах [1, 6, 10].

Мы изучали особенности влияния системного введения различных доз адреналина, инсулина и эстрадиол-дипропионата на электрическую активность и электровозбудимость различных ядер гипоталамуса у старых и взрослых животных.

Методика. Хронические эксперименты проведены на взрослых (12—20 мес) и старых (39—55 мес) кроликах. Стереотаксическое введение погружных электродов в супраоптическое (СОЯ), вентромедиальное (ВМЯ), медиальное мамиллярное ядро (ММЯ) и латеральную гипоталамическую область (ЛГО) осуществляли по координатам атласа [12] с поправками на размеры черепа, возраст и вес животных. После завершения экспериментов проводили электрокоагуляционное маркирование участков записи и раздражения с последующим контролем локализации электродов.

Для записи электрической активности и раздражения ядер гипоталамуса использовались монополярные нихромовые электроды (диаметром 0,12—0,15 мм) в лаковой изоляции. Индифферентными электродами служили серебряные шарики диаметром 2—2,5 мм или спиральные электроды из серебряной проволоки, введенные в кость над лобной пазухой.

Растворы адреналина (0,01—10,0 мкг/кг) и инсулина (0,001—1,0 ед/кг), приготовленные на физрастворе, вводили в краевую вену уха в объеме 0,3—0,5 мл. Подогретый до 35—37 °С масляный раствор эстрадиолдипропионата вводили внутримышечно в дозе 50 мкг/кг.

Регистрацию и анализ ЭЭГ при введении гормонов и электростимуляции ядер гипоталамуса производили на восьмиканальном энцефалографе типа 4751-3 с широкополосным анализатором частот типа 4657 (Медикор, Венгрия) на привязанных к станку бодрствующих животных. Анализ одной трассы ЭЭГ осуществляли сразу, а четыре других записывали на четырехканальном магнитографе SDR-41 (Nihon Kohden) с последующим вводом записи через специальное согласующее устройство в систему энцефалограф-анализатор. Автоматический анализ ЭЭГ записей осуществляли в диапазоне дельта- (1,5—3 Гц), тета- (4—7), альфа- (8—13), бета₁- (14—20) и бета₂-частот (21—30 Гц). Длительность анализа составляла 20 с. Наряду с автоматическим анализом использовали визуально-ручную обработку ЭЭГ трасс с помощью оригинальных линеек. Отрезки ЭЭГ, записанные непосредственно во время электрического раздражения, анализировали вручную. Анализ ЭЭГ проводили на протяжении 10—15 мин до инъекции гормонов; 30—60 мин после введения адреналина или инсулина и 3—4 ч — после введения эстрадиол-дипропионата (ЭДДП).

Электрическое раздражение структур гипоталамуса в исходном состоянии и в различные сроки после введения гормонов осуществляли с помощью стимулятора ИСЭ-01 через разделительный трансформатор прямоугольными импульсами тока частотой 100 Гц, длительностью одного импульса 1 мс. Продолжительность всего периода раздражения составляла 6—7 с. Силу раздражающего тока контролировали с помощью осциллографа С1-19Б, она составляла от 50 до 500—700 мкА.

Полученные данные обработаны методами вариационной статистики.

Результаты. В серии опытов на 9 взрослых и 10 старых кроликах при внутривенном введении постепенно возрастающих доз адреналина обнаружено, что околопороговые дозировки этого гормона вызывают непродолжительные активационные сдвиги в различных ядрах гипоталамуса. В СОЯ и ВМЯ происходило учащение быстрых ритмов,

в ММЯ более выражены. При увеличении доз адреналина в ММЯ наблюдались изменения у старых животных.

В опытах на старых животных (0,01 ед/кг инсулина и 0,01 мг/кг эстрадиол-дипропионата) в ММЯ наблюдались изменения у старых животных.

Рис. 1. Изменения частоты ритма в ядрах гипоталамуса при введении различных доз адреналина (А), эстрадиол-дипропионата (Б) и эстрадиол-дипропионата (В) взрослым животным (сплошная линия) и старым животным (пунктирная линия). По вертикали — сдвиг ритма, по горизонтали — время после инъекции. Звездочками отмечены достоверные возрастные различия.

ММЯ, ВМЯ). В СОЯ и ВМЯ наблюдались изменения. Инсулин в ММЯ вызывал значительные изменения ритма, наблюдались вспышки быстрого ритма (рис. 1).

В опытах на старых животных в ММЯ наблюдались изменения ЭЭГ, частота этих изменений была разной у животных разного возраста.

С возрастом в ММЯ и ВМЯ к гормональному воздействию или воздействию ину или иную структурную чувствительность к адреналину при меньшей дозировке. Более того, под влиянием электровозбудимости после введения его на ЭЭГ эффект был у старых животных (эффект у животных разного возраста). Действие гормонов проявлялось у старых животных (ММЯ).

Наряду с повышением чувствительности к инсулину в ММЯ влияние дозы 1 ед/кг на эффект действия на гипоталамус (рис. 3).

Возбудимость ЭЭГ изменялась

ния на этапе
змы обратной
амуса, полно-
сдвиги, разви-
таламических
теме обратной
ное состояние
ез внутренней
са о сдвигах
менение уров-
дит к сущест-
тур, электри-
аний на соот-

механизмы об-
роли гипота-
Вместе с тем
ние подкорко-
их изучались

я различных
электрическую
аламуса у ста-

(12—20 мес) и
ых электродов в
миллярное ядро
ляли по координ-
животных. После
рование участков
родов.

таламуса исполь-
5 мм) в лаковой
рики диаметром
нные в кость над

1,0 ед/кг), при-
0,3—0,5 мл. По-
вводили внутри-

стимуляции ядер
а 4751-3 с широ-
а привязанных к
ствляли сразу, а
2-41 (Nihon Koh-
е устройство в
сей осуществляли
14—20) и бета-2
с автоматическим
помощью оригина-
электрического
протяжении 10—
на или инсулина

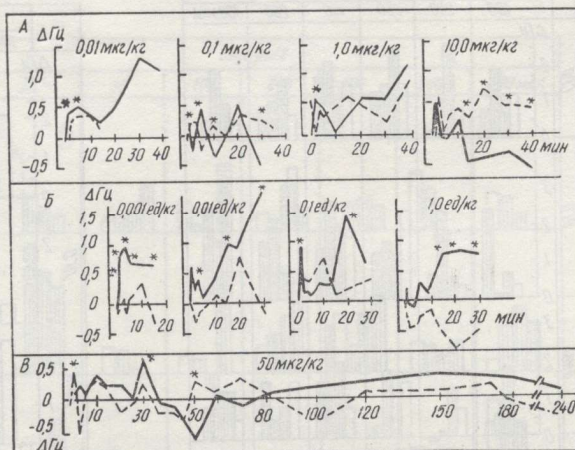
м состоянии и в
ью стимулятора
льсами тока час-
ость всего перно-
ролировали с по-
А.
истики.

рых кроликах
зировок адре-
о гормона вы-
зличных ядрах
стрых ритмов,

в ММЯ более выраженным было учащение тета-подобного ритма. При увеличении доз адреналина отмечались многофазные, колебательные изменения фоновой ЭЭГ. Внутривенное введение малых доз адреналина вызывало более выраженные электрографические изменения у старых кроликов (рис. 1 А).

В опытах на 8 взрослых и 7 старых кроликах введения 0,001—0,01 ед/кг инсулина приводило к появлению или учащению синхронизированной тета-активности в различных ядрах гипоталамуса (ЛГО,

Рис. 1. Изменения частоты тета-ритма в ядрах гипоталамуса при введении различных доз адреналина (А), инсулина (Б) и эстрадиол-дипропионата (В) взрослым (прерывистая линия) и старым (сплошная линия) кроликам. По вертикали — сдвиг ритма ($\Delta f_{\text{т}}$), по горизонтали — время после инъекции. Звездочками отмечены достоверные возрастные отличия.



ММЯ, ВМЯ). В СОЯ чаще отмечалась кратковременная десинхронизация. Инсулин в дозе 0,1—1,0 ед/кг вызывал более выраженные и длительные изменения ритмов в ядрах гипоталамуса, причем нередко отмечались всплески веретен во всех отведениях. На введение малых доз инсулина старые кролики реагировали более выраженным ускорением тета-ритма (рис. 1, Б).

В опытах на 6 взрослых и 8 старых кроликах было обнаружено, что внутримышечное введение 50 мкг/кг ЭДДП приводило к фазовым изменениям ЭЭГ как у взрослых, так и у старых животных. Выраженность этих изменений в различные временные промежутки у животных разного возраста была неодинаковой (рис. 1 В).

С возрастом меняется не только чувствительность структур мозга к гормональному воздействию, но и характера ее, выраженность активирующих или тормозных влияний той или иной дозы вещества, на ту или иную структуру гипоталамуса. Так, наряду с повышением чувствительности к адреналину, у старых животных отмечено более раннее при меньшей дозировке развитие тормозного эффекта на тета-ритм ЭЭГ. Более того, под влиянием различных доз адреналина по-разному меняется электровозбудимость ядер гипоталамуса (рис. 2). Так, через 30 мин после введения адреналина в дозе 1 мкг/кг потенцирующее действие его на ЭЭГ эффект электростимуляции ЛГО, ВМЯ и ММЯ у взрослых животных проявлялось относительно чаще и более выраженно, чем у старых (эффект стимуляции СОЯ менялся примерно одинаково у животных разного возраста), а после введения 10 мкг/кг потенцирующее действие гормона (через 30 мин после инъекции) в большей степени проявлялось у старых кроликов (особенно при стимуляции ВМЯ и ММЯ).

Наряду с повышением чувствительности структур мозга старых животных к инсулину у них отмечается выраженное потенцирующее действие гормона на околопороговую стимуляцию СОЯ и ЛГО (изучено влияние дозы 1 ед/кг), а у взрослых животных инсулин оказывал угнетающее действие на ЭЭГ эффект околопороговой стимуляции ядер гипоталамуса (рис. 3).

Возбудимость различных гипоталамических ядер на фоне действия ЭДДП изменялась неодинаково, причем у животных разного возраста

эти изменения нередко носили противоположный характер. Так, у старых кроликов ЭДДП оказывал более выраженное, чем у взрослых, потенцирующее действие на ЭЭГ эффект электростимуляции СОЯ и менее выраженное — на эффект раздражения ММЯ и ЛГО (рис. 4).

Таким образом, возрастные особенности действия гормонов на электрограмму и возбудимость гипоталамических образований зависели не

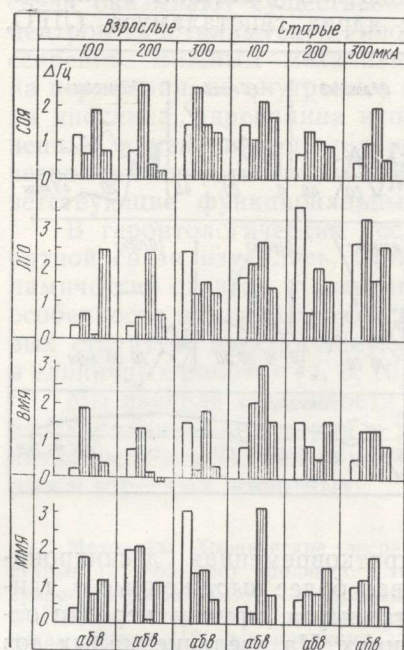


Рис. 2. Изменения основного ритма ЭЭГ (Δ Гц) у взрослых и старых кроликов при стимуляции ядер гипоталамуса различной интенсивности (мкА) до (светлые столбики) и после введения адреналина (заштрихованные столбики).

а — через 30 мин после введения 1 мкг/кг адреналина; б, в — через 30 и 60 мин после 10 мкг/кг.

Рис. 3. Изменения основного ритма ЭЭГ (Δ Гц) у взрослых и старых кроликов при стимуляции ядер гипоталамуса различной интенсивности (мкА) до (светлые столбики) и через 20 мин после внутривенного введения 1 ед/кг инсулина (заштрихованные столбики).

только от используемого вещества, изучаемой структуры, но и от дозы вещества, времени воздействия, интенсивности тестирующего раздражения.

Обсуждение результатов исследований. Весь комплекс проведенных в настоящем разделе экспериментов свидетельствует о том, что с возрастом происходят существенные сдвиги в характере гормональных влияний на структуры гипоталамуса. У старых животных отмечается существенное повышение чувствительности гипоталамуса к действию адреналина и инсулина, изменение влияния на гипоталамус эстрадиол-дипропионата.

С возрастом меняется не только чувствительность структур мозга к гормональному воздействию, но и характер, выраженность активирующих или тормозных влияний той или иной дозы вещества на ту или иную структуру гипоталамуса.

В литературе существуют противоречивые указания на характер возрастных изменений чувствительности ЦНС к различным гормонам. В экспериментальных и клинических работах отмечалось повышение чувствительности структур мозга к действию адреналина, инсулина [4, 7, 10]. Эта закономерность была ранее подтверждена в наших опытах с введением адреналина, норадреналина и ацетилхолина в мозговые желудочки и отдельные структуры головного мозга [2, 9]. О повышении с возрастом чувствительности адренергических образований мозга (в частности, терморегулирующих нейронов межучасточного мозга) могут

свидетельствовать, в частности, исследования на кроликах, в которых нейромодуляторы оказывали более выраженное влияние на электрограмму гипоталамуса, чем на электрограмму коры головного мозга [13].

Наряду с этим, в литературе имеются данные о снижении возбудимости гипоталамических образований у старых животных.

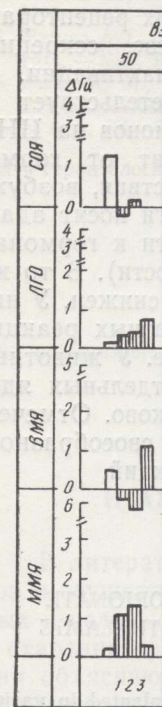
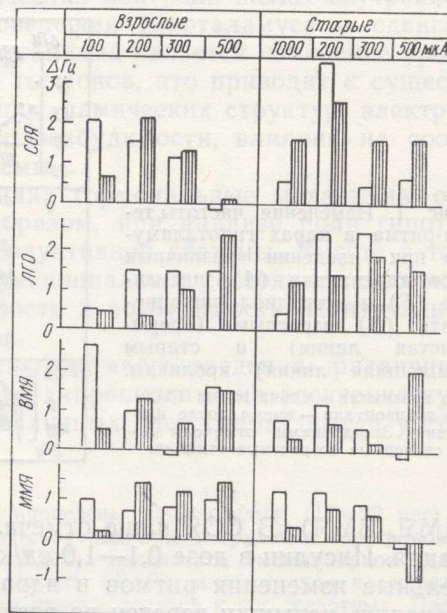
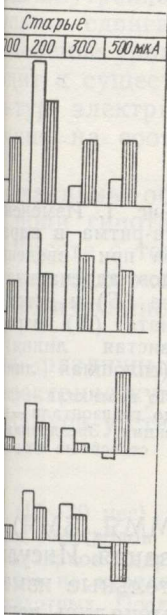


Рис. 4. Изменения основного ритма ЭЭГ (Δ Гц) у взрослых и старых кроликов при стимуляции ядер гипоталамуса различной интенсивности (мкА) до (светлые столбики) и после электрической стимуляции ядер гипоталамуса (заштрихованные столбики).

противоречивые данные о снижении ее возбудимости к эстрогенам. В литературе также отмечены различные функции гипоталамуса, в частности, в отношении регуляции полового поведения. В этом отношении данные о влиянии различных гормонов на гипоталамус являются весьма противоречивыми. В частности, в литературе имеются данные о том, что эстрогены оказывают стимулирующее действие на гипоталамус, в то время как андрогены оказывают тормозное действие. Эти данные могут быть связаны с возрастом животных, с дозой гормона, с методом введения и с другими факторами.

Среди возбудителей ЦНС при системном введении различных веществ особое место занимает инсулин. В литературе имеются данные о том, что инсулин оказывает стимулирующее действие на гипоталамус, в то время как адреналин оказывает тормозное действие. Эти данные могут быть связаны с возрастом животных, с дозой гормона, с методом введения и с другими факторами.

ер. Так, у ста-
и у взрослых,
ции СОЯ и
ГО (рис. 4).
монов на элект-
зависели не



х кроликов при
светлые столби-
ки).
и после 10 мкг/кг.
и кроликов при
(светлые стол-
и заштрихован-

но и от дозы
цего раздра-

кс проведен-
о том, что с
ормональных
к отмечается
к действию
с эстрадиол-

уктур мозга
ость активи-
ства на ту

на характер
гормонам.
повышение
инсулина [4,
их опытах с
озговые же-
повышении
й мозга (в
зга) могут

4, т. 30, № 1

свидетельствовать клинические данные об особенностях действия не-
которых нейролептиков и транквилизаторов на пожилых и старых па-
циентов, а также прямые экспериментальные данные о более выра-
женном влиянии хлорпромазина на температуру тела более старых кро-
ликов как при системном введении, так и при инъекциях в желудочки
мозга [13].

Наряду с этим, в отношении возрастных изменений чувствитель-
ности гипоталамуса к половым гормонам результаты исследований

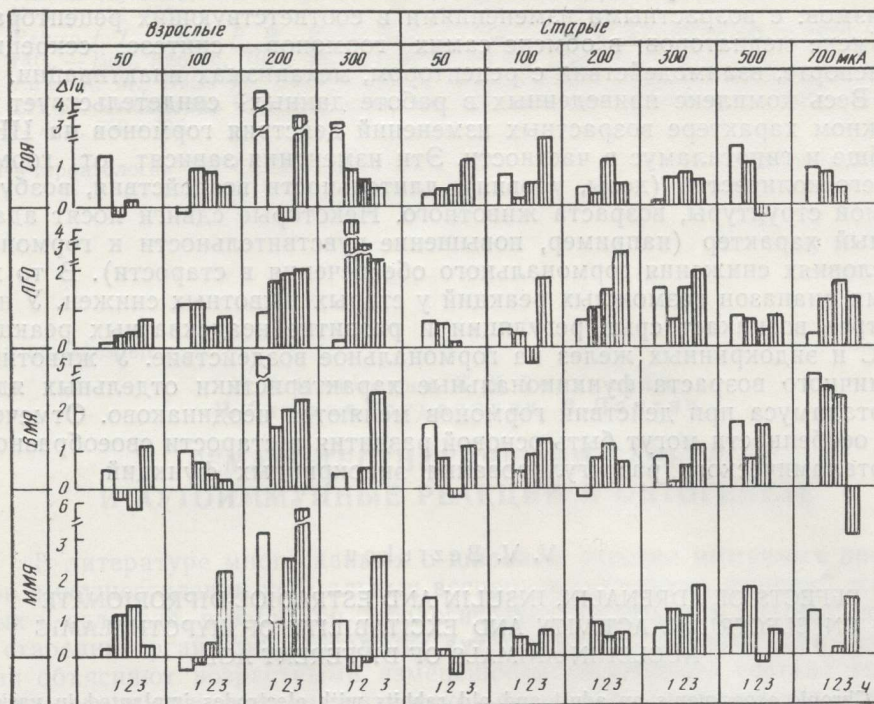


Рис. 4. Изменения основного ритма ЭЭГ (Δ Гц) у взрослых и старых кроликов при стимуляции ядер гипоталамуса различной интенсивности (мкА) до (светлые столбики) и после внутримышечного введения 50 мкг/кг эстрадиол-дипропионата.

По горизонтали: 1, 2, 3 — время (ч) после инъекции.

противоречивы: существуют данные как о повышении [11, 15], так и снижении ее в старости [1, 14]. Интересно отметить, что чувствительность к эстрогенам гипоталамических механизмов, регулирующих различные функции, с возрастом может меняться по-разному. Так, по данным различных авторов, механизмы положительной и отрицательной обратной связи в системе регуляции овуляторного цикла в старости становятся менее чувствительными к эстрогенам [1, 5, 14], а механизмы регуляции полового поведения — более чувствительными [11]. В какой-то степени это может быть связано с отмеченными ранее неодинаковыми возрастными изменениями в отдельных ядрах гипоталамуса [3]; с различием механизмов реализации тех или иных поведенческих реакций — через гипофиз, экстрагипофизарно, с вовлечением различных восходящих и нисходящих путей и соответствующих центров, претерпевающих неодинаковые возрастные сдвиги; с неодинаковыми изменениями взаимоотношений между гипоталамусом — с одной стороны — и выше- и нижележащими структурами мозга — с другой.

Среди возможных механизмов действия тех или иных гормонов на ЦНС при системном введении — на электрическую активность, функциональное состояние структур мозга — следует учитывать как прямое их влияние на нейроны некоторых областей головного мозга, специфически чувствительные к данному веществу, так и опосредованное

действие через функциональные и метаболические сдвиги в других системах: при введении адреналина — вследствие изменений АД и других вегетативных функций, при введении инсулина — вследствие изменений содержания сахара в крови, при введении эстрогенов — вследствие изменений обмена медиаторов в структурах мозга или в результате действия продуктов метаболизма этих гормонов, например катехоловых эстрогенов.

Соответственно возрастные различия в действии гормонов на образование мозга могут быть связаны с изменением каждого из этих механизмов: с возрастными изменениями в соответствующих рецепторах; в обмене медиаторов; в обмене самих гормонов — синтезе, секреции, транспорте, взаимодействии с рецептором, механизмах инактивации.

Весь комплекс приведенных в работе данных свидетельствует о сложном характере возрастных изменений действия гормонов на ЦНС вообще и гипоталамус в частности. Эти изменения зависят от гормона, его количества (дозы, уровня), длительности воздействия, возбуждаемой структуры, возраста животного. Некоторые сдвиги носят адаптивный характер (например, повышение чувствительности к гормонам в условиях снижения гормонального обеспечения в старости). В то же время диапазон возможных реакций у старых животных снижен. У них быстрее возникает срыв регуляции и развитие неадекватных реакций ЦНС и эндокринных желез на гормональное воздействие. У животных различного возраста функциональные характеристики отдельных ядер гипоталамуса при действии гормонов меняются неодинаково. Отмеченные особенности могут быть основой развития в старости своеобразного гипоталамического разрегулирования эндокринных функций.

V. V. Bezrukov

EFFECTS OF ADRENALIN, INSULIN AND ESTRADIOL-DIPROPIONATE ON ELECTRICAL ACTIVITY AND EXCITABILITY OF HYPOTHALAMIC NUCLEI IN ANIMALS OF DIFFERENT AGE

Chronic experiments on adult and old rabbits with electrodes implanted in various hypothalamic nuclei showed that smaller doses of intravenously-injected adrenalin and insulin induced changes in electrical activity of hypothalamic nuclei of old animals as compared with adults. Potentiating or inhibiting influence of hormones on the electrical excitability of certain hypothalamic nuclei depended on the hormone dose, stimulated nucleus and the age of animal. The evidence is received on age-related changes in feedback mechanisms of hormonal control.

Institute of Gerontology,
Academy of Medical Sciences, USSR, Kiev

Список литературы

1. Бабичев В. Н. Характеристика нейронов областей гипоталамуса, регулирующих гонадотропную функцию гипофиза, у старых самок и самцов крыс. — Бюл. эксперим. биологии, 1973, 75, № 6, с. 3—6.
2. Безруков В. В. Влияние внутримозгового введения адреналина и ацетилхолина на деятельность сердечно-сосудистой системы у животных разного возраста. — В кн.: Фармакотерапия сердечно-сосудистых заболеваний в пожилом и старческом возрасте. — Киев: Б. и., 1974, с. 32—36.
3. Безруков В. В. К анализу внутригипоталамических взаимоотношений в процессе старения. — В кн.: Продление жизни: прогнозы, механизмы, контроль. — Киев: Б. и., 1979, с. 105—110.
4. Белоног Р. П. Электроэнцефалография в клинической нейрогеронтологии. — Врачеб. дело, 1974, № 3, с. 133—136.
5. Дильман В. М. Эндокринологическая онкология. — М.: Медицина, 1974. — 398 с.
6. Кратин Ю. Г., Пропп М. В. Влияние эстрогенов на электрическую активность гипоталамуса и коры больших полушарий мозга молодых и старых кроликов. — Физиол. журн. СССР, 1965, 51, № 1, с. 37—46.
7. Маньковский Н. Б., Минц А. Я. Старение и нервная система. — Киев: Здоров'я, 1972. — 278 с.
8. Фролькис В. В. Старение. Нейрогуморальные механизмы. — Киев: Наук. думка, 1981. — 320 с.
9. Фролькис В. В., Безруков В. В. О влиянии раздражения структур головного мозга

- на вегетативн
ки. — Киев: Б.
10. (Фролькис В.
Sinitsky V. N.
Exp. Geront., 1
11. Cooper R. L. S
sed sensitivity
12. Fijikova E., Ma
ky. — Praha: S
13. Lipton J. M.,
central injectio
N 5, p. 631—63
14. Peluso J. J., St
rats. — Biol. Re
15. Pirke K. M., G
LH by testoste
N 4, p. 789—79
Ин-т геронтологии

УДК 615.365.631:616

И АУТ

В литерату
сов в осуществл
ных и человека,
в старении орга
нии объясняют
или мутациями
зованием «запр
Семенник та
ся «забарьерным
аутоантигеном,
мунологическая
гут быть лишь т
ровались после
но — сперматоци

Однако [6]
сколько они по
приобрели гапл
щественно отлич
генного эпителия
«чужими» для св
Будучи круп
идов в нормальн
дов, являющиеся
и гемато-тестику
ГТБ — широ
ма, локализован
регулирующая по
и клеточных анти
форменных элемен
Однако при
действиях, при ст
тов барьера, что
антигенов и их к

Физиол. журн., 1984,