

УДК 612.858.72:612.014.421

В. Д. Тараненко, Д. Н. Тычина

ВЫЗВАННЫЕ ПОТЕНЦИАЛЫ СЛУХОВОЙ КОРЫ И ВНУТРЕННЕГО КОЛЕНЧАТОГО ТЕЛА КОШКИ НА ПАРНЫЕ РАЗДРАЖЕНИЯ ВО ВРЕМЯ ЕСТЕСТВЕННОГО СНА

При исследовании возбудимости различных мозговых структур, в том числе и разных отделов слухового анализатора методом вызванных потенциалов и парных стимулов с изменяемым интервалом между ними установлено [1—6, 11—13, 16], что звуковой щелчок вызывает у интактной кошки снижение возбудимости и уменьшение амплитуды ВП слуховой коры на повторный щелчок. Показано, что это снижение возбудимости протекает в три периода. Вначале отмечается период абсолютной рефрактерности, продолжительность которого неодинакова в разных отделах слухового анализатора [2—4]. За абсолютной рефрактерностью следует период относительной рефрактерности, состоящий из двух фаз [5, 6, 9, 14]. Описано влияние на продолжительность периодов рефрактерности слуховой коры различных функциональных состояний, наркоза и других факторов [1—6, 11, 13]. Изучение ВП слуховой коры в ответ на парные электрические раздражения внутреннего коленчатого тела показало, что рефрактерность в этих случаях отсутствует, и кондиционирующий стимул оказывает облегчающее действие. Эти данные позволили высказать определенные соображения относительно механизмов, лежащих в основе изменений ответоспособности коры мозга [5, 6].

Однако в литературе нет убедительных данных о характере изменения ответоспособности слуховой коры и ВКТ в разные фазы естественного сна. Нет также сведений о характере фоновой электрической активности этих структур во время протекания «медленного и «быстрого» сна.

Выяснению некоторых из этих вопросов посвящена настоящая работа.

Методика исследований

Опыты проведены на 10 кошках с хронически имплантированными электродами в слуховую кору (А1) и внутреннее коленчатое тело (ВКТ). Вживление электродов в ВКТ производили по координатам мозга кошки [15] под электрографическим контролем. Фиксировались только те электроды, которые отводили вызванные потенциалы от внутреннего коленчатого тела. Вызванные потенциалы отводили монополярно. Индифферентный электрод вводили в носовую кость. Опыты начинали через две недели после вживления электродов. До опыта животное в течение недели ежедневно на 3—5 ч помещали в камеру, в которой оно находилось и во время опыта. После такого привыкания к условиям камеры кошки спокойно находились в них 5—6 ч. Обычно через 15—30 мин животное, помещенное в камеру, сворачивалось «калачиком» и впадало в состояние сна. В камере имелось окошко с подсветкой, через которое можно было наблюдать за поведением кошки.

Электрическую активность мозга регистрировали с помощью четырехканального чернилопишущего энцефалографа. Для регистрации ВП использовали также катодный осциллограф С1-16. Парные щелчки воспроизводил низкоомный динамик, на который подавали прямоугольные импульсы тока продолжительностью 0,2 мс и напряжением 100 В. Динамики соединяли с выходами двух спаренных стимуляторов ЭСЛ-2, что по-

зволяло получать как одиночные восстановления ответоспособности в разные фазы сна строили по [5].

Рез

Электрическая активность в разные фазы естественными. Для слуховой коры характерны медленные не

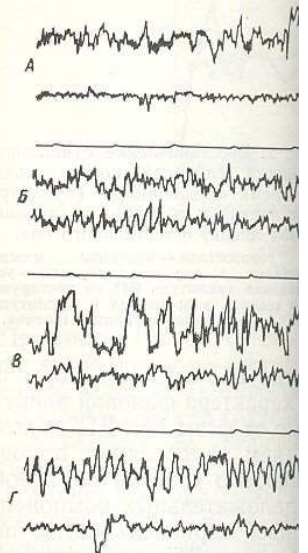


Рис. 1. Электрическая активность в разные фазы естественного сна. А, Б — в состоянии быстрого и «медленного» сна. Нижняя запись

амплитуды (рис. 1, В). В слуховой коре и других структурах ВКТ во время «медленного» сна амплитуда колебаний нерегулярных превышала амплитуду колебаний «быстрого» сна. Фазы быстрого сна характеризовались продолжительностью, которая сменялась «медленным» сном. Периоды «быстрого» сна характеризовались различиями в амплитуде.

Если в слуховой коре колебания частотой 30—35 Гц имеющие амплитуду в 20—30 мВ ритм частотой 5—6 Гц и амплитудой 10—15 мВ волны накладывались колебаниями частотой 30—35 Гц.

звляло получать как одиночные, так и парные щелчки с разными интервалами. Кривые восстановления ответоспособности слуховой коры и внутреннего коленчатого тела в разные фазы сна строили по [5].

Результаты исследований

Электрическая активность различных отделов слухового анализатора в разные фазы естественного сна отличалась определенными особенностями. Для слуховой коры мозга (А1) во время фаз «медленного» сна характерны медленные нерегулярные колебания различной частоты и

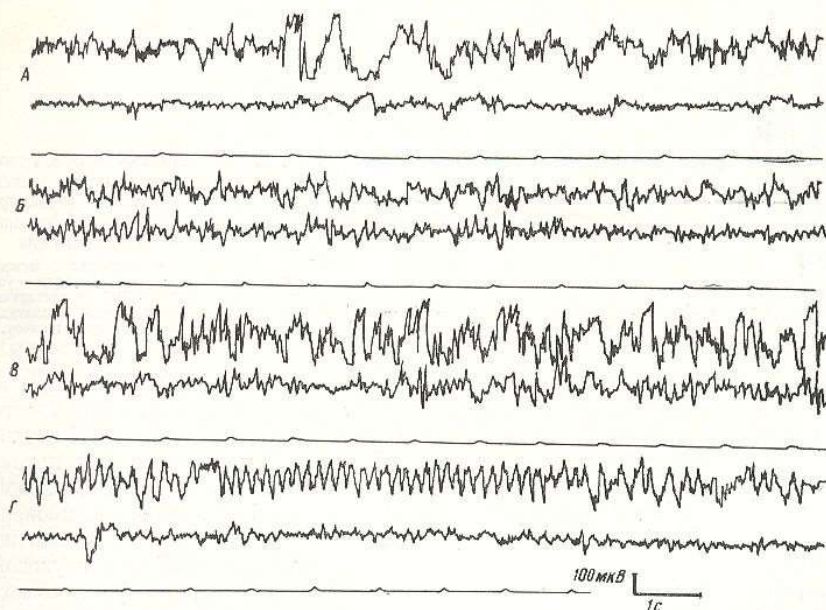


Рис. 1. Электрическая активность слуховой коры и ВКТ при различных функциональных состояниях кошки.

А, Б — в состоянии активного и спокойного бодрствования; В, Г — во время «медленного» и «быстрого» сна. Нижняя запись — слуховая кора, верхняя — внутреннее коленчатое тело.

амплитуды (рис. 1, В). В эти периоды сна электрическая активность слуховой коры и других корковых зон аналогична. Электрическая активность ВКТ во время «медленного сна» также характеризовалась преобладанием нерегулярных колебаний, амплитуда которых в 1,5—2 раза превышала амплитуду корковых волн. Периоды медленноволнового сна длились 40—50 мин, после чего происходил довольно резкий переход к «быстрому» сну. Фазы быстрого сна были значительно меньшей продолжительности, которая составляла 10—15 мин. Переход от «быстрого» к «медленному» сну происходил относительно медленно — 10—15 с. Периоды «быстрого» сна слуховой коры и ВКТ характеризовались более выраженными различиями активности (рис. 1, Г).

Если в слуховой коре в эту фазу сна господствующими являлись колебания частотой 30—35 Гц, образующие почти правильный ритм и имеющие амплитуду в 20—25 мкВ, то во ВКТ преобладающим являлся ритм частотой 5—6 Гц и амплитудой 100—150 мкВ. На эти медленные волны накладывались колебания частотой 20—30 Гц незначительной амплитуды.

По мере развития фазы «быстрого сна» регулярность волн тета-ритма усиливалась и он становился непрерывным на протяжении десятков секунд и больших промежутков времени. При переходе от «быстрого» сна к «медленному» происходило довольно быстрое расстройство регулярности основного ритма с кратковременным преобладанием быстрых колебаний и последующим появлением медленных дельта-волн непрерывного характера. Соотношение периодов «медленного» и «быстрого» сна при непрерывном 5 ч естественном сне составляло 3:1.

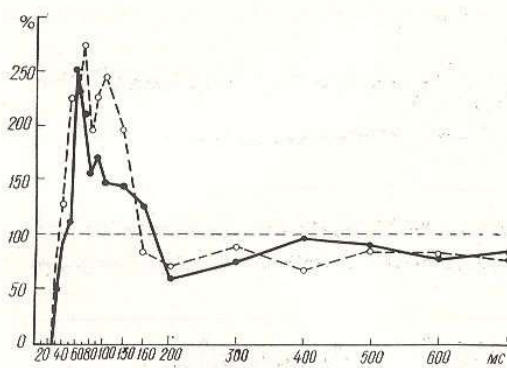


Рис. 2. Восстановление ответоспособности слуховой коры кошки во время «медленного» (пунктирная линия) и «быстрого» (сплошная линия) естественного сна.

По горизонтали — интервал между щелчками, в мс; по вертикали — усредненная амплитуда ВП на тестирующий щелчок, в процентах к амплитуде ВП на кондиционирующий щелчок.

В разные фазы естественного сна амплитуда ВП слуховой коры и ВКТ на щелчок была различной и зависела от характера фоновой электрической активности этих структур. Независимо от фазы сна ВП слуховой коры головного мозга были меньшими, чем в состоянии покоя, дремоты или нембуталового наркоза. Особенностью ответов слуховой коры во время сна было преобладание в них положительных компонентов. Ответы ВКТ отличались в эту фазу большей вариабельностью по амплитуде. В периоды «медленного» сна амплитуда ВП и в слуховой коре, и во ВКТ была закономерно большей, чем во время фазы «быстрого» сна. Это превышение амплитуды ВП составляло до 150 % для слуховой коры и 20—30 % для ВКТ. Во время «быстрого» сна на фоне резко десинхронизированной электрической активности коры мозга ВП в слуховой коре, и часто во ВКТ, возникали настолько незначительными по амплитуде, что иногда их трудно было выделить из фона.

Ответы слуховой коры на щелчок во время сна часто содержали позднее медленное колебание, возникающее сразу после ранних положительных компонентов и имеющее значительную амплитуду. Особенностью ответов слуховой коры во время естественного сна была меньшая во многих случаях продолжительность ранних положительных компонентов.

Нами были изучены ВП слуховой коры и ВКТ на парные щелчки во время протекания фаз «медленного» и «быстрого» сна, что позволило выяснить динамику восстановления ответоспособности этих структур в разные фазы сна. Минимальный интервал между двумя щелчками, при котором второй щелчок вызывал возникновение ВП во ВКТ, составлял 9—10 мс и был одинаковым и для фазы «медленного» сна, и для «быстрого» сна. Для слуховой коры этот интервал у разных животных колебался от 25 до 40 мс. Восстановление ответоспособности слуховой коры после окончания периода «абсолютной рефрактерности» во время «медленной» и «быстрой» фаз сна происходило практически мгновенно (рис. 2).

Если минимальный интервал между щелчками составлял 30 мс, то амплитуда ВП на тестирующий щелчок была почти такой же, как на кондиционирующий щелчок во время «медленного» сна, и для «быстрого» сна.

Во время «медленного» сна амплитуда ВП на тестирующий щелчок достигала 250—300 % амплитуды ВП на кондиционирующий щелчок.

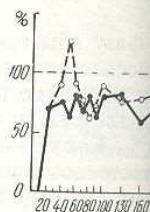


Рис. 3. Восстановление ответоспособности тела во время «быстрого» сна.

При интервалах 70—80 мс амплитуда ВП слуховой коры на тестирующий щелчок возрастала, и при интервалах 100—150 мс амплитуда ВП достигала 100 %.

Дальнейшее увеличение интервала между щелчками и амплитуды ВП на тестирующий щелчок достигала 140—150 мс, а амплитуда ВП на кондиционирующий щелчок составляла только 80—90 % амплитуды ВП на тестирующий щелчок. Наибольшее уменьшение амплитуды ВП на кондиционирующий щелчок наблюдалось в фазу «медленного» сна, когда ВП на второй щелчок составляла 400 мс, когда ВП на первый щелчок составляла 400 мс.

В дальнейшем постепенно восстанавливалась ответоспособность слуховой коры, и амплитуда ВП на тестирующий щелчок достигала 100 %.

Подобная картина восстановления ответоспособности слуховой коры отмечалась в фазу «быстрого» сна. Амплитуда ВП на тестирующий щелчок была несколько меньше, чем в фазу «медленного» сна.

Восстановление ответоспособности слуховой коры происходило в фазу «быстрого» сна. И в фазу «медленного» сна амплитуда ВП на тестирующий щелчок была почти равномерной и составляла 70—80 %.

В фазу «медленного» сна амплитуда ВП на тестирующий щелчок была почти такой же, как на кондиционирующий щелчок. При увеличении интервала между щелчками амплитуда ВП на тестирующий щелчок увеличивалась при интервалах 70—80 мс.

волн тета-
ении десят-
от «быстро-
асстройство
анием быст-
та-волн не-
и «быстро-
1.

ние ответоспо-
кору кошки
ого» (пунктир-
рого» (сплош-
венного сна.

тервал между
вертикали — ус-
ВП на тестирую-
тах к амплитуде
ющей щелчок.

вой коры и
новой элект-
а ВП слухо-
янии покоя,
ов слуховой
х компонен-
тельностью по
в слуховой
фазы «быст-
150 % для
сна на фоне
ы мозга ВП
начительны-
фона.

содержали
анных поло-
ду. Особен-
была мень-
ельных ком-

ные щелчки
то позволило
структур в
щелчками, при
Т, составлял
и для «быст-
отных коле-
уховой коры
время «мед-
мгновенно

Если минимальный интервал между щелчками для ВП слуховой коры составлял 30 мс, то уже при интервале между ними 40 мс амплитуда ВП на тестирующий щелчок составляла 120—150 % амплитуды ВП на кондиционирующий щелчок. Это характерно и для фазы «медленного» сна, и для «быстрого» сна.

Во время «медленного» сна при интервалах между парными щелчками 50—70 мс амплитуда ВП слуховой коры еще больше возрастала и достигала 250—300 % амплитуды ВП на кондиционирующий щелчок.

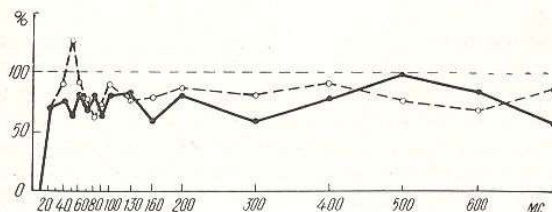


Рис. 3. Восстановление ответоспособности внутреннего коленного тела во время «медленного» (пунктирная линия) и «быстрого» (сплошная линия) сна. Обозначения те же, что и на рис. 2.

При интервалах 70—80 мс происходило уменьшение амплитуды ВП слуховой коры на тестирующий щелчок до 150 %, а затем она снова возрастала, и при интервале 100 мс наблюдался второй пик повышения ответоспособности слуховой коры до 180—200 % (рис. 2).

Дальнейшее увеличение интервала между кондиционирующим и тестирующими щелчками приводило к резкому падению амплитуды ВП слуховой коры на тестирующий щелчок. При интервале между щелчками около 140—150 мс этот ответ был равным по амплитуде ответу на кондиционирующий щелчок, а при интервале 160—170 мс составлял только 80—90 % амплитуды ответа на кондиционирующий стимул. Наибольшее уменьшение амплитуды ВП слуховой коры на тестирующий щелчок в фазу «медленного» сна происходило при интервале 300—400 мс, когда ВП на второй щелчок составлял только 50—60 % амплитуды ВП на первый щелчок.

В дальнейшем постепенно происходило восстановление ответоспособности слуховой коры, которое в фазу медленного сна наступало при интервале между щелчками 1—1,5 с.

Подобная картина восстановления ответоспособности слуховой коры отмечалась в фазу «быстрого» сна (рис. 2), хотя абсолютная амплитуда ВП и на кондиционирующий, и на тестирующий щелчок была намного меньше, чем в фазу медленного сна.

Восстановление ответоспособности ВКТ происходило несколько по-иному (рис. 3). И в фазу «медленного», и в фазу «быстрого» сна при интервале между парными щелчками от 10 до 40 мс происходило быстрое и почти равномерное восстановление ответоспособности ВКТ до 70—80 %.

В фазу «медленного» сна при интервале 50 мс амплитуда ВП ВКТ на тестирующий щелчок, как правило, превышала амплитуду ВП на кондиционирующий щелчок и составляла, в среднем, 110—130 %. При интервалах между щелчками 60—80 мс происходило уменьшение амплитуды ВП на тестирующий щелчок до 60—70 % с последующим ее увеличением при интервалах 90—100 мс до 90—100 % (рис. 3).

Дальнейшее увеличение интервалов между щелчками приводило к уменьшению амплитуды второго ответа, и при интервале 160 мс его амплитуда составляла 60—80 % ответа на первый щелчок. Второй ответ оставался меньшим по сравнению с первым и при интервалах 200—1000 мс.

Только при интервале между щелчками 400—500 мс отмечено еще одно заметное увеличение повышения ответоспособности ВКТ. При этом ВП на тестирующие щелчки могли составлять 90—120 % амплитуды ВП на кондиционирующий щелчок, а затем амплитуда второго ответа опять снижалась.

Восстановление ответоспособности ВКТ в фазу «быстрого» сна, начиная с интервала между щелчками в 30 мс, носило «волновой» характер (рис. 3). Причем, амплитуда ответов на тестирующие щелчки была меньшей, чем на кондиционирующий при интервале между щелчками от 10 до 1 000 мс и составляла, в среднем, 70—80 %. Как видно на графике (рис. 3), особенно четко фазовый характер ответоспособности ВКТ зарегистрирован при интервалах между щелчками 30—100 мс и прослеживался до 400—500 мс.

Обсуждение результатов исследований

Наши опыты показали, что характер электрической активности и ВП слуховой коры, и ВКТ в разные фазы естественного сна отличается определенными особенностями. Если во время «медленного» сна электрическая активность и слуховой коры, и ВКТ имеет одинаковый характер, то в фазу «быстрого» сна в слуховой коре преобладающей является низкоамплитудная десинхронизированная активность с преобладающей частотой 25—30 Гц, а для ВКТ в эту фазу характерно возникновение ритмических регулярных колебаний в диапазоне тета-ритма. В ряде опытов на кошках, у которых электроды были вживлены не только в слуховую кору и ВКТ, но и в латеральное колленчатое тело, и зрительную кору, такое же соотношение электрической активности обнаружено нами и в этих структурах. Этот факт свидетельствует о том, что возникновение тета-ритма в «быструю» фазу сна характерно для релейных ядер таламуса.

Во время глубокого естественного сна затрудняется формирование ВП, и они уменьшаются по амплитуде.

Наши опыты с применением парных щелчков показали, что во время сна кондиционирующий стимул вызывает облегчающий эффект, который длится около 100—130 мс и начинается сразу после окончания абсолютной рефрактерности, т. е. через 30 мс после нанесения кондиционирующего стимула.

Этот факт подтверждает точку зрения [5, 6], что причиной уменьшения ВП слуховой коры на тестирующий щелчок в интервалах между стимулами 40—100 мс в покое является не пассивное снижение возбудимости, а активное взаимодействие процессов возбуждения и торможения в коре головного мозга и ретикулярной формации. Характер этого взаимодействия определяется функциональным состоянием мозга.

Тот факт, что во ВКТ кондиционирующий щелчок во время сна не вызывает такого же облегчения, как в слуховой коре, указывает на существование самостоятельных механизмов взаимодействия между слуховой корой и ретикулярной формацией с одной стороны, и ВКТ и ретикулярной формацией — с другой. Об этом свидетельствует и неодинаковое изменение характера электрической активности этих структур в разные фазы сна.

Отсутствие прямой зависимости в слуховой коре и ВКТ от того, что изменение ответоспособности на тестирующий стимул не является следствием проведения афферентного сигнала [7]. Причиной этих изменений являются в таламической коре механизмы [5] афферентного залпа.

1. Альтман Я. А., Капитанова Л. В. Электрическая активность системы при действии стимула. Журн. СССР, 1963, 49, с. 908.
2. Альтман Я. А., Марусева А. В. Электрическая активность системы на последовательные стимулы. Журн. СССР, 1964, с. 1546—1549.
3. Гершуни Г. В. Оценка функций системы. — Физiol. журн. СССР, 1964, с. 361—376.
4. Гершуни Г. В. Электрофизиология В. кн.: Современные проблемы физиологии. М., 1964, с. 361—376.
5. Серков Ф. Н., Леонова Е. Ф. Парные раздражения. — Неврологический журнал, 1977, — 214 с.
6. Серков Ф. Н. Электрофизиология таламуса. — Журн. СССР, 1977, — 214 с.
7. Aitkin L. M., Dunlop C. W. Geniculate body. — J. Neurophysiol., 1949, 12, p. 4.
8. Andersen P., Brooks C. Ecc. thalamus potential fields, synaptic and postsynaptic components. — J. Neurophysiol., 1964, 27, p. 370—399.
9. Andersen P., Eccles J. C., Selzer W. C. The responses and recovery cycles. — EEG Clin. Neurophysiol., 1963, 15, N 3, p. 426—434.
10. Schwartz M., Shagass C. Effects of somatosensory evoked responses on recovery cycles. — EEG Clin. Neurophysiol., 1962, 14, p. 899—903.
11. Szentágothai J. A központi idegrendszer működésének vizsgálata. — Kísérleti orvostudományi vizsgaközlöny, 1964, 10, N 1, p. 91—119.
12. Teas D. C., Kiang N. J. Evoked potentials. — J. Neurophysiol., 1964, 16, N 5, p. 459—471.
13. Winter D. L., Frost J. Recovery cycles. — J. Neurophysiol., 1964, 16, N 5, p. 459—471.

Кафедра физиологии человека и животных Одесского университета.

Отсутствие прямой зависимости между изменениями ответоспособности в слуховой коре и ВКТ во время естественного сна указывает на то, что изменение ответоспособности специфических областей коры на тестирующий стимул не может быть объяснено только изменением условий проведения афферентных импульсов через релейные ядра таламуса [7]. Причиной этих изменений могут быть тормозные реакции, возникающие в таламических структурах [8—10], а также определенные корковые механизмы [5—12], включающиеся во время прохождения афферентного залпа.

Литература

1. Альтман Я. А., Капитонова М. Э. Электрические ответы различных отделов слуховой системы при действии парных сигналов разной интенсивности.— Физиол. журн. СССР, 1963, 49, с. 908—918.
2. Альтман Я. А., Марусева А. М. Электрические ответы различных отделов слуховой системы на последовательные звуковые раздражения.— Докл. АН СССР, 1960, 135, с. 1546—1549.
3. Гершун Г. В. Оценка функционального значения электрических ответов слуховой системы.— Физиол. журн. СССР, 1962, 48, с. 241—250.
4. Гершун Г. В. Электрофизиологические показатели функции слуховой системы.— В кн.: Современные проблемы электрофизиологических исследований нервной системы. М., 1964, с. 361—376.
5. Серков Ф. Н., Леонова Е. Ф., Шелест И. И. Вызванные потенциалы слуховой коры на парные раздражения.— Нейрофизиология, 1969, 1, № 1; с. 54—64.
6. Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы.— Киев: Наукова думка, 1977.— 214 с.
7. Aitkin L. M., Dunlop C. W. Interplay of excitation and inhibition in the cat medial geniculate body.— J. Neurophysiol., 1968, 31, N 1, p. 44—61.
8. Andersen P., Brooks C., Eccles J. C., Sears T. A. The ventrobasal nucleus of the thalamus potential fields, synaptic transmission and excitability of both presynaptic and postsynaptic components.— J. Physiol., 1964, 174, N 2, p. 348—369.
9. Andersen P., Eccles J. C., Sears T. A. The ventrobasal complex of the thalamus types of cells, their responses and their functional organization.— J. Physiol., 1964, 174, N 2, p. 370—399.
10. Angel A. Cortical responses to paired stimuli applied peripherally and at sites along the somatosensory pathway.— J. Physiol., 1967, 191, N 2, p. 427—448.
11. Jarcho L. W. Excitability of cortical afferent system during barbiturate anesthesia.— J. Neurophysiol., 1949, 12, p. 447—457.
12. Pearlman A. L. Evoked potentials of rabbit visual cortex.— EEG Clin. Neurophysiol., 1963, 15, N 3, p. 426—434.
13. Schwartz M., Shagass C. Effect of different states of alertness on somatosensory and recovery cycles.— EEG Clin. Neurophysiol., 1962, 14, N 1, p. 11—20.
14. Schwartz M., Shagass C., Bittle R., Flapan M. Dose related effects of pentobarbital on somatosensory evoked response and recovery cycles.— EEG Clin. Neurophysiol., 1962, 14, p. 899—903.
15. Szentágothai J. A központi idegrendszer mélyen fekvő részein végzett kísérleti beavatkozások módszerei. A «stereotaxis» elvén alapuló műszerek és alkalmazásuk.— In: Kísérleti orvostudomány vizsgáló módszerei, Budapest, 1957, 3, p. 9—126.
16. Teas D. C., Kiang N. J. Evoked responses from the auditory cortex.— Exp. Neurology, 1964, 10, N 1, p. 91—119.
17. Winter D. L., Frost J. Recovery cycles in the lemniscal system.— EEG Clin. Neurophysiol., 1964, 16, N 5, p. 459—465.

Кафедра физиологии человека и животных
Одесского университета

Поступила в редакцию
3.III 1980 г.

V. D. Taranenko, D. N. Tychina

EVOKED POTENTIALS OF THE AUDITORY CORTEX AND MEDIAL GENICULATE BODY OF CATS TO PAIRED STIMULI DURING NATURAL SLEEP

Summary

The character of electric activity and the evoked potentials (EP) of the auditory cortex (AI) and medial geniculate body in response to single and paired clicks were studied in cats at different phases of natural sleep, recording electrodes implanted chronically in these structures. It is found that at the phase of fast sleep the medial geniculate body's electric activity was characterized by the presence of rhythmic oscillation in the θ -rhythm range. The amplitude and character of EP of the auditory cortex and the medial geniculate body during natural sleep depend upon the phase of sleep. During natural sleep the conditioning click has a facilitating influence on the occurrence of the cortex EP in response to the second click and shows that the subcortical mechanisms are blocked during sleep. In the medial geniculate body during sleep no facilitating effect of the conditioning click was observed.

Department of Normal Physiology,
I. I. Mechnikov State University, Odessa

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

УДК 612.833.81+591.51:612.822

В. М. Сторожу

АКТИВНОСТЬ ПРИ УСЛОВНОМ

Появление тормозных нейронов неокортекса и позволяет с уверенностью во время внеклеточного прекращения импульсной прямой, так и возвратных вставочных нейронов, выделяются между собой на одиночное раздражительное раздражением. В то афферентным торможением сивном периферическом и ТПСР, лежащие в основе, ся при высокочастотных комбинация этих основных тн ется на каждый афферент ходимой составной частью случайно авторы, которые кой характера корковых [2, 7], показали, что свн раздражение начально то шим исключением, ТПСР ным ответом. У многих не вые разряды, в основе ко активация и явления отда раздражение в корковых ные реакции, в которых то ным процессом.

Разработанная И. П. дия тормозных явлений в торной деятельности имеет вое современное нейрофизи ратуре не рассмотрено со с фазами нейронных реак ронных реакций при разл заны качественные отличн корковых зонах.

Мы изучали характер при некоторых видах усло ного характера нейронных