

значение. Однако этим значение о периода онтогенеза, не исчерпывающие данные свидетельствуют измененные условия моделирования животных, возрастные различия в являются отчетливо по многим этого следует, что решающую не только время, длительность истиной фон в состоянии организма сложной цепи патогенетичес-

ных результатов исследований, обенностей развития атеросклероза при решении вопросов его осложнений у больных в

Черкасский RELATED PECULIARITIES EROSIS DEVELOPMENT

of experimental atherosclerosis developing for 60 days) in young (6-10 months old) rats. Institute of Gerontology, Academy of Medical Physiology, Kiev. According to the major end to be more markedly related to atherosclerosis as compared with the young animals, shifts of body oxygen supply and cardiovascular system. The results substantiation of the concept that atherosclerosis occurring in the organism during

литеры

исследований для понимания патогенетической недостаточности. М.: Медгиз, статья С. и др.— М.: Медицина, 1975.—

союз АН УССР, 1939.— 92 с.
Гупкин А. С., Черкасский Л. П. Экспериментальная атеросклероз. Труды Академии наук УССР, 1972.— 204 с.

общности нарушений функции сердечно-сосудистого атеросклероза.— Кардиология, 1966.— 299 с.

функция печени у молодых и взрослых животных.— Физиол. журн., 1970, № 8, с. 54—60.

жизнеспособности у животных разного возраста.— Физиол. журн., 1970, № 8, с. 54—60.

жизнеспособности у животных разного возраста.— Физиол. журн., 1970, № 8, с. 54—60.

жизнеспособности у животных разного возраста.— Физиол. журн., 1970, № 8, с. 54—60.

жизнеспособности у животных разного возраста.— Физиол. журн., 1970, № 8, с. 54—60.

жизнеспособности у животных разного возраста.— Физиол. журн., 1970, № 8, с. 54—60.

жизнеспособности у животных разного возраста.— Физиол. журн., 1970, № 8, с. 54—60.

Физиол. журн., 1984, т. 30, № 3

14. Черкасский Л. П., Полинская В. И. О возрастных изменениях сократительной функции миокарда левого желудочка сердца при экспериментальном атеросклерозе.— Патол. физиология и эксперим. терапия, 1979, № 3, с. 47—50.

Поступила 25.01.84.

Ин-т геронтологии
АМН СССР, Киев

УДК 612.13:612.181.1

М. И. Гуревич

ИНТЕГРАТИВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ГЕМОДИНАМИКИ

Основная функция системы кровообращения заключается в обеспечении тканевых капилляров количеством крови, соответствующим текущему уровню метаболизма органов и тканей. Проблема оптимального снабжения тканей кровью состоит в основном в обеспечении необходимой производительности сердца и соответствующего уровня напряжения (тонуса) гладких мышц сосудов.

Управление деятельностью сердечного и сосудистого компонентов гемодинамической цепи осуществляется с помощью двух основных механизмов: центрального (нейрогуморального) и периферического, связанныго с местными изменениями уровня метаболизма тканей и колебаниями трансмурального давления.

При изменяющихся условиях внешней среды и деятельности организма оптимальное взаимодействие этих механизмов регуляции может обеспечить соответствие между процессами доставки необходимых для жизнедеятельности веществ к тканям и процессами их утилизации. Локальные изменения кровообращения в соответствии со специфической деятельностью органа или ткани обеспечиваются тканевым метаболическим контуром гомеостатического регулирования, но могут быть реализованы только с участием центральных регуляторных механизмов. Наиболее сложным для разрешения является вопрос о сопряжении центральных и местных механизмов управления гемодинамикой, т. е. об интегративном контроле системы кровообращения.

Под интеграцией понимают такое управление структурными элементами системы, которое объединяет их в слаженно функционирующий комплекс, деятельность всех структур которого осуществляется в интересах как системы в целом, так и отдельных ее элементов.

Центральная морфо-функциональная организация структур, ответственных за формирование гемодинамических реакций в организме человека и животных, остается, несмотря на длительные настойчивые исследования в этом направлении, еще недостаточно ясной.

Существующие представления о структурно-функциональной организации образований центральной нервной системы, участвующих в регуляции кровообращения, их внутрицентальных связях и медиаторах, обуславливающих передачу в них возбуждения и торможения, все еще неполны. Однако накопленные к настоящему времени данные позволяют утверждать, что концепция прошлого века о существовании фиксированного «центра» управления кровообращением, как и последующие гипотезы и множественные «центры», расположенные на разных уровнях мозга, отходят в прошлое. На смену им приходит представления о центральной нервной системе как о едином механизме, обеспечивающем взаимодействие с местными механизмами интегративную регуляцию деятельности сердечно-сосудистой системы [12, 18, 23, 25, 35, 40, 45]. Этот интегративный контроль кровообращения организован таким образом, что в различных жизненных ситуациях пути и средства управления гемодинамикой могут заметно отличаться.

Физиол. журн., 1984, т. 30, № 3

5*

323

Деятельность сердечно-сосудистой системы теснейшим образом связана с обменом веществ и дыханием. Скопления кардио-васкулярных нейронов являются элементами системы, интегрирующей сложные биологические реакции организма. Поэтому стимуляция различных структур центральной нервной системы оказывает влияние на гемодинамику, в то же время строго локальная стимуляция образований, относимых к кардио-васкулярным, обычно не ограничивается изолированной реакцией гемодинамики, а вовлекает в изменения и другие системы организма.

В интегративных механизмах регуляции кровообращения участвуют структуры многих уровней центральной нервной системы. Супрабульбарные уровни (кора головного мозга, лимбическая система, гипоталамус) получают аfferентные проекции с рецепторов сердечно-сосудистой системы. Электрическая или химическая стимуляция многих из этих структур оказывает влияние на преганглионарные нейроны боковых рогов спинного мозга. Спинальный уровень включает сложные интегративные механизмы управления кровообращением, а не является простым проводником бульбарных стимулов. Накапливаются данные о том, что и на уровне вегетативных ганглиев происходит переработка и интеграция активности, проецирующейся на сердечно-сосудистую систему [27].

Для количественного анализа сердечно-сосудистых реакций и характеристики механизмов регуляции гемодинамики могут быть использованы электрофизиологический подход, включающий регистрацию средней частоты разрядов в симпатических волокнах, иннервирующих различные участки сердечно-сосудистой системы, и гемодинамический, основанный на количественной оценке изменений основных параметров гемодинамики (частота сердечных сокращений, системное артериальное давление, сердечный выброс, общее периферическое сопротивление, сопротивление регионарных сосудистых областей и др.).

В проведенных в нашем отделе исследований использовались сочетания этих методик, позволяющие анализировать участие центрального и периферического механизмов в интегративном контроле сердечно-сосудистой системы.

Сопоставление гемодинамических изменений с характеристиками импульсации в симпатических волокнах различных участков симпатического отдела вегетативной нервной системы позволяет также в определенной степени разграничивать сердечный и сосудистый компоненты реакции. При различных изученных нами воздействиях отмечалось участие обоих компонентов, хотя выраженность ответов в различных волокнах и областях сердечно-сосудистой системы значительно отличалась, и можно было оценивать вклад в реакцию сердечного и сосудистого компонентов.

Информация с артериальных и сердечных механорецепторов предстает собой важный ввод в центральную нервную систему, отражающий изменения кардио- и гемодинамики в каждом сердечном цикле [46].

Существенным в этом плане является вопрос о локализации переключения этой информации в продолговатом мозге.

Функционально-морфологические исследования, проведенные [31] методом аксональной дегенерации, подтвердили, что основной областью входа с IX—X пар черепно-мозговых нервов, по которым направляется поток, баро- и хеморецепторной активности, является ядро солитарного тракта. В то же время, как удалось показать, некоторая часть аfferентных волокон заканчивается моносинаптически на нейронах парамедианных, наружных клиновидных, дорсальных и обходных ядер продолговатого мозга. Вовлечение в реакции нейрональных элементов этих структур, по-видимому, обеспечивает большую надежность аппарата сигнализации об изменениях гемодинамики и газового состава крови. Интеграция аfferентации с сосудистыми и сердечными рецепторами с информацией, поступающей с других вводов, пред-

ставляет основу аfferентных механизмов регуляции гемодинамики.

Существующие механизмы кровообращения при изменениях аfferентных вводов. Результаты сведения о значении ре-

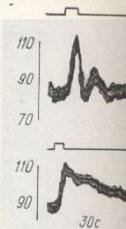


Рис. 1. Зависимость реакции синусного нерва и гипоталамуса от раздражения синусного нерва; сверху вниз: отметка раздражения синусного нерва; с

позволяют, однако, понять, каким образом сердечно-сосудистой системе способление сердечно-сосудистой системы происходит благодаря

Примером соотношения между различными уровнями регуляции сердечно-сосудистой системы является генерализованная вегетативная реакция, включающая генерализованное влияние на сердце, кровообращение и дыхание. Повышение симпатической активности вызывает сокращение миокарда и расширение сосудов, что приводит к повышению кровяного давления. Повышение симпатической активности также способствует увеличению частоты сердечных сокращений и снижению симпатической активности. Установлено, что генерализованная вегетативная реакция является результатом взаимодействия между различными уровнями регуляции сердечно-сосудистой системы.

Проведенные в отделе исследования показывают, что выраженная динамическая реакция, сопровождающаяся изменениями в работе сердца и сосудов, является результатом взаимодействия между различными уровнями регуляции сердечно-сосудистой системы. Установлено, что генерализованная вегетативная реакция, сопровождающаяся изменениями в работе сердца и сосудов, является результатом взаимодействия между различными уровнями регуляции сердечно-сосудистой системы.

Установлено, что генерализованная вегетативная реакция, сопровождающаяся изменениями в работе сердца и сосудов, является результатом взаимодействия между различными уровнями регуляции сердечно-сосудистой системы.

системы теснейшим образом связаны. Скопления кардно-васкулярных мышц, интегрирующей сложные биомиметрические стимуляции различных структур, оказывает влияние на гемодинамику, мимика образований, относимых к анимации изолированной реакции и другие системы организма.

Системы кровообращения участвуют в нервной системе. Супрабульбарная, лимбическая система, гипоталамус с рецепторами сердечно-сосудистой и гипоталамической стимуляции многих из преганглионарных нейронов боковой поверхности включает сложные системы кровообращением, а не являются импульсами. Накапливаются данные ганглиев происходит переработка информации на сердечно-сосудистую систему.

Сердечно-сосудистые реакции и характеристики гемодинамики могут быть подтверждены, включая регистрацию волокон, иннервирующих сосудистую систему, и гемодинамики оценки изменений основных сердечных сокращений, системного выброса, общего периферического соотношения сосудистых областей и др.). Исследования использовались для анализа участия центральных нейронов в интегративном контроле

изменений с характеристиками различных участков симпатической системы позволяет также в определенный и сосудистый компоненты нейронов воздействиях отметить выраженную ответственность отвратительных сосудистых систем значительно вклад в реакцию сердечного и сердечных механорецепторов предсердий и нервную систему, отражающую в каждом сердечном цикле вопрос о локализации передатчиков мозга.

Исследования, проведенные [31], подтвердили, что основной областю нервов, по которым настороженная активность, является ядро, как удалось показать, некоторая является моносинаптической на нейроновидных, дорсальных и ободочных включениях в реакции нейрональных нервов, обеспечивает большую надежность гемодинамики и газовосприятия с сосудистыми и сердечными включениями с других вводов, пред-

ставляет основу афферентной части центральных интегративных механизмов регуляции гемодинамики [22, 29, 45, 47].

Существующие экспериментальные данные о рефлекторной регуляции кровообращения обычно касаются гемодинамических сдвигов при изменениях афферентации с одного из вводов, при этом исследователи стараются стабилизировать или устранить афферентацию с других вводов. Результаты такого рода исследований, расширяя наши сведения о значении рефлекторных реакций с отдельных вводов, не

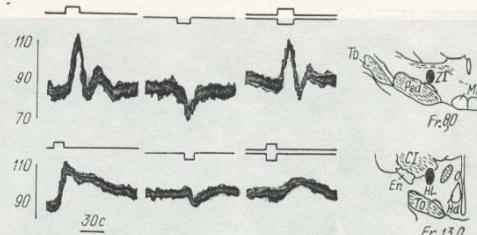


Рис. 1. Зависимость реакции артериального давления на одновременное раздражение синусного нерва и гипоталамуса от локализации раздраживающих электродов. Сверху вниз: отметка раздражения (вверх — раздражение гипоталамуса, вниз — раздражение синусного нерва); системное артериальное давление; отметка времени.

позволяют, однако, понять механизмы интегративного управления сердечно-сосудистой системой в целом. В естественных ситуациях приспособление сердечно-сосудистой системы к изменяющимся условиям происходит благодаря одновременной активации нескольких вводов [33, 45].

Примером соотношений различных уровней регуляции является реакция, которую можно назвать, стимулируя так называемую защитную область гипоталамуса и изучая ее взаимодействие со стимуляцией механорецепторов сердечно-сосудистой системы. «Реакция защиты» включает генерализованную активацию симпатического отдела вегетативной нервной системы с положительным хроно- и интропным влиянием на сердце, конструкции сосудов в большинстве областей (за исключением сосудов скелетных мышц) и подъемом артериального давления. Повышение системного артериального давления стимулирует сосудистые механорецепторы, чем тормозится вызванная с гипоталамусом кардноваскулярная реакция. При этом торможение затрагивает в различной степени реакции сердца и сосудов. Развитие рефлекторной брадикардии значительно ослабевает, а рефлекторная вазодилатация сохраняется. В результате противоположные по направлению влияния с гипоталамусом и с артериальными механорецепторами по отношению к гемодинамике действуют синергично, приводя к возрастанию сердечного выброса и мышечного кровотока без резкого подъема артериального давления, т. е. без значительной нагрузки на сердце.

Проведенные в отделе исследования [12, 15, 18] показали, в частности, что выраженная сердечная и сосудистая компоненты гемодинамической реакции, обусловленной раздражением различных участков гипоталамуса, неоднозначна. При сочетанной стимуляции одних участков гипоталамуса и синусного нерва тормозится сосудистый компонент сино-каротидного рефлекса, а стимуляция других участков и синусного нерва приводит к торможению реакции с гипоталамусом (рис. 1). Полученные данные указывают на возможность реализации влияний с гипоталамусом по различным нисходящим путям, в том числе минуя бульбарный уровень регуляции.

Установлены моносинаптические связи нейронов сенсорной, моторной и лимбической коры с нейронами дорсомедиального ядра гипоталамуса.



таламуса — интегративным звеном супрабульбарного и супраспинального сомато-вегетативного контроля (рис. 2) [12, 15, 17]. Показано также существование моносинаптических нисходящих связей дорсального и латерального гипоталамуса со средним и продолговатым мозгом, а также с центральным серым веществом заднего рога и с интермедиолатеральным ядром бокового рога спинного мозга. С учетом этих исследований и данных литературы нами составлена схема внутримозговых связей между образованиями центральной нервной

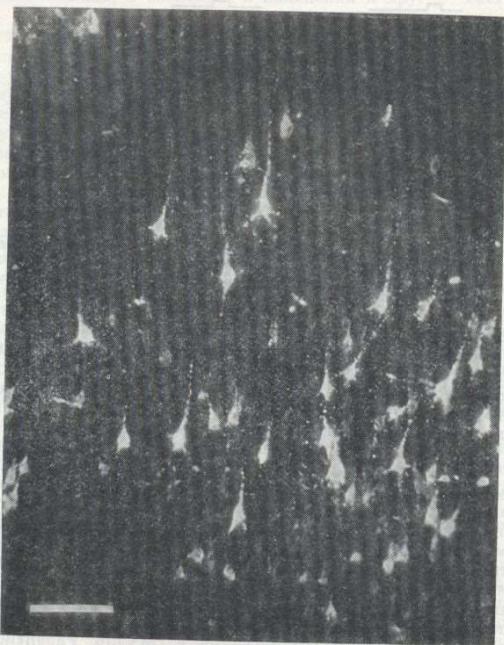


Рис. 2. Меченные пероксидазой храна нейроны агранулярной фронтальной коры головного мозга кошки (поле 6) после введения фермента в гипоталамус (темное поле).
Масштаб 100 мкм.

системы, дающая представление о возможных механизмах вовлечения этих структур в интегративный контроль гемодинамики (рис. 3).

Нуждается в дальнейшем изучении вопрос о связях мозжечка со структурами медуллярного уровня регуляции гемодинамики. Показано [7], что электрическая стимуляция фастигимального ядра мозжечка резко ослабляет депрессорные реакции, вызываемые раздражениемafferентных волокон блуждающего нерва. Сопоставляя эти результаты с известными данными о том, что удаление мозжечка приводит к значительному усилению рефлекторных реакций с каротидных синусов, можно заключить, что мозжечок существенно влияет на развитие рефлекторных гемодинамических реакций. Промежуточным звеном в передаче надсегментарных церебеллярных влияний на гемодинамику является комплекс вестибулярных ядер продолговатого мозга, важнейшие функции которого — воздействия на постуральный тонус и двигательные реакции.

Построение общей дистальной системы еще не вания межцентральных структурами, участвующими входов и эfferентных

Существуют различные активности тонической мозга. Одни [44]

Рис. 3. Схема прямых связей нервной системы, расположенных уровнях нервной оси, участии кровообращения

Синий — носовая полоса, *орбитальная* — кора, *тёмная* — семиминутный миндалининский комплекс, *Цирро* — Эдингера — Вестфала, *LC* — симпатическая вентральная синаптическая зона солитарного тракта, *ЛВ* — латеральное ядро, *RAM* — ядро шва, *УЗМО* — ядро продолговатого мозга, *ЛП* — ядро бокового рога спинного мозга, *Б* — ядро спинного мозга, *Б* — ядро

этой области выполняет модулируется изменениями рН), т. е. представляют центральными свойствами. ская активность этих нецифических хемочувствительных областей установлена мозга — так называемые ной областью, где могут реагировать на изменения на активность нейронов является *area postrema* в гематоэнцефалический барьер спинальной жидкости в области [48]. Здесь же приставляется система, связывающая эту мозга [36].

Используя метод регистрации храна и люминесценции [16], что нейроны хемосенсорности продолговатого мозга и нейронами ядра солитарного ядра колхиадных ядер, синего межуточного мозга и бокового ядра.

Представляет интерес находящихся в мозговые структуры. Показано, что локализация к микроньютонионным вводам локализацией «гемодинамики» с помощью электрической распределения хемочувствительности



агранулярной фронтальной коры головного мозга в гипоталамусе (темное поле).
мкм.

важных механизмах вовлечения роль гемодинамики (рис. 3). Ниже вопрос о связях мозжечка со зонами гемодинамики. Показано растягивающее ядро мозжечка, вызываемое раздражением афферентов. Сопоставляя эти результаты с расположением мозжечка, приводят к знаниям о реакции с каротидными синусами, значительно влияет на развитие синусов. Промежуточным звеном в этих влияниях на гемодинамику мозжечка и бокового рога грудного отдела спинного мозга, важная на постуральный тонус и

упрабульбарного и супраспинального (рис. 2) [12, 15, 17]. Показано схема нисходящих связей дорсально-средним и продольговатым мозгом, задним рогом и с интервала спинального мозга. С учетом вышесказанного составлена схема внутривозможными центральной нервной

Построение общей схемы интегративной регуляции сердечно-сосудистой системы еще не завершено. Необходимы дальнейшие исследования межцентральных морфофункциональных взаимосвязей между структурами, участвующими в регуляции гемодинамики, ихafferентных входов и efferентных выходов.

Существуют различные представления о механизмах поддержания тонической активности нейронов ретикулярной формации продольговатого мозга. Одни [44] полагают, что определенная часть нейронов

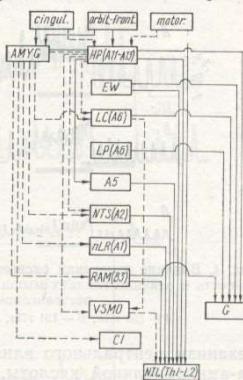


Рис. 3. Схема прямых связей структур центральной нервной системы, расположенных на различных уровнях нервной оси, участвующих в регуляции кровообращения.

Cingul. — поясная извилина, *orbit. front.* — орбитофронтальная кора, *motor.* — сенсомоторная кора, *amyg.* — миндалевидный комплекс, *Hyp.* — гипоталамус, *EW* — ядро Эдингера — Вессфала, *LC* — синее пятно, *LP* — зона, расположенная вентрально синего пятна, *NTS* — ядро солитарного тракта, *nLR* — нагородзованное ретикулярное ядро, *RAM* — ядро шва, *VSMO* — вентральная поверхность продольговатого мозга, *ml* — интермедиолатеральное ядро бокового рога спинного мозга, *CI* — шейный отдел спинного мозга, *G* — желатинозная субстанция.

этой области выполняет функцию пейсмекеров, активность которых модулируется изменениями состава окружающей среды (P_{CO_2} , pH), т. е. представляют собой нервные клетки, обладающие хеморецепторными свойствами. Другие [38, 39, 48, 49] считают, что тоническая активность этих нейронов является следствием влияний со специфическими хемочувствительными областями, локализующимися в стволе мозга ниже среднеколликулярного уровня. Три таких хемосенситивных области установлены на вентральной поверхности продольговатого мозга, так называемые зоны Митчелла, Лешке и Шлефке. Еще одной областью, где могут быть сосредоточены образования, способные реагировать на изменения химического окружения и оказывать влияние на активность нейронов близлежащих зон продольговатого мозга, является *area postrema* в каудальной части дна IV желудочка. В ней гематоэнцефалический барьер легко проникает, и вещества из цереброспinalной жидкости и крови сравнительно легко поступают в эту область [48]. Здесь же проходит норадренергическая нейрональная система, связывающая эту зону с другими структурами продольговатого мозга [36].

Используя метод ретроградного аксонного транспорта пероксида хрина и люминесцентных красителей, удалось впервые показать [16], что нейроны хемосенситивной зоны «S» на вентральной поверхности продольговатого мозга моносинаптически связаны не только с нейронами ядра солитарного тракта, но и с нейронами медиальных кохлеарных ядер, синего пятна среднего мозга, ряда образований промежуточного мозга и бокового рога грудного отдела спинного мозга.

Представляет интерес различие нейрональных комплексов, входящих в мозговые структуры, и по их чувствительности к медиаторам. Показано, что локализация участков мозгового ствола, чувствительных к микропрививкам введениям медиаторов, нередко не совпадает с локализацией «гемодинамически активных» участков, установленных с помощью электрической стимуляции. Это связано с особенностями распределения хемочувствительных структур в стволе мозга.

Выявлено [33, 34], что структуры бульбарного уровня регуляции гемодинамики чувствительны к ацетилхолину,monoаминам и гамма-аминомасляной кислоте, что, по-видимому, обеспечивает возможность их взаимодействия в регуляторных реакциях. Микроньекции медиаторов в ядра продолговатого мозга сопровождаются изменениями эффефферентной активности в симпатических волокнах, тонуса резистивных и емкостных сосудов, параметров центральной гемодинамики и рефлекторных сердечно-сосудистых реакций. В частности, показано, что в

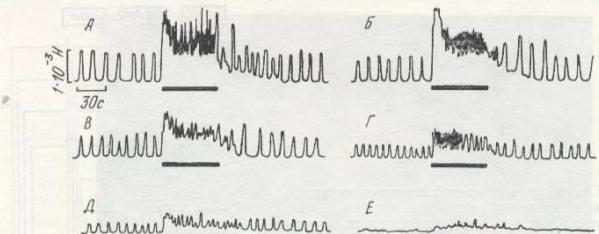


Рис. 4. Влияние изменений оксигенации тестирующего раствора на сократительную активность и реакции гладких мышц второй вены крысы при электрической стимулации постганглионарных симпатических волокон.
A — 196 гПа, B — 121 гПа, C — 63 гПа, D — 40 гПа, E — 13 гПа.

механизм центрального влияния на сердечно-сосудистую систему гамма-аминомасляной кислоты, по-видимому, вовлекаются и нейронные системы, медиаторами которых являются ацетилхолин и моноамины [34].

Обсуждая вопрос об интегративном контроле кровообращения, следует учитывать значение структурной организации и функционального состояния эффекторных элементов сердца и сосудов и возможностей интеграции нервных, медиаторных и метаболических влияний на этом уровне.

Периферические механизмы представляют собой самостоятельные контуры управления сосудистым тонусом. Они приспособливают кровоснабжение органа к его потребностям, определяемым уровнем его функционирования и обмена веществ, однако местные сдвиги гемодинамики нельзя рассматривать изолированно от реакций сердечно-сосудистой системы в целом.

В последние годы в экспериментальных исследованиях на изолированных препаратах сосудов получены данные [4], подкрепляющие точку зрения [1, 9, 41] о том, что изменения тонуса гладких мышц сосудов, наступающие при недостатке или избытке кислорода в тканях, связаны с изменением их оксигенации. Способность сосудистых гладких мышц реагировать на электрические, гуморальные или механические стимулы отчетливо снижается при уменьшении оксигенации сосудистых стенок (рис. 4).

Представлены доказательства в пользу связи изменений реактивности сосудистых гладких мышц с влиянием степени оксигенации не только на обеспечение макроэргами сократительного механизма гладкомышечных клеток, но и на мембранные механизмы возбудимости гладких мышц сосудов [1, 4, 10] (рис. 5). Учитывая роль ионов кальция в формировании потенциалов действия и в сопряжении возбуждения с сокращениями, результаты выполненных в нашем отделе исследований убеждают в том, что наблюдаемые при недостатке или избытке кислорода в тканях изменения сократимости сосудистых гладких мышц наступают вследствие влияния изменений оксигенации на проницаемость мембран гладкомышечных клеток сосудистых стенок для Ca^{2+} и (или) на концентрацию Ca^{2+} в миоплазме. На препаратах склеринированных сосудистых гладких мышц показано, что изменения

сократимости, наступающей гладких мышц, могут быть вызваны белков к ионам катионов.

Изменения оксигенации как один из важных факторов в различных ситуациях, сопряженных с участием в регуляции кровообращения, подчас являются

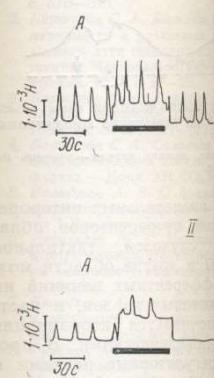


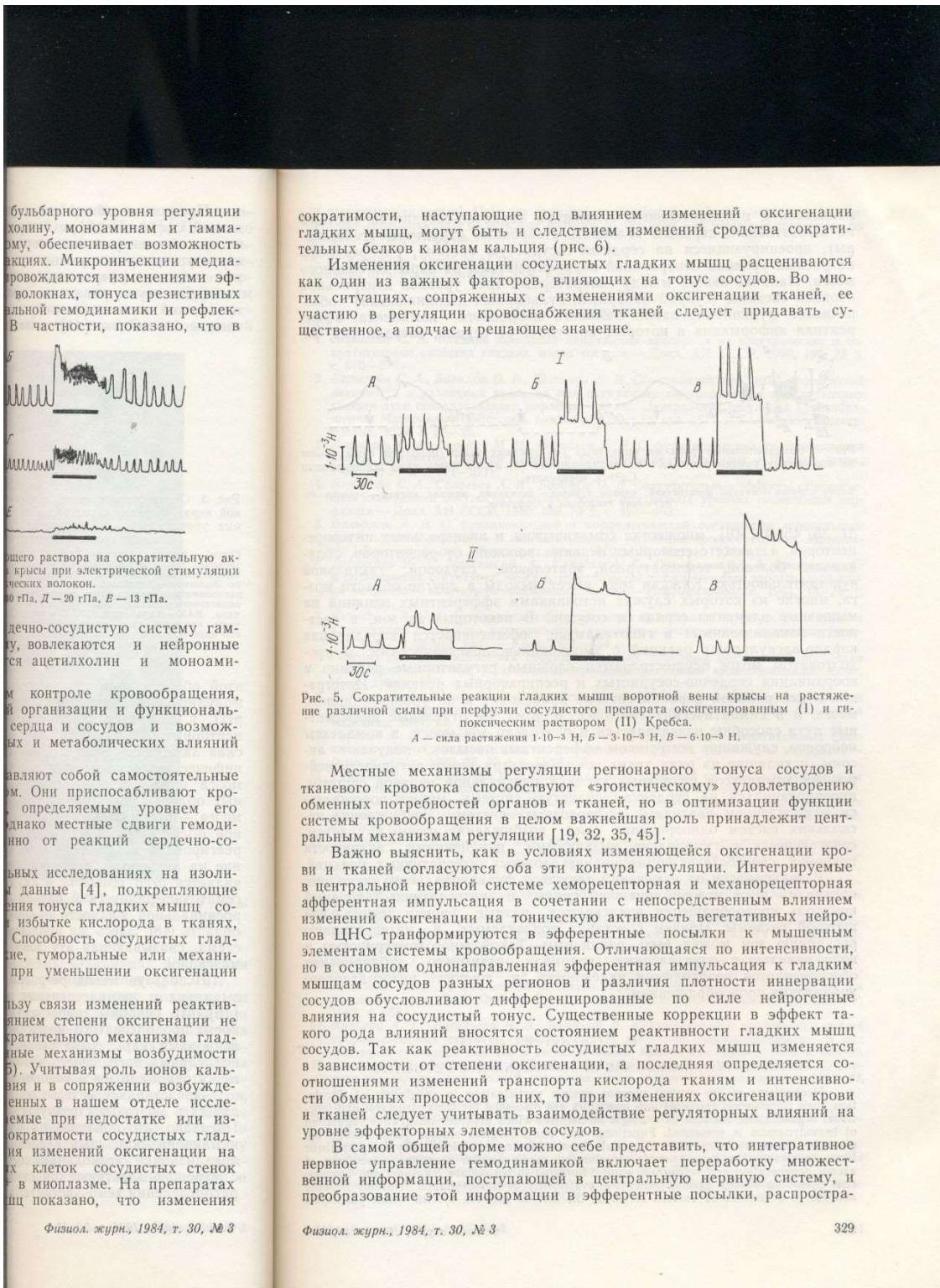
Рис. 5. Сократительные реакции различной силы при перфузии покоящихся мышц. А — сила растяжения.

Местные механизмы тканевого кровотока способны к адаптации обменных потребностей организма. Системы кровообращения и дыхания тесно взаимодействуют, что определяет механизмами регуляции.

Важно выяснить, как эти механизмы согласуются в центральной нервной системе. Афферентная импульсация, вызванная изменениями оксигенации на уровне ЦНС, трансформируется в элементах системы кровообращения в основном односторонним путем. Мышцам сосудов разных типов обуславливают различные механизмы регуляции. Так как реактивность тканей зависит от степени оксигенации, то изменения обменных процессов в тканях следуют учитывать в управлении кровообращением.

В самой общей форме можно сказать, что нервное управление гемодинамикой основано на интеграции информации, поступающей из различных источников, преобразование которой происходит в ЦНС.

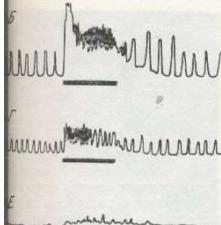
Физиол. журн., 1984, т. 30, № 3



бульбарного уровня регуляции холину, мономинам и гамма-ому, обеспечивает возможность акций. Микроинъекции медиа-проводятся изменениями эф-волокна, тонуса резистивных альной гемодинамики и рефлек-В частности, показано, что в

бульбарного уровня регуляции холину, мономинам и гамма-ому, обеспечивает возможность акций. Микроинъекции медиа-проводятся изменениями эф-волокна, тонуса резистивных альной гемодинамики и рефлек-

В частности, показано, что в



шего раствора на сократительную ак-
тивность при электрической стимуляции
электрических волокон.
0 гПа, D — 20 гПа, E — 13 гПа.

дечно-сосудистую систему гам-
му, вовлекаются и нейронные
така ацетилхолин и мономами-

м контроле кровообращения,
и организации и функциональ-
сердца и сосудов и возмож-
ных и метаболических влияний

авляют собой самостоятельные
им. Они приспособливают кро-
вь, определяемым уровнем его
однако местные сдвиги гемоди-
нико от реакций сердечно-со-

зываний исследований на изоли-
и данные [4], подкрепляющие
ния тонуса гладких мышц со-
и избыток кислорода в тканях,
Способность сосудистых глад-
ких, гуморальные или механи-
ческие при уменьшении оксигенации

пользу связи изменений реактив-
ия степени оксигенации не
сократительного механизма глад-
ких механизмов возбудимости
б). Учитывая роль ионов каль-
ция и в сопряжении возбужде-
ненных в нашем отделе исследо-
ваний при недостатке или из-
менениях оксигенации на
их клеток сосудистых стенок
и в миоплазме. На препаратах
мышц показано, что изменения

сократимости, наступающие под влиянием изменений оксигенации гладких мышц, могут быть и следствием изменений средства сократи-
тельных белков к ионам кальция (рис. 6).

Изменения оксигенации сосудистых гладких мышц расцениваются как один из важных факторов, влияющих на тонус сосудов. Во многих ситуациях, сопряженных с изменениями оксигенации тканей, ее участие в регуляции кровоснабжения тканей следует придавать су-
щественное, а подчас решающее значение.

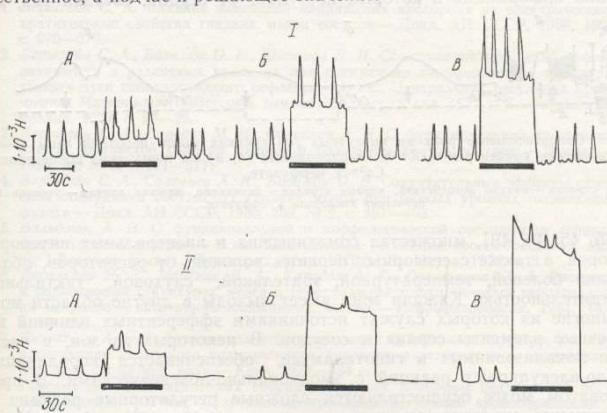


Рис. 5. Сократительные реакции гладких мышц воротной вены крысы на растяже-
ние различной силы при перфузии сосудистого препарата оксигенированным (I) и гип-
оксигеническим раствором (II) Кребса.

A — сила растяжения 1-10⁻³ Н, B — 3-10⁻³ Н, C — 6-10⁻³ Н.

Местные механизмы регуляции регионарного тонуса сосудов и тканевого кровотока способствуют «гоностическому» удовлетворению обменных потребностей органов и тканей, но в оптимизации функции системы кровообращения в целом важнейшая роль принадлежит центральным механизмам регуляции [19, 32, 35, 45].

Важно выяснить, как в условиях изменяющейся оксигенации кро-
ви и тканей согласуются оба эти контура регуляции. Интегрируемые в центральной нервной системе хеморецепторная и механорецепторная афферентная импульсация в сочетании с непосредственным влиянием изменений оксигенации на тоническую активность вегетативных нейро-
нов ЦНС трансформируются в эффеरентные посылки к мышечным элементам системы кровообращения. Отличающаяся по интенсивности, но в основном односторонняя эффеरентная импульсация к гладким мышцам сосудов разных регионов и различия плотности иннервации сосудов обусловливают дифференцированные по силе нейрогенные влияния на сосудистый тонус. Существенные коррекции в эффекте та-
кого рода влияний вносятся состоянием реактивности гладких мышц сосудов. Так как реактивность сосудистых гладких мышц изменяется в зависимости от степени оксигенации, а последняя определяется со-
отношениями изменений транспорта кислорода тканям и интенсивно-
сти обменных процессов в них, то при изменениях оксигенации крови и тканей следует учитывать взаимодействие регуляторных влияний на
уровне эффекторных элементов сосудов.

В самой общей форме можно себе представить, что интегративное нервное управление гемодинамикой включает переработку множест-
венной информации, поступающей в центральную нервную систему, и преобразование этой информации в эффеरентные посылки, распростра-

няющиеся к исполнительным элементам сердечно-сосудистой системы по вегетативным нервным волокнам. Нейронные структуры (генераторы), проецирующиеся на сердечно-сосудистую систему, расположены на разных уровнях центральной нервной системы от коры до спинного мозга. Наличие связей между генераторами трех уровней центральной нервной системы (супрабульбарный, бульбарный и спинальный) обеспечивает функционирование сложного нейронного комплекса,afferentная информация в который поступает от сердца, сосудов [22, 29,

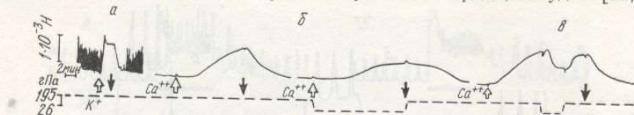


Рис. 6. Сократительные реакции интактных (а) гладких мышц воротной вены крысы на повышение концентрации K^+ и склерированных (б, в) на повышение концентрации Ca^{2+} в перфузате.
Белые стрелки — начало воздействия, черные стрелки — окончание, нижняя кривая — уровень напряжения кислорода в перфузате.

31, 35, 45, 46, 49], множества соматических и висцеральных интерорецепторов, а также с сенсорных нервных волокон, от рецепторов, обладающих болевой, температурной, зрительной, слуховой, тактильной чувствительностью. Каждая зона имеет выходы в другие области мозга, многие из которых служат источниками эфферентных влияний на мышечные элементы сердца и сосудов. В некоторых из зон, в частности локализованных в гипоталамусе, обеспечивается координация кардио-васкулярных реакций с эмоционально-поведенческими. В продолговатом мозге осуществляются сложные регуляторные реакции и координация сердечно-сосудистых и респираторных реакций. Интеграция в центральной нервной системе происходит и на уровне спинного мозга, и в симпатических ганглиях. К тому же отдельные афферентные пути способны разветвляться в несколько зон мозга, а комплексы нейронов, служащие источником эфферентных посылок, получают аксоны, исходящие из ряда таких зон. Благодаря этому активность нейронных комплексов различных уровней центральной нервной системы, проецирующихся на сердечно-сосудистую систему, может порождать возбуждением различных афферентных систем. Возбуждение нескольких систем одновременно или возбуждение одной из систем, сочетающееся с гуморально вызванными изменениями активности нейронов, способствует формированию сложных интегративных реакций.

В зависимости от изменений текущего функционального состояния организма и от условий внешней среды в интегративный нервный контролю кровообращения вовлекаются разные уровни центральной нервной системы. Причем сочетание вовлекаемых в интегративную регуляцию зон может быть различным. Такой многоконтурностью и возможностью в определенных границах взаимного дублирования обеспечивается необходимая надежность и точность интегративного управления кровообращением.

M. I. Gurevich

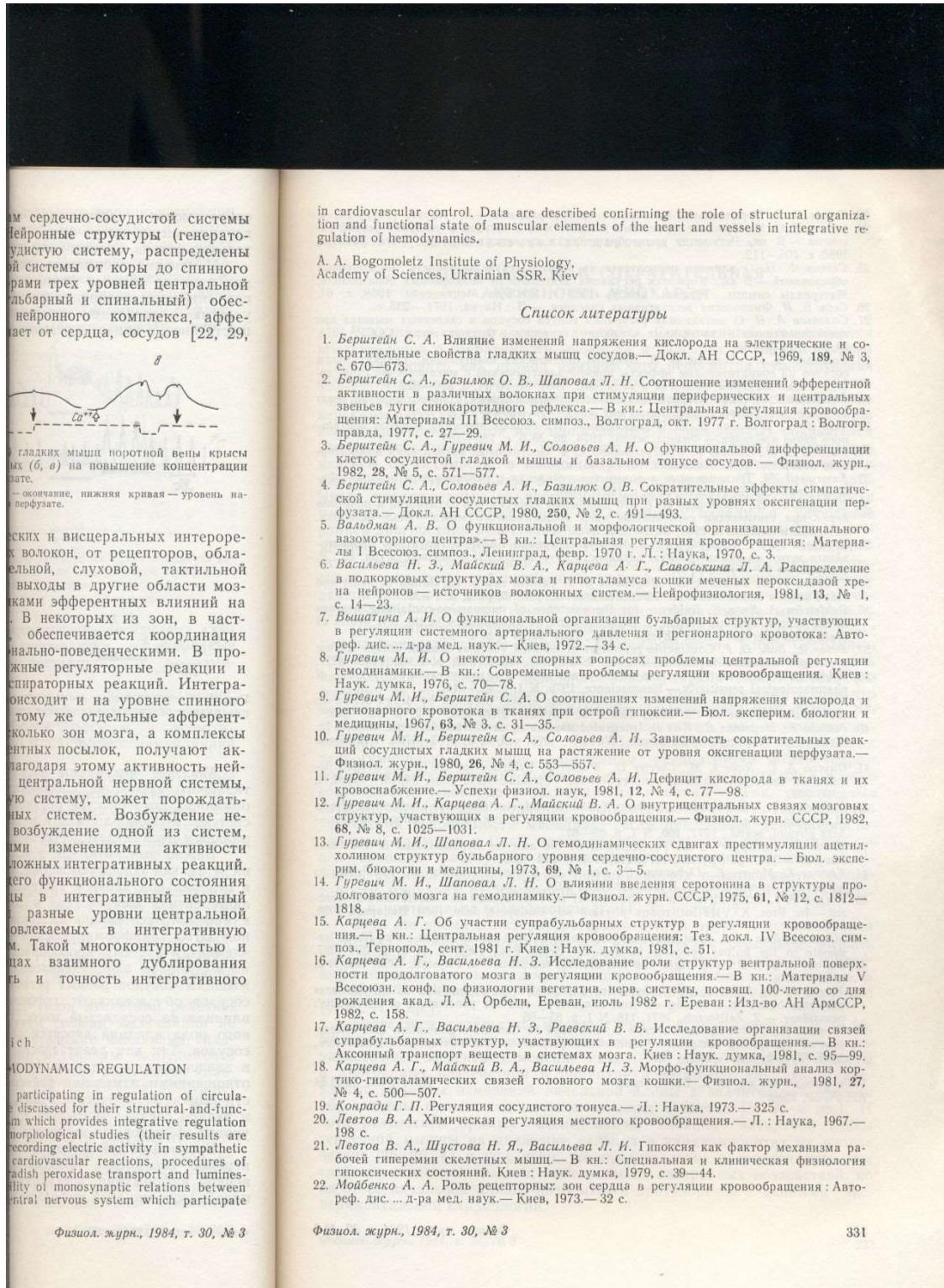
INTEGRATIVE MECHANISMS OF HEMODYNAMICS REGULATION

Mechanisms of the central nervous system participating in regulation of circulation, their intracentral relations and mediators are discussed for their structural-and-functional organization. An idea of a single mechanism which provides integrative regulation of hemodynamics is presented. Functional and morphological studies (their results are given in the paper) were made using data from recording electric activity in sympathetic fibres, analysis of a hemodynamic structure of cardiovascular reactions, procedures of axonal degeneration and retrograde axonal horseradish peroxidase transport and luminescent dyes. The results give evidence for availability of monosynaptic relations between neurons of structures of various levels of the central nervous system which participate

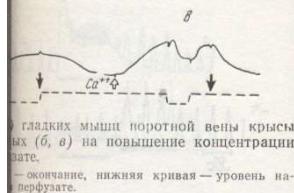
in cardiovascular control. Data and functional state of regulation of hemodynamics.

A. A. Bogomoletz Institute of Academy of Sciences, Ukraine

1. Берштейн С. А. Влияние кратковременных свойства гладких мышц на кровообращение. Материалы II Всесоюз. конф. по проблемам гемодинамики. Труды АН СССР. 1977, с. 27—29.
2. Берштейн С. А., Базилук А. В. Активность в различных зонах дуги синаптического соединения: Материалы III Всесоюз. конф. по проблемам гемодинамики. Труды АН СССР. 1982, 28, № 5, с. 571—577.
3. Берштейн С. А., Гуревич М. И. Стимуляция гладких мышц сосудистой системы крысы. Докл. АН СССР. 1982, 28, № 5, с. 571—577.
4. Берштейн С. А., Соловьевская стимуляция сосудистой системы крысы. Докл. АН СССР. 1982, 28, № 5, с. 571—577.
5. Вальдман А. В. О функции вазомоторного центра. Труды I Всесоюз. симпоз. Ленинграда. 1976, с. 14—23.
6. Васильева Н. З., Майский В. А. Механизмы регуляции кровообращения в подкорковых структурах на нейронах — источниках гемодинамики. Труды АН СССР. 1976, 63, № 3, с. 14—23.
7. Вышатина А. Н. О функции гипоталамуса в регуляции системного кровообращения. Дис. ... д-ра мед. наук. 1980.
8. Гуревич М. И. О некото-рой гемодинамике. — В кн.: Сборник научных трудов. Наук. думка, 1976, с. 70—75.
9. Гуревич М. И., Берштейн С. А. Регионарное кровообращение в медицине. 1967, 63, № 3.
10. Гуревич М. И., Берштейн С. А. Регионарное кровообращение в гладких мышцах. Физiol. журн., 1980, 26, № 3.
11. Гуревич М. И., Берштейн С. А. Регионарное кровообращение. Успехи физиологии. 1982, 68, № 8, с. 1025—1031.
12. Гуревич М. И., Шаповалов А. В. О функции гладких мышц в регуляции кровообращения. Успехи физиологии. 1982, 68, № 8, с. 1025—1031.
13. Гуревич М. И., Шаповалов А. В. О функции гладких мышц в регуляции кровообращения. Успехи физиологии. 1982, 68, № 8, с. 1025—1031.
14. Гуревич М. И., Шаповалов А. В. О функции гладких мышц в регуляции кровообращения. Успехи физиологии. 1982, 68, № 8, с. 1025—1031.
15. Гуревич М. И., Шаповалов А. В. О функции гладких мышц в регуляции кровообращения. Успехи физиологии. 1982, 68, № 8, с. 1025—1031.
16. Гуревич М. И., Шаповалов А. В. О функции гладких мышц в регуляции кровообращения. Успехи физиологии. 1982, 68, № 8, с. 1025—1031.
17. Гуревич М. И., Шаповалов А. В. О функции гладких мышц в регуляции кровообращения. Успехи физиологии. 1982, 68, № 8, с. 1025—1031.
18. Гуревич М. И., Шаповалов А. В. О функции гладких мышц в регуляции кровообращения. Успехи физиологии. 1982, 68, № 8, с. 1025—1031.
19. Конради Г. П. Регуляция кровообращения. Успехи физиологии. 1982, 68, № 8, с. 1025—1031.
20. Левтова В. А. Химическая регуляция кровообращения. Успехи физиологии. 1982, 68, № 8, с. 1025—1031.
21. Левтова В. А., Шустова Е. В. Регуляция кровообращения при гипоксии. Успехи физиологии. 1982, 68, № 8, с. 1025—1031.
22. Мойбенко А. А. Роль регуляции кровообращения в гипоксии. Успехи физиологии. 1982, 68, № 8, с. 1025—1031.



им сердечно-сосудистой системы. Нейронные структуры (генератор-реакции) систему, распределены в системе от коры до спинного мозга трех уровней центральной нервной системы (мозговой и спинной) обеспечивают нейронного комплекса, афферентные от сердца, сосудов [22, 29,



гладких мышц портной вены крысы (б, в) на повышение концентрации кальция.

— окончание, нижняя кривая — уровень на перфузате.

еских и висцеральных иннервации волокон, от рецепторов, областной, слуховой, тактильной выходы в другие области мозгами эффеरентных влияний на. В некоторых из зон, в частности, обеспечивается координация нально-поведенческими. В проявлениях регуляторные реакции и спираторных реакций. Интегрируется и на уровне спинного мозга отдельные афферентные зоны мозга, а комплексы зон получают акции благодаря этому активность нейрональной нервной системы, которую может порождать нервных систем. Возбуждение неизвестное одной из систем, ими изменениями активности ложных интегративных реакций. Кого функционального состоянияцы в интегративный нервный и разные уровни центральной овляемых в интегративную. Такой многофункциональностью и захватом взаимного дублирования и точность интегративного

и синхронизаций

MODYNAMICS REGULATION

participating in regulation of circulation discussed for their structural-and-functional properties which provides integrative regulation morphological studies (their results are recording electric activity in sympathetic cardiovascular reactions, procedures of radish peroxidase transport and luminescence of monosynaptic relations between central nervous system which participate

in cardiovascular control. Data are described confirming the role of structural organization and functional state of muscular elements of the heart and vessels in integrative regulation of hemodynamics.

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

Список литературы

- Берштейн С. А. Влияние изменений напряжения кислорода на электрические и сократительные свойства гладких мышц сосудов.—Докл. АН СССР, 1969, 189, № 3, с. 670—673.
- Берштейн С. А., Базилук О. В., Шаповал Л. Н. Соотношение изменений эффеरентной активности в различных волокнах при стимуляции периферических и центральных зон мышечных дуг синокардиального рефлекса.—В кн.: Центральная регуляция кровообращения: Материалы III Всесоюз. симпоз., Волгоград, окт. 1977 г. Волгоград: Волгоградское изд-во, 1977, с. 27—29.
- Берштейн С. А., Гуревич М. И., Соловьев А. И. О функциональной дифференциации клеток сосудистых гладких мышц и базальным тонусе сосудов.—Физиол. журн., 1982, 28, № 5, с. 571—577.
- Берштейн С. А., Соловьев А. И., Базилук О. В. Сократительные эффекты симпатической стимуляции сосудистых гладких мышц при разных уровнях оксигенации перфузата.—Докл. АН СССР, 1980, 250, № 2, с. 491—493.
- Валюшин А. В. О функциональной и морфологической организации «спинального вазомоторного центра».—В кн.: Центральная регуляция кровообращения: Материалы I Всесоюз. симпоз., Ленинград, февр. 1970 г. Л.: Наука, 1970, с. 3.
- Васильева Н. З., Майский В. А., Кацева А. Г., Савольская Л. А. Распределение в подкорковых структурах мозга и гипоталамуса кошки меченым пероксидазой хрома нейронов — источников волоконных систем.—Нейрофизиология, 1981, 13, № 1, с. 14—23.
- Вышитана А. И. О функциональной организации бульбарных структур, участвующих в регуляции системного артериального давления и регионарного кровотока: Автореф. дис. ... д-ра мед. наук.—Киев, 1972.—34 с.
- Гуревич М. И. О некоторых спорных вопросах проблеме центральной регуляции гемодинамики.—В кн.: Современные проблемы регуляции кровообращения. Киев: Наук. думка, 1976, с. 70—78.
- Гуревич М. И., Берштейн С. А. О соотношении изменений напряжения кислорода и регионарного кровотока в тканях при острой гипоксии.—Бюл. эксперим. биологии и медицины, 1967, 63, № 3, с. 31—35.
- Гуревич М. И., Берштейн С. А., Соловьев А. И. Зависимость сократительных реакций сосудистых гладких мышц на растяжение от уровня оксигенации перфузата.—Физиол. журн., 1980, 26, № 4, с. 553—557.
- Гуревич М. И., Берштейн С. А., Соловьев А. И. Дефицит кислорода в тканях и их кровоснабжение.—Успехи физиол. наук, 1981, 12, № 4, с. 77—98.
- Гуревич М. И., Кацева А. Г., Майский В. А. О внутрицентральных связях мозговых структур, участвующих в регуляции кровообращения.—Физиол. журн. СССР, 1982, 68, № 8, с. 1025—1031.
- Гуревич М. И., Шаповал Л. Н. О гемодинамических сдвигах престимуляции ацетилхолином структур бульбарного уровня сердечно-сосудистого центра.—Бюл. эксперим. биологии и медицины, 1973, 69, № 1, с. 3—5.
- Гуревич М. И., Шаповал Л. Н. О влиянии введения серотонина в структуры продолговатого мозга на гемодинамику.—Физиол. журн. СССР, 1975, 61, № 12, с. 1812—1818.
- Кацева А. Г. Об участии супрабульбарных структур в регуляции кровообращения.—В кн.: Центральная регуляция кровообращения: Тез. докл. IV Всесоюз. симпоз., Териополь, сент. 1981 г. Киев: Наук. думка, 1981, с. 51.
- Кацева А. Г., Васильева Н. З. Исследование роли структур вентральной поверхности продолговатого мозга в регуляции кровообращения.—В кн.: Материалы V Всесоюз. конф. по физиологии вегетативной нервной системы, посвящ. 100-летию со дня рождения акад. Л. А. Орбели, Ереван, июль 1982 г. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1982, с. 158.
- Кацева А. Г., Васильева Н. З., Раевский В. В. Исследование организации связей супрабульбарных структур, участвующих в регуляции кровообращения.—В кн.: Аксонный транспорт веществ в системах мозга. Киев: Наук. думка, 1981, с. 95—99.
- Кацева А. Г., Майский В. А., Васильева Н. З. Морфофункциональный анализ кортикоталамических связей головного мозга кошки.—Физиол. журн., 1981, 27, № 4, с. 500—507.
- Конради Г. П. Регуляция сосудистого тонуса.—Л.: Наука, 1973.—325 с.
- Левитов В. А. Химическая регуляция местного кровообращения.—Л.: Наука, 1967.—198 с.
- Левитов В. А., Шустова Н. Я., Васильева Л. И. Гипоксия как фактор механизма рабочей гиперемии скелетных мышц.—В кн.: Специальная и клиническая физиология гипоксических состояний. Киев: Наук. думка, 1979, с. 39—44.
- Майденко А. А. Роль рецепторных зон сердца в регуляции кровообращения: Автореф. дис. ... д-ра мед. наук.—Киев, 1973.—32 с.

23. Орлов В. В. Кортикальное влияние на кровообращение.—Л.: Наука, 1971.—231 с.
24. Орлов Р. С. Мембранные механизмы гладких мышц сосудов в условиях острой гипоксии.—В кн. Регуляция кровообращения в скелетных мышцах. Рига: Зинатне, 1980, с. 105—112.
25. Серков Ф. Н. О влиянии неокортика на электрическую активность подкорковых образований.—В кн. Корковая регуляция деятельности подкорковых образований: Материалы симпоз., Тбилиси, ноябрь 1966 г. Тбилиси: Мечникеева, 1968, с. 61.
26. Сок В. И. Физиология вегетативных ганглиев.—Л.: Наука, 1971.—235 с.
27. Соловьев А. И. О механизмах регуляции тонуса сосудов в скелетных мышцах при кратковременных и длительных окклюзиях артерии.—Физиол. журн. СССР, 1973, 59, № 1, с. 88—93.
28. Соловьев А. И., Базилов О. В. Влияние ограничения оксигенации гладких мышц сосудов на сократительные эффекты прямой электрической и механической стимуляции.—Бiol. эксперим. биологии и медицины, 1981, 92, № 11, с. 520—522.
29. Ткаченко Б. И. Рефлекторные механизмы функциональных взаимоотношений сердца и сосудов: Автограф дис... д-ра мед. наук.—Л., 1964.—24 с.
30. Фоя Н., Шаповал Л. Н. О локализации бульбарных проекций волокон аортального нерва кроликов.—Физиол. журн., 1974, 20, № 6, с. 785—789.
31. Хачатин В. М., Сонина Р. С., Лукомикова Е. В. Центральная организация вазомоторного контроля.—М.: Медицина, 1977.—351 с.
32. Хачатин В. М. Традиционные и новые представления о вазомоторном центре.—Физиол. журн. СССР, 1982, 68, № 8, с. 1032—1040.
33. Шаповал Л. Н., Побегайло Л. С. Об изменении эfferентной активности в почечном нерве при стимуляции серotonином ядер продолговатого мозга.—Бiol. эксперим. биологии и медицины, 1981, 92, № 7, с. 3—5.
34. Шаповал Л. Н., Побегайло Л. С. Влияние внедрения ГАМК в структуры продолговатого мозга на симпатическую активность и уровень САД.—Физиол. журн. СССР, 1982, 68, № 11, с. 1500—1505.
35. Calaresu F. R., Faiers A. A., Mogenson G. J. Central neural regulation of heart and blood vessels in mammals.—Proc. Neurobiol., 1975, 5, pt. 1, p. 1—35.
36. Dahlström A., Fuxås 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 neurons.—Acta physiol. scand., 1964, 62, N 1, p. 1—55.
37. Detar R., Bohr D. F. Contractile responses of isolated vascular smooth muscle during prolonged exposure to anoxia.—Amer. J. Physiol., 1972, 222, N 5, p. 1269—1277.
38. Feldberg W. The ventral surface of the brain stem: a scarcely explored region of pharmacological sensitivity.—Neuroscience, 1976, N 1, p. 427—441.
39. Feldberg W., Guertzenstein P. G. Vasodepressor effects obtained by drugs action on the ventral surface of the brain stem.—J. Physiol., 1976, 258, N 2, p. 337—355.
40. Folkow B., Heymans C., Neil E. Integrated aspects of cardiovascular regulation.—In: Circulation. Washington; Baltimore: Waverly, 1965, vol. 3, p. 1787—1798. (Handbook of physiology, Sect. II).
41. Guyton A. C., Ross J. M., Carrier O., Walker J. Evidence for the tissue oxygen demand as the major causing autoregulation.—Circulat. Res., 1964, 14/15, suppl. 1, p. 60—68.
42. Hellstrand P., Johansson B., Norberg K. Mechanical, electrical and biochemical effects of hypoxia and substrate removal on spontaneously active vascular smooth muscle.—Acta physiol. scand., 1977, 100, N 1, p. 69—83.
43. Hilton S. M., Spyer K. M. Participation of the anterior hypothalamus in the baroreceptor reflex.—J. Physiol., 1971, 218, N 1, p. 271—293.
44. Koester J., Mayeri E., Liebeswar G., Kandel E. R. Neural control of circulation in aplysia. II. Interneurons.—J. Neurophysiol., 1974, 37, p. 476—496.
45. Körner P. J. Integrative role of the central nervous system in cardiovascular control.—In: Proc. XXVIII Int. congr. physiol. sci. Budapest, July, 1980. Budapest, 1980, p. 1—18.
46. Miura M., Reis D. J. Electrophysiological evidence that carotid sinus nerve fibres terminate in the bulbar reticular formation.—Brain Res., 1968, 9, N 2, p. 394—397.
47. Paintal A. S. A study of right and left arterial receptors.—J. Physiol., 1953, 120, N 2, p. 596—610.
48. Torack R. M., Finke E. H. Evidence for a sequestration of function within the area postrema based on scanning electron microscopy and the penetration of horseradish peroxidase.—Z. Zellforsch., 1971, 118, N 1, p. 85—96.
49. Trzebski A., Lipski J., Majcherzyk S., Szulczyk P. Central organization and interaction of the carotid baroreceptor and chemoreceptor sympathetic reflex.—Brain Res., 1975, 87, N 2, p. 227—237.

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

Поступила 30.01.84

Концепция «сократимости» представлений о сократимости может характеризовать как фундаментальных и прикладных проблем. Волнерскими работами [2] перед множеством в то время сократимости мнокардиальных индексов сократимости, имеющих высоким требование. Число предложенных индексов мнокарда явно не соответствует диагностике, но возможной причиной этого может быть недостаточный уровень исследований сократимости мнокарда, оценки состояния сократимости мнокарда, развитию.

Появление в кардиологии от монокардиальных при котором все нейроны как условия реализации функции от диастолы к сократимости мнокарда определяются сократимостью мнокарда, оперирующие увеличением сократимости мнокарда, в результате чего давления и шую внешнюю работу термина «сократимости мнокарда» означает к инотропным свойствам.

В то же время трактовка термина зависит от всех нейронов начальной длины мнокарда к сократимости мнокарда [5, 39, 47 и др.].

Более того, результаты резонансного косвенно сопоставлены с репликаторными эффектами и инотропных воздействий из-за изменения хотя результаты при сердечной мышце нечеткие [25, 26, 44], свойства сердечной мышцы не от ее начальной длины.