

ie auditory
clicks were
lanted chro-
al geniculate
tion in the
d the medial
natural sleep
ortex EP in
ocked during
conditioning

УДК 612.8:3.81+591.51:612.822

В. М. Сторожук, Ж. А. Крученко, Е. Ф. Семенюк

АКТИВНОСТЬ КОРКОВЫХ НЕЙРОНОВ ПРИ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОМ ТОРМОЖЕНИИ

Появление тормозных постсинаптических потенциалов (ТПСП) нейронов неокортика и подкорковых структур в ответ на раздражения позволяет с уверенностью говорить о торможении на уровне нейронов, а во время внеклеточного отведения предполагать такое торможение по прекращению импульсной активности. Это торможение может быть как прямым, так и возвратным. Показаны отдельные тормозные системы вставочных нейронов, вызывающих эти тормозные реакции, которые отличаются между собой по скрытому периоду ТПСП, его амплитуде на одиночное раздражение, различной способности следовать повторным раздражениям. В то время как ТПСП, обусловленные прямым аfferентным торможением, лучше проявляются при достаточно интенсивном периферическом или ортодромном центральном раздражении, ТПСП, лежащие в основе возвратного торможения, хорошо проявляются при высокочастотных импульсных разрядах нейронов выхода. Комбинация этих основных типов ТПСП в различном соотношении развивается на каждый аfferентный сигнал, и это торможение является необходимой составной частью ответа нейронов коркового центра [8]. Не случайно авторы, которые специально занимались количественной оценкой характера корковых нейронных реакций на аfferентный сигнал [2, 7], показали, что выше 70 % нейронов в ответ на периферическое раздражение начально тормозятся. В остальных нейронах, за небольшим исключением, ТПСП следовали сразу же за начальным импульсным ответом. У многих нейронов после торможения развиваются следовые разряды, в основе которых лежат дополнительная синаптическая активация и явления отдачи. Таким образом, в ответ на аfferентное раздражение в корковых нейронах, как правило, возникают многофазные реакции, в которых торможение генетически связано с возбудительным процессом.

Разработанная И. П. Павловым и его последователями классификация тормозных явлений в коре больших полушарий при условнорефлекторной деятельности имеет пока лишь отрывочное, порой противоречивое современное нейрофизиологическое объяснение [3—6, 10]. В литературе не рассмотрено соотношение условнорефлекторного торможения с фазами нейронных реакций, нечетко разграничены особенности нейронных реакций при различных видах условного торможения, не указаны качественные отличия тормозных условных реакций в различных корковых зонах.

Мы изучали характер нейронных реакций различных корковых зон при некоторых видах условно-рефлекторного торможения с учетом фазного характера нейронных реакций.

Методика исследований

Исследовали реакции нейронов коры головного мозга при оборонительном условном рефлексе (УР) на звук. Опыты выполнены на кошках, предварительно пропорицерованных под нембуталовым наркозом. Во время операции подготавливали доступ к коре, с помощью акрилатов крепили к костям черепа изогнутую металлическую пластику, позволяющую во время опытов фиксировать голову животного. Рефлекс начинали вырабатывать на третий день после операции. Условным раздражителем служила серия звуковых щелчков частотой 100/с на протяжении 800—1000 мс, дифференцировочным — серия щелчков частотой 50/с. В качестве подкрепления использовали электрическое раздражение кожи передней лапы через 1 с после включения звука. В двух сериях опытов выработку УР модифицировали: 1) подкрепление наносили, как и прежде, через 1 с после включения звука, но продолжительность звукового раздражения сокращали до 100 мс; 2) условный и дифференцировочный сигналы длились 1 с, но подкрепление наносили через 2 с после начала звукового сигнала. Таким образом, в обоих случаях наличный условный рефлекс заменили своеобразным следовым рефлексом. Сочетания раздражений подавали через нерегулярные промежутки времени — 1,5—5 мин. Показателем выработки УР была локальная двигательная реакция передней лапы на изолированное действие условного сигнала. Ее движение, трансформированное с помощью пьезодатчика в электрический сигнал, записывали на бумажную ленту самописца. Импульсную активность отводили от корковых нейронов с помощью стеклянных микроэлектродов и после катодного повторителя и усилителя подавали на формирователь стандартных сигналов и записывали на магнитную ленту и на бумагу. Оценку импульсных нейронных реакций производили по гистограммам, в которых суммировали обычно пять последовательных реализаций на то или иное воздействие. Анализировали отрезки гистограмм за 4 с (1 с до и 3 с после раздражения).

Результаты исследований

Характер изменения импульсных реакций при некоторых формах торможения условнорефлекторной активности прослеживался нами в нейронах полей 4, 3 и 2, т. е. в двигательной, первичной и вторичной сомато-сенсорной корковых зонах. Всего было обследовано 115 нейронов, реагирующих на условное раздражение, в том числе у 60 нейронов прослеживалась реакция угашения после отмены подкрепления, у 11 — реакция угашения с подкреплением; у 52 нейронов, в том числе из которых у части нейронов с пробами на угашение, наблюдалась дифференцировка.

Во всех трех полях коры на начальных стадиях выработки условного рефлекса уже после 10—15 изолированных предъявлений условного раздражителя реакции нейронов уменьшались или вовсе исчезали. Примерно в то же время снижалась вероятность проявления двигательных реакций, а в некоторых случаях движения вообще прекращались (рис. 1).

Так импульсная реакция нейрона двигательной коры, отведенная у животного, которому уже было нанесено 50 сочетаний условных и нейронах подкрепляющих раздражений, на условный сигнал характеризовалась сивностью проявления УР и начальным импульсным ответом и интенсивными следовыми явлениями. В последующем и следовые реакции, и начальные компоненты ответа постепенно уменьшались. Более устойчивыми к угашению оказались ранние следовые разряды, возникающие через 150 мс после начала звукового раздражения (рис. 1, а, 4). На другом животном нейрон в поле 3 отчетливо реагировал на условное звуковое раздражение (рис. 1, б, 1). При отмене подкрепления ранние следовые явления ока-зались также более устойчивыми. По времени они предшествовали на-и у нейронов поля 2.

и поздние следовые разряды, применение звука часть и 800 мс угнеталась при со-следовых разрядах (гистог

При более прочном У развивалось медленнее, и характер, что видно на ней

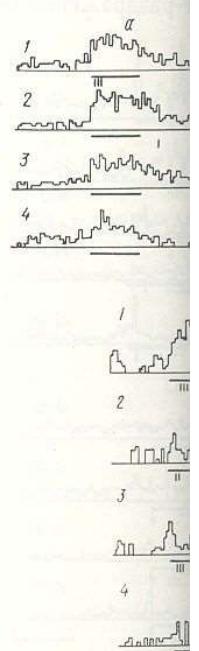


Рис. 1. Изменения в корковых нейронах поля 4 (а) и 3 (б) при различных условиях раздражения. Рисунок показывает гистограммы импульсной активности нейрона на звуковой раздражитель. Время от начала раздражения: I — 1 с, II — 3 с, III — 150 мс. Стрелка на гистограммах указывает на момент включения звука. Рисунок 1а (поля 4) и 1б (поля 3) показывают последовательные гистограммы для каждого состояния (1, 2, 3, 4).

ность состояла в том, что с нейрона на условный сигнал более интенсивной только к 1-му отчетливому угашению нейрона. Отчетливое угашение нейрона проявления условнорефлекта в некотором смысле означало прекращение активности реакции. У некоторых нейронов угашение условному стимулу. Сходные активности реакции сохранялись некоторое время.

У некоторых нейронов угашение условнорефлектирующей активности не было стабилизировано. У некоторых нейронов угашение условнорефлектирующей активности не было стабилизировано. У некоторых нейронов угашение условнорефлектирующей активности не было стабилизировано.

и поздние следовые разряды (рис. 1, в, 1, 5), на 5—10 изолированное применение звука часть импульсной реакции в интервале 150—250—800 мс угнеталась при сохранении укороченных начальных и поздних следовых разрядов (гистограммы 2, 3 и 6, 7, 8).

При более прочном УР угашение на уровне отдельного нейрона развивалось медленнее, и сам процесс угашения приобретал фазный характер, что видно на нейронах, отведенных в поле 4 (рис. 2, а). Фаз-

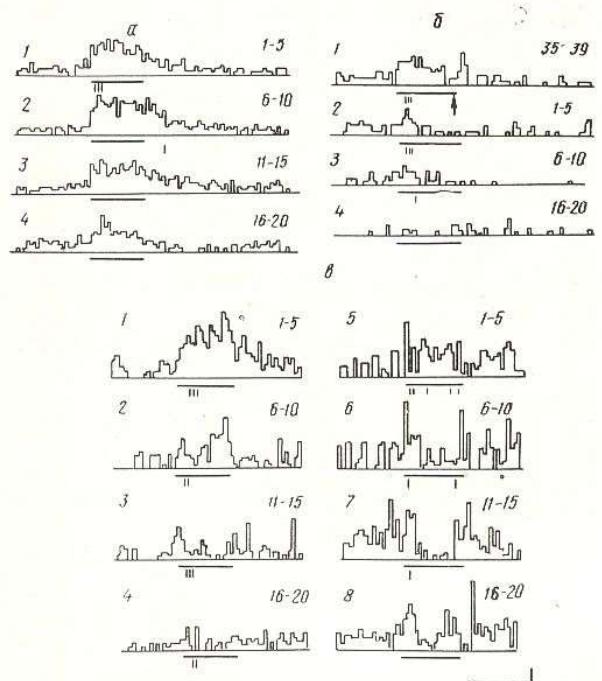


Рис. 1. Изменения в корковых нейронах при развитии угашения.

Реакции нейрона поля 4 (а) и 2 (б). Цифры слева — номера гистограмм, справа — порядковые номера сочетаний или предъявления только условного раздражения. Горизонтальная черта под гистограммой — отметка звукового раздражения, вертикальные черточки — начало условно-рефлекторного движения, стрелка — электрокожное подкрепление. Вертикальная калибровка — 10 импульсов; один бин гистограммы — 50 мс.

ность состояла в том, что сразу же после отмены подкрепления интенсивность проявления УР и нейронной реакции была снижена. Реакция нейрона на условный сигнал после отмены подкрепления стала наиболее интенсивной только к 11—15 раздражению, а условно-рефлекторное движение стабилизировалось к 21—30 раздражению (рис. 2, а, 3, 4). Отчетливое угашение нейронной реакции, при снижении вероятности проявления условно-рефлекторного движения наступило только к 31—35 условному стимулу. Сходная динамика угашения, через фазу повышения активности реакции после отмены подкрепления, наблюдалась и у нейронов поля 2.

У некоторых нейронов поля 2 отмена подкрепления после сочетаний сопровождалась развитием интенсивного угнетения ответа спустя 150—200 мс после начала условного раздражения. Ранние следовые разряды, а иногда и реакции на месте отмененного подкрепления еще некоторое время сохранялись (рис. 2, б). Снижение нейронных реак-

ций на условный сигнал в конечном итоге наблюдалось при угашении почти на всех 60 исследованных нейронах.

Разновидностью угашения является угашение с подкреплением (рис. 2, в). Нейрон с низкой исходной фоновой активностью вначале не отвечал на звуковые раздражения, но отчетливо реагировал на электрическое раздражение передней конечности (рис. 2, в, 1, 2). Выработка УР, появление движений сопровождались возрастанием фоновой активности и проявлением ранних и поздних следовых разрядов (рис. 2, в, 3, 4). Однако после 25 сочетаний раздражений УР не про-

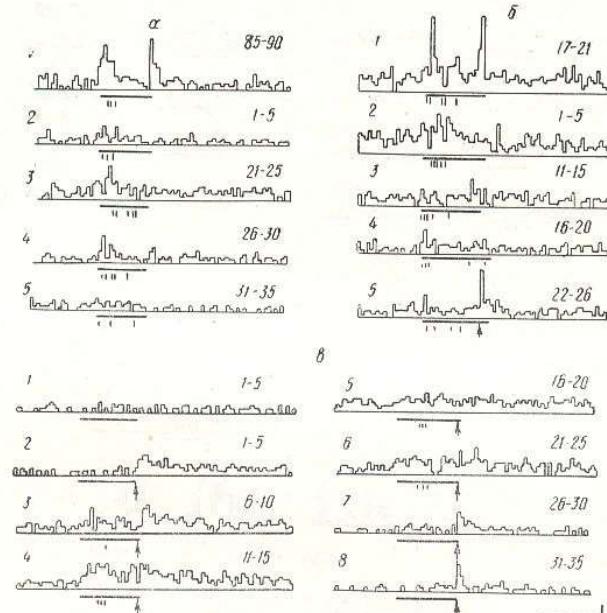


Рис. 2. Отличия в динамике угашения с отменой подкрепления (а, б) и с покреплением (в).
Обозначения см. рис. 1.

являлся, фоновая активность снизилась, реакции нейрона на звук не регистрировались, хотя реакции на электрическое раздражение сохранились (рис. 2, в, 7, 8). Характер реакции нейрона на электрическое раздражение конечности изменился: исчезли продолжительные следовые реакции, которые хорошо выражены на гистограммах 3 и 4. Примерно так же, хотя и с неодинаковой скоростью, изменились реакции угашения с подкреплением у остальных 10 нейронов.

Определенные отличия в нейронных реакциях наблюдались при дифференцировочном торможении (рис. 3). На примере нейрона поля 2 (рис. 3, а) показано, что введение дифференцировочного раздражителя сопровождалось снижением фоновой активности, уменьшением величины реакции на положительный условный сигнал и угнетением реакции на подкрепляющее раздражение. Двигательная реакция на самое дифференцировочное раздражение вначале сохранялась и только на 11–15 дифференцировочному раздражению почти полностью исчезла. В другом случае после 50 сочетаний у животного был выработан не прочный условный рефлекс. На условное раздражение нейрон поля

Активность корковых нейронов

реагировал начальным отрядами. Раздражение 50 вызвало (рис. 3, б, 3). В тельного раздражения с п дифференцировочное разд рые включали и начальный ко к 16–20 раздражению с

1
2
3
4
5
6
7
8

Рис. 3. Изменения нейронных реакций в поле 4 и 3 при дифференцировке.
Пунктирной линией обозначено дифференцировочное раздражение. Остальные обозначения см. рис. 1.

50 Гц перестала сопровождать образом, нейрон, первоначально вочное раздражение, в ходе стия в УР начал принимать

Чтобы лучше проследить и их отношение к началу условия: его наносили через 0, а). Первое условнорефлектори же начала звукового раздражения следовая реакция нейрона. Реакции нейрона вначале были в ходе попеременного предъя

реагировал начальным ответом и продолжительными следовыми разрядами. Раздражение 50 Гц/с вначале заметной реакции нейрона не вызвало (рис. 3, б, 3). В ходе попеременного предъявления положительного раздражения с подкреплением и дифференцировки на 6—10 дифференцировочное раздражение появился реакции нейрона, которые включали и начальный ответ, и ранний следовой разряд. Но только к 16—20 раздражению отчетливая реакция нейрона на раздражение

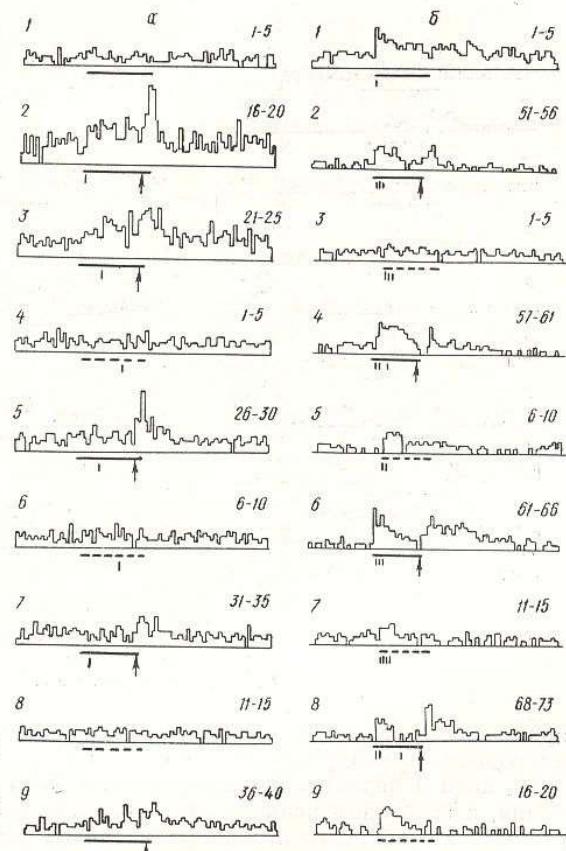


Рис. 3. Изменения нейронных реакций в полях 4 и 3 при дифференцировке. Пунктирной линией обозначено дифференцировочное раздражение. Остальные обозначения см. рис. 1.

50 Гц перестала сопровождаться движением (рис. 3, б, 5, 7, 9). Таким образом, нейрон, первоначально не реагировавший на дифференцировочное раздражение, в ходе выработки дифференцировки кроме участия в УР начал принимать участие и в реакции дифференцирования.

Чтобы лучше проследить отдельные компоненты реакции нейрона и их отношение к началу условнорефлекторного движения, была проведена серия экспериментов с отставлением подкрепляющего раздражения: его наносили через 0,8—1 с после прекращения звука (рис. 4, а). Первое условнорефлекторное движение появилось через 220 мс после начала звукового раздражения. Этому движению предшествовала следовая реакция нейрона. На дифференцировочные раздражения реакции нейрона вначале были неопределенными (рис. 4, а, 2, 4, 6); но в ходе попеременного предъявления положительных сигналов с под-

креплением и дифференцировочного раздражения к 25—50 предъявлению дифференцировочных раздражений отчетливо проявились реакции нейрона на дифференцировку без сопровождения их движением (рис. 4, а, 8, 10). В то же время положительный сигнал с подкреплением или без подкрепления вызывал реакцию нейрона и условнорефлекторное движение, опережающее отставшее подкрепление (рис. 4, а, 7, 9). Это же животное было взято в опыт на следующий день, и на новом

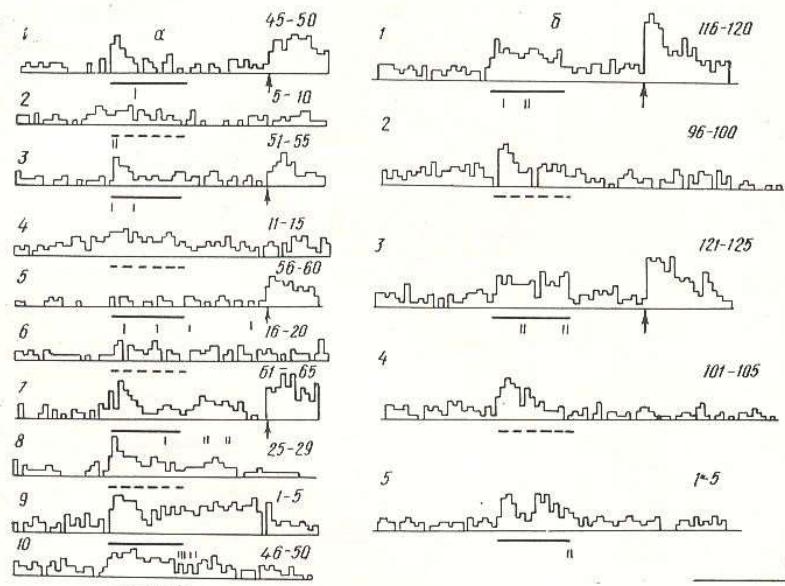


Рис. 4. Дифференцировочное торможение при следовом оборонительном условном рефлексе.

Обозначения см. рис. 1 и 3.

нейроне видно, что и на положительное, и на отрицательное (дифференцировочное) раздражения нейрон отвечал хорошо выраженной реакцией, хотя в первом случае была отчетливая условная двигательная реакция, а во втором реакция отсутствовала (рис. 4, б).

Применение продолжительных звуковых раздражений приводит к тому, что следовые реакции не могут быть получены в чистом виде, поскольку во время их проявления звук продолжает свое раздражающее воздействие. Поэтому была проведена серия опытов с выработкой УР, его угашения и дифференцирования на звуковые раздражения продолжительностью 100 мс. Оказалось, что число нейронов, проявляющих следовые условнорефлекторные изменения, резко сократилось. Так, если в соматической коре (поля 4 и 3) при использовании односекундных звуковых сигналов из 76 обследованных нейронов в условных реакциях участвовало 34, то при коротких звуковых раздражениях из 32 обследованных нейронов только у 4 можно было выявить условнорефлекторные изменения. Скрытый период двигательной реакции в этих опытах обычно не превышал 200 мс, чаще встречались движения типа вздрогивания, возникающие через 20—50 мс. Тем не менее динамика угасательного и дифференцировочного торможения этих немногих нейронов сходна с наблюдавшейся при продолжительных раздражениях.

Обсуждение

Как показано нами ранее время осуществления УР неизменено и не зависит от ряда компонентов: интенсивности импульсной активности, а также изменений, наступающих в результате звукового раздражения. Наиболее выраженные изменения в сочетании нейронной рефлексии дают начало условнорефлексу.

Факты, приведенные в настоящем исследовании, показывают, что при развитии угашения, несмотря на перестройку реакций нейронов, качество условного стимула не изменяется. Уровень реагирования, наблюдаемый в снижении частоты следовых реакций, за исключением отдельных нейронов, тоже не изменяется. Чувствительность пульсовой активности нейрона к звуковому раздражению остается прежней. У трех нейронов наблюдалась ранняя следовая реакция.

То обстоятельство, что подкрепления угашение не сопровождается активностью нейронов, вряд ли является свидетельством нарушения соматических потенциалов. В эксперименте, в котором было установлено, что реакция нейрона прекращается при подкреплении условнорефлекса, не сопровождаемого раздражением, о сохранении возбуждения сигнала, приходящему по активному тормозному пути, не говорится.

Во время дифференцировки нейронов в двигательную реакцию, людьми во вторичной дифференцировке раздражительные и лишь с падением интенсивности и уменьшением длительности, что соответствует падению торможения. Пять из одних нейронов, проявляющих следовую реакцию на дифференцировочные раздражения, не реагируют на условнорефлекс; затем они реагируют на дифференцировочные раздражения.

Обсуждение результатов исследований

Как показано нами ранее [9], реакция нейрона соматической коры во время осуществления условного рефлекса неоднородна. Она состоит из ряда компонентов: начального импульсного ответа, короткого угнетения импульсной активности, ранних и поздних следовых разрядов, а также изменений, наступающих после окончания продолжительного звукового раздражения. Именно ранние и поздние следовые разряды являются наиболее выразительной новой частью вырабатываемой в ходе сочетаний нейронной реакции, и именно с ними чаще всего совпадает начало условнорефлекторного движения.

Факты, приведенные в настоящей работе, свидетельствуют о том, что при развитии угашения с отменой подкрепления и при возникновении угашения, несмотря на продолжающееся подкрепление, характер перестройки реакций нейронов на звуковое раздражение, избранное в качестве условного, фактически состоит в возвращении к исходному уровню реагирования, наблюдавшемуся до начала выработки УР. Это выражается в снижении частоты фоновой активности и интенсивности реакции нейрона на условное раздражение. У нейронов поля 4 исчезали начальные ответы на звук, уменьшались интенсивность и продолжительность следовых реакций. Наиболее устойчивыми к угашению оказались ранние следовые реакции. В поле 3 ранние следовые разряды отдельных нейронов тоже были наиболее устойчивыми к угашению, а наиболее чувствительной частью реакций к угашению оказалась импульсная активность нейронов в интервале 250—800 мс после начала раздражения. У трех нейронов последним угашался начальный импульсный ответ.

То обстоятельство, что после большого количества сочетаний с отменой подкрепления угашение проходит через фазу повышения интенсивности реакции ряда нейронов полей 4 и 3 на условное раздражение, свидетельствует об активном характере перестройки импульсной активности нейронов, вряд ли связанной с развитием тормозных постсинаптических потенциалов в данном участке коры мозга. На примере эксперимента, в котором угашение развивалось в ходе подкрепления, видно, что реакция нейрона на условный сигнал устранилась вместе с прекращением условнорефлекторного движения, а начальная реакция на подкрепляющее раздражение сохранялась, несмотря на полное исчезновение следовых разрядов. Это свидетельствует, как нам представляется, о сохранении возбудимости данного нейрона к афферентному сигналу, приходящему по другим входам, т. е. об отсутствии на него активного тормозного влияния со стороны других нейронов при развитии угашения с подкреплением.

Во время дифференцировки развитие реакций нейронов сложнее. Часть нейронов в двигательной коре, а также почти все нейроны, наблюдаемые во вторичной сомато-сенсорной коре, отвечали на первые дифференцировочные раздражения примерно так же, как и на положительные и лишь с продолжением дифференцировки переставали реагировать на дифференцировочный сигнал. В ходе дифференцирования на таких нейронах наблюдалось временное снижение фоновой активности и уменьшение реакций на положительное условное раздражение, что соответствует павловскому представлению о последовательном торможении. Пять из одиннадцати нейронов поля 4 на первые дифференцировочные раздражения не отвечали, несмотря на сохранение условного рефлекса; затем наряду с движением проявлялась и нейронная реакция на дифференцировочное раздражение, и лишь в третьем

периоде дифференцировки реакции на дифференцировочное раздражение не сопровождались движением, в то время как сходная реакция этого нейрона на положительный условный сигнал сопровождалась движением. Это дало повод рассматривать дифференцировку как выработку второго, дополнительного рефлекса на фоне первого [9]. Учитывая, что при выработке условной реакции на положительный сигнал сходная нейронная реакция вырабатывается в нескольких корковых зонах, а при дифференцировке становление новой реакции проявляется лишь в двигательной коре, и то не у всех нейронов, можно думать, что если дифференцировка представляет собой выработку нового рефлекса, то своеобразную, ограниченную специальной системой нейронов. Эти нейроны, по-видимому, не имеют непосредственного отношения к запуску движений, хотя и участвуют в механизме выработки и осуществлении реакций, противоположных по характеру. Уже подчеркивалось, что динамика нейронных реакций при угашении и дифференцировке неоднократно описывалась в литературе [1, 6, 10], однако в этих работах условные реакции нейронов рассматривались суммарно, без выделения фаз и без указания различий реакций в зависимости от исследуемых корковых зон. Как видно из приведенного материала в реакциях нейронов поля 2 и полей 4 и 3 имеются отличия, указывающие на функциональную дифференцированность этих корковых полей в условнорефлекторной деятельности. Что касается отдельных фаз нейронных реакций, то очевидно, что при развитии условного торможения главная роль принадлежит не изменениям начального ответа и следующего за ним коротколатентного угнетения импульсной активности, а изменениям в следовых реакциях; подтверждена неоднородность следовых реакций и их неравноценность в процессе угашения.

По сути, при угашении, и при дифференцировке изменения в нейронах полей 2, 3 и 4 сводятся к реорганизации импульсной активности нейронов без выраженного активного их торможения. В случае дифференцировки у части нейронов импульсная реакция даже заново вырабатывается. Поэтому можно заключить, что условнорефлекторное торможение связано не с обычным нейрофизиологическим торможением на уровне отдельных нейронов, а более сложной реорганизацией межнейронных отношений на основе пластических перестроек возбудительных процессов. Принимая самое активное участие в анализе внешних сигналов, в межнейронных взаимоотношениях при формировании ответов на безусловные раздражения, афферентные и возвратные ТПСП корковых нейронов, по-видимому, не имеют определяющего значения в условнорефлекторных поведенческих реакциях.

Выходы

1. В процессах угашения и дифференцировки в реакциях нейронов различных корковых зон имеются некоторые качественные различия, что свидетельствует о специфики вклада различных корковых зон в осуществление оборонительного УР.
2. В то время как угашение представляет собой активное возвращение нейронных реакций к уровню реагирования, которым обладали нейроны до выработки УР, дифференцировка — более сложный процесс, в котором одновременно с проявлением угашения активируются группы нейронов двигательной коры.
3. Условнорефлекторное торможение оборонительного рефлекса на уровне нейронов соматической коры представляет собой реоргани-

зацию возбудительных проводников межнейронных отношений логического торможения.

1. Воронина Г. А., Мнухина Р. С. Опыт по изучению условного торможения.— Нервная с. 1978, с. 123—130.
2. Воронин Л. Л. Постсинаптическое торможение в бодрствующем кролика.— Физиология животных, 1978, № 1.
3. Гасанов У. Г. Внутреннее торможение.— Биофизика, 1962, с. 129—137.
4. Джаспер Г., Риччи Г., Доун Б. Установление условных рефлексов.— Физиология животных, 1962, с. 129—137.
5. Котляр Б. И. Механизмы формирования условных рефлексов.— М.: Наука, 1977.— 206 с.
6. Рабинович М. Я. Замыкательные рефлексы.— М.: Наука, 1977.— 214 с.
7. Серков Ф. Н. Электрофизиология мозга.— М.: Наука, 1974.— 270 с.
8. Сторожук В. М. Функциональные особенности коркового мозга.— М.: Наука, 1974.— 270 с.
9. Сторожук В. М., Семенюк Е. Ф. Установление оборонительного рефлекса.— М.: Наука, 1978.— 132 с.
10. Шульгина Г. И. Биоэлектрические рефлексы.— М.: Наука, 1978.— 132 с.

Отдел физиологии высшей нервной деятельности Института физиологии им. А. А. Богомольца АН УССР

V. M. Storozhuk,
ACTIVITY OF CORTICAL NEURONS

Patterns of neuronal activity studied in unanaesthetized vigil cortex are substantially different, while areas in conditioned reflex act are reduced to reorganization in the inhibition. During conditioned differentiation, it can be supposed that conditions of excitatory synaptic actions in relations on the basis of such changes in the neuronal units.

Department of Physiology of High A. A. Bogomoletz Institute of Physics Sciences of the Ukrainian SSR

раздражение реакция ождалась как вы [9]. Учий сигнал корковых сокращений, что рефлексы нейронов, ющие к и осуществляющие дифференцирование, однако в суммарно,ости от исчезала в реагирующие цепи в узлах нейронного формирования и следуяности, аность след-

ния в нейронах активности, че дифференцировано выработанное торможением рефлексом междуродительстве внешних зон отвечающих ТПСП, чего значе-

ных нейронов в различия, корковых зон

ное возвращение обладали сильный противоречия

рефлекса реоргани-

зацию возбудительных процессов нейронов и изменение на этой основе межнейронных отношений, чем отличается от обычного нейрофизиологического торможения.

Литература

- Воронина Г. А., Мнухина Р. С. Микроэлектродное исследование дифференцировочного торможения.—Нервная система, в. 18, Изд. Ленинградского университета. Л., 1978, с. 123—130.
- Воронин Л. Л. Постсинаптические потенциалы нейронов двигательной зоны коры бодрствующего кролика.—Физiol. журн. СССР, 1967, 33, № 6, с. 623—631.
- Гасанов У. Г. Внутреннее торможение.—М., 1972.—180 с.
- Джаспер Г., Риччи Г., Даун Б. Микроэлектродный анализ разрядов корковых клеток при выработке условных оборонительных рефлексов у обезьяны.—В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М.: Изд. АН СССР, 1962, с. 129—137.
- Котляр Б. И. Механизмы формирования временной связи.—М.: Изд. Московского университета, 1977.—206 с.
- Рабинович М. Я. Замыкальная функция мозга.—М.: Медицина, 1975.—248 с.
- Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы.—Кiev: Наук. думка, 1977.—214 с.
- Сторожук В. М. Функциональная организация нейронов соматической коры.—Кiev: Наукова думка, 1974.—270 с.
- Сторожук В. М., Семенюк Е. Ф. Динамика нейронных реакций в процессе выработки условного оборонительного рефлекса на звук.—Нейрофизиология, 1978, 10, № 4, с. 339—347.
- Шульгина Г. И. Биоэлектрическая активность головного мозга и условный рефлекс.—М.: Наука, 1978.—132 с.

Отдел физиологии высшей нервной деятельности Института физиологии им. А. А. Богомольца АН УССР, Киев

Поступила в редакцию
24.XII 1979 г.

V. M. Storozhuk, Zh. A. Kruchenko, E. F. Semen'yuk

ACTIVITY OF CORTICAL NEURONS DURING CONDITIONED REFLEX INHIBITION

Summary

Patterns of neuronal activities in different cortical zones during inhibition were studied in unanaesthetized vigil cats. Reactions of neurons in somatosensory and motor cortex are substantially different, which indicates a different functional role of these cortical areas in conditioned reflex activity. During both extinction and differentiation changes are reduced to reorganization in the activity of cortical neurons without their pronounced inhibition. During conditioned differentiation in some neurons the activity is even recovered. It can be supposed that conditioned reflex inhibitor is connected mainly with plasticity of excitatory synaptic actions in the neurons and with reorganization of interneuronal relations on the basis of such changes, but not with usual neurophysiological inhibition in the neuronal units.

Department of Physiology of Higher Nervous Activity,
A. A. Bogomoletz Institute of Physiology, Academy of
Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev