

ОРИГІНАЛЬНІ ДОСЛІДЖЕННЯ

© Мороз В.М., Йолтухівський М.В., Власенко О.В., Рокунець І.Л., Йолтухівський М.М.

УДК: 612.821.35+612.833.96

ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ПАРАМЕТРІВ ЇЖОДОБУВНИХ РУХІВ ЩУРІВ В УМОВАХ ВІЛЬНОЇ ПОВЕДІНКИ

Мороз В.М., Йолтухівський М.В., Власенко О.В., Рокунець І.Л., Йолтухівський М.М.

Вінницький національний медичний університет ім. М.І.Пирогова (вул. Пирогова, 56, м. Вінниця, Україна, 21018)

Резюме. Запропоновано комплекс методичних підходів для вивчення на лабораторних щурах характеристик швидких балістичних їждобувних рухів. Проведення аналізу кількості спроб, що здійснюють тварини для захоплення харчової кульки, частоти, тривалості рухів, їх фазової структури, змін цих параметрів протягом навчання дозволяють вивчати закономірності усіх етапів рухового навчання: етапу загального вирішення завдання; етапу формування координаційної програми руху; етапу здійснення та контролю його успішності. Запропоновані методичні підходи дозволяють також вивчати реорганізацію інтрацентральних зв'язків у процесі навчання, зміну рівнів керування в процесі автоматизації виробленого руху та включення додаткових мозкових структур в систему, що забезпечує повноцінне формування та завершення даної моторної програми.

Ключові слова: щури, швидкі балістичні їждобувні рухи, рухове навчання.

Вступ

Організація рухів є одним із засобів, за допомогою котрого головний мозок керує зовнішніми проявами поведінки. Суть відносин між мозком та руховим апаратом полягає в обміні інформацією між керуючою та керованою системами. При цьому адресатом довільного сигналу є не ефекторний апарат, а певна керуюча система мозку. Звідси випливають утруднення аналізу процесів довільного керування рухами, оскільки сигнал керування рухами виникає та закінчується в центральній нервовій системі й спостерігати його безпосередньо неможливо.

Для цілісного уявлення про функціонування мозку при керуванні рухами важливо використовувати експериментальні підходи, котрі забезпечують достатньо однотипну рухову реакцію з визначенням часових і просторових параметрів та дозволяють максимально однозначно трактувати одержані результати. Таким вимогам відповідають їждобувні швидкі балістичні рухи в щурів [Буреш и др., 1991]. Аналіз інструментальної харчової діяльності, у котрій вірогідність задоволення потреби залежить від виконання твариною інструментальної дії, дозволяє об'єктивно досліджувати "кванти" поведінки, які відповідають природному розвитку внутрішньомозкових процесів. Моменти зміни "квантів" поведінки, що відповідають конкретним діям тварини (підхід до "інструмента", маніпуляції з ним, досягнення результату та сприйняття його параметрів), одночасно слугують експериментатору точками відрахунку для дискретного аналізу імпульсної активності досліджуваних нейронів.

Не зважаючи на те, що в багатьох дослідницьких лабораторіях [Буреш и др., 1991; Васильєва и др., 1993; Варлинская, Васильєва, 1994; Журавин и др., 1991; Микляєва, 1990; Микляєва и др., 1987; Behavioral Testing Systems, 1995; Zhuravin, Bures, 1986; Jan, 1996; Meyer et al., 1997] використовується саме ця експериментальна модель, у літературі відсутня її детальна характеристи-

ка. У попередніх дослідженнях нами проведено вивчення характеристик таких рухів. Досліджено кількість спроб, що здійснюють тварини для захоплення кожної харчової кульки, частоту, тривалість рухів, їх фазову структуру. Комплексний аналіз змін цих параметрів було проведено протягом усього періоду навчання та після руйнування ряду структур головного мозку [Братусь та ін., 1992; Йолтухівський та ін., 1994; Левчук и др., 1991; Братусь и др., 1995; Мороз и др., 1992; 1994].

Обладнання, що використовувалося у попередніх дослідженнях, не забезпечувало змін умов для досягнення твариною мети, автоматизацію як процесу подачі корму, так й опрацювання отриманих результатів.

Метою дослідження є розширення і вирішення ряду фундаментальних проблем фізіології, пов'язаних з комплексним вивченням ролі головного мозку в процесах навчання новим рухам, просторових та часових механізмів пластичності шляхом вироблення, закріплення та модифікації стереотипних їждобувних рухів як моделі довільної рухової активності.

Критерієм довільності, або усвідомленої підконтрольності в керуванні тією чи іншою системою організму природно вважати можливість змінювати за бажанням кількісне значення вихідного параметра при постійності зовнішніх умов.

Одні автори вбачають у довільності зв'язок із загальною традиційною класифікацією функцій організму [Козловская, 1976], інші - можливість підкреслити моторну цілеспрямованість довільних рухів [Evarts, 1979; Evarts, Wise, 1985]. Е.Евартс [1979] відмічає, що саме стиснуте з відомих йому визначень дав шведський нейрофізіолог Граніт (R.Granit): "Довільним у довільному русі є його мета". З такої точки зору довільні властивості моторного акту потрібно розглядати в аспекті мети дії. У той же час дійсні події, що лежать в основі досягнення мети, будуються з різних рефлексорних процесів.

З точки зору інформаційного підходу мимовільні

рухи описуються жорстко фіксованими відносинами "вхід" - "стан" - "вихід". Для довільних рухів схема відносин багаторазово ускладнюється неоднозначністю зв'язків "вхід" - "стан" та "стан" - "вихід", тобто вхідному сигналу відповідає не один можливий стан центральної системи керування, а деяка багаточисленність, причому кожен зі станів багаточисленності може реалізовуватися в різних варіантах організації виходу, котрі приводять до досягнення одного й того ж результату.

У схемах поопераційного керування довільними рухами передбачаються різні, у тому числі й прямо недоведені інформаційні операції, котрі в рамках нейрофізіології неможливо чітко пов'язати з певними структурами ЦНС. Такі аналіз та синтез аферентних сигналів, визначення мети, прийняття рішення, формування моделі дії, відбір рухової програми, запуск моторних команд, порівнювання програми, що виконується з моделлю дії, вироблення сигналу неузгодження та корекції програм і команд. Більша частина всіх цих операцій здійснюється поза свідомим контролем, але виконання довільних рухів неможливе в несвідомому стані. Необхідно відрізнити в регуляції довільних рухів генетично зумовлені програми та програми, організовані в процесі навчання. Довільний сигнал керування - це сигнал, котрий долає рівні мимовільної регуляції, втручається в них зверху, змінює настроювання цих рівнів аж до виключення одних та запуску інших. Таким чином, адресатом довільного сигналу керування є не безпосередньо ефекторний апарат, а певна нервова керуюча система. З цього достатньо очевидного положення випливають певні утруднення експериментального аналізу процесів довільного керування рухами. Вони пов'язані з тим, що сигнал керування рухами виникає і закінчується безпосередньо в центральній нервовій системі й це значно ускладнює вивчення його механізму. Актуальним залишається вислів: "Нервові механізми, завдяки котрим початкове спонукання до дії - незалежно від того чи залежить це спонукання від природжених мотиваційних механізмів, чи від проявів нашої волі, - перетворюється в задум руху, покриті таємницею" [Schmidt, 1988].

У зв'язку з великою динамічністю нервових процесів та труднощами методичного характеру залишаються маловивченими механізми участі структур головного мозку в центральних рухових програмах особливо на етапах їх формування та модифікації [Donchin et al, 2003; Schieber, Santello, 2004; Torres, Zipser, 2004].

Для аналізу координаційної діяльності структур головного мозку у виробленні й реалізації складних форм рухових навиків потрібний адекватний підхід та метод дослідження, котрий дозволив би, з одного боку, досліджувати вироблені рухи, а з другого, давав би можливість прямого експериментального дослідження функцій різних структур ЦНС у здійсненні складних форм рухів.

Таким підходом і методом стали умовнорефлекторна теорія та метод. Павлов на перших етапах розвитку своєї теорії свідомо обмежив дослідження простішими сльоновидільними умовними рефlekсами. Але при цьому він виявляв велику зацікавленість до досліджень методом умовних рефlekсів рухової активності.

Метод умовних рефlekсів відкрив широкі можливості експериментального дослідження рухової поведінки. У 1936 р. з лабораторії Павлова вийшла робота Ю.Конорські та С.Міллера "Умовні рефlekси рухового аналізатора" - одне з головних досліджень, котрі поклали початок систематичному вивченню інструментальних умовних рефlekсів. Цей вид рухової активності отримав назву умовних рефlekсів 2 типу [Конорські, Міллер, 1936], оперантних [Skinner, 1938] або інструментальних [Hilgard, Marquis, 1940] рефlekсів, а їх дослідження набуло широкого розмаху.

У сучасній літературі інструментальні рефlekси визначаються як рефlekси, у котрих здійснення "тих чи інших рухових реакцій є обов'язковою умовою як для отримання "винагороди", так і для позбавлення або уникання дольового подразника тощо" [Асратян, 1970], або "при котрих у відповідь на даний подразник здійснюється рух, виконуючи який тварина або забезпечує себе привабливим безумовним подразненням..., чи уникає подразнення, котрим нехтує" [Конорські, 1970].

Метод інструментальних рефlekсів дозволяє виробляти нові форми рухів, зумовлюючи отримання підкріплення виконанням певної реакції. Характер рухової реакції може бути різним, і в її організації можуть приймати участь структури різних рівнів. Інструментальною може стати природжена (чухання, позіхання, обтрушування, вилизування, чихання) чи філогенетично зафіксована реакція (наприклад, пробіжка до годівниці). Другу групу інструментальних реакцій складають локальні спеціалізовані рухи. До них відносяться як реакції, котрі повністю відтворюють безумовнорефлекторну координацію (наприклад, поодинокий фазичний рух кінцівки), так і рухи, координаційний малюнок котрих є виробленим ("подавання лапи", натискування на педаль, утримування піднятої кінцівки вище певного рівня, реакція слідування, а в дослідях на мавпах - захоплення дрібних предметів, ізольовані рухи окремих пальців, утримування мішені тощо). Варто звернути увагу на такий факт, що більшість названих вище вироблених інструментальних реакцій (подавання лапи, натискування на педаль) представляють собою дещо модифіковані та спеціалізовані (за амплітудою, рівнем та тривалістю підіймання, силою чи швидкістю) варіанти природних рухів.

Вироблення нових форм рухової координації являє собою спеціальний аспект дослідження інструментальних рефlekсів, котрий пов'язаний з аналізом перебудов, що відбуваються в центральних рухових структурах при утворенні нових рухів. Ще О.О.Ухтомський [1950] підкреслював мінливість та

динамічність інтрацентральних відносин у руховій сфері при здійсненні рухової координації в реальних умовах. На умовнорефлекторний характер вироблення нових координацій вказував Л.А.Орбелі [1938], котрий стверджував, що "буде надзвичайно цікаво, коли ... ми прийдемо до того, щоб умовно виробляти нові координаційні відносини, нові форми рухів і про-слідковувати весь процес перероблення координацій шляхом вироблення нових умовних зв'язків".

Е.А.Асратян [1966], аналізуючи процеси перетворення рухової реакції при виробленні нового руху, висунув концепцію про місцевий умовний рефлекс, тобто утворення умовних зв'язків між нейронами однієї популяції всередині однієї й тієї ж рухової структури, котре "повинне мати своїм наслідком зміни характеру зовнішнього рефлексу, що здійснюється даною популяцією, і відігравати важливу роль в утворенні адекватного умовного рефлексу".

Дослідження центральних структур, котрі пов'язані з організацією нових форм рухової координації, є проблемою першорядної значущості [Fetz, 1981; Иоффе, 1997; Јуертнер et al., 1997 I, 1997 II]. Проаналізувавши нейрофізіологічні дані про роботу структур ЦНС у моторному контролі, Ю.Т.Шапков зі співавторами [1988] констатують, що на сучасному рівні знань нема можливості чітко пов'язати операції програмування, ініціювання, просторово-часового розгортання, корекції і перепрограмування з активністю певних утворень і на цій базі побудувати модель нейронних ланцюгів та інформаційно керуючих процесів, що покладено в основу регуляції рухів.

Аналіз інструментальної харчової діяльності, у котрій вірогідність задоволення потреби залежить від виконання твариною інструментальної дії, дозволяє також об'єктивно досліджувати "кванти" поведінки, що відповідають природному розвитку внутрішньомозкових процесів [Фадеев, 1990; Фадеев и др., 1993; Mitz et al., 2001]. Моменти зміни "квантів" поведінки, що відповідають конкретним діям тварини (підхід до "інструмента", маніпуляції з ним, досягнення результату і сприйняття його параметрів), одночасно слугують експериментатору точками відрахунку для дискретного аналізу імпульсної активності досліджуваних нейронів.

Ключовою ланкою теорії інструментальних рефлексів є редукція драйву. Згідно Коноорські [Коноорски, 1970], для формування та здійснення інструментального рефлексу необхідний певний рівень активності мотиваційних центрів, тобто центрів драйву. Активність драйв-центрів супроводжується загальною моторною і сенсорною активацією. Під час такої загальної активації, що викликана збудженням відповідного драйв-центру, наприклад харчового, тварина випадково виконує реакцію, котра приводить до отримання їжі. При цьому відбувається гальмування драйв-центру, зменшення його активності та редукція драйву, що є причиною закріплення даної реакції. Біологічно корисний резуль-

тат - це причина редукції драйву, зниження даного мотиваційного стану, тобто задоволення потреби. Таким чином, редукція драйву відіграє принципову роль у виробленні інструментальних рефлексів.

Згідно думки Е.Л.Торндайка [1911] (цит. за Иоффе, 1991), формування інструментальних рефлексів відбувається за методом спроб та помилок: у процесі навчання тварина виконує у випадковому порядку різні рухи, що є в її репертуарі; при цьому ще не існує зв'язку між виконанням будь-якого руху та шляхом вирішення задачі. Рухи, котрі випадково приводять до успіху, частіше повторюються в наступних спробах, тоді як безрезультатні рухи зникають (закон ефекту). Для досягнення певної мети при цілеспрямованій поведінці послідовно виникають кванти поведінки в міру того, як формуються потреби, мотивації, підготовка й організація цілеспрямованої поведінки й сама дія. Так встановлюється зв'язок між певним рухом і підкріпленням. Однак часто вирішення рухового завдання відбувається інакше - шляхом інсайту. Інсайт - раптове правильне вирішення рухової (частіше просторової) задачі, котра виконується плавно, як єдиний процес, хоча може включати декілька послідовних дій [Иоффе, 1991]. Як правило, слідом за моментом інсайту потрібен різної тривалості період тренування, шліфування та удосконалення реакції, котрий здійснюється методом спроб і помилок. Таким чином, як і при творчому процесі в людини, момент вирішення задачі (інсайт) оточується інтенсивними періодами спроб і помилок. Інсайт відіграє суттєву роль також при інструментальному навчанні, що відбувається в різкому переломі кривої навчання: процент вірних реакцій різко зростає, на відміну від класичної плавної кривої навчання. Рухове навчання - це формування нових рухів. При цьому можуть використовуватися природжені чи раніше вироблені синергії або координації, котрі можуть вбудовуватися в склад нового руху. Однак у ряді випадків природжені синергії можуть перешкоджати виконанню вироблюваного нового руху й для його здійснення вони повинні бути загальмовані; це гальмування також виробляється в процесі навчання [Иоффе, 1997].

Актуальним залишається питання вичлинення та характеристика нейронних модулів при мотиваційному й підкріплюючому збудженні та їх взаємодії [Судаков, 1986; Brooks, 1986]. Вважається, що під впливом голодового збудження активуються мотиваційні структури, вплив від котрих зворотними зв'язками розповсюджується на структури умовного та рухового аналізаторів, що у свою чергу призводить до цілеспрямованих пошукових рухів на основі минулих асоціацій. Згідно уявлень Е.А.Асратяна [Асратян, 1977], П.В.Симонова [Симонов, 1983] та інших авторів, рухові інструментальні умовні рефлекси можна розглядати як модель мотиваційної поведінки. Не вивченим залишається питання про те, як відбувається вихід мотиваційного збудження на моторні структури [Мержанова, Берг, 1988].

Головною функцією у тварин слід вважати ту, котра в значній мірі забезпечує пристосування та виживання даного виду тварин у конкретних умовах середовища проживання [Черкес, 1988]. Для хребетних першість віддається рухові. Навіть такий могутній у біологічному відношенні рефлекс, як харчовий, не може існувати без рухових складових: пошук, захоплення, утилізація. Можна припустити, що чим важливіша функція в біологічному й фізіологічному відношенні, тим більша кількість мозкових структур приймає участь в організації цієї функції. Тоді слід очікувати, що механізми керування рухами представлено на багатьох, якщо не на всіх, рівнях мозку, а не тільки у вузькоспеціалізованих моторних системах.

Для репрезентативної характеристики ролі різних структур центральної нервової системи в програмуванні рухів важливим є використання експериментальних підходів, котрі забезпечують достатньо однотипну рухову реакцію та дозволяють максимально однозначно трактувати одержані результати.

Матеріали та методи

Дослідження проведено в науково-дослідній лабораторії експериментальної нейрофізіології (свідоцтво про атестацію № 000681 від 11.01.2008 р.). У роботі використано апарати та інструменти, більша частина яких є оригінальними, патентоспроможними й створені за безпосередньою участю співробітників кафедри:

- плексигласова камера D.Megirian з співав. [1974] у власній модифікації як інструмент для вироблення стереотипних їждобувних рухів; блок автоматичного гдування; система фотореєстрації харчової кульки та їждобувних рухів "Фотон-3";

- пристрій накопичення, оцифрування та передачі інформації на магнітні носії "IXH-500-1" із наступним зберіганням, обробкою та аналізом; персональні комп'ютери типу IBM PC як засоби збереження, обробки та аналізу інформації; пакет програм для проведення експерименту та обробки отриманих результатів "Нейрон" (2003, 2005); стандартний пакет програм "Statistica 5.5";

У підготовчий період експериментів голонду тварину (після ізоляції від їжі на 24 години при необмеженому доступі до води) розміщують в експериментальній камері й близько від отвору годівниці у вигляді трубки кладуть харчові кульки масою 50 мг, котрі щур може легко дістати лапою, ротом або язиком.

Швидкість навчання тварини в експериментальній ситуації залежить від висхідної потреби й від природньої здатності тварини до даної інструментальної поведінки.

У цьому плані особливості інструментального навчання щурів базуються на їх здатності маніпулювати передніми лапами. Вирішальна роль у виконанні усього цілеспрямованого акту належить захопленню їжі. Після ознайомлення тварини з ситуацією їжу поступово розташовують все глибше в трубці до тих пір, поки до неї неможна буде дотягнутися язиком, але можна дістати кінцівкою. У деяких тварин іде багато часу на безрезультатні спроби дістати їжу ротом, після чого вони починають діставати її передніми кінцівками. Далі проводиться навчання діставанню кульок, що розташовані в трубці на глибині 2,5 см. Звичайно для того, щоб тварина почала діставати їжу за допомогою самоніціюваного (оперантного) руху кінцівкою, у більшості випадків було необхідно 2-5 дослідів тривалістю 10-30 хв. Частина тварин спочатку використовує обидві лапи, після чого перевага надається одній з них. Після діставання 50-100 кульок тварина користується як правило тільки правою або лівою кінцівкою. Лише в окремих випадках з рівною частотою використовуються обидві передні лапи. Для подальших досліджень відбираються тварини, котрі здійснюють захоплення харчової кульки за одну-п'ять спроб однією лапою. Досить важливо брати в експеримент тварин, котрі мають звичний індивідуальний досвід, а не вирощені в умовах внутривидової ізоляції [Васильєва и др., 1993]. Тоді

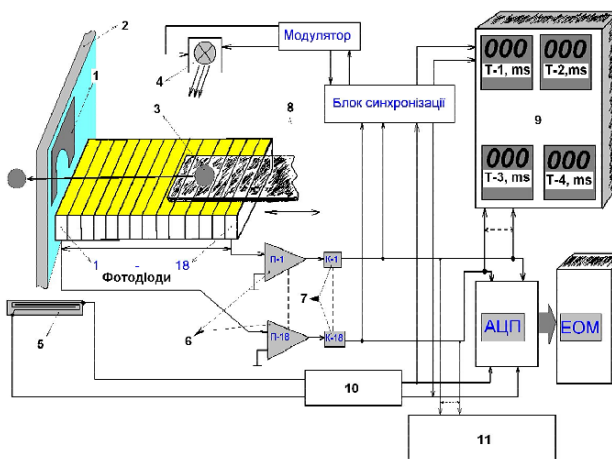


Рис. 1. Функціональна схема комплексу для реєстрації параметрів їждобувних рухів у щурів.

Примітки: 1 - рухома шторка; 2 - передня стінка камери з прозорого плексигласу; 3 - харчова кулька; 4 - інфрачервоний випромінювач; 5 - тензо-електричний перетворювач моменту відриву лапки від підлоги; 6 - лінійка з 18 операційних підсилювачів; 7 - лінійка з 18 компараторів для формування сигнальних рівнів спрацьовування фотодатчиків; 8 - рухомий столик для позиціонування харчової кульки; 9 - блок індикації часових параметрів рухів та службової інформації в автоматизованому режимі; 10 - аналоговий блок формування мітки відриву лапки від підлоги; 11 - 7-канальний магнітограф Н067.

тварини швидко адаптуються в новій ситуації за рахунок підвищеної емоційної реактивності та швидше формують моторний навик.

Дослідження виконано з використанням комплексу для реєстрації параметрів переміщення лапи щура в процесі руху (рис. 1). Блок автоматичного годування комплексу складається з прозорої клітки з підйомною підлогою, висота підйому підлоги до вікна знаходиться в межах 30-55 мм. На передній стінці клітки розташовано вікно з регульованою прозорою шторкою шириною 12, 18 або 25 мм. Перед вікном клітки розташовано платформу для харчової кульки з трьома похилими жолобками: лівим, центральним і правим. Відстані між осями жолобків 5 мм. Платформа переміщується від вікна на відстань 10, 15, та 35 мм. На індикаторній панелі здійснюється індикація всіх параметрів і режимів годування.

Подача корму здійснюється автоматично за допомогою горизонтальної касети, що складається з трьох трубочок з поршнями. Переміщення центрального поршня проводиться автоматизовано приводом від крокового електродвигуна а також в ручному режимі. У кожну з трубочок касети попередньо вводиться до 25 харчових кульок сферичної форми. Мінімальна кількість харчових кульок, що подаються автоматизовано без участі оператора, не менше 15. Швидкість подачі харчових кульок регулюється до двох порцій в секунду. Розташування поданих харчових кульок регулюється за висотою від підлоги й відстанню від вікна клітки. Порція корму встановлюється чітко без зміщень у задане місце з інтервалом не більше 0,5 с і добре помітна лабораторній тварині.

Керування блоком автоматичного годування здійснюється з вбудованого пульта, де передбачено ряд команд оператора.

Комплекс має можливість наносити регульовані звукову та світлову стимуляції, не створює відволікаючих тварину артефактів (шуми, вібрації тощо), крім того, робить недоступними лабораторній тварині не захищені порції їжі.

Момент першого перенесення кисті щура через видиму межу стінки клітки у вікні при русі лапи до порції корму вважається умовним початком.

Відрахунок першого відрізка часу: до першого пересічення лапкою щура першого чутливого елемента умовно ближнього датчика на шляху руху лапи до порції корму.

Другий часовий інтервал: до першого перетину лапкою щура другого чутливого елемента (умовно дальнього датчика) на шляху руху лапи до порції корму.

Третій часовий інтервал: від моменту першого перетину лапкою щура дальнього датчика до моменту його повторного перетину.

Четвертий часовий інтервал: від моменту другого перетину лапкою щура дальнього датчика до моменту другого перетину датчика початку відліку.

Відрахунок п'ятого відрізка часу: від моменту другого перетину лапкою щура ближнього датчика до моменту другого перетину датчика початку відліку.

При апаратному (об'єктивному) встановленні відстані датчиків створюються передумови для аналізу множинних характеристик складного руху кінцівки щура в процесі захоплення порції їжі під час годування, тобто, швидкість реакції на подразник, параметри рухів кінцівкою в залежності від геометрії перешкод до отримання їжі.

У процесі розробки та реалізації апаратної частини комплексу, що відповідає за апаратно-методичне забезпечення вимірювання та індикації часових параметрів рухів лапи щура, в комплекс були введені аналізатор позиціонування харчових кульок, блок автоматизованого очищення заглиблень платформи та оточуючого її майданчика від неправильно позиціонованих харчових кульок, лічильники кількості поданих точно на задану позицію, захоплених та втрачених твариною харчових кульок.

Для перетворення механічного лінійного переміщення лапки в електричний сигнал використано оптоелектронні перетворювачі. В якості датчиків використані ФД 327 з розмірами чутливого елемента 20/1,2 мм з відстанню між осями елементів не більш 1,6 мм виробництва 18 КБ "Ритм" м. Чернівці. Освітлення здійснюється в інфрачервоному діапазоні з використанням імпульсного режиму.

Комплекс має панель з двома секторами цифрових індикаторів: введення та виведення лапки тварини, для індикації визначених часових параметрів руху лапи щура через вікно клітки до платформи з харчовою кулькою (введення) і від платформи з захопленою харчовою кулькою через вікно назад в клітку.

Вимірювання всіх часових відрізків відбувається з точністю ± 1 мс. На панелі індикатора змонтована схема проходження кисті лапи щура над датчиками початку відліку часу, ближнього та дальнього датчиків, індикатори позиціонування харчових кульок на заглибленнях платформи, цифровий індикатор кількості поданих з касет харчових кульок, цифровий індикатор кількості захоплених твариною харчових кульок. У пристрої також передбачена можливість ручного встановлення відстані датчиків ближнього та дальнього від датчика початку відліку: ближній відповідно на відстані 6, 8, 9, 11, 13, 15, 16, 18 та 20 мм. Дальній на відстані 9, 13, 15, 18, 20, 23, 27 та 30 мм. Спеціальним вузлом аналізується та індикуються випадки не коректно встановленої відстані ближнього та дальнього датчиків. Загальний вигляд комплексу з блоком світлової сигналізації представлено на рис. 2. При використанні створеного комплексу отримуються більш достовірні результати за коротший період часу.

Результати. Обговорення

У представленому матеріалі аналізуються експери-

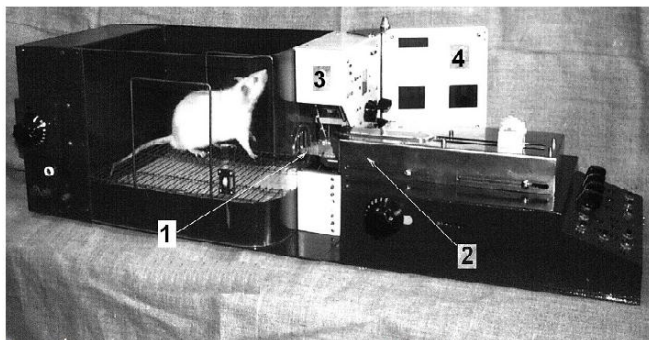


Рис. 2. Комплекс для реєстрації параметрів їждобувних рухів у щурів.
Примітки: 1 - столик для харчових кульок з вбудованою системою оптичної реєстрації траєкторії проходження кінцівки лабораторної тварини в момент виконання їждобувних рухів; 2 - блок автоматизованої подачі харчових кульок; 3 - блок індикації та керування автоматизованою подачею харчових кульок; 4 - блок індикації часових параметрів їждобувних рухів та службової інформації.

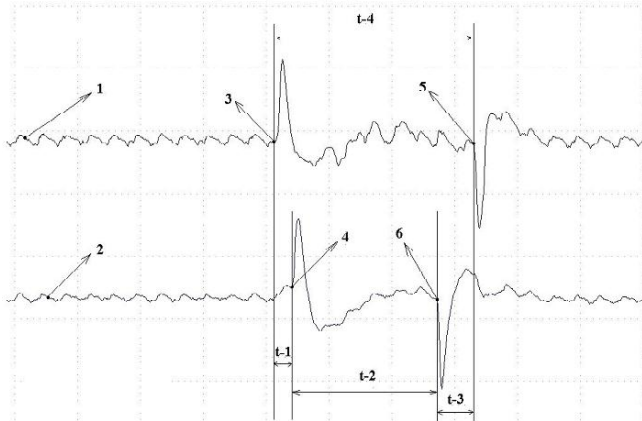


Рис. 3. Фрагмент вікна програми 16-канального осцилографа (задіяні 15 та 16 канали) з ділянкою запису спрацьовування датчиків.

Примітки: 1 - сигнальна крива з ближнього датчика; 2 - сигнальна крива з дальнього датчика; 3 - момент перекриття лапкою ближнього датчика; 4 - момент перекриття дальнього датчика; 6 - момент відкриття лапкою для інфрачервоного випромінювання дальнього датчика; 5 - момент відкриття лапкою для інфрачервоного випромінювання ближнього датчика; t-1 - час введення кінцівки в годівницю (екстензія); t-2 - час захоплення харчової кульки; t-3 - час виведення кінцівки з годівниці; t-4 - загальний час виконання харчодобувного ІДР.

менти, в яких були задіяні 2 фотодатчики: ближній та наступний на відстані 9,6 мм. Використання подібної моделі було продиктоване намаганням максимально збільшити дистанцію траєкторії введення лапки в годівницю, при проходженні котрої, в силу її відносної складності тварина робить максимальну кількість помилок. У подібних експериментальних умовах відповідно стають більш жорсткими вимоги до виконання оперантного їждобувного руху, а відповідно і до його стандартизації в процесі навчання.

Сигнали від фотодатчиків були записані на магнітну

стрічку 7-канального магнітографа Н067. Використовуючи програмно-апаратний комплекс ІНХ500-1 магнітографічні записи було оцифровано та опрацьовано з використанням спеціально сиворених програм (рис. 3).

Відрахунок часових інтервалів починався з координат початку висхідного чи низхідного фронтів сигналу. Пікова частина та друга півхвиля низхідного чи висхідного фронтів не враховувалась, оскільки логічні рівні компараторів мають складову постійного струму, яка вхідними підсилювачами магнітографа фіксується в момент зміни напруги від 0 до 5 вольт і напика (перепад рівня в момент спрацьовування фотодатчика).

Аналіз закономірностей становлення показників їждобувних рухів (ІДР) здійснено в 10 задовільно натренованих інтактних щурів, що складає 50% від початково взятих в експеримент. У цих тварин зареєстровано та проаналізовано 16000 рухів у годівниці при захопленні 8000 харчових кульок. Треновані тварини протягом щодобового 10-хвилинного експеримента добували в середньому 60 харчових кульок (рис. 4).

У процесі вироблення їждобувного навика прослідковувалася чітка динаміка в змінах кількості рухів кінцівки для успішного захоплення їжі в напрямку зменшення їх зі стабілізацією на восьму добу (рис. 5). Середня кількість рухів усіх тренуваних тварин за 8-18 добу тренування складала $1,3 \pm 0,23$ спроб.

Загальна тривалість рухів (час перебування кінцівки в годівниці) у процесі вироблення їждобувного навика також підлягала закономірним змінам (рис. 6). Тривалість зростала зі стабілізацією на п'яту добу. Такі зміни можуть бути зумовлені формуванням до цього часу чітких рухів, зменшенням їх кількості для здійснення захоплення їжі та зростанням таким чином частки захоплення за один рух.

Успішні ж захоплення триваліші. Так, при середній тривалості одного руху в навчених тварин (починаючи з 5 дня тренування) $260,85 \pm 33,12$ мс, при захопленні їжі за один рух ця величина складала $363,5 \pm 33,12$ мс та не мала тенденцій до закономірних змін у процесі навчання (див. рис. 6, Б).

Варто звернути увагу на те, що при цьому в процесі тренування зменшувався час введення і виведення лапки з годівниці (рис. 7, табл. 1) та зростала швидкість руху кінцівки (рис. 8).

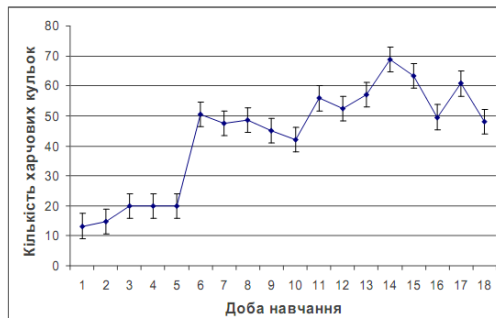


Рис. 4. Кількість захоплених харчових кульок при щодобовому 10-хвилинному тренуванні.

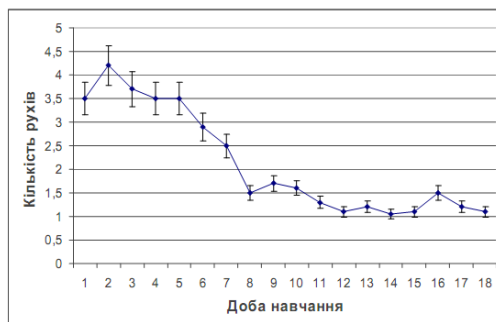


Рис. 5. Кількість їждобувних рухів, що здійснюють щурі для успішного захоплення їжі з годівниці під час навчання.

Примітки: вісь ординат - кількість рухів; вісь абсцис - доба навчання.

Отримані результати свідчать, що їждобувні рухи щурів є високостереотипною інструментальною реакцією, котра попередньо програмується й патерн її змінити нелегко. Такі рухи є зручною моделлю довільної рухової активності. На це вказує стабільність показників частоти й тривалості їждобувних рухів, особливо часових показників початкових балістичних компонентів. Підтверджують цю думку також результати, отримані як у процесі оперантного навчання [Zhuravin, Bures, 1986, 1989], так і у проведених нами серіях "несправжніх операцій" [Йолтуховский, 1997].

У керуванні довільними рухами передбачаються різні, у тому числі й прямо не доведені інформаційні операції, які в рамках нейрофізіології неможливо чітко пов'язати з певними структурами ЦНС. Це аналіз і синтез аферентних сигналів, визначення мети, прийняття рішення, формування моделі дії, відбір рухової програми, запуск рухових команд, порівняння програми, що виконується з моделлю дії, вироблення сигналу неузгодження і корекції програм і команд. Більша частина всіх цих операцій здійснюється поза свідомим контролем. М.Є.лоффе [1991, 1991], співставивши такі провідні теорії навчання, як теорія інструментального рефлексу

(Конорські), теорія функціональної системи (Анохін), теорія інсайту (Келер) чи образної пам'яті (Беріташвілі) і теорія фізіології активності (Бернштейн), обґрунтував, що вони не настільки альтернативні як уявляється, і що можливі спроби синтетичного підходу. З його точки зору варто базуватися на принципі інструментальних рефлексів, де драйв (спонування до дії) є механізмом пошуку адекватної реакції, а редукція драйву - механізмом її закріплення. Згідно Ю.Конорські [1970], для формування й здійснення інструментального рефлексу необхідний певний рівень активності мотиваційних центрів, тобто центрів драйву. Причетність латерального гіпоталамуса, як ключової структури харчового центру, до організації швидких балістичних їждобувних рухів щурів установлена при його руйнуванні та реєстрації нейронної активності [Братусь и др., 1988; Мороз и др., 1989, 1990]. Взаємодія латерального гіпоталамуса з лімбічною та новою корою мозку забезпечує організацію харчового мотиваційного збудження. Гіпоталамічне домінуюче вогнище формує єдину мозкову систему разом з відповідними кортикальними структурами. Провідне місце серед таких відділів мозку належить фронтальній ділянці нової кори [Орлов и др., 1990]. Результати наших попередніх досліджень підтвердили припущення [Aou et al., 1988], що проєкції латерального гіпоталамуса на моторну кору можуть бути залучені до ініціації руху.

Активність драйв-центрів супроводжується загальною моторною та сенсорною активацією. Під час такої загальної активації тварина випадково виконує реакцію, котра забезпечує отримання їжі. При цьому відбувається гальмування драйв-центру, про що свідчить гальмування активності нейронів латерального гіпоталамуса при успішному захопленні харчової кульки [Мороз и др., 1990]. Зменшення активності драйв-центру й редукція драйву є причиною закріплення даної реакції. Таким чином, редукція драйву виконує принципову роль у виробленні інструментальних рефлексів.

Виконання описаних рухів залежить від утворення та використання координованих рухів передніх кінцівок, котрі головним чином залежать від опрацювання кінестетичних та соматететичних стимулів. R.A.Schmidt [1988] зауважував, що при ініціації рухової програми всі деталі, в усякому разі перших 200 мс, руху визначені. Отримані нами результати узгоджуються з даними на те, що при регуляції швидких рухів час є контрольованим параметром, а не просто залежною перемінною [Schmidt et al., 1988; Michael et al., 1999]. Саме мозочку, з урахуванням його ролі в ініціації рухових актів та їх програмування, приписується роль у відрахунку часу руху [Мороз, 1983; Evars, Thach, 1969; Brooks, Thach, 1981; Spidalieri et al., 1983].

Стереотипність рухів, якщо вони навіть невдалі, підтверджується також в експериментах зі зміною рухової програми в нових умовах [Власенко, 1993]. Початково тварин навчали захопленню харчової кульки,

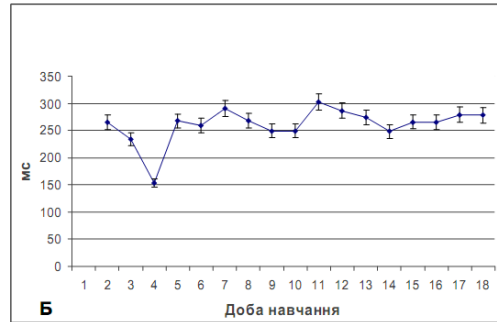
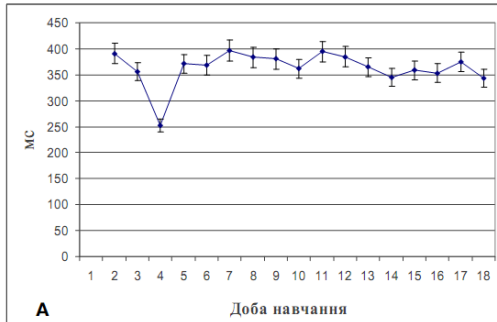


Рис. 6. Час перебування кінцівки в годівниці при їждобувних рухах у щурів.
Примітки: А - середнє значення усіх рухів; Б - середнє значення тривалості при захопленні їжі за один рух. Вісь ординат - час у мілісекундах; вісь абсцис - доба навчання.



Рис. 7. Час введення (А) і виведення (Б) лапки з годівниці в процесі тренування.

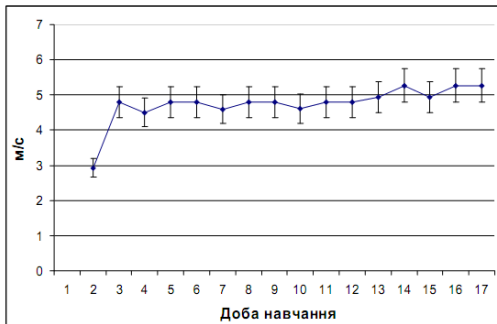


Рис. 8. Швидкість руху при введенні кінцівки в годівницю.

котру розташовували не далі 1 см від входу в годівницю. Після формування рухової програми умови експерименту змінювали - харчову кульку розташовували на відстані 2,5 см від входу в годівницю. Це вимагало зміни характеру уже сформованого руху - для захоплення харчової кульки кінцівку необхідно вводити в годівницю на 1,5 см глибше. Загальні закономірності змін параметрів рухів під час перенавчання були такими ж, як і при початковому навчанні дістання харчової кульки на глибині 2,5 см. А саме - з кожним наступним днем тренування зменшується кількість рухів для захоплення

харчової кульки, та зростає їх тривалість. Але стабілізація цих показників відбувалася лише на 6 добу тренування (в контрольних дослідженнях - на 4-ту), що вказує на більші затруднення при оптимізації програми. Не досягається належна точність рухів, їх частота становила $6,2 \pm 0,1/\text{с}$, що достовірно ($p < 0,001$) відрізняється від встановленої у звичних умовах тренування ($4,25 \pm 0,18$ - $5,7 \pm 0,1/\text{с}$ у тварин різних партій).

Мало змінюються параметри ІДР навіть при дії несприятливих факторів середовища [Viyevsky et al., 1991]. Вивчено в попередньо натренованих тварин вплив електромагнітного поля частотою 50 Гц напруженістю 75 кВ/м при його дії по 4 години щоденно протягом 14 діб. Отримані результати вказують на відсутність змін у параметрах їждобувних рухів, котрі свідчили б про порушення в центральних ланцюгах програмування, запуску та реалізації руху. Так, не змінювалась перш за все кількість рухів у перший день контролю, а коливання в наступні дні не виходили за межі показників контрольних досліджень.

Не зважаючи на стереотипність та велику швидкість ІДР щурів, слід враховувати можливість модифікації траєкторії руху за рахунок петлі зворотного зв'язку [Lunenburg et al., 2007]. Для ІДР щурів така модифікація можлива, починаючи з етапу захоплення харчової кульки. Це пояснюється отриманими в наших дослід-

Таблиця 1. Часові параметри руху кінцівки в годівниці.

Зн.	Пр.	Час введення кінцівки в годівницю, мс	Час захоплення харчової кульки, мс	Час виведення кінцівки з годівниці, мс	Загальний час виконання їждобувного руху, мс
Min		17,86	153,31	63,95	252,13
Max		32,74	302,81	95,05	396,85
Середнє значення		21,27±3,66	263,42±14,47	75,75±11,53	363,5±33,12
Доба стабілізації параметра		4±2 дні	8±3 дні	11±1 день	8±3 дні

женнях [Йолтуховский, 1997] даними про стабільність та малу мінливість часових параметрів успішних рухів і закономірні їх зміни в процесі навчання при більшій частці невдалих спроб. Траєкторія розгинання передніх кінцівок приблизно однакова як у випадку вдалої спроби, так і при безуспішній [Saling, Mihalik, 1990]. Хід же наступних етапів діставання їжі свідчить про відмінності рухів при вдалих і невдалих спробах. Тому при середній тривалості рухів 97 мс, у випадку успішного захоплення їжі за один рух його тривалість складає 169 мс. При виникненні помилок здійснюється додаткове регулювання для її зменшення аж до нуля. У процесі навчання амплітуда, сила та інші параметри редукуються, надлишкові елементи руху зникають, його траєкторія оптимізується. Надлишкова м'язова коактивація замінюється максимальним використанням балістичних та інерційних сил. Організм намагається виконати мінімальну роботу для досягнення ефекту.

У процесі рухового навчання виділяють два етапи [Иоффе, 1991, 1991] - етап асоціації, або загального вирішення задачі (часто в результаті інсайту), тобто формування "ідеї" або "змістової програми" дії та етап формування рисунка руху, або його координаційної програми. У деяких випадках у складі першого етапу (етап асоціації) можна виділити декілька періодів. Початковий період спроб і помилок, потім (інколи) період зовнішнього відволікання від вирішення завдання і, на кінець, момент прийняття рішення (інсайт), за котрим починається другий етап навчання - етап координаційного рішення (другий етап спроб і помилок).

Інсайт (виникнення "загальної ідеї", або змістової програми руху - програми "що робити") є ключовим моментом першого етапу навчання [Gentilucci M., 2002]. До становлення цього етапу причетний мигдалик [Brooks, 1986; Мороз і др., 1994]. Суттєве значення у фазі моторного навчання, коли швидко зростає розуміння призначення цілеспрямованої поведінки, належить взаємодії лімбічних і сенсомоторних центрів. При двобічному руйнуванні у щурів другої ділянки фронтальної кори втрачається цей елемент і запуск успішних їждобувних рухів стає неможливим [Мороз і др., 1992]. Образ дії, котрий виникає у фазу моторного навчання, важко назвати загальною траєкторією руху. Скоріш за все це загальний принцип рішення. На те, що "змістова програма" являє собою саме "ідею" рішення, вказує

наступна обставина: після контралатерального руйнування префронтальної кори тварини починали діставати харчові кульки з годівниці іншою кінцівкою, котра раніше не використовувалась [Мороз і др., 1992]. Тобто ідея дії збереглась, тоді як координаційна частина руху, його програма, порушувалась і формувалась знову.

Другий етап рухового навчання - це формування координаційної програми руху, або програми "як зробити". На цьому етапі на бази

постійного порівняння ефекту дії та копії моторної програми з нервовою моделлю можливого результату дії виникають корекції та відбувається формування нових координацій, їх реорганізація, загальмовування координацій, які перешкоджають, а також відшліфовування й оптимізація рухів. Утворення нових рухових програм пов'язано з реорганізацією інтрацентральних зв'язків під час навчання. У програмуванні, ініціюванні й контролі швидких балістичних їждобувних рухів щурів приймають участь перш за все вищі надсегментарні утворення - мозочок, базальні ганглії, моторна кора [Аршавский і др., 1984; Kornhuber, 1971].

Зміна рівнів керування під час автоматизації виробленого руху є важливим аспектом рухового навчання. Цю ідею висловив Г.Джексон [1958] та успішно розробляв Н.А.Бернштейн [1990], який вважав, що під час автоматизації організація руху, за виключенням пускової команди, "зникає з поля зору свідомості". Найбільш придатною моделлю динаміки функцій різних нервових структур під час навчання для їждобувних рухів щурів, що аналізуються, є положення М.Іто [1984]. Зокрема, з урахуванням даних про реорганізацію кортикорубральних зв'язків і важливої ролі мозочка в процесі навчання, запропонована схема змін рівнів керування під час автоматизації руху. Згідно Іто, процес автоматизації рухів проходить чотири етапи. На 1-му етапі рух повністю кортикалізовано; план і програма руху створюються в асоціативній і сенсомоторній корі, які об'єднані кортико-кортикальними зв'язками. Реалізація рухової програми здійснюється через кортико-спинальний тракт. Рухи знаходяться під максимальним контролем свідомості, вони незграбні й скуті. На 2-му етапі в організацію рухів включається мозочок. У ньому відбуваються пластичні зміни при одночасній активації різних входів [Albus, 1971]. Сигнал, що надходить з асоціативної кори, модифікується у відповідності з інформацією про стан периферії [Francis, 2008], а потім через вентролатеральне ядро таламуса надходить в моторну кору. Роль цього ядра таламуса не вичерпується релейною функцією. Вентролатеральне ядро причетне до інтегративних процесів мозку із забезпечення завершального етапу модуляції рухової програми перед її реалізацією моторною корою [Братусь і др., 1992]. Причетний до організації їждобувних рухів у щурів також вентральний задньлатеральний таламус [Francis et al., 2008]. У

мозочку відбувається також співставлення копії моторної команди з очікуваним результатом і формується коректуюча команда. До завершення цього етапу мозочок і мозочко-кортикальні взаємозв'язки відіграють переважаючу роль в організації рухового акта.

На 3-му етапі в процес навчання залучаються інші корково-підкоркові і, зокрема, кортико-рубральні зв'язки. Відбуваються їх пластичні зміни. Низхідна команда надходить паралельно кортико-спинальними й кортико-рубро-спинальними шляхами.

4-й, заключний етап - етап повної автоматизації руху. Рух майже повністю контролюється підкорковими структурами. Зокрема, суттєву роль відіграють впливи мозочка через червоне ядро й рубро-спинальний тракт. За результатами наших досліджень, з урахуванням часу стабілізації основних параметрів рухів, можна вважати, що четвертий етап автоматизації руху розвивається на 4-8 день навчання.

Таким чином, отримані нами результати й дані літератури свідчать про те, що рух діставання їжі щурами є високо стереотипною інструментальною реакцією, яка попередньо програмується й патерн її змінити важко. На це вказують стабільність показників частоти й тривалості їждобувних рухів, особливо часових показників початкових балістичних компонентів. Отримані нами результати узгоджуються з висновками про те, що при регуляції швидких рухів час є контрольованим параметром, а не просто залежною перемінною [Schmidt, 1988]. Саме мозочку, з урахуванням певної ролі в ініціації рухових актів та їх програмуванні [Eccles et al., 1967; Фанарджян, Григорьян, 1983; Evarts, Thach, 1969; Brooks, Thach, 1981; Мороз, 1983; Spidalieri et al., 1983], надається роль у відрахунку часу руху. Мало змінюються параметри цих рухів навіть при дії несприятливих факторів середовища [Viyevsky et al., 1991]. Нелегко змінити патерн їждобувного руху щурів також і в процесі оперантного навчання [Zhuravin, Bures, 1986, 1989]. Тому при невдалій спробі (харчова кулька не захоплена) шур з дуже малим інтервалом (99 мс) починає другий програмований рух [Йолтуховский, 1997]. Вважають також [Alexander, Crutcher, 1990], що при підготовці спрямованих рухів в додатковій моторній ділянці, моторній корі й лушпині кодуються не динамічні чи м'язові характеристики рухів, а більш абстрактні їх властивості - траекторія та/або кінематика. Звертається увага й на те, що керування швидкими рухами вимагає залучення механізму випереджаючого контролю траекторії [Mcintyre, Bizzi, 1993]. Авторами запропонована структура моделі рівновагової точки, в якій головними параметрами, що задаються, є параметри траекторії. Функціонування петлі зворотного зв'язку від м'язових рецепторів спрямовано на модифікацію цієї траекторії під час виконання руху [Kamkin, Kiseleva, 2008; Gerlinde et al., 2000; Noritaka et al., 2002]. Для їждобувних рухів щурів, які аналізуються, така модифікація можлива, починаючи з етапу захоплення харчової кульки. На це вказують отримані в

наших дослідженнях дані про стабільність і малу мінливість часових параметрів успішних рухів і закономірні їх зміни в процесі навчання при більшій частці невдалих спроб [Йолтуховский, 1997]. Траекторія розгинання передніх кінцівок приблизно однакова як у випадку вдалої спроби, так і при невдалій [Saling, Mihalik, 1990]. Перебіг наступних етапів діставання їжі свідчить про відмінності руху при вдалих і невдалих спробах [Йолтуховский, 1997]. Тому при середній тривалості рухів 97 мс, у випадку успішного захоплення їжі за один рух його тривалість складала 169 мс. При виникненні помилки здійснюється додаткове регулювання для зменшення помилки аж до нуля. Під час навчання амплітуда, сила й інші параметри реакції редукуються, надлишкові елементи руху зникають, їх траекторія оптимізується. Надлишкова м'язова коактивація замінюється максимальним використанням балістичних та інерційних сил. Організм рамагається виконати мінімальну роботу для досягнення ефекту.

Таким чином, у складі сформованого рухового навичку діставання щурами їжі є програмовані балістичні компоненти, параметри яких змінити важко, а також компоненти, у формуванні й виконанні яких суттєву роль відіграє зворотний контроль. До здійснення рухів, що вивчались, причетні численні структури ЦНС. Кожній з них належить своєрідна роль. Тому їждобувні швидкі балістичні рухи щурів є перспективною моделлю для електрофізіологічних, поведінкових, нейрохімічних і морфологічних досліджень.

У представлений серії експериментів тварини не змінювали працюючу кінцівку. Однією з причин стійкості надавання переваги кінцівки є висока спеціалізація та точність такого руху [Микляева и др., 1987]. Має значення й те, що суттєвою особливістю рухового розвитку є його нелінійність, тобто стрибкоподібні зміни розвитку окремих рухових навичок при безперервному розвитку компонентів [Thelep, 1989], а при виробленні навички відбувається відбір найбільш ефективної дії серед різних можливих координованих патернів, тому руховий розвиток супроводжується зменшенням мінливості рухів. У відповідності з теорією детекції сигналів [Welford, 1987], при кожній наступній спробі корекція виконання завдання здійснюється в тому ступені, в якому можливо врахувати відхилення від вірного виконання в попередніх спробах. Після діставання 50-100 кульок тварина користується як правило тільки правою або лівою кінцівкою. Лише в рідких випадках з рівною частотою використовуються обидві передні кінцівки. Суттєво, що однобічна робота кінцівки з балістичними руховими компонентами забезпечує двобічне навчання [Carroll et al., 2008]. Розподілення правшів і лівшів у популяції тварин приблизно однакове. Добре виражену функціональну моторну асиметрію можна пояснити білатеральною інервациєю, а основу надавання переваги в правшів складає спеціалізація лівої півкулі на процесах послідовного аналізу [Сернасек, 1990]. Певну роль

у моторній асиметрії відіграє дійсна міжполушарна асиметрія [Левчук и др., 1991; Микляева, 1990; Микляева и др., 1987; Sabate et al., 2004].

Отриманий нами у попередніх дослідженнях експериментальний матеріал [Братусь и др., 1992; Йолтухівський, 1997; Йолтухівський та ін., 1994, 1994; Мороз, 1983; Мороз та ін., 1997, 2005, 2006, 2006, 2008; Moroz et al., 1997, 2006], результати представленої роботи та дані літератури [Буреш др., 1991; Варлинская, Васильева, 1994; Васильева и др., 1993; Журавин и др., 1991; Иоффе, 1991; Behavioral Testing Systems, 1995; Zhuravin, Bures, 1986, 1989] дозволяють стверджувати, що інструментальні рухові реакції діставання шкурами їжі з вузької годівниці є зручною моделлю довільної рухової активності. У складі сформованого рухового акту діставання їжі у щурів є програмовані балістичні компоненти, що попередньо програмуються і параметри котрих змінити важко, а також компоненти, у формуванні та виконанні котрих суттєву роль відіграє зворотний контроль.

До здійснення рухів, що вивчались, мають причетність ряд структур центральної нервової системи. Кожній з них належить своєрідна роль. Запропоновані методичні підходи дозволяють вивчати закономірності усіх етапів рухового навчання: етапу асоціації, або загального вирішення завдання, тобто формування "ідеї"; етапу формування малюнка руху, або його координаційної програми, тобто програми "як зробити"; етапів здійснення та контролю його успішності. Запропоновані методичні підходи дозволяють також вивчати реорганізацію інтрацентральних зв'язків в процесі навчання, зміну рівнів керування в процесі автоматизації виробленого руху та включення додаткових мозкових структур в систему, що забезпечує повноцінне формування та завершення даної моторної програми.

Суттєво, що створений комплекс для реєстрації параметрів переміщення лапи шкура в процесі їждобувного руху забезпечив отримання показників, які відповідають за величинами та закономірностями їх змін отриманим в наших попередніх дослідженнях [Йолтухівський, 1997] і описаним у роботах інших авторів [Варлинская, Васильева, 1994; Васильева и др., 1993]. При цьому комплекс завдяки складнішому алгоритму діставання харчової кульки (у порівнянні з циліндричною

формою годівниці, де обмежений простір і харчова кулька завжди залишається в циліндрі для повторної спроби діставання) вимагає від лабораторної тварини виконання більш точного руху для успішного діставання харчової кульки. Навчені тварини виконують меншу кількість спроб для успішного діставання харчової кульки. Комплекс забезпечує більший рівень стандартизації отриманих даних та якісніше розділення на праволаліпих та лівоалаліпих, що важливо в подальшій постановці експериментів, особливо в змінених умовах простору годівниці чи модифікації роботи нервової системи. Конструкція годівниці створює умови для модифікації моторної програми, тобто перенавчання а також для оцінки балістичного компоненту руху на кожному етапі виконання.

Висновки та перспективи подальших розробок

1. Робота відноситься до фундаментальних досліджень і охоплює широке коло питань. Отримані дані дозволять розробити нову концепцію про роль різних структур головного мозку в процесах навчання новим рухам, про просторові та часові механізми пластичності, про формування енграм пам'яті.

Перспективним напрямком запропонованих досліджень є створення моделі міжнейронної взаємодії у динаміці формування моторних програм. Ці дані можуть бути використані в нейрокібернетичі в системах управління рухами та прийняття рішення, при створенні штучного інтелекту.

Встановлені закономірності знайдуть своє використання в медичній практиці для пояснення патогенезу рухових порушень на супраспинальному рівні у неврологічних хворих, а також механізмів компенсації за рахунок пластичних можливостей нейронів при дитячому церебральному паралічі, у хворих в постінсультний період та ін.

Отримані результати можуть бути використані в навчальному процесі кафедр фізіології медичних та біологічних вищих навчальних закладів при викладанні фізіології ЦНС. Їждобувні швидкі балістичні рухи щурів є багатооб'єктною моделлю для електрофізіологічних, поведінкових, нейрохімічних та морфологічних досліджень.

Література

- Активность нейронов латерального гипоталамуса при пищедобывательных автоматизированных движениях у крыс /В.М.Мороз, М.В.Йолтуховский, Н.В.Братусь [и др.] //3-ья всесоюзная конференция по нейронаукам: тез. докл. - Киев, 1990. - С. 142.
- Аршавский Ю.И. Мозжечок и управление ритмическими движениями / Аршавский Ю.И., Гельфанд И.М., Орловский Г.Н. . - М.: Наука, 1984. - 166 с.
- Асратян Э.А. Инструментальная разновидность условных рефлексов: рук. по физиологии: Физиология высшей нервной деятельности /Асратян Э.А. - М: Наука, 1970. - С. 169.
- Асратян Э.А. Некоторые вопросы функциональной архитектуры сложных электроборонительных двигательных условных рефлексов // Нервные механизмы двигательной деятельности; ред. Э.А.Асратян. - М.: Наука. - 1966. - С. 329-338.
- Асратян Э.А. Очерки по высшей нервной деятельности /Асратян Э.А. - Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1977. - 135 с.
- Бернштейн Н.А. Физиология движений и активность /Бернштейн Н.А. - М.: Наука, 1990. - 496 с.
- Буреш Я. Методики и основные эксперименты по изучению мозга и поведения /Буреш Я., Бурешова О., Хьюстон Д.П.; пер. с англ. Е.Н.Живовищевой; под ред. А.С.Батуева - М.: Высш. шк., 1991. - 399 с.
- Варлинская Е.И. Восстановление манипуляторного навыка у крыс после повреждения левого и правого полушария /Е.И.Варлинская, Ю.В.Васильева //Успехи физиол. наук. -

1994. - Т.25, №1. - С. 79.
- Васильева Ю.В. Влияние внутривидовой изоляции в раннем онтогенезе на формирование локального инструментального рефлекса у самок и самцов крыс /Ю.В.Васильева, Е.И.Варлинская, Е.С.Петров //Журн. высш. нерв. деятельности им. Павлова. - 1993. - Т.43, №5. - С. 908-914.
- Журавин И.А. Формирование координированных движений в инструментальном поведении животных /И.А.Журавин, Г.Брожек, Я.Буреш // Услов. рефлекс в системе нейронаук: Всес. симп., посвящ. 100-летию Физиол. отд. им. акад. И.П.Павлова НИИ эксперим. мед. АМН СССР, Ленинград, 16-19 апр. 1991. - Л., 1991. - С. 41-42.
- Закономерности взаимодействия структур головного мозга при управлении произвольными движениями /В.М.Мороз, М.В.Йолтуховский, О.В.Власенко [и др.] //Научные труды II Съезда физиологов СНГ; под ред. А.И.Григорьева, Р.И.Сепиашвили, Ф.И.Фурдуня. - Москва-Кишинев: Медицина-Здоровье, 2008. - С. 175.
- Значение латерального гипоталамуса в организации двигательной программы при пищевом поведении /В.М.Мороз, Н.В.Братусь, П.Т.Дацишин [и др.] //Регуляция сенсомоторных функций: тез. докл. всесоюз. симп. - Винница, 1989. - С. 107.
- Иоффе М.Е. Механизмы двигательного обучения /Иоффе М.Е. - М.: Наука, 1991. - 134 с.
- Иоффе М.Е. О механизмах двигательного обучения /Иоффе М.Е. //Журн. высш. нерв. деятельности им. Павлова. - 1991. - Т.41, №5. - С. 907-925.
- Иоффе М.Е. О функциях моторной коры в реорганизации позы координаций /М.Е.Иоффе //Журн. высш. нерв. деятельности им. Павлова. - 1997. - Т.47, №2. - С. 339-349.
- Йолтухівський М.В. Роль латерального гіпоталамуса і фронтальної кори в розвитку спонукання і задуму рухової програми при їждобувній поведінці /М.В.Йолтухівський, В.М.Мороз, О.В.Власенко //Вінницький державний медичний університет ім.М.І.Пирогова: матеріали з наук. роботи співробітників. - Вінниця, 1994. - С. 145.
- Йолтухівський М.В. Участь латерального гіпоталамуса та префронтальної кори в ініціації та контролюванні довільних рухів /М.В.Йолтуховський //Актуальні питання неврології, психіатрії та наркології: матеріали науково-практичної конференції, присвяченій 100 річчю Вінницької обласної психоневрологічної лікарні ім.О.І.Ющенка, Вінниця, 11-13 вересня 1997. - Вінниця, 1997. - С. 61-62.
- Йолтуховский М.В. Быстрые баллистические пищевые двигательные движения у крыс: феноменология и возможные механизмы управления /М.В.Йолтуховский //Нейрофизиология/Neurophysiology. - 1997. - Т.29, №3. - С. 175-184.
- Конорски Ю. Интегративная деятельность мозга /Конорски Ю. - М: Мир, 1970. - С. 308.
- Конорски Ю. Условные рефлексы двигательного анализатора /Ю.Конорски, С.Миллер // Тр. физиол. лаборатории И.П.Павлова. - 1936. - Т.6, №1. - С. 119-278.
- Латерализация пищевых двигательных движений у крыс /О.В.Левчук, Н.В.Братусь, О.В.Власенко [и др.] //Физиол. журн. - 1991. - Т.37, №1. - С. 100-102.
- Мержанова Г.Х. Корково-гипоталамическая межнейронная корреляция при обучении у кошек /Г.Х.Мержанова, А.И.Берг //Журн. высш. нерв. деятельности им. Павлова. - 1988. - Т.38, №6. - С. 1017-1026.
- Микляева Е.И. Исследование двигательной асимметрии передних конечностей у крыс /Микляева Е.И., Куликов М.А., Иоффе М.Е. //Журн. высш. нерв. деятельности им. Павлова. - 1987. - Т.37, №2. - С. 254-264.
- Микляева Е.И. Исследование механизмов моторной асимметрии у крыс /Микляева Е.И. //Мозг и поведение. - М., 1990. - С. 140-155.
- Мороз В.М. Интегративная функция мозжечка, базальных ганглиев и моторной коры в программировании и регуляции движений: автореф. дис. на соискание уч. степени доктора мед. наук. - Киев, 1983. - С. 46.
- Мороз В.М., Йолтухівський М.В., Власенко О.В. Латеральний гіпоталамус і префронтальна кора в організації довільних рухів /В.М.Мороз, М.В.Йолтухівський, О.В.Власенко. - Вінниця-Київ: ЦНІТ ВДМУ, 1998. - 181 с.
- О связях латерального гипоталамуса с мозжечком и их участии в программировании движений /Н.В.Братусь, О.В.Власенко, П.Т.Дацишин [и др.] //Мозжечок и структуры ствола мозга: пруды 6 симпозиума по проблеме "Структурная и функциональная организация мозжечка". - Ереван: изд-во Гитутюн НАН РА, 1995. - С. 133-140.
- О связях латерального гипоталамуса с мозжечком и их участии в программировании движений /Н.В.Братусь, О.В.Власенко, П.Т.Дацишин [и др.] //Мозжечок и структуры ствола мозга: тез. докл. 6 симп. по пробл. "Структурная и функциональная организация мозжечка". - Ереван, 1988. - С. 28.
- Орбели Л.А. Лекции по физиологии нервной системы /Л.А.Орбели. - М.-Л., 1938. - 226 с.
- Отражение в активности нейронов фронтальной коры крыс прогнозирующей деятельности мозга /А.А.Орлов, А.П.-Шутов, Н.П.Курзина [и др.] //Журн. высш. нерв. деятельности им. Павлова. - 1990. - Т.40, №1. - С. 185-187.
- Присрій для телеметричної передачі імпульсної активності нейронів /В.М.Мороз, В.В.Чечель, О.В.Власенко [та ін.] //Деклараційний патент №15851, Бюл. 7, 2006.
- Про значення деяких надсегментарних структур головного мозку в організації швидких автоматизованих рухів /В.М.Мороз, М.В.Йолтухівський, О.В.Власенко [та ін.] //Актуальні питання неврології, психіатрії та наркології: матеріали науково-практичної конференції, присвяченій 100 річчю Вінницької обласної психоневрологічної лікарні ім.О.І.Ющенка, Вінниця, 11-13 вересня 1997. - Вінниця, 1997. - С. 82-84.
- Реакции нейронов префронтальной, моторной коры, латерального гипоталамуса и гиппокампа крысы при стереотипных пищевых двигательных движениях /В.М.Мороз, М.В.Йолтуховский, О.В.Власенко [и др.] //Научные труды I Съезда физиологов СНГ; под ред. Р.И.-Сепиашвили. - Т.1. - М.: Медицина-Здоровье, 2005. - С. 40.
- Регуляция следящих движений /Ю.Т.-Шапков, Н.П.Анисимова, Ю.П.Герасименко, С.П.Романов. - Л.: Наука, 1988. - 276 с.
- Роль базолатеральных ядер мигдалеподібного комплексу шурів в організації швидких їждобувних рухів /В.М.Мороз, Н.В.Братусь, О.Д.-Удод [та ін.] //Фізіол. журн. - 1994. - Т.40, №5-6. - С. 3-9.
- Роль вентромедіального ядра таламуса шурів в організації їждобувних рухів /Н.В.Братусь, В.М.Мороз, О.В.-Власенко [та ін.] //Фізіол. журн. - 1992. - Т.38, №6. - С. 9-14.
- Роль фронтальної кори в організації швидких балістичних рухів шурів /М.В.Йолтухівський, П.Т.Дацишин, В.М.Мороз [та ін.]. //14 з'їзд українського фізіологічного товариства ім.І.П.Павлова: тези доп. - Київ, 1994. - С. 46-47.
- Роль фронтальной коры в организации быстрых баллистических движений

- крыс /В.М.Мороз, Н.В.Братусь, О.В.Власенко [и др.] //Нейрофизиология. - 1992. - Т.24, №2. - С. 186-192.
- Симонов П.В. Взаимодействие прямых и обратных условных связей как нейрофизиологическая основа мотивации //Журн. высш. нерв. деятельности им. Павлова. - 1983. - Т.33, №2. - С. 241-250.
- Спосіб позаклітинної рестрації потенціалу дії різних ділянок нейрона / В.М.Мороз, В.В.Чечель, О.В.Власенко [та ін.] //Деклараційний патент №15653, Бюл. 7, 2006.
- Сташкевич И.С. Предпочтение конечности при выполнении крысами инструментального навыка: сравнение характера предпочтения на ранних стадиях обучения и в процессе дальнейшей тренировки /И.С.Сташкевич, А.Д.Воробьева //Журн. высш. нерв. деятельности им. Павлова. - 1997. - Т.47, №4. - С. 751-755.
- Судаков К.В. Системные механизмы высшей нервной деятельности /К.В.Судаков //Журн. высш. нерв. деятельности им. Павлова. - 1986. - Т.36, №2. - С. 232-241.
- Ухтомский А.А. О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний (1911) /А.А.Ухтомский //Собр. соч. - Л.: Изво ЛГУ, 1950. - Т.1. - С. 31-162.
- Фадеев Ю.А. Отражение в деятельности нейронов мозга системных механизмов инструментального поведения /Ю.А.Фадеев, В.Ф.Волков, Л.А.Даудова //Журн. высш. нерв. деятельности им. Павлова. - 1993. - Т.43, №2. - С. 333-341.
- Фадеев Ю.А. Системные механизмы импульсной активности нейронов коры на разных этапах инструментального пищевого поведения /Ю.А.Фадеев //Системные механизмы поведения; под ред. К.В.Судакова, М.Баича. - М.: Медицина, 1990. - С. 185-202.
- Фанарджян В.В., Григорьян Р.А. Интегративные механизмы мозжечка //Частная физиология нервной системы. (В серии: руководство по физиологии) /В.В.Фанарджян, Р.А.Григорьян. - Л.: Наука, 1983. - С. 112-170.
- Физиология человека. В 4-х томах; под ред. Р.Шмидта и Г.Тевса. - М.: Мир, 1985. - 266 с.
- Черкес В.А. Мозговые структуры или нейронные сети? /Черкес В.А. - Киев: Наук. думка, 1988. - 92 с.
- A novel food-delivery device for neurophysiological and neuropsychological studies in monkeys /Andrew R. Mitz, Steven A. Boring, Steven P. Wise [et al.] //Journal of Neuroscience Methods. - 2001. - Vol.109. - P. 129-135.
- A revolving food pellet test for measuring sensorimotor performance in rats /C.Meyer, G.Jacquart, C.C.Joyal [et al.] //Journal of Neuroscience Methods. - 1997. - Vol.72. - P. 117-122.
- About organization of moving programme of automatic food-getting movement /V.M.Moroz, N.V.Bratus, O.V.Vlasenko [et al.] //33 International congress of Physiological sciences.: Abstracts. - St.Peterburg, 1997. - P. 077.08.
- Activity of cerebrium structures neurons during organization and realization of stereotypic movements /V.M.Moroz, M.V.Yoltukhivskyy, O.V.Vlasenko [et al.] //Acta Physiologica. - 2006. - Vol.186, Suppl.1. - P. 246.
- Albus J.S. A theory of cerebellar function /J.S.Albus //Math. Biosci. - 1971. - Vol.10, №1 - P. 25-61.
- Alexander G.E. Neural representations of the target (goal) of visually guided arm movements in three motor areas of the monkey /G.E.Alexander, M.D.Crutcher //J.Neurophysiol. - 1990. - Vol.64, №1. - P. 164-178.
- Behavioral Testing Systems //IBRO News. - 1995. - Т.23, №3. - P. 4.
- Brooks V.B. How does the limbic system assist motor learning? A limbic comparator hypothesis /V.B.Brooks //Brain Behav. - 1986. - Vol.29. - P. 29-53.
- Brooks V.B., Cerebellar control of posture and movement //Handbook of Physiology: The nervous system. Vol.2: Motor Control. Part 2; edit. V.B.Brooks, Bethesda (Maryland) /V.B.Brooks, W.T.Thach //Amer. Physiol. Soc. - 1981. - P. 877-946.
- Cernacek J. Vztah funkcei asymetrie hemisfer k motorike /J.Cernacek //Bratisl. Lek. Listy. - 1990. - Vol.91, №5. - P. 341-344.
- Donchin O. Quantifying Generalization from Trial-by-Trial Behavior of Adaptive Systems that Learn with Basis Functions: Theory and Experiments in Human Motor Control /O.Donchin, J.T.Francis, R.Shadmehr //The Journal of Neuroscience. - 2003. - Vol.23(27). - P. 9032-9045.
- Eccles J.C. The cerebellum as a neuronal machine /J.C.Eccles, M.Ito, J.Szentagothai; edit J.Eccles. - New York; Berlin: Springer-Verlag. - 1967. - 335 p.
- Effects of behaviorally rewarding hypothalamic electrical stimulation on intracellularly recorded neuronal activity in the motor cortex of awake monkey /S.Aou, Y.Oomura, C.D.Woody [et al.] //Brain Res. - 1988. - Vol.439, №1-2. - P. 31-38.
- Electrophysiological correlates of discrete forelimb movements in rats /D.Megirian, O.Buresova, J.Bures [et al.] //Electroencephalogr. a. Clin. Neurophysiol. - 1974. - Vol.36. - P. 131-136.
- Evarts E.V. Motor mechanisms of the CNS: Cerebro-cerebellar interrelations /E.V.Evarts, W.T.Thach //Ann. Rev. Physiol. - 1969. - Vol.31, №2. - P. 451-498.
- Evarts E.V. The cerebral control of movements /E.V.Evarts, S.P.Wise //EEG and clin. neurophysiol. - 1985. - Vol.61, №3. - P. 6.
- Fetz E.E. Neuronal activity associated with conditioned limb movements /E.E.Fetz //Handbook Behav. Neurobiol. - Vol.5. - New York, London, 1981. - P. 493-526.
- Francis J.T., Xu S., Chapin J.K. Proprioceptive and cutaneous representations in the rat ventral posterolateral thalamus /J.T.Francis, S.Xu, J.K.Chapin //J. Neurophysiol. - 2008. - Vol.99. - P. 2291-2304.
- Francis Joseph T. Error generalization as a function of velocity and duration: human reaching movements //Exp. Brain. Res. - 2008. - Vol.186. - P. 23-37.
- Gerlind A.S. Whishaw Skilled reaching an action pattern: stability in rat (Rattus norvegicus) grasping movements as a function of changing food pellet size /A.S.Gerlind, Ian Q.Metz //Behavioural Brain Research. - 2000. - Vol.116. - P. 111-122.
- Hilgard E.R., Marquis D.G. Conditioning and learning /E.R.Hilgard, D.G.Marquis. - New York: Appleton-Century-Crofts, 1940. - 138 p.
- Ian Q. Whishaw An endpoint, descriptive, and kinematic comparison of skilled reaching in mice (Mus musculus) with rats (Rattus norvegicus) /Q.Ian //Behavioural Brain Research. - 1996. - Vol.78.1.2. - P. 101-111.
- Ito M. Investigation of motor learning mechanisms in the cerebellar flocculus //Integrative Control Funct. BRAIN. 3. /Ito M. - Tokyo; Amsterdam e.a., 1981. - P. 351-367.
- Ito M. The cerebellum and neural control /M.Ito. - N.Y.: Raven Press, 1984. - 580 p.
- Jackson H.J. On the anatomical and physiological localization of movement in the brain //Selected writings of John Hughlings Jackson; Ed. J.Taylor. - N.Y.: Basic books, 1958. - 390 p.
- Kornhuber H.H. Motor functions of cerebellum and basal ganglia: The cerebellocortical saccadic (ballistic) clock, the cerebellonuclear hold regulator, and the basal ganglia ramp (voluntary speed smooth movement) generator /H.H.Kornhuber //Kybernetik. - 1971. - Vol.8, №1. - P. 157-162.
- Lars Lunenburger, Gery Colombo and Robert Riener Biofeedback for robotic gait rehabilitation //Journal of NeuroEngineering and Rehabilitation. - 2007. - Vol.4. - P. 1-11.
- Maurizio Gentiluoci Object motor

- representation and reaching-grasping control //Neuropsychologia. - 2002. - Vol.40.1.8. - P. 1139-1153.
- Mcintyre J. Servo hypotheses for the biological control of movement / J.Mcintyre, Bizzi E. // J. Mot. Behav. - 1993. - Vol.25, №3. - P. 193-202.
- Mechanosensitivity of the Nervous System: eds. A.Kamkin, I.Kiseleva //Springer Science Business Media. - 2008. - T.1, Vol.1.3. - P. 215-247.
- Michael A. Conditt and Ferdinando A. Mussa-Ivaldi Central representation of time during motor learning /A.Michael //Proc. Natl. Acad. Sci. USA. - 1999. - Vol.96. - P. 11625-11630.
- Passingham Anatomy of motor learning. I. Frontal cortex and attention to action / Jueptner M., K.M.Stephan, C.D.Frith [et al.] //J.Neurophysiol. - 1997. - Vol.77. - P. 1313-1324.
- Passingham Anatomy of motor learning. II. Subcortical structures and learning by trial and error /M.Jueptner, C.D.Frith, D.J.Brooks [et al.] //J. Neurophysiol. - 1997. - Vol.77. - P. 1325-1337.
- Sabate M. Brain lateralization of motor imagery: motor planning asymmetry as a cause of movement lateralization / Sabate M., G.Belen, R.Manuel. // Neuropsychologia. - 2004. - Vol.42. - P.1041-1049.
- Saling M. Analysis of reaching in the rat by the continuous movement monitoring, utilizing the law of magnetic induction /M.Saling, V.Mihalik //Physiol. bohemoslov. - 1990. - Vol.39, №4. - P. 343-350.
- Schieber Marc H. Hand function: peripheral and central constraints on performance /Schieber Marc H., Marco Santello // J. Appl. Physiol. - 2004. - Vol.96. - P. 2293-2300.
- Schmidt R.A. Motor and action perspectives on motor behaviour /R.A.Schmidt // Complex Mov. Behav.: Motor-Act. Controversy. - Amsterdam, 1988. - P. 3-44.
- Schmidt R.A. Rapid movements with reversals in direction. 1. The control of movement time /R.A.Schmidt, D.A.Sherwood, C.B.Walter //Exp. Brain. Res. - 1988. - Vol. 69, №2. - P. 344-354.
- Skinner B.F. The behaviour of organisms; an experimental analysis /Skinner B.F. - New York: Appleton-Century-Crofts, 1938. - 160 p.
- Spidalieri J. Fast ballistic arm movements triggered by visual, auditory and somesthetic stimuli in the monkey. 2. Effects of unilateral dentate lesion on discharge of precentral cortical neurons and reaction time /J.Spidalieri, L.Busby, I.Lamarre //J. Neurophysiol. - 1983. - Vol.50, №6. - P. 1359-1379.
- The hardness of food plays an important role in food selection behavior in rats /Sako Noritaka, Okamoto Kaori, Mori Tomohiko [et al.] //Behavioural Brain Research. - 2002. - Vol.133. - P. 377-382.
- Thelen E. The discovery of motor development: learning new things from an old field /E.Thelen //Dev. Psychol. - 1989. - Vol.25, №6. - P. 946-949.
- Torres Elizabeth B. Simultaneous control of hand displacements and rotations in orientation-matching experiments / Torres Elizabeth B., David Zipser //J. Appl. Physiol. - 2004. - Vol.96. - P. 1978-1987.
- Unilateral practice of a ballistic movement causes bilateral increases in performance and corticospinal excitability /T.J.Carroll, M.Lee, M.Hsu [et al.] //J.Appl.Physiol. - 2008. - Vol.104. - P. 1656-1664.
- Viyevsky N.A. Function breaches mechanisms of the central nervous system caused by electro-magnetic fields of industrial frequency /N.A.Viyevsky, M.V.Yoltuchovsky, V.G.Lychko // Constituent congress International society for pathophysiology, Moscow, May 28 - June 1, 1991: Abstracts. - Kuopio, Finland, 1991. - P. 38.
- Welford A.T. On rates of improvement with practice /A.T.Welford //Mot. Behav. - 1987. - Vol.19, №3. - P. 401-415.
- Whishaw The pasta matrix reaching task: a simple test for measuring skilled reaching distance, direction, and dexterity in rats /Balleron M., G.A.S.Metz, J.E.McKenna [et al.] // Journal of Neuroscience Methods. - 2001. - Vol.106. - P. 39-45.
- Zhuravin I.A. Activity of cortical and caudal neurons accompanying instrumental prolongation of the extension phase of reaching in rats /I.A.Zhuravin, J.Bures //Neuroscience. - 1989. - Vol.49, №3-4. - P. 213-220.
- Zhuravin I.A., Bures J. Operant slowing of the extension phase of the reacting movement in rats /I.A.Zhuravin, J.Bures //Physiol. and Behav. - 1986. - Vol.36, №4. - P. 611-617.

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПАРАМЕТРОВ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНЫХ ДВИЖЕНИЙ КРЫС В УСЛОВИЯХ СВОБОДНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Мороз В.М., Йолтуховский М.В., Власенко О.В., Рокунець И.Л., Йолтуховский М.М.

Резюме. Предложен комплекс методических подходов для изучения характеристик быстрых баллистических пищедобывательных движений у лабораторных крыс. Проведенный анализ количества попыток для захвата пищевых шариков, частоты, длительности движений, их фазовой структуры, изменения этих параметров позволит изучить закономерности всех этапов моторного обучения: этапа общего решения задачи; этапа формирования координационной программы движения; этапов осуществления и контроля успешности реализации. Предложенные методические подходы позволят также изучать реорганизацию межцентральных связей в процессе обучения, изменение уровней управления по мере автоматизации выработанного движения и включение дополнительных мозговых структур в систему, обеспечивающую полноценное формирование и завершение моторной программы.

Ключевые слова: крысы, быстрые баллистические пищедобывательные движения, моторное обучение.

PECULIARITIES OF FORMING OF PARAMETERS OF FOOD-PROCURING MOVEMENT OF RATS IN THE CONDITIONS OF FREE BEHAVIOUR

Moroz V.M., Yoltukhivskiy M.V., Vlasenko O.V., Rokunets I.L., Yoltukhivskiy M.M.

Summary. The complex of methodological approaches for studying of characteristics of quick ballistic food-getting movement of laboratorial rats is offered. Undertaken analysis of amount of attempts, realized animal for the seizure of food ball, frequencies, duration of motion, their phase structure, changing these parameters on length of educating will allow to study regularities of all stages of motor educating: stages of general deciding a task; stage of shaping co-ordination program of motion; stages of realization and checking its success. The offered methodological approaches will allow also to study a reorganization of intracentral relationships in the process of educating, changing the control levels in the process of automations of a work out motion and including the additional brain structures in the system, that ensures a full-fledged shaping and termination given motor program.

Key words: rats, quick ballistic food-getting movement, motor educating.