

УДК 612.825.58+612.743

*Н.А. Худякова, С.С. Городилова, Т.В. Баженова***СИММЕТРИЧНОЕ РАСПОЛОЖЕНИЕ ДВИГАТЕЛЬНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЬСТВ ЛИЦЕВОЙ И СОМАТИЧЕСКОЙ МУСКУЛАТУРЫ У МЫШЕЙ ЛИНИИ BALB/c В ПРАВОМ И ЛЕВОМ ПОЛУШАРИЯХ**

С целью выяснения влияния ряда особенностей строения мозга (наибольшая масса мозга среди линейных мышей и недоразвитие мозолистого тела у части особей) животных линии BALB/c на расположение двигательных представительств в моторном неокортексе правого и левого полушарий нами было предпринято систематическое билатеральное картирование переднетеменных и фронтальных областей неокортекса этих животных с помощью метода микроstimуляции и регистрации пороговых токов двигательных ответов (ДО). На 28 наркотизированных мышцах линии BALB/c проводили определение границ вызова двигательных ответов лицевых и соматических мышц методом внутрикорковой микроstimуляции. Были получены преимущественно ипсилатеральные двигательные ответы мышц верхней губы и вибрисс, двигательные ответы мышц передних и задних конечностей носили контралатеральный характер. Анализируя серию из 28 индивидуальных карт двигательных представительств лицевых и соматических мышц, мы не выявили функциональной межполушарной асимметрии в их расположении. Пороговые токи двигательных ответов лицевых мышц были несколько ниже, чем соматической мускулатуры. Наименьшие пороговые токи отмечены для вибриссных двигательных ответов, которые составили 15–17 мкА.

Ключевые слова: двигательное представительство, моторный неокортекс, BALB/c, пороговые токи, масса мозга, ипсилатеральные двигательные ответы.

У нелинейных белых мышей при помощи внутрикорковой микроstimуляции была обнаружена межполушарная асимметрия в расположении лицевых двигательных представительств (ДП): в левом полушарии площадь ДП мышц верхней губы и вибрисс была большей, чем в правом. В правом полушарии преобладало по площади ДП мышц нижней челюсти [1]. Такой рисунок межполушарной асимметрии складывается к 14 дню раннего постнатального онтогенеза нелинейной белой мыши [2], что может свидетельствовать о большом влиянии средовых факторов в его развитии. Мыши линии BALB/c являются альбиносами, так же как исследованные нами ранее нелинейные мыши, но в отличие от нелинейных белых мышей имеют ряд отличительных особенностей: у части этих животных обнаруживаются аномалии в развитии мозолистого тела [3; 4], кроме того, линия BALB/c характеризуется наибольшей массой мозга [3] среди всех линий лабораторных мышей. С целью выяснения влияния этих особенностей на расположение двигательных представительств в моторном неокортексе правого и левого полушарий у мышей линии BALB/c нами было предпринято систематическое билатеральное картирование переднетеменных и фронтальных областей неокортекса этих животных с помощью метода микроstimуляции и регистрации пороговых токов двигательных ответов (ДО).

Материал и методы исследований

Проведены острые опыты по картированию моторного неокортекса взрослых мышей линии BALB/c обоих полов массой 19–30 г. Линейные животные были получены из питомника «Столбовая», содержались и разводились в условиях вивария ФГБОУ ВПО «Удмуртский государственный университет». Животные наркотизировались нембуталом (70 мг/кг внутривенно). Производили скальпирование и одно- или двустороннюю краниотомию кпереди и назад от брегмы при подкожной анестезии 0,5% новокаином. Череп жестко фиксировали зубным цементом к кронштейнам стереотаксического аппарата. Туловище подвешивали в эластическом гамачке.

Для внутрикорковой микроstimуляции (ВКМС) использовали стеклянные микроэлектроды, заполненные 1,5 М цитратом натрия, с кончиками, обломленными под микроскопом до диаметра 4–8 мкм и сопротивлением 1,0–2,5 МОм. Для ВКМС использовались короткие серии прямоугольных импульсов длительностью 0,4 мс, частотой 300 имп/с, по 7 импульсов в пачке, интенсивностью тока не более 60 мкА. Шаг погружения микроэлектрода составлял 0,5 мм. Для каждого животного строилась серия индивидуальных карт расположения двигательных представительств, измерялись площади двигательных представительств, различия между которыми оценивали при помощи критерия знаков. Достоверность различий пороговых токов правого и левого полушарий, необходимых для вызова двигательных ответов оценивали по непараметрическому критерию Вилкоксона.

Результаты и их обсуждение

В результате проведенной низкопороговой микростимуляции моторного неокортекса мышей линии BALB/c были получены двигательные ответы соматических мышц – передней и задней конечностей, хвоста, аксиальной мускулатуры и лицевых мышц – вибрисс, верхней губы и нижней челюсти.

На рис. 1 представлена суммационная карта двигательных представительства мускулатуры конечностей в неокортексе линейных мышей (по данным на 28 животных). Низкопороговая внутрикорковая микростимуляция вызывала контралатеральные ($n = 54$ в правом полушарии, $n = 84$ – в левом) двигательные ответы (ДО) мышц передней конечности, которые заключались в сгибании в локтевом и лучезапястном суставах, сгибании или разгибании всех пальцев лапы. Пороговые токи, необходимые для вызова ДО мышц передней конечности, составляли $21,9 \pm 1,3$ мкА в правом полушарии, $20,9 \pm 1,0$ мкА – в левом.

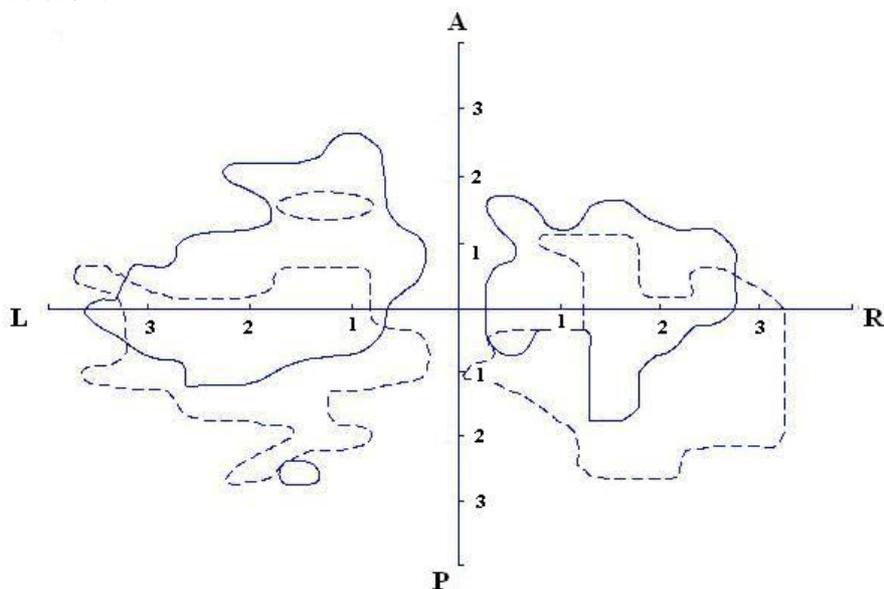


Рис. 1. Суммарная карта двигательных представительства мышц конечностей в моторном неокортексе BALB/c мышей ($n = 28$)

Вертикальная линия – сагиттальный шов, горизонтальная линия – коронарный шов. А – фронтальный полюс, Р – каудальный полюс, L – левое полушарие, R – правое полушарие. Сплошной линией показана граница двигательного представительства мышц передней конечности, прерывистой линией – граница двигательного представительства мышц задней конечности.

Двигательные ответы мышц задних конечностей также были контралатеральными ($n = 58$ в правом полушарии и $n = 43$ – в левом) и заключались в сгибании или разгибании конечности в коленном суставе или сгибании или разгибании стопы. Пороговые токи, необходимые для вызова этих ДО были в правом полушарии $21,4 \pm 1,5$ мкА, в левом – $23,7 \pm 1,4$ мкА.

Наряду с двигательными ответами соматической мускулатуры были получены ДО лицевых мышц. ДО верхней губы считалось смещение ее вверх или назад, сопровождавшееся движением всей вибриссной подушки. Двигательное представительство мышц верхней губы характеризуется симметричным расположением в правом и левом полушариях. Двигательные ответы мышц верхней губы являлись преимущественно ипсилатеральными – из 54 треков такие ответы отмечались в 44, двигательные ответы контралатерального характера отмечены в 4 треках, билатерального – в 6. Пороговые токи для вызова ДО мышц верхней губы составляли $20,6 \pm 2,1$ мкА ($n = 23$) в правом полушарии и $19,8 \pm 1,4$ мкА ($n = 31$) в левом.

Двигательными ответами вибрисс считали движения ряда или нескольких вертикальных или горизонтальных рядов вибрисс. Очень редко наблюдали движения одиночных вибрисс. Двигательные ответы вибрисс также носили преимущественно ипсилатеральный характер (из 31 трека ипсилатеральных было 24). Двигательные ответы билатерального и контралатерального характера отмечались в 6 треках (в 3 – билатеральные, в 3 – контралатеральные). Пороговые токи, необходимые для вызова двигательных ответов, в правом полушарии были $15,2 \pm 1,8$ мкА ($n = 16$), в левом полушарии $16,7 \pm 2,5$ мкА ($n = 15$).

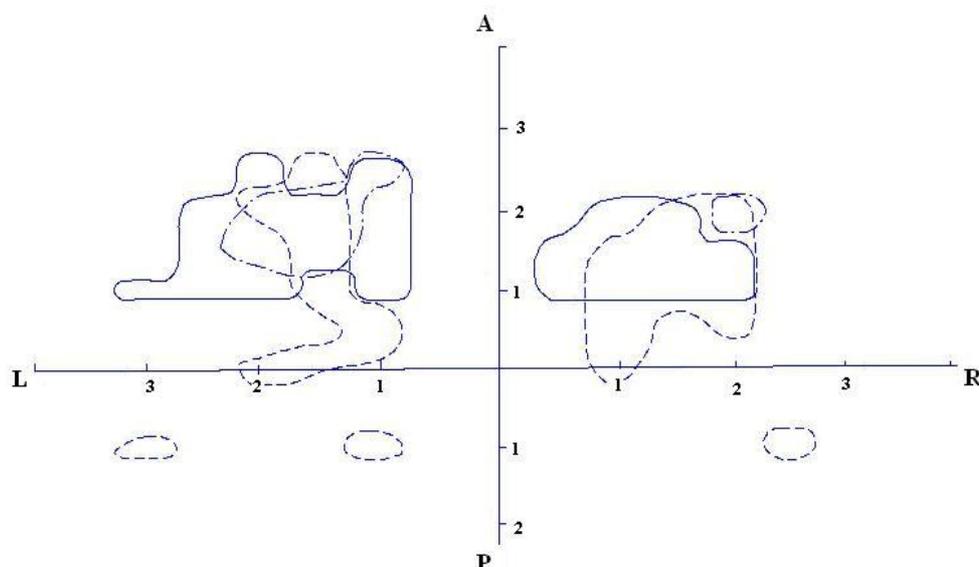


Рис. 2. Суммарная карта расположения лицевых двигательных представительств моторном неокортексе BALB/c мышей ($n = 28$)

Вертикальная линия – сагиттальный шов, горизонтальная линия – коронарный шов. А – фронтальный полюс, Р – каудальный полюс, L – левое полушарие, R – правое полушарие. Сплошной линией показана граница двигательного представления мышц верхней губы, прерывистой линией – граница двигательного представления вибрисс, прерывистой линией с точками – граница двигательного представления мышц нижней челюсти

Двигательные ответы мышц нижней челюсти заключались в опускании или поднимании челюсти, значительно реже наблюдались боковые смещения (девиации), а также протракция и ретракция челюсти. Пороговые токи, при которых были получены ДО мышц нижней челюсти, $24,0 \pm 1,5$ мкА ($n = 12$) в правом полушарии и $18,6 \pm 2,9$ мкА ($n = 11$) в левом. На суммарной карте расположения лицевых двигательных представительств (рис. 2) можно отметить некоторое преобладание по площади двигательного представления мышц верхней губы. Однако в ходе анализа индивидуальных карт, построенных для всех 28 животных, нами не было отмечено достоверных отличий площади лицевых и соматических двигательных представительств в правом и левом полушариях при использовании критерия знаков. Также не было выявлено достоверных межполушарных различий пороговых токов соответствующих двигательных ответов при использовании критерия Вилкоксона.

Таким образом, мышцы линии BALB/c существенно отличаются от нелинейных белых мышей по характеру расположения лицевых двигательных представительств.

Мыши-альбиносы имеют более слабое зрение по сравнению с окрашенными особями. Этот недостаток компенсируется вибрисолокацией, движения вибрисс при которой сравнимы с саккадическими [5]. Размеры и границы корковых двигательных представительств зависят от характера и объема сенсорного притока соответствующей модальности. Увеличение площади двигательного представления вибрисс за счет уменьшения ДП мышц передней и задней конечностей при травме спинного мозга коррелирует с тяжестью травмы – при сохранности части нисходящих влияний на мышцы конечностей границы ДП вибрисс расширяются незначительно [6]. Причиной таковой пластичности может быть изменение количества связей между нейронами коры [7; 8]. Вариативность границ ДП не может объяснить отсутствие межполушарной асимметрии в расположении ДП. Поскольку для обеспечения движений каждой вибриссы необходимо участие ДП обоих полушарий [9], то недоразвитие мозолистого тела накладывает серьезные ограничения на реализацию данной функции, требуя значительного количества нейронов для более детальной обработки информации в каждом полушарии, что и проявляется в симметричном расположении ДП и увеличенной по сравнению с животными других линий массе мозга [3; 14]. Кроме того, обращает на себя внимание присутствие у мышей линии BALB/c ДП вибрисс позади уровня брегмы, что может быть связано с активацией имеющихся нисходящих путей из сенсорной коры [10] для обеспечения вибрисолокации в условиях слабого зрения у альбиносов. Таким образом, морфологические особенности строения мозга мышей линии BALB/c накладывают отпечаток на функциональный рисунок расположения ДП в неокортексе.

Выводы

1. У мышей линии BALB/c не обнаружено преобладания по площади в правом или левом полушариях лицевых двигательных представительств или двигательных представительств соматической мускулатуры.

2. У мышей линии BALB/c не обнаружено достоверных межполушарных различий пороговых токов, необходимых для вызова двигательных ответов лицевых и соматических мышц.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Проничев И.В., Ленков Д.Н. Функциональное картирование моторной коры методом микроstimуляции // Физиологический журн. им. И.М. Сеченова. 1996. Т. 82, № 7. С. 28-35.
2. Худякова Н.А., Проничев И.В. Функциональное созревание моторного неокортекса белой мыши в раннем постнатальном онтогенезе // Журн. эволюционной биохимии и физиологии. 1998. Т. 34, № 6. С. 661-669.
3. Каркищенко В.Н. Шмидт Е.Ф., Брайцева Е.В. Исследователи предпочитают мышей balb/c // Биомедицина. 2007. Т. 59, № 6. С. 57-70.
4. Wahlsten D. Deficiency of corpus callosum varies with strain and supplier of the mice // Brain Research. 1982. Vol. 239. P. 329-347.
5. Voigts J., Herman D.H., Celikel T. Tactile object localization by anticipatory whisker motion // J. Neurophysiol. 2015. Vol. 113, N 2. P. 620-632.
6. Tandon S., Kambi N., Mohammed H., Neeraj J. Complete reorganization of the motor cortex of adult rats following long-term spinal cord injuries // European Journal of Neuroscience. 2013. Vol. 38. P. 2271-2279.
7. Kuhlman S.J., O'Connor D.H., Fox K., Svoboda K. Structural plasticity within the barrel cortex during initial phases of whisker-dependent learning // J. Neuroscience. 2014. Vol. 34, N 17. P. 6078-6083.
8. Lai C.S., Franke T.F., Gan W.B. Opposite effects of fear conditioning and extinction on dendritic spine remodeling // Nature. 2012. Vol. 483. P. 87-91.
9. Takato J., Nelson A., Zhou X., Bolton M.M., Ehlers M.D., Arenkiel B.R., Mooney R., Wang F. New modules are added to vibrissal premotor circuitry with the emergence of exploratory whisking // Neuron. 2013. Vol. 77, N 2. P. 346-360.
10. Sreenivasan V., Karmakar K., Rijli F.M., Petersen C.H. Parallel pathways from motor and somatosensory cortex for controlling whisker movements in mice // European Journal of Neuroscience. 2015. Vol. 41, N 3. P. 354-367.

Поступила в редакцию 15.04.15

N.A. Khudyakova, S.S. Gorodilova, T.V. Bazhenova

SYMMETRICAL ARRANGEMENT OF MOTOR REPRESENTATIONS OF FACIAL AND SOMATIC MUSCLES IN THE BALB/C MICE IN THE RIGHT AND LEFT HEMISPHERES

Trying to determine the influence of a number of structural features of a brain (largest brain mass among the linear mice and hypoplasia of the corpus callosum in some individuals) of BALB/c animals on the location of motor representations in the neocortex of the right and left hemisphere, we conducted mapping of motor neocortex of 28 anesthetized BALB/c mice by the method of intracortical microstimulation. Mice were used to define boundaries of call motor and threshold currents of facial responses and somatic muscles. We received in general ipsilateral motor responses of muscles of the upper lip and vibrissae; motor responses of muscles of forelimbs and hindlimbs were mostly of contralateral character. We didn't find any functional interhemispheric asymmetry in the arrangement of motor representations of the facial and somatic musculature in the motor neocortex in BALB/c mice, although we have analyzed a series of 28 individual motor maps. Threshold currents of motor responses of the facial muscles were slightly lower than for the somatic musculature. The lowest threshold currents were observed for vibrissa motor responses which amounted from 15 to 17 μ A.

Keywords: motor representation, motor neocortex, BALB/c, threshold currents, brain weight, ipsilateral motor responses.

Худякова Нина Алексеевна,
кандидат биологических наук, доцент кафедры
анатомии и физиологии человека и животных
E-mail: whitemouse@udm.ru

Городилова Софья Сергеевна, студентка

Баженова Татьяна Викторовна, аспирант кафедры
анатомии и физиологии человека и животных

ФГБОУ ВПО «Удмуртский государственный университет»
426034, Россия, г. Ижевск, ул. Университетская, 1 (корп. 1)

Khudyakova N.A., Candidate of Biology,
Associate Professor at Department of Anatomy
and Human and Animal Physiology
E-mail: whitemouse@udm.ru

Gorodilova S.S., student

Bazhenova T.V., postgraduate student at Department
of Anatomy and Human and Animal Physiology

Udmurt State University
Universitetskaya st., 1/1, Izhevsk, Russia, 426034