

личных эмоциональных состояниях. Снова обратимся к рис. 2. За 70 мин непрерывного СР мощность при выполнении работы по преодолению наклона снизилась почти в 2 раза и оставалась примерно на этом уровне еще 50 мин. После этого крысе был дан двухминутный отдых (отключен стимулятор СР) и вновь предоставлена возможность СР. Однако после 2-минутного отдыха средняя мощность за последующие 5—10 мин СР существенно не отличалась от таковой, непосредственно предшествовавшей отдыху. В конце 10-й — начале 11-й минуты повторного СР начали стимуляцию (пороговую для оборонительной реакции у данной крысы) вентромедиального ядра гипоталамуса прямоугольными импульсами тока силой 70 мкА; продолжительность импульсов составляла 1 мс, а частота их следования — 80 Гц. Раздражение вентромедиального ядра осуществляли лишь в моменты отсутствия СР, т. е. проводили сериями, которые чередовались с периодами СР. В результате такого комбинированного раздражения двигательная активность крысы значительно возросла, и средняя ее мощность в последующие 5 мин раздражения превышала исходную. Однако в дальнейшем работоспособность животного резко снизилась, мощность уменьшилась, крыса слабела «на глазах» и на 9-й минуте раздражения вентромедиального ядра прекратила целенаправленное движение к контактам при сохранении признаков оборонительной реакции (соответствующая поза с приподнятыми передними лапами, писк).

Приведенные результаты свидетельствуют о зависимости интенсивности работы, мобилизации физиологических резервов от активации конкретной системы эмоционального подкрепления. Таким образом, предлагаемый метод можно использовать в качестве методической основы для изучения роли положительных и отрицательных эмоций в физической работоспособности в эксперименте.

Yu. E. Rushkevich, A. N. Timchenko

APPLICATION OF THE SELF-STIMULATION METHOD IN EVALUATION OF THE WORKING CAPACITY OF LABORATORY ANIMALS

The device and technique are described for experimental investigations of the working capacity in animals striving for positive emotional reinforcement.

Institute of Gerontology, Academy of Medical Sciences of the USSR, Kiev

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Замостьян В. П., Норинская В. М. Методика изучения взаимосвязи между двигательной активностью и мотивацией // Журн. высш. нерв. деятельности. — 1977. — 27, № 5. — С. 1097—1099.
2. Мозжухин А. С., Давиденко Д. Н., Едальцев Б. В. и др. Основные особенности адаптации организма к экстремальным воздействиям // Актуальные вопросы физиологии труда. — Горький, 1982. — С. 124—125.
3. Синицкий В. Н., Крыжановская Л. А., Запоточный Б. А. и др. Особенности высшей нервной деятельности, работоспособности коры мозга при депрессиях и их сопоставление с другими изменениями церебрально-соматических процессов // Физиологические проблемы утомления и восстановления. — Киев, 1985. — Т. 2. — С. 142—144.
4. Сосенко В. А., Белоусова Ж. А., Горева О. А. Роль эмоционального фактора в развитии утомления // Там же. — С. 156—157.

Ин-т геронтологии АМН СССР, Киев

Материал поступил
в редакцию 29.05.89

УДК 612.825:611.813

Ф. Н. Серков

Сравнительная характеристика методов определения численной синаптической плотности в коре головного мозга

Применение в электронно-микроскопических исследованиях коры головного мозга некоторых положений стереологии и методов морфо-стереометрии значительно расширило возможности количественного анализа синаптического аппарата коры, в частности впервые получены данные о численной синаптической плотности, числе аксосоматических, аксодендритных и аксошипиковых синапсов в 1 мм^3 коры мозга, о среднем числе синапсов на одном корковом нейрона [3, 4, 6, 12]. Однако при сравнении имеющихся в литературе количественных данных обнаруживаются значительные различия. Так, число синапсов в 1 мм^3 коры мозга кошки, по данным, полученным разными исследователями, составляет 286 млн [6, 12], 342 млн [3, 4] и даже 408 млн [9]. Можно полагать, что эти расхождения значительно обусловлены неодинаковыми методами определения численной синаптической плотности. В связи с этим возникает существенная необходимость, рассмотреть некоторые методические вопросы стереометрии синапсов.

Для определения численной синаптической плотности в коре и других структурах головного мозга предложено несколько методов, основанных на одной формуле $N_V = N_A/H$, где N_V — число исследуемых микрообъектов в 1 мм^3 мозга, N_A — число их профилей на 1 мм^2 среза, H — средняя длина следа профилей микрообъектов на срезе, спроецированная перпендикулярно к плоскости среза (так называемый тангенс-, или калиберный, диаметр, выражающий в данном случае высоту среднестатистической аксонной терминали — АТ) [1, 2, 5, 8, 15, 16]. Некоторым видоизменением этой формулы является формула $N_V = N_A \cdot (1/H)$, в которой $1/H$ является величиной, обратно средней длине профилей [10, 14]. При применении этой формулы величина N_V оказывается такой же как и при применении формулы $N_V = N_A/H$. Формула $N_V = N_A/H$ теоретически хорошо обоснована для опреде-

Формула $N_V = N_A/H$ теоретически хорошо обоснована для определения в тканях числа микрообъектов шарообразной формы, у которых диаметр H равен среднему диаметру. Но даже в этом случае для получения истинного значения тангенс-диаметра необходима его коррекция в виде $H = d + t$, где d — средний диаметр профилей объектов, t — толщина среза. Определение же истинного значения H АТ в коре головного мозга является очень трудной задачей, так как их размер и форма очень разнообразны. Наряду с АТ в виде круглых и эллипсоидных дисков, имеются АТ в виде цилиндра, конуса, трехосного эллипсоида и т. д. В зависимости от направления плоскости разреза, проходящей через такие АТ, их профили на срезе могут иметь форму круга, треугольника, двусосного эллипса и фигур сложной и неправильной формы. Длина профилей АТ колеблется от 0,2 до 2,5 мкм, ширина — от 0,1 до 1,8 мкм. Важно, что при этом между истинным размером АТ и размером его профиля нет прямой зависимости. Поэтому, при определении численной синаптической плотности в коре мозга по формуле $N_V = N_A/H$ приходится пользоваться величиной H среднестатистической

АТ. Для определения λ мы и уплощенных дисков $\lambda = 4d/\pi(1+c^2)$, где d — диаметр объектов на срезе, c —

Таким образом, для головного мозга могут быть приняты значения $N_V = \frac{N_A}{d+t}$ и $N_V = N_A$.

лагают пользоваться

сти микрообъектов в
муле Z является вели-
чина $1/H$.

В модельных опытах с частицами, сходных с тверждающие возможные варианты [8].

Кроме методов, также метод вычисле

ческой толщине» срез T — «теоретическая толщина самой маленькой формулы, «теоретический» средний диаметр среза (S), умноженный на $(T+t)$. Считается, что T равен площади среза в 1 мм^3 .

Следовательно, ПАТ является одной из форм определения численности населения. Достоинством этого любой из привнесенных методов ее измерения является методических вопросов, тем, какие из параметров качества базовых показателей окончательно не решены, на него нет и он решен.

В ряде исследований в коре головного мозга мембраны в

При этом H при
или ее сумме с тол
мембраны определяе
ла измерений ее дли
ных срезов. Величи
срезах, имеющих син

Основной недостаток синептической профилей АТ, имеющих утолщенную мембрану синептического контакта наших исследований коры головного мозга содержат типичные профилями АТ. Относится тем, что кон- зах видно, как про- тактом превращает

Физиол. журн., 1990, т.

АТ. Для определения H совокупности микрообъектов сферической формы и уплощенных дисков разного размера предложена формула: $H = 4d/\pi(1+c^2)$, где d — средний диаметр профилей изучаемых микрообъектов на срезе, c — коэффициент вариации [1, 15].

Таким образом, для определения численной плотности АТ в коре головного мозга могут быть использованы следующие формулы:

$$N_V = \frac{N_A}{d+t} \text{ и } N_V = N_A : \frac{4d}{\pi(1+c^2)} \quad [1, 3, 15].$$

Некоторые исследователи предпочитают пользоваться формулой: $N_V = \frac{8N_A \cdot Z}{\pi^2}$ для определения плотности микрообъектов в виде уплощенных дисков [11]. В этой формуле Z является величиной, обратной H , т. е. ее можно записать в виде $1/H$.

В модельных опытах по определению численной плотности микрочастиц, сходных размерами и формой с АТ, получены данные, подтверждающие возможность применения формулы $N_V = N_A/H$ и ее вариантов [8].

Кроме методов, основанных на формуле $N_V = N_A/H$, применяется также метод вычисления ее в объеме исследуемой ткани по «теоретической толщине» среза, используя формулу $T = 2\sqrt{r^2 - (\frac{a}{2})^2}$, в которой T — «теоретическая толщина» среза, r — средний радиус АТ, a — диаметр самой маленькой АТ [13]. Нетрудно видеть, что, согласно этой формуле, «теоретическая толщина» есть не что иное, как откорректированный средний диаметр АТ. Объем исследуемой ткани (V) равен площади среза (S), умноженной на «теоретическую толщину» T или на $(T+t)$. Считается, что в этом объеме число АТ равно числу их профилей на площади среза S . По этим данным определяется число АТ в 1 мм^3 .

Следовательно, величина H , т. е. диаметр среднестатистической АТ, является одной из величин, обуславливающих конечный результат определения численной синаптической плотности при применении для этого любой из приведенных выше формул. Поэтому вопрос о способе ее измерения является одним из важнейших и вместе с тем труднейших методических вопросов стереологии синапсов. К сожалению, вопрос о том, какие из параметров профилей АТ на срезе наиболее пригодны в качестве базовых при определении истинного среднего диаметра АТ, окончательно не решен. Точного, теоретически обоснованного ответа на него нет и он решается пока в значительной мере эмпирически.

В ряде исследований при изучении численной синаптической плотности в коре головного мозга H определялась по длине дифференцированной мембраны в зоне синаптического контакта [6, 7, 12].

При этом H принималась равной или средней длине мембраны (h), или ее сумме с толщиной среза $t(h+t)$. Длина дифференцированной мембраны определяется или как среднееарифметическое большого числа измерений ее длины на срезе или методом последовательных серийных срезов. Величина N_A определялась по числу профилей АТ на срезе, имеющих синаптический контакт.

Основной недостаток этого метода заключается в том, что определение синаптической плотности производится только по числу на срезе профилей АТ, имеющих синаптический контакт с дифференцированной утолщенной мембраной. Профили АТ, не имеющие на срезе видимого синаптического контакта, при этом не подсчитываются. По результатам наших исследований, число таких «безконтактных» профилей в срезах коры головного мозга толщиной 0,05 мкм составляет 45—50 %. Они содержат типичные синаптические пузырьки и несомненно являются профилями АТ. Отсутствие на их срезе синаптического контакта объясняется тем, что контакт не попал в плоскость среза. На серийных срезах видно, как профиль АТ с хорошо выраженным синаптическим контактом превращается в «безконтактный» [7], и он уже не учитывается.