

16. Jung R., Hassler R. The extrapyramidal motor system // Handbook of Physiology, Neurophysiology. — Washington, 1960. — Voll. 2. — P. 863-927.
17. Kievit J., Kuypers H. Organisation of the thalamo-cortical connection to the frontal lobe in the rhesus monkey // Exp. Brain Res. — 1977. — 29, № 3-4. — P. 99-322.
18. Lee R.G. Physiology of the Basal Ganglia and Pathophysiology of Parkinson's Disease // Can. J. Neurol. Sci. — 1987. — 14, № 3. — P. 378-380.
19. Paxinos G., Watson C. The Rat Brain in the stereotaxic coordinates. — New York: Acad. press, 1982. — 83 p.
20. Reinoso-Suarez F., Llamas A., Avendano C. Pallido-cortical projections in the cat studied by means of the horseradish peroxidase retrograde transport technique // Neurosci. Lett. — 1982. — 29, № 2. — P. 225-229.
21. Sabatino M., La Grutta V., Gravante G., La Grutta G. Interrelation between globus pallidus and hippocampus in the cat // Arch. int. Physiol. Biochim. — 1984. — 92, № 2. — P. 291-296.
22. Sachdev Robert N.S., Gilman Sid., Aldridge J. Wayne Effects of excitotoxic striatal lesion on single unit activity in globus pallidus and entopeduncular nucleus of the cat // Brain Res. — 1989. — 501, № 2, P. 295-306.
23. Semba K., Fibiger H.C., Vincent S.R. Neurotransmitters in the Mammalian Striatum // Neuronal Circuits and Heterogeneity. — 1987. — 14, № 3. — P. 386-394.

Одес. мед. ін-т ім. М.І.Пирогова
М-ва охорони здоров'я України

Матеріал надійшов
до редакції 11.03.92

УДК 612.014.22:591.1:612.76

Н.В.Братусь, В.М.Мороз, О.В.Власенко, М.В.Йолтухівський

Роль вентромедіального ядра таламуса щурів в організації їжодобувних рухів

На беспородных крысах изучены характеристики баллистических пищедобывательных движений. После электролитического разрушения вентромедіального ядра (ВМЯ) таламуса контрлатерально предпочитаемой конечности установлено увеличение числа попыток и частоты движений при уменьшении их продолжительности. Измененные параметры движения возвращаются к норме в течение недели. Изменяется и фазовая структура движения: при неизменности начального баллистического компонента, обусловленного жесткими звеньями программы, одностороннее выключение ВМЯ сказывается на последующих компонентах, подлежащих коррекции. Переучивание, требующее изменения двигательной программы, вызывает у крыс с выключенным ВМЯ значительные затруднения. Полученные результаты иллюстрируют роль ВМЯ крыс в формировании и реализации двигательных программ.

Вступ

В організації рухів певна роль належить таламусу, тим його ядрам, які мають зв'язки із мозочком, базальними гангліями та іншими надсегментарними структурами мозку і регулюють моторні функції. Одним із головних моторних ядер таламуса є вентролатеральне ядро (ВЛЯ) [4]. Підтвердженням тому в клініці є нормалізуючі ефекти хірургічного виключення цього ядра при паркінсонічному треморі та м'язовій ригідності [1, 2]. В дослідях на мавпах та кішках це було підкріплено результатами електролітичного зруйнування ВЛЯ [7, 9] або тимчасового (холодового) його виключення [6, 8, 15].

© Н.В.БРАТУСЬ, В.М.МОРОЗ, О.В.ВЛАСЕНКО, М.В.ЙОЛТУХІВСЬКИЙ, 1992

Значення моторних ядер таламуса відтепер бачиться в причетності до вироблення та реалізації рухових навичок та автоматизованих рухів [13]. Вплив виключення моторних ядер таламуса на рухові акти характеризується і оцінюється по-різному. Відзначено збільшення часу рухових умовно-рефлекторних реакцій [6], розвиток «мозочкового синдрому» — атаксії [7]. Разом з тим, є повідомлення, що виключення ВЛЯ не відбивається на тривалості латентного періоду рухової реакції та інших її параметрах [8, 15], зокрема, на навичках вибору годівниці і переміщення рукоятки у мавп [9].

Мета нашого дослідження — вивчення ролі вентромедіального ядра (ВМЯ) таламуса у щурів у виробленні та реалізації швидких їжодобувних рухів і оцінка параметрів рухів та їх складових компонентів при захваті їжі після виключення ВМЯ. Вибір ВМЯ у щурів зумовлений наявністю шляхів до цього ядра від ентопединакулярного ядра і мозочка [10, 12], аналогічних зв'язкам ВЛЯ у кішок і вентролатерального комплексу у приматів та людини.

Методика

Дослідження виконано на 66 статевозрілих безпородних білих щурах масою 250-300 г. Тварин містили у плексигласову камеру з годівницею у вигляді трубки [14] та навчали їх діставати із годівниці передньою кінцівкою кульку їжі, віддалену, як правило, на 2,5 см. Завдяки вмонтованим у трубку двом фотодатчикам була можливість окремо реєструвати знаходження харчової кульки і лапки в годівниці, кількість спроб захвату їжі, тривалість рухів, а також їх фазову структуру. Зруйнування ВМЯ контрлатерально до кінцівки, якій тварина надає перевагу в роботі, проводили електролітично під нембуталовим наркозом (40 мг/кг), пропускаючи постійний електричний струм силою 0,5 мА на протязі 10 с через стереотаксично введений біполярний ніхромовий електрод (А 5,00; L 1,5; Н-1) [16]. Локалізацію місця деструкції верифікували на серійних зрізах замороженого мозку. Розрахунки робили за методами варіаційної статистики з використанням критерію t Стюдента.

Результати та їх обговорення

Деструкція ВМЯ у тварин, яких попередньо навчали діставати передньою кінцівкою їжу, відбивалась на кількості спроб захватити одну харчову кульку, частоті рухів при цьому, а також на тривалості фаз кожного руху.

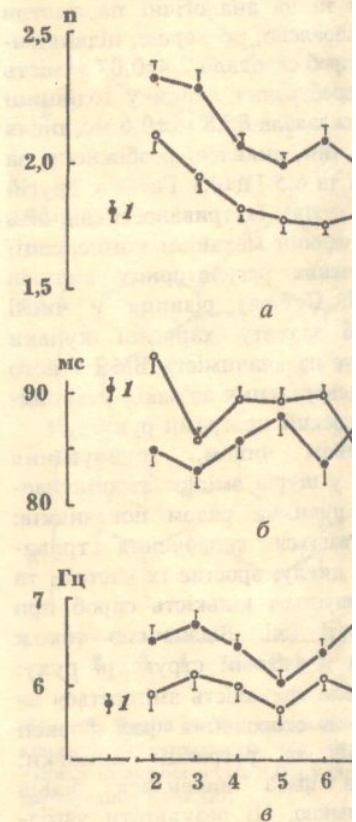
Для виключення можливості впливу оперативного втручання на результати дослідження спочатку було виконано «фіктивну» операцію на дев'яти щурах без втручання в будь-яку мозкову структуру. У цих тварин в перші післяопераційні дні було встановлено суттєве збільшення середньої кількості рухів, спрямованих на захват харчової кульки при зменшенні тривалості цих рухів; частота їх вірогідно не змінювалась (мал. 1, 2). Значення цих показників поверталися до норми (до значень, які були до операції) протягом трьох діб. Виходячи з цього, при оцінці наслідків зруйнування ВМЯ результати враховувалися, починаючи із четвертої доби.

Добова динаміка параметрів рухів після деструкції ВМЯ була простежена у 35 щурів. Кількість рухів для здійснення захвату харчової кульки на 4-8-у добу після операції збільшилася у середньому до $1,99 \pm 0,03$, що вірогідно ($P < 0,001$) відрізняється від початкової кількості ($1,85 \pm 0,05$). Разом з тим, тривалість рухів скоротилася з $91,1 \pm 1,1$ до $85,8 \pm 0,6$ ($P < 0,01$). Зворотня тенденція (див. мал. 1, 3) встановлена для частоти при початко-

вому її значенні $5,7 \text{ Гц} \pm 0,1$ складала $6,4 \text{ Гц} \pm 0,1 \text{ Гц}$ ($P < 0$).

Таким чином, виключення їжодобувних рухів стають і досягнення корисного результату.

Певних змін зазнає фазовий складового балістичного їжодобу-



Мал. 1. Вплив зруйнування кількості (а), тривалості (б), їжодобувних рухів у щурів: 1 — до операції; 2 — після «фіктивної»; 3 — після зруйнування ВМЯ рально до «робочої» кінцівки.

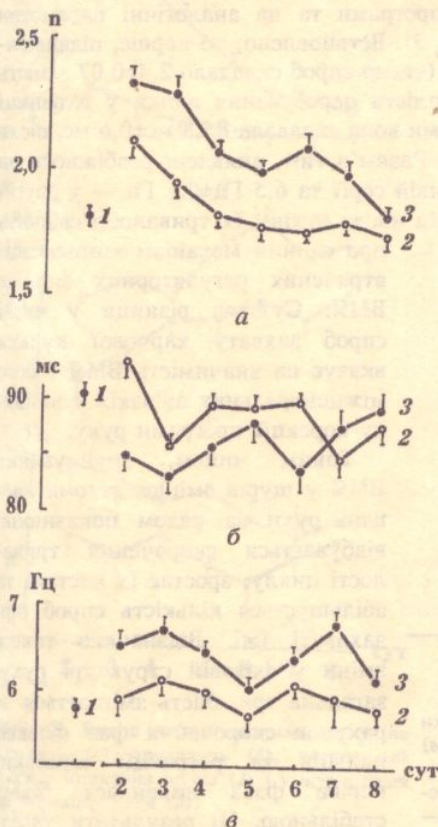
ним ВМЯ вони були більш рольної серії змінювалась у середньому складає $1,83 \pm 0,0$ рівні у тварин, які навчи відбувалася на четверту добу складала $92,0 \text{ мс} \pm 1,2 \text{ мс}$, ($P < 0,05$), а за частотою пере $6,2 \text{ Гц} \pm 0,1 \text{ Гц}$. Число рухів складало в різний час дослід що вірогідно відрізнялося від сягнення значень цього показниками, не відбулося на протя

вому її значенні $5,7 \text{ Гц} \pm 0,1 \text{ Гц}$; після виключення ВМЯ середня частота складала $6,4 \text{ Гц} \pm 0,1 \text{ Гц}$ ($P < 0,001$).

Таким чином, виключення ВМЯ призводить до суттєвих змін параметрів їжодобування: рухи стають менш тривалими, але більш частими. Для досягнення корисного результату тварини повинні зробити більше рухів.

Певних змін зазнає фазова структура рухів (мал. 2). У складі автоматизованого балістичного їжодобувного руху виділено три фази: перша — екстензія кінцівки, друга — флексія пальців, третя — ретракція кінцівки. Всі ці фази після зруйнування ВМЯ змінюються, але в різній мірі. Тривалість екстензії кінцівки збільшується від $12,1 \pm 1,4$ до $12,6 \text{ мс} \pm 0,7 \text{ мс}$ ($P > 0,05$), період флексії пальців скорочується від $39,6 \pm 2,4$ до $31,5 \text{ мс} \pm 1,3 \text{ мс}$ ($P < 0,001$), нарешті, час ретракції кінцівки зменшується від $54,5 \pm 2,9$ до $39,6 \text{ мс} \pm 1,3 \text{ мс}$ ($P < 0,001$). Таким чином, більш стабільною виявляється перша фаза руху, а наступні фази зазнають вірогідного скорочення.

Для з'ясування ролі ВМЯ у пристосуванні автоматизованих рухів до зміни задачі поставлено додаткову серію експериментів ($n=25$). Дослід починали з навчання всіх тварин захвату харчової кульки, розташованої не далі, як на 1 см від входу в трубку. Після закріплення навички у частини тварин ($n=15$) ВМЯ руйнували, інші тварини правили за контроль. Після операції умови експерименту змінювали: кульку їжі ставили на відстані не ближче, ніж 2,5 см від входу до трубки. При цьому було відзначено, що зміни рухів у тварин обох груп мають однонаправлений характер, хоча у щурів із зруйнованим ВМЯ вони були більш виразними. Так, кількість спроб у щурів контрольної серії змінювалася у різний час дослідження від 2,4 до 1,7, що в середньому складає $1,83 \pm 0,04$. Стабілізація цього показника на середньому рівні у тварин, які навчилися добувати їжу і не були оперованими, відбувалася на четверту добу (мал. 3). Тривалість рухів контрольної серії складала $92,0 \text{ мс} \pm 1,2 \text{ мс}$, що відрізняється від доопераційного значення ($P > 0,05$), а за частотою перевищує його ($P < 0,001$) при середньому значенні $6,2 \text{ Гц} \pm 0,1 \text{ Гц}$. Число рухів у щурів після зруйнування ВМЯ зростало і складало в різний час дослідження від 4,2 до 2,2 (в середньому — $2,4 \pm 0,07$, що вірогідно відрізнялося від числа рухів у тварин контрольної групи). Досягнення значень цього показника, які були у неоперованих щурів з навичками, не відбулося на протязі всього періоду спостережень. Встановлено та-



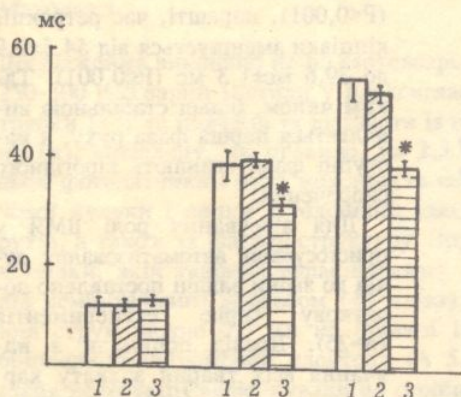
Мал. 1. Вплив зруйнування ВМЯ на кількість (а), тривалість (б), частоту (в) їжодобувних рухів у щурів:

1 — до операції; 2 — після «фіктивної» операції; 3 — після зруйнування ВМЯ контрольно до «робочої» кінцівки.

ним ВМЯ вони були більш виразними. Так, кількість спроб у щурів контрольної серії змінювалася у різний час дослідження від 2,4 до 1,7, що в середньому складає $1,83 \pm 0,04$. Стабілізація цього показника на середньому рівні у тварин, які навчилися добувати їжу і не були оперованими, відбувалася на четверту добу (мал. 3). Тривалість рухів контрольної серії складала $92,0 \text{ мс} \pm 1,2 \text{ мс}$, що відрізняється від доопераційного значення ($P > 0,05$), а за частотою перевищує його ($P < 0,001$) при середньому значенні $6,2 \text{ Гц} \pm 0,1 \text{ Гц}$. Число рухів у щурів після зруйнування ВМЯ зростало і складало в різний час дослідження від 4,2 до 2,2 (в середньому — $2,4 \pm 0,07$, що вірогідно відрізнялося від числа рухів у тварин контрольної групи). Досягнення значень цього показника, які були у неоперованих щурів з навичками, не відбулося на протязі всього періоду спостережень. Встановлено та-

кож, що тривалість рухів у оперованих щурів була меншою, ніж у контрольних ($82,4 \text{ мс} \pm 1,4 \text{ мс}$), а частота — більшою ($6,5 \text{ Гц} \pm 0,1 \text{ Гц}$; $P < 0,001$ за двома показниками). Отже, внаслідок зруйнування ВМЯ пристосування виробленого руху до нових умов уповільнюється. Необхідність у зміні програм балістичного руху, а саме корекція амплітуди, призвела до збільшення числа помилок.

Було проведено співставлення впливів виключення ВМЯ на параметри здійснення рухів при незмінності програми та на аналогічні параметри після корекції програми (див. мал. 1, 3). Встановлено, по-перше, підвищення числа помилок при переучуванні (число спроб складало $2,4 \pm 0,07$ замість $1,99 \pm 0,03$; $P < 0,001$), по-друге, тривалість перебування лапки у годинниці зменшилася (при незмінності програми вона складала $85,8 \text{ мс} \pm 0,6 \text{ мс}$, після її зміни — $82,2 \text{ мс} \pm 1,4 \text{ мс}$; $P < 0,01$). Разом з тим, виявлені розбіжності за частотою рухів: $6,4 \text{ Гц} \pm 0,1 \text{ Гц}$ у першій серії та $6,5 \text{ Гц} \pm 0,1 \text{ Гц}$ — у другій ($P > 0,05$). Загальна спрямованість змін числа рухів і їх тривалості свідчить

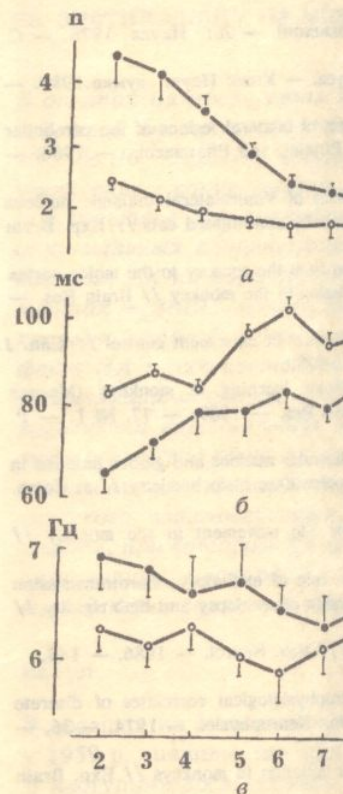


Мал. 2. Тривалість (мс) фаз екстенсії кінцівки (а), флексії пальців (б), ретракції кінцівки (в) у щурів: 1 — до операції; 2 — після "фіктивної" операції; 3 — після зруйнування ВМЯ. Зірочки — статистично вірогідні відмінності при $P < 0,001$.

роблення програм рухів, так і виконання автоматизованих рухів [5, 11, 13].

У мавп тимчасове холодове виключення ВМЯ не впливає на параметри вироблених рухів у тому числі і на латентний період при зорово-слухових сигналах [8, 15]. Це обумовило припущення, що крім зв'язків мозочка з моторними полями кори головного мозку, які встановлюються через ВМЯ, до вироблення програм руху можуть бути залучені й інші зв'язки мозочка з відповідними ділянками кори. В наших дослідженнях не фіксувався латентний період, оскільки їжодобувні рухи не були умовнорефлекторними. У складі цих рухів перша фаза (розгинання кінцівки) не зазнавала вірогідних змін. Саме цю фазу можна було б порівняти із однонаправленим рухом верхньої кінцівки мавпи при швидкому переміщенні від однієї цілі до іншої. Все це означає, що фазу розгинання при автоматизованих їжодобувних рухах можна охарактеризувати як найстабільніший і повністю балістичний компонент, здійснюваний без зворотної аферентації. Цей висновок узгоджується з результатами дослідів, виконаних за аналогічною методикою [17, 18]. Дві наступні фази руху, під час яких здійснюється флексія в різних суглобах, вірогідно скорочувалися. Встановлений факт може

бути пов'язаний з явищем, твердженням іншими авторами муляції моторної кори перев



Мал. 3. Вплив зміни програми кількості (а), тривалості (б), частоти рухів у інтактних щурів (1) і у щурів зруйнування ВМЯ (2).

значною для ефективного за з отриманих результатів, ро кож перебудові програм рух

N.V.Bratus, V.M.Moroz, O.V.Vlasen
ROLE OF THE VENTROMEDIAL N
IN FORMATION OF FOOD-PROCU

The characteristics of ballistic food-pr
destruction of ventromedial nucleus of
of attempts and frequency of movement
The restoration of parameters of move
also undergoes some modifications: in
by strict links of programme one-side
to correction. Reteaching, requiring the
in rats with switched off VM. The obta
and realization of motor programmes.

N.I.Pirogov Medical Institute, Ministr
Health of Ukraine, Vinnitsa

бути пов'язаний з явищем, вперше виявленим Шерінгтоном і згодом підтверженим іншими авторами [3]. Він полягає в тому, що при електростимуляції моторної кори переважають згинальні рухи. Це може означати, що

релейні моторні ядра таламуса зв'язують латеральні відділи мозочка з пірамідною системою, залученою в більшій мірі до діяльності флексорних механізмів [1]. Отже, при зруйнуванні ВМЯ моторна кора залишається без зв'язків, що забезпечують реалізацію фаз флексії і ретракції кінцівки.

Таким чином, у складі автоматизованого їжодобувного руху існують компоненти, представлені жорсткими ланками регуляції (система асоціативної кори, мозочка і моторної кори), що не потребують контролю. Ці жорсткі зв'язки можуть підключатися «паралельно» (згідно Бруксу) через мозочок, минаючи таламус. Існують також компоненти, які підлягають корекції, і для цього зв'язок із таламусом обов'язковий.

При необхідності корекції програми руху в зв'язку з «переучуванням», тваринам із зруйнованим ВМЯ не вдавалося виконати нове завдання також ефективно, як це робили щури з інтактним мозком. Все це є підставою для висновку про причетність ВМЯ щурів до реалізації автоматизованих рухів. Досліджувана структура мозку менш впливає на початкові етапи руху, але її роль є

Мал. 3. Вплив зміни програми руху на кількість (а), тривалість (б), частоту (в) рухів у інтактних щурів (1) і у щурів після зруйнування ВМЯ (2).

значною для ефективного завершення цілеспрямованого руху. Як виходить з отриманих результатів, роль ВМЯ є вельми значною у формуванні, а також перебудові програм рухів.

N.V.Bratus, V.M.Moroz, O.V.Vlasenko, M.V.Yoltuhovsky

ROLE OF THE VENTROMEDIAL NUCLEUS OF RATS THALAMUS IN FORMATION OF FOOD-PROCURING MOVEMENTS

The characteristics of ballistic food-procuring movements were studied in albino rats. After electrolytic destruction of ventromedial nucleus of thalamus (VM) of contralaterally preferred extremity the number of attempts and frequency of movements were determined to increase with a decrease of their duration. The restoration of parameters of movements took place during a week. A phase structure of movements also undergoes some modifications: in the case of invariance of initial ballistic components, conditioned by strict links of programme one-side switching off of VM tells on the following components, subject to correction. Reteaching, requiring the modification of motor programme caused considerable difficulties in rats with switched off VM. The obtained results illustrate the significance of rats' VM in the formation and realization of motor programmes.

N.I.Pirogov Medical Institute, Ministry of Public Health of Ukraine, Vinnitsa

1. Бурлачкова Н.И., Гурская Н.З., Козловская И.Б., Маркова Е.Д. Нарушения точностных следящих движений при поражении мозжечка и пирамидной системы у человека // Нейрофизиология. — 1987. — № 3. — С. 291-299.
2. Кандель Э.И. Функциональная и стереотаксическая нейрохирургия. — М.: Медицина, 1981. — 368 с.
3. Костюк П.Г. Пирамидная система // Физиология движений. — Л.: Наука, 1976. — С. 205-206.
4. Серков Ф.Н., Казаков В.Н. Нейрофизиология таламуса. — Киев: Наук. думка, 1980. — 260 с.
5. Amarani K., Jiang W., Vachon P., Lamarre Y. The effect of bilateral lesions of the cerebellar nuclei on motor performance in the monkey // Can. J. Physiol. and Pharmacol. — 1988. — 66, № 5. — P. 199.
6. Benita M., Conde H., Dormont J.F., Schmied A. Effects of Ventrolateral thalamic nucleus cooling on initiation of forelimb ballistic flexion movements by conditioned cats // Exp. Brain Res. — 1979. — 34, № 3. — P. 435-452.
7. Bornschlegl M., Asanuma H. Importance of the projection from the sensory to the motor cortex for recovery of motor function following partial thalamic lesion in the monkey // Brain Res. — 1987. 437, № 1. — P. 121-130.
8. Brooks V.B. Comment: On functions of the "cerebellar circuit" in movement control // Can. J. Physiol. and Pharmacol. — 1981. — 59, № 7. — P. 776-778.
9. Canavan A.G.M., Nixon P.D., Passingham R.E. Motor learning in monkeys (Macaca Fascicularis) With lesions in motor thalamus // Exp. Brain Res. — 1989. — 77, № 1. — P. 113-126.
10. Carter D.A., Fibiger H.C. The projections of the entopeduncular nucleus and globus pallidus in rat as demonstrated by autoradiography and horseradish peroxidase histochemistry // J. Comp. Neurol. — 1978. — 177, № 1. — P. 113-123.
11. Evarts E.V. Activity of ventralis lateralis neurons prior to movement in the monkey // Physiologist. — 1970. — 13. — P. 191.
12. Klockgether I., Schwarz M., Turski L., Sontag K. The role of excitatory neurotransmission within the rat ventromedial thalamic nucleus for the expression of catalepsy and limb rigidity // Neurosci. Lett. — 1985. — № 22. — P. 283.
13. Massion J., Rispal-Padel L. Thalamus: functions motrices // Rev. Neurol. — 1986. — 142, № 4. — P. 327-336.
14. Megirian D., Buresova O., Bures J., Dimond S. Electrophysiological correlates of discrete forelimb movements in rats // Electroencephalogr. and Clin. Neurophysiol. — 1974. — 36, — P. 131-136.
15. Miller A.D., Brooks V.B. Parallel pathways for movement initiation in monkeys // Exp. Brain Res. — 1982. — 45, № 3. — P. 328-332.
16. Pellegrino L.J., Pellegrino A.S., Curshman A.J. A stereotaxic atlas of the rat brain. — New York; London: Plenum press, 1979. — 141 p.
17. Saling M., Mihalik V., Duda P. Is reaching in rats preprogrammed movement? // Neuroscience. — 1987. — 22. — P. 825.
18. Zhuravin I.V., Bures J. Activity of cortical and caudate neurons accompanying instrumental prolongation of the extension phase of reaching in rats // Ibid. — 1989. — 49, № 3-4. — P. 213-220.

Він. мед. ін-т ім.М.І.Пирогова
М-ва охорони здоров'я України

Матеріал надійшов
до редакції 16.10.91

Казьмін С.Г., Дудка С.Б.

Взаємодія інотропного впливу ацетилхоліну на міокард

В опытах на препаратах миокарда действие инотропных эффектов 10^{-7} до 10^{-5} моль/л) и ацетилхолина (АХ) с увеличением концентрации АХ сменяется оптимальных концентраций АХ. Влияние АХ на адренергические механизмы — 3×10^{-7} моль/л для улучшения способствует проявлению эффекта АХ и, соответственно, стимуляции миокарда на инотропной зависимости кардинальных эффектов. Предложено обозначать этот антагонизм в отличие от психического взаимодействия, «понижения», при котором АХ повышает стимуляцию миокарда, а адренергические снижают эффект.

Вступ

В дослідках на ізольованому серці у 1959 р. виявили, що ацетилхолін (АХ) впливає на міокард. В наступних дослідженнях головною метою було встановити, що стимуляція блукаючих ядер симпатичних нервів, а також АХ та блукаючих нервів [3, 8, 9], стимуляції вегетативних нервів, хімічного впливу (Levi [6] акцентованим антагоністом) присвячених з'ясуванню молекулярних механізмів. Разом з тим аналіз експериментальних даних, показує, що феноменологія впливу АХ на міокард не вичерпується простим стимулюючим ефектом, а виступає як комплексна система, що виступає як протилежні механізми регуляції функції міокарда. Вплив зменшується на фоні стимуляції блукаючих нервів, адренергічні інотропні ефекти посилюються [11, 15]. Аналіз ефектів фізіологічного та парасимпатичного механізму впливу АХ на те, що приріст насосної функції міокарда регулюється обох регуляторних механізмів міокарда: симпатичної та парасимпатичної регуляції. А це означає, що вплив АХ на міокард, протилежний впливу адренергічної регуляції серцевої діяльності.

Однією з причин зникнення впливу АХ на міокард є вплив адренергічних впливів.

© КАЗЬМІН С.Г., ДУДКА С.Б., 1992