

АКТИВНОСТЬ НЕЙРОНОВ ГОЛУБОГО ПЯТНА МОЗГА КОШКИ ПРИ РЕАЛИЗАЦИИ САМОИНИЦИИРУЕМОГО ДВИГАТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА

Поступила 07.10.02

В опытах на бодрствующих кошках была зарегистрирована активность 61 предположительно норадренергического нейрона области голубого пятна (ГП) ствола мозга. Животные были обучены выполнять самоинициируемый (произвольный) двигательный акт – нажатие передней конечностью на педаль для получения пищевого подкрепления. Интервалы между нажатиями (удержание конечности на опоре перед началом движения) должны были быть не менее 4 с, а длительность самого движения – не более 1 с. Наиболее выраженными оказались импульсные реакции, связанные с подготовкой и выполнением произвольного движения, а также реакции на предъявление условных сигналов, предсказывающих выдачу (позитивный сигнал) или отсутствие (негативный сигнал) пищевого подкрепления, и на само подкрепление. Около половины исследованных единиц ГП изменяли активность до начала движения. Подобные реакции могут быть связаны с наличием в экспериментальной задаче когнитивного компонента – определения момента начала движения. На предъявление условных сигналов большинство нейронов отвечали фазной активацией, более выраженной в случае негативного сигнала. Реакции исследованных нервных клеток, вероятно, свидетельствуют о вовлеченности нейронных систем ГП в восприятие эмоциогенных стимулов, а также в процессы обеспечения избирательного внимания на разных стадиях целенаправленного поведенческого акта.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: голубое пятно, норадренергические нейроны, обуславливание, отсчет времени, произвольное движение, внимание.

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что большинство структур головного мозга, в том числе кора больших полушарий, вовлечены в детальную обработку специфической сенсорной информации. Однако наряду с подобными структурами существуют нейронные системы, выполняющие общие регуляторные функции. Одной из них является норадренергическая (НА-эргическая) система, значительная часть нейронов которой сосредоточены в голубом пятне (ГП) ствола мозга.

Нейроны ростральной части ГП образуют восходящие проекции, в том числе к неокортексу

[1–3]. Обильнее всего их аксоны иннервируют моторную кору, теменную область и регионы зрительной коры, вовлеченные в процессы обеспечения внимания, пространственный анализ и реализацию зрительно-моторных функций [4, 5]. Считают [6], что ГП представляет собой критически важный центр, в котором сигналы различной природы обрабатываются, обобщаются, коммутируются, объединяются и исключительно широко распределяются, воздействуя на регионы ЦНС, связанные с аффективными и когнитивными функциями.

НА-эргические нейроны ГП обладают фоновой активностью, частота которой в зависимости от уровня бодрствования обычно колеблется от 0.2 до 6.0 с⁻¹. Как и для других аминергических нейронов, для НА-клеток характерны продолжительные (2–3 мс) потенциалы действия, в условиях внеклеточного отведения отличающиеся сложной формой

¹ Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского, Симферополь (АР Крым, Украина).

Эл. почта: pavlenkovb@tntu.crimea.ua (В. Б. Павленко); alexk@tntu.crimea.ua (А. М. Куличенко).

и включающие в себя значительный позитивный компонент [1, 4].

Электрическая или химическая (с помощью блокады альфа₂-адренорецепторов или активации холинорецепторов) стимуляция НА-клеток ГП сопровождается десинхронизацией ЭЭГ, реакцией настораживания и поведенческим возбуждением (arousal) [6, 7]. Такой результат кажется несколько неожиданным, поскольку прямая аппликация НА вызывает торможение клеток-мишеней вследствие их гиперполяризации или тормозит их опосредованно, через ГАМК-эргические интернейроны [8]. Предполагают, что поведенческое возбуждение и десинхронизация ЭЭГ коррелируют с усилением реакций на афферентные сигналы из-за того, что фоновая импульсная активность клеток-мишеней подавляется в большей степени, чем вызванная. В результате этого реакции нейронов по отношению к фону усиливаются, т. е. отношение “сигнал–шум” для данной клетки увеличивается [4, 6].

Нейроны ГП проявляют чувствительность к различным периферическим раздражениям (свет, звук, тактильная стимуляция), причем в особой степени – к предъявлению стимулов, обладающих новизной (в частности, визуальное восприятие возможной пищи) [1]. Новый сигнал обуславливает активацию нейронов ГП, которая является необходимым условием для возникновения ЭЭГ-потенциала P300 – феномена, тесно связанного с процессами внимания и восприятия релевантной информации [9]. Эффективными стимулами, предъявление которых вызывает активацию нейронов ГП, являются также условные сигналы, запускающие условно-рефлекторные поведенческие реакции [5, 10].

Реактивность НА-клеток ГП по отношению к указанным стимулам, а также интегративные возможности данной структуры определяют ее важную роль в формировании эмоциональных состояний. С определенными аспектами функционирования НА-системы связывают развитие эмоционального состояния тоски и “социальных эмоций” при разлучении. Помимо контроля эмоциональных состояний ГП участвует в регуляции таких высших функций мозга, как процесс обучения, формирование памяти, формирование оборонительного поведения в ответ на аверсивную стимуляцию и внешнюю угрозу. Считают [1, 11–13], что ГП преобразует специфическую информацию о значимости того или иного контекста в общее возбуждение, повышающее возможности ЦНС для быстрой переработки информации.

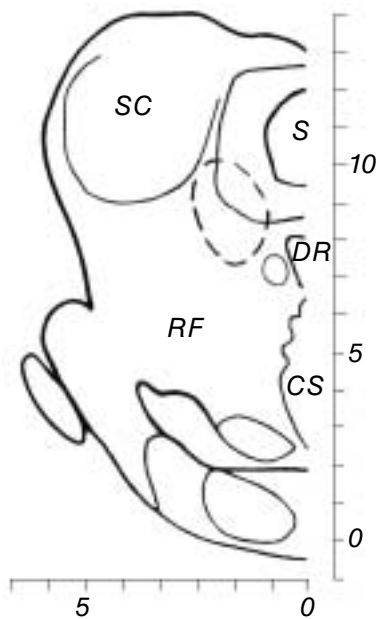
Все вышеизложенное позволяет заключить, что НА-система ГП является критически важным центром, регулирующим уровни активности разных отделов головного мозга и обеспечивающим функции запуска и переключения по отношению к различным поведенческим состояниям. Однако функции ГП все еще изучены крайне недостаточно. Так, известно [5], что нейроны ГП вовлекаются в организацию движений, запускаемых звуковым или зрительным сигналом, в общем-то в весьма незначительной степени. Вопрос же об участии ГП в запуске самоинициируемых двигательных актов (произвольных и близких к ним движений, в частности тех, которые выполняются через определенные интервалы времени) остается открытым. Неясно также, как нейроны ГП реагируют на предъявление условных стимулов, предсказывающих наличие подкрепления или его отсутствие и несущих, следовательно, положительно или отрицательно эмоционально окрашенную информацию. В связи с этим целью нашего исследования было изучение паттерна реакций предполагаемых НА-нейронов области ГП кошки при выполнении целостного двигательного поведенческого акта, включающего в себя самоинициируемое движение и реакцию на предъявление условного сигнала о получении пищевого подкрепления.

МЕТОДИКА

Эксперименты были проведены на трех бодрствующих кошках, которые были обучены для получения пищевого подкрепления (гранулы “Вискас”) поднимать правую переднюю конечность, снимая ее с опорной площадки, и нажимать ею на педаль. Подкреплялись лишь те пробы, при которых животное удерживало лапу на опорной площадке не менее 4.0 с, а время движения (от снятия с опоры до нажатия на педаль) не превышало 1.0 с. При корректном выполнении пробы через 1.0 с после нажатия на педаль следовало предъявление положительного условного звукового сигнала (тон 1600 Гц, длительность 0.2 с), за которым еще через 1–1.5 с вручную (пинцетом) подавали пищевое подкрепление. При некорректном выполнении пробы включался негативный условный сигнал – тон 400 Гц.

После завершения обучения животных оперировали под общим наркозом (40 мг/кг нембутала, внутривенно), вживляя направляющую канюлю, кончик которой располагался в 5 мм над

областью ГП. Канюля вводилась в мозг соответственно стереотаксическим координатам ГП, причем наклонно, чтобы избежать попадания в костный намет (20° по отношению к фронтальной плоскости и 15° – по отношению к сагиттальной). На костях черепа крепили втулку с платформой для установки микроманипулятора и предусилителя, а в мышцах рабочей (правой передней) конечности подкожно размещали электроды для отведения электромиограммы (ЭМГ). В последующем нейронную активность отводили контралатерально рабочей конечности в зоне с координатами $P=-1$; $L=1 \dots 3$; $H=7 \dots 10$ (рис. 1). Именно эта область соответствует ГП [14], и в ней расположена основная часть НА-нейронов, проецирующихся в неокортекс, в частности в теменную кору [2, 3]. Для внеклеточного отведения использовали электрод из серебряного микропровода (диаметр 12 мкм) в стеклянной изоляции (общая толщина 70 мкм), кончик кото-



Р и с. 1. Схема фронтального сечения ствола мозга кошки с указанием области отведения активности предположительно норадренергических нейронов области голубого пятна (обведена штриховой линией).

Плоскость сечения соответствует $P-1.0$ (в соответствии с координатами атласа Рейнозо-Суареса). *SC* – верхние бугорки четверохолмия; *S* – силвиев водопровод; *RF* – ретикулярная формация; *DR* – дорсальное, *CS* – центральное ядро шва.

Р и с. 1. Схема фронтального перерізу стовбура мозку kota з позначенням ділянки відведення активності здогадно норадренергічних нейронів ділянки блакитної плями (обведено штриховою лінією).

рого затачивали наискосок подобно кончику инъекционной иглы. Импульсную активность и ЭМГ усиливали, преобразовывали в цифровую форму и вместе с отметками срабатывания механодатчиков опоры и педали и синхроимпульсами звуковых сигналов подавали на компьютер, контролирующий эксперимент. Перистимульные гистограммы импульсной активности (ПСГ) строили относительно моментов начала движения (инициация ЭМГ) и моментов поступления сигналов от датчиков. Количество реализаций составляло от 20 до 50, а ширина бина – 8–40 мс. Оценивали количество реагирующих нейронов и мощность (относительную интенсивность) их реакции. Для расчета мощности определяли разность между количествами импульсов во временном окне, выделенном в период максимального развития реакции, и в аналогичном по длительности окне в пределах фоновой активности (за 1–2 с до начала движения). Полученную с соответствующим знаком разность нормировали относительно фона, выражая ее в процентах.

Для верификации области отведения по окончании эксперимента в ней делали электрокоагуляционную метку. С этой целью электрод из микропровода заменяли вольфрамовым электродом, изолированным лаком, кроме кончика. Затем животных подвергали эвтаназии путем введения нембутала в сверхдозе; мозг фиксировали в формалине и делали его фронтальные срезы на замораживающем микротоме.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

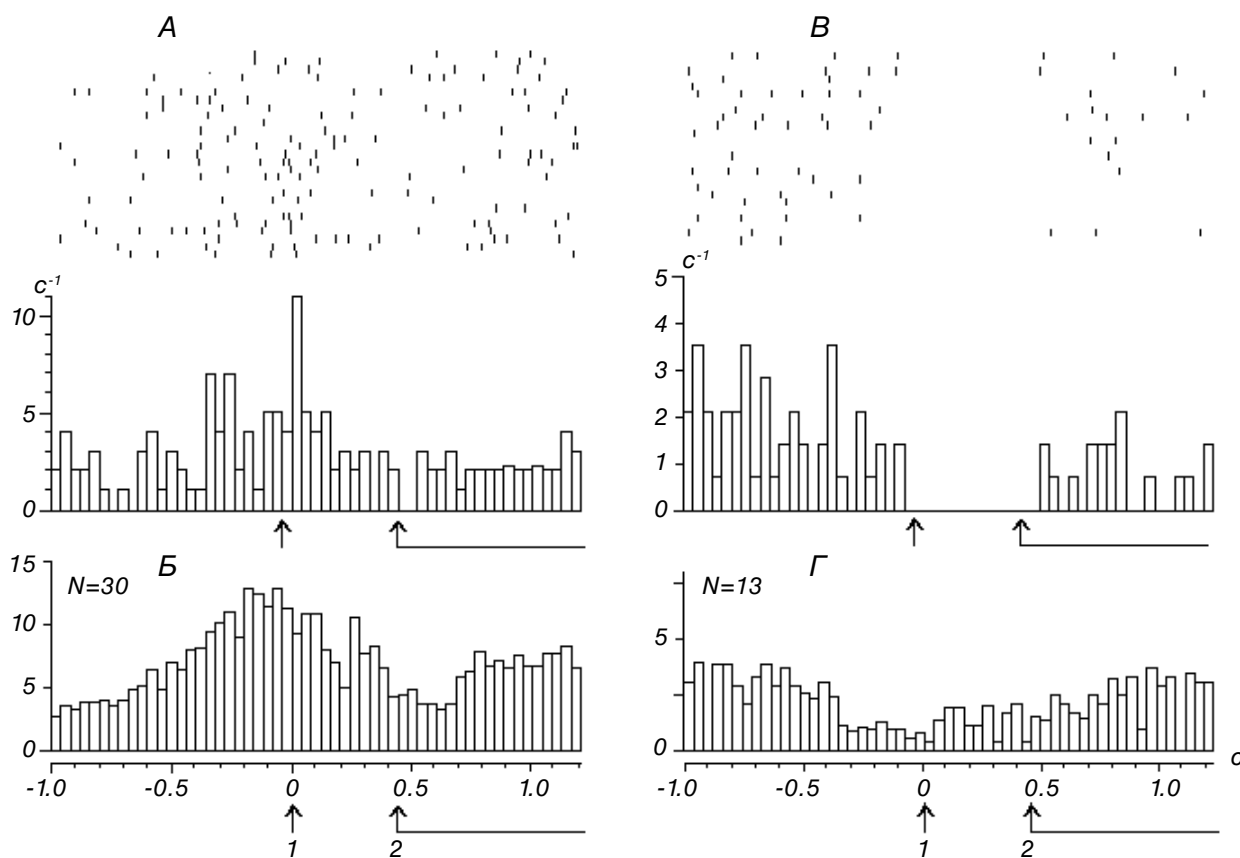
Самоиницируемые поведенческие акты, выполняемые животными в ходе экспериментов, имели следующие характеристики: средний интервал между пробами составлял 17.9 ± 0.4 с (здесь и далее приведены средние значения \pm ошибка выборочного среднего) при крайних значениях от 5.9 до 115.5 с. Наиболее ранние изменения ЭМГ в мышцах правой конечности возникали за 240 мс до момента отрыва подушечки рабочей конечности от опоры. Длительность движения от отрыва лапы до нажатия на педаль в среднем равнялась 400.5 ± 3.7 мс (крайние значения 209–963 мс). Относительное количество корректно выполняемых и, соответственно, подкрепляемых проб составляло 50–80 %.

Всего была зарегистрирована активность 61 нейрона области ГП. У одной из этих клеток фоновая активность отсутствовала. Для остальных была

характерна одиночная, реже групповая фоновая импульсация со средней частотой $2.8 \pm 0.3 \text{ с}^{-1}$ при крайних значениях от 0.3 до 6.0 с^{-1} . Отводимые потенциалы действия были полифазными, и их длительность составляла $2.5\text{--}3.0$ мс. На основании подобных характеристик такие нервные клетки области ГП были предположительно отнесены к НА-эргическим нейронам.

Исследованные нейроны изменяли частоту своей импульсации на протяжении всего поведенческого акта. Наиболее выраженными оказались изменения активности, которые были связаны с запуском и реализацией произвольного тест-движения, а также с

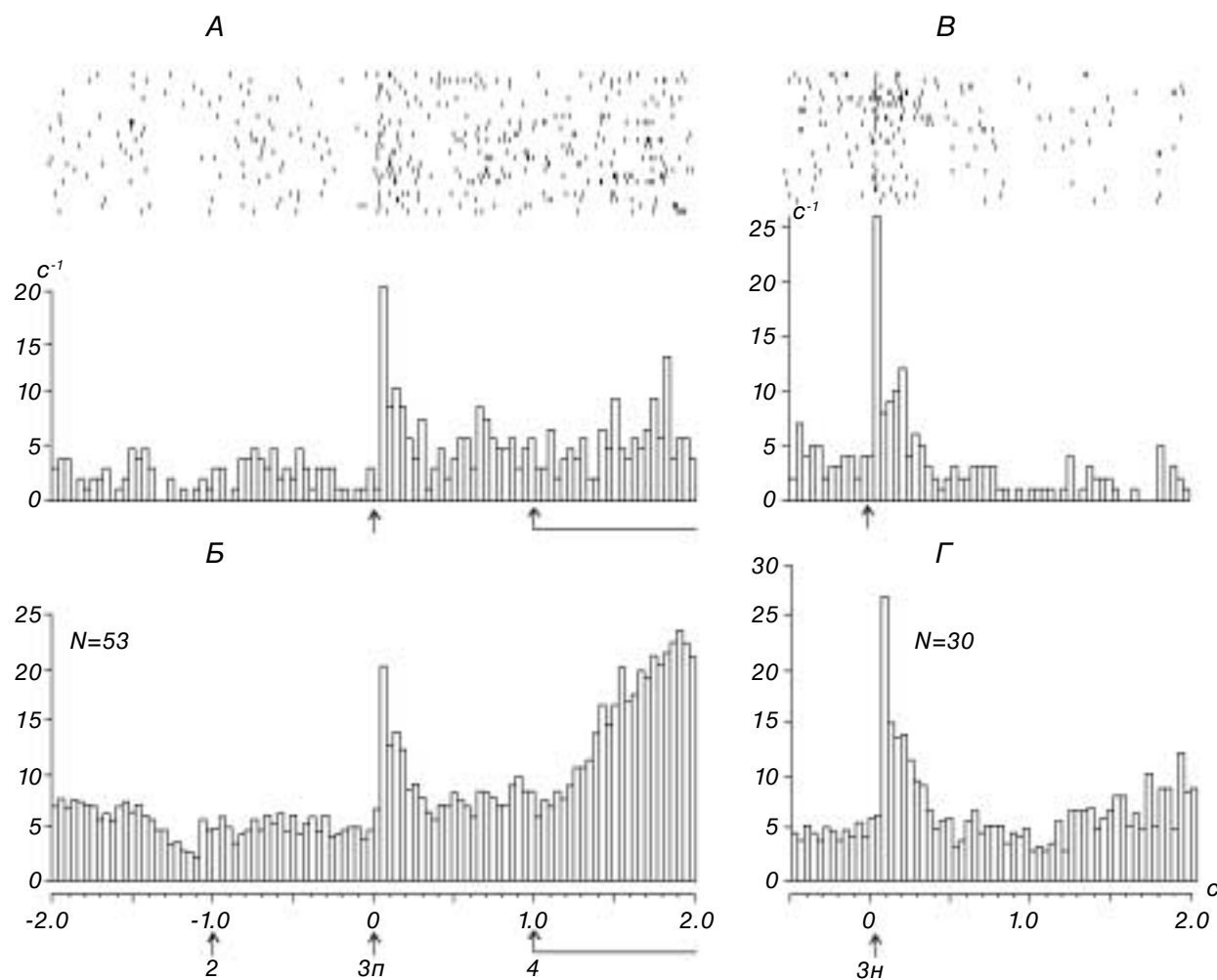
поступлением условных звуковых сигналов, предсказывающих выдачу или отсутствие пищевого подкрепления и самим поступлением подкрепления (рис. 2; 3). Относительно ключевых моментов поведенческого акта реакции демонстрировали следующие временные характеристики. Нейроны, реагирующие возбуждением, активировались в среднем за 186.1 ± 47.1 мс до инициации ЭМГ (самые ранние импульсные реакции опережали движение приблизительно на 650 мс). В случаях торможения активности нейронов уменьшение частоты разрядов начиналось в среднем за 217.1 ± 52.0 мс до движения (наиболее ранние тормозные реакции



Р и с. 2. Реакции предположительно норадренергических нейронов области голубого пятна мозга кошки, активирующихся (*A, B*) и тормозящихся (*B, Г*) до начала самоинициируемого двигательного акта.

На *A* и *B* – примеры активности отдельных нейронов (вверху – растровая диаграмма, внизу – соответствующая гистограмма), на *B* и *Г* – усредненные нормированные гистограммы, построенные относительно момента начала движения (ноль соответствует моменту инициации электромиограммы, обозначенному стрелкой 1). Стрелкой 2 обозначен момент нажатия на педаль. По оси абсцисс – время, с; по оси ординат – частота импульсов, с^{-1} . *N* – количество нейронов. Ширина бина 40 мс.

Р и с. 2. Реакції здогадно норадренергічних нейронів ділянки блакитної плями мозку kota, які активувалися (*A, B*) та гальмувалися (*B, Г*) до початку самоініційованого рухового акту.



Р и с. 3. Реакции предположительно норадренергических нейронов области голубого пятна в пределах временных окон, соответствующих нажатию на педаль (обозначено стрелкой 2), предъявлению положительных (А, Б, обозначено стрелкой 3п) и отрицательных (В, Г, обозначено стрелкой 3н) условных сигналов, а также при получении подкрепления (обозначено стрелкой 4). Гистограммы построены относительно моментов предъявления условных сигналов (нуль на оси абсцисс). Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Р и с. 3. Реакції здогадно норадренергічних нейронів ділянки блакитної плями в межах часових вікон, які відповідають натисненню на педаль (позначено стрілкою 2), пред'явленню позитивних (А, Б, позначено стрілкою 3п) і негативних (В, Г, позначено стрілкою 3н) умовних сигналів, а також при отриманні підкріплення (позначено стрілкою 4).

развивались примерно за 580 мс). Ответы на предъявление условного положительного и отрицательного звуковых стимулов были, как правило, возбуждающими и возникали со скрытыми периодами 46.2 ± 3.2 (крайние значения 32–80 мс) и 52.2 ± 6.3 мс (крайние значения 32–120 мс) относительно начала предъявления этих стимулов соответственно. Длительность таких реакций обычно не

превышала 500 мс. Поскольку пищевое подкрепление в условиях наших опытов подавалось экспериментатором вручную, временные характеристики ответов на его предъявление не оценивали.

Изучаемый поведенческий акт включал в себя ряд стадий. С учетом паттерна реакций основной части нейронов ГП нами были выделены следующие временные окна для оценки направленности

и мощности ответов в данные периоды: подготовка движения (300–0 мс до инициации ЭМГ-активности мышц конечности), выполнение движения (0–390 мс после этого момента), нажатие на педаль (0–255 мс после срабатывания датчика педали), ожидание условного сигнала обратной связи (745–0 мс до подачи этого сигнала) и ответ на указанный сигнал (20–160 мс) и, наконец, ответ на появление пищевого подкрепления или его отсутствие (1000–2000 мс после подачи упомянутого сигнала). Данные о количестве нейронов ГП, активировавшихся или тормозившихся на протяжении названных стадий, а также о мощности их реакций приведены в табл. 1 и 2 соответственно. В табл. 2 стадия выполнения движения дополнительно разделена на два субинтервала: запуск движения – от момента инициации ЭМГ до отрыва конечности от опоры, т. е. срабатывания датчика опоры (0–240 мс после начала ЭМГ) и развертывание движения (0–150 мс от срабатывания датчика опоры).

Прежде всего обращает на себя внимание тот факт, что большая часть предполагаемых НА-нейронов области ГП изменяли свою активность на протяжении стадий подготовки и выполнения произвольного тест-движения (табл. 1). Около половины общего числа исследованных клеток при этом активировались. Результаты исследований реакций нейронов ГП обезьян, наблюдаемых в ходе выполнения задачи зрительного различения, показали, что ответы таких нейронов были связаны скорее с

предъявлением целевого сигнала, на который обращалось внимание, чем с последующим движением. В этих исследованиях движения запускались вслед за условным стимулом, и в момент выполнения собственно двигательной реакции каких-либо заметных изменений нейронной активности клеток ГП не выявлялось [5, 10]. В нашей же ситуации движение, определяемое экспериментальной парадигмой, было самоиницируемым; оно выполнялось в некий определяемый самим животным момент времени, а не непосредственно после предъявления условного стимула. Все это требовало привлечения интенсивного внимания животного к произвольному, а не прямо детерминированному запуску движения, что, вероятно, и обуславливало запуск активности исследуемых нейронов, специфически связанной с двигательным компонентом задачи. Подобная активность в аналогичной экспериментальной ситуации была нами ранее обнаружена у дофаминергических нейронов компактной части черной субстанции среднего мозга кошки [15].

Анализ мощности связанных с движением реакций выявил следующую картину. Мощность реакций, представляющих собой активацию, была максимальной на этапе запуска движения (уровень импульсации превышал исходный примерно в три раза) (рис. 2; табл. 2). Мощность подобных реакций падала по мере смены стадий и этапов движения, снижаясь вплоть до момента нажатия на

Т а б л и ц а 1. Реакции предположительно норадренергических нейронов области голубого пятна мозга кошки на различных стадиях самоиницируемого поведенческого акта

Т а б л и ц я 1. Реакції згодного норадренергічних нейронів ділянки блакитної плями мозку kota на різних стадіях самоініційованого поведінкового акту

Стадия поведенческого акта	Количество нейронов		
	активировавшихся	тормозившихся	не реагировавших
Подготовка движения	30 (49.2)	13 (21.3)	18 (29.5)
Выполнение движения	28 (45.9)	18 (29.5)	15 (24.6)
Нажатие на педаль	35 (57.4)	21 (34.4)	5 (8.2)
Ожидание условного сигнала о получении или отсутствии пищевого подкрепления	23 (37.7)	9 (14.8)	29 (47.5)
Предъявление положительного сигнала	53 (86.9)	1 (1.6)	7 (11.5)
Получение подкрепления	50 (82.0)	1 (1.6)	10 (16.4)
Предъявление отрицательного сигнала	30 (63.8)	5 (8.2)	17 (27.9)
Отсутствие подкрепления	5 (8.2)	20 (32.8)	36 (59.0)

П р и м е ч а н и е. В скобках указано относительное количество нейронов, % (за 100 % принято общее количество нейронов в исследованной группе; $n = 61$).

Т а б л и ц а 2. Мощность возбуждательных и тормозных реакций предположительно норадренергических нейронов области голубого пятна мозга кошки на различных стадиях самоинициируемого поведенческого акта
Т а б л и ц а 2. Потужність збуджувальних та гальмівних реакцій згодом норадренергічних нейронів ділянки блакитної плями мозку kota на різних стадіях самоініційованого поведінкового акту

Стадия поведенческого акта	Активация, %	Торможение, %
Подготовка движения	104.2 ± 36.5 (14.3 – 440.6)	-59.6 ± 7.9 (-37.4 ... -83.6)
Выполнение движения (в целом)	167.5 ± 84.7 (20.9 – 1405.2)	-48.2 ± 9.6 (-27.0 ... -100.0)
Запуск движения	201.8 ± 117.1 (21.3 – 2037.9)	-47.9 ± 12.8 (-47.5 ... -100.0)
Развертывание движения	108.7 ± 28.4 (20.6 – 288.1)	-47.9 ± 7.6 (-22.0 ... -100.0)
Нажатие на педаль	78.2 ± 25.8 (27.4 – 290.6)	-40.1 ± 6.7 (-24.2 ... -100.0)
Ожидание условного сигнала о получении или отсутствии пищевого подкрепления	97.6 ± 24.8 (26.4 – 372.9)	-38.2 ± 10.4 (-23.7 ... -67.0)
Предъявление положительного сигнала	207.8 ± 37.1 (28.5 – 606.2)	-40.7 ± 7.8 (-31.9 ... -52.4)
Получение подкрепления	244.3 ± 44.1 (34.9 – 603.8)	-23.5 ± 5.9 (-18.5 ... -35.1)
Предъявление отрицательного сигнала	377.8 ± 85.4 (47.2 – 959.3)	-13.7 ± 5.2 (-12.8 – 16.2)
Отсутствие подкрепления	64.7 ± 18.8 (17.9 – 140.4)	-35.6 ± 6.3 (-14.8 – 77.1)

Примечания. Приведены значения средних и стандартных ошибок средних; в скобках указаны крайние значения. Для расчета мощности (относительной интенсивности) реакции определяли разность между количествами импульсов во временном окне, выделенном в период максимального развития реакции, и аналогичном по длительности окне в пределах фоновой активности.

педаль. Можно предположить, что подобный рисунок активационных импульсных ответов нейронов ГП связан с наибольшим повышением уровня внимания и выраженной *agousal*-реакцией на протяжении главным образом подготовки и начального этапа тест-движения. В этот период времени от коры мозга кошки отводится медленный негативный ЭЭГ-потенциал, подобный потенциалу готовности у человека [16, 17]. Возможно, что нейроны ГП, как и клетки черной субстанции среднего мозга [18], вовлечены в генерацию подобного потенциала, модулируя активность нейронов неокортекса.

В период ожидания условного сигнала реагировали более половины клеток ГП, и большинство из них при этом активировались. Частота их разряда в среднем в два раза превышала фоновый уровень. В этот период в коре головного мозга также развивался медленный негативный потенциал – условная негативная волна [16, 17]. Генерацию условной негативной волны связывают с ожиданием значимого

сигнала, концентрацией внимания и подготовкой к действию [19]. Наличие повышенной активности у нейронов ГП в пределах подобного периода ожидания свидетельствует о том, что они, возможно, участвуют и в возникновении упомянутого ЭЭГ-феномена – условной негативной волны.

Большинство исследованных нейронов демонстрировали фазную активацию в ответ на предъявление положительного и отрицательного условных сигналов (рис. 3; табл. 1). Подобные фазные реакции на предъявление условных стимулов, запускающих движение, ранее были обнаружены у НА-нейронов обезьян [5, 10]. В условиях нашей экспериментальной парадигмы сигналы не определяли запуск движения (оно было самоинициируемым), а, предсказывая наличие или отсутствие пищевого подкрепления, несли разную эмоциональную окраску. В связи с этим интересно отметить, что мощность реакций, вызванных предъявлением отрицательных сигналов, была даже выше,

чем реакций, связанных с положительными сигналами. Такая особенность может отражать большую чувствительность нейронов ГП к стимулам с негативной эмоциональной окраской. Мы, однако, не можем также исключить и другой возможности. Отрицательный сигнал подавался несколько реже, чем положительный, а, как показано Свик и соавт. [9], нейроны ГП интенсивнее реагируют на раздражители, предъявляемые с меньшей вероятностью. Эти же авторы пришли к выводу, что, если принять во внимание время прихода потенциалов действия нейронов ГП в кору, а также характер эффектов аппликации агонистов и антагонистов НА-эргической передачи, представляется вероятным участие фазной активности НА-нейронов в генерации коркового ЭЭГ-потенциала P300. Последний возникает в ответ на целевые (значимые) стимулы со скрытым периодом 250–500 мс относительно их предъявления. В нашей экспериментальной ситуации фазная активация нервных клеток ГП, вызванная предъявлением условных сигналов, которые информируют об успешности выполнения задачи, также могла быть фактором, существенным для генерации P300, регистрируемого в рамках данной экспериментальной парадигмы [16, 17].

В ответ на предъявление пищевого подкрепления исследуемые нейроны в подавляющем большинстве активировались. При отсутствии же подкрепления преобладали тормозные реакции (табл. 1; рис. 3).

На основании всего изложенного можно заключить, что активность нейронов ГП изменяется на разных стадиях подготовки и реализации целенаправленного поведенческого акта весьма специфически. Вовлеченность этих нейронов в процессы, связанные с организацией и выполнением движения, может быть обусловлена наличием в нашей экспериментальной задаче когнитивного компонента – определения животным момента инициации движения, не связанного непосредственно с внешним стимулом. Ответы, развивающиеся на протяжении всего поведенческого акта, могут определяться важной ролью нейронных систем ГП в процессах обеспечения внимания. У значительной части нервных клеток ГП такие ответы представляли собой тормозные реакции. Можно предположить, что торможение части нервных клеток ГП связано с формированием в ЦНС “фокуса внимания” и может отражать специфическое участие данной структуры в функционировании мозговой системы селективного внимания.

В. Б. Павленко¹, О. М. Куличенко¹

АКТИВНІСТЬ НЕЙРОНІВ БЛАКИТНОЇ ПЛЯМИ МОЗКУ КОТА ПРИ РЕАЛІЗАЦІЇ САМОІНІЦІЙОВАНОГО РУХОВОГО ПОВЕДІНКОВОГО АКТУ

¹ Таврійський національний університет ім. В. І. Вернадського, Сімферополь (АР Крим, Україна).

Резюме

У досліджах на котах у стані неспання була зареєстрована активність 61 згодом норadrenergічного нейрона ділянки блакитної плями (БП) стовбура мозку. Тварини були навчені виконувати самоініційований (довільний) руховий акт – натиснення передньою кінцівкою на педаль для одержання харчового підкріплення. Інтервали між натисненнями (утримання кінцівки на опорі перед початком руху) мали бути на менші ніж 4 с, а тривалість самого руху мала не перевищувати 1 с. Найбільш вираженими виявились імпульсні реакції, пов'язані з підготовкою та виконанням довільного руху, а також реакції на пред'явлення умовних сигналів, що передбачують видачу (позитивний сигнал) або відсутність (негативний сигнал) харчового підкріплення, і на саме підкріплення. Близько половини досліджених одиниць БП змінювали активність до початку руху. Подібні реакції можуть бути пов'язані з наявністю в експериментальному завданні когнітивного компонента – визначення моменту початку руху. На пред'явлення умовних сигналів більшість нейронів відповідали фазною активацією, більше вираженою у випадку негативного сигналу. Реакції досліджених нервових клітин, вірогідно, свідчать про залученість нервових систем БП у сприйняття емоційних стимулів, а також у процеси забезпечення вибіркової уваги на різних стадіях цілеспрямованого поведінкового акту.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Ю. П. Лиманский, “Морфофункциональная организация аминергических систем и их роль в моторной деятельности мозга”, *Успехи физиол. наук*, **21**, № 2, 3-17 (1990).
2. А. И. Семенютин, “О топографии катехоламинсодержащих нейронов голубого пятна мозга кошки”, *Физиол. журн.*, **35**, № 2, 7-12 (1989).
3. А. И. Семенютин, В. А. Майский, “Распределение в голубом пятне кошки норadrenergінодержащих нейронов, проецирующихся в теменную ассоциативную кору и спинной мозг”, *Нейрофизиология*, **21**, № 1, 112-121 (1989).
4. S. L. Foote and J. H. Morrison, “Extrathalamic modulation of cortical function,” *Ann. Rev. Neurosci.*, **10**, 67-95 (1987).
5. G. Aston-Jones, J. Rajkowski, and J. Cohen, “Locus coeruleus and regulation of behavioral flexibility and attention,” *Prog. Brain Res.*, **126**, No. 11, 155-182 (2000).
6. G. Nistico and G. Nappy, “Locus coeruleus, an integrative station involved in the control of several vital functions,” *Funct. Neurol.*, **8**, No. 1, 5-25 (1993).
7. C. W. Berridge, M. E. Page, R. J. Valentino, and S. L. Foote, “Effect of locus coeruleus in activation

- on electroencephalographic activity in neocortex and hippocampus," *Neuroscience*, **55**, No. 2, 381-393 (1993).
8. M. Segal, "Mechanisms of action of a noradrenaline in the brain," *Physiol. Psychol.*, **13**, No. 3, 172-178 (1985).
 9. D. Swick, J. Pineda, S. Schacher, and S. L. Foote, "*Locus coeruleus* neuronal activity in awake monkeys: relationship to auditory P300-like potentials and spontaneous EEG," *Exp. Brain Res.*, **101**, No. 1, 86-92 (1994).
 10. G. Aston-Jones, J. Rajkowski, P. Kubiak, and T. Alexinsky, "*Locus coeruleus* by attended cues in vigilance task," *J. Neurosci.*, **14**, No. 7, 4467-4480 (1994).
 11. S. Ogren, T. Archer, and S. Ross, "Evidence for a role of the *locus coeruleus* noradrenaline system in learning," *Neurosci. Lett.*, **20**, No. 3, 351-356 (1980).
 12. S. Sara, "The *locus coeruleus* and cognitive function: attempts to relate noradrenergic enhancement of signal/noise in the brain to behavior," *Physiol. Psychol.*, **13**, No. 3, 151-162 (1985).
 13. E. Levine, W. Litto, and B. Jacobs, "Activity of cat *locus coeruleus* noradrenergic neurones during the defense reactions," *Brain Res.*, **531**, Nos. 1/2, 189-195 (1990).
 14. F. Reinoso-Suarez, *Topographischer Hirnatlas der Katze*, Darmshtadt (1961).
 15. В. Г. Сидякин, В. Б. Павленко, А. М. Куличенко и др., "Активность нейронов области черной субстанции кошки при реализации самоиницируемого поведенческого акта", *Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова*, **83**, № 1/2, 28-34 (1997).
 16. В. Б. Павленко, "Индивидуальные особенности и предполагаемые нейронные механизмы связанных с событием потенциалов", в кн.: *Сучасні проблеми біофізики*, під ред. В. М. Казакова, Лебідь, Донецьк (2001), с. 123-132.
 17. В. Б. Павленко, И. Н. Конарева, "Индивидуальные личностные особенности связанных с событиями ЭЭГ-потенциалов, регистрируемых в экспериментальной ситуации с отсчетом временных интервалов", *Нейрофизиология / Neurophysiology*, **32**, № 1, 48-55 (2000).
 18. H. Bauer and C. Rebert, "Preliminary study on subcortical slow potentials related to the readiness potential in monkey," *Int. J. Psychophysiol.*, **9**, No. 3, 269-278 (1990).
 19. N. Birbaumer, T. Elbert, A. Canavan, and B. Rocstron, "Slow potentials of the cerebral cortex and behavior," *Physiol. Rev.*, **70**, No. 1, 1-41 (1990).