

ВПЛИВ ЕЛЕКТРИЧНОЇ СТИМУЛЯЦІЇ ПОЛЯ СА3 ГІПОКАМПУ НА СКОРОЧЕННЯ М'ЯЗІВ ПЕРЕДНІХ КІНЦІВОК У ІНТАКТНИХ ТА НАВЧЕНИХ ЩУРІВ

Рокунець І.Л.

Вінницький національний медичний університет імені М.І. Пирогова

Рокунець І.Л. Вплив електричної стимуляції поля СА3 гіпокампі на скорочення м'язів передніх кінцівок у інтактних та навчених щурів // Український морфологічний альманах. – 2012. – Том 10, № 4. – С. 93-97.

Запропоновано комплекс методичних підходів для вивчення на білих щурах ролі гіпокампі (СА3) у причетності до запуску стабільно сформованих моторних програм, шляхом дослідження електроміографічних проявів електростимуляції поля СА3 гіпокампі у навчених щурів у порівнянні з інтактною групою. В умовах здійснення іпсилатеральної електростимуляції поля СА3 гіпокампі та електроміографічному контролі кінцівки, якій тварина надавала перевагу під час здійснення їждобувних рухів зареєстровано вірогідне ($p < 0,01$) зменшення латентних періодів від початку стимуляції до початку формування електроміограми м'язів іпсилатеральної передньої кінцівки в порівнянні з інтактними лабораторними тваринами (74,54 мс) у порівнянні з інтактними (205,35 мс). При електростимуляції контралатерального поля СА3 гіпокампі у інтактних та попередньо навчених тварин подібних закономірностей не встановлено. У досліджуваній групі тварин після навчання зареєстровано вірогідно ($p < 0,01$) меншу величину струму електростимуляції поля СА3 іпсилатерального гіпокампі (328,65 мкА) по відношенню до його контралатеральної ділянки (483,89 мкА) до моменту початку електроміографічних проявів скорочення м'язів передньої кінцівки, якій тварина надавала перевагу під час здійснення їждобувних рухів. Отримані *in vivo* експериментальні результати розглядаються як електрофізіологічне підтвердження залучення гіпокампі до запуску та реалізації програм автоматизованих рухів.

Ключові слова: гіпокампі, щури, електростимуляція, їждобувні рухи, рухове навчання, електроміограма.

Рокунець І.Л. Влияние электрической стимуляции поля СА3 гиппокампа на сокращение мышц передних конечностей у интактных и обученных крыс // Український морфологічний альманах. – 2012. – Том 10, № 4. – С. 93-97.

Предложено комплекс методических подходов для изучения на белых крысах роли гиппокампа (СА3) в причастности к запуску стабильно сформированных моторных программ, путем исследования электромиографических проявлений электрической стимуляции поля СА3 гиппокампа у обученных крыс в сравнении с интактной группой. В условиях осуществления ипсилатеральной электрической стимуляции поля СА3 гиппокампа с одновременным электромиографическим контролем конечности, которой животное давало предпочтение во время осуществления пищедобывательных движений зарегистрировано достоверное ($p < 0,01$) уменьшение латентных периодов от начала стимуляции до начала формирования электромиограммы мышц ипсилатеральной передней конечности в предварительно обученных лабораторных животных (74,54 мс) в сравнении с интактными (205,35 мс). При электрической стимуляции контралатерального поля СА3 гиппокампа у интактных и предварительно обученных животных подобных закономерностей не установлено. В исследуемой группе животных после обучения зарегистрировано достоверно ($p < 0,01$) меньшее значение тока электрической стимуляции поля СА3 ипсилатерального гиппокампа (328,65 мкА) по отношению к его контралатеральному полю (483,89 мкА) до начала момента электромиографических проявлений сокращения мышц передней конечности, которой животное отдавало предпочтение во время осуществления пищедобывательных движений. Полученные *in vivo* экспериментальные результаты рассматриваются как электрофизиологическое подтверждение вовлечения гиппокампа в запуск и реализацию программ автоматизированных движений.

Ключевые слова: гиппокамп, крысы, электрическая стимуляция, пищедобывательные движения, двигательное обучение, электромиограмма.

Rokunets I.L. Influence of electrical stimulation of field CA3 of a hippocampus on cutting of muscles of forward extremities at the intact and trained rats // Український морфологічний альманах. – 2012. – Том 10, № 4. – С. 93-97.

It is offered a complex of methodical approaches for studying on white rats of a role of a hippocampus (CA3) in participation in activation of is stable generated motor programs, by examination of electromyographic exhibiting of an electrical stimulation of field CA3 of a hippocampus at the trained rats in comparison with intact bunch. In the conditions of realisation ipsilateral electrical stimulations of field CA3 of a hippocampus with the simultaneous electromyographic control of an extremity to which the animal gave preference during realisation foodgetting movements it is registered reliable ($p < 0,01$) reduction of stages of latency from the beginning of stimulation prior to the beginning of forming of an electromyogram of muscles ipsilateral a forward extremity in prestressly trained laboratory animals (74,54 ms) in comparison with intact (205,35 ms). At an electrical stimulation of contralateral field CA3 of a hippocampus in intact and prestressly trained animals of similar patterns it is not taped. In explored bunch of animals after training it is registered reliably ($p < 0,01$) smaller value of a current of an electrical stimulation of field CA3 ipsilateral a hippocampus (328,65 μ A) in relation to its contralateral field (483,89 μ A) prior to the beginning of the moment electromyogram exhibiting of cutting of muscles of a forward extremity to which the animal preferred during realisation foodgetting movements. Gained *in vivo* the observational effects are surveyed as electrophysiological acknowledgement of involving of a hippocampus in activation and embodying of programs of the automated movements.

Key words: hippocampus, rats, electrical stimulation, foodgetting movements, motorial training, electromyogram.

Автоматизовані рухи людини й тварин пов'язані, головним чином, з морфологічно детермінованими центральними поведінковими програмами, які формуються в процесі взаємодії з навколишнім середовищем. Рухи тіла, у більшості випадків, є цілеспрямованими. Такі рухи запускаються або умовними зовнішніми подразниками, або тимчасовими обставочними стимулами. Тобто, потреби організму спонукають до ініціації поведінкового акту. Весь процес організації довільного руху поділяють на три етапи, у процесі яких відбувається формування плану, програми й власне виконання руху. Ключову роль у плануванні руху виконують підкіркові мотиваційні ділянки, зокрема префронтальна кора, лімбічна система, гіпокампі, а також асоціативні й сенсорні ділянки кори [4]. Ці структури об'єднані в систему, що формує спонукання до дії та її майбутньої реалізації. У базальних гангліях, мозочку й таламусі спонукання до дії та його задум перетворюються в програми конкретних рухів. Слідом за підготовкою руху, котра включає планування і формування програми, відбу-

вається власне виконання руху. За виконання руху відповідають рухова кора, стовбурові та спинальні рухові центри. Швидкі балістичні рухи можуть здійснюватися і без зворотних зв'язків, що ймовірно потребує залучення нейронних систем, алгоритм роботи яких був попередньо сформований в процесі навчання, та зберігався з залученням структур причетних до пам'яті, зокрема гіпокампі [12].

Загальна діяльність ЦНС, що забезпечує формування програми рухів та їх виконання, вивчена відносно повно. Дискусійними залишаються питання формування ініціації запуску рухової програми. Відзначається, що при формуванні рухів, що самоініціюються, чітка активація спостерігається в додатковій моторній ділянці кори раніше, ніж в інших відділах мозку [5, 10, 20]. Проте є думка, що ранні фази підготовки руху не вузько локалізовані в одній частині мозку, а є функцією багатьох ділянок мозкової системи [2, 14]. Припускається, що з процесами спонукання до дії, з яких починається довільний рух, виключно тісно й різносторонньо пов'язані ділянки

гіпоталамусу та системи структур стовбура мозку. З позиції системного підходу, архітектура цілеспрямованого поведінкового акту виступає як похідна безлічі субпідрядних вузлових механізмів, починаючи з аферентного синтезу й закінчуючи досягненням конкретної мети задуму руху та її оцінкою.

Актуальним є питання про закономірності у нейрональних механізмах формування, зберігання та відтворення моторних програм за участю гіпокампу, зокрема представлення його в системі в якості свосвідного контролера, що фіксує на своїх елементах модель майбутніх моторних програм та результатів поведінкового акту [12]. Передбачається, що ця модель забезпечує організацію моторної програми шляхом зіставлення її нейрональних похідних з аферентною інформацією про параметри реально отриманих результатів кванта поведінкового акту.

Згідно загальноприйнятих уявлень, ключовим моментом багатоетапного формування програм автоматизованих їждобувних рухів у щурів є розповсюдження кірково-підкірковими структурами ЦНС еферентних збуджень кіркових мотонейронів – нейронів пірамідного тракту. Субстрат розповсюдження – аксонні колатералі. Враховуючи, що колатеральні еферентні збудження копіюють моторну програму, ймовірно ініційовану з пам'яті, очевидним є висновок про те, що надалі колатеральні копії моторних збуджень прочитуються і запам'ятовуються в нейрональному комплексі кірково-підкіркових зв'язків. Допускається, що реалізація моторної програми передбачає наявність в закодованому вигляді копії моторної програми, фактично моделі майбутніх результатів, із зіставленням і порівнянням її зі зворотною аферентацією та можливою корекцією. Ймовірно, що морфо-функціональним модулем програми автоматизованих рухів є ансамбль вставних нейронів багатьох структур, однією з яких може бути гіпокамп, а його елементарним операційним процесом виступає еферентно-аферентна конвергенція, що забезпечує інтеграцію збуджень різної системної спрямованості та інформаційної значущості. Недостатньо вивчені функціональні взаємозв'язки різних ділянок гіпокампу зі структурами, які мають пряме відношення до формування та реалізації центральних моторних програм та реалізації рухів. Зокрема найбільш цікавим є автоасоціативне поле СА3 гіпокампу [15], причетне до інтегративного опрацювання сенсорної аферентації та безпосередньої модуляції діяльності поля СА1 гіпокампу, яке через енторіальну та парагіпокампулярну кору реверсивними зв'язками пов'язане з асоціативними ділянками кори головного мозку.

Метою роботи було встановлення рівня залучення гіпокампу (поле СА3) до організації та реалізації програм автоматизованих рухів на рівні ініціуючої ланки запуску нейронних мереж супрагіпокампулярних моторних систем до початку здійснення послідовності еферентних моторних збуджень, котрі є компонентами моторної навички з використанням методики моторного навчання, електростимуляції та електроміографії.

Матеріали і методи. Робота виконана на 18 щурах-самцях масою 250 – 320 г лінії Вістар селекції віварію Інституту фізіології імені О.О. Богомольця НАН України з дотриманням правил біоетики. З метою формування оперантного їждобувного рефлексу тварину в стані голоду поміщали у спеціальну

камеру з годівницею, де за щільною у передній стінці розташовували харчові кульки (детальніше методики описано у нашій роботі [6]). Протягом 20 тренувальних днів формувалася моторний навик (швидкий їждобувний рух). Контрольну групу склали 8 інтактних щурів.

Підготовчу операцію для дослідження іпсилатерального та контралатерального поля (СА3) гіпокампу відповідно до кінцівки, якій тварина надавала перевагу проводили під кетаміновим наркозом (200 мг/кг, в/о) з додатковим місцевим знеболенням. В стереотаксичному апараті СЕЖ-4 голову тварини фіксували. Згідно координат атласа [18] виконували тріпаннацію черепа стоматологічним портативним апаратом, бором діаметром 1,5-2 мм над гіпокампом з боку робочої кінцівки та контралатерально (в контрольній групі над правим та лівим гіпокампом) за наступними координатами (рис.1).

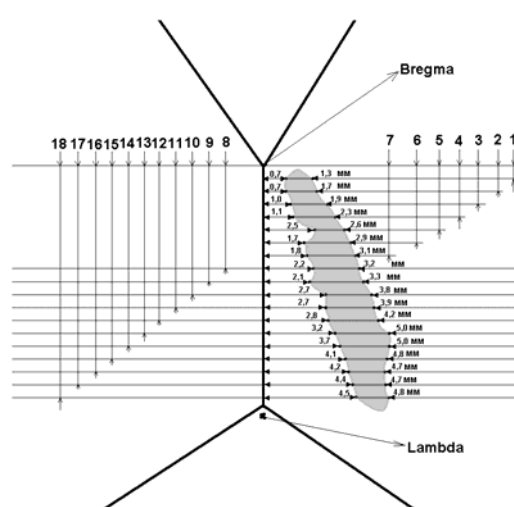


Рис. 1. Координати точок мікростимуляції, визначені з використанням атласу стереотаксичних координат мозку щура (Paxinos, Watson, 1997).

1 – 1,8 мм, (глибина 3,6 – 3,4 мм); 2 – 2,12 мм, (глибина 3,7 – 3,4 мм); 3 – 2,3 мм, (глибина 3,8 – 3,7 мм); 4 – 2,56 мм, (глибина 3,8 – 3,6 мм); 5 – 2,8 мм, (глибина 3,6 – 3,7 мм); 6 – 3,14 мм, (3,6 – 3,8 мм); 7 – 3,3 мм, (глибина 3,5 – 3,8 мм); 8 – 3,6 мм, (глибина 3,4 – 3,7 мм); 9 – 3,8 мм, (глибина 3,2 – 3,7 мм); 10 – 4,16 мм, (глибина 3,5 – 4,0 мм); 11 – 4,3 мм, (глибина 3,5 – 4,1 мм); 12 – 4,52 мм, (глибина 3,5 – 4,3 мм); 13 – 4,8 мм, (глибина 3,6 – 3,8 мм); 14 – 5,2 мм, (глибина 3,8 – 3,9 мм); 15 – 5,3 мм, (глибина 4,2 – 4,6 мм); 16 – 5,6 мм, (глибина 4,3 – 5,8 мм); 17 – 5,8 мм, (глибина 4,5 – 5,1 мм); 18 – 6,04 мм, (глибина 5,5 – 6,5 мм).

Конструктивно електрод для електростимуляції був виготовлений із вольфрамової проволочки діаметром 40 мкм. Пучок з двох стержнів склеювали лаком ПЛ-65, кінчик заточували на алмазному крузі під кутом 45°- 60° та проводили контроль на відсутність між каналного замикання. Міжелектродна відстань складала в середньому 250 – 300 мкм.

Для позиціонування мікроелектрода використано стереотаксичну установку СЕЖ – 4. В якості джерела струму був задіяний електростимулятор ЭС-50-1 з гальванічною розв'язкою від біооб'єкта. Для подразнення вказаної структури підводили прямі імпульси струму тривалістю 0,1 – 0,4 мс, в режимі частоти стимуляції (5 – 100 Гц) зі струмом від 50 мкА до 550 мкА (рис. 2).

Електроміограму та синхроімпульс реєстрували з використанням 16-канального АЦП (аналогоцифровий перетворювач) та програмно-апаратного комплексу власного виробництва [7, 9], який забез-

печував восьмиканальну реєстрацію біопотенціалів, їх підсилення, аналогово-цифрове перетворення, запис на магнітні та оптичні носії інформації, виділення корисного сигналу та його графічне представлення для подальшого аналізу (рис. 3).

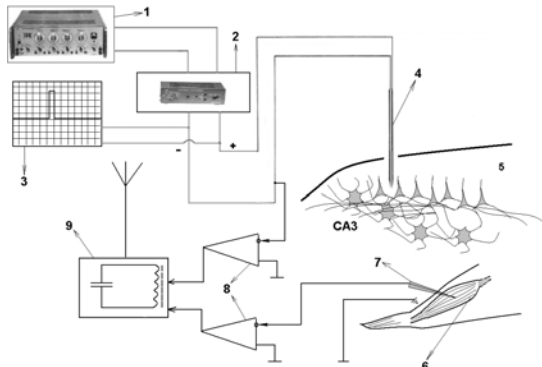


Рис. 2. Схема проведення електростимуляції клітин гіпокампу (поле CA3) та відведення потенціалу міограми.

1 – електростимулятор ЗС-50-1; 2 – блок ізолюючий для гальванічної розв'язки; 3 – осцилографічний контроль форми імпульсів електростимуляції; 4 – металевий біполярний електрод для електростимуляції з комбінованою скло-композиційною ізоляцією; 5 – поле CA3 гіпокампу; 6 – м'язи головної кінцівки щура (*m. triceps brachii*); 7 – мікроелектрод відведення потенціалу для реєстрації міограми; 8 – підсилювачі телеметричного передавача; 9 – телеметричний передавач.

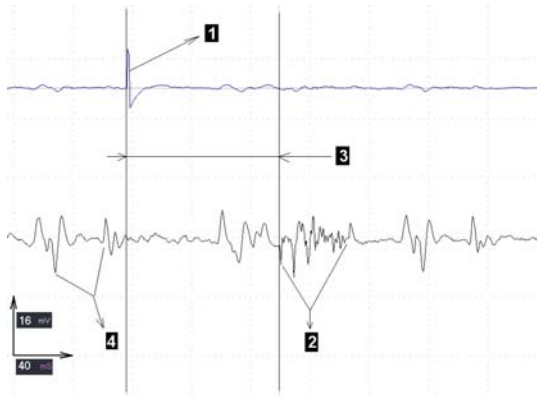


Рис. 3. Фрагмент запису міограми (нижня крива) м'язів передньої кінцівки щура разом з синхронімппульсом (верхня крива) електростимуляції ділянок гіпокампу CA3.

1 – синхронімппульс запуску електростимуляції; 2 – початок та кінець міографічно-підтвердженого скорочення м'язів передньої кінцівки щура; 3 – латентний період відповіді; 4 – артефакт електрокардіограми (фільтрація та видалення не використовувались).

Для відведення електричної активності від м'язів були використані металеві мікроелектроди з композиційною ізоляцією, сигнал від яких подавали на вхід підсилювача телеметричного передавача. Конструктивно електрод був виготовлений із вольфрамової проволочки, покритої тонким шаром золота загальним діаметром 12 мкм. Зовні проволочку покривали шаром електроізоляційного лаку ПЛ-65, каналні ізольовані провідники збирали в пучок (як правило, із восьми стержнів), склеювали лаком, один (активний) кінчик заточували на алмазному крузі під кутом 45° – 60° [3, 9].

Після закінчення експерименту проводили електрокоагуляцію точок подразнення для подальшого гістологічного контролю. Після дослідів для евтаназії внутрішньоочеревинно вводили ті ж наркотичні речовини з перевищенням дози в 3 рази.

Статистичну обробку матеріалу проводили ме-

тодами варіаційної статистики з використанням непараметричних методів, зокрема критерію Манна-Уїтні для множинних порівнянь і встановлення вірогідних відмінностей [8].

Результати. Обговорення. Процес навчання їждобувному навичку в експериментальній групі був реалізований за такими показниками: кількість успішно захоплених харчових кульок, відсоток успішних спроб, кількість рухів, що здійснюють щури для успішного захоплення однієї харчової кульки, загальний час перебування кінцівки в годівниці і окремі його складові: тривалість фази екстензії, фази захоплення, фази флексії. Також була врахована стабілізація часових параметрів складових компонентів їждобувного руху з використанням мультипараметричного аналізу даних траєкторії проходження передньої кінцівки через зону фотодатчиків [6].

Для перевірки гіпотези про рівень залучення гіпокампу (поле CA3) до організації та реалізації програм автоматизованих рухів на рівні ініціюючої ланки запуску нейронних мереж супрагіпокампульних моторних систем нами було поставлене завдання встановити можливість впливу поля CA3 гіпокампу на моторну систему, котра забезпечує відтворення програми автоматизованих їждобувних рухів на найбільш ранніх етапах запуску останньої. Для цього експериментальну групу тварин в кількості 10 лабораторних щурів тренували протягом 20 діб, після чого в умовах гострого експерименту здійснювали електричну стимуляцію поля CA3 гіпокампу контра-латерально та іпсилатерально до кінцівки, якій тварина надавала перевагу, паралельно здійснюючи візуальний контроль скорочення м'язів головної кінцівки з одночасним електроміографічним контролем. Вісім лабораторних щурів не мали означеного рухового навичку та перебували в стандартних умовах.

Згідно результатів дослідження встановлено стійку тенденцію до зменшення величини струму електростимуляції до моменту виникнення електроміографічного підтвердження скорочення м'язів ведучої кінцівки у попередньо навчених лабораторних щурів по відношенню до контрольної групи. Так, для навчених щурів при електричній стимуляції іпсилатерального поля CA3 гіпокампу ця величина склала $328,65 \pm 48,47$ мкА, а для контрольної групи $483,89 \pm 39,78$ мкА (рис. 4).

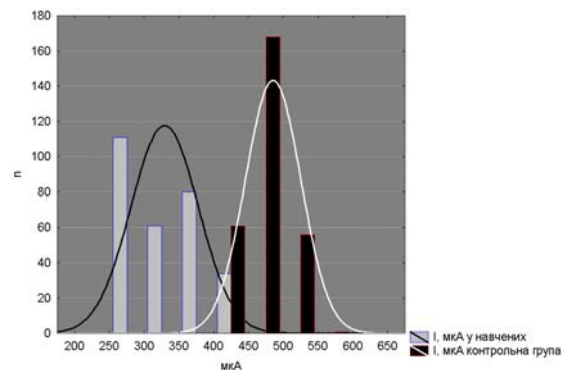


Рис. 4. Порівняльна характеристика струмів електричної стимуляції у попередньо навчених лабораторних щурів та інтактної групи.

Покроковим аналізом між показниками струмів стимуляції двох груп встановлено суттєві відмінності ($p < 0,01$): зменшення величини струмів електричної

стимуляції для попередньо навчених лабораторних щурів по відношенню до контрольної групи.

Слід зазначити появу чіткої латералізації відповіді скорочення м'язів передньої кінцівки (іпсилатеральне поле СА3 гіпокампу – ведуча кінцівка), якій тварина надавала перевагу при здійсненні їждобувних рухів у навчених лабораторних щурів.

Електростимуляція контралатерального поля СА3 вимагала більших струмів стимуляції та викликала скорочення м'язів двох передніх кінцівок як в навчених щурів, так і в інтактній групі. Статистично вірогідних відмінностей при порівнянні струмів електростимуляції контралатерального поля СА3 гіпокампу у навчених щурів по відношенню до правого чи лівого поля СА3 гіпокампу контрольної групи не встановлено. Скорочення м'язів двох передніх кінцівок було переважаючим в контрольній групі при електростимуляції правого або лівого поля СА3 гіпокампу, тому встановлювались виключно порогові значення струму стимуляції, які викликали скороченням м'язів передніх кінцівок.

Також було проведено порівняння часових інтервалів від початку електричного подразника (іпсилатеральне поле СА3 гіпокампу по відношенню до ведучої кінцівки) до початку електроміографічно-підтвердженого скорочення м'язів передньої кінцівки, якій тварина надавала перевагу при здійсненні їждобувних рухів.

Встановлено стійку тенденцію до зменшення величини часового інтервалу між електричним стимулом та електроміографічно-підтвердженим початком скорочення м'язів ведучої кінцівки в попередньо навчених лабораторних щурів по відношенню до контрольної групи. Так, для навчених щурів при електричній стимуляції іпсилатерального поля СА3 гіпокампу ця величина склала $74,54 \pm 8,98$ мс, а для контрольної групи $205,35 \pm 21,14$ мс (рис. 5, 6).

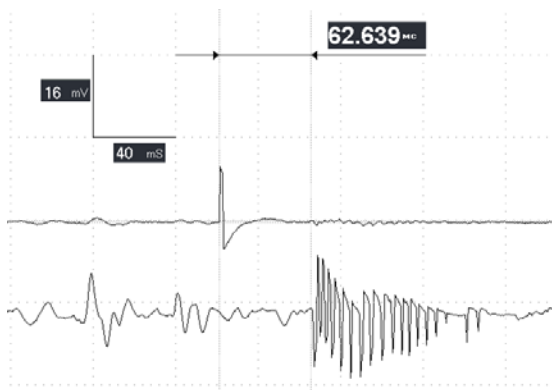


Рис. 5. Фрагмент запису електричного стимулу та електроміографічно-підтвердженого скорочення м'язів передньої кінцівки, якій тварина надавала перевагу при здійсненні їждобувних рухів у попередньо навчених лабораторних щурів.

Вірогідність відмінностей між величинами часових інтервалів двох вибірок встановлювалась з використанням критерію Манна-Уїтні для множинних порівнянь і встановлення вірогідних.

Покроковим аналізом між показниками часових інтервалів двох груп встановлено суттєві відмінності ($p < 0,01$): зменшення часового інтервалу між моментом пред'явлення електричного стимулу та електроміографічно-підтвердженим початком скорочення м'язів ведучої кінцівки у попередньо навчених лабораторних щурів по відношенню до контрольної групи при електростимуляції іпсилатерального поля СА3 гіпокампу.



Рис. 6. Фрагмент запису електричного стимулу та електроміографічно-підтвердженого скорочення м'язів передньої кінцівки у інтактній групі лабораторних щурів.

Дані електричної стимуляції поля СА3 гіпокампу з використанням електроміографічного контролю еферентного виходу в інтактних щурів, та таких, що попередньо були навченими і мали чітку латералізацію кінцівки при виконанні оперантних їждобувних рухів можуть свідчити про те, що ця ділянка гіпокампу у щурів причетна до запуску та контролю виконання їждобувних рухів, зокрема при реалізації моторних програм.

Застосування електростимуляції структур гіпокампу є досить поширеною методикою [1]. У нашому дослідженні електрична стимуляція клітинних утворень гіпокампу використана для оцінки морфологічних зв'язків гіпокампу з іншими структурами головного мозку, зокрема для встановлення алгоритмів між структурної міжклітинної взаємодії. Цінність подібних досліджень полягає у встановленні надійних функціональних критеріїв впливу гіпокампу як на асоціативні, так і моторні системи головного мозку, а також дозволяє оцінити формування тимчасових зв'язків у процесі навчання, зокрема моторного.

Вплив поля СА1 гіпокампу, що функціонально взаємодіє з полем СА3 при просторовому навчанні (проходження лабораторними тваринами лабіринту) було вивчено шляхом мікростимуляції двофазними різнополярними струмами та показано безпосередню причетність поля СА1 до моторного навчання [13]. Показано, що електрична стимуляція аферентів, котрі прямують до поля СА1 різко послаблює ефективність подальшого навчання. На думку авторів, причиною подібного явища може бути порушення взаємодії поля СА1 та СА3, зокрема на рівні передачі інформації від поля СА3 гіпокампу, де опрацьовується сенсорна аферентація.

Електрична стимуляція аферентних волокон до гіпокампу від периформної кори викликає генерацію тета-ритму гіпокампом з чіткою періодичністю, що може ініціювати запуск мережевої активності енторіальної кори та гіпокампу, необхідної для забезпечення процесів пізнання [21]. Суттєво, що генеровані гіпокампально-енторіальною мережею ритми, здійснюють координаційний вплив на ділянки асоціативної та моторної кори.

Було показано [16], що поле СА1 гіпокампу, при функціональному відділенні поля СА3 має низький рівень спонтанної електричної активності без проведення низькочастотної електричної стимуляції, тоді як при збережених зв'язках з ділянкою СА3 здатність ділянки СА1 генерувати спонтанні потенціали без електростимуляції була досить високою. Припускається, що ділянка СА3 є принциповою структурою у формуванні еферентного інформаційного потоку гіпокампу в напрямку енторіальної кори, а відповідно її асоціативної та моторної в тому числі.

Шляхом здійснення електричної стимуляції таламусу встановлено залучення до мережевої активності асоціативної та моторної кори головного мозку, причому подібний ефект реалізується через нейронні елементи гіпокампу, що потенційно забезпечує посилення інтенсивності пізнавальної діяльності та здатності до моторного навчання [11].

Застосування електроміографічного контролю для оцінки еферентного збудження під впливом електростимуляції ділянок головного мозку є дієвим методом вивчення причетності мозкових структур до організації рухів [19].

Встановлено, що у відповідь на електричну стимуляцію аферентних пропріоцептивних чутливих волокон або безпосередньо нейронів ділянки СА1 спостерігається посилення електричної активності асоціативних ділянок кори, активація нейронів гіпокампу з подальшою активацією кортикальних моторних представництв [17], причому вказано на те, що пропріоцептивна аферентація ефективно забезпечує формування скоординованої діяльності між новою корою та гіпокампом.

Висновки та перспективи подальших розробок: 1. Процес навчання руховому навичку щурів супроводжується змінами властивостей ділянки СА3 гіпокампу. По мірі вироблення оперантного їждобувного рефлексу в навчених щурів при електричній стимуляції іпсилатерального поля СА3 гіпокампу по відношенню до ведучої кінцівки вірогідно ($p < 0,01$) зменшується величина струму електростимуляції з $483,89 \pm 9,78$ мкА до $328,65 \pm 48,47$ мкА.

2. По мірі вироблення оперантного їждобувного рефлексу в навчених щурів при електричній стимуляції іпсилатерального поля СА3 гіпокампу по відношенню до ведучої кінцівки вірогідно ($p < 0,01$) зменшується часовий інтервал від моменту пред'явлення електричного стимулу до початку електроміографічно-підтвердженого скорочення м'язів ведучої кінцівки з $205,35 \pm 21,14$ мс до $74,54 \pm 8,98$ мс, що ймовірно за все є результатом спрощення нейронних механізмів (зменшення кількості синаптичних перемикачів) відтворення з пам'яті моторної програми вдосконаленої навички в процесі навчання та реалізації її механізмів.

3. По мірі вироблення оперантного їждобувного рефлексу в навчених щурів при електричній стимуляції іпсилатерального поля СА3 гіпокампу по відношенню до ведучої кінцівки з'являється чітка латералізація електроміографічно-підтвердженого скорочення м'язів передньої кінцівки, якій тварина надавала перевагу при здійсненні їждобувних рухів.

Означені висновки підтверджують наші уявлення про причино-наслідкові зв'язки між морфофункціональними змінами в гіпокампі (поле СА3) і зовнішніми проявами у вигляді моторної діяльності та залучення поля СА3 гіпокампу до моторного навчання.

Подальшого вивчення потребують механізми співставлення ефекту дії (при відтворенні моторної програми) та системи нейронних зв'язків копії моторної програми з нервовою моделлю можливого результату дії та корекцій, які виникають при формуванні нових координат.

ЛІТЕРАТУРА:

1. Арутюнян Р.С. Электробиологическое исследование влияния гиппокампа на активность ретикулярных нейронов дыхательного центра при гипоксии / Р.С. Арутюнян, Н.Ю. Адамян, М.А. Карапетян // Биолог. журн. Армении. – 2012. – Т. 1, № 64. – С. 56-61.

2. Бернштейн Н.А. Физиология движений и активность под ред. акад. О.Г. Газенко / Н.А. Бернштейн. – Москва: «Наука», 1990. – С. 495.

3. Власенко О.В. Конусний багатоканальний мікроелектрод як основа нейрональної триангуляції [Електронний ресурс] / О.В. Власенко, І.А. Рокунець, В.В. Чечель // Інноваційний потенціал української науки – XXI століття. – 2010. – № 3. – Режим доступу до журн.: <http://nauka.zinet.info/8/vlasenko.php>

4. Мороз В.М. Інтегративна функція мозочка, базальних гангліїв і моторної кори в програмуванні та регуляції рухів / В.М. Мороз, М.В. Йолтухівський, О.В. Власенко. – Вінниця-Київ, 2010. – 210 с.

5. Одинак М.М. Анатомо-физиологические аспекты центральных нарушений двигательных функций / М.М. Одинак, Д.А. Искра, Ю.П. Герасименко // Журнал неврологии и психиатрии им. С.С. Корсакова. – 2003. – Т. 103, № 6. – С. 68-71.

6. Особливості формування параметрів їждобувних рухів щурів в умовах вільної поведінки / Мороз В.М., Йолтухівський М.В., Власенко О.В. [та ін.] // Вісник Вінницького національного медичного університету. – 2010. – Т. 14, № 1. – С. 1-14.

7. Пат. 55671 UA, МПК А61В 5/04. Багатоканальний пристрій для телеметричної передачі потенціалів дії нейронів головного та спинного мозку / Чечель В.В., Власенко О.В., Рокунець І.А. (UA); Вінницький національний медичний університет імені М.І. Пирогова (UA). – № u 2010 05836; Заяв. 14.05.2010; Опубл. 27.12.2010, Бюл. № 24.

8. Реброва О.Ю. Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ Statistica / О.Ю. Реброва. – Москва: «МедиаСфера», 2002. – С. 312.

9. Телеметрический программно-аппаратный комплекс для изучения нейронной активности в эксперименте / Мороз В.М., Власенко О.В., Йолтуховский М.В. [и др.] // Высокие технологии, фундаментальные и прикладные исследования в медицине и физиологии : всероссийск. науч.-практ. конф. 23 – 26.11.2010 : сб. трудов, Т. 2. – С-Пб.: Изда-во Политехн. ун-та, 2010. – С. 195-196.

10. Ceuquiza L.A. Spatial Organization of Direct Hippocampal Field CA1 Axonal Projections To the Rest of the Cerebral Cortex / L.A. Ceuquiza, L.W. Swanson // Brain Res. Rev. – 2007. – Vol. 56, № 1. – P. 1-26.

11. Cognitive enhancement with central thalamic electrical stimulation / P. Shirvalkar, M. Seth, N.D. Schiff, D.G. Herrera // PNAS. – 2006. – Vol. 103, № 45. – P. 17007-17012.

12. Dypvik A.T. Functional connectivity between the red nucleus and the hippocampus supports the role of hippocampal formation in sensorimotor integration / A.T. Dypvik, H.B. Brian // J. Neurophysiol. – 2004. – Vol. 92. – P. 2040-2050.

13. Ego-Stengel V. Disruption of ripple-associated hippocampal activity during rest impairs spatial learning in the rat / V. Ego-Stengel, M.A. Wilson // J. Hippocampus. – 2010. – Vol. 20, № 1. – P. 1-10.

14. Ganz R.E. Dynamic complexity of visuo-motor coordination: an extension of Bernsteins conception of the degrees-of-freedom problem / R.E. Ganz, W.H. Ehrenstein, C.R. Cavonius // Biol. Cybern. – 1996. – Vol. 75. – P. 381-387.

15. Identifying Cortical Inputs to the Rat Hippocampus That Subserve Allocentric Spatial Processes: A Simple Problem With a Complex Answer / J.P. Aggleton, S.D. Vann, C.P. Oswald, M. Good // Hippocampus. – 2000. – Vol. 10. – P. 466-474.

16. Kerr D.S. Cooperative interactions among afferents govern the induction of homosynaptic long-term depression in the hippocampus / D.S. Kerr, W.C. Abraham // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1995. – Vol. 92. – P. 11637-11641.

17. Mohs E.J. Neocortical Activation Of The Hippocampus During Sleep In Infant Rats / E.J. Mohs, M.S. Blumberg // J. Neurosci. – 2010. – Vol. 30, № 9. – P. 3438-3449.

18. Paxinos G. The Rat Brain in Stereotaxic Coordinates / G. Paxinos and C. Watson. – San Diego: Acad. Press, 1997. – 245 p.

19. Sensitivity of the cross-correlation between simulated surface EMGs for two muscles to detect motor unit synchronization / Keenan K.G., Farina D., Meyer F.G. [et al.] // J. Appl. Physiol. – 2007. – Vol. 102. – P. 1193-1201.

20. Todorov E. Optimality principles in sensorimotor Control / E. Todorov // Nature Neuroscience. – 2004. – Vol. 7, № 9. – P. 907-915.

21. Wang X. Neurophysiological and Computational Principles of Cortical Rhythms in Cognition / X. Wang // Physiol Rev. – 2010. – Vol. 90, № 3. – P. 1195-1268.

Надійшла: 11.09.2012 р.

Рецензент: доц. В.М. Волошин