

Основные принципы функциональной организации нейронных систем ствола мозга

Ю. П. Лиманский

В рефлекторной деятельности центральной нервной системы (ЦНС) важнейшая роль принадлежит стволу мозга, все структуры которого можно объединить в три функциональные группы — рефлекторную, интегративную и нейрорегуляторную.

К рефлекторной группе следует отнести ядра сенсорных и моторных систем и взаимосвязывающие их группы интернейронов. Эти структуры служат основой многочисленных рефлексов ствола мозга. В интегративную группу необходимо включить ретикулярную формацию, структуры крыши среднего мозга, красное ядро, вестибулярные ядра, черную субстанцию, парабрахияльные ядра и некоторые другие образования ствола мозга. С их помощью отдельные рефлексы модально-специфических систем объединяются в рефлекторные акты разной сложности, обеспечивающие организму адекватное поведение в среде обитания. Нейрорегуляторная группа образована аминок- и пептидосодержащими системами нейронов, которые вырабатывают и выделяют через синапсы вещества, способные оказывать длительное воздействие на возбудимость мембран нейронов рефлекторной и интегративной групп. В связи с этим нейрорегуляторная группа осуществляет тонкую регуляцию сложных физиологических процессов в мозге и играет главную роль в постоянном приспособлении всех функций организма к условиям изменяющейся внешней среды и разнообразным внутренним потребностям.

Сенсорные системы имеют высокодифференцированный рецепторный аппарат, который приспособлен для восприятия различных раздражителей и связан со специализированными релейными структурами, осуществляющими переработку и передачу сенсорных сигналов. Многие рецепторные элементы обладают высокой чувствительностью, а релейные звенья разных уровней сохраняют специфические признаки сенсорных сигналов. Сенсорные системы функционируют в миллисекундном диапазоне времени, что обеспечивает быстрое поступление необходимой информации к центральным структурам.

Сохранение специфики стимулов в центральных структурах обеспечивается множественными разделенными параллельными каналами для передачи информации, основу которых образуют различные популяции сенсорных нейронов, расположенные на каждом уровне нервной оси [7]. Так, в тригеминальной соматосенсорной системе на уровне сенсорных входов существуют рецепторы, которые морфологически делятся на 5 классов, в каждом из которых можно выделить еще несколько видов рецепторов. Функционально эти рецепторы делятся на низкопороговые кожные механорецепторы, рецепторы мышц, сухожилий и суставов, а также высокопороговые механо-, термо- и хеморецепторы. На уровне первичных сенсорных нейронов выявлены анатомические, физиологические и биохимические различия, например, размеры сомы и диаметра аксонов, их миелинизация, скорости проведения импульсов, областей преимущественного распределения терминалей среди нейронов сенсорных ядер и т. п. [1].

Подобного рода данные о существовании множественных параллельных модально-специфических путей, передающих информацию о сенсорных субмодальностях, получены для зрительной, вкусовой и

висцеросенсорной системы путей свидетельствуют о типичности нейротрансмиссии сенсорных нейронов тригеминальной системы. В частности, логически различных типов нейротрансмиттеров: глутамат, аспарат, субстанция, вазоактивный интестинальный пептид, кортикопептид, в окончаниях которых используются муламы, используется передачей температуры.

В окончаниях первого нервов, лежащих в глутамате, который является хеморецептором, а также субстанцией Р и глутаматом сенсорных нейронов, которые используются для восприятия и химических стимулов на разных уровнях нейротрансмиссии. На уровне узлового ганглия ганглийные и моноаминергические тракта — семи, на уровне таламуса —

Принцип параллелизма на более высоких уровнях. Так, в тройничных сенсорионах узкоспециализированные на тактильную, поступающую по афферентным специализированным нейронам уровня сенсорной системы «горизонтального» взаимодействия нескольких сенсорных систем и нейрорегуляторной системы, которые почти на любой важны для формирования низма.

Модально-специфические системы в ствол мозга. Численные соматические элементы эфферентной нервной системы, иннервирующие также железы.

Рефлексы ствола мозга. Собственные рефлексы черепных нервов, замедленные сокращения различных акциях. Системные рефлексы черепных нервов, дающие системы ретикулярной и моторных и вегетативных

висцеросенсорной систем. В пользу теории множественных параллельных путей свидетельствует ряд фактов, обнаруженных при изучении типов нейротрансмиттеров в центральных окончаниях первичных сенсорных нейронов тригеминальной системы. В терминалях трех морфологически различных типов нейронов гассерова ганглия обнаружены глутамат, аспарат, субстанция Р, соматостатин, холецистокинин, аденозин, вазоактивный кишечный пептид, бомбезин, некоторые опиоидные пептиды, кортикотропин-рилизинг-фактор [22, 23, 25, 27]. При этом установлено, что в окончаниях нейронов, имеющих миелиновые волокна и передающих сигналы от ноцицептивных механорецепторов, функцию нейротрансмиттеров выполняют аминокислоты (например, глутамат), в окончаниях нейронов с тонкими миелиновыми волокнами, рецепторы которых активируются механическими ноцицептивными стимулами, используется субстанция Р, а в афферентах, связанных с передачей температурных ноцицептивных стимулов, — соматостатин [14].

В окончаниях первичных афферентов языкоглоточного и блуждающего нервов, лежащих на нейронах ядра солитарного тракта, содержится глутамат, который участвует в передаче импульсов от барорецепторов, а также субстанция Р и серотонин, являющиеся нейротрансмиттерами в хеморецепторных сенсорных нейронах. В помощи субстанции Р и глутамата происходит передача сигналов от первичных сенсорных нейронов дыхательных путей, рецепторы которых приспособлены для восприятия ноцицептивных и неноцицептивных механических и химических стимулов [10, 16]. В передаче сигналов в сенсорных системах на разных уровнях ЦНС принимает участие значительное число нейротрансмиттеров. Так, в висцеросенсорной и вкусовой системах на уровне узлового ганглия блуждающего нерва обнаружены пептидергические и моноаминергические нейроны пяти, на уровне ядра солитарного тракта — семи, на уровне парабрахияльных ядер моста — пяти и на уровне таламуса — трех типов [18].

Принцип параллельных модально-специфических путей сохранен и на более высоких уровнях соматосенсорной системы ствола мозга. Так, в тройничных сенсорных ядрах и релейных ядрах таламуса найдены узкоспециализированные нейроны, реагирующие преимущественно на тактильную, механическую или ноцицептивную стимуляцию, поступающую по афферентным волокнам V нерва. Наряду с узкоспециализированными нейронами в этих структурах, как, впрочем, и структурах уровня сенсорного входа, имеются нейроны «широкого динамического диапазона», которые активируются стимулами разных субмодальностей и даже модальностей [4, 9]. Можно предполагать, что нейроны «широкого динамического диапазона» участвуют в обеспечении «горизонтального» взаимодействия между аналогичными уровнями нескольких сенсорных систем, а также взаимодействия с интегративной и нейрорегуляторной системами. Способность этих нейронов реагировать почти на любой сенсорный сигнал позволяет считать, что они важны для формирования обширных генерализованных реакций организма.

Модально-специфическая информация, поступающая через сенсорные системы в ствол мозга, является причиной возникновения многочисленных соматических и висцеральных рефлексов. Структурные элементы эфферентной части этих рефлексов — мотонейроны черепных нервов, иннервирующие поперечнополосатую и гладкую мускулатуру, а также железы.

Рефлексы ствола мозга можно разделить на собственные и системные. Собственные рефлексы наблюдаются при раздражении окончаний черепных нервов, замыкаются на уровне ствола мозга и проявляются в сокращениях различных групп мышц головы или в вегетативных реакциях. Системные рефлексы также возникают при стимуляции рецепторов черепных нервов, но при этом активируются восходящие и нисходящие системы ретикулярной формации, что приводит к появлению цепи моторных и вегетативных рефлексов ствола мозга, изменяющих

функциональное состояние всего организма. Примерами собственных рефлексов служат жевательные рефлексы, рефлексы зрачка. Системными рефлексами можно считать чихание, кашель, нырательный рефлекс и другие. При системных рефлексах последовательно активируются мотонейроны мышц языка, гортани, глотки, жевательных и мимических мышц, происходят изменения дыхательной и сердечно-сосудистой систем и возникают вегетативные реакции. Собственные и системные рефлексы в зависимости от преобладания соматических или висцеральных компонентов делят на сомато- и висцеромоторные.

Организация соматомоторных рефлексов ствола мозга более сложная, чем спинного мозга: сенсорные волокна черепных нервов снабжены исключительно обильными и разнообразными рецепторами, а эфферентные волокна этих нервов иннервируют множество сложно ориентированных мышечных групп, отличающихся по функциям.

Основу рефлексов ствола мозга составляют рефлексы, обладающие определенной степенью жесткости и простотой конструкции (рефлексы открывания и закрывания рта, мимических мышц, наружных мышц глаз, мышц языка). Общим свойством соматомоторных рефлексов является их полифункциональность. Преобладание отдельных модальностей в балансе сенсорных входов и вовлечение в выполнение рефлекса интегративной и нейрорегуляторных систем ствола мозга позволяет использовать простые рефлексы в различных тесно взаимосвязанных рефлекторных актах, направленных на выполнение сложных поведенческих реакций организма [2].

Висцеромоторные рефлексы охватывают весьма сложные рефлекторные реакции, обеспечивающие нормальное функционирование различных висцеральных систем. Многие первичные афференты черепных нервов, оканчиваясь на нейронах блуждающего и языкоглоточного нерва, а также структурах ретикулярной формации, оказывают влияние на системы кровообращения, дыхания и другие функциональные системы организма.

Важное место в деятельности ЦНС занимает ретикулярная формация. Сейчас доказано, что ретикулярная формация — глубоко упорядоченная система, осуществляющая сложные функции сенсоромоторной интеграции и управления состоянием поведенческих реакций организма [11]. Она контролирует передачу сенсорных потоков, регулирует возбудимость нейронов различных структур головного и спинного мозга, участвует в деятельности функциональных систем, управляющих работой скелетной и гладкой мускулатуры, дыханием, кровообращением, пищеварением и другими процессами. В ней сконцентрировано большинство интернейронов ствола мозга, с помощью которых достигается тесная координация многочисленных рефлексов ствола мозга, а также их взаимодействие с супрасегментарными системами. В ретикулярной формации имеется несколько специализированных ядер, участвующих в выработке сложных форм моторного поведения, таких как дыхание, вокализация, жевание, глотание, а также поведения, связанного со зрительными и слуховыми рефлексами. Как пример такой структуры, можно назвать интерстициальное ядро Кахаля, которое, являясь местом конвергенции афферентных потоков коры головного мозга, мозжечка, вестибулярных ядер и ядер ретикулярной формации, играет огромную роль в моторном поведении животного, связанном с ориентировочными и пищевыми рефлексами. Структуры ствола мозга в связи с интегративной ролью ретикулярной формации участвуют в формировании сложных, хорошо координированных рефлекторных актов, проявляющихся в разнообразных поведенческих реакциях (сон, бодрствование и т. п.).

В отличие от модально-специфических сенсорных систем, для ретикулярной формации характерна полимодальная конвергенция сенсорных потоков. Здесь также обнаружены нейроны, на которых конвергируют афферентные импульсы, несущие информацию о различном качестве сенсорных модальностей — «нейроны широкого динамическо-

го диапазона». Кроме роны, реагирующие на сенсорной модальности на ретикулярных нейронах активируют сенсорные импульсы, играющие важную роль в мирровании рефлекторной

Ретикулярная форма циклических функций, различной сложности, активность, необходимая для вообращения, саккадирования различных фаз полагают, во многих формах, ритмическими нейронными цепями, к их нейронам могут обратной связи [13].

Возможно, генерация ограниченной анатомической их нейронов сетевой возбудимости отдельных интенсивности афферентных структур. Выказывает тельных движений им бодрствования [6].

Экспериментально ров кардио-респираторной около 30 лет и тивности нейронов ретикулярной функциональной организации ее нейронов формации продолговатые единицы — субпопуляции многофункциональные минимальной поведенческие сети ретикулярных рядов обеспечивают (уровень). При этом, нейроны ретикулярной структуры, так как афферентны. Если интенсивность ритмических источников ритмические по низкой частотной фоновой при этом ретикулярные единицы — субпопуляции становится способной цированные влияния сильного ноцицептивного ретикулярных нейронов (третьей уровень) объединения фоновых действует как наиболее важной в да

Установлено, что «быстрого» сна), реорганизованной деятельности [26]. Система ретикулярной эмоциональных и вегетативных реакций защиты, ата

го диапазона». Кроме них в ретикулярной формации существуют нейроны, реагирующие исключительно на афферентные потоки определенной сенсорной модальности. В отличие от нейронов сенсорных систем на ретикулярных нейронах широкого динамического диапазона конвергируют сенсорные импульсы различных модальностей. Эти свойства играют важную роль в сенсорно-дискриминативных функциях и в формировании рефлекторных ответов ствола мозга [5].

Ретикулярная формация участвует в управлении большинства циклических функций. Ее нейроны объединены в функциональные сети различной сложности, которые генерируют и регулируют ритмическую активность, необходимую для осуществления локомоции, дыхания, кровообращения, саккадических движений глаз, жевания, глотания, чередования различных фаз сна, а также сна и бодрствования. Как предполагают, во многих типах генераторов, образованных ретикулярной формацией, ритмическая активность контролируется центральными нейронными цепями, которые с помощью связей и свойств составляющих их нейронов могут поддерживать базовые ритмы без сенсорной обратной связи [13].

Возможно, генераторы ритмических движений не имеют четко ограниченной анатомической локализации, а организация обеспечивающих их нейронов сетей является результатом взаимодействия уровней возбудимости отдельных групп нейронов ретикулярной формации и интенсивности афферентных потоков периферических и центральных структур. Высказывается мнение, что нейронная сеть генератора жевательных движений имеет разные формы организации во время сна и бодрствования [6].

Экспериментальное подтверждение по крайней мере для генераторов кардио-респираторной и соматомоторной систем получила предложенная около 30 лет назад G. Moruzzi [20] гипотеза о трех уровнях активности нейронов ретикулярной формации, отражающих связь между функциональной организацией сети генератора и корреляцией частот разрядов ее нейронов. Сейчас доказано, что нейроны ретикулярной формации продолговатого мозга объединены в анатомо-функциональные единицы — субпопуляции, которые связаны между собой и образуют многофункциональные распределенные системы [24]. В условиях минимальной поведенческой активности (дремлющее животное) нейронные сети ретикулярной формации с помощью низкочастотных разрядов обеспечивают фоновую активность для систем мозга (первый уровень). При этом, как предполагают, условий для объединения нейронов ретикулярной формации в функциональные единицы не существует, так как афферентные потоки, направленные к ней, минимальны. Если интенсивность афферентных потоков центральных и периферических источников возрастает, то в ретикулярной формации появляются ритмические потенциалы действия, которые взаимодействуют с низкочастотной фоновой активностью (второй уровень). Доказано, что при этом ретикулярные нейроны объединяются в функциональные единицы — субпопуляции, с помощью которых ретикулярная формация становится способной оказывать мощные регулирующие и дифференцирующие влияния на различные эфферентные системы. В условиях сильного ноцицептивного или хеморецептивного воздействия для ретикулярных нейронов становится характерной высокочастотная активность (третий уровень). Считают, что при этом происходит дезорганизация объединений функциональных единиц и ретикулярная формация вновь действует как единое целое, принимая участие в выполнении наиболее важной в данный момент для организма задачи [24].

Установлено, что цикличность и течение фаз сна (особенно фазы «быстрого» сна), реакция пробуждения, внимание связаны с координированной деятельностью отдельных структур ретикулярной формации [26]. Система ретикулярной формации является пусковым механизмом эмоциональных и вегетативных компонентов сложных поведенческих реакций защиты, атаки, ориентировочной реакции, «стартл»-ответов. В

целом ретикулярная формация ствола мозга некоторыми авторами рассматривается как узловая система, через которую любой сенсорный вход вызывает стереотипное и одновременное возбуждение различных сенсорных, интегративных и моторных систем, вызывая такое состояние ЦНС, которое можно рассматривать как своеобразный «рефлекс готовности» к ответу на биологически важный стимул.

Нейрорегуляторные системы имеют ряд морфо-функциональных особенностей. К их нейронам приходит большое число афферентных волокон от интегративных структур и ядер сенсорных систем. Кроме того, аминок- и пептидергические группы нейронов тесно связаны между собой. Через танициты — поверхностные клетки полостей мозга и эпителий капилляров к дендритам моноаминергических нейронов поступает информация о параметрах спинномозговой жидкости и крови. В свою очередь нейроны нейрорегуляторных систем образуют интенсивные проекции к структурам головного и спинного мозга, причем в зоне эфферентных влияний их аксоны образуют неизмеримо большее число контактов, чем нейроны сенсорных и интегративной систем [8, 12]. Этим достигается эффект одновременного вовлечения в ту или иную рефлекторную реакцию многих структур мозга. Важно отметить, что рефлекторные реакции, в которых участвуют нейрорегуляторные системы, отличаются большой продолжительностью (порядка десятков минут или нескольких часов). Преобладающим эффектом действия аминов и пептидов в роли нейрорегулятора является угнетение нейронной активности, но в некоторых случаях описан стойкий облегчающий эффект [19, 21]. Терминальные разветвления нейронов нейрорегуляторных систем наряду с синапсами классического типа образуют на соме и дендритах нейронов, с которыми они контактируют, точечные синаптоидные контакты. Важнейшим свойством нейронов нейрорегуляторных систем является наличие на их соме и терминалях ауторецепторов, т. е. рецепторов, которые активируются при увеличении вблизи мембраны концентрации соединений, выделяемых через терминали, и тем самым подавляют дальнейший выброс этого соединения [3].

В терминалях части нейронов нейрорегуляторных систем содержится амин в сочетании с одним или двумя пептидами, например, в голубом пятне — норадреналин и энкефалин, в ядрах шва — серотонин и субстанция Р или серотонин с субстанцией Р и тиротропин-рилизинг-гормоном. В таких нейронах амин выполняет роль нейротрансмиттера, вызывающего постсинаптический быстрый ответ короткой продолжительности, а пептид — роль нейрорегулятора, оказывающего более продолжительное действие на мембрану. Суммарный постсинаптический эффект может быть различным и зависит от интенсивности сенсорной стимуляции. Так, одиночный нервный импульс может вызвать в постсинаптическом нейроне ответ, который обусловлен действием нейротрансмиттера, а при высокочастотной стимуляции кроме того появляется функциональный ответ на действие пептида. Полагают, что пептиды усиливают эффекты действия классического нейромедиатора [17]. По-видимому, постоянно повторяющиеся сложные физиологические явления, в которых участвуют группы рефлекторных и интегративных систем ствола мозга, управляются и синхронизируются в строго определенные периоды многоступенчатых рефлекторных реакций.

Очевидно, такие свойства, как зависимость постсинаптического эффекта от интенсивности и длительности афферентного притока, продолжительное действие на иннервируемые структуры и большая его распространенность в ЦНС, служат доказательством того, что нейрорегуляторные системы не предназначены для передачи детальной информации. Их главная функция, по-видимому, заключается в способности одновременно перестраивать тем или иным образом функциональное состояние отдельных нервных структур, отдельных групп нейронов и даже отдельных областей одного нейрона, приспособляя их к длительному выполнению необходимых этапов общих адаптивных и регуляторных реакций различных функциональных систем.

Управление отделами ологических явлений на всех уровнях нервных входов, начиная действия на интернейных структурах, а также центральных мотонейронных выделений с чувствительности постактивных рецепторных дает основание предположить реакцию всех систем. Вместе с тем, гать, весьма ограниченность систем крайних движений, приспособления систем на грузкам, чередовании реакций, нормального и высшей нервной деятельности.

Таким образом, с трех функциональных моторные системы, а т представленной ретикулы мозга, черной субстанциибулярными ядрами, ленные амин- и пептиды интактного мозга с п сложными рефлекторными нейрорегуляторным структуры интегративные или прекращения регуляторные системы шествления такого регуляторной функционализированности, а также ловного мозга через с

BASIC PRINCIPLES OF THE ORGANIZATION OF NEURAL SYSTEMS

Yu. P. Limansky

Principles of the neuronal regulatory ones are suggested controlling the organism function.

A. A. Bogomoletz Institute of Academy of Sciences of the USSR

1. Лиманский Ю. П. Струма, 1976. — 255 с.
2. Лиманский Ю. П. О т № 2. — С. 187—192.
3. Aghajanian G. K. Feedt from single cell recording / Ed. by M. Youdim. —
4. Albe-Fessard D., Berkley sensation // Brain Res. —
5. Bowsher D. Characteristatosensory System / Ed 1975. — P. 68—77.
6. Chase M. H., Enomoto S inhibition of trigeminal P. 363—373.

Управление отдельными этапами и их синхронизация в цепи физиологических явлений осуществляется нейрорегуляторными системами на всех уровнях нервной системы изменением чувствительности афферентных входов, начиная с терминалей первичных сенсорных нейронов, действия на интернейронный аппарат сегментарных дуг и интегративных структур, а также модуляцией возбудимости соматических и висцеральных мотонейронов. Это достигается с помощью управления механизмом выделения синаптического передатчика, а также изменения чувствительности постсинаптической мембраны и регулирования числа активных рецепторных зон для действия нейротрансмиттера. Все это дает основание предполагать, что любая, даже самая простая рефлекторная реакция всегда находится под контролем нейрорегуляторных систем. Вместе с тем их участие в простых рефлексах, надо предполагать, весьма ограничено, но нормальное функционирование нейрорегуляторных систем крайне необходимо для формирования сложных стереотипных движений, деятельности различных нейронных генераторов, приспособления систем дыхания и кровообращения к изменяющимся нагрузкам, чередования сна и бодрствования, развития поведенческих реакций, нормального функционирования механизмов памяти, обучения и высшей нервной деятельности.

Таким образом, ствол мозга выполняет свои функции с помощью трех функциональных групп: рефлекторной, включающей сенсорные и моторные системы, а также их интернейронный аппарат; интегративной, представленной ретикулярной формацией, структурами крыши среднего мозга, черной субстанцией, красным ядром, парабрахияльными и вестибулярными ядрами; и нейрорегуляторной, объединяющей многочисленные амин- и пептидергические системы. Отдельные рефлексы ствола интактного мозга с помощью интегративных систем объединяются в сложные рефлекторные акты, развитие и течение которых управляется нейрорегуляторными системами. Есть все основания считать, что структуры интегративных систем — ведущие в стадиях возникновения или прекращения любого рефлекторного процесса, тогда как нейрорегуляторные системы обеспечивают устойчивость и стабильность осуществления такого рефлекса. Деятельность интегративной и нейрорегуляторной функциональных групп всегда тесно взаимосвязана и взаимозависима, а также постоянно управляется высшими отделами головного мозга через систему обратных связей.

BASIC PRINCIPLES OF THE FUNCTIONAL ORGANIZATION OF NEURONAL BRAINSTEM SYSTEMS

Yu. P. Limansky

Principles of the neuronal brainstem system division into reflex, integrative and neuro-regulatory ones are suggested. Their properties, physiological role and interaction when controlling the organism functions are described.

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

1. Лиманский Ю. П. Структура и функции системы тройничного нерва. — Киев: Наук. думка, 1976. — 255 с.
2. Лиманский Ю. П. О тригеминомоторных рефлексах // Физиол. журн. — 1979. — 25, № 2. — С. 187—192.
3. Aghajanian G. K. Feedback regulation of central monoaminergic neurons: evidence from single cell recording studies // Essays in neurochemistry on neuropharmacology / Ed. by M. Youdim. — New York: J. Wiley and sons, 1978. — P. 2—31.
4. Albe-Fessard D., Berkley K. J., Kruger L. et al. Diencephalic mechanisms of pain sensation // Brain Res. — 1985. — 9, N 2. — P. 217—296.
5. Bowsher D. Characteristics of central nonspecific somatosensory systems // The Somatosensory System / Ed. by H. H. Kornhuber. — Stuttgart: Georg Thieme Publ., 1975. — P. 68—77.
6. Chase M. H., Enomoto S., Hiraba K. et al. Role of medullary reticular neurons in the inhibition of trigeminal motoneurons during sleep // Exp. Neurol. — 1984. — 84, N 2. — P. 363—373.

7. Dykes R. W. Parallel processing of somatosensory information: a theory // Brain Res. Rev.—1983.—6, N 1.—P. 47—115.
8. Felten D. L., Sladek J. P. Monoamine distribution in primate brain. Monoaminergic nuclei: anatomy, pathways and local organization // Brain Res. Bull.—1983.—10, N 1.—P. 171—184.
9. Hayes R. L., Price D. D., Dubner R. Behavioral and physiological studies of sensory coding and modulation of trigeminal nociceptive input // Adv. in Pain Res. Ther.—New York: Raven press, 1979.—Vol. 3.—P. 219—243.
10. Henry J. L., Sessle B. J. Effects of glutamate, substance P and eledoisin-related peptide on solitary tract neurones involved in respiration and respiratory reflexes // Neuroscience.—1985.—14, N 3.—P. 863—873.
11. Hobson J. A. Toward a cellular neurophysiology of the reticular formation: conceptual and methodological milestones // The reticular formation revisited / Ed. by J. A. Hobson, M. Brazier.—New York: Raven press, 1980.—P. 7—29.
12. Hokfelt T., Johansson O., Goldstein M. Chemical anatomy of the brain // Science.—1984.—225.—P. 1326—1334.
13. Kristan W. B. Neural control of movement // Function and formation of neural synapses / Ed. by G. S. Stent.—Berlin: Dahlem Konferenzen, 1977.—P. 329—354.
14. Kuraishi Y., Hirota N., Sato Y. et al. Evidence that substance P and somatostatin transmit separate information related to pain in the spinal dorsal horn // Brain Res.—1985.—325, N 2.—P. 294—298.
15. Leonard B. E. Inter-relationship between neurotransmitters // Neuropharmacol.—1984.—23, N 2B.—P. 213—218.
16. Leslie R. A. Neuroactive substances in the dorsal vagal complex of the medulla oblongata: nucleus of the tractus solitarius, area postrema, and dorsal motor nucleus of the vagus // Neurochem. Int.—1985.—7, N 2.—P. 191—211.
17. Lundberg J. M., Hökfelt T. Coexistence of peptides and classical neurotransmitters // Trends in Neurosci.—1983.—6, N 8.—P. 325—333.
18. Mantyh P. W., Hunt S. P. Neuropeptides are present in projection neurones at all levels in visceral and taste pathways: from periphery to sensory cortex // Brain Res.—1984.—299, N 2.—P. 297—311.
19. Morris R., Salt T. E., Sofroniew M. V., Hill R. G. Actions of microiontophoretically applied oxytocin, and immunohistochemical localization of oxytocin, vasopressin and neurophysin in the rat caudal medulla // Neurosci. Lett.—1980.—18, N 1.—P. 163—168.
20. Moruzzi G. The functional significance of the ascending reticular system // Arch. ital. Biol.—1958.—96, N 1.—P. 17—28.
21. Nicoll R. Responses of central neurons to opiates and opioid peptides // Regulatory Peptides, From molecular biology to function / Ed. by E. Costa, M. Trabucchi.—New York: Raven press, 1982.—P. 337—346.
22. Panula P., Hadjiconstantinou M., Yang H., Costa E. Immunohistochemical localization of bombesin / gastrin-releasing peptide and substance P in primary sensory neurons // J. Neurosci.—1983.—3, N 10.—P. 2021—2029.
23. Salt T. E., Hill R. G. Neurotransmitter candidates of somatosensory primary afferent fibers // Neuroscience.—1983.—10, N 4.—P. 1083—1103.
24. Schulz G., Lambert M., Schulz B. et al. Reticular formation of the lower brainstem. A common system for cardiorespiratory and somatomotor functions // J. Auton. Nerv. Syst.—1985.—12, N 1.—P. 35—62.
25. Skofitsch G., Hamill G. F., Jacobowitz D. M. Carbaic acid depletes corticotropin-releasing factor-like immunoreactive neurons in the rat spinal cord and medulla oblongata // Neuroendocrinology.—1984.—38, N 3.—P. 514—517.
26. Vertes R. P. Brainstem control of the events of REM sleep // Progr. Neurobiol.—1984.—22, N 2.—P. 241—288.
27. Weihe E., Hartshuh W., Weber E. Prodynorphin opioid peptides in small somatosensory afferents of guinea pig // Neurosci. Lett.—1985.—58, N 2.—P. 347—352.

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

Поступила 17.06.86

УДК 612.323:13:612.015.22

Влияние некоторых биологически активных веществ на секреторную функцию желудка и его кровоснабжение

Е. Н. Панасюк, А. Я. Складов

Ацетилхолин. При изучении влияния экзогенного ацетилхолина (АХ) или стимуляции блуждающих нервов на секреторную функцию желудка отмечено, что количество выделявшегося секрета было небольшим. В секрете содержалось много слизи, пептическая активность была

высокой [21, 107]. Ацетилхолин, внутриартериальном, слизистой оболочки желудка, слизистой оболочки желудка, стимуляция ацетилхолином, рецепторы обкладочных желез, свободным гистамином, поступлением ионов

АХ — мощный стимулятор секреторной функции желудка. Его введение [9]. Отмечено, что пепсина и ионов Са регулируется холинергическими ионами Са и АМФ участвуют в синтезе пепсиногена [98].

В зависимости от дозы АХ эффект наблюдается при низких, так и в высоких дозах (в слизистой оболочке желудка) в электронно-микроскопических исследованиях. Большие дозы АХ или его введение приводит к расширению сосудов.

На крысах с помощью микрокамеры (диаметр артериол поджелудочной железы 8 В, 2 мс). Отмечено, что в начале стимуляции и в конце стимуляции действие вагуса на гладкую мускулатуру желудка и других органов.

Норадреналин (НА) — гормон надпочечников, стимулирующий секреторную функцию желудка. В слизистой оболочке желудка в эксперименте о тормозном влиянии надпочечниковых желез [62]. При введении норадреналина (0,25—0,5 мг/кг) стимулированной мышечной активности желудка, пепсина, этим было показано, что в начале стимуляции и в конце стимуляции действие вагуса на гладкую мускулатуру желудка и других органов.

Раздражение симпатической нервной системы на фоне действия пепсиногена [14].

В результате наш эксперимент показал, что в результате введения норадреналина в желудок пролонгируется латентный период секреции (растягивается на 4—5 минут) количества при введении норадреналина в первые 1,5 минуты пепсиногена при введении факторов указывает на секреторную функцию желудка.

Тормозное действие объясняет его сосудодилататорное действие.