



стеклянную пипетку с диаметром кончика 2 мм, внутри которой помещена серебряная проволока, являющаяся первым полюсом. Снаружи на кончик пипетки также наматывалась серебряная проволока (второй полюс). Электрическое раздражение вестибулярного нерва осуществлялось одиночными прямоугольными ударами постоянного тока (0.1 – 0.2 мс; 0.05 – 0.4 мА, с частотой 0.3 Гц). С целью внутриклеточного отведения потенциалов использовались сточенные стеклянные микроэлектроды, заполненные раствором 2 М лимоннокислого калия или 3 М КСl с сопротивлением 15 – 20 МΩ. Применялся компьютерный анализ данных.

**Результаты и обсуждение.** Вестибулярные нейроны идентифицировались на основании возбуждающих постсинаптических потенциалов (ВПСП), возникающих в ответ на раздражение вестибулярного нерва. В ранее проведенных экспериментах [16] в 48 нейронах электрическое раздражение передней ветви вестибулярного нерва вызывало химически передаваемые постсинаптические потенциалы, возникающие с латенцией до 3 мс. Время восхождения деполяризации до пика было 1.74 - 7.0 мс (в ср.  $3.65 \pm 1.35$  мс;  $n=19$ ), длительность нисходящей фазы (до половины амплитуды) доходила до 7.85 мс. Скрытый период и фаза восхождения этих ВПСП оставались малоизмененными при различных интенсивностях стимуляции вестибулярного нерва (рис. 1, Б, 1, 2; рис. 3, А), что дало основание причислить данные ВПСП к моносинаптическим, а регистрируемые нейроны – к вестибулярным нейронам второго порядка [10, 13, 14]. Об этом свидетельствует также ответ этих нейронов на парную стимуляцию с межимпульсным интервалом 10 мс (рис. 2, А, 1, 2; Б, 1, 2). Увеличение интенсивности стимуляции приводило к появлению антидромных потенциалов действия (ПД) на основе ВПСП (рис. 1, А, 1, 2).

В ответ на раздражение передней ветви вестибулярного нерва были зарегистрированы химически передаваемые ВПСП 61 нейрона с большей величиной и нестабильностью скрытых периодов, по сравнению с моносинаптическими, в зависимости от интенсивности стимуляции. Учитывая временные характеристики этих ВПСП, мы условно разделили их на 2 группы: ди- и полисинаптические (рис. 1, В, 1, 2; Г, 1, 2; рис 3, Б). К ним были причислены те нейроны ВЯК, у которых скрытый период ВПСП превышал 3 мс.

В первую группу вошли 42 нейрона, у которых в ответ на раздражение вестибулярного нерва были зарегистрированы ВПСП со скрытым периодом в пределах 4.21 - 7 мс (в ср.  $5.96 \pm 0.14$  мс;  $n=30$ ), в зависимости от интенсивности стимуляции (рис. 1, В, 1, 2; рис. 3, Б). Длительность фазы восхождения до пика колебалась в пределах 1.47 - 4.08 мс (в ср.  $2.38 \pm 0.77$  мс;  $n=17$ ). Общая длительность потенциалов составляла 3.71 - 13.8 мс (в ср.  $9.77 \pm 3.47$  мс;  $n=18$ ). Увеличение интенсивности стимуляции приводило к возрастанию амплитуды ВПСП, которая в среднем составляла  $1.62 \pm 0.85$  мВ (0.79 - 3.76 мВ;  $n=14$ ), и к возникновению на их основе ПД, со скрытым периодом 4.55 - 9.5 мс (в ср.  $9.58 \pm 2.25$  мс;  $n=42$ ) (рис. 1, В, 1, 2; рис. 3, Б). Эти нейроны в ответ на парную стимуляцию с межстимульным интервалом 30 мс на второй импульс не отвечали (рис. 2, В, 1, 2).

Описанные временные характеристики зарегистрированных потенциалов указывают на дисинаптическую природу их происхождения.

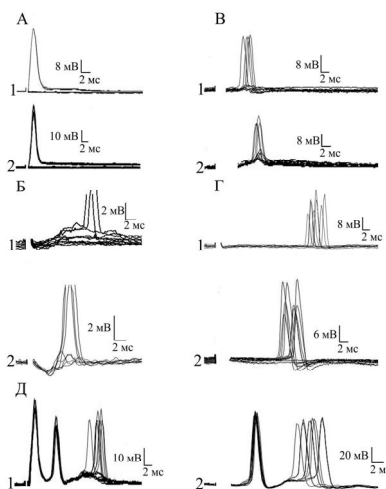


Рис. 1. Антидромная и синаптическая активация нейронов вестибулярного ядерного комплекса на раздражение ипсилатерального вестибулярного нерва у лягушки. А, 1, 2 – антидромные потенциалы действия двух нейронов при строго пороговом раздражении вестибулярного нерва. Б, 1, 2 – моно-, В, 1, 2 – ди-, Г, 1, 2 – полисинаптические ВПСП и потенциалы действия на градуальное увеличение интенсивности стимуляции вестибулярного нерва. Д, 1 – антидромный, моно- и дисинаптический, Д, 2 – моно-, ди- и полисинаптический ответы нейронов вестибулярного ядерного комплекса на стимуляцию вестибулярного нерва.

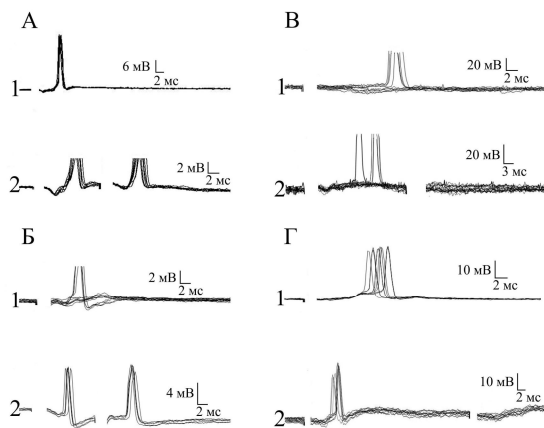


Рис. 2. Синаптическая активация четырех нейронов вестибулярного ядерного комплекса на парное раздражение ипсилатерального вестибулярного нерва у лягушки. А, 1, Б, 1 – моно-, В, 1 – ди-, Г, 1 – полисинаптические ответы. Парная стимуляция тех же нейронов с межимпульсным интервалом: А, 2, Б, 2 – 10 мс, В, 2 – 30 мс, Г, 2 – 40 мс.

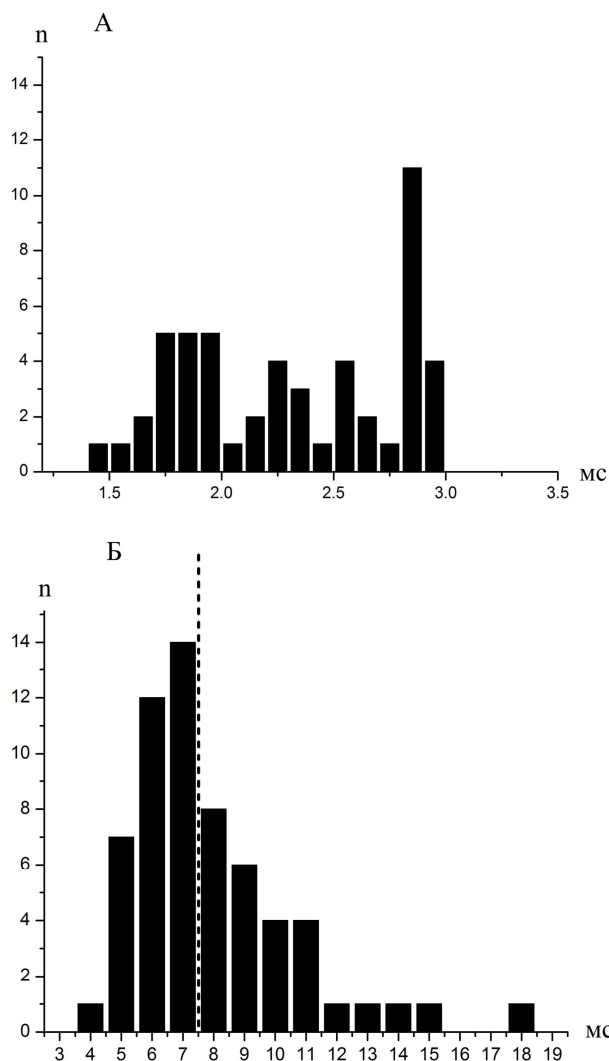


Рис. 3. Гистограмма распределения моно- (А), ди- и полисинаптических ВПСП (Б) нейронов вестибулярного ядерного комплекса в ответ на раздражение ипсилатерального вестибулярного нерва. Прерывистая линия разделяет ди- и полисинаптические ответы. По оси абсцисс – время (в мс); по оси ординат – количество исследованных нейронов (n).

Во вторую группу включены 111 нейронов, временные характеристики которых отличались еще большей величиной и нестабильностью скрытых периодов в зависимости от интенсивности стимуляции. К ним были причислены нейроны ВЯК, скрытый период которых превышал 7 мс и составлял в среднем  $9.79 \pm 2.6$  мс (7.12 – 18.4 мс; n=31). Данные ВПСП имели фазу восхождения в пределах 1.99 - 3.87 мс (в ср.  $2.56 \pm 0.58$  мс; n=20)

(рис. 1, Г, 1, 2; рис. 3, Б). Амплитуда описанных ВПСП градуально повышалась при увеличении интенсивности раздражения вестибулярного нерва и достигала в среднем  $2.2 \pm 1.45$  мВ (0.68 - 5.96 мВ; n=17). Дальнейшее увеличение интенсивности стимуляции приводило к появлению на основе этих ВПСП ПД со скрытым периодом в среднем  $14.2 \pm 3.92$  мс (9.52 - 26.7 мс; n=111). Общая длительность ВПСП была в пределах 6 - 15 мс (в ср.  $9.97 \pm 2.5$  мс; n=21). В ответ на парное раздражение с межимпульсным интервалом 40 мс вышеотмеченные нейроны на второй импульс не отвечали (рис. 2, Г, 1, 2). Временные характеристики зарегистрированных ВПСП указывают на их полисинаптическое происхождение.

Вышеописанные ди- и полисинаптические ответы отводились из всех областей ВЯК, в большей степени из латерального вестибулярного ядра (ЛВЯ). Эти полисинаптические ответы предполагают взаимодействие нейронов в пределах вестибулярных ядер или вовлечение нервных кругов, охватывающих другие структуры ствола мозга [12].

В процессе проведения исследований были зарегистрированы вестибулярные нейроны, одновременно отвечающие на раздражение вестибулярного нерва антидромно, моно-, ди- и полисинаптически (рис. 1, Д, 1, 2).

Ранее у 52 вестибулярных нейронов стимуляция VIII нерва приводила к возникновению антидромных ПД. Последние характеризовались коротким и фиксированным скрытым периодом 0.6 - 1.1 мс (в ср.  $0.71 \pm 0.14$  мс; n=52) (рис. 1, А, 1, 2). При различных интенсивностях раздражения они отличались короткой рефрактерностью, способностью воспроизводить высокочастотное раздражение вестибулярного нерва. Минимальное ослабление интенсивности раздражения ниже порога для аксона данного нейрона всегда приводило к исчезновению ПД без каких-либо признаков возникновения постсинаптических потенциалов. Описанные антидромные потенциалы могли быть следствием возбуждения аксонов вестибулярных нейронов в составе VIII нерва, направляющихся к лабиринту [9, 13, 14].

ЛВЯ является основным источником вестибуло-спинального тракта, волокна которого нисходят билатерально (в основном, ипсилатерально) в составе вентрального канатика на всем протяжении спинного мозга [6, 15, 16] и представляют его наиболее выраженную систему нисходящих волокон [3]. У лягушки, в отличие от млекопитающих, вестибуло-спинальные влияния вызывают моносинаптические ВПСП во всех флексорных и экстензорных мотонейронах задних лап и дисинаптические тормозные постсинаптические потенциалы только в ее экстензорных мотонейронах [18]. Различная функциональная организация вестибуло-спинальной системы кошки и лягушки может быть обусловлена тем, что у последней нормальная поза задних лап не требует антигравитационного экстензорного тонуса, как это имеет место у кошки [19], а вместо этого антигравитационную функцию в задних лапах выполняют флексорные мышцы [18, 20], тогда как экстензорные мышцы участвуют в реализации прыжка. Полученные данные свидетельствуют о сходстве функциональной организации вестибуло-спинальной системы лягушек с таковой млекопитающих.

**Член-корреспондент НАН РА Л. Р. Манвелян,  
А. М. Насоян, Д. О. Терзян**

**Синаптическая организация вестибулярных афферентных входов  
в вестибулярный ядерный комплекс лягушки**

В экспериментах на препарате перфузируемого мозга лягушки были зарегистрированы внутриклеточные потенциалы нейронов вестибулярного ядерного комплекса (ВЯК) в ответ на раздражение ипсилатерального вестибулярного нерва. Кроме ранее зарегистрированных моносинаптических потенциалов выявлено наличие ди- и полисинаптических. Полученные данные свидетельствуют о большом сходстве функциональной организации вестибулярных входов в ВЯК у лягушки и более высших позвоночных, в том числе млекопитающих.

**ՀՀ ԳԱԱ թղթակից անդամ Լ. Ռ. Մանվելյան,  
Ա. Մ. Նասոյան, Դ. Օ. Թերզյան**

**Գորտերի անդաստակային կորիզային համակարգ անդաստակային  
աֆֆերենտ մուտքերի սինապտիկ կազմակերպումը**

Գորտի պերֆուզացվող ուղեղի պրեպարատի վրա կատարված փորձերում գրանցվել են անդաստակային կորիզային համակարգի (ԱԿՀ) նեյրոնների ներքջային պոտենցիալները՝ ի պատասխան համակողմանի անդաստակային նյարդի զրգոման: Բացի վաղ գրանցված մոնոսինապտիկ պոտենցիալներից, հայտնաբերվել է նաև դի- և պոլիսինապտիկ պոտենցիալների առկայություն: Ստացված տվյալներն ունեն ԱԿՀ անդաստակային մուտքերի ֆունկցիոնալ կազմակերպման շատ մեծ նմանություն գորտերի և ավելի բարձր ողնաշարավորների, այդ թվում՝ կաթնասունների մոտ:

**Corresponding member of NAS RA L. R. Manvelyan,  
A. M. Nasoyan, D. O. Terzyan**

**Synaptic Organization of the Vestibular Afferent Inputs  
in the Vestibular Nuclear Complex of Frogs**

In experiments on the perfused frog brainstem intracellular potentials of neurons of the vestibular nuclear complex (VNC) in response to stimulation of ipsilateral vestibular nerve were recorded. It was revealed the presence of di- and polysynaptic potentials besides the earlier registered monosynaptic potentials. These data have a great similarity of functional organization of vestibular inputs in VNC in frog and higher vertebrates, including mammals.

**Литература**

1. Манвелян Л. Р., Насоян А. М., Терзян Д. О. – ДНАН РА. 2011. Т. 111. №3. С. 300-307.
2. Манвелян Л. Р., Арутюнян Э. Ю., Насоян А. М. – Приложение к журн. эвол. биох и физиол., 2005. Т. 41. С. 5-12.
3. Gona A. – J. Comp. Neurol., 1976. V. 165, №1. P. 77-88.
4. Highstein S. M., Holstien G. R. - Prog. Brain Res., 2006. V. 151. P. 157-203.

5. *Larsell O.* - Minneapolis: University of Minnesota Press. 1967.
6. *Montgomery N. M.* - Brain Behav. Evol.. 1988. V. 31, №1. P. 82 – 95.
7. *Погосян В. И., Фанарджян В. В., Манвелян Л. Р.* - Журн. эвол. биох и физиол. 1997. Т. 5. С. 164-173.
8. *Арутюнян Э. Ю.* – Диссерт. Работа. Ереван. 2007. С. 127.
9. *Precht W., Richter A., Ozawa S., Shimazu H.* - Exp. Brain Res., 1974. V. 19, P. 377-393.
10. *Straka H., Dieringer N.* - J. Neurophysiol., 1996. V. 76. №6. P. 3087-3101.
11. *Straka H., Biesdorf S., Dieringer N.* – J. Neurophysiol. 1997. V. 78, №6. P. 1363-1372.
12. *Wilson V. J., Peterson B. W.* – Physiol. Rev., 1978. V. 58, P. 80-105.
13. *Fanardjian V. V., Manvelyan L. R., Zakarian V. L., Pogossian V. I., Nasoyan A. M.*– Neuroscience, 1999. V. 94. №3. P. 845-857.
14. *Фанарджян В.В., Манвелян Л.Р., Погосян В. И., Закарян В. Л., Арутюнян Э. Ю., Насоян А. М.* – Журн. эвол. биох. и физиол. 1998. Т. 34. №4. С. 471-479.
15. *Corvaja N., Grofová I.* - Progress in Brain Res., Elsevier Publishing Company, Amsterdam, London, New York. 1972. V. 37. P. 297-307.
16. *Corvaja N., Grofová I., Pompeano O.* – Brain Behav. Evol. 1973. V. 7. №5. P. 401-423.
17. *Corvaja N., Grofová I.* – Neuroscience, 1978. V. 3, №7. P. 619-628.
18. *Magherini P. C., Precht W., Richter A.* – Pflügers Arch. 1974. v. 348. №2. P. 211-223.
19. *Roberts T. D. M.* - Neurophysiology of Postural Mechanisms, 2<sup>nd</sup> ed. London. Butterworths. 1978. P. 330.
20. *Precht W.* – Frog neurobiology Handbook (ed. Llinás R. and Precht W.), Springer Verlag. Berlin. 1976. P. 481-512.