

В. В. ФАНАРДЖЯН, Б. А. ЕЗДАНЯН

К МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ЛОКАЛИЗАЦИИ ФУНКЦИЙ В МОЗЖЕЧКЕ*

Последние два десятилетия характеризуются все возрастающим интересом исследователей к проблеме локализации функций в мозжечке. Выполненные за этот период работы показали не только разнообразие и сложность афферентного потока, идущего почти со всех видов рецепторов к этому органу, но и выявили в мозжечке определенную локализацию различных афферентных систем организма.

Особенно интенсивному исследованию подверглась передняя доля мозжечка ([26, 44] и др.), тогда как задний червь и полушария его в меньшей степени являлись предметом изучения.

Это обстоятельство, а также тот факт, что последние подразделения мозжечка обладают мощными связями с верхними этажами центральной нервной системы, и, в частности, с корой больших полушарий головного мозга, побудили нас к выполнению настоящего исследования.

Помимо этого нам представлялось интересным изучение эфферентной стороны деятельности мозжечка, как менее изученной, особенно вопросы ее соматомоторной локализации.

Материал и методики

У подопытных животных (10 собак) удалялись определенные участки заднего червя и полушарий мозжечка в условиях асептической операции. После прохождения наркоза, вплоть до забоя, подопытные животные подвергались тщательному физиологическому анализу, включающему систематическое наблюдение за нарушением двигательных и сенсорных функций, запись отпечатков лап при локомоции (ихнограмма), фотографирование, измерение кожной температуры конечностей и прослеживание за вегетативными отклонениями.

После забоя животного мозжечок подвергался гистологическому изучению, основной целью которого являлось определение точных границ экстирпированных участков. Наряду с этим исследовалась динамика тканевых реакций в ответ на травму органа, при этом особое внимание обращалось на характер репаративных процессов, развивающихся в очаге повреждения.

Гистологические срезы получались при помощи целлюлоидиновой заливки и окрашивались по Нисслию, ван Гизону, гематоксилин-эозинном, а в некоторых случаях проводилась тотальная импрегнация серебром по Кахалю.

* Доложено на 32-й отчетной научной сессии Ереванского медицинского института 31 марта 1959 г.

На рис. 1а приводится схема строения мозжечка у собаки. Рис. 1б демонстрирует среднесагитальный срез через весь мозжечок, продолговатый мозг и вороньев мост собаки, окрашенный по Нисслю. Нами была использована анатомическая классификация мозжечка, предложенная Ларсселом [39].

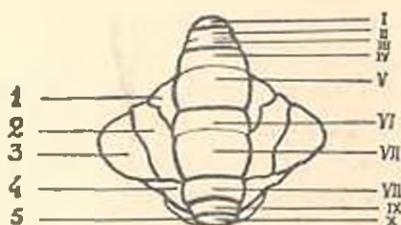


Рис. 1а

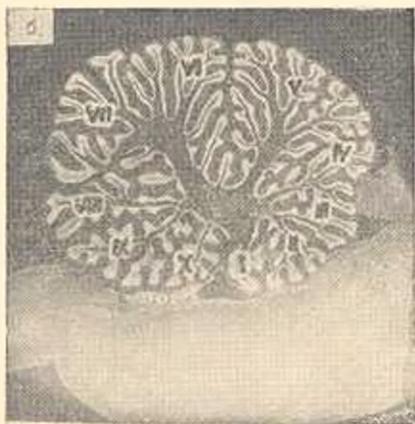


Рис. 1б

Рис. 1а—Схема строения мозжечка собаки.

1. lobulus simplex. 2. l. paramedianus. 3. l. ansiformis. 4. l. paraflocculus 5. flocculus. I—X доли червя. I—lingula, II—III—l. centralls, IV—V—culmen, VI—declive. VII—tuber, VIII—pyramis, IX—uvula, X—nodulus.

Линии между долями червя (сверху вниз)—fissura precentralis, f. intercentralis I, f. preculminata, f. interculminata I, f. prima, f. posterior superior, f. prepyramidalis, f. secunda, f. posterior lateralis.

Рис. 1. б—Среднесагитальный срез мозжечка собаки. Негативное микрофото, двукратное увеличение. Обозначения те же, что и на рис. 1а.

Полученные результаты

По клинической картине нарушения функций мозжечка всех подопытных животных можно было распределить по группам:

- I группа — собаки № 5 и 8
- II группа — собаки № 3, 4 и 6
- III группа — собаки № 9 и 10
- IV группа — собаки № 1, 2 и 7.

У собак I группы основным нарушением являлось расстройство локомоции в передней левой лапе, выражающееся в отчетливой дизметрии. На правой передней лапе отмечалось повышение чувствительности к тактильным раздражениям. Походка была несколько атактичной. В первые дни имелось также расстройство равновесия, что часто приводило к падению животных на бок. Указанные дефекты уже к 6—7 дню после операции в достаточной степени компенсировались. Помимо общей картины отмечались нарушения, характерные для каждой собаки в отдельности. Так, у

собаки № 5 можно было отметить более глубокую степень двигательных расстройств в первые дни после операции, и то время как у собаки № 8 последние носили более обобщенный характер и касались также задней левой лапы.

Гистологическое изучение поврежденного мозжечка показало, что у этих собак удалены: левая околосрединная долька, часть левой петлеобразной дольки (Crus II), *paraflocculus* и *flocculus* слева (рис. 2). У собаки № 5 в оставшихся частях петлеобразной дольки (Crus I) местами отмечается выпадение клеток Пуркинье вдоль извилин, но не на большом расстоянии от места повреждения. В результате частичной перерезки средней ножки мозжечка слева в этой долке попадают также извилины, лишённые клеток Пуркинье на всем протяжении. У этой собаки дефект мозжечка был занят гематомой, находящейся в процессе организации. У собаки № 8 в оставшихся участках петлеобразной дольки дистрофических или некротических изменений не наблюдалось. Однако при операции у этой собаки значительному повреждению подвергся также бугор червя, где отмечаются как дефекты извилин, так и выпадение ганглиозных клеток вдоль части уцелевших извилин.

У собак II группы нарушения заключались в атактичности походки и некотором увеличении экстензорного тонуса на всех конечностях. При этом расстройства были больше выражены на задней правой лапе; отмечалось повышение тактильной чувствительности на обеих передних лапах. Вызванные расстройства быстро компенсировались. По степени нарушения и срокам восстановления собаки располагались в следующем порядке: № 4, 6, 3.

Морфологический контроль показал, что у всех собак этой группы поврежден бугор червячка (рис. 3). У собаки № 4 под соединительнотканью рубцом отмечается отсутствие верхушек извилин и выпадение клеток Пуркинье вдоль этих извилин на небольшом расстоянии от места повреждения. У собаки № 6 помимо повреждения бугра отмечается большое кровоизлияние, занимающее белое и серое вещество пирамидальной дольки червя. Кпереди оно углубляется по белому веществу до язычка червя, захватывая при этом некоторые участки подкорковых ядер мозжечка. У собаки № 3 извилины бугра или отсутствуют, или же подверглись полной атрофии. Повреждение распространяется также на пирамидальную дольку — часть извилин ее отсутствует, в оставшихся полностью или ча-



Рис. 2. Повреждение мозжечка у собаки I группы

стично выпали клетки Пуркинье. У всех трех собак этой группы уцелели соседние со скатом червя извилины бугра.

Собаки № 9 и № 10, образующие III группу, оперировались несколько иначе; мозжечок у них рассекался по средне-сагитальной линии остро отточенным лезвием. У собаки № 9 в первые два дня наблюдались маневренные движения в левую сторону, в сидячем положении голова также была отклонена влево, отмечался тремор. У собаки № 10 основное нарушение заключалось в том, что она при движении подтягивала заднюю правую лапу к брюху, что создавало впечатление отставания этой конечности в акте локомоции. Походка была атактичной. Изредка имелись качательные движения головы и туловища.

Макроскопически у этих животных виднелась кратерообразная щель, проходящая в среднесагитальной плоскости в области бугра и ската червя (рис. 4). У собаки № 9 линия рассечения начинается около первичной бороздки, проходит по скату, где она неглубокая. В области бугра, по-



Рис. 3. Широкое мозжечка у собак II группы.



Рис. 4. Повреждение мозжечка у собак III группы.

степенно углубляясь, в средней части его доходит до белого вещества. На поверхности бугра края щели расходятся и образуют кратерообразную щель, затем рассечение распространяется на пирамидальную долю, задний язычок, узелок червя. У собаки № 10 рассечение полное в области бугра, доходит до белого вещества и расположенных в нем подкорковых ядер. Линия рассечения, становясь уже и поверхностнее, впереди доходит до первичной бороздки, взади — лишь до заднего язычка червя.

IV группа представляет животных, нарушения у которых различны в большей мере, поэтому описание их требует детализации. У собаки № 1 расстройства отмечались на левых лапах, что выражалось в атонии и

дизметрии, приводящих, в конечном счете, к атактичности походки. При пассивном подъеме левой передней лапы она на некоторое время сохраняла приданное ей положение.

Нарушения того же порядка наблюдались у собаки № 2, однако они были менее отчетливыми. Помимо того, у этой собаки через несколько часов после операции имелись маневренные движения в обе стороны.

У собаки № 7 нарушения были наиболее выраженными по сравнению со всеми остальными подопытными животными. Компенсация произошла медленно и спустя 46 дней после операции, в день забоя, еще наблюдались двигательные расстройства. Нарушения больше касались лап левой стороны, которые в первые дни показывали сильную степень атонии, а в последующем выраженную дизметрию. Имелось сильное повышение тактильной чувствительности на лапах правой стороны. На них же экстензорный тонус был несколько повышен.

Гистологическое изучение мозжечка у этих животных показало (рис. 5), что у собаки № 1 отсутствует нижняя половина левой околосрединной дольки. Извилины вокруг операционной травмы выглядят бледно. В них отмечается полное выпадение клеток Пуркинье в результате повреждения белого вещества, через которое подходят к ним афферентные и проходят в обратном направлении эфферентные нервные волокна. Справа повреждение несколько заходит в область бугра червя, а спереди и слева оно углубляется на некотором расстоянии в петлеобразную дольку и в части извилины последней обнаруживается выпадение клеток Пуркинье. У собаки № 2 весь бугор и больше половины правой околосрединной дольки покрыты соединительнотканым рубцом. Под последним отсутствуют верхушки извилин этих отделов мозжечка и отмечается выпадение клеток Пуркинье вдоль поврежденных извилин. У собаки № 7 обнаружен большой дефект (яма) в области левой околосрединной дольки полушария и бугра червя мозжечка. В результате значительного повреждения средней ножки мозжечка слева, в уцелевших извилинах, вокруг операционной травмы, отмечается выпадение клеток Пуркинье, а некоторые из этих извилин подверглись полной атрофии. К поврежденному участку мозжечка и к продолговатому мозгу, прилежащему к этому участку, прирос плотный соединительнотканно-мышечный рубец. Спереди повреждение доходит до передней доли червя.

Заканчивая описание симптоматики, наблюдаемой у подопытных животных, следует сказать, что нам не удалось подметить у них каких-либо резких нарушений вегетативных функций или отклонений в кожной температуре конечностей.

Другой вопрос, интересующий нас, касался изучения гистологической динамики процессов, прослеженных нами от 7 по 46 день после оперативного повреждения мозжечка. Давая общую оценку, прежде всего следует отметить, что они не носят специфического характера, на что имеются некоторые указания и в литературе (Н. И. Лифшиц [4]; В. К. Красуский [3]).

Через 7 дней после операции (собаки № 2, 4, 8) обнаруживается микроскопическая картина, указывающая на оформление соединительно-

тканного рубца в области повреждения. Среди макрофагов, фагоцитирующих некротические массы, и эритроцитов, особенно там, где заканчивается «уборка», часто попадаются плазматические клетки. Последние, как правило, расположены группами вокруг кровеносных сосудов. Перифериче-



Рис. 5. Повреждение мозжечка у собак IV группы.

ские участки повреждения заняты уже молодой грануляционной тканью, берущей свое начало от уцелевших прослоек мягкой мозговой оболочки.

В поврежденных извилинах в этот срок опыта ясно видно также раздражение нейроглиальных элементов (рис. 6а). Наблюдается сильный глиоз в ганглиозном слое, там где клетки Пуркинье переживают некробиотические изменения или же ближе к месту повреждения успели уже погибнуть. Гибели клеток Пуркинье предшествуют картины частичного и полного хроматолита, сморщивания клеток и их ядер (гиперкардиохромные клетки), «клеток теней» и т. п. (рис. 6б). Выраженность выпадения клеток Пуркинье в извилинах находится в прямой зависимости от степени повреждения белого вещества, по которому к данным извилинам подходят афферентные и проходят в обратном направлении эфферентные нервные волокна.

В течение второй недели после операции (собаки № 6, 5, 9, 1) соединительнотканый рубец оформляется полностью (рис. 6в). В извилинах, где в ранние сроки наблюдалось только выпадение клеток Пуркинье, отмечается побледнение всех слоев коры, резкое обеднение клеточными элементами, в частности ее зернистого слоя (рис. 6г).

Дальнейшее развитие рапаративных процессов (собаки № 3, 10, 7) заключается в уплотнении соединительнотканного рубца: происходит сгущение и огрубение коллагеновых пучков, пикрофуксином они интенсивно окрашиваются в вишнево-красный цвет, между ними появляется много пигментных клеток. Под рубцом происходит полная атрофия ранее запустевших извилин.

Обсуждение результатов и заключение

Как было показано, у подопытных животных были преимущественно повреждены следующие подразделения заднего червя и полушарий мозжечка: *putamis*, *l. paramedianus*, *l. paraflocculus*, *tuber* и *Crus II* петлеобразной дольки мозжечка (*l. ansiformis*) (рис. 1а,б).

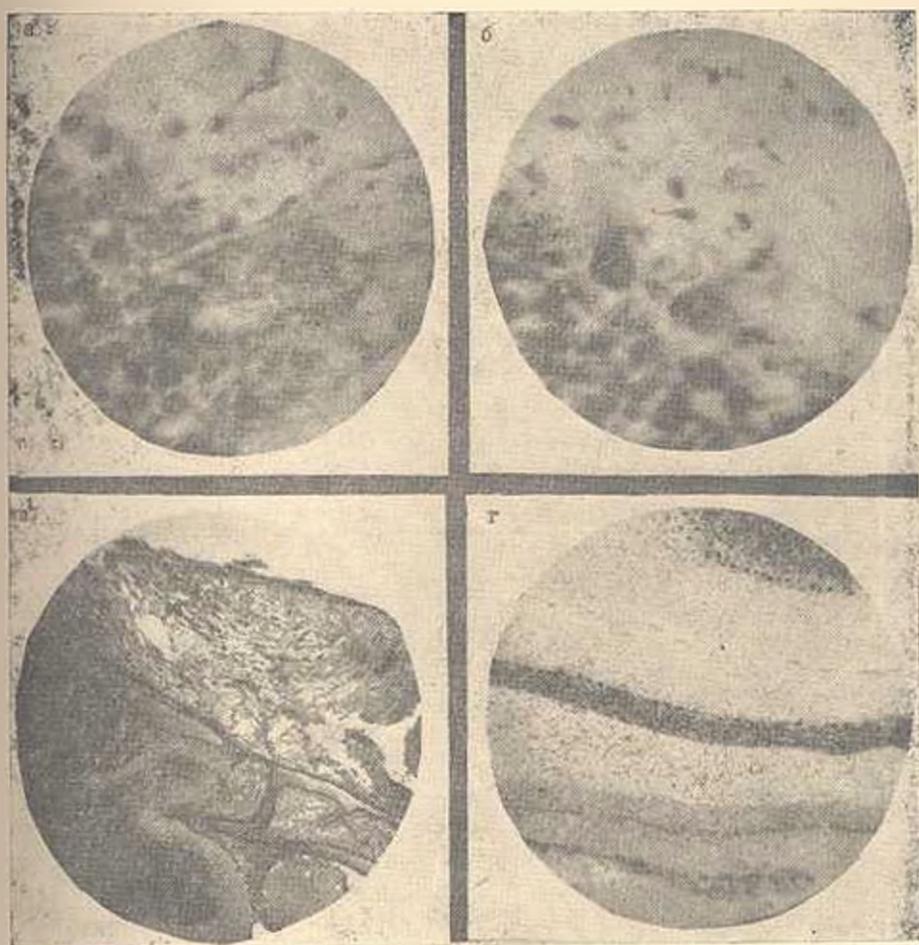


Рис. 6а — Микрофото. Об. 60X, Ок. 10. Окраска по Ниссляу;
 б — Микрофото. Об. 60 . Ок. 10. Окраска по Ниссляу;
 в — Микрофото. Об. 20X, Ок. 2. Окраска по ван Гилону;
 г — Микрофото. Об. 20X, Ок. 2. Окраска по Ниссляу.

Поскольку правильная оценка и критический анализ полученных результатов возможны лишь при сопоставлении их с литературными данными, считаем необходимым обсуждению материала предпослать краткую морфо-физиологическую характеристику указанных долек мозжечка.

Pyramis. В отношении афферентных волокон эта долька показывает большую схожесть с *uvula*, а также с интермедиальной частью передней доли мозжечка.

В литературе описаны четыре морфологически очерченные системы волокон, через которые афференты спинального происхождения достигают этой дольки. Одна из них проходит через латеральное ретикулярное ядро [38]. Бродал, Вальберг и Блекстад [17] обнаружили другой путь к *pyramis* через нижнюю оливу. Наружное клиновидное ядро также рассматривается как промежуточная станция для спинальных импульсов.

Наконец, были установлены некоторые спинно-мозжечковые волокна, достигающие этой дольки (см. [38]).

Электрофизиологическое подтверждение наличия окончаний спинальных афферентов в *rugatus* было дано в ряде работ [22, 24, 29, 21 и др.].

Что касается афферентов коркового происхождения, то основные пути представляются идущими через область оливы [59], парамедиальное ретикулярное ядро [58], [16] и ядра моста. Тогда как сенсомоторная кора больших полушарий является основным источником импульсов, передающихся через оливу, темпоральная и фронтальная области коры действуют на *rugatus* через ядра моста [46].

Электрофизиологические исследования, проведенные методом вызванных потенциалов [23, 32], подтвердили возможность наличия афферентной импульсации из коры больших полушарий к *rugatus*.

Таким образом, видим, что основными центральными образованиями, оказывающими свое действие на эту дольку, являются спинной мозг и кора больших полушарий головного мозга. При этом, согласно мнению Янсеня и Бродаля [38], спинно-мозговое влияние представляется доминирующим.

Из афферентных волокон *rugatus* известны таковые, идущие к ядру шатра к его каудальной части [37]. Эти афферентные проекции дают возможность *rugatus* воздействовать на ретикулярную формацию продолговатого мозга и на более высшие центры ствола мозга. Янсен и Бродаль [37] описали также волокна этой дольки, идущие непосредственно к вестибулярным ядрам, в особенности к ядру Дейтерса.

Приведенные анатомические данные согласуются с физиологическими исследованиями по раздражению этой дольки. Так, было показано, что раздражение *rugatus* приводит к облегчению или торможению рефлекторно и кортикально вызванных движений [54] и к гомолатеральному торможению экстензорной ригидности [13]. Гэмбсон, Гарризон и Вульси [32] удалось при том же воздействии вызвать движение лап и хвоста, которые были более отчетливыми на гомолатеральной стороне. Помимо этих эффектов, показывающих тесную функциональную схожесть *rugatus* и передней доли, физиологические исследования, в подтверждение анатомическим, выявили отношение этой дольки к движениям глаз [27 и др.].

Принципиально те же результаты были обнаружены при удалении *rugatus*, которые, в основном, касались поструральной сферы [50, 19], и были схожими с таковыми, обнаруженными в экспериментах того же типа на передней доле мозжечка [25].

1. *paramedianus*. Спинальные импульсы, согласно морфологическим данным, достигают этой дольки через ядро моста [60], [14].

Другой потенциальный путь проходит через латеральное ретикулярное ядро. В работе Андерсона [9] упоминается также о некоторых спинно-мозжечковых волокнах, достигающих I. *paramedianus*.

Имеется большое количество электрофизиологических исследований, демонстрирующих наличие спинальной импульсации к этой долке [56, 10, 8, 43 и др.].

Что касается афферентов коркового происхождения, то морфологическое основание для них дано в работе Вальберга [59], согласно которому импульсы из коры больших полушарий передаются к *I. paramedianus* через нижнюю оливу. Электрофизиологически было показано, что последние возникают из моторного поля и соматических полей I и II больших полушарий [31, 32, 53, 8 и др.].

Эфферентные импульсы из *I. paramedianus*, достигавшие тех же областей коры больших полушарий, были показаны в работе Гэннзмана, Кука и Снайдера [34]. Янсен и Бродал [37] представили морфологический анализ лишь первого звена пути — волокон к *nucleus interpositus*, проекции в котором, согласно этим авторам, расположены по самотопическому принципу. На основании физиологических эффектов раздражения мозжечка дальнейший ход волокон из этого ядра рассматривается как идущий к многочисленным галомическим, мезэнцефалическим и понто-бульбарным ядрам [38].

Эксперименты с локальным удалением *I. paramedianus* позволили составить определенную характеристику соматотопической локализации функций в этой дольке. Опыты, проведенные на различных животных (собаке, кошке, кролике, морской свинке), показали, что разрушение роstralных пластинок этой дольки вызывает нарушение локомоций (атаксия, атония, дизметрия) в висилатеральной передней лапе, тогда как повреждение каудальных пластинок приводит к тем же нарушениям в задней лапе [45, 42, 19 и др.]. Эти данные были подтверждены и в опытах с локальным электрическим раздражением [20]. Наряду с этим имеются работы, опровергающие точную и строгую локализацию в этой дольке. Тем не менее, резюмируя сказанное, следует отметить, что ни в одном подразделении мозжечка не наблюдается столь тесной согласованности между результатами, обнаруженными в экспериментах с локальным удалением и электрофизиологическими находками афферентных связей в отношении соматотопической локализации функций, как это мы имеем в *I. paramedianus*.

I. paraflocculus. Эта долька меньше других подвергнута морфологическому и физиологическому анализу. Из ее афферентных связей лучше изучены таковые из верхних структур ствола мозга и коры больших полушарий. Согласно Янсену и Бродалу [38], импульсы из этих образований достигают *I. paraflocculus* тремя путями: через оливо-мозжечковые волокна, понтомозжечковые волокна и латеральное ретикулярное ядро. При этом наибольшее значение придается ядрам моста. Через последние в небольшом количестве передаются и спинальные импульсы [60].

На основании этих исследований трудно сделать какое-либо заключение относительно функционального значения этой дольки. Ничего нового в этом отношении не дают и эксперименты с ее раздражением и удалением ([18] и др.). Имеются лишь некоторые основания антропометрического и частично морфологического характера, позволяющие предполагать об отношении *I. paraflocculus* к вегетативным функциям [38].

I. ansiformis. Пути, по которым поступают спинальные импульсы в эту

дольку, точно не установлены морфологически. Имеется возможность прохождения спинальных афферентов кожного и проприоцептивного [15] происхождения через ядра моста. Здесь же следует упомянуть о другом неясном пути — латеральное ретикулярное ядро, волокна которого, идущие к *l. ansiformis*, возникают в основном из его крупно-клеточного подразделения [38]. Электрофизиологическое подтверждение наличия спинальных афферентов к *l. ansiformis* дано в работах Дау и Андерсона [24], Снайдера и Стоуэлла [56].

Морфологически более детально изучены пути, идущие к этой дольке из более высоких уровней центральной нервной системы. Так, исследования [46, 14] показали, что импульсы из широких полей коры больших полушарий достигают *l. ansiformis* через ядра моста. Интересное наблюдение за нисходящими путями к нижней оливе, также проектирующихся к этой дольке, было проведено Вальбергом [59]. Им было показано явное отличие афферентов, идущих к *Crus I* и *Crus II*. При этом *Crus I* обнаружил сходство с *l. simplex*, а *Crus II* с *l. paramedianus*.

Электрофизиологически афферентные пути из коры к *l. ansiformis* показаны в ряде работ [31, 32, 53].

В то же время нет морфологического доказательства афферентных путей из этой дольки к коре больших полушарий. Имеется лишь предположение, что таковые идут через таламус [38], что частично объясняет физиологические находки, касающиеся влияния *l. ansiformis* на возбудимость и основную электрическую активность моторной области коры больших полушарий [49], [61]. Однако, наряду с этим Гэннэману, Куку и Снайдеру [34] не удалось обнаружить проекцию этой дольки в мозговую кору.

Большое количество работ посвящено вопросу самотопической локализации в *l. ansiformis*. При этом многие из них в основе своей подтверждают старую концепцию Болька [11], рассматривающую эту дольку как координационный центр для индивидуальных унилатеральных движений конечностей. Как старые [47], так и более поздние работы по изолированному удалению этой дольки [28, 48, 42] показали, что *Crus I* имеет отношение к передней лапе, тогда как *Crus II* — к задней. Это было подтверждено и в хронических экспериментах с электрическим раздражением *l. ansiformis* [20]. За то же говорят антропоморфические и сравнительно-анатомические исследования [40, 36].

Однако, наряду с этим существуют работы, опровергающие или ограничивающие гипотезу Болька [12, 18, 19] и др. и мы в настоящее время не можем с определенностью говорить о правомерности или несостоятельности этой гипотезы.

Tuber. Комплекс *declivo-folium-tuber* (долька C_2 по Больку), составной частью которого является *tuber*, считается филогенетически наиболее молодым подразделением червя мозжечка. Это подтверждается и при анализе связей его волокон. Так, согласно имеющимся морфологическим исследованиям, этот комплекс не получает афферентных волокон из спинного мозга и полностью находится под влиянием коры больших полуша-

рий. Импульсы из последних идут через ядра моста [14, 46] и медиальную добавочную оливу [59].

Детальный анализ указанных путей не вскрыл различия волокон, идущих к трем составным долькам комплекса, но в то же время было показано, что темпоральная и фронтальная области коры большого мозга оказывают свое влияние на этот комплекс через кортико-пonto-мозжечковую проекцию, тогда как сензомоторные поля — через оливу. Это функциональное подчинение дольки C_2 более высшим структурам центральной нервной системы согласуется еще с тем фактом, что она получает обильные ассоциативные волокна из *I. ansiformis* и *I. paramedianus* [35], которые, как было показано, сами находятся под сильным влиянием высших уровней.

Из эфферентных связей этого комплекса известны таковые, идущие к ядру шатра и оканчивающиеся в его средних отделах, а также несколько волокон к вестибулярным ядрам [37]. Согласно Янсену и Бродалу [38] долька C_2 через ядро шатра влияет на ретикулярную формацию продолговатого мозга и, возможно, на более высокие уровни мозгового ствола.

Чрезвычайно интересные данные, касающиеся функциональной значимости дольки C_2 , были получены за последнее время физиологическими исследованиями, обнаружившими наличие зрительно-слуховой зоны и поля для тактильных и проприоцептивных импульсов головы и шеи в пределах этой дольки [55, 56, 57, 50, 7, 6, 2]. В дальнейшем была показана двусторонняя связь этих полей с соответствующими областями коры больших полушарий [7, 30, 31, 52, 53, 33, 34, 32].

Исследования с изолированным удалением этой дольки обнаружили нарушения как в соматической, так и в сенсорной сфере. Так было показано усиление экстензорного тонуса на всех лапах, «петушиная походка» на инсультальной передней лапе, тремор головы [42, 19], а также ослабление реакции животного на свет и особенно на звук [19]. Последнее согласуется с вышеуказанными электрофизиологическими находками.

Вышеприведенное, прежде всего, показывает определенную согласованность между результатами наших экспериментов и литературными данными. Это касается как функциональной значимости *tuber* и *rugatus* для постуральной сферы, так и связи с регулицией движений конечностей животного *I. ansiformis* и *I. paramedianus*.

Однако наряду с этим имеются и некоторые расхождения, касающиеся, в основном, тонкой соматотопической локализации в последних. Существующее в литературе мнение об отношении роstralных отделов околосрединной и петлеобразной долек мозжечка к регуляции движений передних конечностей, а каудальных отделов — задних, не подтвердилось в наших экспериментах с той определенностью и категоричностью, как об этом пишут некоторые исследователи. Мы можем говорить о большей пластичности и динамичности локализации функций в этих подразделениях мозжечка.

Нами не было обнаружено соматомоторного представительства *I. paraflocculus*.

Несколько особняком стоят эксперименты со средне-сагитальным рассечением мозжечка. Проведенные с целью выявления функционального значения ассоциативных волокон [35], они вслед за исследованиями предыдущих авторов [41, 42, 25, 2] показали, что подобный вид вмешательства не вызывает особого или специфического мозжечкового недостатка. Имеющиеся симптомы скорее могут быть объяснены сопутствующим повреждением прилежащих отделов мозжечка или же его центральных ядер [1, 25].

В то же время исследование сенсорной сферы обнаружило у некоторых подопытных собак повышенную чувствительность на тактильные раздражения. Ее локализация на лапах, симметричных по отношению к конечностям, локомоция и тонус которых были нарушены в результате повреждения соответствующих участков мозжечка, или же на передних лапах в случае подобного нарушения задних конечностей, очевидно, в какой-то степени выявляет внутримозжечковые ассоциативные отношения. За то, что это может иметь место на уроше мозжечка, говорят работы Л. А. Орбели и его сотрудников [5]. К сожалению, использованные гистологические методы не выявили морфологического эквивалента этого феномена, как и вообще компенсаторно-приспособительных реакций при повреждениях мозжечка.

Институт физиологии им. акад. Л. А. Орбели

Поступило 19. I 1960 г.

АН АрмССР и

кафедра гистологии Ереванского
медицинского института

Վ. Վ. ՖԱՆԱՐԺՅԱՆ, Բ. Ա. ԷԶՅԱՆԿ

ՌԵԶՆԵՐԱԿՈՒՄ ՆՈՒՆԿՅՈՒՄՆԵՐԻ ՏԵՂՈՒԿԱՅՄԱՆ ՍՏՐՈՆ-ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ
ԻՆՍՏԻԹՈՒԹՅԱՆ ԻՄԱՆՆ

Ու մ փ ո փ ո լ մ

Աշխատության մեջ, շների ուղեղիկի սարրեր ստորաբաժանումների հետաքման և հետագա հյուսվածաբանական ստուգման միջոցով, կատարված է ուղեղիկի հետին որպում և նրա կիսագնդերում սոմատո-մոտոր ֆունկցիաների տեղակայման մորֆո-ֆիզիոլոգիական վերլուծում:

Պրոշվել է tuber-ի ու pyramis-ի կապը պոստորալ սֆերայի և paramedianus-ի ու ansiformis-ի կապը կենդանու վերջույթների կարգավորման հետ: Վերահիշյալ բլթիկներում հայտնաբերված է ֆունկցիաների տեղակայման ավելի մեծ պլաստիկականություն և շարժողունակություն, քան հայտնաբերել էին նախորդ հեղինակները:

Յուրյ է տրված, որ ուղեղիկի միջին-սուպրատլ գծով անցկացված կտրվածքը չի առաջացնում նրա որևէ որոշակի կամ սոսանձնահատուկ տնրավարարություն:

Մի քանի կենդանիների մոտ զղացողական սֆերայի հետադոտությունը հայտնաբերելը զգալիության բարձրացում ավն գրգիշների նկատմամբ, որոնք տեղակայված էին ուղեղիկի համապատասխան հասվածներում վնասվածք ունենալու հետևանքով լոկոմոցիայի խանգարումներ ունեցող վերջույթների

նկատմամբ սիմետրիկ թափերի վրա: Եռչնը հայտնաբերված է նաև ստաշա-
լին թափերում, հետևի վերջույթների մնաման դեպքում:

Այս ֆենոմենի, ինչպես նաև ընդանրապես ուղեղիկի մասունների
զեպրում կոմպենսատոր-հարմարվողական սեպիցիաների մոլեկուլոգիական
ամարվելը չի հայտնաբերված:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алексанян А. М. О функциях мозжечка. М., 1948.
2. Пиргер И. М. Клиника и хирургическое лечение опухолей мозжечка. М., 1959.
3. Красевский В. К. Гистопатологические изменения мозга у собак после опе-
ративного повреждения мозжечка. Ж. высш. нерв. деят., 7, 6, 922—928, 1957.
4. Лившиц Н. П. Влияние экстирпации мозжечка на условно-рефлекторную де-
ятельность собак. Тр. физиолог. ин-та им. И. П. Павлова, 2, 11—50, 1947.
5. Орбели Л. А. Новые представления о функциях мозжечка. Успехи совр.
биолог., 8, 2, 207—220, 1940.
6. Фирсов Л. А. Изменение электрической активности мозжечка при экстероопе-
гальном (звуковом и световом) раздражении. Физиолог. журн. СССР, 43, 10,
934—940, 1957.
7. Adrian E. D. Afferent areas in the cerebellum connected with the limbs. Brain,
66, 289—315, 1943.
8. Aibe-Fessard D. and Th. Szabo. Observations sur l'interaction des afferen-
ces d'origines peripherique et corticale destinees a l'ecorce cerebelleuse du
chat. J. Physiol., (Paris), 46, 225—229, 1954.
9. Anderson R. F. Cerebellar distribution of the dorsal and ventral spinocerebel-
lar tracts in the white rat. J. Comp. Neurol., 79, 415—423, 1943.
10. Bohm E. An electro-physiological study of the ascending spinal anterolateral fibre
system connected to course cutaneous afferents. Acta Physiol. Scandinav., 29,
suppl. 106, 106—137, 1953.
11. Halk L. (1906) cit. no Fulton J. F. Physiology of the nervous system, Oxford,
1951.
12. Bottetell E. H. and Fulton J. F. Functional localization in the cerebellum
of primates. J. Comp. Neurol., 63, 63—88, 1938.
13. Bremer F. (1922). Cit. no Jansen J. and Brodal A. Aspects of cerebellar anat-
omy. Oslo, 1954.
14. Brodal A. and Jansen J. The ponto-cerebellar projection in the rabbit and
cat. J. Comp. Neurol., 84, 31—118, 1946.
15. Brodal A. and B. R. Kaada. Exteroceptive and proprioceptive ascending impul-
ses in pyramidal tract of cat. J. Neurophysiol., 16, 567—586, 1953.
16. Brodal A. and Torvik A. Cerebellar projection of paramedian reticular nucleus
of medulla oblongata in cat. J. Neurophysiol., 17, 484—495, 1954.
17. Brodal A., Walberg F. and Blackstad Th. Termination of spinal afferents
to inferior olive in cat. J. Neurophysiol., 13, 431—454, 1950.
18. Carrea R. M. E. and Mettler F. A. Physiologic consequences following ex-
tensive removal of the cerebellar cortex and deep cerebellar nuclei and effect of
secondary cerebral ablations in the primate. J. Comp. Neurol., 87, 169—238, 1947.
19. Chambers W. W. and Sprague J. M. Functional localization in the cerebel-
lum. II. Somatotopic organization in cortex and nuclei. Arch. Neurol. a. Psy-
chiatr., 74, 653—680, 1955.
20. Clark S. L. Responses following electrical stimulations of the cerebellar cortex
in the normal cat. J. Neurophysiol., 2, 19—35, 1938.
21. Combs C. M. Electro-anatomical study of cerebellar localization. J. Neurophy-
siol., 17, 122—143, 1954.

22. Dow R. S. Cerebellar action potentials in response to stimulation of various afferent connections. *J. Neurophysiol.*, 2, 543—555, 1939.
23. Dow R. S. Cerebellar action potentials in response to stimulation of the cerebral cortex in monkeys and cats. *J. Neurophysiol.*, 5, 121—136, 1942.
24. Dow R. S. and Anderson R. Cerebellar action potentials in response to stimulations of proprioceptors and exteroceptors in the rat. *J. Neurophysiol.*, 5, 363—371, 1942.
25. Dow R. S. and Moruzzi G. The physiology and pathology of the cerebellum. Minneapolis, 1958.
26. Fulton J. F. Functional localization in the frontal lobes and cerebellum. Oxford, 1949.
27. Fulton J. F. and Dow R. S. The cerebellum: A summary of functional localization. *Yale J. Biol. Med.*, 10, 89—119, 1937.
28. Grey E. G. (1916) цит. по Dow R. S. and Moruzzi G. The physiology and pathology of the cerebellum, Minneapolis, 1958.
29. Grundfest H. and Campbell B. Origin, conduction and termination of impulses in the dorsal spino-cerebellar tracts of cats. *J. Neurophysiol.*, 5, 275—294, 1942.
30. Hampson J. L. Relationships between the cerebral and cerebellar cortices in the cat. *Fed. Proc.*, 7, 50, 1948.
31. Hampson J. L. Relationships between cat cerebral and cerebellar cortices. *J. Neurophysiol.*, 12, 37—50, 1949.
32. Hampson J. L., Harrison G. R. and Woolsey C. N. Cerebro-cerebellar projections and somatotopic localization of motor function in the cerebellum. *Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis.*, 30, 299—316, 1952.
33. Henneman E., Cooke P. and Snider R. S. Cerebellar projections to the cerebral cortex in cat and monkey. *Am. J. Physiol.*, 155, 443, 1948.
34. Henneman E., Cooke P. M. and Snider R. S. Cerebellar projections to the cerebral cortex. *Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis.*, 30, 317—333, 1952.
35. Jansen J. Experimental studies of the intrinsic fibers of the cerebellum. *J. Comp. Neurol.*, 57, 369—400, 1933.
36. Jansen J. The morphogenesis of the cetacean cerebellum. *J. Comp. Neurol.*, 93, 341—400, 1950.
37. Jansen J. and Brodal A. Experimental studies on the intrinsic fibers of the cerebellum. *J. Comp. Neurol.*, 73, 267—321, 1940.
38. Jansen J. and Brodal A. Aspects of cerebellar anatomy. Oslo, 1954.
39. Larsell O. The cerebellum of the cat and the monkey. *J. Comp. Neurol.*, 99, 135—190, 1953.
40. Larsell O. and S. von Bartheldsdorf. The ansoparamedian lobule of the cerebellum and its correlation with the limb-muscle masses. *J. Comp. Neurol.*, 73, 315—340, 1941.
41. Luciani L. Das Kleinhirn, Leipzig, 1893.
42. Manni E. (1950) цит. по Jansen J. and Brodal A. Aspects of cerebellar anatomy. Oslo, 1954.
43. Morin F. Activation of cerebellar cortex by afferent impulses. *Fed. Proc.*, 15, 133, 1956.
44. Moruzzi G. Problems in cerebellar physiology. Springfield, 1950.
45. Mussen A. T. The cerebellum: A new classification of the lobes based on their reactions to stimulation. *Arch. Neurol. a. Psychiatr.*, 13, 411—459, 1930.
46. Nyby O. and Jansen J. (1951) —цит. по Jansen J. and Brodal A. Aspects of cerebellar anatomy. Oslo, 1954.
47. Rijnberk G. von (1904) —цит. по Dow R. S. and Moruzzi G. The Physiology and Pathology of the cerebellum. Minneapolis, 1958.
48. Rossi G. (1913, 1925) —цит. по тому же.
49. Rossi G. and Di Giorgio A. M. (1942) —цит. по тому же.

50. Rothman M. (1913)—цит. по тому же.
51. Snider R. S. Electro-anatomical studies on a lectocerebellar pathway. *Anat. Rec.*, 91, 299, 1945.
52. Snider R. S. Recent contributions to the anatomy and physiology of the cerebellum. *Arch. Neurol. a. Psysdhiatr.*, 64, 196—219, 1950.
53. Snider R. S. and Eldred E. Cerebro-cerebellar relationships in the monkey. *J. Neurophysiol.*, 15, 27—40, 1952.
54. Snider R. S., Mocullobch W. S. and Magoun H. W. A cerebello-bulboreticular pathway for suppreson. *J. Neurophysiol.*, 12, 325—334, 1949.
55. Snider R. S. and Stowell A. Evidence of projection of the optic system to the cerebellum. *Anat. rec.*, 82, 448—449, 1942.
56. Snider R. S. and Stowell A. Receiving areas of the tactile, auditory and visual systems in the cerebellum. *J. Neurophysiol.*, 7, 331—357, 1944.
57. Stowell A. and Snider R. S. Evidence of representation of auditory sensibility in the cerebellum of the cat. *Fed. Proc.*, 1, 84, 1942.
58. Lovik A. and Brodal A. цит. по Jansen J. and Brodal A. *Aspects of cerebellar anatomy*. Oslo, 1954.
59. Walberg F. цит. по тому же.
60. Walberg F. and Brodal A. Spino-pontine fibers in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 99, 251—288, 1953.
61. Walker A. E. An oscillographic study of the cerebello-cerebral relationship. *J. Neurophysiol.*, 1, 16—23, 1938.