

Материалы и методы. Эксперименты проведены на 93 озерных лягушках (*Rana ridibunda*) обоего пола по методике изолированного перфузируемого мозга [8]. Животных глубоко наркотизировали раствором MS-222 (0.2 г/кг). Вскрывалась грудная клетка и обнажалось сердце. Через его желудочек в дугу аорты вводилась канюля с целью перфузии раствором Рингера для холоднокровных, насыщенным карбогеном и охлажденным до 10-18° С. С дорсальной стороны вскрывался череп. Электрическое раздражение передней ветви VIII нерва осуществлялось одиночными ударами постоянного тока (0.1 - 0.2 мс; 0.05 - 0.4 мА) посредством серебряного всасывающего электрода. Краниотомией обнажался также мозжечок. Под визуальным контролем на поверхность аурикулярной области осторожно прикладывались биполярные шариковые электроды. Для электрического раздражения аурикулярной области мозжечка применялись те же параметры тока, что и в отношении вестибулярного нерва. С целью внутриклеточного отведения электрической активности нейронов МРФ использовались сточенные стеклянные микроэлектроды, заполненные раствором 2М лимоннокислого калия, с сопротивлением 10-20 МΩ. Наилучший эффект отведения потенциалов нейронов МРФ в ответ на раздражение вестибулярного нерва наблюдался, когда электрод вводили в область дна четвертого желудочка, на 1.5-2.0 мм каудальнее входа вестибулярного нерва в ствол мозга, на 200-500 мк латеральнее средней линии и погружали на глубину 500-1000 мк от дорсальной поверхности [9]. Проводился компьютерный анализ данных. Пробеги луча осциллографа посредством аналого-цифрового преобразователя конвертировали и сохраняли в компьютере для последующей обработки. Приведены среднеарифметические стандартные отклонения показателей.

Результаты и обсуждение. Нейроны МРФ идентифицировались на основании возбуждающих постсинаптических потенциалов (ВПСП) (рис. 1, а 1, б 1, в 1, г 1; рис. 2, а 1, б 1, в 1, г 1), возникающих в ответ на раздражение вестибулярного нерва. Лишь 30% идентифицированных нейронов МРФ отвечали на стимуляцию мозжечка. Известно, что нейроны МРФ амфибии обильно снабжаются вестибулярными волокнами [3, 10]. Вестибулярные афференты влияют на нейроны МРФ также через интернейроны, локализованные в ВЯК [2]. Внутриклеточная активность зарегистрирована в 175 ретикулярных нейронах.

Одиночное раздражение аурикулярной области коры мозжечка вызывало тормозные постсинаптические потенциалы (ТПСП). Учитывая временные характеристики исследованных ответов, мы условно разделили зарегистрированные ТПСП на две группы: коротко- и длиннотентные.

В первую группу вошли 56 нейронов, скрытый период которых составлял 1.65-3.0 мс (в ср. 2.56 ± 0.33 мс; $n=56$) (рис. 1, а 2, б 2, в 2, г 2; рис. 3). При различной интенсивности стимуляции не наблюдалось значительного изменения продолжительности скрытого периода и времени нарастания амплитуды до максимума. Последняя составляла в среднем 3.72 ± 0.93 мс (2.1-6.15 мс; $n=52$). Их амплитуда достигала 0.57-3.3 мВ (в ср. 1.58 ± 0.58 мВ; $n=52$). Общая длительность колебалась в пределах 7.46-22.5 мс (в ср.

11.6± 3.16; n=55) (рис. 1, а 2, б 2, в 2, г 2; рис. 3). Отмеченные показатели дали основание рассматривать данные ТПСП как моносинаптические.

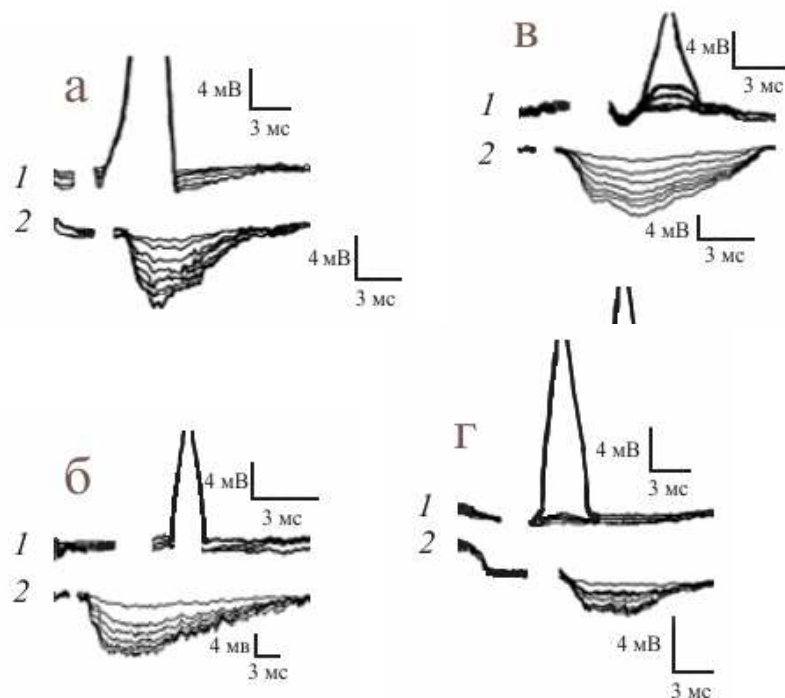


Рис. 1. Постсинаптические потенциалы четырех нейронов медиальной ретикулярной формации на раздражение аурикулярной области мозжечка. а 2, б 2, в 2, г 2 – моносинаптические ТПСП; а 1, б 1, в 1, г 1 – ВПСП тех же нейронов на раздражение передней ветви вестибулярного нерва с целью идентификации.

Известно, что синаптическая задержка в центральной нервной системе амфибий имеет величину порядка 1 мс [11]. В доступной нам литературе отсутствуют морфологические исследования о проекции аксонов клеток Пуркинье в РФ лягушек, тогда как на млекопитающих морфологически и электрофизиологически показана прямая связь мозжечка с РФ [12]. Это позволяет предположить, что коротколатентные ТПСП генерировались моносинаптически в нейронах РФ, предположительно прямой активацией аксонов клеток Пуркинье, проецирующихся в МРФ, по аналогии с существующей прямой связью клеток Пуркинье с ВЯК [13, 14].

Во вторую группу были включены 119 ретикулярных нейронов, в которых стимуляция аурикулярной области коры мозжечка вызывала ТПСП с более длительным и нестабильным скрытым периодом (рис. 2, а 2, б 2, в 2, г 2; рис.3). Они характеризовались четким укорочением скрытых периодов и времени нарастания гиперполяризации ТПСП до максимума при увеличении интенсивности стимуляции. Их скрытый период колебался в

пределах 3.04-6.0 мс (в ср. 4.2 ± 0.8 мс; $n=119$). Длительность времени нарастания амплитуды до максимума составляла в среднем 5.16 ± 1.24 мс (2.22-8 мс; $n=87$). Амплитуда достигала максимума в среднем 1.8 ± 0.62 мВ (0.63-3.5 мВ; $n=92$). Общая длительность данных ТПСП была в пределах 8.18-27.8 мс (в ср. 15.5 ± 4.6 мс; $n=112$) (рис. 2, а 2, б 2, в 2, г 2; рис.3). Вышеотмеченные временные характеристики зарегистрированных ТПСП и их зависимость от интенсивности стимуляции указывают на ди-, олиго- и полисинаптическое происхождение.

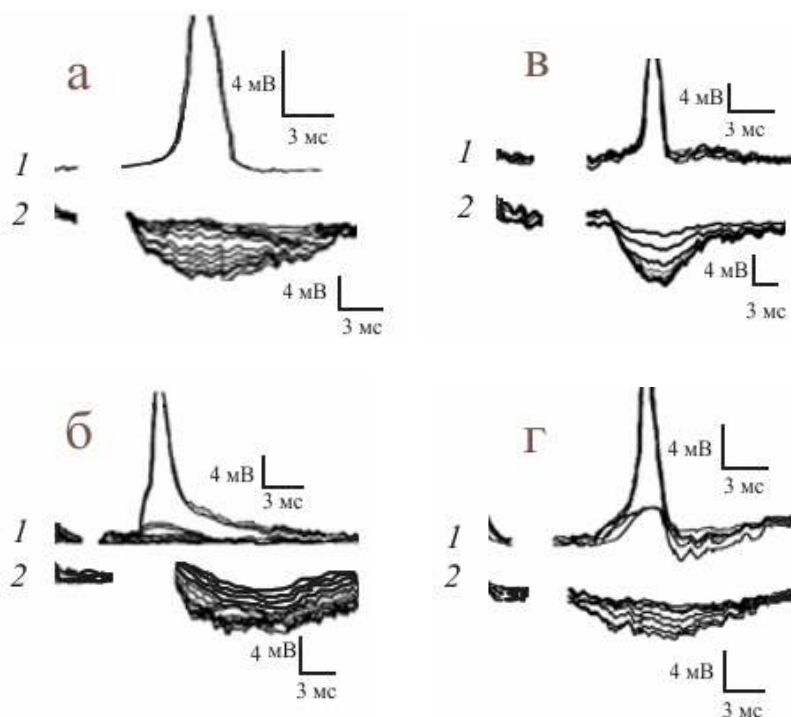


Рис. 2. Постсинаптические потенциалы четырех нейронов медиальной ретикулярной формации на раздражение аурикулярной области мозжечка. а 2, б 2, в 2, г 2 – полисинаптические ТПСП; а 1, б 1, в 1, г 1 – ВПСП тех же нейронов на раздражение передней ветви вестибулярного нерва с целью идентификации.

Выявлено, что длиннотентные ТПСП, вызванные слабой стимуляцией поверхности мозжечка, постепенно укорачивались по времени при увеличении интенсивности стимуляции, т. е. при пространственной суммации входов параллельных волокон к дендритам клеток Пуркинье [11, 15, 16]. Мы полагаем, что описанные ди-, олиго- и полисинаптические ТПСП возникали не прямой, а косвенной активацией клеток Пуркинье [11, 17] через параллельные волокна, по аналогии с таковыми, зарегистрированными в ВЯК, в ответ на раздражение аурикулярной области коры мозжечка [13, 14].

Имеет ли данный нейрон коротко- или длиннолатентные ТПСР, зависит не только от интенсивности стимуляции, но и от относительной локализации раздражающего электрода, поскольку некоторые вестибулярные нейроны отвечают моносинаптически при очень слабой стимуляции, а другим необходим сильный стимул. Маленькие размеры мозжечка лягушки и близость аурикулярной доли от ножки мозжечка не дают возможности точно определить месторасположение мозжечково-вестибулярных клеток Пуркинье. Однако можно полагать, что частота появления отмеченных ТПСР снижалась при перемещении раздражающего электрода ближе к средней линии мозжечка [16].

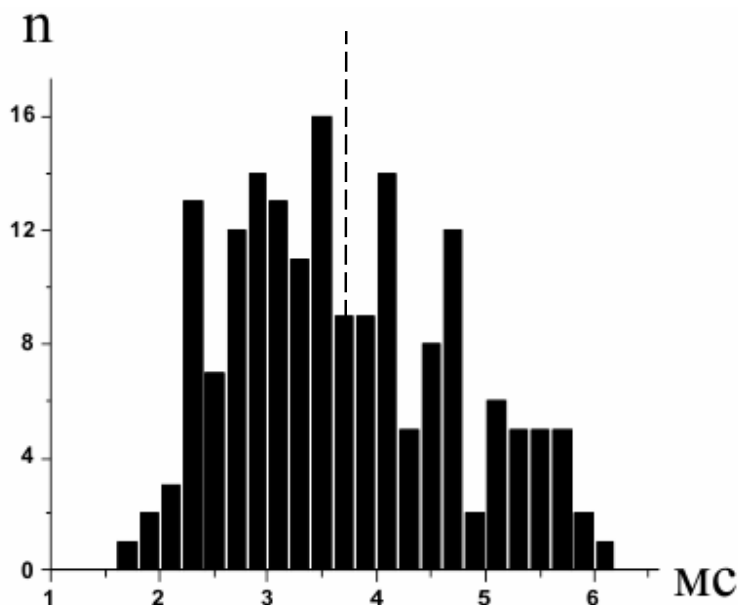


Рис. 3. Гистограмма распределения моно- и полисинаптических ТПСР нейронов медиальной ретикулярной формации в ответ на раздражение ипсилатеральной аурикулярной области коры мозжечка. Прерывистая линия условно разделяет моно- и полисинаптические ответы. По оси абсцисс – время (мс); по оси ординат – количество исследованных нейронов (n).

Таким образом, можно предположить о наличии вышеописанного механизма также в отношении мозжечково-ретикулярных взаимоотношений, учитывая зарегистрированные нами ТПСР. Обслуживая и направляя двигательный акт, мозжечок активно вовлекается в регуляцию позы и движения самого различного характера, кооперируясь помимо вестибулярной также с ретикулярной системой ствола мозга [18]. Мы полагаем, что вышеотмеченные функции мозжечка амфибий схожи с таковыми млекопитающих.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели НАН РА

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

**Нейронные механизмы мозжечково-ретикулярной
проекционной системы лягушки**

В экспериментах на препарате перфузируемого мозга лягушки исследовались внутриклеточные потенциалы нейронов медиальной ретикулярной формации (МРФ) в ответ на раздражение ипсилатеральной аурикулярной области коры мозжечка. Выявлено, что раздражение клеток Пуркинье вызывало моно- и полисинаптические тормозные постсинаптические потенциалы в нейронах МРФ.

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

**Neuronal Mechanisms of the Cerebello-Reticular
Projection System in Frog**

In experiments on the perfused frog brainstem intracellular potentials of neurons of the medial reticular formation (MRF) in response to stimulation of ipsilateral auricular area of the cerebellar cortex were studied. It was established that stimulation of Purkinje cells evoked mono- and polysynaptic inhibitory postsynaptic potentials in MRF neurons.

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

**Գորտի ուղեղիկացանցային պրոյեկցիոն համակարգի
նեյրոնալ մեխանիզմները**

Գորտի պերֆուզացվող ուղեղի պրեպարատի վրա կատարված փորձերում ուսումնասիրվել են միջակա ցանցաձև գոյացության (ՄՅԳ) նեյրոնների ներքջային պոտենցիալները՝ ի պատասխան ուղեղիկի կեղևի համակողմ լսողական շրջանի զրգուման: Հայտնաբերված է, որ Պուրկինյեի բջիջների դրդումն առաջացնում է մոնո- և պոլիսինապտիկ արգելակիչ հետսինապտիկ պոտենցիալներ ՄՅԳ նեյրոններում:

Литература

1. *Rovainen C. M., Johnson P. A., Roach E. S., Monkovsky J. A.* – J. Comp. Neurol. 1973. V. 149. № 2. P. 193-202.
2. *Orlovsky G. N., Delyagina T. G., Wallen P.* – Brain Res. 1992. V. 90. № 3. P. 479-488.
3. *Matesz C., Kulik A., Bácskai T.* – J. Comp. Neurol. 2002. V. 444. № 1. P. 115-128.
4. *Шаповалов А. И.* – Нейроны и синапсы супраспинальных моторных систем. Л. Наука. 1975.
5. *Наумова Т. С.* – Физиология ретикулярной формации. М. Гос. изд. мед. лит. 1963.

6. *Brodal A., Pompeano O.* - J. Anat. 1957. V. 91. № 4. P. 438 – 454.
7. *Манвелян Л. Р., Арутюнян Э. Ю., Насоян А. М.* – Приложение к Журн. эвол. биох и физиол. 2005. Т. 41. С. 5-12.
8. *Погосян В. И., Фанарджян В. В., Манвелян Л. Р.* – Журн. эвол. биох и физиол. 1997. Т. 5. С. 164-173.
9. *Шаповалов А. И., Ширяев Б. И.*- Нейрофизиология. 1973. Т. 5. № 2. С. 164-173.
10. *Matesz C., Kovalicz G., Veress G., Deák A., Rácz E., Bácskai T.* – Brain Res. Bull. 2008. V. 75. P. 371-374.
11. *Llinás R., Precht W.* – Exp. Brain Res. 1969. V. 9. № 1. P. 16-29.
12. *Фанарджян В. В., Саркисян В. А.* – Нейрофизиология. 1979. Т. 11. № 1. С. 54-64.
13. *Манвелян Л. Р., Насоян А. М., Терзян Д. О.* – В сб.: Физиологические механизмы регуляции деятельности организма. Междунар. юбил. конф., посвящ. 130-летию акад. Л. А. Орбели. Ереван. Изд. «Гитутюн». 2012. С. 189-194.
14. *Манвелян Л. Р., Насоян А. М., Терзян Д. О.* – ДНАН Армении. 2013. Т. 113. № 2. С. 217-223.
15. *Hillman D. E.* – Exp. Brain Res. 1969. V. 9. № 1. P. 1-15.
16. *Magherini P. C., Giretti M. L., Precht W.* - Arch. 1975. V. 356. P. 99-109.
17. *Llinás R., Bloedel J. R., Hillman D. E.* – J. Neurophysiol. 1969. V. 32. P. 847-870.
18. *Sarkisian V. H.* – Arch. Italian Biology. 2000. V. 138. P. 295-353.