

ФИЗИОЛОГИЯ

УДК 611.817.31;612.826.1:591.51

Академик АН Армении В. В. Фанарджян, Е. В. Папоян,
О. В. Геворкян, В. И. Погосян

Компенсаторная роль нижней оливы при выработке
инструментальных рефлексов у крыс после разрушения
вентролатерального ядра таламуса

(Представлено 21/II 1992)

В работах (1,2) выдвинуто представление, согласно которому нижняя олива (НО) выполняет функцию переключающего устройства между кортико-спинальной и рубро-спинальной системами, которое действует в зависимости от контекста движений. После перерезки рубро-спинального тракта активируется рубро-оливарная проекция, благодаря чему осуществляется переключение двигательной деятельности на кортико-спинальную систему, что компенсирует дефект выключения красного ядра (КЯ). Вовлечение кортико-спинального тракта реализуется посредством активации восходящей петли, идущей из НО в мозжечок—вентролатеральное ядро таламуса (ВЛЯ)—кору мозга. Нисходящие влияния к НО поступают через рубро-оливарную проекцию КЯ, получающего информацию из коры мозга и мозжечка. Показано, что в КЯ и ВЛЯ проецируются одни и те же эфферентные нейроны ядер мозжечка (3,4), что создает условия для посылки одинаковых мозжечковых сигналов к кортико-спинальным и рубро-спинальным нейронам.

В связи с отмеченным представляет интерес сопоставление компенсаторной роли НО при разрушении КЯ и ВЛЯ.

Эксперименты выполнялись на белых пеллинейных крысах в возрасте 2—3 месяцев с исходной массой тела 210—250 г. Все исследуемые крысы (n = 48) обучались балансировать и ходить на медленно вращающемся (9 оборотов в 1 мин) горизонтальном бруске диаметром 2 см и длиной 30 см, закрепленном на высоте 90 см над мягкой подушкой (1,5). Оперантная (инструментальная) выработка рефлекса определялась как время, проведенное на бруске, которое максимально составляло 5 мин. После 1 мин отдыха на подушке испытание повторялось в общей сложности 10 раз, что составляло ежедневный эксперимент. Критерием выполняемости инструменталь-

ного рефлекса было время нахождения животного на вращающемся бруске не менее 250 с (1).

После выработки инструментальных рефлексов все животные под нембуталовым наркозом были подвергнуты оперативному вмешательству (см. пункты I—V). После каждого вмешательства у крыс возобновлялась выработка инструментальных рефлексов для построения общей картины динамики изменений поведения. Параллельно производили клиническое исследование двигательных расстройств.

Животные содержались группами по 4—5 особей в стандартных условиях вивария. По окончании опытов крыс забивали и гистологически определяли точность повреждения исследованных структур на препаратах, окрашенных по методу Ниссля.

Как видно из рис. 1, у крыс вырабатываются прочные инструментальные рефлексы в течение 2—4 дней, в среднем $3,5 \pm 1,2$ (рис. 1). Обучение без повторной тренировки сохраняется около 1 месяца.

I. У четырех крыс производили унилатеральную перерезку дорсолатерального канатика, в котором проходит рубро-спинальный тракт. Перерезку осуществляли в области шейных сегментов спинного мозга (С₃₋₄), что приводило к парезу гомолатеральных передней и задней лап в течение 5—7 дней. На 5—7 сутки после операции у животных возобновлялась выработка инструментальных рефлексов, которые упрочнялись на 4—20 опытный день, в среднем на $13,7 \pm 5,9$ (рис. 1).

II. У пяти крыс было произведено электролитическое унилатеральное разрушение КЯ, что приводило к двигательным расстройствам, представляющим паралич передней и задней конечностей на контралатеральной к разрушению стороне. В ту же сторону была отклонена голова животного, которое передвигалось на широко расставленных лапах. На 5—10 день оперативного вмешательства после компенсации двигательного дефицита, величина которого зависела от степени разрушения, выработка инструментальных рефлексов возобновлялась и было достигнуто их 100%-ное осуществление на 15—21 опытные дни, в среднем на $18,3 \pm 3,2$.

III. Электролитическое унилатеральное разрушение ВЛЯ у семи крыс вызывало двигательные нарушения, очень сходные с таковыми, наблюдаемыми после разрушения КЯ: у крыс была парализована контралатеральная половина тела, голова отклонена в противоположную от разрушения сторону, при перемещении животное тянуло заднюю лапу. На 5—10 день после прохождения отмеченных двигательных расстройств было начато повторное обучение, которое привело к прочным инструментальным рефлексам на 17—21 опытный день, в среднем на $19,8 \pm 2,1$.

IV. У двух крыс на 16 и 17 день после унилатеральной перерезки рубро-спинального тракта было произведено электролитическое разрушение контралатерального КЯ, что привело к картине двигательных расстройств, наблюдаемых при изолированном выключении

КЯ. На 7—10 день после последнего вмешательства была возобновлена выработка инструментальных рефлексов, которые стали прочными на 15 и 16 день, в среднем на $15,5 \pm 0,5$.

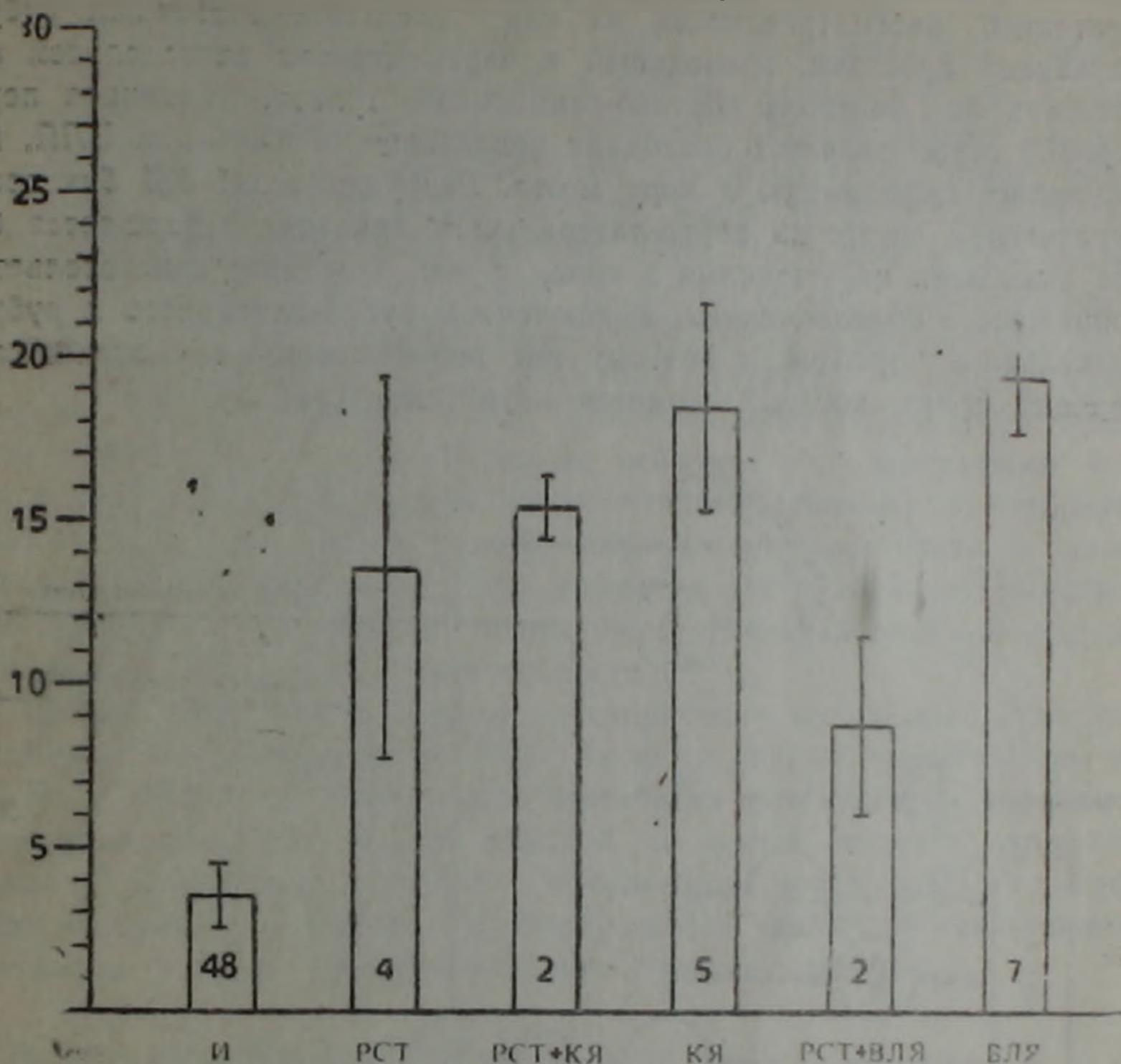


Рис. 1. Гистограммы опытных дней (средние значения со стандартным отклонением), необходимых для выработки прочных инструментальных рефлексов у крыс (ордината). На абсциссе приведены результаты выработки рефлексов у интактных (И) крыс, после перерезки рубро спинального тракта (РСТ), перерезки рубро спинального тракта и последующего разрушения КЯ (РСТ + КЯ), изолированного разрушения красного ядра (КЯ), перерезки рубро спинального тракта и последующего разрушения вентролатерального ядра таламуса (РСТ + ВЛЯ), изолированного разрушения вентролатерального ядра таламуса (ВЛЯ). Цифры в столбцах указывают на количество крыс, исследованных в данной серии опытов

V. У двух крыс с унилатеральной перерезкой рубро-спинального тракта, спустя 15 и 23 дня, было произведено электролитическое разрушение контралатерального ВЛЯ. Двигательные нарушения, вызванные этим вторым вмешательством, были сходны с таковыми после изолированного разрушения ВЛЯ. На 7—10 день после их компенсации была возобновлена выработка рефлекса, который стал прочным на 5 и 13 день, в среднем на $9,0 \pm 4,0$ опытный день (рис. 1).

Проведенное исследование показало, что односторонняя перерезка дорсо-латерального канатика приводит к двухнедельным нарушениям инструментальных рефлексов оперированных крыс. Последующее раз-

рушение контралатерального КЯ сопровождается сравнительно кратковременным изменением поведения. Эти результаты полностью совпадают с данными Кеннеди и сотр. (1,2) и согласуются с их интерпретацией, рассматривающей их как следствие активации рубро-оливарной проекции, приводящей к переключению двигательной активности под контроль кортико-спинального тракта. Указанная перестройка осуществляется благодаря вовлечению мозжечка и ВЛЯ, передающих информацию в кору мозга. Разрушение же КЯ без предварительной перерезки дорсо-латерального канатика завершается более тяжелыми нарушениями в связи с тем, что такое вмешательство сопряжено с одновременным выключением рубро-оливарного и рубро-спинального трактов и поэтому нет переключения на кортико-спинальный тракт, который остается интактным (рис. 2).

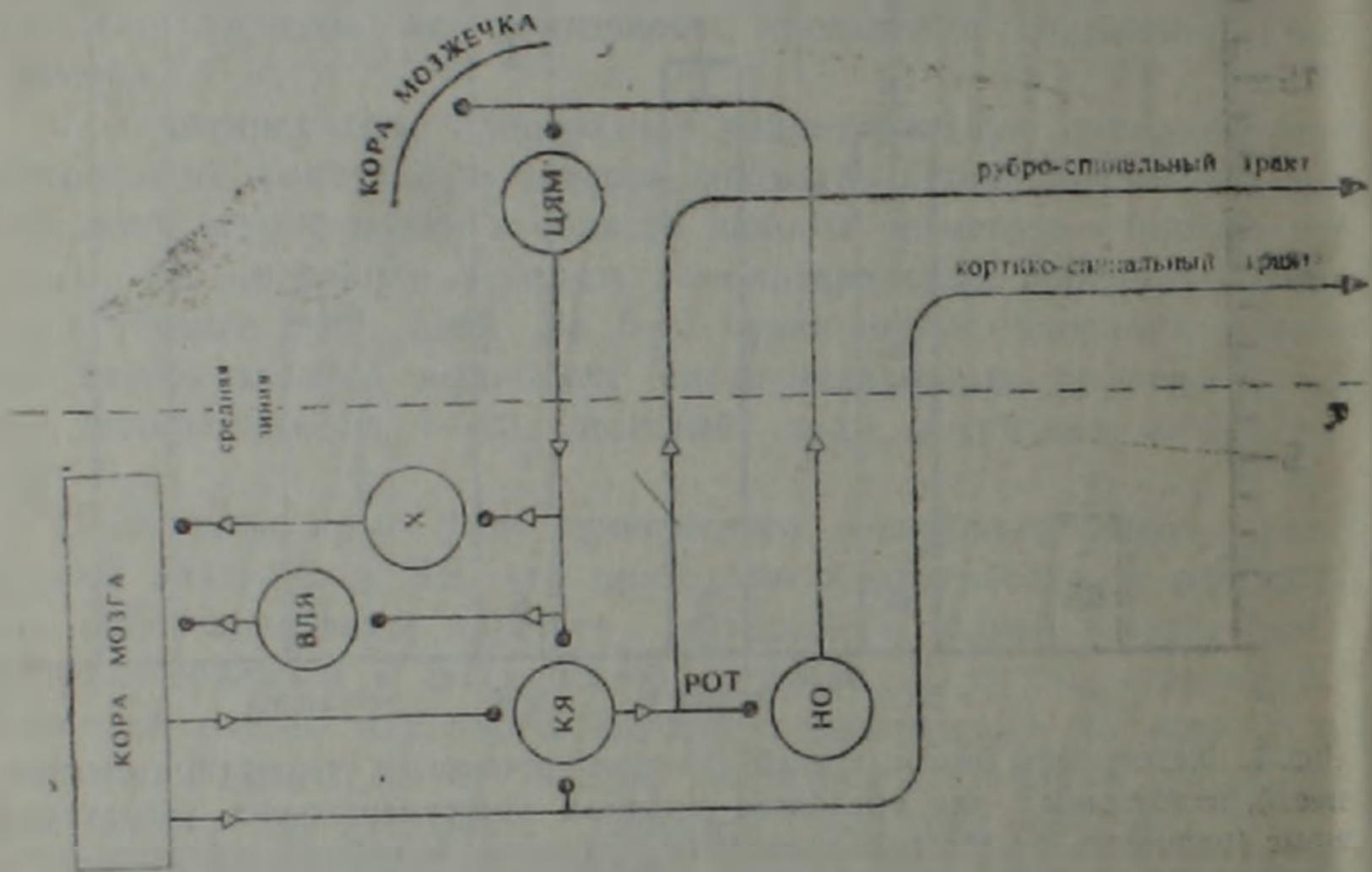


Рис. 2. Схема нейронных путей взаимосвязи и замещения кортико-спинальной и рубро-спинальной систем. ЦЯМ — центральные ядра мозжечка; РОТ — рубро-оливарный тракт, X — ядра таламуса и или ствола мозга, представляющие дополнительные реле мозжечка во коркозах влияния. Служебные обозначения те же, что и в тексте

Сходные результаты нами были получены и в серии экспериментов с разрушением ВЛЯ. Здесь также последовательное разрушение рубро-спинального тракта и ВЛЯ приводило к меньшим нарушениям инструментальных рефлексов по сравнению с тем, что наблюдалось после начального изолированного повреждения ВЛЯ. На основании этого можно предполагать, что переключающее воздействие НО распространяется и на восходящий компонент исследуемой системы. Более того, нарушения после комбинированного повреждения рубро-спинального тракта и КЯ были несколько более выраженными, чем после комбинированного разрушения рубро-спинального

тракта и ВЛЯ. Возможным объяснением такого различия может быть тот факт, что у животных с разрушенными рубро-спинальным трактом и ВЛЯ рубро-оливарная проекция остается интактной и продолжает функционировать как переключающее устройство.

В рассматриваемой гипотезе (2) ВЛЯ определяется как главное передаточное ядро восходящих мозжечковых влияний на кору мозга, приводящих к подключению под корковый контроль нового контекста движений. Полученные результаты показывают, что такого рода восходящие влияния мозжечка на кору мозга могут осуществляться и через другие мозжечково-корковые пути. Последние могут вовлекать вентральное переднее ядро, неспецифические ядра таламуса (6, 7), а также ретикулярные образования ствола мозга (7) (рис. 2). Среди последних заслуживают внимания структуры покрывки вентрального отдела среднего мозга, отличающиеся содержанием большого количества дофаминергических нейронов (8) — вентральное тегментальное поле, компактная часть черного вещества и ретрорубральное поле, которые у крысы получают прямые связи из латерального и промежуточного ядер мозжечка (9) и посылают восходящие проекции к подкорковым структурам, принимая широкое участие в регуляции двигательной деятельности (10, 11).

Однако возможна и другая интерпретация полученных нами результатов после разрушения ВЛЯ. Имеются данные, указывающие на то, что у обезьян и кошек после выработки двигательных рефлексов и переключения нисходящих влияний на новый контекст движений передача мозжечково-корковой импульсации через ВЛЯ перестает иметь решающее значение (6). Возможность такого компенсаторного механизма у крыс требует экспериментальной проверки.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели
Академии наук Армении

Հայաստանի ԳԱ ակադեմիկոս Վ. Ռ. ՅԱՆԱՐՋՅԱՆ, Ե. Վ. ՊԱՊՈՅԱՆ,
Օ. Վ. ԳԵՎՈՐԳՅԱՆ, Վ. Հ. ՊՈՂՈՍՅԱՆ

Լեւոնին ձիթապտղակորիզի փոխհատուցող դերը առնետների մոտ
ինստրումենտալ ռեֆլեքսների մշակման ժամանակ տեսարմբի
փորակողմնային կորիզի վնասումից հետո

Առնետների մոտ ինստրումենտալ ռեֆլեքսների մշակմամբ և ուղեղի
արբեր բաժինների վնասմամբ ցույց է տրվել, որ տեսարմբի փորակողմ-
ային կորիզի շրջանում ղեկավարում են ձիթապտղակորիզը կատարում է
փոխհատուցող դերը: Հաստատվել է, որ տեսարմբի փորակողմնային կորիզը
նյութ-ոգնուղեղ և կարմիր կորիզ-ոգնուղեղ համակարգերի միջև ազդակների
տարակում իրագործող միակ գոյացությունը է, որի միջոցով իրագործում
ուղեղիկի ազդեցությունը ուղեղի կեղևի վրա:

ЛИТЕРАТУРА — ҶУМҲУРИЯТИ ИМАРО

- ¹ P. R. Kennedy, D. R. Humphrey, *Neurosci. Res.*, v. 5, p. 39–62 (1987).
² P. R. Kennedy, *Trends Neurosci.*, v. 13, p. 474–479 (1990). ³ Cajal, Ramon, J. *Histologie du Systeme Nerveux de l'homme et des Vertebrés*, v. 2, Paris, Maloine, 1911.
⁴ Y. Shinoda, T. Futami, H. Mitoma et al., *Behav. Brain Res.*, v. 28, p. 59–64 (1988).
⁵ Я. Буреш, О. Бурешова, Д. Хьюстон. *Методика и основные эксперименты по изучению мозга и поведения*, Высшая школа, М., 1991. ⁶ M. Ito, *The Cerebellum and Neural control*, Raven Press, N. Y., 1984. ⁷ В. В. Фанарджян, *Регуляторные механизмы восходящего влияния мозжечка*, Ереван. Изд. АН АрмССР, 1966. ⁸ A. Dahlstrom, K. Fuxe. *Acta physiol. scand.*, v. 62, Suppl. 232 (1954). ⁹ V. Percivalle, S. Berretta, R. Raffaele. *Neurosci.*, v. 29, p. 109–119 (1989). ¹⁰ R. D. Oades, G. M. Haliday, *Brain Res. Rev.*, v. 12, p. 117–165 (1987). ¹¹ P. V. Piazza, M. Federico, G. Crescimanno et al., *Brain Res.*, v. 413, p. 356–359 (1987).