

- тационного эффекта токоферола при длительном действии холода // Физиол. журн.— 1986.— 32, № 2.— С. 184—188.
18. Desiderato O., Mac Kinnon I. R. Development of gastric ulcerous in rats following stress termination // J. Comp. Physiol. Psychol.— 1974.— 87, N 2.— P. 208—214.
 19. Ellman G. Z. Tissue sulfhydryl groups // Arch. Biochem.— 1959.— 82.— P. 70—77.
 20. Fridovich I. Superoxide dismutases // Adv. Enzymol.— 1974.— 41.— P. 35—47.
 21. Littleton J. Cell-membrane lipids in ethanol-tolerance and dependence // Biochem. Soc. Trans.— 1983.— 11, N 1.— P. 61—62.
 22. Mošćic G., Jávor T., Zsoldos T., Tigyi A. The interrelationships between the development of ethanol-, HCl, NaOH and NaCl-induced gastric mucosal damage and the gastric mucosal superoxide dismutase activity in the rats // Acta physiol. hung.— 1984.— 64, 3/4.— P. 309—314.
 23. Stocks J., Dormandy Z. L. The autoxidation of red cell lipids induced by hydrogen peroxide // Brit. J. Haematol.— 1971.— 20.— P. 95—111.

Терноп. мед. ин-т
М-ва здравоохранения УССР

Поступила 16.06.86

УДК 618.14:612.627.8:612.621.31

Зависимость постденервационного нарушения структуры матки от ее функционального состояния у крыс

Л. А. Попова

Как известно, нарушение иннервации тканей приводит к развитию в них нейродистрофического процесса. Степень выраженности постденервационных изменений при этом определяется как зависимостью ткани от нервных влияний в норме, так и ее реактивностью [1, 4]. Обе эти характеристики, особенно вторая, в свою очередь зависят от модулирующего действия гормонов [1, 2, 4]. Наличие этих связей делает изучение влияния веществ гормональной природы на ткани в условиях нарушения их иннервации особенно важным. Этот подход позволяет не только установить взаимосвязи периферических влияний нервов и гормонов и роль последних в поддержании гомеостаза денервированных структур, но также выявить возможность коррекции трофических нарушений с помощью естественных регуляторов метаболизма.

В этом отношении особый интерес может представить матка, поскольку, являясь прежде всего гормонозависимым органом, она имеет большое число адренергических и холинергических нервных элементов [7, 12, 15—17]. В связи с этим она — удобный объект для изучения проявлений нейродистрофического процесса в зависимости от определяемого половыми гормонами функционального состояния органа, which мы и воспользовались в нашем исследовании.

Методика

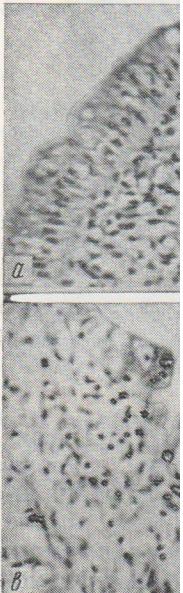
Исследование проведено на 92 белых беспородных крысах-самках, у которых один рог матки был денервирован, другой — служил контролем. В опыт брали неполовозрелых крыс (10—25 сут), взрослых (6—8 мес) в различные стадии эстрального цикла, в ранние (3—8 сут) и поздние (3—5 сут до родов) сроки беременности. Денервацию производили за 10—12 сут до опыта. Для исследований животных в ранние сроки беременности их оперировали до наступления беременности (повреждали только симпатические нервы), а затем животных спаривали. Стадии полового цикла устанавливали методом вагинальных мазков.

Применили следующие варианты денервации: 1) повреждение преимущественно адренергических нервных структур односторонней перерезкой и частичным удалением подчревного нерва и обработкой стенки наиболее крупных маточных сосудов 96-градусным спиртом; 2) повреждение преимущественно парасимпатических нервных про-

водников перерезки органа, ской для оттока гличную трубочку нервные провод При операции на желез минимал ти к полному ис этом наблюдали Животных ра на 100 г мас на. Структуру эозином и по E Hillarp в модиф налинию в них а

Результаты и

Первым этапом в матке веденные на



естрогенами физические изменения. Это было от элементах стр в продольном физических кле да наблюдалас строме эндометриально уменьш торых участков микрососудов. При перерезкиния обнаруживаться как ниями дестру

иол. журн.—
ats following
8—214.
70—77.
5—47.
Biochem. Soc.
the develop-
age and the
siol. hung.—
hydrogen pe-
тила 16.06.86

водников перерезкой рога матки у ее основания, примерно на 0,5—0,7 см выше бифуркации органа, с последующим соединением отрезков рога полихлорвиниловой трубочкой для оттока содержимого из полости. В контрольный рог матки вставляли аналогичную трубочку, но не через поперечный, а через продольный разрез, при котором нервные проводники, идущие к матке снизу от парааеочного узла, не повреждались. При операции на крысах, у которых рога матки очень тонкие и активность маточных желез минимальна, трубочки не вставляли. Такой вид денервации матки приводил почти к полному исчезновению холинергических нервных волокон, направленных к ней. При этом наблюдали также некоторое уменьшение числа адренергических нервов.

Животных оперировали под гексеналовым наркозом (0,4—0,6 мл 2 %-ного раствора на 100 г массы). Материал для исследования брали на 1 см выше бифуркации органа. Структуру матки изучали гистологическими методами (окраска гематоксилином и эозином и по Ван-Гизону). Адренергические нервные структуры выявляли по Falk и Hillarp в модификации El-Badawi и Shenk [10], холинергические — гистохимически, по наличию в них ацетилхолинэстеразы [13].

Результаты и их обсуждение

Первым этапом исследований было изучение характера нейродистрофии в матке при нарушении ее симпатической иннервации. Опыты, проведенные на крысах на стадии максимального насыщения организма

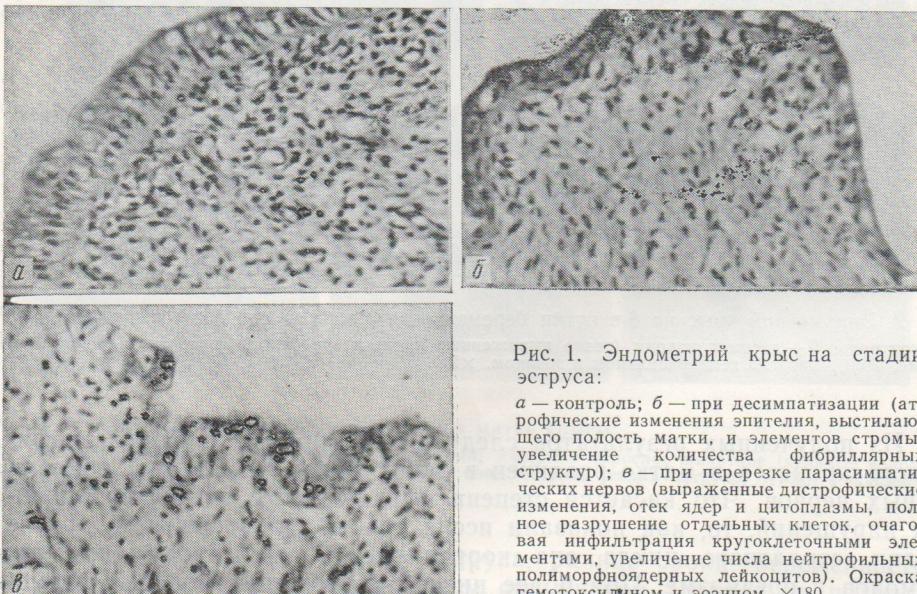


Рис. 1. Эндометрий крыс на стадии эструса:

a — контроль; *б* — при десимпатизации (атрофические изменения эпителия, выстилающего полость матки, и элементов стромы; увеличение количества фибрillлярных структур); *в* — при перерезке парасимпатических нервов (выраженные дистрофические изменения, отек ядер и цитоплазмы, полное разрушение отдельных клеток, очаговая инфильтрация круглоклеточными элементами, увеличение числа нейтрофильных полиморфоноядерных лейкоцитов). Окраска гематоксилином и эозином. $\times 180$.

эстрогенами (еструс), выявили в денервированном роге матки дистрофические изменения с преобладанием явлений атрофии (рис. 1, *a*, *б*). Это было отмечено в клетках покровного и железистого эпителия, в элементах стромы эндометрия, в гладких миоцитах циркулярного слоя, в продольном слое миометрия они были выражены слабо. Ядра в атрофических клетках были обычно гиперхромными, пикнотическими. Иногда наблюдали вакуолизацию ядер и цитоплазмы клеток. Число ядер в строме эндометрия, приходящееся на единицу площади, было значительно уменьшенным, фибрillлярных структур — увеличенным. В некоторых участках отмечались отек стромы, резкое расширение просветов микрососудов, явления стаза, изредка — диапедезные кровоизлияния. При перерезке парасимпатических нервов постденервационные изменения обнаруживали во всех слоях матки. В общем их можно охарактеризовать как дистрофический процесс с умеренно выраженным явлениями деструкции и воспаления (рис. 1, *в*). В клетках наблюдали

дистрофические изменения, выражавшиеся в уменьшении их размеров, вакуолизации ядер и цитоплазмы, умеренном отеке. Часть клеток эпителия, выстилающего полость матки, была полностью разрушена, в отдельных участках наблюдалась десквамация. Увеличивалось число бокаловидных клеток. В поверхностных слоях эндометрия встречались нейтрофильные полиморфноядерные лейкоциты в большем количестве, чем в норме. Во всех слоях, но особенно в эндотермии, отмечены умеренное расширение просвета сосудов с явлениями стаза, очаговая инфильтрация круглоклеточными элементами.

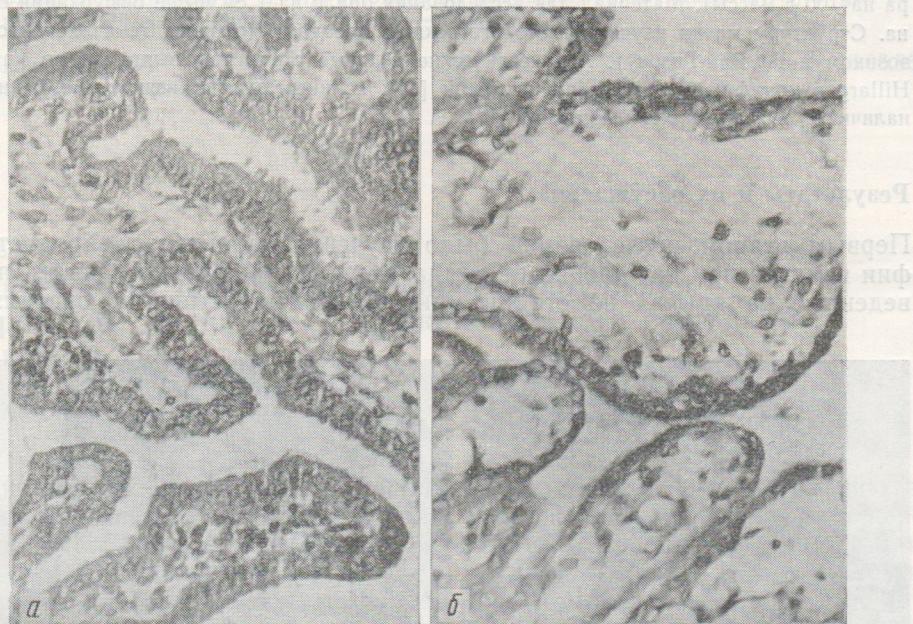


Рис. 2. Эндометрий крыс на 8-е сутки беременности (участки вне зоны имплантации): а — контроль; б — десимпатизация (резко выраженные явления атрофии в покровном эпителии и строме, отек). Окраска гематоксилином и эозином. $\times 200$.

Из полученных результатов следует, что характер нейродистрофического процесса в матке различен в зависимости от природы поврежденных нервов. Что касается степени выраженности постденервационных нарушений, то, как показали исследования, проведенные в другие стадии эстрального цикла, она коррелирует с содержанием половых гормонов в организме. При более низком содержании половых гормонов, когда эффекты эстрогенов еще только усиливаются (стадия проэструса), дистрофические изменения были выражены несколько слабее, и самая меньшая степень их проявления отмечалась во время гормонального покоя (стадия диэструса). Выявленная закономерность касалась выключения как симпатических, так и парасимпатических нервных влияний.

Изучение последствий денервации матки при еще более низком гормональном фоне — у неполовозрелых крыс 20—25-суточного возраста — не выявило никаких видимых изменений в денервированном роге матки по сравнению с контрольным.

Особый интерес в плане наших исследований представляло изучение зависимости беременной матки от нервных влияний в ранние сроки беременности, когда орган подвергается мощным воздействиям эстрогенов и прогестерона желтого тела. Период 4—7-е сутки, характеризующийся у крысы имплантацией оплодотворенной яйцеклетки, является ответственным в формировании зародыша и называется «критическим». Выявлено, что структурные нарушения, вызванные десимпатизацией,

наиболее выраженные, чем в плодных, так (3—5 сут до изменения в 10% участков).

Таким образом, соответствующие физические изме-



Рис. 3. Адренергики. а — 10-суточное живое животное (нервные волокна эструса). Реакция гематоксилином и эозином. $\times 200$.



Рис. 4. Холинергики. а — 10-суточное живое животное (сосуд, стадия Кагновского и Roots). Реакция гематоксилином и эозином. $\times 200$.

наиболее выражены в матке именно в ранние сроки беременности, даже более чем на стадии эструса (рис. 2). Изменения выявлены как в плодных, так и межплодных участках. В поздние сроки беременности (3—5 сут до родов) оба вида денервации не вызвали существенных изменений в роге матки по сравнению с контролем (изучали межплодные участки).

Таким образом, при разных функциональных состояниях матки, соответствующих определенным фонам половых гормонов, нейродистрофические изменения в ней проявляются в разной степени. При высоком



Рис. 3. Адренергические нервные элементы в матке крысы:

а — 10-суточное животное (эндометрий). Выявляются только сосудистые нервы; б — взрослое животное (нервные волокна в сосудистом сплете-
ни, стадия эструса); в — то же (эндометрий, стадия эструса). Реакция по Falk и Hillarp, в модификации El-Badawi и Shenk; ×160.



Рис. 4. Холинергические нервные элементы в матке крысы:

а — 10-суточное животное (эндометрий и миометрий; ×90); б — взрослое животное (нервные волокна возле сосуда, стадия эструса; ×160); в — то же (эндометрий, стадия эструса; ×160). Реакция по Kargovsky и Roots [14].

содержании гормонов (стадия эструса, ранние сроки беременности) эти изменения более выражены, чем при низком (период до полового созревания, стадия эструса).

Очевидно, что степень выраженности постденервационных нарушений в тканях определяется их зависимостью от нервных влияний в норме. Поэтому для объяснения полученных результатов в следующих опытах изучали характер адрен- и холинергических нервных структур матки крысы при тех же ее функциональных состояниях. Выявлено, что иннервация матки подвергается существенным изменениям в постнатальный период онтогенеза. На 10-е сутки после рождения в органе обнаружено небольшое количество тонких, слабо флюоресцирующих адренергических нервных волокон, расположенных возле сосудов (рис. 3, а). Нервные образования, содержащие ацетилхолинэстеразу, тоже очень нежные, были в большем количестве и располагались возле сосудов и в миометрии вдоль мышечных клеток (рис. 4, а).

В матке взрослых крыс на фоне высокого насыщения организма эстрогенами (стадия эструса) адренергические нервы обнаружены в большом количестве и давали интенсивную зеленую флюоресценцию. Большая часть адренергических нервов выявлялась возле сосудов,

иногда в виде сплетений (рис. 3, б); волокна эти обычно имели варикозные расширения. Особено много таких нервов было в периметрии и сосудистом слое. Меньшее количество адренергических нервов обнаружено вне связи с сосудами. Они подходили к мышечным элементам, железам в слизистом слое, встречались возле клеток, кумулирующих серотонин, свободно оканчивались в строме (рис. 3, в). Эти нервные волокна, имеющие извитую форму, обнаруживались, в основном, в базальном эндометрии и в циркулярном мышечном слое, т. е. в тех тканях, которые больше других зависят от влияния эстрогенов.

К нервным структурам, содержащим ацетилхолинэстеразу, относятся как эfferентные холинергические, так и некоторые афферентные волокна. На стадии эструса эти волокна в матке крысы выявлялись в большом количестве возле сосудов (рис. 4, б), где они иногда образовывали сплетения, а также в миометрии по ходу мышечных клеток. В слизистом слое их было меньше и располагались они возле желез либо свободно оканчивались в строме (рис. 4, в).

При изучении нервных структур матки на других стадиях эстрального цикла обнаружены различия в них по сравнению с таковыми на стадии эструса, которые были особенно выражены при минимальном содержании половых гормонов в организме (стадия диэструса). На этой стадии параллельно ослаблению флюоресценции адренергических структур наблюдалось уменьшение их количества, в основном, за счет редукции несосудистых нервов. Количество холинергических структур также несколько уменьшалось, активность ацетилхолинэстеразы в них снижалась. Несосудистых волокон в эндометрии при этом не выявлено.

При беременности в ранние сроки в матке обнаружено наибольшее количество адрен- и холинергических нервов, как сосудистых, так и несосудистых, характеризующихся высокой функциональной активностью. В поздние сроки беременности нервные структуры в матке выявлялись с трудом, их количество было уменьшено на единицу площади. Холинергические нервные волокна при этом были обычно толстые, с высокой активностью ацетилхолинэстеразы. Флюоресценция адренергических нервов была снижена, они имели размытые контуры. Это свидетельствует, по всей видимости, о том, что адренергические нервы подвергаются редукции, сопровождающейся снижением синтеза катехоламинов.

Таким образом, показано, что имеется прямая зависимость между количеством и медиаторной активностью нервных структур в матке и ее функциональным состоянием, определяемым содержанием половых гормонов в организме и особенностями их спектра. Результаты наших исследований согласуются с литературными данными о влиянии эстрогенов на симпатические ганглии, имеющие отношение к иннервации матки. Включение меченого эстрадиола в эти ганглии было высоким, особенно при беременности, у плодов и новорожденных он не выявлялся [9]. Имеются сведения о зависимости так называемых «коротких» несосудистых адренергических нейронов, тела которых находятся в парашеочном ганглии, от эстрогенов [13, 15—17].

Полученные нами результаты, свидетельствующие о высокой активности ацетилхолинэстеразы в нервных структурах матки и увеличении количества последних на стадии эструса и особенно в начале беременности, согласуются с данными других авторов о существенной роли холинергических механизмов в гормональных перестройках, направленных на подготовку матки к имплантации яйцеклетки [12, 15]. Интересным в этом отношении является также факт появления афферентной импульсации от матки (чувствительные нервы тоже содержат ацетилхолинэстеразу) только при высоком эстрогенном фоне [6].

Отвечая на вопрос о механизме активации и ингибции функциональной активности нервных структур, нужно иметь в виду, что в нервах матки постоянно обнаруживаются дистрофические и регенеративные изменения, интенсивность которых может изменяться. Накануне родов, например, процессы дистрофии и деструкции усиливаются. В то

же время, по-видимому, участники всего, включая влияние на симпатомианы пластинки выражены в различных формах. Как показано, матки формируются только в ответ на стимуляцию, выше, чем адреналин, свидетельствуя о сплетении у матки, находящихся от неизвестного понятным отсутствием месяца жизни.

Известно, что влиянием эстрогенов на различные и энергетические нервные волокна в эндометрии и базальном нервно-тканевом слое беременности указывает сущность площади, увеличением струкций [3].

Отчетливые изменения выявлены только в поздние сроки, волокна [3]. В этот период происходит усиление его интенсивности.

Таким образом, враждебном ее первом случае проявляется атрофия, во второй — выраженная функциональная активность гормонов в матке при этих с

DEPENDENCE OF THE ACTIVITY OF ACETYLCHOLINESTERASE IN THE RAT UTERUS ON THE ESTROUS CYCLE
L. A. Popova

The experiments performed show that the activity of acetylcholinesterase in the uterine nerves of the rat depends on the stage of the estrous cycle. The signs of atrophy, dystrophy with accompanying changes in the nerve fibers observed at different stages of the estrous cycle, It is concluded that the process of differentiation of the nerve fibers in the

A. A. Bogomoletz
Ministry of Public Health of the USSR

Физиол. журн. 1988, т. 34, № 1

ю имели варо в периметрических нервов шечным элементом, кумулированное. З. в.). Этились, в основном слое, т. е. эстрогенов. Геразу, относительно афферентные выявлялись в огда образованных клеток. возле желез

иях эстраль-таковыми на минимальном струса). На энергическихном, за счет которых структур геразы в них не выявлено. Наибольшее, так иной активно-матке выявившую площади. О толстые, с я адренерги-ры. Это сви-еские нервы интеза кате-

мость между р в матке и ием половых щаты наших ияний эстро-иннервации по высоким, не выявляющим «коротких» находятся в

исокой активности и увеличении але беремен- генной роли х, направлен- 2, 15]. Интенсия афферент- одержат ацеп- 6]. ции функциони- ту, что в нер- регенератив- ся. Накануне ваются. В то

же время, половые гормоны оказывают влияние на активность ферментов, участвующих в метаболизме нейромедиаторов [11, 12]. Вероятнее всего, в изменениях иннервации матки играют роль оба фактора: влияние на синтез медиаторов в нейронах и регуляция половыми гормонами пластических процессов в них. Возможно, в разных нервах они выражены в разной степени.

Как показали результаты наших исследований, нервные структуры матки формируются в процессе постнатального онтогенеза и завершаются только к моменту полового созревания под влиянием гормональной стимуляции. Причем холинергические элементы формируются раньше, чем адренергические. Это согласуется с данными литературы, свидетельствующими о том, что созревание нервных структур в тазовом сплетении у крысят завершается к 38-м суткам, а рост нейронов, отходящих от него, продолжается до 2 мес [8]. В свете этого становится понятным отсутствие постденервационных изменений у крысят первого месяца жизни.

Известно, что при беременности, в ранние ее сроки, матка под влиянием эстрогенов и прогестерона претерпевает радикальные пластические и энергетические трансформации. Самое большое количество нервных волокон в ней в начале беременности свидетельствует о мощном нервно-трофическом обеспечении органа в этот период. В конце беременности матка как бы выходит из-под нервного контроля. На это указывает существенное снижение количества нервных волокон на единицу площади, что может быть связано как со значительным увеличением массы миометрия, так и с их физиологической деструкцией [3, 5].

Отчетливые изменения в поздний срок беременности нами были выявлены только в адренергических структурах, что согласуется с данными, полученными некоторыми авторами [11, 12]. Вероятно, в более поздние сроки деструкции подвергаются и чувствительные нервные волокна [3]. Такая слабая зависимость органа от нервных влияний в этот период определяет отсутствие структурных изменений при нарушении его иннервации.

Таким образом, характер структурных нарушений в матке при повреждении ее симпатических и парасимпатических нервов различен: в первом случае — это дистрофический процесс с преобладанием явлений атрофии, во втором — дистрофия с воспалительным компонентом. Степень выраженности постденервационных нарушений при различных функциональных состояниях органа коррелирует с содержанием половых гормонов и определяется медиаторной активностью нервных структур при этих состояниях.

DEPENDENCE OF POSTDENERVATION IMPAIRMENTS IN THE RAT UTERINE STRUCTURE ON ITS FUNCTIONAL CONDITION

L. A. Popova

The experiments performed on rats showed that the impairment of sympathetic innervation in the uterine horn results in a dystrophic process in its tissues with predominant signs of atrophy, while the section of parasympathetic nerves leads to the development of dystrophy with an inflammatory component. The severity of the postdenervation disturbances correlates with the mediatory activity of nervous structures in the normal organ observed at different functional states (uterus of immature animals in various periods of the estrous cycle, in pregnancy), which are determined by the effect of sex hormones. It is concluded that there is a direct relationship between the activity of the neurodystrophic process in the uterus and the level of sex hormones.

A. A. Bogomoletz Medical Institute,
Ministry of Public Health, Ukrainian SSR, Kiev

Краткие со

1. Ажипа Я. И. Нейро-гуморальные отношения при нервонодистрофическом процессе: Автореф. дис. ... д-ра мед. наук.— М., 1970.— 52 с.
2. Ауль С. Я. Структурные изменения в десимпатизированной матке крольчих под действием фолликулина // Вопросы цитологии, гистологии и эмбриологии.— Рига, 1960.— С. 101—108.
3. Бакиев Н. С., Агарков Г. Б., Михайленко Е. Г. Интрамуральная иннервация мышцы матки женщины в разные сроки беременности // Акушерство и гинекология.— 1968.— № 3.— С. 3—7.
4. Волкова О. В., Зайцева Е. П., Поскребышева Е. А. Морфофункциональный анализ состояния матки в условиях нарушений нейро-эндокринной регуляции // Там же.— 1975.— № 5.— С. 55—58.
5. Джумбаева С. К. Морфология нервного аппарата матки при беременности // Общие закономерности морфогенеза и регенерации.— Алма-Ата, 1972.— С. 39—41.
6. Крыжановская Е. Ф. Электрофизиологическое исследование афферентной импульсации с рецепторов матки при действии препаратов гормонов яичников // Физиол. журн. СССР.— 1964.— 50, № 1.— С. 106—111.
7. Посконова М. А., Ноздрачева Л. В., Саркисян Д. А., Сахарова А. В. Влияние эстрогена на адренергический нервный аппарат матки крысы // Бюл. эксперим. биологии и медицины.— 1973.— № 10.— С. 119—121.
8. Чайка Е. Н. Дифференцировка нервных клеток тазового сплетения у эмбрионов белой крысы // Морфогенез и структура органов человека и животных.— Минск: Беларусь, 1970.— С. 48—51.
9. Carr J., Williams M. A. Binding of tritiated oestradiol by certain cell in autonomic ganglia in the mouse // J. Endocrinol.— 1969.— 43, N 1.— P. 131—132.
10. El-Badawi A., Shenk E. A. Histochemical methods for separate consecutive demonstration of acetylcholinesterase and norepinephrine in cryostat section // J. Histochem. and Cytochem.— 1967.— 15, N 10.— P. 580—588.
11. Elmer M., Alm P., Thorbert G. Disappearance of adrenergic innervation in the guinea pig uterus during pregnancy // Acta physiol. scand.— 1978.— 102, N 1.— P. 10—11.
12. Thorbert G. M. D., Alm P., Bjorklund A. et al. Disappearance of the transmitter and transmitter-forming enzymes during pregnancy // Amer. J. Obstet. and Gynecol.— 1979.— 135, N 2.— P. 223—226.
13. Hervonen A., Kanerva L., Liezen R. Histochemically demonstrable catecholamines and cholinesterases of the rat uterus during estrus cycle, pregnancy and after estrogen treatment // Acta physiol. scand.— 1973.— 87, N 2.— P. 283—288.
14. Karnovsky M. J., Roots L. A direct-coloring thiocolcholine method for cholinesterases // J. Histochem. and Cytochem.— 1964.— 12, N 5.— P. 219—221.
15. Owman C., Sjoberg N.-O. Effect of sex hormones on neuronal norepinephrine in reproductive tract // Life Sci.— 1973.— 13, N 7.— P. 176—179.
16. Sjoberg N.-O. New considerations on the adrenergic innervation of the cervix and uterus // Acta obstet. et gynecol. scand.— 1969.— 48, N 3.— P. 28—32.
17. Soszka S., Lotocki W. Obraz morfologiczny unerwienia macicy szczura bialego // Ginekol. pol.— 1976.— 47, N 8.— S. 343—349.

Киев. мед. ин-т им. акад. А. А. Богомольца
М-ва здравоохранения УССР

Поступила 01.07.86

Полученные нами результаты, свидетельствующие о высокой активности адренергических ганглий в эпителии и базальной мембране эпителия матки, особенно при беременности, у людей и новорожденных он не выявлялся [9]. Имеются сведения о высокой активности адренергических ганглиев в эпителии матки у крыс [13, 15—17].

Отвечая на вопрос о механизме действия эстрогенов на иннервацию эпителиальной активности нервных структур, нужно иметь в виду, что в нервах матки постоянно обнаруживаются изменения, интенсивность которых может изменяться. Накануне родов, например, процессы дистрофии и деструкции усиливаются. В то

Рольmonoаминов прилежащего в эффектах

А. Н. Талалаенко,

Наметившееся
рофизиологическое
«наказание» [5]
о конкретном ви-
мозга в их функ-
нейротоксина —
яние серотонина
и угнетение «на-
дает ответа на
дегенерации по-
гических систем
а во многих о-
данные о селек-
ческого мозга
разномодальны-
время новыми
муляция ядер
самостимуляции
число «наказуе-

Вышеизлож-
даний с непос-
ки (ПП) дофам-
функциональной
бических механи-

Методика

Опыты выполнены
У животных первой
СС вызывали по
ГАМК-ergicических м-
жатий педали через
(креатинин-сульфат,
натам [3] в ПЯП (—
вводили с помощью
периментах вводили
щем исследований |
на педаль, а также
тодике «вращающе-

Поведение живо-
ликтной ситуации» |
цировали в ПЯП по-
рез 5 мин после миг-