

УДК 612.886+612.014.45

Характер изменений фоновой импульсной активности нейронов верхнего вестибулярного ядра у лабиринтированных крыс под воздействием вибрации

С. Г. Саркисян

*Биологический факультет Ереванского государственного университета
0025, Ереван, ул. А. Манукяна, 1*

Ключевые слова: верхнее вестибулярное ядро, лабиринтэктомия, фоновая импульсная активность, вибрация, вестибулярная компенсация

Контроль положения тела, стабилизация направления взгляда, ориентация в пространстве и передвижение организма являются высокоинтегративными процессами, которые основываются на взаимодействии между афферентными сигналами различных сенсорных систем организма. Значительную роль в этих процессах играют вестибулярные и визуальные стимулы. Вместе с тем вестибулярный аппарат является единственной сенсорной системой организма, вовлеченной в распознавание линейных и угловых перемещений головы и туловища и, следовательно, играет решающую роль в реализации как статической (поддержание позы тела), так и двигательной активности организма.

Нормальное сбалансированное функционирование вестибулярного аппарата необходимо для поддержания вертикального положения тела и осуществления согласованных движений при перемещении в пространстве, стабилизации положения головы и фиксации взгляда, формирования пространственной ориентации.

Известно, что ограничение движений после унилатерального поражения центрального отдела вестибулярного аппарата затормаживает процесс восстановления вестибулярных функций, а успех компенсации полностью зависит от сенсорного потока, полученного в первые дни после повреждения [15]. Эти сенсорные импульсы, включая сложные нейрофизиологические и адаптивные механизмы, способствуют функциональному восстановлению вестибулярного анализатора. Любые факторы, которые способны усилить эти импульсы, следует считать благоприятными и необходимо использовать в клинике при лечении больных

с односторонним периферическим поражением [12]. Улучшению вестибулярной компенсации способствует усиление визуальных, проприорецептивных и остаточных вестибулярных импульсов. Стратегия реабилитации может быть дифференцированной, поскольку одни пациенты больше полагаются на зрительную систему, другие – на проприорецептивную [14].

Компенсация статических вестибулярных нарушений происходит в результате восстановления баланса электрической активности между вестибулярными ядрами с обеих сторон, благодаря перестройкам нервных связей и изменению баланса нейромедиаторов. В компенсации динамических расстройств равное значение принадлежит процессам сенсорного и поведенческого замещения утраченных функций, визуальные стимулы могут замещать вестибулярные сигналы.

Существует множество факторов, способных оказывать мощное влияние на компенсацию вестибулярного дефицита как путем ее ускорения, так и подавления.

Целью данного исследования стало изучение характера импульсной активности ипси- и контралатеральных нейронов верхнего вестибулярного ядра (ВВЯ) односторонне делабирированных крыс в различные сроки вибрационного воздействия.

Материал и методы

Эксперименты проведены на белых крысах массой 200-230г, наркотизированных нембуталом (40мг/кг) внутрибрюшинно. В условиях острого эксперимента экстраклеточно проводилась регистрация фоновой импульсной активности (ФИА) нейронов контра- и ипсилатерального ВВЯ (к- и и-ВВЯ). Правосторонняя делабиринтация осуществлялась методом А. В. Мокроусовой [1]. ФИА нейронов отводилась стеклянными микроэлектродами, заполненными 2М раствором NaCl с диаметром кончика 1-1,5 мкМ, сопротивлением 3-5Мом. Стереотаксическая ориентация электродов в ВВЯ осуществлялась по координатам атласа [17]. Исследования проводили в 3 сериях. В первой серии использовали животных с интактным лабиринтом (10 крыс, 141 нейрон). Вторая серия проводилась на односторонне делабирированных животных, у которых ФИА нейронов обоих ядер ВВЯ регистрировалась в остром эксперименте на 2-й день (12 животных, 150 клеток). В третьей серии экспериментов предварительно делабирированные животные спустя 2 дня после операции подвергались вибрации ежедневно по 2 часа в течение 5 (11 крыс, 135 единиц), 10 (10 крыс, 136 клеток) и 15 (11 крыс, 146 нейронов) дней после операции на вибростенде ЭВ-1 (частота 60 Гц, амплитуда 0,4 мм). В конце каждого эксперимента проводился гистологический контроль попадания кончика отводящего микроэлектрода в ВВЯ.

Регистрация и анализ импульсной активности нейронов ВВЯ осуществлялись по специально разработанной компьютерной программе. Анализировались последовательные участки межимпульсных интервалов (МИ), включающие до 1200 потенциалов действия. По форме графиков скользящей частоты и по непараметрическому критерию определялась стационарность ФИА нейронов. При стационарности исследуемых выборок строились нормированные гистограммы МИ 1-го порядка и аутокоррелограммы (АКГ) до 8-го порядка, отражающие вероятность появления спайка в различные моменты времени. По форме АКГ проводилась классификация нейронов по трем степеням регулярности импульсных потоков: I группа – АКГ характеризовалась наличием восьми хорошо выраженных пиков, что рассматривалось как преобладание регулярной составляющей в импульсации нейрона; II – на АКГ были выражены лишь 2-3 пика, вслед за которыми отмечалось плато. Такие нейроны были отнесены к группе с промежуточной по степени регулярности активностью. III группа – АКГ характеризовалась отсутствием выраженных пиков, что отражало сравнительно одинаковый уровень вероятностей появления спайков в различные моменты времени (плато). Нейроны, имеющие такой тип активности, были отнесены к нерегулярным. Нестационарные нейроны были объединены в IV группу. Динамическая структура следования импульсных потоков определялась путем вычисления сериальных коэффициентов корреляции (СКК). Совокупность СКК с их графическим представлением характеризовала динамику следования МИ в текущей импульсной активности. Были выявлены четыре основных разновидности динамики следования МИ: 1 – случайное следование МИ; 2 – локальное изменение частоты разрядов; 3 – пачечно-групповая активность; 4 – монотонное изменение частоты разрядов. Для стационарных нейронов строились гистограммы МИ, по форме которых определялась моно-, би-, полимодальность нейронов. Рассчитывались значения основных статистических показателей ФИА: средняя частота импульсации нейронов и коэффициент вариации МИ. По частоте разрядов ФИА исследованные нейроны подразделялись на три группы: 1 – нейроны с низкой частотой импульсации (<10 имп/с); 2 – среднегрупповые нейроны (11-30 имп/с); 3 – высокочастотные нейроны (>31 имп/с).

Для оценки достоверности изменений в распределениях МИ нейронов ВВЯ в различные дни экспериментов использовался критерий χ^2 . Достоверность изменения основных статистических показателей ФИА оценивалась согласно критерию Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Анализ результатов показал, что в интактной группе животных в обоих ядрах Бехтерева доминировали клетки с нерегулярным типом

активности импульсных потоков (в правом – 64,7%, в левом – 70%). Нейроны с регулярным и промежуточным типом активности представлены соответственно в правом ВВЯ 7,1; 22,5% и левом – 1,4; 27,2%. Единицы с нестационарной активностью составляли справа 5,7% и слева 1,4%.

После правосторонней делабиринтации на вторые сутки и в последующие экспериментальные дни доминировали единицы с нерегулярным типом активности. Нейроны с регулярным типом активности отсутствовали на вторые сутки после делабиринтации, также и в группе лабиринтэктомированных животных с 10- и 15-дневной вибрационной экспозицией.

Сравнительный анализ показателей МИ по степени регулярности выявил достоверные изменения между нейронами ипси- и контралатерального ядра Бехтерева после делабиринтации на 2-е сутки и с 5- и 10- дневной вибрационной экспозицией.

Спустя 2 дня после поражения периферического конца вестибулярного аппарата на интактной стороне было зарегистрировано больше единиц с нерегулярной и нестационарной степенью активности в 1,4 и 1,5 раза и в 2,1 раза меньше клеток с промежуточным типом активности, по сравнению с пораженной стороной ($p < 0,05$) (рис.1 А, II). После 5-дневной вибрации у делабиринтированных животных в контралатеральном ядре Бехтерева, по сравнению с ипсилатеральной стороной, было зарегистрировано в 4 раза больше нейронов с промежуточным типом активности и соответственно в 1,4 и 1,1 раза меньше клеток с нерегулярной и нестационарной степенью активности. Нейроны с регулярной активностью представлены только на интактной стороне – 1,4 % ($p < 0,01$) (рис.1 А, III). После 10-дневного вибрационного воздействия в контралатеральном ядре ВВЯ по сравнению с ипсилатеральной стороной было выявлено преобладание нейронов с нерегулярным и нестационарным типом активности в 2,1 и 3,4 раза соответственно и в 3,4 раза меньше клеток с промежуточным типом активности ($p < 0,01$) (рис.1 А, IV).

По характеру динамической активности нейронов в обоих ядрах ВВЯ в контрольной группе животных преобладали нейроны с локальными изменениями частоты разрядов и представлены поровну (справа 64,8% и слева 64,3%). Нейроны с пачечно-групповым и монотонным изменением межимпульсных интервалов как справа 23,9; 11,3% , так и слева 24,3; 10,0% имеют почти одинаковое соотношение. После делабиринтации на 2-е сутки выявлена перестройка МИ с незначительным превалированием пачечно-групповой активности (ипси- 48,0%, контра- 49,3%), по сравнению с локальным изменением активности (ипси- 40,0%, контра- 44,0%). Статистически достоверные изменения по характеру динамической активности выявлены только после 15-дневного вибрационного воздействия. В данный период клетки с

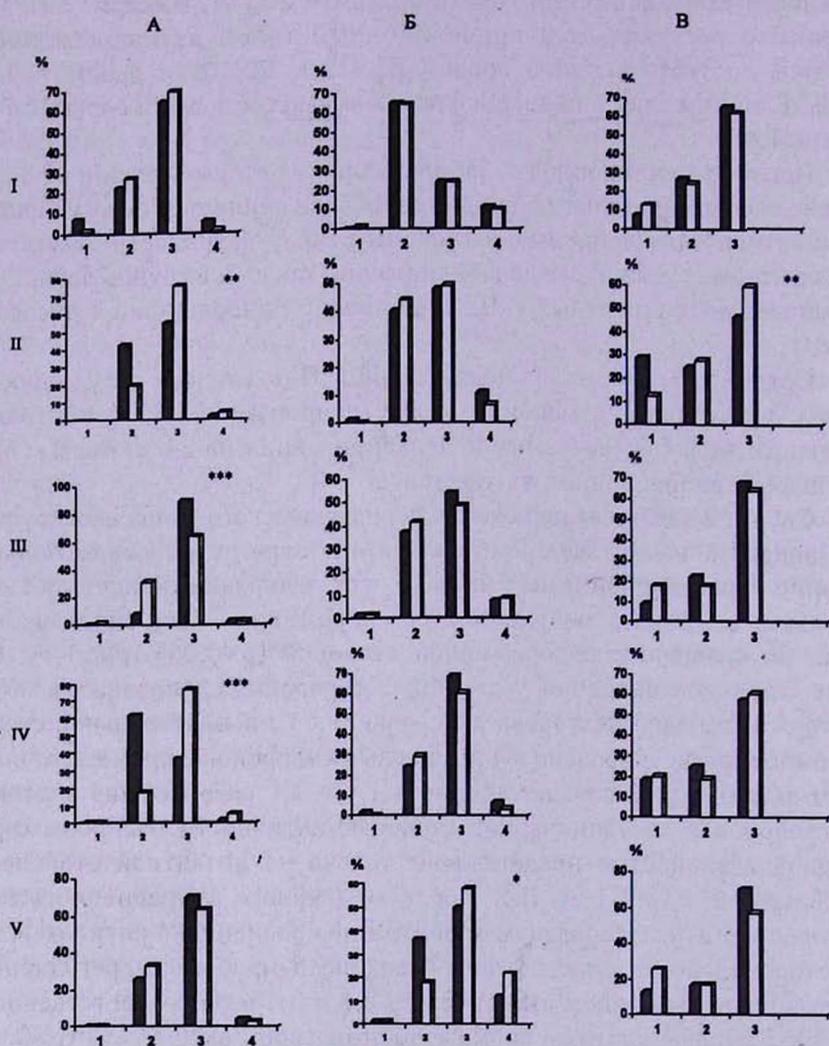


Рис. 1. Динамика относительных количеств нейронов верхнего вестибулярного ядра, которые генерируют фоновую импульсную активность, имеющую различную степень регулярности (А), динамический тип (Б) и модальность гистограмм межимпульсных интервалов (В): I – показатели интактных животных; II – через 2 дня после односторонней лабиринтэктомии, III-V – соответственно после 5, 10 и 15-дневного вибрационного воздействия с предварительной делабиринтацией. На А: 1 – регулярная, 2 – промежуточная по степени регулярности, 3 – нерегулярная, 4 – нестационарная фоновая активность; на Б: 1 – фоновая активность со случайной последовательностью межимпульсных интервалов, 2 – фоновая активность с локальным изменением частоты, 3 – пачечно-групповая фоновая активность, 4 – с монотонным изменением частоты разрядов; на В: 1 – моно-; 2 – би-; 3 – полимодальные гистограммы межимпульсных интервалов. ■ – ипси-, □ – контралатеральные нейроны. * $p < 0,1$; ** $p < 0,05$; *** $p < 0,001$.

пачечно-групповой активностью и единицы с монотонным изменением активности соответственно в 1,2 и 1,8 раза больше на интактной стороне и в 2,0 раза меньше единиц с локальным изменением импульсной активности по сравнению с пораженной стороной ($p < 0,1$) (рис.1 Б, V).

По модальности гистограмм межимпульсных интервалов в контрольной группе нейронов ВВЯ доминировали полимодальные нейроны (справа 65,5% и слева 62,3 %). Сравнительно меньше зарегистрировано единиц с би- и мономодальными гистограммами межимпульсных интервалов (соответственно справа 26,9;7,5% и слева 24,6;13,1%) (рис.1 В, I). Статистически достоверные изменения выявлены после делабиринтации на 2-е сутки после лабиринтэктомии. Число би- и полимодальных единиц на интактной стороне было в 1,1 и 1,3 раза больше, а мономодальных клеток в 2,3 раза меньше, по сравнению с пораженной стороной ($p < 0,05$) (рис.1 В, II).

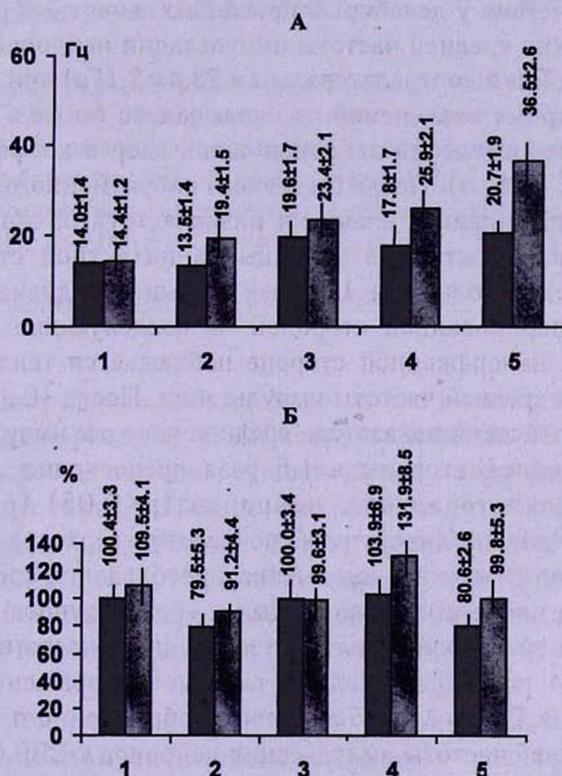


Рис. 2. Изменения показателей средней частоты (А) и коэффициента вариации (Б) нейронов верхних вестибулярных ядер в различные дни экспериментов: 1 – показатели интактных животных; 2 – через 2 дня после односторонней лабиринтэктомии, 3-5 – соответственно после 5, 10 и 15-дневного вибрационного воздействия с предварительной делабиринтацией.

■ – право-, ■ – левосторонние нейроны

Результаты наших исследований выявили, что в норме значение средней частоты импульсации было одинаковым (в правом $14,0 \pm 1,4$, левом $14,4 \pm 1,2$ Гц). (рис. 2 А, 1). В норме выявлен высокий процент низко- и среднечастотных единиц как в правостороннем (низкочастотные 50,7 %, среднечастотные 38,8 %), так и в левостороннем (низкочастотные 40,6 %, среднечастотные 50,7 %) соответственно, а высокочастотные – представлены с правой стороны (10,5%) и слева (8,7 %).

На 2-е сутки после делабиринтации выявлено достоверное отклонение показателей средней частоты импульсации (на неповрежденной стороне $19,4 \pm 1,5$ Гц, ипси- $13,5 \pm 1,4$ Гц, $p < 0,05$) (рис. 2 А, 2), коэффициента вариации (контра- $91,2 \pm 4,4$ % и ипси- $79,5 \pm 5,3$ %, $p < 0,05$) (рис. 2 Б, 2) и почастотного распределения импульсации ($p < 0,001$) (рис. 3, Б). На интактной стороне в 2,6 раза меньше низкочастотных единиц и в 1,5 раза больше средне- и высокочастотных единиц по сравнению с пораженной стороной ($p < 0,01$). После 5-дневного вибрационного воздействия у делабиринтированных животных почти выравнивались значения средней частоты импульсации нейронов обоих ядер (в ипси- $19,6 \pm 1,7$ Гц и контралатеральном $23,4 \pm 2,1$ Гц) при этом статистически достоверных отклонений не наблюдалось также в показателях почастотного распределения нейронов обоих ядер и коэффициента вариации (рис. 2 А, 3; Б, 3). После 5-дневного вибрационного воздействия наблюдается выравнивание значения низкочастотных единиц в обоих ядрах ВВЯ. Высокочастотные единицы на интактной стороне представлены в 2 раза больше и 1,2 раза меньше среднечастотные, по сравнению с оперированной стороной. В последующие экспериментальные дни на непораженной стороне наблюдается тенденция повышения значения средней частоты импульсации. После 10-дневного вибрационного воздействия показатель средней частоты импульсации нейронов непораженной стороны в 1,5 раза превосходил аналогичный показатель ипсилатеральных нейронов ($p < 0,05$) (рис. 2 А, 4). Сравнительный анализ показателей почастотного распределения нейронов обоих ядер в этот период выявил преобладание соответственно в 1,6 и 1,2 раза числа высокочастотных и среднечастотных клеток на контралатеральной стороне, количество же низкочастотных на пораженной – в 2,4 раза превосходило таковые непораженной стороны ($p < 0,05$) (рис. 3 Г). После 15-дневного вибрационного воздействия показатель средней частоты импульсации нейронов к-ВВЯ ($36,5 \pm 2,6$ Гц) в 1,7 раза превышал аналогичный показатель нейронов и-ВВЯ ($20,7 \pm 1,9$ Гц), ($p < 0,05$) (рис. 2 А, 5). В этот период на оперированной стороне соответственно в 2,8 и 1,1 раза больше регистрировалось низкочастотных и среднечастотных единиц, по сравнению с аналогичными показателями контралатеральной стороны, где высокочастотные единицы представлены почти в 2,0 раза больше ($p < 0,01$) (рис. 3 Д).

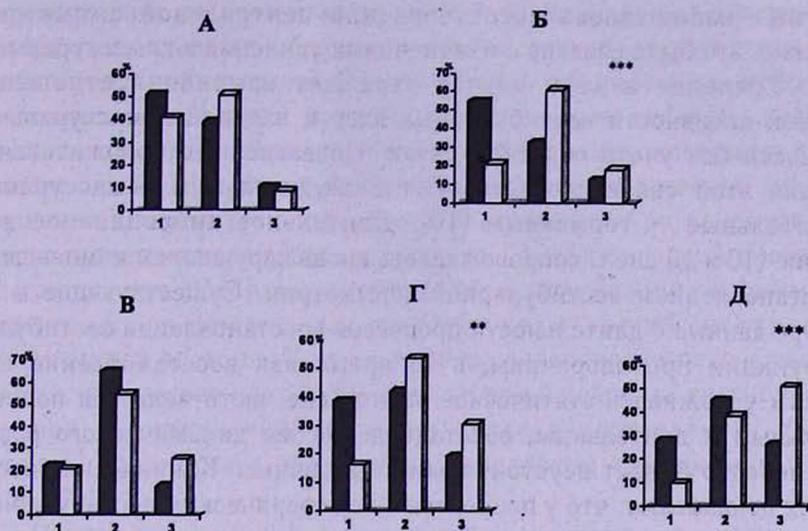


Рис.3. Характер распределения ипси- и контралатеральных нейронов верхнего вестибулярного ядра по различным частотным диапазонам в различные дни экспериментов: А – показатели интактных животных; Б – через 2 дня после односторонней лабиринтэктомии, В-Д –соответственно после 5, 10 и 15-дневного вибрационного воздействия с предварительной делабиринтацией.

** $p < 0,05$; *** $p < 0,001$; 1– низко-, 2 – средне-, 3 – высокочастотные нейроны.

■ – ипси-, □ –контралатеральные нейроны

Анализ полученных данных показал, что у интактных животных в основных характеристиках ФИА нейронов парного ВВЯ асимметрии нет. Динамическое равновесие, существующее между вестибулярными ядрами обеих сторон в норме нарушается при односторонней лабиринтэктомии. Современные экспериментальные и клинические данные свидетельствуют, что возникновение межъядерного дисбаланса является неотъемлемой частью вестибулярной компенсации, которая, как известно, относится к пластичности центральной нервной системы [8, 18, 20].

В острый период односторонней лабиринтэктомии характер фоновой импульсной активности изменялся согласно принципу контроля комиссурального усиления в замкнутых цепях, соединяющих вестибулярные ядра [9]. Как известно, увеличение частоты разрядов контралатеральных нейронов может происходить благодаря прекращению тонического тормозного влияния через вестибулярные комиссуральные пути от вестибулярных ядер делабириктированной стороны [19]. Возможно также, что более высокий ритм разрядов объясняется усилившейся активностью ретикуло-вестибулярных связей.

После 5-дневного вибрационного воздействия у лабиринтированных животных наблюдалось восстановление центральной симметрии. Возможно, это было связано с изменениями усиления в комиссуральных цепях. Усиление в этом случае отражает изменения отношения выходной активности вестибулярных ядер к входной комиссуральной активности без учета обратной связи. Показано, что положительные значения этой связи соответствуют возбуждающим комиссурам, а отрицательные – тормозным [10]. Длительное вибрационное воздействие (10 и 15 дней) сопровождалось вновь нарушением компенсации и восстановлением вестибулярной асимметрии. Существующие в литературе данные о длительности процессов восстановления вестибулярной функции противоречивы, в то время как восстановление способности удерживать статическое равновесие часто является полным, стабильным и длительным, восстановление же динамического равновесия нередко бывает неустойчивым и частичным. Клинические исследования показывают, что у пациентов с периферическим вестибулярным поражением часто после кажущегося восстановления функции сохраняется головокружение в течение длительного времени, особенно при резких поворотах головы в сторону поражения [8].

Полученные результаты свидетельствуют, что в норме значения средней частоты импульсации в правостороннем ($14,0 \pm 1,4$ Гц) и левостороннем ($14,4 \pm 1,2$ Гц) ядре ВВЯ были одинаковыми. Спустя два дня после лабиринтэктомии эта разница составила 43,7%. 5-дневное вибрационное воздействие с 2-часовой экспозицией приводило к уменьшению этой разницы до 16,3%. После 10-дневной вибрации наблюдалось восстановление асимметрии в значениях средней частоты импульсации с разницей 45,5%. Максимальная разница между показателями выявлялась после 15-дневной вибрации (76,3%), что свидетельствует о развивающемся процессе восстановления [2-4]. Восстановление активности, возможно, обусловлено не ипсилатеральными или контралатеральными входами, а, вероятно, невестибулярными влияниями, например, функциональными изменениями в самих деафферентированных нейронах. Восстановление активности поля в ипсилатеральных вестибулярных нейронах рассматривается как пример общего процесса, развивающегося в ЦНС – реакции возмещающей редукции тонического синаптического входа [20]. Установленное в поствибрационный период увеличение активности норадреналин- и серотонинергических структур вестибулярной зоны коры находится под стимулирующим ГАМКергическим контролем, осуществляемым через ГАМКергические синапсы, вовлекаемые в транссинаптические нейрональные цепи. Под влиянием вибрации наблюдается снижение возбудимости зоны коры и ослабление ее реакции активации на афферентные сигналы лабиринтной и экстралабиринтной природы с активацией норадреналин- и серотонинергических систем, являющихся одним

из механизмов интегративной нейромедиаторной адаптации [5]. Исследованиями ряда авторов показано, что в вестибулярную компенсацию вовлекаются, главным образом, нейроны вестибулярных ядер деафферентированной стороны [6]. В связи с увеличением нейродегенеративных заболеваний придается все большее значение вопросам нарушения взаимодействия нейромедиаторов в синхронизации работы нервных сетей. При ряде нейродегенеративных заболеваний показаны нарушения коммуникативных связей различных нейротрансмиттерных систем, в частности, между глутамат- и ГАМКергическими системами. Полагается, что ГАМК и глицин могут играть важную и, возможно, изменяющуюся роль в развивающейся и зрелой центральной вестибулярной системе. В свою очередь, установлена решающая роль событий, опосредованных ГАМК рецептором в нейронах вестибулярных ядер при восстановлении функции после унилатеральной деафферентации, известных в качестве вестибулярной компенсации [7, 11, 13, 21, 22].

Полученные результаты настоящего исследования свидетельствуют о благоприятном эффекте процесса компенсации после унилатеральной деафферентации в результате применения вибрации. Далее, при вибрационном воздействии отмечается одновременное нарушение моноаминовых аминокислотных и других нейрорегуляторных механизмов, что, безусловно, является отражением их тесных взаимосвязей в норме [16]. Процесс восстановления равновесия реализуется с помощью как пре-, так и постсинаптических механизмов, из которых в настоящее время особое значение придается белковому синтезу, реэкспрессии экстренных ранних генов и нейротрофинов, модификации свойств мембраны клеток ядра, а также роли глюкокортикоидов и ряда нейротрансмиттеров (ГАМК, ацетилхолин, гистамин). Принято считать, что пластические перестройки внутрицентральных отношений происходят на основе изменений синаптических аппаратов за счет реорганизации межнейронных связей, в связи с чем можно предположить синасомодифицирующее действие нейропептидных модуляторов. Вместе с тем, учитывая быстроту эффекта, можно предполагать, что в основе их действия лежит не преобразование синаптических связей, а активация уже предшествующих. Пластичность, лежащая в основе вестибулярной компенсации, представляет собой одну из наиболее важных характеристик нервной системы и определяется длительными модификациями синаптической эффективности и изменениями эндогенных свойств нейрона и его мембраны. Принципиальное значение при этом приобретают ионные механизмы, особенности которых определяются деятельностью ионных каналов и систем активного транспорта, тесно связанных с эндогенным метаболизмом.

Վերին անդաստակային կորիզի նեյրոնների ինքնաբուխ իմպուլսային ակտիվության փոփոխությունների բնութագիրը դելաբիրինթացված և վիբրացիայի ենթարկված առնետների մոտ

Ս.Հ. Սարգսյան

Իրականացվել է ֆոնային իմպուլսային ակտիվության համակարգչային վերլուծություն առնետների Բեխտերևի աջակողմյան և ձախակողմյան կորիզներում՝ նորմայում և աջակողմյան դելաբիրինթացիայից հետո: Լաբիրինթեկտոմիայից երկու օր անց կենդանիները ենթարկվել են տարբեր ժամանակահատվածով վիբրացիոն ազդեցության (5,10,15 օր): Հաշվարկվել են համապատասխան ակտիվության հիմնական ցուցանիշների միջին նշանակությունները: Յուրյց է տրված, որ ինտակտ կենդանիների նեյրոնների ինքնաբուխ իմպուլսային ակտիվության հիմնական բնութագրերում բացակայում է ասիմետրիան: Միջին հաճախակառուցային հավաստի տատանումները և ըստ հաճախակառուցային նեյրոնների տեղաբաշխումը արտահայտվում են դելաբիրինթացիայից 2 օր անց, և վիբրացիայի ազդեցությունից 10, 15 օր հետո ինտակտ կիսագնդի նեյրոնների միջին հաճախակառուցային արժեքները գերակշռում են վնասված կողմի արժեքներին: Քննարկվում է ստացված տվյալների ֆունկցիոնալ նշանակությունը:

The character of changes of background impulse activity of superior vestibular nucleus neurons under vibration action in delabyrinthated rats

S.H. Sarkisyan

We have performed a computer analysis of background impulse activity in rats' right-side and left-side neurons of *Bechterev's* nucleus in norm and after left-side delabyrinthation. After two days following labyrinthectomy the animals were subjected to a variety of time of vibration action (5, 10, 15 days). We have devised the intermediate values of basic indices of impulse activity. In intact animals it was shown that in basic characteristics of spontaneous impulse activity of neurons asymmetry is absent. Reliable instabilities of values of medium frequency distribution were revealed on the second day after delabyrinthation, and after 10, 15 days vibration medium frequency values of neurons' impulse activity on intact side dominated over the impaired ones. The peculiarities and functional significance of the obtained results are discussed.

Литература

1. Мокроусова А. В. Делабиринтация белых крыс методом электрокоагуляции. Рос. физиол. журн. СССР, 1980, т. 66, 4, с. 599-602.
2. Саркисян С. Г., Минасян С. М., Егиазарян М. Л., Меликсетян И. Б., Саркисян Дж. С., Чавушян В. А. Сравнительный анализ фоновой импульсной активности ипси- и контралатеральных нейронов ядра Дейтерса лабиринтэктомированных крыс. Нейронауки, 2007, т. 3, 11, с. 17-23.
3. Саркисян С. Г. Влияние вибрации на импульсную активность ипси- и контралатеральных нейронов латерального вестибулярного ядра односторонне лабиринтэктомированных крыс. Сенсорные системы, 2008, т. 22, 3, с. 214-221.
4. Саркисян С. Г., Меликсетян И. Б., Минасян С. М., Мелкумян К. В. Сравнительная характеристика импульсной активности ипси- и контралатеральных нейронов нижнего вестибулярного ядра у делабиринтированных крыс. Журн. Асимметрия, 2009, т. 3, 3, с. 13-28.
5. Шахирева О. П. Центральные механизмы нейрогуморальной регуляции функций и патологии. Минск, 1985, с. 106-113.
6. Beranek M., Hachemaoui M., Idoux E., Ris L. et al. Long-term plasticity of ipsilesional medial vestibular nucleus neurons after unilateral labyrinthectomy. J. Neurophysiol., 2003, V.87, 4, p. 515-526.
7. Cameron S.A and Dutia M.B., Cellular basis of vestibular compensation: changes in intrinsic excitability of MVN neurons. Neuroreport, 1997, 8, p. 2595- 2599.
8. Curthoys I. S., Halmagyi G. M. Vestibular compensation: a review of the oculomotor, neural and clinical consequences of unilateral vestibular loss. J. Vestib. Res., 1998, 5, p. 67-107.
9. Dieringer N., Precht W. Mechanisms of compensation for vestibular deficits in the frog. Modification of the excitatory commissural system. Exp. Brain Res., 1979, V. 36, 2, p. 311-328.
10. Galiana H. L., Flohr H., Jones G. M. A reevaluation of intervestibular nuclear coupling: its role in vestibular compensation. J. Neurophysiol., 1984, 51, p. 242-259.
11. Giardino L., Zanni M., Fernandez M. et al. Plasticity of GABA(a) system during ageing: focus on vestibular compensation and possible pharmacological intervention. Brain Res., 2002, V. 929, p. 76-86.
12. Jenkins H., Cohen H., Kimball K. Long-term vestibulo-ocular reflex changes in patients with vestibular ablation. Acta oto-laryngologica, 2000, Vol. 120, 2, p. 187-191.
13. Johnston A.R., Him A., Dutia, M.B. Differential regulation of GABA(a) and GABA(b) receptors during vestibular and compensation. Neuroreport, 2001, V. 12, p. 597-600.
14. Lacour M., Barthelemy J., Borel M., Magnan J., Xerry C., Chays A., Ouaknine M. Sensory strategies in human postural control before and after unilateral vestibular neurectomy. Exp. Brain Res., 1997, V. 115, p. 300-310.
15. Lacour M., Xerri C. Vestibular compensation: new perspectives. Lesion-induced neuronal plasticity in sensorimotor systems. Eds. Flohr H., Precht W. B.: Springer, 1981, p. 240-253
16. Marks E. Investigations on the effect of vibration on the neurosecretory cerebral system using 35-S-cysteine. Acta Physiol. Pol., 1975, V. 26, p. 87 - 94.
17. Paxinos G, Watson Ch. The rat brain in stereotaxic coordinates. Acad. Press, 2005, New York, 376 p.
18. Ris L, Godaux E. Neuronal activity in the vestibular nuclei after contralateral or bilateral labyrinthectomy in the alert guinea pig. J. Neurophysiol., 1998, V.80, p.2352-2367.
19. Shimazu H., Precht W. Inhibition of central vestibular neurons from the contralateral labyrinth and its mediating pathway. J. Neurophysiol., 1966, V.29, 3, p.467-492.
20. Smith P. F., Curthoys I. S. Mechanisms of recovery following unilateral labyrinthectomy: a review. Brain Res. Rev., 1989, V.14, p.155-180.
21. Tighilet B. and Lacour M. Gamma amino-butyric acid (GABA) immunoreactivity in the vestibular nuclei of normal and unilateral vestibular neurectomized cats. Eur. J. Neurosci., 2001, V. 13, p. 2255-2267.
22. Yamanaka T., Him A., Cameron S.A., and Dutia M.B. Rapid compensatory changes in GABA receptor efficacy in rat vestibular neurons after unilateral labyrinthectomy. J. Physiol., 2000, p. 413 - 424.