

УДК 612.82:612.76

АСИММЕТРИЯ ЛОКОМОТОРНОЙ АКТИВНОСТИ У КРЫС В ПРОЦЕССЕ ПИЩЕПОИСКОВОГО ПОВЕДЕНИЯ

О.А. Ведясова, А.Э. Винокурова

Самарский государственный университет

В условиях свободного перемещения в Y-образном лабиринте у нелинейных крыс выявлено наличие индивидуального профиля латерализации локомоторной активности. Наблюдаемая локомоторная асимметрия исходно проявлялась в различном количестве право- и левосторонних передвижений в Y-образном лабиринте без пищевой приманки. Размещение пищевой приманки в непредпочитаемом отсеке лабиринта меняло двигательные предпочтения у 100 % крыс с билатеральным профилем локомоции, у 65 % крыс с левосторонним и только у 33 % животных с правосторонним профилем. Полученные данные свидетельствуют о том, что проявление локомоторной асимметрии у крыс в процессе пищевого поведения детерминировано рядом факторов, в т.ч. пространственным расположением пищи и типом функциональной межполушарной асимметрии.

Ключевые слова: крысы, локомоторная асимметрия, пищепоисковое поведение.

Введение. Функциональная асимметрия больших полушарий представляет собой фундаментальное свойство головного мозга человека и животных, обусловленное морфологией и особенностями взаимодействия множества мозговых образований при их включении в регуляцию процессов жизнедеятельности [2, 3, 8, 20, 21]. Традиционно при изучении функциональной межполушарной асимметрии основное внимание исследователей уделяется вопросам связей каждого из больших полушарий с психическими, познавательными процессами и движениями [1, 10, 17, 19]. В настоящее время, наряду с анализом моторной, сенсорной и психической асимметрий, достаточно широко обсуждается поставленный в ряде работ вопрос о существовании вегетативной асимметрии, которая заключается в неоднородной роли правого и левого больших полушарий [6, 7], а также парных образований мозгового ствола [5] в регуляции висцеральных функций организма. Обнаружение функциональной межполушарной асимметрии у животных предоставило физиологам новые методические возможности и подходы к анализу данной проблемы [2, 9, 18] и послужило стимулом для изучения фундаментальных механизмов, посредством которых профиль моторного доминирования может влиять на вегетативные функции организма.

У человека наличие вегетативной асимметрии мозга подтверждается различным характером изменений артериального давления крови и частоты сердечных сокращений во время психоэмоционального возбуждения у лиц с разным типом полушарного доминирования [4, 7] и зависимостью параметров вариабельности кардиоритма от изменений коэффициента моторной асимметрии [6]. У животных выявлен разный вклад симметричных полушарий головного мозга в формирование и реализацию двигательных навыков, связанных с некоторыми формами мотивационно-адаптационной активности [14, 16]. Так, у кроликов показана корреляция поведенческих двигательных реакций на эмоционально значимые стимулы с изменениями асимметрии межполушарных нейрональных взаимодействий на уровнях неокортекса и гиппокампа [23]. У крыс различная роль правого и левого полушарий в регуляции вегетативных функций продемонстрирована на примерах пищевого поведения [13, 15] и регуляции внешнего дыхания [5, 12]. Однако вопрос об индивидуальных профилях функциональных асимметрий и механизмах их формирования у животных все еще до конца не решен и является предметом исследований и дискуссий.

Цель исследования. Изучение проявлений латерализации локомоторных предпо-

чтений у крыс в процессе пищепоисковой активности в Y-образном лабиринте.

Материалы и методы. Исследование выполнено на 50 лабораторных нелинейных крысах (25 самцах и 25 самках) массой 140–160 г с соблюдением биоэтических норм и правил работы с животными. Были поставлены две серии опытов. В первой серии у всех животных выявляли исходный профиль латерализации локомоторной активности. Для этого после 24-часовой пищевой депривации крыс поодиночке помещали в пустой Y-образный лабиринт с целью определения у них предпочитаемого навыка движения в правую или левую сторону. Каждое из животных помещали в лабиринт 20 раз с интервалом в 3 мин. После 20-кратного определения предпочитаемой стороны локомоции делались заключения о правом или левом индивидуальных профилях локомоторной активности, если крыса более чем в половине случаев передвигалась соответственно в правую или левую стороны, или локомоторной симметрии, если число право- и левосторонних побегов у животного было одинаковым.

Во второй серии экспериментов у этих же 50 крыс осуществляли анализ устойчивости латерализации локомоторной активности в процессе «переучивания», а именно наблюдали за изменениями у них первоначального навыка побежки в предпочитаемую сторону на движение в непредпочитаемое ранее ответвление Y-образного лабиринта. С этой целью в непредпочитаемое ответвление помещали пищевую приманку, а затем каждое животное по 20 раз запускали в лабиринт с таким асимметричным расположением пищи.

В ходе этих экспериментов также фиксировали число передвижений вправо и влево и определяли количество случаев, в которых пищевая приманка меняла установленный в первой серии профиль латерализации локомоторной активности.

Статистическую обработку результатов проводили с применением парного t-теста из пакета программ SigmaStat 4.0 (Jandel Scientific, USA), достоверными считали различия при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение. В первой серии экспериментов установлено, что среди 50 обследованных животных имелись особи, предпочитавшие осваивать либо правую, либо левую стороны Y-образного лабиринта, а также животные, не проявлявшие выраженной латерализации локомоторной активности. Эти данные в целом соответствуют результатам исследований других авторов, изучавших моторную асимметрию у животных [2, 13, 16].

На основании наблюдений все исследуемые крысы без учета пола по латерализации передвижений в Y-образном лабиринте первоначально были разделены на 3 группы: животные с правосторонним, левосторонним и билатеральным (симметричным) профилем локомоции. Характерно, что количество крыс с правым локомоторным профилем оказалось наибольшим (27 животных), группу с левым профилем составили 20 особей, а с билатеральным – всего 3 животных, что соответствовало 54, 40 и 6 % от общей численности выборки. Соотношение движений вправо и влево у крыс с разными локомоторными предпочтениями представлено в табл. 1.

Таблица 1

Количество право- и левосторонних локомоций у крыс с разными индивидуальными профилями локомоторной активности в Y-образном лабиринте

Количество крыс	Количество перемещений ($M \pm m$), абс. знач.		Количество перемещений, %		Исходно установленный профиль латерализации локомоторной активности
	вправо	влево	вправо	влево	
27	15,3±2,7	4,7±2,3*	76,5	23,5	Правосторонний
20	5,3±2,9	14,7±3,1*	26,5	73,5	Левосторонний
3	10,0±0,0	10,0±0,0	50,0	50,0	Билатеральный

Примечание. * – статистически значимые различия между числом движений вправо и влево ($p < 0,01$).

При анализе вышепредставленных данных были выявлены некоторые половые различия в профилях моторного доминирования. Например, из 25 самцов правый профиль локомоции продемонстрировали 14 особей, левый – 9 особей, билатеральный – 2 особи. Среди 25 самок были выявлены 13 крыс с преобладанием правосторонних локомоций, 11 крыс с преобладанием левосторонних движений и только 1 особь, проявившая локомоторную симметрию. Таким образом, количество животных с преобладанием правосторонних перемещений и, вероятно, с левополушарным доминированием было несколько больше в группе самцов (56 %). Количество таких животных в группе самок составило 52 %. Что касается крыс с леволатерализованным типом локомоции (вероятно, правополушарных), то их число, наоборот, в группе самок было больше (44 %), чем у самцов (36 %). Животные, не проявлявшие признаков асимметрии локомоторной активности, чаще встречались среди крыс-самцов (8 %) и в 2 раза реже среди самок (4 %). Кроме того, следует заметить, что самцы и самки, отнесенные к одному профилю локомоторной асимметрии, различались по количеству правосторонних и левосторонних локомоций. Наблюдения показали, что самки с правым профилем локомоции предпочитали правую сторону в лабиринте несколько чаще (79,3 % случаев), чем самцы с таким же профилем (75,7 %). У самок с левым профилем локомоторной асимметрии количество левосторонних предпочтений в среднем составляло 80,9 % случаев, что также было больше, чем у самцов с аналогичным профилем (65,6 % случаев). Эти данные в определенной степени подтверждают точку зрения о существовании полового диморфизма функциональной межполушарной асимметрии у млекопитающих животных [2].

При наблюдении за латерализацией двигательного поведения у крыс в Y-образном лабиринте с асимметрично расположенной пищевой приманкой было установлено, что в данных условиях у животных проявлялись предпочтения, которые несколько отличались от направления движений в пустом лабиринте. Обнаружено, что сразу после размещения приманки большинство крыс продолжало выбирать для побегов ранее предпочитаемую сторону, но в итоге 20-кратного повторения теста из общего количества животных (50 крыс) 25 особей, или 50 %, изменили профиль локомоторной асимметрии. На наш взгляд, эти изменения отчасти можно рассматривать как результат переучивания животных в процессе пищепоискового поведения. В результате такого переучивания доминирование правосторонних передвижений проявили 54 %, левосторонних – 36 % крыс, а признаки локомоторной симметрии продемонстрировали 10 % особей. Соотношение движений вправо и влево у крыс с разной латерализацией локомоторной активности в лабиринте с асимметрично расположенной пищевой приманкой представлено в табл. 2.

Таблица 2

Количество право- и левосторонних локомоций у крыс в Y-образном лабиринте с пищевой приманкой в непредпочитаемом ранее ответвлении

Количество крыс	Количество перемещений (M±m), абс. знач.		Количество перемещений, %		Профиль латерализации локомоторной активности в процессе пищепоискового поведения
	вправо	влево	вправо	влево	
27	14,9±2,8	5,1±2,8*	74,5	25,5	Правый
18	5,5±2,0	14,5±2,0*	27,5	72,5	Левый
5	10,0±0,0	10,0±0,0	50	50	Билатеральный

Примечание. * – статистически значимые различия между числом перемещений вправо и влево (p<0,01).

Следует указать, что в сформированные по итогам пищепоискового поведения группы крыс с правым, левым и билатеральным профилями локомоции вошли животные, которые исходно имели не только указанные, но и противоположные двигательные предпочтения. Важно, что количество «переученных» крыс с различными первоначально установленными профилями локомоторной асимметрии было неодинаковым. В частности, в лабиринте с приманкой доминирование правосторонних побегов наблюдалось у 27 животных, в числе которых оказались 17 крыс с исходным правым, 9 крыс с исходным левым и 1 крыса с исходным билатеральным профилем моторики. Левый профиль локомоторной активности в условиях пищепоискового поведения проявили 18 животных. Данную группу составили 8 особей, которые изначально имели левый профиль, а также 8 животных, исходно проявлявших правый профиль моторики, и 2 особи с исходной симметрией перемещений в пустом лабиринте. Остальные 5 крыс в процессе «переучивания» не проявили локомоторной асимметрии. Интересно, что из них 4 крысы в первой серии наблюдений показывали левый профиль локомоции, а 1 особь – правый. В целом же, в число крыс, изменивших свой исходный тип латерализации локомоторной активности в процессе передвижения по лабиринту с односторонним расположением пищи (т.е. «переучившихся»), вошли 33,3 % животных с первоначальным правым, 65,0 % животных с первоначальным левым и все 100 % животных с исходным билатеральным профилем локомоции.

Полученные в ходе исследования данные можно рассматривать как свидетельство наличия у крыс индивидуального профиля моторного доминирования, что в свою очередь подтверждает факт существования функциональной асимметрии больших полушарий головного мозга у этих животных [2, 11, 16, 22]. На основании наблюдений за перемещением животных в Y-образном лабиринте с асимметрично расположенной пищевой приманкой (в одном ответвлении) допустимо говорить о разной способности крыс с правым, левым и билатеральным профилями

локомоции к переучиванию, о различной устойчивости у них профиля моторного доминирования в целом и, соответственно, разной выраженности функциональной межполушарной асимметрии. Согласно результатам исследования, наибольшая устойчивость исходного типа моторной асимметрии свойственна животным с правым профилем локомоции (левополушарным), среди которых число «переучившихся» особей было наименьшим. Что касается крыс с левым и билатеральным локомоторными профилями, установленными в первой серии опытов, то именно они во второй серии проявили большую склонность к «переучиванию» и изменению исходного типа двигательных предпочтений. Это говорит о меньшей устойчивости функциональной межполушарной асимметрии у животных с доминированием правой гемисферы и с полушарным равенством. Стабильность правого профиля локомоторной активности у крыс можно расценивать как следствие более выраженной специализации парных структур мозга и устойчивости межполушарных взаимодействий у животных с доминированием левой гемисферы.

Анализируя результаты проведенного исследования, следует указать на литературные данные о том, что первоначальное двигательное предпочтение, в частности преимущественное использование одной из передних конечностей, у интактных крыс изменяется на противоположное, если их принудительно обучать доставать пищу непредпочитаемой конечностью [13]. Вынужденное использование животными непредпочитаемой лапы в подобных опытах обеспечивалось либо несимметричным положением кормушки, либо полной иммобилизацией предпочитаемой конечности [15]. Поскольку для смены первоначального навыка движений и формирования нового требуется тренировка непредпочитаемой конечности, то именно фактору обучения исследователи отводят решающую роль в процессе переделки двигательного предпочтения. При этом отмечается наличие крыс, у которых уже небольшое число проб, выполненных непредпочитаемой конечностью, вызывает смену латерализации моторного навыка, и крыс, у которых не уда-

ется получить смену «рукости» даже при длительной тренировке [14]. Это заставляет предположить, что как смена латерализации локомоторной активности у крыс в наших экспериментах или смена «рукости», наблюдаемая другими исследователями в опытах с принудительной тренировкой непредпочитаемой конечности, так и сохранение двигательного предпочтения, несмотря на переобучение, могут быть связаны с различной устойчивостью асимметрии моторной активности у отдельных особей [11, 22]. Наблюдаемые нами изменения в латерализации двигательной активности у крыс при наличии пищевой приманки в одной стороне лабиринта согласуются с представлениями об асимметрии направления движения как тактике пищевого поведения у животных данного вида [13].

С учетом собственных и литературных данных позволительно считать, что различная устойчивость индивидуальных профилей моторного доминирования, проявившаяся у крыс в условиях пищепоискового поведения, обусловлена несколькими причинами [2, 14, 16]. К ним, помимо специфики межполушарных взаимоотношений, детерминированных генетически, можно отнести внешние условия, например расположение пищи и конкретные пространственные особенности Y-образного лабиринта, которые уже «знакомы» животным [13]. Важны и определенные внутренние факторы, такие как скорость образования и прочность пищепоисковых условных рефлексов, а также выраженность доминанты голода, которая в наших опытах формировалась у крыс в результате 24-часовой пищевой депривации.

Заключение. Результаты проведенного исследования дополняют имеющиеся представления о функциональной асимметрии головного мозга у животных и, в частности, указывают на наличие у подавляющего большинства крыс двигательной асимметрии в виде определенного индивидуального профиля латерализации локомоторной активности. В условиях поиска пищевой приманки, асимметрично локализованной в одном из отсеков Y-образного лабиринта, у крыс возможно изменение характера латерализован-

ного двигательного поведения, что в наибольшей степени типично для животных с левым и билатеральным профилями локомоции. В целом, результаты исследования свидетельствуют о том, что асимметрия направления движения в процессе пищевого поведения у крыс детерминирована многими факторами, в т.ч. наличием и расположением пищи, а также типом полушарного доминирования.

1. Баранов-Крылов И. Н. Межполушарные различия в задачах внимания и селекции латерализованных стимулов / И. Н. Баранов-Крылов, В. Т. Шуваев, И. Е. Кануников // Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова. – 2006. – Т. 92, № 6. – С. 709–722.

2. Бианки В. Л. Асимметрия мозга животных / В. Л. Бианки. – Л.: Наука, 1985. – 295 с.

3. Брагина Н. Н. Функциональная асимметрия человека / Н. Н. Брагина, Т. А. Доброхотова. – 2-е изд., доп. и перераб. – М.: Медицина, 1988. – 273 с.

4. Ведясова О. А. Зависимость компенсаторно-приспособительных реакций системы кровообращения при интеллектуальной деятельности студентов от латерализации функций мозговых полушарий / О. А. Ведясова, Х. А. Гріднева // Сибирский консилиум. Медико-фармацевтический журн. – 2007. – № 7 (67). – С. 168.

5. Ведясова О. А. Системный компартментно-кластерный анализ механизмов устойчивости дыхательной ритмики млекопитающих / О. А. Ведясова, В. М. Еськов, О. Е. Филатова. – Самара: ООО «Офорт», 2005. – 215 с.

6. Динамика функциональной межполушарной асимметрии особенности вариабельности сердечного ритма у детей 7–8 лет в условиях информационной нагрузки / М. А. Парамонова [и др.]

// Вестн. Самарского гос. ун-та. Естественнонаучная сер. – 2013. – № 3 (104). – С. 169–177.

7. Ефимова И. В. Межполушарная асимметрия функций и вегетативная регуляция при интеллектуальной деятельности / И. В. Ефимова, Е. Д. Хомская // Физиология человека. – 1990. – Т. 16, № 5. – С. 147–149.

8. Жаворонкова Л. А. Правши – левши. Межполушарная асимметрия электрической активности мозга человека / Л. А. Жаворонкова. – М.: Наука, 2006. – 222 с.

9. Кожевников С. П. Изменение параметров межполушарной асимметрии при моделировании агрессивного поведения / С. П. Кожевников, И. В. Проничев // Журн. высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. – 2012. – Т. 62, № 1. – С. 5–11.

10. Межполушарные взаимодействия при активизации творческих процессов у человека / Н. Е. Свищерская [и др.] // Тезисы докладов XVIII съезда физиологического общества им. И. П. Павлова. – Казань ; М. : ГЭОТАР-МЕД, 2001. – С. 220.

11. Микляева Е. И. Предпочтение одной конечности у крыс – результат обучения в эксперименте или индивидуальная особенность / Е. И. Микляева, М. Е. Иоффе, М. А. Куликов // Журн. высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. – 1988. – Т. 38, № 5. – С. 881–884.

12. Михайлова Н. Л. Функциональная асимметрия как принцип организации механизмов функционирования систем кровообращения и дыхания / Н. Л. Михайлова, Д. Р. Арсланова, И. В. Митченко // Механизмы функционирования висцеральных систем : материалы Всероссийской конф. – СПб. : Ин-т физиологии им. И. П. Павлова РАН, 2008. – С. 142–143.

13. Рябинская Е. А. Асимметрия направления движения как тактика пищевого поведения крыс / Е. А. Рябинская, Т. О. Валуйская // Журн. высшей нерв. деят. им. И. П. Павлова. – 1983. – Т. 33, № 4. – С. 654–661.

14. Сташкевич И. С. К вопросу о формировании латерализованного двигательного навыка у крыс / И. С. Сташкевич, М. А. Куликов // Журн. высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. – 2000. – Т. 50, № 3. – С. 457–495.

15. Сташкевич И. С. Независимая латерализация предпочтения конечности и различных аспектов выполнения двигательной задачи / И. С. Сташкевич, М. А. Куликов // XXI съезд физиологического об-ва им. И. П. Павлова : тез. докл. – М. ; Калуга : Типография ООО «БЭСТ-принт», 2010. – С. 577–578.

16. Удалова Г. П. Роль функциональной межполушарной асимметрии в формировании предпочтения направления движения у крыс / Г. П. Удалова, В. В. Михеев // Журн. высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. – 1982. – Т. 34, № 4. – С. 633–640.

17. Фокин В. Ф. Динамические свойства функциональной межполушарной асимметрии / В. Ф. Фокин // Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии : материалы второй Всероссийской научной конференции. – М. : НИИ мозга РАМН, 2003. – С. 322–323.

18. Beck C. H. M. Deviation and laterality in hand preference in monkeys / C. H. M. Beck, R. L. Barton // Cortex. – 1972. – Vol. 8. – P. 339–363.

19. Cherry B. J. Hemispheric asymmetries in vigilance and cerebral arousal mechanisms in younger and older adults / B. J. Cherry, J. B. Hellige // J. Neuropsychol. – 1999. – Vol. 13, № 1. – P. 111–120.

20. Denenberg V. N. Hemispheric laterality in animals and the effects of early experience / V. N. Denenberg // Behav. Brain Sci. – 1981. – Vol. 4, № 1. – P. 1–49.

21. Khanna J. Morphological asymmetry in olfactory bulbs in rat / J. Khanna, P. Sengupta // J. Anat. Soc. India. – 2001. – Vol. 50, № 1. – P. 31–33.

22. Mikljaeva E. I. Reversal of «handedness» in rats is achieved more effectively by training under peripheral than under central blockade of the preferred forepaw / E. I. Mikljaeva, J. Bures // Neurosci. Lett. – 1991. – Vol. 125. – P. 89–92.

23. Pavlova I. V. Interhemisphere asymmetry of the neocortex and hippocampus during orientational-investigative behavior and freezing in rabbits / I. V. Pavlova, G. L. Vanetsian // Neurosci. Behav. Physiol. – 2008. – Vol. 38, № 3. – P. 279–288.

ASYMMETRY OF LOCOMOTOR ACTIVITY IN RATS DURING OF FOOD-SEARCHING BEHAVIOR

O.A. Vedyasova, A.E. Vinokurova

Samara State University

In the conditions of free movement in the Y-shaped labyrinth the existence of an individual profile of locomotor activity lateralization in non-linear rats was shown. Observed locomotor asymmetry was initially revealed in different number of right-side and left-side motions in Y-shaped labyrinth without food bait. Placement of a food in the not preferred compartment of labyrinth changed motive preferences in 100 % of rats with bilateral profile of locomotion, in 65 % of rats with left profile and only in 33 % of animals with right locomotor profile. The data obtained testify that manifestation of locomotor asymmetry in rats during of feeding behavior is determined by a number of factors, including spatial localization of food and type of functional interhemispheric asymmetry.

Keywords: rats, locomotor asymmetry, food-searching behavior.