

Е. Ф. Павлов

## Роль коры головного мозга в овуляции у кролика

Всеобъемлющая регуляторная роль коры больших полушарий головного мозга во всех жизненных отправлениях организма являлась предметом изучения на протяжении более чем тридцати лет для великого физиолога сталинской эпохи И. П. Павлова. Обобщая данные по физиологии больших полушарий, И. П. Павлов в 1935 г. говорил: «Чем совершеннее нервная система животного организма, тем она централизованней, тем высший ее отдел является все в большей и большей степени распорядителем и распределителем всей деятельности организма, несмотря на то, что это вовсе ярко и открыто не выступает. Ведь нам может казаться, что многие функции у высших животных идут вне влияния больших полушарий, а на самом деле это не так. Этот высший отдел держит в своем ведении все явления, происходящие в теле» [10].

Это положение И. П. Павлова особенно хорошо характеризует взаимоотношения, складывающиеся в организме между корой больших полушарий и подчиненными ей низшими вегетативными центрами и эндокринными железами, в результате слаженной, пригнанной деятельности которых у высших позвоночных осуществляются наиболее ответственные процессы.

Одним из примеров такого мало бросающегося в глаза, но вместе с тем решающего влияния коры является ее участие в регуляции полового цикла и в процессе овуляции.

Экспериментатор, изучающий вопросы размножения в первой их фазе, последовательно сталкивается с двумя рядами явлений. К первой группе относится значительное количество безусловных, а зачастую и условно-рефлекторных реакций со стороны скелетно-мышечного и гладкомышечного аппаратов, которые обеспечивают встречу самца и самки, процесс спаривания и проникновения половых продуктов производителя в половые пути самки. Изучение этой цепи явлений с широким применением метода условных рефлексов было осуществлено в лаборатории Милованова [9], а в отношении инстинктов и натуральных условных рефлексов группой работников во главе с Машковцевым [8].

Значительно большие затруднения встают на пути исследователя, когда он пытается показать зависимость от коры больших полушарий инстинктивных процессов, происходящих в различных органах самки, конечным выражением которых являются овуляции и главным образом пролиферативные явления в половых путях. Эти затруднения пронстекают прежде всего из-за чрезвычайно сложных иерархических отношений, которые

сложились между корой и внутренними органами. Так, акад. Быков [3] дает следующую схему связи коры с внутренними органами: путь чисто-нервный «Кора мозга → ближе неизвестные проводящие пути (вероятно, включающие в себя ряд синаптических перерывов, например, в подкорковых ганглиях, в *diencephalon*) → клеточные тела вегетативной нервной системы в спинном мозгу → волокна этих нейронов (вероятно в стволе *n. n. splanchnici*) → почка». Эта схема эфферентной инервации почки, с нашей точки зрения, вполне применима и к половому аппарату, с некоторым усложнением в конечной части, за счет присоединения вегетативных нервных волокон, идущих из поясничного и крестцового отделов спинного мозга.

Второй путь кортикальной связи с половым аппаратом, представляющий наибольший интерес для разбираемого в данном сообщении вопроса,—нейрогуморальный. «Здесь импульсы, возникшие в коре, воздействуют на гипофиз (или на обладающие, повидимому, внутренней секрецией пигменты основания *infundibulum*), а изменение деятельности гипофиза вызывает изменение деятельности почек» (акад. Быков).

Нам представляется, что именно эти сложные многоступенчатые связи, по которым осуществляется проведение кортикальных импульсов к половому аппарату, были причиной того, что большинство исследователей, занимавшихся изучением нервной регуляции функции эндокринных желез, акцентировали свое внимание на связи этих органов с вегетативными центрами и узлами, т. е. на последнем звене, связывающем железы с эфферентной частью рефлекторной дуги. Этот методический прием естественно не мог дать правильных представлений о взаимоотношениях между корой и железами внутренней секреции, имеющих место в целостном организме. Физиологические эксперименты, сделанные в этом направлении, были подкреплены значительным числом морфологических работ, в основе которых лежало изучение реакции вторичного перерождения, наблюдающегося в нервных ганглиях при поражении периферической части нейрона. Естественно, что работы такого типа могли дать представление о связи органа с нервной системой только в рамках одного звена, в пределах одного нейрона до синаптического перерыва. Здесь не место подробно перечислять многочисленные работы, сделанные в этом направлении, тем более, что имеющиеся в литературе сводки по нервной регуляции функции гипофиза—Эскин [13], Данилов [5]—достаточно освещают этот вопрос в его историческом развитии; новая работа Шерешевского [12] указывает на то, что павловское представление о нервизме до настоящего времени в области эндокринологии преимущественно ограничивается рассмотрением секреторной и трофической роли вегетативной нервной системы.

Что касается исследований, устанавливающих ведущую роль коры в высшем ее функциональном проявлении в форме условного рефлекса на секреторную деятельность эндокринных желез, то они крайне немногочисленны.

В качестве примера можно сослаться на такие работы, как сообщение Воскресенского [4], который при изучении деятельности молочной железы имел дело с условно-рефлекторной эвакуацией окситоцина из задней доли гипофиза, принимающего участие в молокоотдаче. Балакшина [1] в опытах по образованию условно-рефлекторного диуреза показала возможность осуществления на базе кортикальных импульсов эвакуации гормонов задней доли гипофиза, имеющих прямое отношение к водному обмену. Эта же возможность образования условных связей между корой и железами внутренней секреции была показана Кельман [7] по отношению к надпочечнику и Ольнянской [10] в отношении щитовидной железы.

Попытки отыскать в литературе экспериментальный материал по образованию условно-рефлекторных связей между корой и секреторными элементами передней доли гипофиза, продуцирующими гонадотропные гормоны, оказались безрезультатными. А между тем установление такой связи позволило бы по иному осветить целый ряд случаев психогенной аменореи в клинической практике, отдельные случаи яловости и импотенции, наблюдаемые у сельскохозяйственных животных.

В целях восполнения этого пробела нами была предпринята настоящая работа. Наиболее удобным объектом для доказательства возможности эвакуации гонадотропного гормона на условно-рефлекторной основе является кролик. Его преимущества, по сравнению с другими видами животных, заключаются в том, что процесс овуляции кролика осуществляется с помощью сложного нейрогуморального рефлекса. Рецептивное поле, проводящие афферентные пути и центральная часть рефлекторной дуги, с помощью которой осуществляется этот рефлекс, лежат в границах центральной нервной системы и только ее эфферентная часть представлена гормональным звеном. В обычных условиях адекватным раздражителем, провоцирующим овуляцию, является coitus. Этот же эффект в лабораторных условиях, как показали опыты Закса и Михельсон [6], в несколько извращенном виде может быть получен при раздражении седалищного нерва в результате болевого раздражения, которое, по мнению Зеторов, провоцирует эвакуацию гонадотропного гормона в количестве, достаточном для образования кровяных точек в фолликулах яичника кролика. Маршалл и Верней (Marshall и Verney [15]) показали, что овуляция также может быть получена с помощью электрического раздражения головного мозга. Причем овуляция, получаемая таким образом, является полноценной и вслед за ней наступает нормальная беременность при условии сочетания электростимуляции с искусственным осеменением (Борсук, Закс, Павлов [2]).

Этот методический прием получения овуляции и был использован нами в качестве безусловного рефлекса, на основе которого выработалась условная связь между корой больших полушарий и гипофизом. В качестве условных раздражителей были использованы звонок и резкий запах 10% раствора аммиака.

Работа проводилась на взрослых, предварительно кастрированных самках—кроликах. Необходимость удаления яичников в нашем случае объясняется тем, что после овуляции, полученной любым путем, у кролика, наступает состояние ложной беременности, длящейся 13 дней, при которой яичник перестает отвечать овуляцией на гонадотропные гормоны в количествах, продуцируемых собственным гипофизом. Кроме того, наличие при ложной беременности функционирующего желтого тела создает иные, несвойственные обычному состоянию животного отношения в организме, что могло сказаться на результатах опыта. Выработка же стойкого условного рефлекса, как известно, требует многократного, систематического сочетания во времени условного и безусловного раздражителей.

Методика проведения опыта заключалась в следующем.

Кролик фиксировался на операционной доске, раздражающие электроды помещались под кожу затылочной области и на слизистую оболочку рта, после чего пускался в действие условный раздражитель в виде электрического звонка или сосуда с аммиаком, подносимого к носу животного. Изолированное действие условного раздражителя в различных опытах продолжалось 15—30 секунд. Затем, не прерывая сигналов, посылаемых условным раздражителем, на электроды, укрепленные вышеописанным образом, подавался электрический ток от сети, напряжение которого понижалось до 30v. Продолжительность действия безусловного раздражителя составляла 2—3 секунды. Внешним ответом животного на раздражение электрическим током были: одиночные подергивания, иногда переходящие в судороги, заканчивающиеся общим тремором, в отдельных случаях реакция дополнялась криком животных. Продолжительность безусловной реакции составляла 4—5 секунд.

В течение одного дня мы ставили обычно 2 опыта на каждом животном. Количество сочетаний условного и безусловного раздражителей, потребовавшееся для образования условного рефлекса, сильно варьировало, от 7 до 31. Следует отметить, что у кроликов в наших опытах условный рефлекс образовывался легче при связи через обонятельный рецептор. Основные данные по образованию условных рефлексов и характеру условной реакции приводятся в таблице 1.

Из таблицы видно, что характер условно-рефлекторной реакции является «зеркальным отражением» ответа животного на электрическое раздражение. Отличие между реакциями было преимущественно количественного характера, условно-рефлекторная реакция протекала более вяло и занимала больше времени, от 2 до 25 секунд.

Установив возможность получения стойкой условно-рефлекторной реакции на базе электростимуляции, мы, естественно, должны были решить вопрос—сопровождается ли она также и условно-рефлекторной эвакуацией гонадотропного гормона.

Затруднение заключалось в том, что собственный эффектор—яичники животного—были заблаговременно удалены.

Таблица 1

Основные показатели образования условных рефлексов и характер условно-рефлекторной реакции у кроликов

№№ животных	Условные раздражители	Число сочетаний, побывавших для образования условного рефлекса	Изолированное действие условного раздражителя в сек.	Средняя продолжительность условно-рефлекторной реакции		Характеристика течения условно-рефлекторной реакции
				число опытов	время в сек.	
12	Звонок	27	15	8	2	Непрерывная судорожная реакция.
21	"	14	15	12	5	Судорожные подергивания, в отдельных опытах крик.
22	"	31	20	12	5	Судорожные подергивания, в отдельных опытах крик.
33	"	20	15	10	25	Реакция по типу прерывистых судорог от 2 до 5 раз в различных опытах.
37	"	11	15	14	17	Судорожная реакция, переходящая в дрожь.
41	"	42	15	—	—	—
6	Аммиак	7	30	10	6	Непрерывная судорожная реакция с криком.
8	"	18	30	10	5	Непрерывная судорожная реакция с криком.
32	"	23	30	12	11	Судорожные подергивания.
39	"	14	30	8	8	Судорожная реакция, переходящая в дрожь.

Наша попытка получить полноценную условно-рефлекторную овуляцию путем использования в качестве эффектора яичников интактного кролика в опытах по перекрестному кровообращению оказалась мало успешной (из поставленных 3-х опытов все дали отрицательный результат). Для того, чтобы преодолеть возникшее затруднение, мы прибегли к определению гонадотропного гормона в гипофизе и спинномозговой жидкости кроликов после условно-рефлекторной «электростимуляции».

Избрав этот путь для установления наличия условной связи между гипофизом и корой, мы исходили из следующих фактов. В норме гонадотропная активность гипофиза *post coitum* в течение нескольких часов резко снижается и только по истечении нескольких суток восстанавливается до исходной нормы Хилл (Hill) [14]. Что же касается спинномозговой жидкости, то по данным различных авторов в ней удается обнаружить несколько гормонов гипофизарного происхождения в обычных условиях, а у беременных животных в ней появляются и гонадотропины. Итак, если условно-рефлекторная реакция, выработанная нами на базе электростимуляции во всех своих звеньях, подобна безусловной реакции, то мы вправе ожидать после нее падения гонадотропной активности гипофиза, а возможно и появление гонадотропинов в спинномозговой жидко-

сти. Опыты по определению гонадотропинов в гипофизе и спинномозговой жидкости проводились следующим образом.

За три дня до опыта кролик с образованным условным рефлексом и контрольный (также предварительно кастрированный) подвергались электростимуляции. По истечении этого времени у подопытного кролика мы получали условно-рефлекторную реакцию и через 30—40 минут начинали сбор цереброспинальной жидкости путем высокого окципитального прокола. Жидкость нами отсасывалась многократно, 4—6 раз за опыт, на протяжении 8 часов у опытного и контрольного кроликов. Все порции ликвора смешивались и сохранялись до следующего дня в холодильнике. Через 8 часов оба животных убивались воздушной эмболией. Гипофизы извлекались у только что убитых животных и после удаления оболочек взвешивались, вслед за взвешиванием передняя доля отделялась от задней и в ней определялось содержание гонадотропинов по следующей методике. Навеска передней доли гипофиза имплантировалась внутримышечно неполовозрелым мышам-самкам, весом 7—8 г. О степени гонадотропной активности железы мы судили по величине минимальной дозы, вызывающей у мышей в течение 96 часов течку, появление в яичниках кровоизлияний и желтых тел, а также и гиперплазию матки. Опыты, проведенные в этой серии на контрольных кроликах, показали, что 1—2 мг железы уже дают достаточно выраженную реакцию, в то время как для желез подопытных кроликов, получивших перед убоем условно-рефлекторную «электростимуляцию», эта доза колебалась в пределах 3—5 мг. Таким образом, порог реакции полового аппарата мышей, для гонадотропного гормона гипофиза подопытных кроликов находился на 2—4 мг выше. Это повышение порога реакции мы рассматриваем как результат эвакуации гонадотропного гормона гипофиза в ответ на условно-рефлекторную реакцию.

Учитывая возможные погрешности этого метода, мы попытались параллельно с ним провести другую серию опытов по установлению наличия гонадотропных гормонов в спинномозговой жидкости. С этой целью ликвор, собранный вышеописанным образом, для уменьшения объема концентрировался в вакуумной установке в 1,5—2 раза и затем вводился инфантильным мышам по методу, принятому для ранней диагностики беременности по моче.

Результаты этой и предыдущей серии опытов приведены в таблице 2.

Из таблицы видно, что в шести случаях из девяти у опытных кроликов было обнаружено наличие гонадотропинов в спинномозговой жидкости, в то время как параллельные опыты, поставленные с ликвором контрольных кроликов, дали отрицательные результаты. Количество спинномозговой жидкости подопытных кроликов, способное вызвать положительную реакцию в половом аппарате мыши, как видно из таблицы, составляло 3—5 мл в пересчете на исходную жидкость.

Положительный результат, полученный во второй серии опытов, с нашей точки зрения, представляется достаточно убедительным доказа-

Таблица 2

Результаты определения гонадотропной активности гипофиза и спинномозговой жидкости у опытных и контрольных кроликов

№№ животных		Вес гипофиза в мг		Навеска гипофиза в мг, давшая положительную реакцию		Количество ликвора в мл, давшее положительную реакцию	
опытные	контрольные	опытные	контрольные	опытные	контрольные	опытные	контрольные
12	3	23	31	3	1	3	—
21	5	18	24	3	1	4	—
22	20	26	38	5	2	4	—
33	24	30	20	5	2	—	—
37	29	17	32	4	2	4	—
6	1	23	27	3	1	—	—
8	40	20	24	3	2	—	—
32	18	28	21	3	2	5	—
39	16	24	19	5	2	3	—
Среднее		23,3	26,2	3,7	1,6	3,8	

тельством возможности установления временной—условно-рефлекторной связи между корой и передней долей гипофиза.

Наличие этой связи позволяет по иному подойти к пониманию тех процессов, которые совершаются в организме под влиянием факторов внешней среды. Так, например, отчетливые изменения в деятельности гипофиза птиц в ответ на раздражения, идущие из внешней среды (удлинение светового дня) в виде увеличения веса железы и ее гонадотропной активности до последнего времени рассматривались как результат связи гипофиза с глазом по следующей схеме: глаз → проводящие пути → ядра гипоталамической области—воронка гипофиза → гипофиз. Эта схема полностью обходит участие коры больших полушарий в размножении птиц. А между тем несомненно, что сезонное оживление половой деятельности этого класса животных связано помимо удлинения освещенности с другими зрительными раздражениями, восприятие и реакция на которые немислимы без участия коры («брачный наряд», вид гнезда, «танцы» и др.).

Это же положение может быть распространено и на млекопитающих. Так, например, у диких копытных спариванию предшествует образование так называемых гаремов, состоящих из нескольких самок и самца. В этот период самки и в особенности самцы издают сильный запах, источником которого являются многочисленные железы. Весьма вероятно, что в данном случае зрительные раздражения (вид самца) дополняются импульсами, идущими с обонятельных рецепторов, что способствует поддержанию половой доминанты на высоком уровне, а последняя облегчает проторение и образование устойчивых условных связей, обеспечивающих наиболее полное участие коры в регуляции и коррекции всей рефлекторной деятельности животного, имеющей отношение к воспроизводительной функции. Хорошей иллюстрацией, решающей роли коры в репродуктивной деятельности сельскохозяйственных животных, является материал, собранный в работах Машковцева и сотрудников, которые

показали возможность упорядочения половой деятельности самок под влиянием общения с самцами, что в конечном счете приводит к снижению процента яловости у таких животных, как овцы и крупный рогатый скот.

Приведенные в настоящем сообщении факты еще раз подтверждают порочность концепции, развиваемой рядом зарубежных эндокринологов, о замкнутости и саморегуляции эндокринной системы вне зависимости от факторов внешней среды и коры головного мозга. Эта точка зрения имела хождение и среди отечественных эндокринологов до сессии, посвященной дальнейшему развитию научного наследия акад. И. П. Павлова. Только этот поворотный этап на путях развития советской физиологии привел в соответствие с действительностью вопрос о целостности и единстве организма с внешней средой и определил место эндокринных желез в этой сложнейшей системе, как передаточных звеньев в регуляции корой больших полушарий отдельных процессов обмена.

### В ы в о д ы

1. В работе установлена возможность образования условно-рефлекторной связи между корой больших полушарий и передней долей гипофиза.

2. Используя эту условно-рефлекторную связь, возможно получить эвакуацию гонадотропного гормона гипофиза.

3. Выделяющийся гонадотропный гормон в ответ на условный раздражитель может быть обнаружен в спинномозговой жидкости.

4. Связь эндокринных желез с внешней средой устанавливается через кору больших полушарий головного мозга.

Институт животноводства

Министерства сельского хозяйства  
Армянской ССР

Поступило 1 II 1952

### Л И Т Е Р А Т У Р А

1. В. Л. Балакшина—О механизме условно-рефлекторной деятельности почек. Тр. Физиологического института Л. Г. У., 17, 61, 1936.
2. В. Н. Борсук, М. Г. Закс, Е. Ф. Павлов—О механизме влияния внешних факторов на воспроизводительную функцию животных. Тр. Физиологического института им. И. П. Павлова, т. I, стр. 148, 1945.
3. К. М. Быков—Кора головного мозга и внутренние органы, 1947.
4. Л. Н. Воскресенский—Материалы к физиологии молочной железы. Тр. бюро зоотехнии, вып. 14, 1916.
5. А. А. Данилов—Новые данные к физиологии гипофиза, 1941.
6. М. Г. Закс и Н. И. Михельсон—О выделении гонадотропных веществ передней доли гипофиза под влиянием болевого раздражения. Физ. журн. СССР т. XXX, вып. 3, 1941.
7. Х. Б. Кельман—Влияние коры головного мозга на движение селезенки. Опыт исследования нервно-гуморальных связей. Сб. III, под редакцией Быкова, 1937.
8. А. А. Машковцев—Значение для биологии учения Ивана Петровича Павлова о высшей нервной деятельности. Журн. Успехи современной биологии, т. XXVIII, вып. 1[4], стр. 47.

9. В. К. Милованов—Сб. Новое в биологии размножения сельскохозяйственных животных, 1951.
10. Р. П. Ольянская—Кора головного мозга и основной обмен. Опыт исследования нервно-гуморальных связей. Сборник III, под редакцией К. М. Быкова, 1937.
11. И. П. Павлов—Полное собрание трудов, т. I, стр. 410, 1940.
12. Н. А. Шерешевский—Центрально-нервная (корковая) регуляция деятельности эндокринных желез и перспективы дальнейшего развития эндокринологии на основе физиологического учения академика И. П. Павлова. Журн. Клиническая медицина, т. XXIX, 5, стр. 6, 1951.
13. И. Эскин—Вегетативная нервная система и гонадотропная функция гипофиза у кролика. Бюлл. экспериментальной медицины и биологии, 8, 1940.
14. T. Hill—Variation in the Activity of the Rabbit Hypophysis During the Reproductive Cycle. Journal of Physiology.; v 83, 3, p. 129, 1934.
15. F. Marshall and E. Verney—The Occurrence of Ovulation and Pseudo-pregnancy in the Rabbit as a Result of Central Nervous Stimulation. Journal of Physiol. v 86, 3, 1936.

**Ե. Հ. Պավլով**

**ԳԼԽՈՒՂԵՂԻ ԿԵՂԵՎԻ ԴԵՐԸ ՃԱԳԱՐԻ ՕՎՈՒԼԱՑԻԱՅԻ ՊՐՈՑԵՍՈՒՄ**

**Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ**

Ընդհանրացնելով մեծ կիսագնդերի ֆիզիոլոգիայի մասին եղած տվյալները, ռուս մեծ ֆիզիոլոգ Ի. Պ. Պավլովը 1935 թվին ասում էր. ռոբջան կենդանական օրգանիզմի ներվային սխտեմն ավելի կատարյալ է, այնքան ավելի նա կենտրոնացված է, այնքան նրա բարձրագույն բաժինն ավելի և ավելի մեծ չափով է օրգանիզմի ամբողջ գործունեության կարգադրիչն ու բաշխիչը, չնայած այն բանին, որ դա բնավ վառ և բացահայտ կերպով չի արտահայտվում:

Չէ՞ որ մեզ կարող է թվալ, որ բարձր կարգի կենդանիները մոտ շատ ֆունկցիաներ ընթանում են մեծ կիսագնդերի ազդեցությունից դուրս: Իրականում դա այդպես չէ:

Այդ բարձրագույն բաժինն իր իրավասության տակ է պահում մարմնում կատարվող բոլոր երևույթները:

Ի. Պ. Պավլովի այդ գրույթն առանձնապես լավ է բնորոշում այն փոխհարաբերությունները, որոնք ստեղծվում են օրգանիզմում մեծ կիսագնդերի կեղևի և նրանց ենթակա ստորին վեղետատիվ կենտրոնական ու էնդոկրին գեղձերի միջև, որոնց կարգավորված, հարմարադրված գործունեության հետևանքով բարձր կարգի ողնաշարավորների մոտ իրագործվում են ամենապատասխանատու պրոցեսները:

Գլխուղեղի կեղևի այսպիսի արտաքուստ աննկատ, բայց դրա հետ միաժամանակ վճռական ազդեցության օրինակներից մեկը նրա մասնակցությունն է սեռական ցիկլի կարգավորման և օվուլացիայի պրոցեսում:

Իրականության մեջ չկան տվյալներ մեծ կիսագնդերի կեղևի և հիպոֆիզի առջևի բիթի միջև պայմանական ռեֆլեկտոր կապի գոյության մասին, չենց այս բացը լրացնելու նպատակով էլ մենք ձեռնարկել ենք սույն աշխատությունը: Որպես փորձի օբեկտ ընտրված է ճազարը: Մեծ կիսագնդերի կեղևի և հիպոֆիզի առջևի բիթի միջև պայմանական ռեֆ-

լեկտոր կապ սահմանելու համար որպես հիմք անպայման ռեֆլեքսի մասնակցելու մեթոդական եղանակը, որի հիմքում գտնվում է գլխուղեղի էլեկտրական գրգռումը: Այսպիսի գրգռման հետևանքով ճագարի մոտ լիարժեք օվուլացիա է ստացվում: Այդ հակազդման ռեակցիայի հիման վրա մշակվում էր հիպոֆիզի գոնադոտրոպ հորմոնի պայմանական ռեֆլեկտորային էվակուացիան:

Փորձերի միջոցով պարզված է մեծ կիսագնդերի կեղևի և հիպոֆիզի առջևի բիլթի միջև պայմանական ռեֆլեկտորային կապ գոյացնելու հնարավորությունը: Օդտագործելով այդ պայմանական ռեֆլեկտորային կապը, հնարավոր է հիպոֆիզի գոնադոտրոպ հորմոնի էվակուացիա ստանալ: Արտազատվող գոնադոտրոպ հորմոնը, ի պատասխան պայմանական գրգռչին, կարող է հայտնաբերվել ողնուղեղային հեղուկում:

Էնդոկրինային գեղձերի կապը արտաքին միջավայրի հետ սահմանվում է գլխուղեղի մեծ կիսագնդերի կեղևի միջոցով: