

Статті

УДК 612.826:612.821.35

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

Роль базолатеральних ядер мигдалеподібного комплексу щурів в організації швидких їжодобувних рухів

На белых крысах изучено влияние электролитического разрушения базолатерального ядра миндалины (БЛМ) на быстрые пищедобывательные движения. Выключение контрлатеральной БЛМ (по отношению к рабочей конечности) вызывало уменьшение числа попыток и частоты движений при увеличении их общей продолжительности. После двустороннего разрушения БЛМ отклонения от контрольных показателей возрастали, особенно их неустойчивость, как по суткам, так и в течение каждого эксперимента. Отмечены различная степень и характер компенсации после одно- и двустороннего выключения БЛМ. Сделано заключение об активизирующем, стабилизирующем и тренирующем влиянии БЛМ на быстрые пищедобывательные движения.

Вступ

Мигдалеподібний комплекс (МК) належить до структур, що визначають вибір поведінки шляхом урахування конкуруючих емоцій залежно від домінуючої потреби. Великого значення надається МК в організації мотиваційного забарвлення як необхідної умови забезпечення адаптивності функцій [3, 5, 8—10, 18]. Аналізу аферентних функцій МК приділяється досить велика увага [5, 10—12, 18]. Місце ж амігдали в організації цілеспрямованої поведінкової реакції з руховими компонентами, у створенні рухових програм потребує спеціального дослідження.

Метою нашої роботи було з'ясування причетності базолатеральних ядер (БЛ) МК до організації та реалізації швидких рухових їжодобувних реакцій. Такий вибір зроблено, виходячи з морфологічних даних, що саме БЛ МК мають тісні зв'язки з руховими структурами мозку [13—16, 18].

Методика

Досліди провадили на 42 білих щурах. Їжодобувні рухи тварини виконували, дістаючи передньою кінцівкою корм із годівниці [7, 17]. Для підсилення харчової мотивації тварин протягом 3-х діб не годували при необмеженому постачанні води. Параметри рухів визначали за допомогою системи двох фотодатчиків, вмонтованих у годівницю, та реєстрували протягом 3-х діб.

Оперативне втручання, що полягало в електролітичному виключенні БЛ МК, провадили під нембуталовим наркозом (40 мг/кг, інтраперитонеально).

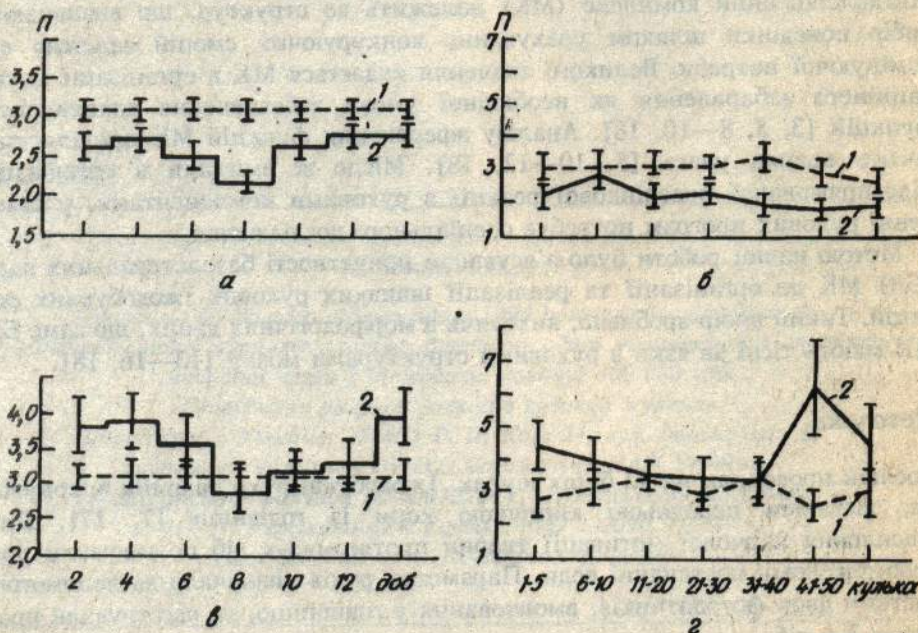
© В.М.МОРОЗ, Н.В.БРАТУСЬ, О.Д.УДОД, М.В.ЙОЛТУХІВСЬКИЙ, О.В.ВЛАСЕНКО, 1994

Електрод вводили через трепанаційний отвір стереотаксичним методом за координатами атласу Pellegrino із співавт. [19]. У 20 тварин виключення проводили однобічно, контралатерально відносно домінуючої кінцівки, в 12 — двобічно. Струм, силою 0,5 мА, подавали протягом 30 с. Експерименти відновлювали через добу. Досліди провадили протягом 14 діб. Для вилучення можливості впливу оперативного втручання на результати досліджень на 10 щурах було виконано контрольні операції, тобто в повному обсязі, за винятком руйнування БЛМ. Вірогідних змін не зазнав жоден із досліджуваних показників. Після завершення досліджень для верифікації місця пошкодження мозок видаляли, фіксували 10 %-вим розчином формаліну; потім виготовляли зрізи товщиною 30 мкм, які співставляли з відповідними координатами атласу. Матеріал оброблено статистично, використовуючи критерій t Стюдента.

Результати та їх обговорення

Після однобічного виключення БЛМ встановлено істотне зменшення середньої кількості рухів для захоплення харчової кульки (мал. 1, а, табл. 1). Мінімальних значень кількість рухів досягала за 8-му післяопераційну добу з наступною тенденцією до збільшення. Разом із тим і надалі (навіть за 14-ту післяопераційну добу) кількість рухів-спроб по досягненню корисного результату була вірогідно меншою відносно контрольного значення ($P < 0,05$).

Протягом кожного однодобового експерименту (приблизно 10-хвилинного) було виявлено, що після виключення БЛМ, як і в контрольній серії, мала місце тенденція до зменшення кількості рухів до кінця досліду, але з певними особливостями динаміки* (див. мал. 1, б). Якщо у інтактних тварин



Мал. 1. Вплив однобічного (а, б) та двобічного (в, г) зруйнування базолатерального ядра мигдалика (БЛМ) у щурів контрольної (1) і дослідної (2) груп на кількість рухів для успішного захоплення корму з годівниці: а — кількість рухів за різні післяопераційні доби; б — протягом однодобового експерименту за 8-му добу після операції; в — за різні післяопераційні доби; г — протягом однодобового експерименту за 14-ту добу після операції.

Таблиця 1. Зміна показників швидких їжодобувних рухів після однобічного (контралатерального) виключення базолатерального ядра мигдалика у щурів ($M \pm m$)

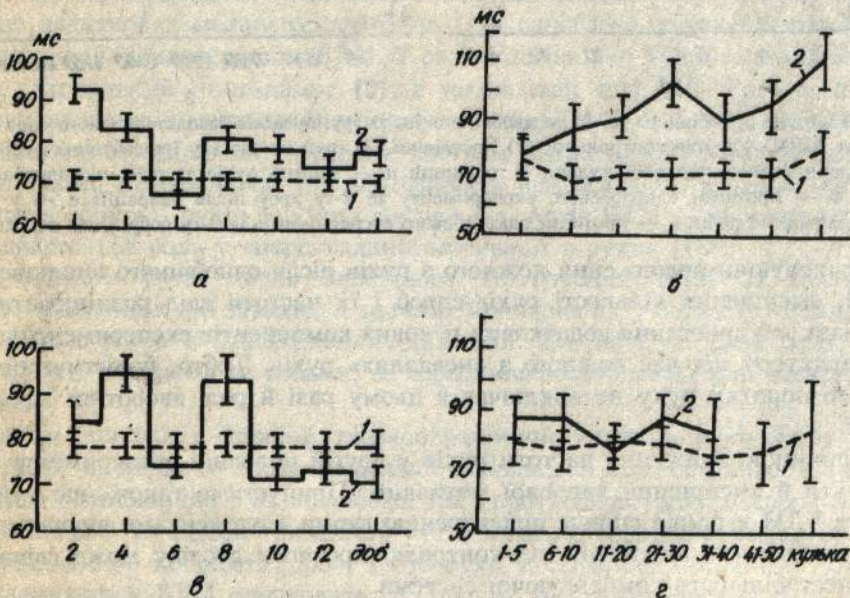
Показник	Конт-роль	Доба після операції							Середнє значення показників після операції
		2-га	4-та	6-та	8-ма	10-та	12-та	14-та	
Кількість рухів-спроб	3,07± ±0,12	2,59± ±0,15*	2,69± ±0,15*	2,48± ±0,15*	2,12± ±0,11*	2,60± ±0,15*	2,73± ±0,16*	2,74± ±0,16*	2,55± ±0,06*
Тривалість рухів, мс	70,9± ±1,82	91,9± ±3,23*	82,6± ±2,83*	67,1± ±2,44	80,9± ±2,95*	78,2± ±2,87*	74,1± ±2,87	77,9± ±2,67*	78,9± ±1,08
Частота рухів, Гц	11,0± ±0,44	7,09± ±0,55*	8,34± ±0,53*	9,23± ±0,59*	8,99± ±0,55*	8,64± ±0,50*	11,66± ±0,61	10,48± ±0,51	9,29± ±0,21

* $P < 0,05$.

спостерігалось збільшення кількості рухів у середині досліду, коли тварина вже зробила 90—100 рухів, то після виключення БЛМ, починаючи з другої половини експерименту (після 21—30 спроб), спостерігали неухильне зменшення такої кількості. Можна припустити, що після виключення контралатеральної БЛМ залучаються додаткові компенсаторні механізми.

Тривалість їжодобувних рухів після операції збільшувалася ($P < 0,05$) хвилеподібно (мал. 2, а, див. табл. 1). Найістотніше зростала флексія кисті: від $29,8 \pm 3,6$ до $35,8 \text{ мс} \pm 2,2$ мс, тобто час на захоплення корму.

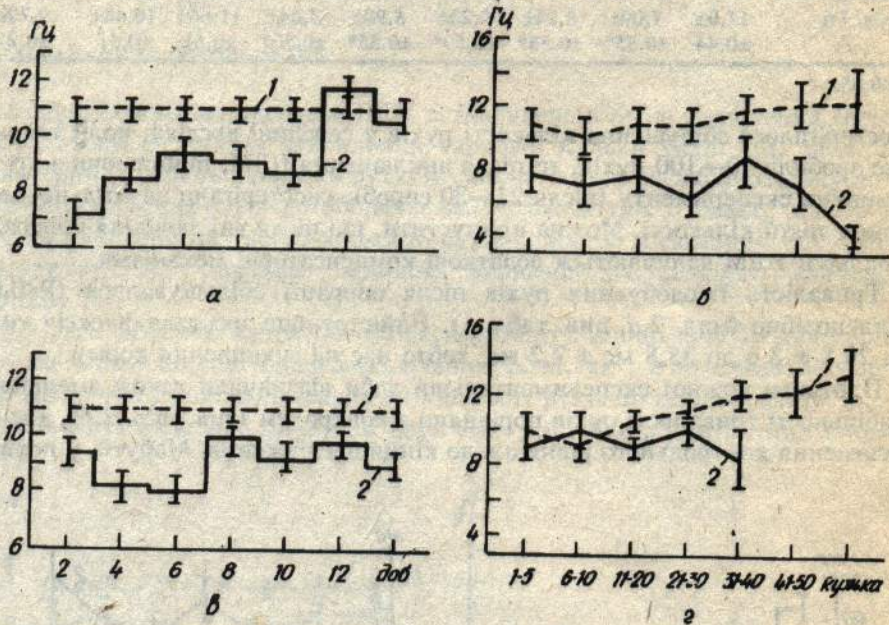
Протягом кожної експериментальної доби відзначали також зменшення стабільності тривалості рухів порівняно з контролем (див. мал. 2, б), але без досягнення контрольного рівня аж до кінця дослідження. Мабуть, у перший



Мал. 2. Вплив однобічного (а, б) та двобічного (в, г) зруйнування базолатерального ядра мигдалика (БЛМ) у щурів контрольної (1) і дослідної (2) груп на тривалість швидких їжодобувних рухів: а — тривалість рухів за різні післяопераційні доби; б — протягом однодобового експерименту за 2-гу добу після операції; в — у різні післяопераційні доби; г — протягом однодобового експерименту за 2-гу добу після операції.

післяопераційний тиждень компенсаторний механізм набуває надмірного рівня, після чого спостерігається тенденція до стабілізації.

Частота рухів-спроб для захоплення однієї харчової кульки після одностороннього зруйнування БЛМ зменшувалася ($P < 0,05$). Найменших значень цей показник (як і тривалість) досягав за 2-гу добу після операції (мал. 3, а, див. табл. 1). Дослідження динаміки частоти рухів протягом експерименту показали, що післяопераційна крива зазнавала більших коливань, ніж контрольна. Особливо виразно ця нестабільність проявлялась у другій половині експерименту (див. мал. 3, в). Крім того, якщо в неоперованих тварин у середині експерименту мало місце стабільне збільшення частоти рухів, то у тварин з одностороннім виключенням БЛМ у різні післяопераційні доби, починаючи з середини експерименту (90—120 рухів), частота зменшувалася з досягненням мінімальних значень у самому кінці досліджу.



Мал. 3. Вплив одностороннього (а, б) та двобічного (в, г) зруйнування базолатерального ядра мигдалика (БЛМ) у щурів контрольної (1) і дослідної (2) груп на частоту їжодобувних рухів для захоплення однієї харчової кульки із годівниці: а — частота рухів за різні післяопераційні доби; б — протягом однодобового експерименту за 2-гу добу після операції; в — у різні післяопераційні доби; г — протягом однодобового експерименту за 2-гу добу після операції.

Враховуючи подовження кожного з рухів після одностороннього виключення БЛМ, зменшення кількості рухів-спроб і їх частоти слід розцінювати як наслідок використання додаткових рухових компонентів експериментального характеру під час кожного з «невдалих» рухів. Тобто, балістичний характер початку руху не виключає в цьому разі й ролі зворотної аферентації.

Причиною зниження частоти рухів у другій половині експерименту може бути й зменшення харчової мотивації. Припустимо також, що руйнування БЛМ у щурів сприяє прискоренню втомі з елементами виснаження. Хвилеподібність відхилень від контролю протягом досліджу може свідчити про нестабільність компенсуючої системи.

Після двобічного руйнування БЛМ переважало збільшення кількості спроб, а тренування щодобово залишалася неефективним, що свідчить про зменшення точності рухів (див. мал. 1, в, табл. 2). Крім того, після двобічного руйнування БЛМ збільшувалася нестабільність: проявом тому

Таблиця 2. Зміна показників швидких їжодобувних рухів після двобічного зруйнування базолатерального ядра мигдалика у щурів ($M \pm m$)

Показник	Конт- роль	Доба після операції							Середнє значення показни- ків після операції
		2-га	4-та	6-та	8-ма	10-та	12-та	14-та	
Кількість рухів-спроб	3,10± ±0,19	3,78± ±0,37*	3,83± ±0,40*	3,55± ±0,34	2,86± ±0,31	3,14± ±0,26	3,28± ±0,30	3,91± ±0,39*	3,43± ±0,13*
Тривалість рухів, мс	77,92± ±2,74	83,57± ±4,50	94,03± ±4,19*	73,77± ±3,74	92,39± ±6,17*	70,95± ±3,02*	72,33± ±3,41	69,92± ±3,49*	78,52± ±1,53
Частота рухів, Гц	10,93± ±0,47	9,36± ±0,53*	8,12± ±0,53*	7,95± ±0,47	9,87± ±0,60*	9,09± ±0,53*	9,75± ±0,56*	8,93± ±0,56*	8,97± ±0,20*

* $P < 0,05$.

було як збільшення, так і зменшення кількості рухів (тоді як наслідком однобічного руйнування було виключно зменшення). Мабуть, двобічне руйнування БЛМ спричиняє «невиправний» наслідок і саме тому щодобове тренування залишається неефективним. Хоча графіки кількості рухів після одно- і двобічного руйнування мають схожість за динамікою по добах, але в різному відношенні до контрольного рівня.

Привертає увагу скорочення експерименту в перший післяопераційний тиждень: тварина «достроково» відмовлялася від їжі. Наприклад, за 2-гу післяопераційну добу кількість здобутих кульок становила 30—40 замість 60 (див. мал. 2, з, 3, з). Тенденція до відновлення контрольного стану спостерігалася лише за 10-ту добу. Це слід розцінювати як об'єктивний показник зменшення мотиваційного збудження аж до повного його виключення. Мотиваційне збудження може відновлюватися завдяки поступовому залученню додаткових мозкових структур. При однобічному виключенні БЛМ це залишена іпсилатеральна БЛМ. У разі ж двобічного руйнування це може бути латеральний гіпоталамус [8], а також інші ядра МК. Роль останніх визначена лише в мотиваційному забезпеченні [1, 2, 4, 5, 10], відносно ж їх значення в організації рухових програм даних немає. Компенсація на заміну БЛМ недосконала, про що свідчить неможливість відновлення показників точності рухів до кінця досліджень. Адже БЛМ — ядро, для якого передбачається роль у «перекладанні мотивації в рухи» [18].

Тривалість рухів після двобічного виключення БЛМ за перші 8 післяопераційних діб зазнавала значних коливань як у бік скорочення, так і (здебільшого) в бік подовження (див. мал. 2, в, табл. 2). Саме тому, при вірогідності відхилень за добами, за середніми показниками вони менше достовірні.

Таким чином, у перший післяопераційний тиждень рухи були тривалішими та менш точними (внаслідок збільшення кількості спроб) із виключною нестабільністю як щодобово, так і протягом кожного експерименту. Починаючи з 10-ї доби тривалість рухів відносно контролю зменшувалася при збільшенні кількості спроб, тобто рухи залишалися неточними. Отже, видалення двох БЛМ призводить до більших змін цього параметру.

Помічено, що за перші післяопераційні доби відхилення від контролю були меншими, ніж при однобічному виключенні, а надалі вони зростали. Можна припустити, що за перші післяопераційні доби при двобічному вида-

ленні МК ще утримується схема програми, утвореної за участю БЛМ, а надалі «нормальні» зв'язки втрачаються, йде розузгодження, пов'язане із зусиллями, спрямованими на вироблення нової, але менш досконалої програми.

За показником тривалості рухів ефект двобічного виключення МК також значно відрізняється від наслідків однобічного. При однобічному виключенні, хоча тривалість рухів вірогідно збільшувалася, але протягом кожної експериментальної доби за динамікою залишалася значно ближчою до контрольної, тобто переважав ефект нестачі мотиваційного впливу. Двобічне ж виключення БЛМ викликає очевидне розузгодження програми з двобічністю відхилень від контролю. Нормалізації автоматизованих рухів до кінця досліджень не спостерігалось, тобто компенсація за показником тривалості рухів не забезпечувалася. Організація нової програми є, але вона недосконала й нестабільна.

Підтвердження такого припущення має місце при аналізі частоти їжодобувних рухів. Після двобічного виключення БЛМ вона була зменшеною аж до кінця досліджень ($P < 0,05$), на відміну від наслідків однобічного виключення. Аналіз динаміки частоти рухів протягом щодобового експерименту знов-таки вказує на зменшення харчової мотивації, особливо за перші післяопераційні доби, з наступною нестабільністю (див. мал. 3,2).

Це ще один доказ на користь зменшення активуючого та тренуючого мотиваційного збудження за рахунок зменшення впливу структур (а саме БЛМ), причетних до організації і реалізації конкретної рухової програми, внаслідок чого може бути збільшення втомлюваності.

Висновки

1. Значення БЛМ у мотиваційному забезпеченні швидкого рухового компоненту їжодобувної реакції вбачається в конкретних впливах: активуючому, тренуючому, стабілізуючому. Саме тому як двобічне, так і однобічне виключення БЛМ призводить до істотних змін у тривалості, частоті та кількості спроб для досягнення корисного результату (захоплення їжі). Очевидно, що розлади глибші, а компенсаторні механізми менш досконалі при двобічному виключенні БЛМ.

2. Погіршення показників порівняно з контролем особливо чітко проявлялися у другій половині кожного експерименту, що можна розцінити не тільки як показник зниження мотиваційного збудження, але й як наслідок підвищеної втомлюваності з елементами виснаження.

3. Нестабільність змін показників (особливо після двобічного виключення БЛМ) встановлено щодобово та протягом кожного експерименту. Причому, якщо після однобічного виключення БЛМ спостерігалася тенденція до нормалізації рухової активності, то після двобічного виключення цього не відбувалося.

Отже, БЛМ займає істотне місце в організації мотиваційно зумовлених автоматизованих рухів, яке не може бути цілком скомпенсоване іншими мозковими структурами.

V.M.Moroz, N.V.Bratius, O.D.Udod, M.V.Yoltukhovsky, O.V.Vlasenko

ROLE OF BASOLATERAL NUCLEI OF THE RAT AMYGDALOF IN FORMATION OF RAPID FOOD-GETTING MOVEMENTS

The influence of electrolytic destruction of the basolateral nucleus of amygdala (BLA) on rapid food-getting movements was studied in albino rats. After oneside destruction of the BLA, contralateral to the working forelimb it was found that the number of movements and their frequency decreased with

an increase of their duration. After twoside destruction of the BLA the number of movements increased with a decrease of their frequency. Duration of movements was unstable. After the BLA destruction (especially twoside) all parameters were unstable both each day and during each experiment. Different level and character of the compensation after one- and twoside destruction of the BLA was observed. The conclusion is made about the activating, stabilizing and training influences of the BLA on the rapid food-getting movements in rats.

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

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Богач П.Г., Макачук Н.Е., Чайченко Г.М. Функциональное значение базолатеральной и кортикомедиальной частей миндалины в обеспечении пищевого и оборонительного поведения крыс // Физиол. журн. — 1981. — 27, № 4. — С.485—491.
2. Ганжа Б.Л., Рыткова Л.С. Влияние амигдаларных повреждений на пищевое и питьевое поведение крыс // Пробл. физиологии гипоталамуса. — К.: Наук. думка, 1990. — Вып. 24. — С. 85—91.
3. Гилинский М.А. Особенности поведения и адаптационных реакций у амигдалотомированных крыс // Журн. высш. нерв. деятельности. — 1990. — 40, вып. 1. — С. 143—150.
4. Данилова Л.К., Перфильев С.Н., Костяева О.В. Об участии миндалины в формировании разнородных условных рефлексов // Там же. — 1984. — 34, вып. 6. — С. 1048—1056.
5. Ильиченко Р.Ю., Гилинский М.А., Лоскутова Л.В. Миндалевидный комплекс (связи, поведение, память). — Новосибирск: Наука, 1981. — 227 с.
6. Мороз В.М., Йолтуховский М.В., Братусь Н.В. и др. Активность нейронов латерального гипоталамуса при пищедобывательных автоматизированных движениях у крыс // III Всесоюз. конф. по нейронаукам. : Тез. докл. — К., 1990. — С. 142.
7. Мороз В.М., Братусь Н.В., Йолтуховский М.В. и др. Роль фронтальной коры в организации быстрых баллистических движений крыс // Нейрофизиология. — 1992. — 24, № 2. — С. 186—192.
8. Прибрам К. Языки мозга. — М.: Прогресс, 1975. — 464 с.
9. Сидоров Б.М., Сосина В.Д. Электрофизиологические и поведенческие изменения после разрушения базолатерального ядра миндалины у крыс // Журн. высш. нерв. деятельности. — 1986. — 36, вып. 6. — С. 1061—1068.
10. Чепурнов С.А., Чепурнова Н.Е. Миндалевидный комплекс мозга. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981. — 254 с.
11. Шаповалова К.Б., Горбачевская А.И., Саульская Н.Б. Структурная организация и нейрохимические механизмы участия прилегающего ядра во взаимодействии лимбической и моторной систем в регуляции двигательного поведения // Журн. высш. нерв. деятельности. — 1992. — 42, вып. 2. — С. 236—276.
12. Brooks V.B. How does limbic system assist motor learning? A limbic comparator hypothesis // Brain Behav. Evol. — 1986. — 29. — P. 29—53.
13. Heath R.G., Harper J.W. Ascending Projections of the cerebellar fastigial nucleus to the hippocampus, amygdala and other temporal lobe sites; evoked potential and histological studies in monkeys and cats // Exper. Neurol. — 1974. — 45. — P. 268—287.
14. Krettek J.E., Price J.L. Projections from the amygdaloid complex to the cerebral cortex and thalamus in the rat and cat // J. Comp. Neurol. — 1977. — 172. — P. 687—722.
15. Llamas A., Avenado C., Reinoso-Suarez F. Amygdaloid projections to the motor, premotor and prefrontal areas of cat's cerebral cortex: a topographical study using retrograde transport of horseradish peroxidase // Neuroscience. — 1985. — 15, № 3. — P. 651—657.
16. Macci G., Bentivoglio M., Rossini P. The basolateral amygdaloid projections to the neocortex in the cat // Neurosci. Letters. — 1978. — 9. — P. 347—351.
17. Megirian D., Buresova O., Bures J. Electrophysiological correlates of discrete forelimb movements in rats // Electroencephal. and Clin. Neurophysiol. — 1974. — 36. — P. 131—136.
18. Mogenson G.J., Jones D.L., Yim C.Y. From motivation to action: functional interface between limbic system and motor system // Progr. Neurobiol. — 1980. — 14, № 1. — P. 69—97.
19. Pellegrino L.J., Pellegrino A.S., Curshman A.J. A stereotaxic atlas of the brain. — New York; London: Plenum press, 1979. — 141 p.

Вінницьк. мед. ін-т ім. М.І.Пірогова
М-ва охорони здоров'я України

Матеріал надійшов
до редакції 20.06.94