

Н. Преображенский

ХАРАКТЕРИСТИКИ К НЕЙРОНОВ

ей импульсной активности
ов в процессе длительной
послужила основанием
енки функциональной зна-
центра [1—6, 11—13, 22].
методов идентификации
омной стимуляции и сти-
ло провести сопоставление
кацией нейронов на осно-
понтанной активности [8,
однозначны. Определенные
ронов имеют только им-
еди различных функцио-
ются клетки с одинаковым
и соотношении различных
ов недостаточно полны и
ишие исследования такого
функциональной организа-

ие количественных харак-
ицированных бульбо-спи-
обульбарных дыхательных
ыхательных мышц с целью
ициональные системы.

щих кошках, наркотизированных
инно). Обнажали продолговатый,
пульсную активность бульбарных
жлящими микроэлектродами, за-
5 МОм). Импульсную активность
металлическим электродом.

х нейронов и НМЕ дыхательных
ельного цикла, длительность раз-
стоту, распределение межимпуль-
обработка количественных пока-
проведена на ЭВМ. Фазы дыха-
ому разряду диафрагмального

СН) проводили на основании их
янии вентролатеральных канати-
ов [10]. Об антидромности и при-
е судили по: 1) сходству формы
действия; 2) способности вызван-
ции; 3) тесту окклюзии [14, 15].

дованию подвергнута об-
мм ростральнее, 2 мм кау-
ральнее средней линии.

тивируемые при раздраже-
о мозга, были обнаружены
завото мозга, дорсальном и
ольшее число таких нейро-
1 мм каудальнее заслонки.
дыхательных нейронов (109

Физиол. журн., 1984, т. 30, № 6

инспираторных и 29 экспираторных) БСН составили 34 %. Большин-
ство из них (87 %) антидромно активировались при стимуляции контр-
латеральной стороны спинного мозга.

Латентные периоды антидромно вызванных ответов различных
БСН колебались от 0,8 до 2,5 мс. Скорость проведения в их аксонах
составляла 25—50 м/с соответственно.

У большинства исследованных нейронов антидромный ответ при
стимуляции вентролатеральных канатиков развивался независимо от

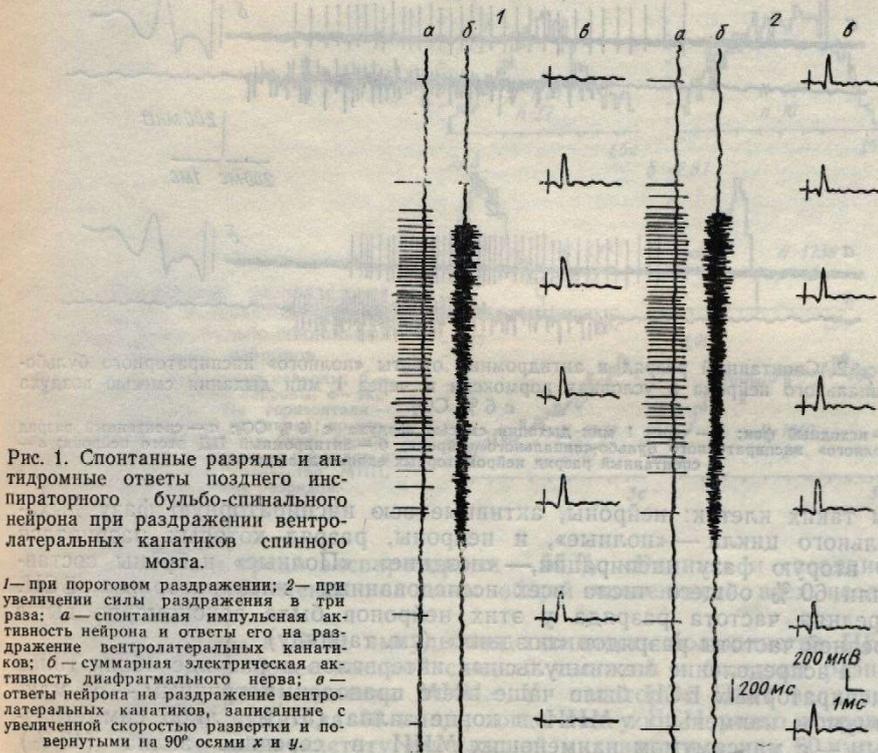


Рис. 1. Спонтанные разряды и антидромные ответы позднего инспираторного бульбо-спинального нейрона при раздражении вентролатеральных канатиков спинного мозга.

1— при пороговом раздражении; 2— при увеличении силы раздражения в три раза; а — спонтанная импульсная активность нейрона и ответы его на раздражение вентролатеральных канатиков; б — суммарная электрическая активность диафрагмального нерва; в — ответы нейрона на раздражение вентролатеральных канатиков, записанные с увеличенной скоростью развертки и повернутыми на 90° осями x и y.

фазы дыхательной активности. Однако в ряде случаев вероятность его появления зависела от того, в какой момент дыхательного цикла наносили раздражение: ответ возникал лишь в период спонтанной активности нейрона. Усиление раздражения приводило к тому, что антидромный ответ в исследуемом нейроне возникал в любую фазу дыхательного цикла, однако величина латентного периода в фазу отсутствия спонтанной активности в нейроне была на 0,3—0,4 мс больше. На рис. 1 представлены осциллографические записи импульсной активности позднего инспираторного БСН и его ответы на раздражение контрлатерального вентролатерального канатика. Из рисунка видно, что антидромные потенциалы действия в этом нейроне развивались только в период, предшествующий его фазной активности и во время фазной активности. В фазу экспирации антидромные ответы при той же силе стимуляции вентролатеральных канатиков отсутствовали (рис. 1, 1). При усилении интенсивности раздражения антидромные ответы в этом нейроне возникали в любую фазу дыхательного цикла (рис. 1, 2), однако их латентные периоды в фазу экспирации были на 0,3 мс больше.

Увеличение латентных периодов антидромных ответов отмечалось и на фоне развития гиперкапнии, вызванной вдыханием смеси воздуха с углекислым газом. На рис. 2 приведены антидромные ответы инспираторного БСН в условиях нормоксии (рис. 2, 1) и на фоне действия углекислоты (рис. 2, 2). Измерение скрытых периодов ответов в

Физиол. журн., 1984, т. 30, № 6

этих случаях показало, что при нормоксии их величина составляла 0,8 мс, а спустя 1 мин после вдыхания гиперкапнической смеси она возросла до 1,1 мс.

Аналогичные характеристики антидромных ответов были обнаружены и у экспираторных БСН.

В соответствии с положением спонтанной импульсной активности инспираторных БСН в дыхательном цикле были выделены две груп-

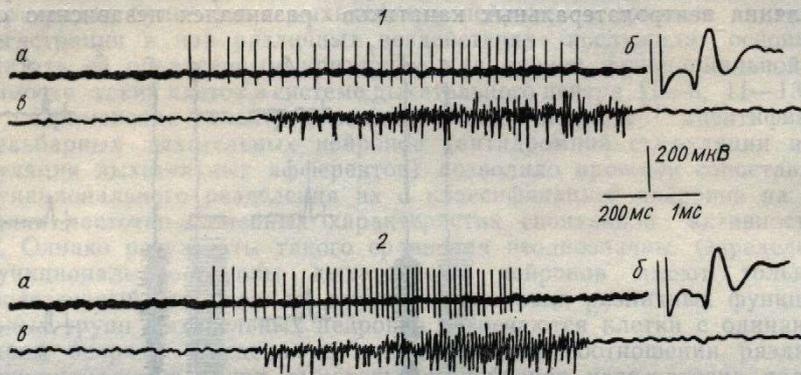


Рис. 2. Спонтанный разряд и антидромные ответы «полного» инспираторного бульбо-спинального нейрона в условиях нормоксии и через 1 мин дыхания смесью воздуха с 6 % CO₂.

1 — исходный фон; 2 — через 1 мин дыхания смесью воздуха с 6 % CO₂; а — спонтанный разряд «полного» инспираторного бульбо-спинального нейрона; б — антидромный ПД этого нейрона; в — спонтанный разряд нейромоторных единиц диафрагмы.

пы таких клеток: нейроны, активные всю инспираторную фазу дыхательного цикла — «полные», и нейроны, разряд которых развивался во вторую фазу инспирации, — «поздние». «Полные» нейроны составляли 60 % общего числа всех исследованных инспираторных БСН. Средняя частота разряда у этих нейронов была закономерно выше средней частоты разрядов «поздних» (см. таблицу).

Распределение межимпульсных интервалов в разряде обоих типов инспираторных БСН было чаще всего правоасимметричным — с максимумом наименьших МИИ в конце залпа (57 %), либо симметричным — с максимумом наименьших МИИ в середине залпа (43 %) (рис. 3).

Среди экспираторных БСН так же, как и среди инспираторных БСН, нами были выделены группы «полных» и «поздних» нейронов. Первые из них преобладали в количественном отношении. Спонтанная импульсная активность «полных» и «поздних» экспираторных БСН характеризовалась преимущественно правоасимметричным распределением наименьших МИИ (см. таблицу).

Количественные характеристики разрядов инспираторных (А) и экспираторных (Б) нейронов

Положение нейрона в фазе дыхательного цикла	Проприобульбарные нейроны		Бульбо-спинальные нейроны	
	количество, %	средняя частота разряда	количество, %	средняя частота разряда
А				
«Полные»	64	36 ± 15,5	60	33 ± 10
«Ранние»	20	29 ± 7	—	—
«Поздние»	16	26 ± 11	40	26 ± 5
Б				
«Полные»	55	32 ± 25,6	79	11 ± 2
«Ранние»	36	16 ± 5,5	—	—
«Поздние»	9	17 ± 2	21	17 ± 8

В отличие от БСН активности проприобульбарными. По положению ле помимо «полных» и ны, активные в первую многочисленную группу наки «полных» дыхател

Рис. 3. Гистограммы распределения межимпульсных интервалов спонтанных разрядов бульбо-спинальных дыхательных нейронов

а — «полные» инспираторные нейроны; б — «поздние» инспираторные нейроны. По горизонтальной оси — время в с (соответствует 50 биамп), по вертикальной — количество МИИ в биампированное по числу спонтанных разрядов. N — суммарное количество разрядов, n — число спонтанных разрядов.

ставляли 64 %, а среди экспираторных нейронов составляли меньшую часть исследованных ПБН.

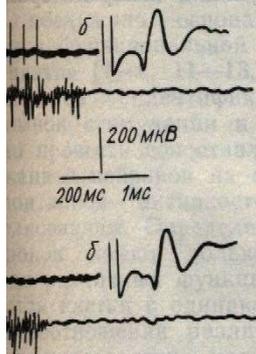
По отношению к БСН инспираторных нейронов характеризовалась более правоасимметричным распределением средней частоты достигались клетки, имевшие ч

По характеру распределения инспираторных ПБН выделялись группы с максимумом наименьших МИИ в начале залпа (рис. 4, а, б, в, г). Среди «поздних» инспираторных ПБН преобладали нейроны с максимумом наименьших МИИ в середине залпа (рис. 4, в, г).

В составе экспираторных БСН преобладали нейроны с максимумом наименьших МИИ в начале залпа. Таким образом, инспираторные ПБН, по отношению к которым предшествует фазе дыхания, являются группой инспираторных ПБН, предшествующей фазе дыхания.

При анализе количественных характеристик нейромоторных единиц диафрагмы было отмечено сходство с характеристиками инспираторных БСН. Так, среди нейромоторных единиц были выделены те же группы «полных» и «поздних» НМЕ с нормальными и с короткими максимумом наименьших МИИ.

их величина составляла
еркапнической смеси она
их ответов были обнару-
й импульсной активности
были выделены две груп-



льного» инспираторного бульбо-
мин дыхания смесью воздуха

с 6% CO₂; а — спонтанный разряд
гидромный ПД этого нейрона; в —
диафрагмы.

инспираторную фазу дыха-
ряд которых развивался
«полные» нейроны состав-
х инспираторных БСН.
была закономерно выше
лицу).

ос в разряде обоих типов
асимметричным — с мак-
(57%), либо симметрич-
середине залпа (43%)

и среди инспираторных
к и «поздних» нейронов.
м отношении. Спонтанная
эксираторных БСН ха-
симметричным распределе-

ных (А) и эксираторных (Б)

Бульбо-спинальные нейроны	
количество, %	средняя частота разряда
60	33±10
40	26±5
79	11±2
21	17±8

В отличие от БСН количественные характеристики импульсной активности проприобульбарных нейронов (ПБН) были более разнообразными. По положению разряда в фазе дыхательного цикла в их числе помимо «полных» и «поздних» обнаружены также «ранние» нейроны, активные в первую половину фазы дыхательного цикла. Наиболее многочисленную группу среди них составляли клетки, имеющие признаки «полных» дыхательных нейронов. Среди инспираторных они со-

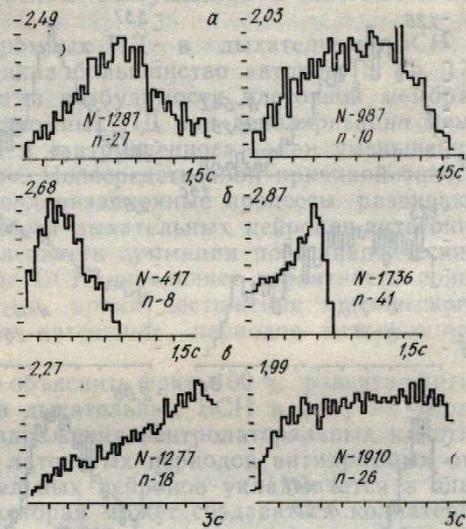


Рис. 3. Гистограммы распределения межимпульсных интервалов в спонтанных разрядах бульбо-спинальных дыхательных нейронов.

а — «полные» инспираторные нейроны; б — «поздние» инспираторные нейроны; в — эксираторные нейроны. По горизонтали — время в с (соответствует 50 биам); по вертикали — количество МИИ в бине, нормированное по числу спонтанных разрядов в записи. N — суммарное количество МИИ, n — число спонтанных разрядов.

ставляли 64%, а среди эксираторных — 55%. «Ранние» и «поздние» нейроны составляли менее половины общей численности всех исследованных ПБН.

По отношению к БСН импульсная активность большинства ПБН характеризовалась более высокой средней частотой и большим разнообразием типов распределения МИИ. У некоторых ПБН величина средней частоты достигала 80 имп/с, тогда как у БСН редко встречались клетки, имевшие частоту импульсной активности выше 60 имп/с.

По характеру распределения МИИ в разряде среди «полных» инспираторных ПБН выделены три группы клеток: с расположением максимума наименьших МИИ в начале, в середине и в конце разряда (рис. 4, а, б, в, г). Максимумы наименьших МИИ «ранних» и «поздних» инспираторных ПБН отмечались в начале и в конце разряда (рис. 4, в, г).

В составе эксираторных ПБН выделены те же группы клеток, что и среди инспираторных (рис. 4, д).

В количественном отношении среди ПБН преобладали клетки с максимумом наименьших МИИ в конце разряда — 59%; у 20% наименьшие МИИ зарегистрированы в начале, а у 21% — в середине залпа. Таким образом, в интегрирующем аппарате дыхательного центра — ПБН, по отношению к его выходу — БСН, выделяется значительная группа инспираторных клеток, разряд которых совпадает или предшествует фазе дыхательного цикла с максимумом наименьших МИИ в начале разряда.

При анализе количественных показателей импульсной активности нейромоторных единиц дыхательных мышц обнаружено их значительное сходство с характером импульсной активности гомофункциональных БСН. Так, среди НМЕ наружных межреберных мышц и диафрагмы выделены те же популяции, что и у инспираторных БСН: «полные» и «поздние» НМЕ с нормальным и правоасимметричным положением максимумов наименьших МИИ. В количественном отношении среди

них преобладала группа «полных» НМЕ, которая составляла 67 % общего количества всех зарегистрированных НМЕ.

Аналогичные соотношения «полных» БСН и НМЕ отмечены и в экспираторной группе единиц.

Существенным отличием импульсной активности НМЕ дыхательных мышц от таковой гомофункциональных БСН являлась меньшая средняя частота их спонтанных фазных разрядов. Так, средняя частота

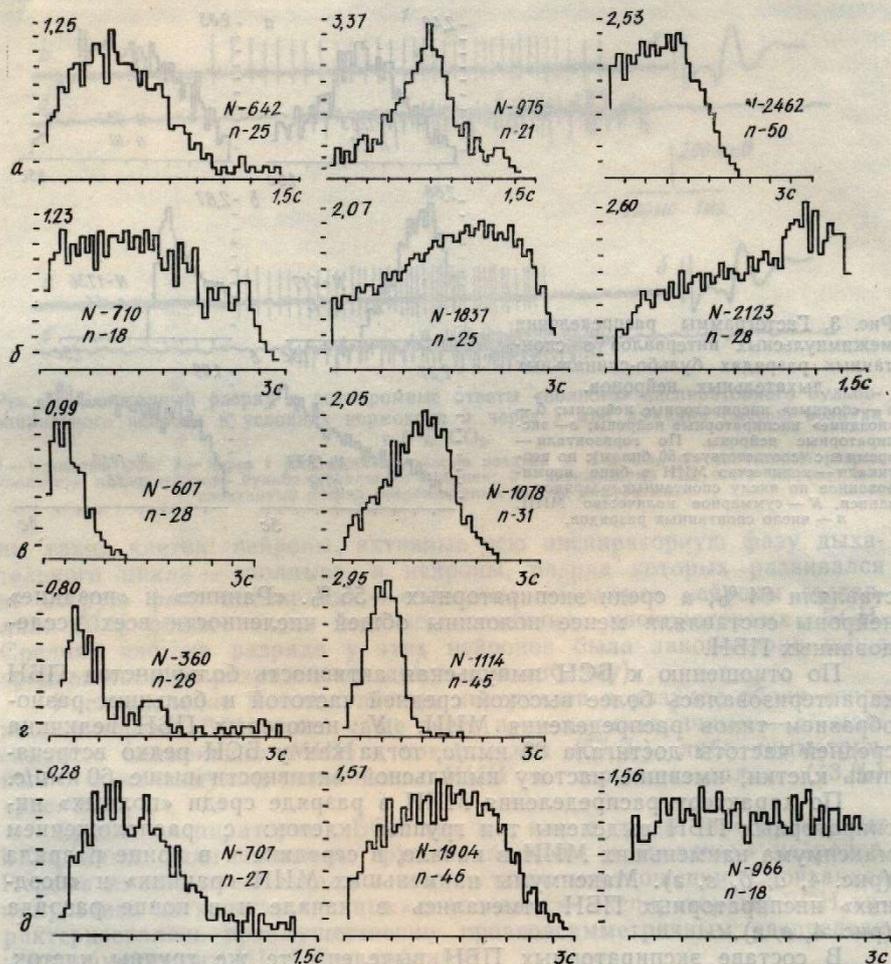


Рис. 4. Гистограммы распределения межимпульсных интервалов в разрядах проприо-бульбарных дыхательных нейронов.

а и б — «полные» инспираторные нейроны; в — «крание» инспираторные нейроны; г — «поздние» инспираторные нейроны; д — экспираторные нейроны. Гистограммы построены по тому же принципу, что и на рис. 3.

та импульсной активности «полных» НМЕ диафрагмы колебалась от 5 до 25 имп/с, т. е. была значительно ниже значений средней частоты в разрядах «полных» инспираторных БСН (см. таблицу). В свою очередь частота последних была ниже, чем у «полных» инспираторных ПБН.

Обсуждение. Имеющиеся в литературе сведения о количественном соотношении различных функциональных популяций дыхательных нейронов в значительной степени противоречивы. По данным разных авторов, количество БСН составляет от 14 % [16] до 100 % [17, 18] от общего числа бульбарных дыхательных нейронов. Возможно, это объясняется особенностями применяемого способа стимуляции проводя-

щих путей спинного мозга продолговатого мозга.

По нашим данным всех исследованных результатов Бианши [8, 14, 15].

В полном согласии с нашими данными скорости при [8, 14, 15].

Особенности развития различных фазы дыхания связывают с фазными: «облегченное» разбрана клеток в фазу деполяризации в фазу затруднения могут бытциеся во время фазистов [20]. В этом случае процессов на клеточном уровне в них антидрон уровня деполяризации ответов.

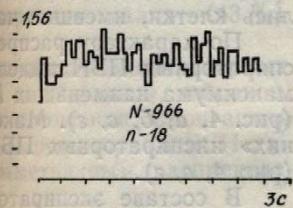
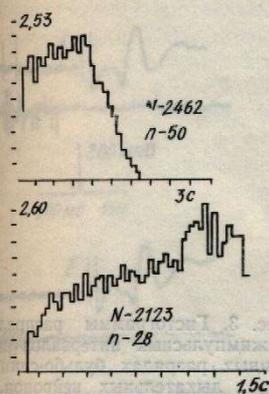
Однако с этих позиций дромных потенциалов чания» при увеличении ков спинного мозга. Уветов в фазу «молчанение синаптической элями аксонов гомофу ются при увеличении требует эксперимента.

Еще труднее преной антидромной активности состояниях. Высмы в этих условиях нов [2, 11], указываю их мембраны [20]. Л отмечено градуальное связи с повышениемриальной крови. Оди существенных изменепроцессов, приводящ хательных нейронов латентных периодов может быть обусловл ного потенциала кле антидромной волны в зи с пониженной воз перкапнии. Причиной начального сегмента.

При сопоставлен тивности различных нейронов были выяв деленным популяция преимущественно «п ты в середине или в активность НМЕ ды разрядов ПБН, боле нию разряда в фазе стоты в разряде, зи судить о функционал

орая составляла 67 % об-
ЛЕ.

Н и НМЕ отмечены и в
тивности НМЕ дыхатель-
БСН являлась меньшая
ядов. Так, средняя частота



интервалов в разрядах проприо-
ронов.

спираторные нейроны; 2 — «поздние»
мы построены по тому же принципу,

диафрагмы колебалась от
значений средней частоты
м. таблицу). В свою оче-
у «полных» инспиратор-

ведения о количественном
туляций дыхательных ней-
я. По данным разных ав-
[16] до 100 % [17, 18] от
онов. Возможно, это объ-
оба стимуляции проводя-

щих путей спинного мозга или тем, что исследовались разные области
продолговатого мозга.

По нашим данным, БСН составляют 34 % от общего количества
всех исследованных дыхательных нейронов, что приближается к ре-
зультатам Бианши [8, 9], исследовавшим те же области продолговато-
го мозга.

В полном согласии с литературными данными находятся измерен-
ные нами скорости проведения волны возбуждения в аксонах БСН
[8, 14, 15].

Особенности развития антидромных ПД в дыхательных БСН в
различные фазы дыхательного цикла большинство авторов [8, 15, 17]
связывают с фазными колебаниями возбудимости клеточной мембра-
ны: «облегченное» развитие антидромных ПД при деполяризации мем-
браны клеток в фазу активности и «затрудненное» — при уменьшении
деполяризации в фазу «молчания». Непосредственной причиной такого
затруднения могут быть и гиперполяризационные процессы, развиваю-
щиеся во время фазной деятельности дыхательных нейронов-антагони-
стов [20]. В этом случае направленность суммации постсинаптических
процессов на клеточной мембране БСН определяет вероятность появ-
ления в них антидромных ПД, а время достижения критического
уровня деполяризации — величину латентных периодов антидромных
ответов.

Однако с этих позиций трудно объяснить факт 100 % развития анти-
дромных потенциалов действия в дыхательных БСН в фазу их «мол-
чания» при увеличении силы раздражения вентролатеральных канати-
ков спинного мозга. Увеличение латентных периодов антидромных от-
ветов в фазу «молчания» дыхательных нейронов укладывается в зна-
чение синаптической задержки, которая может создаваться коллатера-
лями аксонов гомофункциональных БСН, аксоны которых возбужда-
ются при увеличении силы стимуляции. Однако это предположение
требует экспериментальной проверки.

Еще труднее представить себе клеточные механизмы затруднен-
ной антидромной активации респираторных БСН при гиперкапниче-
ских состояниях. Высокочастотные спонтанные разряды, регистрируе-
мые в этих условиях в фазу активного состояния дыхательных нейро-
нов [2, 11], указывают на интенсивную синаптическую деполяризацию
их мембраны [20]. Лишь у небольшой части инспираторных нейронов
отмечено градуальное увеличение уровня мембранного потенциала в
связи с повышением парциального давления углекислого газа в арте-
риальной крови. Однако при такой гиперполяризации не отмечено
существенных изменений течения возбуждающих постсинаптических
процессов, приводящих к развитию интенсивных фазных разрядов ды-
хательных нейронов [20]. Поэтому трудно представить, что увеличение
латентных периодов антидромных ПД БСН в условиях гиперкапнии
может быть обусловлено увеличением только общего уровня мембран-
ного потенциала клеток. Вероятнее думать о затрудненном переходе
антидромной волны в таких условиях на сому активной клетки в свя-
зи с пониженной возбудимостью начального сегмента аксона при ги-
перкапнии. Причиной может быть прямое действие CO_2 на мембрану
начального сегмента.

При сопоставлении количественных характеристик импульсной ак-
тивности различных функциональных групп бульбарных дыхательных
нейронов были выявлены некоторые закономерности, присущие опре-
деленным популяциям клеток. Так, для БСН характерными являются
преимущественно «полные» и «поздние» разряды с максимумом частоты
в середине или в конце разряда, обеспечивающие соответствующую
активность НМЕ дыхательных мышц. Количественные характеристики
разрядов ПБН, более разнообразные по своим параметрам (положе-
нию разряда в фазе дыхательного цикла, положению максимума частоты
в разряде, значениям средней частоты), не всегда позволяют
судить о функциональном назначении различных типов ПБН, хотя и

служат дополнительной информацией о месте их в структуре дыхательного центра. Поэтому предположение Бианши [9] о том, что функционально различные группы дыхательных нейронов со сходной структурой спонтанного разряда являются звеньями единой рефлекторной цепи, не лишено оснований, но требует экспериментального доказательства путем электрофизиологических методов идентификации дыхательных нейронов.

Положение в фазе дыхательного цикла «полных» БСН, значительно большее их количество, а также особенности структуры их разряда свидетельствуют о том, что именно эти клетки ответственны за длительность дыхательных фаз. «Поздние» нейроны, включающиеся в активность во второй половине фазы, могут, по-видимому, оказывать влияние на глубину дыхания и обеспечивать плавный переход к следующей фазе дыхательного цикла.

Сравнение количественных характеристик разрядов БСН и НМЕ дыхательных мышц показало, что в процессе передачи информации от дыхательного центра к исполнительным органам сохраняются такие характеристики импульсной активности, как положение разряда в фазе дыхательного центра, положение максимума частоты разряда; изменяется лишь частота разряда. Средняя частота разряда БСН примерно в два раза выше средней частоты разряда НМЕ дыхательных мышц.

T. L. Zhigailo, A. A. Nuridzhanova, N. N. Preobrazhensky
ELECTROPHYSIOLOGICAL PROPERTIES OF BULBAR RESPIRATORY NEURONS

Quantitative properties of spontaneous activity of propriobulbar and bulbospinal respiratory neurons in dorsal and ventral respiratory nuclei and neuromotor units of respiratory muscles were studied in nembutal-anesthetized spontaneously breathing cats. Two groups of «phase spanning» and «late» bulbospinal respiratory neurons and neuromotor units were found with minimal of interspike interval in the middle or at the end of respiratory discharge. The functional significance of different types of bulbar respiratory neurons and neuromotor units of respiratory muscles discussed.

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

Список литературы

1. Василевский В. С., Нуріджанова А. А. До функціональної характеристики дихальних нейронів довгастого мозку.— Фізіол. журн., 1969, 15, № 3, с. 300—309.
2. Жигайло Т. Л. Зміни імпульсної активності різних популяцій бульбарних дихальних нейронів та нейро-моторних одиниць дихальних м'язів при диханні газовими сумішми з підвищеним вмістом вуглекислоти.— В кн.: Тези доп. IX з'їзду Укр. фізіол. т-ва. Київ, 1972, с. 139—140.
3. Жигайло Т. Л., Нуріджанова А. А. Вплив ваготомії на імпульсну активність дихальних нейронів.— Фізіол. журн., 1973, 19, № 2, с. 178—182.
4. Кедер-Степанова И. А., Четаев А. Н. О структуре системы дыхательных нейронов продолговатого мозга.— Докл. АН СССР, 1970, 193, № 6, с. 1433—1436.
5. Сафонов В. А., Ефимов В. Н., Чумаченко А. А. Количественный анализ импульсной активности дыхательных нейронов.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1968, № 8, с. 118—120.
6. Batsel H. L. Some functional properties of bulbar respiratory units.— Exp. Neurology, 1965, 11, N 3, p. 341—366.
7. Berger A. J. Dorsal respiratory group neurons in the medulla oblongata of the cat; spinal projections, responses to lung inflation and superior laryngeal nerve stimulation.— Brain Res. 1977, 135, N 2, p. 231—254.
8. Bianchi A. L. Localisation et etude des neurones respiratoire bulbaires. Mise en jeu antidromique par stimulation spinale ou vagale.— J. Physiol., Paris, 1971, 63, N 1, p. 5—40.
9. Bianchi A. L. Modalites de decharge et proprietes anatomo-fonctionnelles des neurones respiratoires bulbaires.— Ibid., 1974, 68, N 5, p. 555—587.
10. Cohen F. L. Effects of various lesions on crossed and uncrossed descending inspiratory pathways in the cervical spinal cord of the cat.— J. Neurosurg., 1973, 39, N 4, p. 589—595.

11. Cohen M. Discharge pattern of respiratory neurons in response to carbon dioxide tension.— J. Neurophysiol., 1954, 17, N 2, p. 105—115.
12. Cohen M. Discharge pattern of respiratory neurons in response to reflex evoked by lung inflation.— J. Neurophysiol., 1954, 17, N 2, p. 116—125.
13. Cohen M. How respiratory neurons in the brain stem respond to respiratory need.— Symposium. Breathing, London, 1965, p. 1—10.
14. Euler C. von, Hayward J. D. The lateral nucleus of the brain stem: morphological identification.— Brain Res., 1970, 10, N 2, p. 1—10.
15. Euler C. von, Hayward J. D. The lateral nucleus of the brain stem: respiratory neurons of the nucleus.— Brain Res., 1970, 10, N 2, p. 11—23.
16. Nukuhara T., Nakayama T. The lateral nucleus of the brain stem and its centrifugal projections.— Brain Res., 1970, 10, N 2, p. 24—33.
17. Merrill E. G. The lateral nucleus of the brain stem: morphological identification.— Brain Res., 1970, 10, N 2, p. 34—43.
18. Merrill E. G. Preliminary observations on the lateral nucleus of the brain stem: tract interactions in cats.— Brain Res., 1970, 10, N 2, p. 44—53.
19. Mitchell R. A. Location of the lateral nucleus of the brain stem.— Resp. Dis., 1977, 115, Suppl. 1, p. 1—10.
20. Mitchell R. A., Herbert I. D. The lateral nucleus of the brain stem: its role in the control of medullary respiratory rhythm.— Resp. Dis., 1977, 115, Suppl. 1, p. 11—20.
21. Nesland R. S., Plum F. The lateral nucleus of the brain stem.— Resp. Dis., 1965, 12, N 4, p. 337—348.

Ин-т физиологии им. А. А. Богomoletz
АН УССР, Киев

УДК 612.014.561.2

ОСНОВНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ ИЗМЕНЕНИИ ПРИ А

Функциональная способность обеспечивающая газообменные процессы в организме человека к гипербарической среде, а также эффективность деятельности при подводе газовой среды к тканям сдвиги при высокой плотности производимого кислорода. В зависимости от давления под повышением пербарии неодинакова. PO₂ [11, 12, 23], высокая плотность дыхания [24, 30, 38] при давлении. Это позволяет и патологические условия. К ним относятся отравление углекислотой, синдром изолированной болезни [2, 1], состояний лежит нарушению инертных газов, а также ней организма гипербарических ее факторов дополняющим эффектами,