

ВЗАЄМОДІЯ МОЗОЧКА З ХВОСТАТИМИ ЯДРАМИ І МОТОРНОЮ КОРОЮ ПРИ РЕГУЛЯЦІЇ РУХІВ

В.М.Мороз

Кафедра нормальної фізіології Вінницького державного медичного університету ім. М.І.Пирогова

Ключові слова

Програмування рухів

Мозочок

Хвостаті ядра

Моторна кора

Резюме

На експериментальній інструментальній моделі їждобувних рухів щурів вивчено роль мозочка, хвостатих ядер і моторної кори у програмуванні й контролюванні швидких, балістичних рухів. Дослідження проводилось комплексно, з використанням електрофізіологічних (реєстрація моторних потенціалів, активності окремих нейронів різних структур у тварин, які не сплять, при виконанні ними рухів), поведінкових (вплив стимуляції хвостатих і зубчастих ядер, а також оборотного та безоборотного виключення останніх на характер рухів), телереєстраційних методів з використанням автоматизованого комп'ютерного опрацювання експериментальних даних. Показано, що мозочок, особливо його зубчасті ядра, причетні до препрограмування швидких, балістичних рухів, а моторна кора – переважно до їх реалізації. Встановлено роль хвостатих ядер у підготовці й послідовному контролі стереотипних балістичних рухів. Вивчено взаємодію між мозочком, хвостатими ядрами й моторною корою у регуляції швидких, балістичних рухів. Аргументуються висновки про високі пластичні властивості нейронів мозочка і моторної кори, а також про подібність ролі цих структур у регуляції швидких рухів.

Вступ

Механізми, що забезпечують регуляцію рухів, цікавлять широке коло дослідників різних спеціальностей. Особливу актуальність вони набувають у медичній практиці, оскільки пізнання закономірностей регуляції рухів дозволить вірно трактувати патогенез рухових порушень і, відповідно, забезпечить відбір доцільної тактики їх усунення.

На теперішній час досягнуті значні успіхи у вивченні фізіології рухів людини й отримали інтенсивний розвиток експериментальні дослідження нейрофізіологічних механізмів центрального керування рухами [Аршавский с соавт., 1990; Бурлачкова с соавт., 1987; Варлинская, Васильева, 1994; Дегтяренко, 1993; Иванова, 1991; Иоффе, 1991; Козловская, 1976; Кропотов, Пономарев, 1993; Сторожук, 1990; Суворов, 1994; Толкунов, 1999; Фанарджян, 1995; Шапков с соавт., 1988; Armstrong, 1988; Brooks et al., 1973; Donoghue et al., 1998; Fu et al., 1993; Glickstein, 1992; Jueptner et al., 1997; Lemon, 1993; Linas, Simpson, 1981; Niedermeyer, 1998; Orlovsky et al., 1999 та ін.].

Широке використання новітніх методів досліджень із використанням останніх досягнень техніки дозволило наблизитися до розкриття інтимних механізмів, котрі відбуваються в ЦНС під час довільних рухів. Однак, при достатньо великій кількості робіт, присвячених аналізу елементарних рухів, усе ще малочисленні відомості про регуляторні процеси складних координованих актів, які складають пристосовні реакції цілісного організму.

Однією з проблем, що очікує свого вирішення, є встановлення ступеня участі кожного з коркових і підкоркових утворень у програмуванні рухів та їх корекції. Не викликає сумніву те, що формування рухових команд та їх реалізація є результатом інтегративної діяльності багатьох структур мозку. У зв'язку з цим надзвичайно важливе вивчення взаємовідносин між структурами, які відповідають за організацію рухів, а також ролі цих взаємовідносин у процесі підготовки й виконання довільних рухів. Вирішення цих питань різними методами дозволить розкрити складні регуляторні

механізми, котрі забезпечують здійснення такої життєво важливої функції, як рухова. Це, перш за все, стосується механізмів програмування й ініціювання рухів структурами головного мозку. Зокрема відомості про причетність до ініціювання довільних рухів мозочка й базальних гангліїв вкрай недостатні та у певній мірі містять протиріччя. Не встановлено ступінь участі цих структур у програмуванні й послідовній корекції рухових програм. Відсутні дані паралельного дослідження динаміки нейронної активності мозочка, базальних гангліїв і моторної кори в ідентичних умовах при виконанні певного типу рухів. Відсутні дані стосовно взаємодії між мозочком, базальними гангліями та моторною корою у тварин, що не сплять, безпосередньо під час виконання рухів. Не проводились комплексні дослідження з вивчення ініціювання довільних рухів із залученням різних експериментальних методів.

Метою роботи було вивчити на експериментальній інструментальній моделі їждобувних рухів щурів роль мозочка, хвостатих ядер і моторної кори у програмуванні й контролюванні швидких, балістичних рухів.

Матеріали та методи

Для оцінки взаємодії мозочка (М) з хвостатими ядрами (ХЯ) й встановлення його ролі в регуляції рухів здійснювалася реєстрація активності клітин кори мозочка (КМ) й зубчастих ядер (ЗЯ) при електричній стимуляції ХЯ у процесі виконання швидких, балістичних рухів (ШБР). Поодинокими електричними стимулами подразнювались констралатеральні (стосовно кінцівки, якій надавалась перевага) ХЯ, а відведення нейронної активності здійснювалося від іпсилатеральної кори й ЗЯ мозочка. При можливості в кожному експерименті досліджувалася імпульсна активність нейронів (ІАН) указаних структур на три види впливів – рух, стимуляція ХЯ та їх поєднання. Весь комплекс впливів можна було дослідити тільки на тривало функціонуючих клітинах. При виявленні ІАН спочатку визначали її зв'язок з виконуваним

рухом, а потім досліджували вплив на активність двох інших впливів. Поєднаний вплив здійснювався слідуєчим чином: у момент виявлення руху фототранзистором запускався електростимулятор, який генерував поодинокий стимул прямокутної форми тривалістю 0,1 мс, силою 0,1-0,4 мА. Запуск стимуляції здійснювався через тригерний пристрій. Електричний стимул впливав на головку ХЯ в першу фазу ШБР, тобто під час екстензії передпліччя.

З метою вивчення впливу М на моторну кору (МК) при виконанні ШБР реєструвалась ІАН МК при стимуляції контралатеральних ЗЯ, виконанні їждобувних рухів, а також при поєднаних впливах (рухах і електричній стимуляції ЗЯ).

При стимуляції ЗЯ реєструвались реакції не тільки нейронів МК, але й головки ХЯ.

Результати

Електричні реакції нейронів кори мозочка і зубчастих ядер при стимуляції хвостатих ядер у наркотизованих тварин і таких, що не сплять.

Зміни клітинної активності при поєднаних впливах досліджовано у 124 нейронів (51 у КМ і 73 у ЗЯ). Оскільки реакції при цьому в КМ й ЗЯ відбувались однотипно, здійснювався аналіз усієї сукупності досліджених нейронів. Порівняння профілів реакцій нейронів мозочка при поєднаному впливі з аналогічними тільки при рухах (рис. 1) показало незначну їх зміну в першій частині й виражену – у другій. Як відомо, перша частина кривої профілів відбиває процеси, які здійснюються під впливом тільки руху, що почався. Друга ж частина зумовлена як рухом, так і впливом подразнення ХЯ. За своєю формою ця частина кривої подібна на таку ж при ізольованому подразненні ХЯ.

Деякі труднощі при аналізі представлених кривих пов'язані з неоднаковою кількістю нейронів, реакції котрих підсумовані при поєднаному впливі (n = 124) і тільки при рухах (n = 210). Окрім того, активність не всіх нейронів пред-

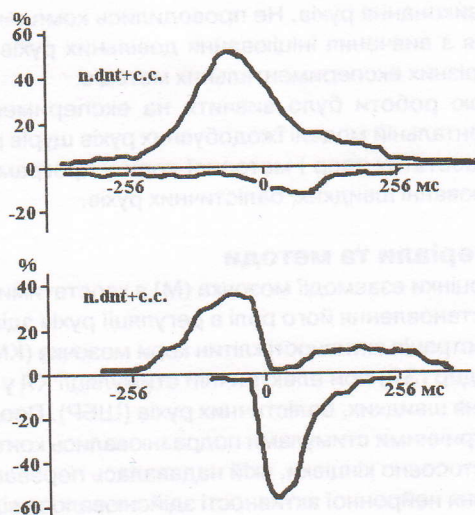


Рис. 1. Графічне вираження суми всіх реакцій нейронів (їх профілів) зубчастих ядер і кори мозочка. Верхні криві – при рухах, нижні – при поєднаному впливі. 0 – момент виявлення руху.

ставлених популяцій досліджувалась як при поєднаному впливі, так і при рухах. Ідеальним аналіз міг бути при умові дослідження реакцій одних і тих самих нейронів при всіх видах впливів. Така можливість була досягнута при вивченні активності 64 нейронів. Із цієї кількості змінювали свою частоту розрядів на всі три пред'явлення 17 нейронів зубчастих ядер і 14 нейронів кори мозочка. У більшості випадків взаємовідносини були суттєвими, коли відмічалися виражені зміни клітинної активності як при електричній стимуляції хвостатих ядер, так і при рухах. Активність усієї сукупності цих нейронів (31) при електричному подразненні головки хвостатого ядра гальмувалась; окрім того, у 4 клітин кори мозочка і двох клітин зубчастого ядра короткотривале гальмування замінювалося тоничною збудливою реакцією. Використання поєднаних подразнень виявило антиціпаторні (випереджаючі) зміни малянка розрядів нейронів, які відбувались до виявлення руху. Такі перетворення були характерні як для клітин кори мозочка, так і для клітин зубчастих ядер. Збудливі реакції нейронів, пов'язані з виконанням рухів, при поєднаних впливах ставали коротшими й інтенсивнішими. У тих випадках, коли нейрон при рухах збуджувався за тонічним типом, поєднаний вплив призводив до появи фазичної активації. Прикладом висловленого можуть слугувати реакції (рис. 2) нейрона зубчастого ядра (кадри А-В) і нейрона кори мозочка (кадри Г-Е). Обидва нейрони реагують на всі три впливи.

Як видно на представленому рисунку, електрична стимуляція головки хвостатого ядра (кадри В, Е) призводить до коротколатентного гальмування активності. При рухах

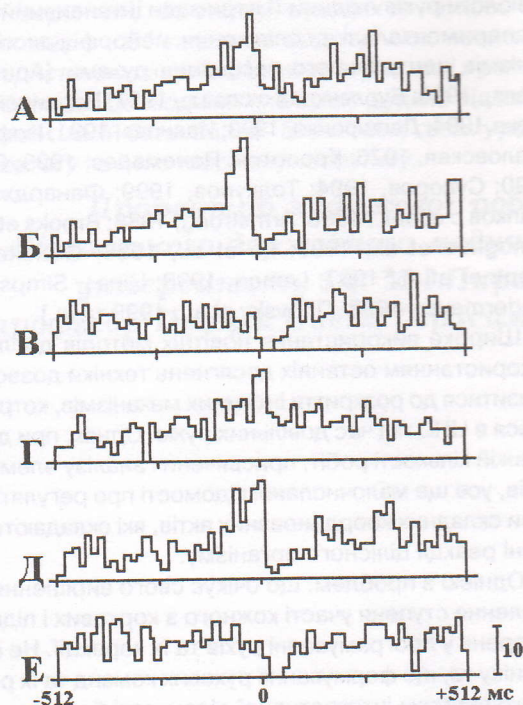


Рис. 2. Реакції нейронів зубчастого ядра (А-В) і кори мозочка (Г-Е) при стереотипних балістичних рухах (А, Г), електричному подразненні хвостатих ядер (В, Е) та їх поєднанні (Б, Д).

з'являються активації фазичного (кадр А) і тонічного (кадр Г) типів. При поєднаному впливі збудливі реакції стають інтенсивнішими (перистимульні гістограми реакцій на кадрах Б і Д), тривалість їх зменшується.

Суттєвим стало й те, що при багаторазових поєднаних впливах (рухові та електричній стимуляції хвостатого ядра) відбувається градуальне збільшення реакцій. Це можна було прослідкувати на прикладах перистимульних гістограм, отриманих на одному й тому ж нейроні на початку поєднаного впливу та при його тривалому використанні. Зареєстровані в таких умовах реакції нейронів кори мозочка й зубчастого ядра показано на рис. 3.

Як видно, інтенсивність реакцій за кількістю розрядів поступово зростає в міру повторення поєднаних впливів. Такі зміни знайшли своє віддзеркалення в популяційних

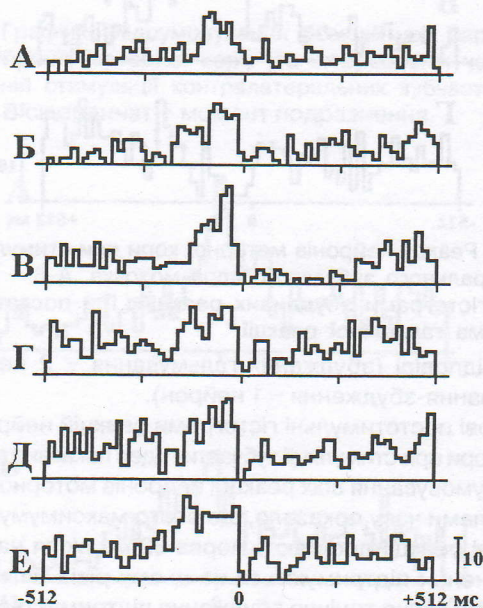


Рис. 3. Реакції нейронів зубчастого ядра (А-В) і клітини Пуркін'є (Г-Е) при поєднаних впливах (стереотипних балістичних рухах і електричному подразненні хвостатого ядра).

профілях підсумованих реакцій 31 нейрона кори мозочка й зубчастих ядер, активність яких змінювалася при всіх трьох впливах (рис. 4).

Співставлення профілів всіх реакцій при рухах (верхня крива) з такими при поєднаних впливах свідчить про достовірне ($p < 0,05$) підвищення питомої ваги нейронів, що активуються, в інтервалі 160-48 мс до моменту виявлення руху.

Зміни другої частини перистимульних гістограм при поєднаному впливі були подібні до встановлених при електричному подразненні головки хвостатого ядра. Разом з тим, тривалість гальмівної паузи ставала коротшою, що вказує на певне зниження гальмівного ефекту з боку хвостатих ядер у процесі виконання довільних рухів.

Варто відмітити, що при реагуванні клітин Пуркін'є кори мозочка на стимуляцію хвостатого ядра гальмуванням з послідувальною активацією, поєднані подразнення практично не впливали на виявлення цих реакцій. Разом з тим, відбувалося значне збільшення частоти розрядів нейронів до

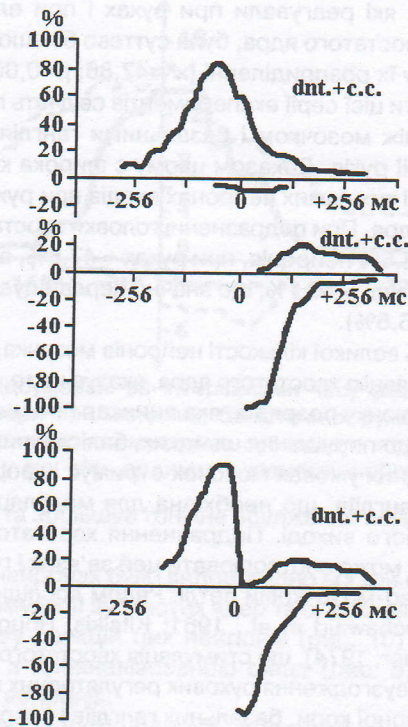


Рис. 4. Графічне вираження суми всіх реакцій нейронів зубчастих ядер і кори мозочка (їх профілів) при балістичних рухах, стимуляції хвостатого та їх поєднаному впливі.

нанесення поєднаних подразнень. Це можна проілюструвати реакціями трьох клітин Пуркін'є при стимуляції головки хвостатого ядра в процесі рухів (рис. 5).

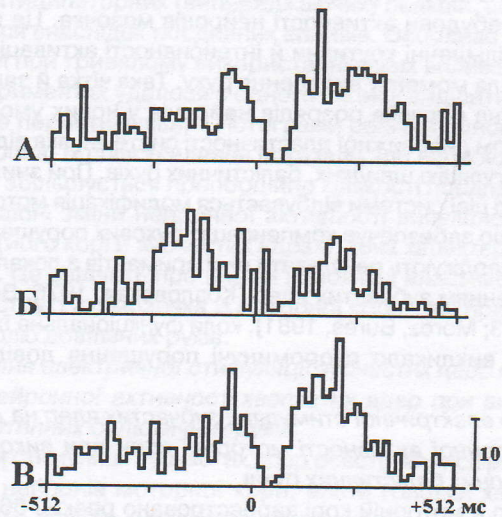


Рис. 5. Гістограми реакцій трьох різних клітин Пуркін'є кори мозочка при поєднаних впливах (стереотипних балістичних рухах і електричному подразненні хвостатого ядра).

Активність 82 нейронів мозочка вивчено при двох окремих впливах – стереотипному балістичному рухові й електричному подразненні хвостатих ядер. Виявилось, що більшість нейронів, які змінювали частоту розрядів у зв'язку з рухом, реагували також на електричну стимуляцію головки хвостатого ядра. При рухах переважали реакції головним чином збудливі, а при стимуляції – гальмівні. Част-

ка нейронів, які реагували при рухах і при електричній стимуляції хвостатого ядра, була суттєво більшою, ніж при випадковому їх розподіленні ($\chi^2=47,86$; $p<0,001$).

Результати цієї серії експериментів свідчать про щільну взаємодію між мозочком і базальними гангліями в процесі регуляції рухів. Доказом цьому є широка конвергенція на одних і тих самих нейронах входів при рухах і з боку хвостатого ядра. При подразненні головки хвостатого ядра реагувало 53,6% нейронів, при рухах – 47,6%, а при їх поєднанні впливі – 45,1%, що значно перевищує випадкові величини (25,5%).

Наявність великої кількості нейронів мозочка, які реагують на стимуляцію хвостатого ядра, вказує на те, що дезорганізація малюнку розрядів, яка виникає при цьому, може призводити до порушення швидких, балістичних рухів.

У природних умовах мозочок отримує інформацію від базальних гангліїв, що необхідна для модуляції рухових команд на його виході. Подразнення хвостатого ядра в процесі руху може спотворювати цей зв'язок і генерувати збій в корково-мозочковій петлі. Рядом дослідників встановлено [Buchawald et al., 1961; Kitsikis, Rougeul, 1968; Wilburn, Kesner, 1974], що стимуляція хвостатого ядра призводить до неузгодження рухових регуляторних механізмів на рівні моторної кори, базальних гангліїв і ядер таламусу. Наші результати свідчать про значення в таких порушеннях спотворення й мозочкового виходу. Підтверджує висловлене виникнення в корі мозочка та його зубчастих ядрах коротколатентного гальмування, яке попереджує можливість ранньої модифікації мозочкового виходу і, таким чином, може бути причиною рухових порушень.

Використання поєднаних подразнень призводило до суттєвої перебудови активності нейронів мозочка. Це виявлялось у збільшенні крутизни й інтенсивності активації, яка передувала моменту виявлення руху. Така чітка й закономірна зміна рисунка розрядів нейронів у нових умовах є показником дивовижної пластичності системи, яка відповідає за регуляцію швидких, балістичних рухів. При зниженні надійності цієї системи відбувається модифікація моторних команд, що забезпечує компенсацію рухових порушень. Ці дані підтверджують результати експериментів з локальним охолодженням зубчастих ядер [Козловская, 1976; Brooks et al., 1973; Moroz, Bures, 1981], коли функціональне їх виключення викликало скороминучі порушення довільних рухів.

Вплив електричної стимуляції зубчастих ядер на динаміку нейронної активності моторної кори при виконанні стереотипних балістичних рухів.

Усього в моторній корі зареєстровано реакції 86 нейронів. З цієї кількості в 38 нейронів досліджувалась активність при стимуляції зубчастих ядер. 26 нейронів (68,4%) реагували, 12 (31,6%) – не змінювали частоти фонові імпульсної активності. Переважаючим типом реакції був збудливий. Подібним чином реагувало 16 нейронів (42,1%). ЛП таких реакцій складав 5-18 мс ($9,87 \pm 1,24$ мс). Активації здійснювалися головним чином фазично. Тривалість їх не перевищувала 160 мс. Тонічне збудження було характерним для відповідей 4 нейронів. Імпульсна активність 7 клітин моторної кори при стимуляції зубчастих ядер гальмувалась.

Усі гальмівні реакції відрізнялися коротким ЛП і малою тривалістю. Тільки у трьох нейронів було відмічено дво-

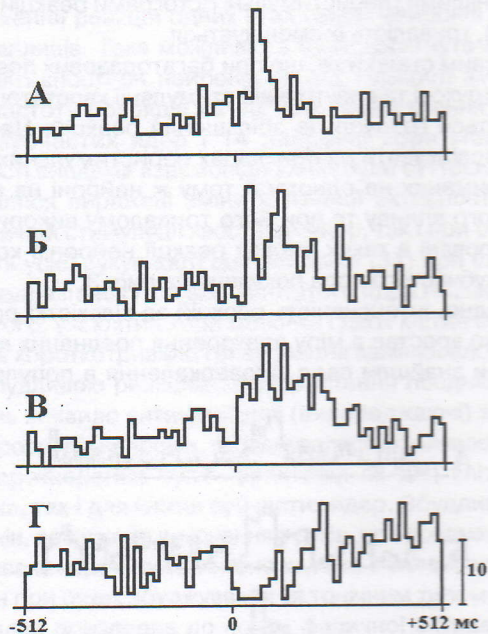


Рис. 6. Реакції нейронів моторної кори при стимуляції контралатерального зубчастого ядра мозочка. А-В – постстимульні гістограми збудливих реакцій; Г – постстимульна гістограма гальмівної реакції.

фазні відповіді (збудження-гальмування – 2 нейрони й гальмування-збудження – 1 нейрон).

Типові постстимульні гістограми реакцій нейронів моторної кори при стимуляції зубчастих ядер показано на рис. 6.

Підсумовування всіх реакцій нейронів моторної кори за інтервалами часу показало, що свого максимуму фазичні збудливі реакції досягають через 32 мс після нанесення подразнень і підтримуються на цьому рівні біля 100 мс. Менш виражене тонічне збудження підтримується до 320 мс. Максимум гальмівних реакцій припадає на інтервал 80 мс після подразнення (рис. 7).

Стимуляція зубчастого ядра використовувалася також у процесі виконання швидких, балістичних рухів. Запуск подразнюючих стимулів здійснювався фототранзистором самими рухами. Вплив поєднаних дій прослідковано на реакціях 23 нейронів. Більшість із них випробовувалися також при рухах без стимуляції. Поєднані впливи викликали суттєві зміни малюнку розрядів нейронів моторної кори. Перш за все це проявлялось у збільшенні їх активації до початку руху. Як було показано, головним проявом реакцій нейронів моторної кори при швидких, балістичних рухах була їх фазична активація, максимум якої припадав на початкову фазу руху. При поєднаних впливах, як правило, збільшення частоти розрядів нейронів починалось за 240-200 мс до моменту виявлення руху й тривало до 400 мс. Крім того, більшість реакцій при цьому здійснювалася за тонічним типом. Прикладом такої зміни малюнка розрядів є реакція нейрона, що представлена на рис. 8.

При швидких, балістичних рухах фазична активація цього нейрона виникала за 80 мс до моменту виявлення руху й тривала до 200 мс. Підвищення частоти розрядів нейро-

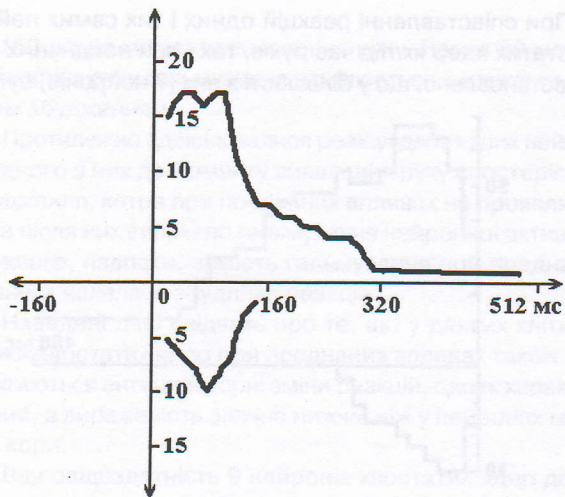


Рис. 7. Графічне підсумовування реакцій усіх зареєстрованих нейронів моторної кори (за інтервалами часу) при електричній стимуляції контралатеральних зубчастих ядер мозочка. Вісь ординат – момент подразнення.

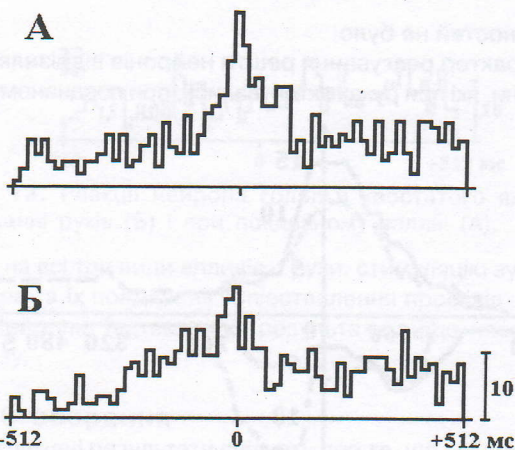


Рис. 8. Реакції нейрона моторної кори при швидких, балістичних рухах (А) і поєднанні їх з електричною стимуляцією зубчастого ядра (Б).

на при поєднаних впливах (кадр Б) починалось на 160 мс раніше.

Уся популяція нейронів моторної кори при рухах (суцільна лінія) і при поєднаному впливі (пунктирна лінія) представлена на рис. 9.

На рисунку чітко прослідковується суттєве збільшення при поєднаному впливі часового діапазону імпульсної активності нейронів моторної кори перед моментом виявлення руху. Друга частина кривої відбиває реакції нейронів на обидва впливи, тобто на рух і електричну стимуляцію зубчастих ядер. Звертає на себе увагу, що за своєю формою вона не нагадує криві, отримані при рухові або при електричній стимуляції зубчастого ядра. Подразнення зубчастого ядра, яке запускається в процесі руху, не викликає настільки суттєвого активування нейронів моторної кори, як це мало місце при стимуляції зубчастого ядра без руху. Скоріше за все, помірна активація нейронів пов'язана з реалізацією руху. Стимуляція ж зубчастого ядра лише

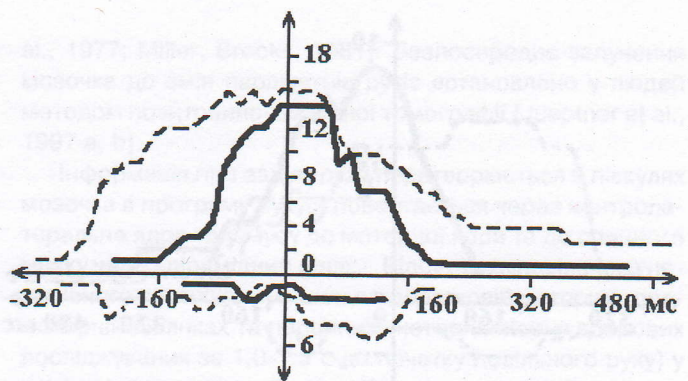


Рис. 9. Підсумовані за інтервалами часу реакції нейронів моторної кори при швидких, балістичних рухах і поєднанні їх з електричною стимуляцією зубчастого ядра. Вісь абсцис – час у мс; вісь ординат – кількість нейронів.

підтримує та збільшує тонічне збудження нейронів моторної кори.

На 11 нейронах було випробувано всі три види впливів – рухи, стимуляції зубчастих ядер та їх поєднання. Результати аналізу реакцій цих нейронів (рис. 10) показали їх подібність з проаналізованою вище (рис. 9) сукупністю реагуючих нейронів.

Зміни активності нейронів, викликані поєднаним подразненням, були статистично достовірними в порівнянні з реакціями тільки при рухах. Вони виражалися підсиленням активації в проміжку від 250 мс до моменту виявлення руху. Таким чином, збудливі реакції починались на 150-100 мс раніше, ніж тільки при самих рухах. Виявлена реорганізація малюнків розрядів нейронів моторної кори є відбиттям антиципаторних (випереджаючих) реакцій, що розвиваються внаслідок поєднаних впливів. Особливо вони виражені при тривалому використанні таких впливів. У п'яти експериментах удалося з одного запису виділити по дві й більше перистимульних гістограми реакцій одного й того ж нейрона. Їх співставлення показало, що випереджаючий ефект збільшується пропорційно кількості поєднань.

Подібні зміни нейронної активності виявлено й у мозочку (його корі й зубчастих ядрах), хоча характер їх дещо інший. Це свідчить про високі пластичні властивості нейронів структур (мозочка й моторної кори), які причетні до контролю довільних рухів.

Вплив електричної стимуляції зубчастих ядер на динаміку нейронної активності хвостатих ядер при виконанні стереотипних балістичних рухів.

При стимуляції зубчастих ядер реєструвалися реакції не тільки нейронів моторної кори, але й головки хвостатих ядер. Це давало можливість, окрім раніше встановлених аферентних зв'язків мозочка з хвостатими ядрами, охарактеризувати еферентні й, таким чином, отримати загальне уявлення про двобічні взаємовідносини між цими структурами. Окрім цього встановлювались особливості й відмінності в реакціях хвостатих ядер від таких моторної кори.

У тварин, які не сплять, при подразненні зубчастих ядер було зареєстровано імпульсну активність 72 нейронів контралатеральних хвостатих ядер. Реагувало 37 нейронів

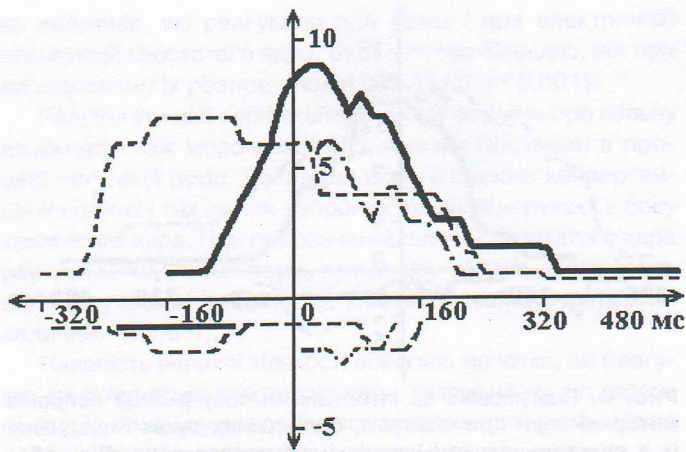


Рис. 10. Підсумовані за інтервалами часу реакції 11 нейронів моторної кори при швидких, балістичних рухах (суцільна лінія), електричній стимуляції зубчастого ядра (переривчаста лінія) та їх поєднанні (пунктирна лінія).

(51,4%). Як і в моторній корі, у головці хвостатих ядер електрична стимуляція зубчастих ядер викликала переважно збудливі реакції. Вони були встановлені у 27 нейронів (37,5%). Однак, на відміну від моторної кори, більшість клітин збуджувались за тонічним типом. Тривалість реакцій складала 100-300 мс, а в п'яти нейронів навіть перевищувала 500 мс. Початок реакцій не був настільки раннім, як у нейронів моторної кори. У відповідності з постстимульними гістограмами, у перший бін (початкові 16 мс) активація виникала у 24 (33,3%) клітин. Зміни ж частоти розрядів решти нейронів відбувалося в послідовні біни гістограм. У деяких випадках (2 нейрони) збудливим відповідям передували короткотривалі періоди гальмування. Відповіді у вигляді переважного гальмування виявлено у 8 нейронів (11,1%).

Підсумовування реакцій за інтервалами часу представлено на рис. 11. При порівнянні їх профілів з аналогічними в моторній корі виявляється більш виражений тонічний характер збудливих реакцій.

Відповідездатність 27 нейронів хвостатих ядер було проаналізовано при рухах, а також при поєднаному впливі рухів і електричного подразнення контралатеральних зубчастих ядер. Узагальнені результати експериментів демонструються на рис. 12.

Характер кривої, яка відбиває збудливі реакції (над віссю абсцис) при поєднаному впливі не зазнав значних змін. Це вказує на те, що стимуляція зубчастих ядер у процесі руху практично не впливає на пов'язані з рухами активації нейронів головки хвостатих ядер. Не було виявлено до початку руху також чітких антиципаторних реакцій, які чітко проявлялися в моторній корі при аналогічних впливах. Що ж торкається гальмівних реакцій, то використання поєднаних подразнень призводить до вираженого, статистично достовірного ($p < 0,05$) їх збільшення після виявлення рухів (під віссю абсцис). Таке гальмування не було виявлено ні при ізольованому подразненні зубчастих ядер, ні при рухах. Усе це свідчить про підсилення гальмівного ефекту з боку зубчастого ядра в процесі виконання швидких, балістичних рухів.

При співставленні реакцій одних і тих самих нейронів хвостатих ядер як під час рухів, так і при поєднаних впливах встановлено, що у більшості з них (7 нейронів) суттєвих

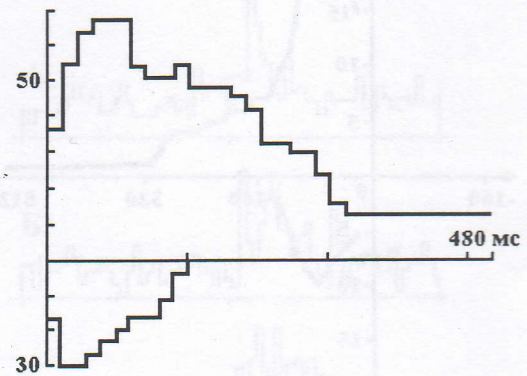


Рис. 11. Підсумовування за інтервалами часу реакції нейронів головки хвостатих ядер при стимуляції контралатеральних зубчастих ядер. Над віссю абсцис – збудливі реакції; під віссю абсцис – гальмівні реакції; вісь абсцис – час у мс; вісь ординат – % нейронів, що реагували.

відмінностей не було.

Характер реагування решти нейронів відрізнявся. Два нейрони, які при рухах активувались, при поєднаному впливі

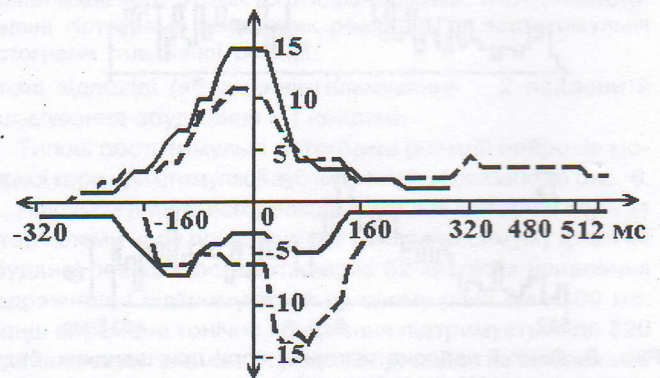


Рис. 12. Підсумовування за інтервалами часу реакції нейронів головки хвостатих ядер при швидких, балістичних рухах (суцільні лінії) і при поєднаному впливі (переривчаста лінія). Над віссю абсцис – збудливі реакції; під віссю абсцис – гальмівні реакції; вісь абсцис – час у мс; вісь ординат – % нейронів, що реагували.

достовірно не змінювали частоти фонові імпульсної активності. Разом із тим, у чотирьох нейронів, які не реагували при рухах, спостерігалися реакції у випадках поєднаного впливу. У одного з них з'являлось гальмування після стимуляції, що запускала рухами, у решти - зміни відбувалися складніше. Причому у двох таких нейронів реакції виникали до моменту виявлення руху. Останнє ілюструється на рис. 13.

На кадрі Б показано перистимульну гістограму реакції нейрона хвостатого ядра в процесі виконання рухів. Як видно, чіткі зміни при цьому відсутні. Однак, цей же нейрон реагує при поєднаних подразненнях (кадр А). У цьому випадку виникає статистично достовірне гальмування ще

за 160 мс до моменту виявлення руху. Через 80 мс після виявлення руху гальмування замінюється вираженим тонічним збудженням.

Протилежно здійснювалися реакції двох інших нейронів. В одного з них до моменту виявлення руху спостерігалось збудження, котре при поєднаних впливах не проявлялось, зате після них виникало гальмування нейронної активності. В іншого, навпаки, замість гальмування при поєднаному впливі з'являлася збудлива реакція.

Наведені дані свідчать про те, що у деяких клітин головки хвостатих ядер при поєднаних впливах також спостерігаються антиципаторні зміни реакцій, однак характер їх інший, а вираженість значно нижча, ніж у нейронах моторної кори.

Відповідездатність 9 нейронів хвостатих ядер дослід-

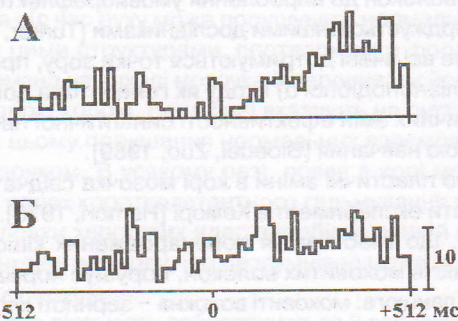


Рис. 13. Реакції нейрона головки хвостатого ядра при виконанні рухів (Б) і при поєднаному впливі (А).

жено на всі три види впливів – рухи, стимуляцію зубчастого ядра та їх поєднання. Співставлення профілів реакцій цих нейронів підтверджує результати вище наведеного аналізу.

Обговорення

Отримані результати свідчать про те, що всі досліджені структури мозку (мозочок, хвостаті ядра й моторна кора) приймають участь у регуляції швидких, балістичних рухів. Разом з тим, ступінь такої участі неоднакова для кожної з них. Перш за все це стосується механізмів програмування даного виду рухів. Провідна роль у таких механізмах належить мозочку, особливо його зубчастому ядру. Виключення останнього, окрім загальних рухових порушень, призводить до закономірного збільшення ЛП рухової інструментальної реакції. Генерація ранніх розрядів нейронів на виході мозочка (зубчасті ядра) може здійснювати модулюючий вплив на моторну кору. Це узгоджується з уявленнями про те, що запрограмовані рухи здійснюються за принципом відкритої петлі, унаслідок надходження сигналів у моторну кору від підкоркових структур, перш за все від мозочка [Эвартс, 1982]. Система відкритої петлі в основному починається в асоціативних полях кори мозку. У щурів підтверджено наявність цих зв'язків [Angaut, Cicirata, 1990].

Модулюючий вплив мозочка на моторну кору підтверджують результати експериментів, у яких функціональне виключення зубчастих ядер викликало у більшості нейронів моторної кори мавп, що не сплять, затримку початку й зміни фазної природи їх розрядів при довільному рухові, а також затримку електроміографічних реакцій [Meyer-Lohmann et

al., 1977; Miller, Brooks, 1981]. Безпосереднє залучення мозочка до змін параметрів рухів встановлено у людей методом позитронно-емісійної томографії [Jueptner et al., 1997 a, b].

Інформація про задум руху перетворюється в півкулях мозочка в програму руху й повертається через вентролатеральне ядро таламусу до моторної кори та до спинного мозку через пірамідний шлях. Відсутність повільного негативного потенціалу (виникає в додатковій моторній, премоторній ділянках та первинній моторній корі у здорових досліджуваних за 1,0-1,5 с до початку довільного руху) у хворих із синдромом Рамзея Ханта (зумовлений пошкодженням головним чином зубчастого ядра та його аферентних шляхів) пояснюється саме тим, що премоторні й моторні ділянки кори великих півкуль значну частину аферентації отримують через вентролатеральне ядро з мозочка [Shibasaki et al., 1986]. Суттєво, що активність окремих клітин Пуркін'є пов'язана не з активністю окремих м'язів, а з певними інтегративними аспектами довільного руху кінцівки [Mano et al., 1990].

Як встановлено в наших експериментах, навіть при двобічному виключенні зубчастих ядер і рухових розладах, які виникають внаслідок цього, тварини через певний час були спроможні виконувати рухи, що спрямовані на досягнення мети (добування харчових кульок із годівниці). Отже, і без мозочка (його зубчастих ядер) тварини здатні пристосовуватися до виконання стереотипних рухів у певній послідовності. Цілком очевидним є розвиток компенсаторних змін у механізмах регуляції рухів. Такі зміни могли відбутися за рахунок спільної діяльності моторної кори і хвостатих ядер. Функціональна роль цих відділів мозку в регуляції швидких, балістичних рухів показана в наших експериментах, а виключення кожного з них призводить до порушення здатності виконання даної рухової інструментальної реакції [Martin, Webster, 1974; Peterson, 1934; Siegfried, Bures, 1979]. Очевидно, після виключення зубчастих ядер і, отже, зменшення модулюючого впливу на моторну кору, відбувається збільшення потоку сигналів до неї з боку хвостатих ядер. За рахунок цього й може забезпечуватися запуск запрограмованих рухів. Однак при цьому змінюється характер останніх, знижується їх швидкість, втрачається балістичність. Усе це свідчить про перехід на нову програму контролю рухів, яка формується за рахунок системи базальні ганглії – моторна кора, а також більшого впливу зворотної аферентації від рецепторного апарату.

Стає цілком очевидно, що в природних умовах виконання досліджуваної нами інструментальної рухової реакції здійснюється завдяки узгодженій діяльності мозочка, хвостатих ядер і моторної кори. Така діяльність може бути забезпечена тільки при наявності щільних функціональних зв'язків між цими структурами. Тому завданням нашої роботи й було дослідження характеру взаємовідносин мозочка з базальними гангліями й моторною корою.

Отримані у наших попередніх дослідженнях [Братусь, Мороз, 1978] результати свідчать про наявність різноманітних зв'язків мозочка з хвостатими ядрами. Згідно даних аналізу нейронних реакцій кори мозочка, а також даних літератури можна уявити каудато-мозочкові зв'язки сліду-

ючим чином. Один із шляхів до мозочка проходить через нижню оливу, яка отримує аференти як прямо від хвостатих ядер, так і після перемикання у блідій кулі й чорній субстанції. Цей шлях утворений лазячими волокнами, які характеризуються малою швидкістю проведення. Другий шлях забезпечує надходження каудато-мозочкових імпульсів через ядра таламусу і ретикулярної формації у складі входу, утвореного моховитими волокнами. У системі каудато-мозочкових зв'язків лазячий вхід є переважаючим. Його активація при стимуляції головки хвостатих ядер, як правило, приводить до блокування моховитого входу.

На відміну від впливу хвостатих ядер на мозочок (переважно гальмівного), як правило, протилежний характер має вплив у зворотному напрямку – з боку мозочка на хвостаті ядра.

Зубчасте ядро передає інформацію в моторну кору головним чином через вентральні латеральне і переднє ядра таламусу. Вентролатеральне ядро таламусу становить інтерес ще й тому, що окрім мозочкових імпульсів, тут перемикаються імпульси, які прямують до моторної кори від базальних гангліїв. Роль цього ядра таламусу не вичерпується перемикаючою функцією. Вентролатеральне ядро причетне до інтегративних процесів мозку із забезпеченням заключного етапу модуляції рухової програми перед її реалізацією моторною корою [Мороз с соавт., 1990; Мороз зі співавт., 1997, 1998]. Моторна кора, у свою чергу, має низхідний вплив як на мозочок, так і на хвостаті ядра.

Головну увагу в нашому дослідженні було приділено питанням взаємовідносин при реалізації рухів між мозочком і хвостатими ядрами. Для цього досліджувалась активність нейронів вказаних структур при електричній стимуляції однієї з них, рухах та при їх поєднаному впливі. Уже співставлення реакцій одних і тих самих нейронів мозочка при руховій й стимуляції головки хвостатих ядер показало високий ступінь конвергенції. Це свідчить про важливість каудато-мозочкових впливів у процесі виконання рухів. Використання поєднаних впливів (руху і стимуляції) спричиняло зміни характеру нейронних реакцій мозочка. Подразнення хвостатих ядер після початку руху, під час його першої фази (екстензії передпліччя), як й ізольоване подразнення, викликало переважно гальмівний ефект. Здавалось, клітинна активність до початку рухів не повинна змінюватись при поєднаних подразненнях. Разом з тим, було встановлено її суттєву реорганізацію. Особливо чітко вона проявлялась в одних і тих самих нейронів як при рухові, так і при поєднанні його зі стимуляцією ядра. Відбувалася випереджаюча (антиципаторна) зміна малюнка розрядів нейронів, яка характеризувалась виникненням коротших та інтенсивних балістичних рухів. Такі перетворення ставали особливо вираженими при багаторазовому використанні поєднаних впливів. Звертає на себе увагу, що розвивались вони не тільки в корі мозочка, але й зубчастих ядрах.

Встановлена у наших дослідженнях перебудова роботи нейронів мозочка при поєднаних подразненнях свідчить про їх високі пластичні властивості, що забезпечує пристосування до нових умов і розвиток компенсаторних механізмів у регуляції швидких, балістичних рухів. Не виключено, що вплив хвостатих ядер при поєднаному впливі створює умови

для моторного навчання в мозочку. Згідно теорії Марра [Marr, 1969], основою рухового навчання є модифікація властивостей синапсів паралельних волокон на клітинах Пуркін'є під впливом лазячого входу. Ефективність синапсів паралельних волокон при їх одночасному збудженні з лазячими волокнами підвищується й клітини Пуркін'є навчаються реагувати тільки на збудження паралельних волокон. У щурів мозочок залучається в навчання головним чином на 10-15 дні життя, коли відбувається процес утворення синаптичних контактів на клітинах Пуркін'є паралельними волокнами й дегенерація синапсів на них від лазячих волокон [Petrosini et al., 1990; Zion et al., 1990]. Згідно припущення Лінаса зі співавторами [Linas et al., 1975], головна роль у руховому навчанні забезпечується інтегративною функцією оливо-мозочкової системи. Причетність лазячих волокон до вироблення умовнорефлекторної реакції підтверджується іншими дослідниками [Turker, Miles, 1986], хоча не всі вчені дотримуються точки зору, про роль лазячого (ліаноподібного) входу як генератора довготривалих пластичних змін ефективності синаптичної передачі, що є основою навчання [Bloedel, Zuo, 1989].

Про пластичні зміни в корі мозочка свідчать також результати експериментів Хеморі [Hamori, 1976]. Автор встановив, що іммобілізація новонароджених кішок пригнічує діяльність моховитих волокон, порушує нормальне дозрівання ланцюга: моховиті волокна – зернисті клітини – клітини Пуркін'є. На участь моховитих волокон у передачі в мозочок інформації про умовний стимул вказують також інші дослідники [Lavond et al., 1987]. Існує також припущення, що в нових експериментальних умовах у клаптику мозочка виникають пластичні зміни, котрі забезпечують адаптацію вестибуло-окулярного рефлексу до цих умов [Ito, 1981]. Тепер уже визнано є причетність нейрональних мереж мозочка до формування слідів пам'яті [Thompson, 1985]. Встановлено, що асоціативне навчання призводить до локальних модифікацій дендритів клітин Пуркін'є [Schreurs et al., 1991]. На протязі всього життя, зокрема в ранні роки, безперервно здійснюється програма навчання мозочка, що реалізується в широкому спектрі складних рухів. Розгляду процесів навчання в корі мозочка в останній час приділяється значна увага дослідників [Фанарджян с соавт., 1990; Strehler, 1990; Hesslov, Ivarsson, 1994]. Причетність мозочка до когнітивних процесів у людей підтверджено методом магнітного резонансу [Leiner et al., 1989; 1994].

У природних умовах інформація, що надходить від хвостатих ядер у мозочок, очевидно, необхідна для корекції його рухових команд на виході. Така корекція може викликатися гальмуванням активності нейронів мозочка. Гальмування активності клітин Пуркін'є може сприяти послабленню їх пригнічуючого впливу на активність нейронів зубчастих ядер. З іншого боку, хвостаті ядра мають гальмівний вплив і на нейрони зубчастих ядер. Тому можна стверджувати про подвійний вплив хвостатих ядер на зубчасті – полегшуючий через клітини Пуркін'є і гальмівний через колатералі волокон аферентних входів мозочка. Завдяки цьому може корегуватися вихід зубчастих ядер. Невідомо тільки, в який момент здійснюється така корекція – перед початком руху, чи в процесі його розвитку. Наші дані свідчать, що макси-

мальне фазичне збудження в мозочку з'являється раніше, ніж у хвостатих ядрах. Таким чином, рання активація нейронів мозочка не повинна корегуватися з боку останніх. Однак, виникнення більш пізнього максимального збудження нейронів хвостатих ядер може сприяти формуванню в мозочку реакцій за типом фазних. З іншого боку, у головці хвостатих ядер перед початком рухів з'являється значне гальмування нейронної активності, що повинне мати функціональний сенс при програмуванні швидких, балістичних рухів. Пригнічення активності нейронів хвостатих ядер звільняє нейрони мозочка, полегшує діяльний стан їх і забезпечує можливість формування мозочком рухових команд.

Складні взаємовідносини мозочка і хвостатих ядер у процесі реалізації рухів. Не дивлячись на невелику інтенсивність стимулів, які наносились на хвостаті ядра, викликані ними впливи безумовно далекі від природних. Тому стимуляція під час руху може порушувати нормальну взаємодію між цими структурами, спотворювати формування рухових команд на виході мозочка й переривати його зв'язки з моторною корою. Наші дані вказують на суттєве значення при цьому порушення нормальних взаємовідносин його з мозочком. В усякому разі, поява в корі мозочка й зубчастих ядрах коротколатентного гальмування при стимуляції головки хвостатих ядер запобігає ранній модифікації мозочкового виходу, що безсумнівно може призвести до рухових порушень.

Узгоджена діяльність забезпечується й завдяки зворотному впливу мозочка на хвостаті ядра. Ізольоване подразнення зубчастих ядер у наших дослідах на тваринах, які не сплять, мало переважно активуючий вплив на нейрони головки хвостатих ядер. Поєднані подразнення (стимуляція зубчастих ядер, що запускала рухом) суттєво не впливали на динаміку збудливих реакцій нейронів головки хвостатих ядер. Разом з тим, після поєднаних впливів відбувалося перетворення реакцій нейронів зі збільшенням кількості реагуючих за гальмівним типом. Можливо це зумовлено підвищенням ефективності гальмівних інтернейронів. Функціональне призначення гальмівного ефекту з боку зубчастих ядер у процесі руху, очевидно, полягає в зменшенні впливу самого ядра на інші структури мозку.

Поєднані подразнення не викликали настільки суттєвих випереджаючих рух змін реакцій нейронів головки хвостатих ядер, які спостерігались у мозочку. Це може вказувати на менш виражені їх пластичні властивості. Однак реакції ряду нейронів мали зміни характеру й до початку руху, хоча вони були, як правило, неоднорідними, що може бути пов'язано з гетерогенністю нейронів головки хвостатих ядер.

Таким чином, отримані результати свідчать на користь взаємовідносин між мозочком і хвостатими ядрами, що забезпечується двобічними зв'язками між ними. Структури мають одна на одну протилежний вплив: хвостаті ядра викликають переважно гальмівний ефект, а зубчасті ядра – збуджуючий. Усе це забезпечує циркуляцію збудження в системі мозочок-хвостаті ядра, яка може функціонувати як така, що сама регулюється. Підвищення активуючого впливу мозочка на хвостаті ядра призводить до підсилення зворотного гальмівного впливу, і навпаки. Особливо може

зростати роль взаємодії між цими структурами при підготовці й виконанні довільних рухів, у тому числі швидких, балістичних. Узгоджена їх діяльність забезпечує тонкі механізми програмування й контролю швидких, балістичних рухів.

Зубчасті ядра впливають активуюче на моторну кору. Характер впливу не змінюється під час виконання швидких, балістичних рухів. Однак суттєво перебудовуються реакції нейронів моторної кори вже до початку рухів. Зв'язок розрядів нейронів моторної кори з виконуваними рухами полягає в появі максимуму фазних збудливих реакцій на початку руху. Повторні поєднані подразнення зубчастих ядер під час рухів викликають більш раннє виникнення активацій. Окрім того, відбувається зміна й самого їх характеру. Реакції нейронів моторної кори набувають тонічної спрямованості. Усе це свідчить про значну перебудову в роботі нейронів моторної кори, про їх високі пластичні властивості. Виявлені нами перебудови в роботі нейронів моторної кори й мозочка при утрудненні швидких, балістичних рухів (викликаних поєднаними подразненнями) свідчать про те, що ці структури відносяться до однієї системи, яка регулює вказані рухи. Вони забезпечують процеси компенсації при порушенні швидких, балістичних рухів. Можливо, таким чином, говорити про реорганізацію зв'язків не тільки всередині будь-якої структури, але й у системі, у даному випадку системі регуляції рухів.

Про щільну функціональну взаємодію мозочка з моторною корою при програмуванні й контролі швидких, балістичних рухів свідчать результати аналізу активності одних і тих самих нейронів моторної кори на всі три види впливів (стимуляцію зубчастих ядер, рух та їх поєднання). Більшість нейронів, активність яких корелювала з рухом, реагували при подразненні контралатеральних зубчастих ядер. Такий високий ступінь конвергенції на нейронах моторної кори свідчить на користь вираженої взаємодії між цими структурами в процесі підготовки й реалізації рухів. Цим ще раз підкреслюється значення в програмуванні швидких рухів сигналів, які прямують в моторну кору від мозочка.

Виходячи з особливостей нейронних реакцій при виконанні рухів і поєднаних впливах, хвостаті ядра відіграють важливу роль у підготовці й контролюванні швидких, балістичних рухів. При цьому суттєве значення належить взаємодії їх з мозочком. Полегшуючий ефект стимуляції зубчастих ядер на активність нейронів головки хвостатих ядер під час виконання рухів пригнічується. Більше того, при поєднаних впливах достовірно збільшується кількість нейронів, активність яких гальмується. Разом з тим характер активацій нейронів хвостатих ядер, пов'язаних з рухами, практично не змінюється, що підтверджує роль цієї структури в підготовці й реалізації стереотипних балістичних рухів. Однак відсутність виражених випереджаючих (антиципаторних) змін активності нейронів головки хвостатих ядер при поєднаних впливах свідчить про те, що ця роль відрізняється від такої мозочка й моторної кори. Неостріатуму в цілому належить роль нейронного середувища, в якому спеціалізовані механізми кори створюють узагальнену нейронну модель своєї діяльності [Толкунов, 1998]. Ця модель є інформаційною основою для діяльності ефе-

рентних систем мозку.

Таким чином, виконаний нами комплекс досліджень дозволяє розкрити деякі механізми програмування, ініціювання, а також послідууючого контролю швидких, балістичних рухів. Аналіз реакцій нейронної активності мозочка, хвостатих ядер і моторної кори показав, що ці структури приймають участь в ініціюванні даного виду рухів. Про це, перш за все, свідчать дані про час початку змін частоти розрядів нейронів, пов'язаних з рухами (рис. 14). Як видно, більшість нейронів усіх досліджуваних утворень мозку залучаються в роботу до моменту виявлення руху (суцільна вертикальна лінія), а також до його істинного початку (пунктирна лінія). Особливо суттєві випереджаючі зміни частоти розрядів у клітинах мозочка й хвостатих ядер. У моторній

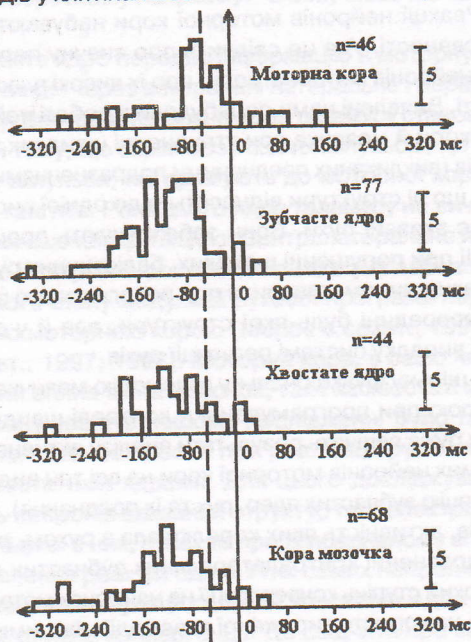


Рис. 14. Гістограми початку реакцій нейронів різних структур при виконанні швидких, балістичних рухів. По осі абсцис – час у мс; по осі ординат – кількість нейронів (калібровка 5 нейронів).

корі поряд з нейронами, які активувались до початку руху, виявлено значну кількість одиниць, зміна частоти розрядів котрих пов'язана з початком швидких, балістичних рухів,

Література

Братусь Н.В., Мороз В.М. Реакции нейронной коры мозжечка кошки при раздражении хвостатого ядра, бледного шара и черной субстанции // *Нейрофизиология.* - 1978. - Т.10, №4. - С.375-384.
 Варлинская Е.И., Васильева Ю.В. Восстановление манипуляторного навыка у крыс после повреждения левого и правого полушария // *Успехи физиол. наук.* - 1994. - Т.25, №1. - С.79.
 Влияние выключения ядер таламуса, гипоталамуса и миндалины на пищедобывательные баллистические движения / Мороз В.М., Братусь Н.В., Власенко О.В. с соавт. // *Тез. докл. 13 съезда Укр. физиол. об-*

ва им.И.П.Павлова "Развитие физиологии в СССР за 1986-1990 годы". - Киев: Наук. думка, 1990. - Т.2. - С.32.
 Дегтяренко А.М. Возможные схемы организации взаимодействия генераторов циклических моторных реакций со входами от супрасегментарных и афферентных систем // *Нейрофизиология.* - 1993. - Т.1, №1. - С.45-51.
 До механізму організації рухових програм / Мороз В.М., Братусь Н.В., Йолтухівський М.В. з співавт. // *Вісник Вінницького держ. мед. ун-ту ім.М.І.Пирогова.* - 1997. - Т.1, №1. - С.1-3.
 Иванова М.П. Корковые механизмы

произвольных движений у человека. - М.: Наука, 1991. - 189с.
 Иванова М.П., Кукинова Л.П. Потенциал готовности и время реакции у человека // *Вопр. психологии.* - 1975. - Т.1. - С.122-124.
 Иоффе М.Е. Механизмы двигательного обучения. - М.: Наука, 1991. - 134с.
 Козловская И.Б. Афферентный контроль произвольных движений. - М.: Наука, 1976. - 296с.
 Кропотов Ю.Д., Пономарев В.А. Нейрофизиология целенаправленной деятельности. - СПб.: Наука, 1993. - 172с.
 Мороз В.М., Йолтухівський М.В., Власенко О.В. Латеральний гіпотала-

тобто з їх реалізацією.

Співставлення реакцій усієї дослідженої популяції нейронів у кожній зі структур за їх тривалістю дає повну характеристику динаміки нейронної активності, пов'язаної з підготовкою й виконанням швидких, балістичних рухів. Максимум збудливих реакцій нейронів різних структур припадає на різні інтервали часу. До початку руху він проявляється тільки в мозочку, причому в зубчастих ядрах приблизно на 20 мс раніше, ніж у корі мозочка. Взаємодія на нейронах зубчастих ядер активуючого впливу через колатералі мозочкових входів і гальмівного – з боку кори мозочка, сприяє модуляції виходу цього ядра у вигляді чітких рухових команд, які прямують у моторну кору. Підтвердженням ролі мозочка в програмуванні швидких, балістичних рухів є також результати дослідів з виключенням зубчастих ядер, після чого суттєво збільшується ЛП таких рухів і порушується їх структура.

В ініціюванні швидких, балістичних рухів приймають участь і хвостаті ядра, значна кількість клітин яких реагує (особливо гальмуванням) до початку руху. Електрична стимуляція ядер призводить до суттєвої затримки руху. У підготовчій фазі руху взаємодія цієї структури з мозочком може корегувати формування запускоаючих сигналів до моторної кори.

Реакції нейронів моторної кори при виконанні швидких рухів носять яскраво виражений збудливий фазичний характер. Активації подібного типу, як і в корі мозочка, виникають до початку руху, що свідчить про їх причетність до ініціації швидких, балістичних рухів. Разом з тим, зв'язок максимуму збудження нейронів моторної кори зі швидким рухом, що вже почався, свідчить про те, що головна роль цього відділу кори мозку в безпосередній його реалізації. З урахуванням фактів і гіпотез останніх років можна стверджувати, що моторна кора, яка отримує периферичні входи через первинну соматосенсорну кору й мозочкові впливи через ядра таламусу, приймає участь у виконанні проксимальних і дистальних рухів конралатеральних кінцівок, головним чином через пірамідний тракт.

Необхідно також відмітити, що механізми програмування рухів щільно пов'язані з діяльністю центрів біологічних мотивацій, які ініціюють цілеспрямовані поведінкові акти [Мороз зі співавт., 1998].

- мус і префронтальна кора в організації довільних рухів.- Вінниця-Київ: ЦНП ВДМУ, 1998.- 181с.
- Нарушение точности движений при поражении мозжечка и пирамидной системы у человека /Н.И.Бурлачкова, Н.З.Гурская, И.Б.Козловская, Е.Д.Маркова //Нейрофизиология.- 1987.- Т.19, №3.- С.291-299.
- О роли спинного и головного мозга в управлении локомоцией / Аршавский Ю.И., Белозерова И.Н., Гельфанд И.М. с соавт. //Упр. движениями.- М., 1990.- С.158-174.
- Регуляция следящих движений /Ю.Т.Шапков, Н.П.Анисимова, Ю.П.Герасименко, С.П.Романов.- Л.: Наука, 1988.- 276с.
- Роль деяких надсегментарних структур головного мозку в програмуванні автоматизованих рухів /Мороз В.М., Братусь Н.В., Власенко О.В. з співавт. //Фізіол. журн.- 1998.- Т.44, №3.- С.42-43.
- Сторожук В.М. Нейроны неокортекса и неспецифических стволовых структур в условнорефлекторном обучении //Нейробиология обучения и памяти.- М.: Наука, 1990.- С.136-153.
- Суворов Н.Ф. Общие вопросы функционирования базальных ганглиев //Физиол. журн.- 1994.- Т.80, №1.- С.3-8.
- Толкунов Б.Ф. Нейронные корреляты интегративной деятельности стриатума обезьяны //Рос. физиол. журн.- 1999. Т.85, №9-10.- С.1174-1186.
- Толкунов Б.Ф. Роль стриатума в эволюции переднего мозга млекопитающих //Журн. эволюц. биохимии и физиол.- 1998.- Т.34, №4.- С.393-400.
- Фанарджян В.В. Морфофункциональные основы взаимодействия переднего мозга и мозжечка //Успехи физиологических наук.- 1995.- Т.26, № 2.- С.3-17.
- Фанарджян В.В., Мелконян Д.С., Мкртчян О.А. К анализу процессов обучения в коре мозжечка //Тез. докл. Всес., симп., посвящ. 100-летию Физиол. отд. им. акад. И.П.Павлова НИИ эксперим. мед. АМН СССР: "Услов. рефлекс. в системе нейронаук".- Ленинград, 16-19 апр., 1991.- Л., 1990.- С.120-121.
- Эвартс Э. Механизмы головного мозга, управляющие движением //Мозг.- М., 1982.- С.199-217.
- Anatomy of motor learning. I. Frontal cortex and attention to action /Jueptner M., Stephan K.M., Frith C.D. et al. //J. Neurophysiol.- 1997.- Vol.77, №3.- P.1313-1324.
- Anatomy of motor learning. II. Subcortical structures and learning by trial and error / Jueptner M., Frith C.D., Brooks D.J. et al. //J. Neurophysiol.- 1997.- Vol.77, №3.- P.1325-1337.
- Angaut P., Cicirata F. Dentate control pathways of cortical motor activity. Anatomical and physiological studies in rat: comparative considerations //Arch. ital. biol.- 1990.- Vol.128, №2-4.- P.315-330.
- Armstrong D.M. The supraspinal control of mammalian locomotion //J. Physiol.- 1988.- Vol.405, nov.- P.1-37.
- Bloedel J.R., Zuo C.-C. The heterosynaptic action of climbing fibers in the cerebellar cortex //Olivocerebellar Syst. Motor Contr.- Berlin ect., 1989.- P.246-264.
- Buchwald N.A., Rakic L., Wyers E.J., Hull C.D. The «caudate-spindle». IV. A behavioral index of caudate-induced inhibition //Electroencephalogr. a. Clin. Neurophysiol.- 1961.- Vol.13, №3.- P.531-537.
- Buchwald N.A., Wyers E.J., Okuma T., Heuser G. The «caudate-spindle». I. Electrophysiological properties //Electroencephalogr. a. Clin. Neurophysiol.- 1961.- Vol.13, №3.- P.509-518.
- Classical conditioning of the rabbit eyelid response with a mossy-fiber stimulation CS: II. Lateral reticular nucleus stimulation /D.G.Lavond, B.J.Knowlton, J.E.Steinmetz, R.F.Thompson //Behav. Neurosci.- 1987.- Vol.101, №5.- P.676-682.
- Donoghue J.P., Sanes J.N., Hatsopoulos N.G., Gaal G. Neural discharge and local field potential oscillations in primate motor cortex during voluntary movements //Neurophysiol.- 1998.- Vol.79, №1.- P.159-173.
- Effects of cooling dentate nucleus on tracking-task performance in monkeys /V.B.Brooks, Kozlovskaya I.B., Atkin A., Horvath F.E. Uno M. //J. Neurophysiol.- 1973.- Vol.36, №6.- P.974-995.
- Fu Q.-G., Suarez J.I., Ebner T.J. Neuronal specification of direction and distance during reaching movements in the superior precentral premotor areas and primary motor cortex of monkeys //J. Neurophysiol.- 1993.- Vol.70, №5.- P.2097-2116.
- Glickstein M. The cerebellum and motor learning //Cours. Opin. Neurobiol.- 1992.- №2 (6).- P.802-806.
- Hamori J. Plastic changes in the cerebellar cortex //Exp. Brain Res.- 1976.- Suppl., №1.- P.130-132.
- Hesslow G., Ivarsson M. Suppression of cerebellar Purkinje cells during conditioned responses in ferrets //NeuroReport.- 1994.- Vol.5, №5.- P.649-652.
- Ito M. Investigation of motor learning mechanisms in the cerebellar flocculus //Integrative Control Funct. BRAIN.- Vol.3.- Tokyo; Amsterdam e.a.- 1981.- P.351-367.
- Kitsikis A., Rougeul A. The effect of caudate stimulation on conditioned motor behavior in monkeys //Physiol. Behav.- 1968.- Vol.3, №3.- P.831-837.
- Leiner H.C., Leiner A.L., Dow R.S. Reappraising the cerebellum: What does the hindbrain contribute to the forebrain? //Behav. Neurosci.- 1989.- Vol.103, №5.- P.998-1008.
- Leiner H.C., Leiner A.L., Dow R.S. The underestimated cerebellum //Hum. Brain Mapp.- 1994.- Vol.2, №5.- P.998-1008.
- Lemon R.N. Cortical control of the primate hand //Exp. Physiol. - May 1993.- Vol.78 (3).- P.263-301.
- Llinas R., Walton K., Hillman D. Inferior olive: Its role in motor learning //Science.- 1975.- Vol.190.- P.1230-1231.
- Llinas R.R., Simpson J.I. Cerebellar control of movement //Handb. Behav. Neurobiol. Vol. 5.- New York, London, 1981.- P.231-302.
- Mano N.-I., Hamada I., Miyao Y. Bidirectional increase of simple spike discharges of cerebellar Purkinje cells during voluntary wrist flexion and extension //Neurosci. Res.- 1990.- Suppl. №9.- P.98.
- Marr D. A theory of cerebellar cortex //J. Physiol. (London).- 1969.- Vol. 202, №2.- P.437-470.
- Martin D., Webster W.G. Paw preference shifts in the rat following forced practice //Physiol. Behav.- 1974.- Vol.13.- P.745-748.
- Meyer-Lohmann J., Hore J., Brooks V.B. Cerebellar participation in generation of prompt arm movements //J. Neurophysiol.- 1977.- Vol.40, №5.- P.1038-1050.
- Miller A.D., Brooks V.B. Simple reaction time is unchanged by cooling monkey's ventral lateral nucleus //Soc. Neurosci. Abstr.- 1981.- Vol.7.- P.247.
- Moroz V.M., Bures J. Caudate stimulation prolongs latency of acoustically and visually signalled reaching in rats //Brain Res.- 1983.- Vol.259, №2.- P. 298-300.
- Moroz V.M., Bures J. Cerebellar unit activity and the movement disruption induced by caudate stimulation in rats //Gen. Physiol. Biophys.- 1982.- Vol.1, №1.- P.71-84.
- Moroz V.M., Bures J. Reaching-related potentials in caudate nucleus and cerebellum of rats //Experientia, 1981.- Vol.37, №9.- P.988-989.
- Moroz V.N., Bures J. Effect of dentate cooling on lateralized reaching behavior in rats //Physiol. Behavior.- 1981.- Vol.27, №5.- P.745-747.
- Niedermeyer E. Frontal lobe functions and dysfunctions //Clin. Electroencephalogr.- 1998.- Vol.29, №2.- P.79-90.
- Berget A., Andersson B., Bock J.E. Laser

- and cryo surgery for cervical intra-epithelial neoplasia. A randomized trial and long term follow-up //Acta obstet. et gynecol. scand.- 1991.- V.706.- P.231-235.
- Effects of cerebellectomy at day 15 on the ontogenesis of the equilibrium behavior in the rat /Zion C., Auvray N., Caston J. et al. //Brain. Res.- 1990.- Vol.515, №1-2.- P.104-110.
- Gissman L., Pfister H., zur Hausen. Human papilloma viruses (HPV): Characterization of four different isolates //Virology.-1977.- V.76.- P.569-580.
- Meisels A., Fortin R. Condylomatous lesions of cervix and vagina // Cytologic patterns Acta Cytol.- 1986.- V.20.- P.505-509.
- Orlovsky G.N., Deliagina T.G., Grillner S. Neuronal control of locomotion: from mollusc to man.- Oxford University Press, Oxford.- 1999.- 322p.
- Peterson G.M. Mechanisms of handedness in the rat //Comp. Physiol. Monogr.- 1934.- Vol.9.- P.1-67.
- Petrosini L., Molinari M., Gremoli T. Hemicerebellectomy and motor behaviour in rats. 1. Development of motor function after neonatal lesion //Exp. Brain. Res.- 1990.- Vol.82, №3.- P.472-482.
- Reid R., Stanhope C.R., Herschman B.R. Genital warts and cervical cancer IV. A colposcopic index for differentiating subclinical papillomavirus infection from cervical intraepithelial neoplasia //Amer. J. Obstet. and Gynecol.- 1984.- V.149.- P.815-823.
- Schreurs B.G., Sanchez-Andres J.V., Aikon D.L. Learning-specific differences in Purkinje-cell dendrites of lobule HVI (Lobulus simplex): Intracellular recording in a rabbit cerebellar slice //Brain Res.- 1991.- Vol.548, №1-2.- P.18-22.
- Siegfried B., Bures J. Conditioning compensates the neglect due to unilateral 6-OHDA lesions of substantia nigra in rats //Brain Res.- 1979.- Vol.167, №1.- P.139-155.
- Strehler B.L. A new theory of cerebellar function: Movement control through phase-independent recognition of identifies between time-based neural informational symbols //Synapse.- 1990.- Vol.5, №1.- P.1-32.
- Thompson R.F. Localization of memory traces in the mammalian brain //Nav. Res. Rev.- 1985.- Vol.37, №4.- P.3-13.
- Turker K.S., Miles T.S. Climbing fiber lesions disrupt conditioning of the nictitating membrane response in the rabbit //Brain. Res.- 1986.- Vol.363, №2.- P.376-378.
- Volitional movement is not preceded by cortical slow negativity in cerebellar dentate lesion in man / Shibasaki H., Barrett G., Neshige R. et al. //Brain. Res.- 1986.- Vol.368, №2.- P.362-365.
- Willburn M.W., Kesner R.P. Effects of caudate stimulation upon initiation and performance of a complex motor task //Exp. Neurol.- 1974.- Vol.45, №1.- P.61-71.
- чальных форм рака шейки матки //Заболевание шейки матки: Клинические лекции /Под ред. В.Н.Прилепской.- М.: Медиа Сфера, 1997.- С.63-65.

THE INTERACTION OF CEREBELLUM WITH NUCLEI CAUDATUS AND MOTOR CORTEX IN REGULATION OF MOVEMENTS

V.M. Moroz

Department of Human Physiology of Vinnytsia State Pirogov Memorial Medical University

Key Words

Programming of movements
Cerebellum
Nuclei caudatus
Motor cortex

Summary

On the experimental instrumental model of rats food-getting movements were studied the role of cerebellum, nuclei caudatus and motor cortex in programming and control of quick, ballistic movements. The investigation was integrated with the use of electrophysiological (registration of motor potentials, activity of some neurons of different structures in animals, who don't sleep while moving), behaviour (influence of stimulation of nuclei caudatus and nuclei dentatus and also reversible and unreversible interruption of their influence to the mode of movements), telerecording methods with the use of automatic computer experimental information processing. It was proved that cerebellum, especially it's nuclei dentatus are responsible for reprogramming of quick, ballistic movements and motor cortex - mostly for their realization. It was also shown the role of nuclei caudatus in preparation and subsequent control of stereotype ballistic movements. The interaction between cerebellum, nuclei caudatus and motor cortex in regulating quick, ballistic movements was studied. The conclusions on higher plastic peculiarities of cerebellum and motor cortex neurons and also about the similarity of role of this structures in regulation of quick movements are well grounded.