

В. М. Сторожук

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВНУТРЕННЕГО ТОРМОЖЕНИЯ

Одной из важнейших в физиологии высшей нервной деятельности является проблема внутреннего торможения. Недостаточно в порядке индивидуального обучения приобрести условные рефлексы, которые, присоединяясь к врожденным рефлексам, многократно увеличивают возможности животного, позволяя приспосабливаться к окружающей среде и изменять ее. Ему необходимо все время в соответствии с жизненными запросами умело, целесообразно использовать приобретенные условные рефлексы с учетом изменений в потребностях и внешней обстановке.

Именно в этот момент на первый план выступают процессы, которые могут временно быстро или медленно устранить определенную условнорефлекторную деятельность, отсрочить ее, обеспечить ее выполнение только при строго определенных условиях.

И. П. Павлов считал, что причиной непроявления или прекращения отдельных поведенческих реакций животных и человека служит процесс торможения в коре больших полушарий головного мозга и ближайшей подкорке. Он различал врожденное безусловное, внешнее торможение и внутреннее, условное торможение, приобретенное в процессе индивидуальной жизни. Им описаны такие виды внутреннего торможения, как угашение, дифференцировка, запаздывание и условный тормоз. В то время как угасательное торможение обеспечивает сравнительно медленное устранение определенной условной реакции, условный тормоз устраняет ее сразу, с одного предъявления какого-то предостерегающего и в прошлом уже имевшего место воздействия. Дифференцировочное торможение помогает в выработке условнорефлекторной реакции на тонкие высокоспециализованные раздражения, а запаздывание обеспечивает возможность отодвигать во времени выполнение определенного действия, что важно для выбора наиболее удобного момента при выполнении многих приспособительных и целенаправленных реакций. Оценка видов внутреннего торможения с точки зрения естественного поведения животных и человека важна потому, что позволяет понять, насколько эти явления жизненно необходимы для приспособительной деятельности, насколько они реальны. Становится очевидным, что виды внутреннего торможения — элементы реального поведения, а не чисто лабораторный прием. Это необходимо подчеркнуть, поскольку некоторые исследователи, особенно занимающиеся этологией, вообще считают внутреннее торможение несущественным для поведения животных.

И. П. Павлов, его ученики и последователи на начальном этапе большое внимание уделяли описанию свойств, локализации и изменению нейрофизиологических механизмов внутреннего торможения. Конечно, в основе представлений о нейрофизиологических механизмах лежали скудные представления, вернее предположения о функционировании нейронов центральной нервной системы. Догадки о взаимоотношениях нейронов в корковых центрах приходилось строить главным образом на основании чисто внешних поведенческих проявлений. Некоторый шаг вперед был сделан после того, как условнорефлекторное поведение животных и человека начали сопоставлять с изменениями в ЭЭГ в различного вида суммарной вызванной активности. Первое систематическое электрофизиологическое изучение внутреннего торможения с привлечением энцефалографического и микроэлектродного анализа было выполнено Гасановым [2]. В последнее десятилетие в нашей стране и за рубежом был выполнен ряд обстоятельных работ по нейрофизиологическому анализу условнорефлекторной дея-

тельности и некоторых механизмов внутреннего торможения [1, 4, 6, 7, 12, 13].

В отделе физиологии ВНД Института физиологии им. А. А. Богомольца подробно исследованы нейрофизиологические механизмы условного рефлекса и, в частности, механизм внутреннего торможения. Задача настоящей работы — обобщить полученный в отделе материал по импульсным реакциям нейронов, проявляющимся при различных видах внутреннего торможения, и на этой основе изложить современные представления о его нейрофизиологических механизмах.

Методика. Особенности импульсной активности нейронов головного мозга при внутреннем торможении изучали при классическом оборонительном рефлексе на звук и при инструментальном пищедобывательном рефлексе постановки лапы на опору. При оборонительном условном рефлексе (УР) положительными и дифференцировочными раздражениями служили серии щелчков соответственно 100 и 50 в 1 с на протяжении 1 с, безусловным раздражением было избрано одиночное электрическое раздражение лапы. При инструментальных условных рефлексах постановки лапы на опору (УРП) положительными и отрицательными раздражениями служили соответственно одиночный и групповой (до 15 мс) щелчки, безусловным раздражением — прикосновение к тыльной поверхности лапы, подкреплением — мясо, творог. В серии опытов с оборонительными условными рефлексами операция животного для обеспечения подхода к исследуемым структурам проводилась с самого начала, затем животное приучали к станку; выработку рефлекса, его угашение, дифференцирование производили одновременно с осуществлением микроэлектродных отведений. В опытах с инструментальным рефлексом животное вначале приучали к станку, вырабатывали условный рефлекс, после этого оперировали и спустя 3—5 дней после операции начинали отведение импульсной активности. Остальные методические подробности описаны нами ранее [8, 10].

Результаты. 1. Оборонительный условный рефлекс на звук.

1.1. Угашение. Исследованиями ряда авторов было показано ранее [3, 6, 12], что отмена подкрепления при оборонительном условном рефлексе сопровождается снижением частоты разрядов на неподкрепляемое раздражение, ослаблением фоновой активности отдельных нейронов вплоть до полного ее прекращения. У тех нейронов, у которых положительное условное раздражение вызывало угнетение импульсной активности, неподкрепляемое условное раздражение, наоборот, вызывало ее повышение. В наших экспериментах, используя сравнительно мелкий шаг постстимульной гистограммы и наблюдая за характером изменения в импульсных реакциях, в ходе выработки условного рефлекса мы обратили внимание на многокомпонентность нейронной реакции при осуществлении условного рефлекса. Было показано, что в большинстве случаев импульсные ответы нейронов соматосенсорной двигательной коры кошки на положительное звуковое раздражение состояли из начальной реакции, ранних и поздних послеразрядов [8]. Условнорефлекторное движение при этом обычно совпадало с появлением послеразрядов. Явление угашения на уровне нейронов двигательной и соматосенсорной коры (поля 4, 2 и 3) с учетом изменения отдельных компонентов нейронных реакций были прослежены на 71 нейроне [9]. Оказалось, что уже после 10—15 изолированных применений условного раздражения реакции нейронов уменьшались или вовсе исчезали, сопровождаясь одновременно снижением двигательной реакции. Обычно угнетение импульсных реакций начиналось с исчезновения начальных реакций нейрона, которые развивались в первые 50—100 мс. Затем устранились поздние послеразряды, развивавшиеся через 500—800 мс. Ранние послеразряды, которые возникали со скрытым периодом 100—300 мс, оказались наиболее устойчивыми к угашению. Процесс угашения нередко приобретал волнообразный характер. Сразу после отмены подкрепления вероятность проявления условного рефлекса на раздражения и интенсивность импульсных реакций была снижена, затем наступал период усиления импульсных реакций и стабилизации условного движения, и только позже, через 15—20 и более не-

подкрепляемых раздражений, наступал период угашения импульсной активности. Мы наблюдали также и такую разновидность угашения, как угашение на фоне подкрепления. В ходе выработки условного рефлекса нарастал уровень фоновой активности нейрона, развивались ранние и поздние послеразряды, появлялись первые условнорефлекторные движения. Однако в дальнейшем, несмотря на продолжение сочетанных раздражений, реакция нейрона, как и условнорефлекторное движение, исчезали. Поскольку начальная реакция нейрона на подкрепляющее раздражение не изменялась, можно думать, что возбудимость нейронов соматической коры на периферическое афферентное раздражение при этом виде угашения существенно не уменьшалась.

Помимо коры мы проследили развитие угашения импульсных реакций при оборонительном условном рефлексе на нейронах центрального серого вещества (ЦСВ) [11]. Выработанная импульсная реакция у многих нейронов ЦСВ при сочетании продолжительного односекундного раздражения и короткого электрокожного подкрепления состоит из коротколатентной высокоразрядной фазной реакции и продолжающегося 2 с и более умеренного последующего тонического разряда, который значительно перекрывает время раздражения. Отмена подкрепления ведет сначала к устранению поздней тонической реакции, затем урежаются разряды, которые еще сохранились во время продолжительного односекундного звукового раздражения. Выработанные импульсные реакции исчезали нередко после 30 и более неподкрепляемых условных раздражений, сохраняясь на протяжении 10—15 проб после исчезновения условнорефлекторных движений. Таким образом, то, что прослеживается на уровне двигательной и соматической коры, хорошо видно и на уровне нейронов ЦСВ. Учитывая, что эти реакции удерживаются после угашения УР нередко дольше, чем в коре, можно предположить их определенную независимость от вышележащих уровней.

1.2. Д и ф ф е р е н ц и р о в к а. Уже в исследованиях Джаспера и соавт. ([3]) в опытах с оборонительным условным рефлексом на обезьянах было показано, что в то время как на положительное раздражение в соматической коре реагировало повышением импульсной активности 77 %, а снижением активности 23 % нейронов, на введение дифференцировочного раздражения в соматической коре реагировало усилением импульсной активности только 61 %, а снижением 39 % нейронов. Из этого следовало, что, в отличие от реакций нейронов при угашении, дифференцирование, несмотря на некоторое снижение числа активирующихся нейронов, все же представляет собой процесс с преобладанием активационных форм реакций. По данным Рабиновича [6], полученным в экспериментах на кроликах, активирующиеся положительным раздражением нейроны в ответ на дифференцировочное раздражение снижали свою импульсную активность, а те нейроны, активность которых на положительное раздражение угнеталась, наоборот, начинали в ответ на дифференцировочное раздражение активироваться.

В наших опытах с оборонительным условным рефлексом на кошках [8] было показано, что как и при угашении развитие дифференцирования проходит несколько периодов. В начальном периоде первые дифференцировочные раздражения могли вызывать движения, хотя реакции многих нейронов двигательной коры на это раздражение не проявлялись. Затем наступал период, когда нейроны начинали реагировать на дифференцировочные раздражения с одновременным сохранением двигательной реакции. Только в третьем периоде у нейронов вырабатывалась активирующая импульсная реакция на дифференцировочное раздражение, которая совпадала с полным устранением движения. Положительное звуковое раздражение продолжало вызывать активацию этого же нейрона и сопровождалось условнорефлекторным движением. Пример изменений нейронных реакций во время выработки дифференцировки показан на рис. 1. Видно, что новая реакция, выработанная на дифференцировочное раздражение, хотя и сходна с

реакцией на положительное раздражение, имеет несколько иной характер и в общем более короткая. Введение дифференцировочного раздражения, которое подавалось попеременно с положительным раздражением, сказывалось и на характере импульсных реакций, вызываемых последующими положительными условными раздражениями: интенсивность положительной реакции снижалась, уменьшался уровень

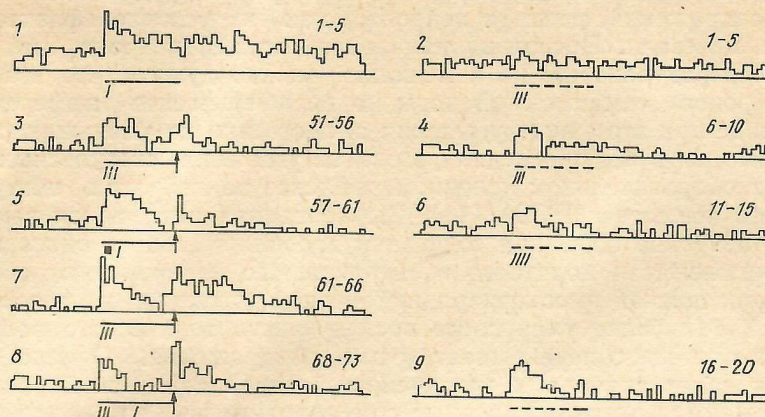


Рис. 1. Участие нейрона двигательной коры в выработке дифференцировки на звук при оборонительном условном рефлексе.

1 — реакция нейрона на положительное условное раздражение после 50 сочетанных раздражений, 2 — отсутствие реакции на первые дифференцировочные раздражения, 3, 5, 8 — реакции на положительное условное раздражение с электрокожным подкреплением попеременно с дифференцировочным раздражением, 4, 6, 9 — реакции на дифференцировочное раздражение, 7 — реакции на сочетанные раздражения без применения между ними дифференцировочных раздражений. Сплошная линия под гистограммой — положительное звуковое раздражение продолжительностью 1 с; пунктир — дифференцировочное раздражение; стрелкой обозначен момент нанесения электрокожного раздражения; вертикальные штрихи под гистограммами — момент начала двигательной реакции. Цифры справа — порядковые номера подкрепляемых и неподкрепляемых положительных и отрицательных раздражений.

фоновой импульсной активности. Сходные явления наблюдались у этой группы нейронов и при отсроченных условных оборонительных реакциях.

Иная динамика развития дифференцировочной реакции наблюдалась на другой группе нейронов двигательной коры и на всех нейронах сенсомоторной коры. Введение дифференцировки у этих нейронов сопровождалось снижением фоновой активности и снижением реакций на положительное раздражение; реакции на дифференцировочное раздражение вначале были сходны с реакциями на положительное раздражение, а после 15—25 дифференцировочных раздражений почти полностью исчезали. После закрепления дифференцировки нейронная реакция на положительное раздражение возвращалась к уровню, на котором она была до введения дифференцировочных раздражений.

С введением первых дифференцировочных раздражений реакции нейронов ЦСВ имели такой же продолжительный тонический характер, как и на положительное раздражение после выработки рефлекса. Подавление условнорефлекторных движений происходило на фоне уменьшения интенсивности активационной импульсной реакции и ее укорочения. Перерыв подачи неподкрепляемых дифференцировочных раздражений способствовал тому, что возобновляемые дифференцировочные раздражения вновь вызывали продолжительную тоническую импульсную реакцию, хотя и необязательно сопровождающуюся условнорефлекторным движением.

2. *Инструментальный условный рефлекс.* Изучению нейронных явлений при угашении, дифференцировании, условном торможении инструментальных условных рефлексов специального внимания почти не уделялось. По этому вопросу встречаются лишь отдельные публикации [13], так как большинство исследователей, занимающихся инструментальными рефlekсами, концентрируют внимание не на обучении, а на выяснении нейронной функциональной организации движений.

2.1. Угашение. В опытах на кошках исследовали изменение импульсных реакций нейронов соматосенсорной и двигательной коры при угашении пищевого условного инструментального рефлекса постановки лапы на опору [10]. На положительное условное раздражение с последующим пищевым подкреплением импульсные реакции нейронов в указанных зонах появлялись не ранее 80—100 мс, а в большинстве случаев через 200—450 мс и позже и имели вид тонического ответа: серия импульсов продолжалась 1—2 с. С угашением движений описанные продолжительные реакции исчезали. Исчезновение импульсной активности при повторных неподкрепляемых раздражениях происходило не постепенно, а сразу. Но на то же положительное раздражение (одиночный щелчок) в начальные 500—1000 мс возникала короткая (продолжительностью 50—150 мс) импульсная реакция нейронов. Предъявление пищи способствовало исчезновению начальной реакции, восстановлению поздней продолжительной тонической реакции с одновременным восстановлением движения. Помимо угашения, получаемого путем устранения подкрепления, нередко наблюдалось угашение условной постановочной реакции при насыщении животного, особенно когда использовали малопривлекательное пищевое подкрепление. В этих случаях, несмотря на регулярное пищевое подкрепление положительного звукового раздражения нейрон начинал реагировать коротколатентными импульсными реакциями. Постановочная реакция не возникала. Эти реакции устранялись после перехода на мясное подкрепление: возобновлялись поздние тонические импульсные реакции и условнорефлекторные движения.

Нами прослежены изменения в импульсной активности при угашении инструментального рефлекса и на нейронах центрального серого вещества среднего мозга [11]. Установлено, что у обученных кошек, в зависимости от характера реагирования на положительное условное раздражение, выделяется несколько групп нейронов. Реакции 36,7 % нейронов связаны с условнорефлекторным или произвольным межсигнальным движением; 30,9 % реагировали непосредственно на звуковое раздражение независимо от двигательной реакции; 10,1 % были связаны и со звуковым раздражением, и с последующей двигательной реакцией; 22,3 % не проявляли реакций на звук и не вовлекались в реакцию при осуществлении движений. Однако многие из нейронов последней группы повышали уровень фоновой активности при повторных положительных раздражениях. У нейронов первой группы, реакции которых тесно связаны с движением и обычно опережали начало движения не более чем на 400—800 мс, угашение условного рефлекса, сопровождавшееся вначале увеличением скрытого периода реакции постановки, вызывало растягивание времени повышенной импульсной активности, предшествующей движению в отдельных реализациях до 1,5—2,5 с. С прекращением движений исчезали и реакции этой группы нейронов на положительное звуковое раздражение. Предъявление мяса животному приводило немедленно к восстановлению условнорефлекторного движения и соответствующей опережающей импульсной активности. На нейронах этой группы прослеживали изменения реакций и при угашении, вызванном заменой мясного подкрепления хлебным. Помимо обычных положительных реакций в отдельных реализациях возрастание импульсной активности в ответ на положительное раздражение не сопровождалось двигательной реакцией. В дальнейшем снижалась фоновая активность нейронов, что сопровождалось исчезновением импульсной реакции на звук и соответствующего условнорефлекторного движения.

У нейронов ЦСВ второй группы, реакции которых были связаны непосредственно со звуковым раздражением, отмена подкрепления не сразу оказывала влияние на характер импульсного ответа. Необходимо было дать несколько, иногда несколько десятков неподкрепляемых раздражений уже после того, как исчезли условнорефлекторные движения, прежде чем продолжающаяся обычно 2—6 с реакция нейрона

постепенно исчезала. Это происходило примерно одновременно со значительным снижением фоновой импульсной активности нейрона. Возобновление подкрепления, как упоминалось, сразу вело к восстановлению реакции постановки лапы на опору. Фоновая и вызванная активность нейрона начинали восстанавливаться только после нескольких положительных раздражений.

2.2. Дифференцировка. Применение дифференцировочного раздражения у обученного животного обычно не сопровождалось по-

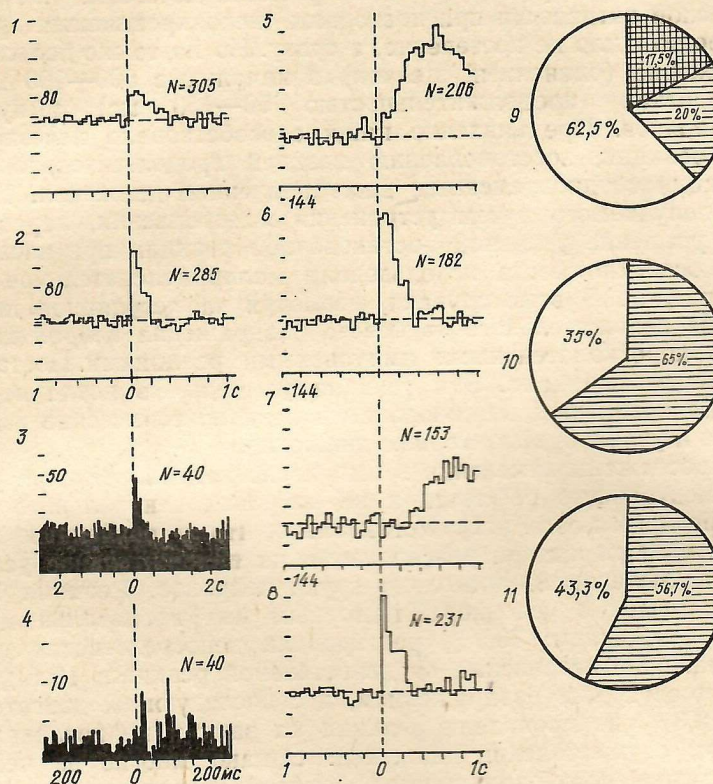


Рис. 2. Реакции нейронов соматической коры на положительное и дифференцировочное раздражения.

1 — суммарная гистограмма реакций 10 нейронов необученного животного на одиночный щелчок, 2 — реакции тех же нейронов на короткую группу щелчков, 3 — реакции одного из нейронов на группу щелчков, 4 — те же реакции при десятикратном увеличении развертки у обученных животных, 5 — суммарная гистограмма 17 нейронов двигательной коры на одиночный щелчок при условнорефлекторном движении, 6 — реакции тех же нейронов на дифференцировочное раздражение, 7 — суммарная гистограмма 21 нейрона соматосенсорной коры при условном рефлексе, 8 — реакции тех же нейронов на дифференцировочное раздражение, 9 — распределение нейронов в двигательной коре, реагирующих до обучения с коротким латентным периодом на группу щелчков (горизонтальная линия), на одиночные и групповые щелчки (сетка), 10, 11 — количество нейронов в двигательной и соматосенсорной коре, реагирующих на группу щелчков после обучения, горизонтальная пунктирная линия — уровень фоновой активности, вертикальная — момент нанесения раздражения. N — количество реализаций.

становкой лапы на опору. Нейроны соматосенсорной и двигательной коры в это время отвечали импульсными реакциями со скрытым периодом 15—50 мс, общей продолжительностью 100—200 мс. Последующие поздние тонические реакции, которые обычно были связаны с движением, при этом не проявлялись (рис. 2). Известно, что более 80 % нейронов пирамидного тракта и значительный процент других нейронов коры кошки активируются короткими звуковыми щелчками [17]. Поэтому появление ранних импульсных реакций в двигательной коре при дифференцировочном раздражении, как и в ответ на положительное раздражение после угашения, может свидетельствовать только о восстановлении обычной исходной возбудимости, которой нейрон обладает и до обучения. Но этого мало. Отсутствие этой начальной реакции в ответ на положительное раздражение, которое завершается постанов-

кой лапы, свидетельствует о том, что в этом случае начальная реакция угнетена. Следовательно, дифференцировочное торможение фактически способствует устранению этого начального угнетения, т. е. оно начинается с повышения возбудимости нейронов двигательной коры. Угнетающее воздействие дифференцирования или угашения в соматической коре если и имеет место, то касается только поздней возбуждающей фазы, связанной непосредственно с условнорефлекторным движением. Так как положительные и дифференцировочные раздражения подавались попеременно, то возбудимость нейронов при этом не могла изменяться устойчиво. Наблюдаемая быстрая перестройка реакций одних и тех же нейронов соматической коры на положительные и отрицательные раздражения свидетельствуют о смене эффективности отдельных синаптических входов и говорит против стойких выраженных изменений возбудимости исследуемых нейронов. Это находится в противоречии с данными тех авторов, которые обнаруживают значительные устойчивые изменения в возбудимости нейронов и в статистически достоверных изменениях уровней мембранных потенциалов [18].

Иной характер изменений на дифференцировочные раздражения наблюдается у обученных кошек в слуховой коре. В этой корковой зоне и условное положительное, и отрицательное дифференцировочное раздражение вызывали в общем коротколатентные импульсные реакции общей продолжительностью 200—300 мс, т. е. примерно сравнимые с реакциями на дифференцировочные раздражения и положительное раздражение после угашения в соматической коре. Правда начальная реакция сама по себе сложна. В ней можно выделить начальный ответ, короткий период угнетения импульсной активности и следовой разряд. Существенное отличие участия нейронов слуховой коры в реакциях на положительные и дифференцировочные раздражения состояло в том, что у обученной кошки группы нейронов, которые реагировали или только на положительное, или только на отрицательное раздражение, увеличивались (рис. 3). Тальновым А. Н. показано, что до обучения среди отвечающих нейронов слуховой коры на один и на десять щелчков отвечало 73 %, только на десять щелчков 23 %, и только на один щелчок 4 % нейронов. После того как на одиночный щелчок был выработан рефлекс постановки лапы на опору, а на десять щелчков его торможение, в слуховой коре на оба раздражения реагировало 49 % нейронов, 36 % нейронов реагировало только на десять щелчков и 15 % нейронов только на одиночный щелчок. Скрытые периоды ответов на дифференцировочное раздражение составляли 10—30 мс, а у нейронов, реагирующих только на положительное раздражение, — 30—100 мс ($\bar{x}=56$ мс). Таким образом, в результате обучения в зоне проекции условного сигнала дифференцировочное торможение обеспечивается благодаря увеличению специальных популяций нейронов, избирательно реагирующих примерно в одно и то же время со сходной конфигурацией ответа или только на положительное, или только на отрицательное раздражение.

У обученных кошек в лимбической коре, как показала Зинюк Л. Э., 28,5 % отвечающих на звуковое раздражение нейронов реагировало и на положительное, и на отрицательное раздражения, 31 % нейронов отвечали только на дифференцировочные раздражения. Импульсные реакции нейронов, реагирующих только на дифференцировочное или только на положительное раздражение, качественно различались. Среди нейронов, реагировавших на положительное раздражение, большинство отвечали кратковременным (до 300 мс) угнетением импульсной активности, а среди нейронов, отвечавших только на дифференцировочное раздражение, большинство возбуждалось.

Исследование импульсных реакций нейронов ЦСВ на дифференцировочные раздражения показало их неоднородность. Почти все нейроны первой группы, реакции которых связаны с движением, в ответ на дифференцировочное раздражение, не сопровождающееся движе-

нием, вообще не реагировали (рис. 4, А). Нейроны ЦСВ, реагирующие на положительное звуковое раздражение тоническими импульсными реакциями, с введением дифференцировочного раздражения уменьшали интенсивность реакции, которая укорачивалась по времени и при повторении раздражений исчезала. Нейроны третьей группы, которые отвечали на положительные раздражения двойными реакциями, на дифференцировочное раздражение сохраняли начальную короткола-

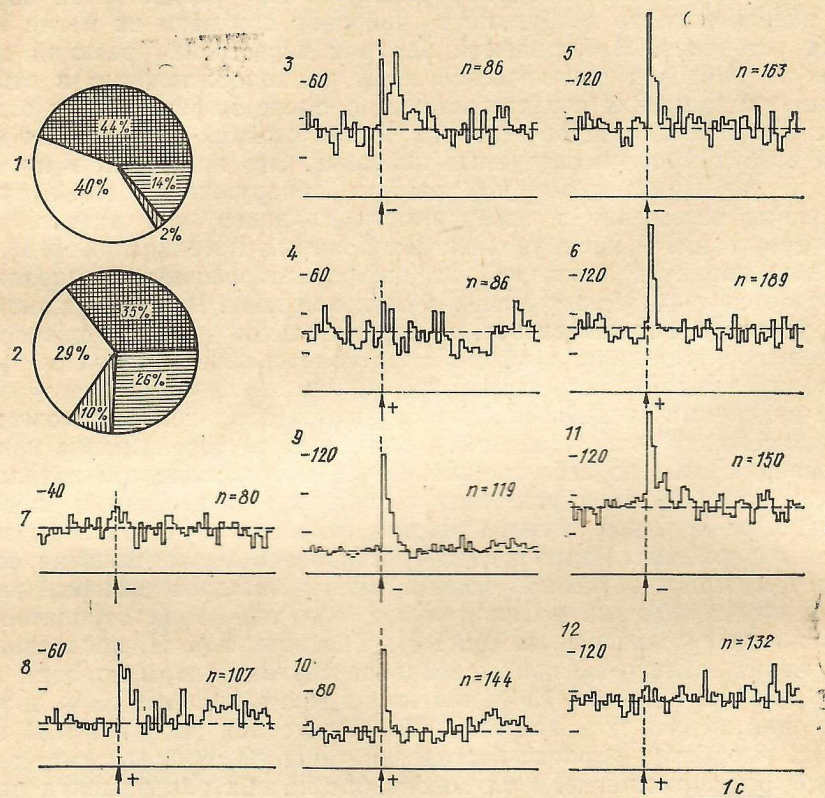


Рис. 3. Реакции нейронов слуховой коры на положительные и дифференцировочные звуковые раздражения.

1 — процент реагирующих нейронов до обучения; 2 — после обучения. Горизонтальная исчерченность — нейроны, реагирующие на группу щелчков, вертикальная — на один щелчок, сетка — на оба раздражения. До обучения: 3 — нейроны, реагирующие на группу щелчков ($n=5$), но не реагирующие на один щелчок — 4; 5 — нейроны, реагирующие на группу щелчков ($n=10$) и на одиночный щелчок — 6. После обучения: 7 — нейроны, не реагирующие на группу щелчков ($n=7$), но реагирующие на одиночный щелчок — 8; 9 — нейроны, реагирующие на группу щелчков ($n=8$) и на один щелчок — 10; 11 — нейроны, реагирующие на группу щелчков ($n=12$), но не реагирующие на один щелчок — 12. Стрелкой обозначен момент раздражения. «←→» — дифференцировочное раздражение, «+» — положительное условное раздражение. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

тентную реакцию, связанную непосредственно со звуковым раздражением, и полностью теряли вторую реакцию, приуроченную к условно-рефлекторному движению. Дифференцировка сказывалась и на фоновой активности ЦСВ. У нейронов второй группы при повторяющихся дифференцировочных раздражениях уровень фоновой активности снижался в 2—3 раза, а у некоторых нейронов, вообще не обнаруживающих фазных и тонических реакций на положительные и дифференцировочные раздражения, повторение дифференцировочных раздражений сопровождалось десятикратным снижением уровня фоновой активности. Так как это угнетение фоновой активности при дифференцировке, как и ее рост при возобновлении положительных раздражений и соответствующего подкрепления происходили очень медленно, на протяжении 1—2 мин, можно было предположить, что в его происхождении имеют значение гуморальные факторы (рис. 4, Б).

2.3. Условный тормоз. Характер реакций нейронов двигательной коры при условном тормозе постановки лапы на опору иссле-

довался уже несколько лет тому назад в лаборатории Котляра [13]. Оказалось, что нейроны этой корковой зоны по их реакциям на условный тормоз разделяются на две группы. У части нейронов характер и знак импульсных реакций на комплекс свет+тактильное раздражение был такой же, как и на обычное положительное условное раздражение. Во второй группе нейронов реакция на это же комплексное раздражение не проявлялась, но условнорефлекторное постановочное дви-

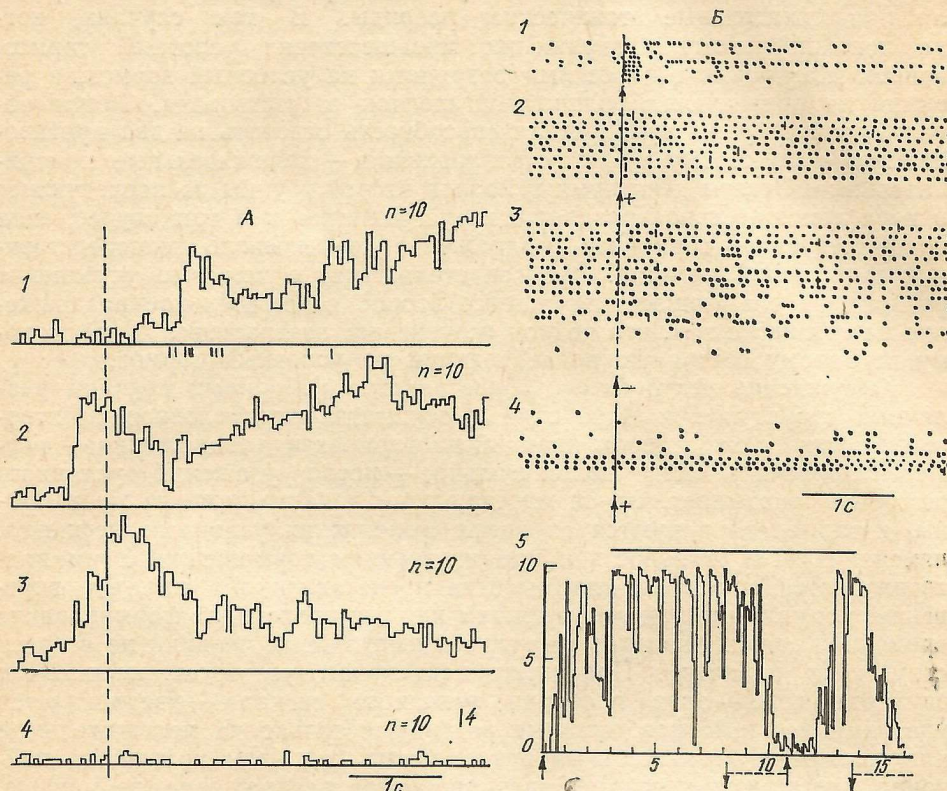


Рис. 4. Изменения импульсной активности нейронов центрального серого вещества под влиянием положительных и дифференцировочных раздражений.

А — реакции нейрона, опережающие начало движения: 1 — реакции на одиночный щелчок, 2 — те же реакции при построении гистограммы от начала движения, 3 — импульсная активность нейрона на дифференцировочное раздражение. Вертикальная пунктирная линия — для 1 и 4 — момент нанесения звукового раздражения, для 2 и 3 — начало движения; вертикальные штрихи под гистограммой — начало движения в отдельных реализациях, n — число реализаций; калибровка по вертикали — число импульсов в одном бине; бин — 50 мс. Б — изменение импульсной фоновой активности нейрона, не реагирующего непосредственно на условное звуковое раздражение: 1 — реакция на прикосновение, 2 — отсутствие реакции на одиночный щелчок, 3 — урежение фоновой активности при повторных неподкрепляемых групповых щелчках, 4 — повышение фоновой активности при повторных положительных раздражениях с восстановлением подкрепления, 5 — изменение уровня фоновой активности во времени. Стрелками под графиком показано начало и окончание предъявления положительных раздражений; пунктирные линии — время предъявления дифференцировочных раздражений. Горизонтальная линия — период регистрации реализаций, приведенных на 2, 3, 4. По оси абсцисс — время, мин; один бин гистограммы — 5 с; по оси ординат — частота импульсной активности.

жение отсутствовало. В нашей лаборатории Крученко Ж. А. исследовала влияние условного тормоза на реакции нейронов соматосенсорной коры. С введением условного тормоза (звук 5 кГц продолжительностью 500 мс+через 1 с серия щелчков с частотой 100 Гц протяжением 1 с) оказалось, что у 26 из 41 обследованных нейронов вызванные импульсные реакции угнетались или снижали уровень фоновой активности. Из реагировавших исходно на положительное условное раздражение нейронов у семи — уменьшалась интенсивность реакции, а у шести — вообще прекращались ответы на положительное звуковое раздражение в условнотормозной комбинации. Само тормозное раздражение почти не вызывало заметной импульсной реакции нейронов соматосенсорной коры.

Введение условного тормоза оказывало более сложное влияние на реакции нейронов центрального серого вещества. Нейроны первой группы, хорошо реагировавшие при проявлении условнорефлекторных движений, вызванных положительным условным раздражением (одиночным щелчком), в ответ на условный тормоз (10 щелчков + через 1 с одиночный щелчок) не проявляли заметной реакции ни на 10 щелчков, ни на последующий одиночный щелчок. Нейроны второй группы на положительное условное раздражение генерировали продолжительные тонические разряды. В тех случаях, когда положительному раздражению предшествовал условный тормоз, нейрон реагировал тоническими разрядами на условный тормоз, а реакция на последующий одиночный щелчок отсутствовала. Таким образом, эти нейроны приобретали способность отвечать на два противоположные по своему эффекту раздражения — положительные и отрицательные. Ответы некоторых нейронов второй группы на последующее в паре положительное раздражение устранялись и в том случае, если предшествующее тормозное раздражение не вызывало непосредственной импульсной реакции. Это свидетельствует о том, что устранение реакции на следующее в комплексе второе положительное раздражение не связано с тем, что нейрон не успевает возвратиться к некоторому исходному состоянию после реакции на условный тормоз.

Обсуждение результатов. Сопоставление нейронных реакций различных структур при выработке и осуществлении условнорефлекторных реакций с характером реакций на тормозные раздражения — дифференцировочное или положительное — после угашения условного рефлекса показывает, что те же структуры и часто даже те же нейроны, которые активируются во время выполнения условного рефлекса, изменяют свою активность и при внутреннем торможении. Этим подтверждаются, в общем, классические представления о том, что внутреннее торможение локализуется там же, где происходит формирование временной связи. Характер перестроек импульсных реакций не во всех структурах одинаков. При инструментальном условном рефлексе в слуховой коре — зоне проекции условного сигнала — увеличивается удельный вес нейронов, которые реагируют только на положительные или только на отрицательные раздражения, при этом количество нейронов, реагирующих на дифференцировочное раздражение, не меньше, а даже больше. Правда, последнее, возможно, связано с большей продолжительностью дифференцировочного раздражения в наших опытах. В соматосенсорной коре — зоне проекции безусловного сигнала — и в двигательной коре те же нейроны, которые принимали участие в условнорефлекторном движении, способны реагировать и на отрицательное дифференцировочное раздражение или на положительное раздражение после угашения условного рефлекса. Реакции этих нейронов при внутреннем торможении не уступают по интенсивности положительной реакции, но имеют более короткий скрытый период и продолжаются не более 200—300 мс, в то время как положительная реакция возникает через 100—300 мс и позже и длится секунду и более. Возбудительный характер реакций в ответ на дифференцировочное раздражение имеют и нейроны лимбической коры. Таким образом, при внутреннем торможении инструментального условного рефлекса нейроны ряда корковых зон в самом начале возбуждаются в ответ на дифференцировочное раздражение. В то же время нейроны ЦСВ в ответ на дифференцировочное раздражение обычно снижают свою импульсную активность. У нейронов с двойной реакцией исчезает импульсная активность, связанная с движением. Сразу же прекращаются реакции нейронов, активность которых связана с началом условнорефлекторного движения. Снижается фоновая активность нереагирующих нейронов и нейронов, отвечающих только на звуковые раздражения. Реакции последних на отрицательные звуковые раздражения также уменьшаются, хотя довольно медленно. Можно говорить о значительном снижении импульсной активности нейронов ЦСВ при внутреннем торможении.

Известно, что низкий уровень активности восходящей ретикулярной формации (РФ) наблюдается во время сна. Реакция пробуждения происходит на фоне повышения возбудимости РФ [5]. Повышение фоновой активности РФ ведет к активированию ее связей с ретикулярным ядром таламуса и угнетению активности нейронов последнего, которые обычно блокируют передачу в релейных ядрах таламуса. Поэтому торможение нейронов ретикулярного ядра сопровождается облегчением синаптической передачи афферентного потока в релейных таламических ядрах и повышением активации коры головного мозга [7, 15]. По-видимому, Шульгина [12] первой обратила внимание на то, что возрастание возбудимости корковых нейронов в реакциях на положительное условное раздражение и снижение возбудимости при развитии внутреннего торможения зависит от уровня активации нейронов РФ. Однако в то время ничего не было известно об участии ЦСВ в условнорефлекторной деятельности. Очевидно, что обширные двусторонние связи ЦСВ с РФ и непосредственно с неспецифическими ядрами таламуса, а также с корой значительно увеличивают возможности облегчающих влияний РФ при положительных условных раздражениях. ЦСВ как своеобразный усилитель, малодеятельный при спокойном бодрствовании животного, значительно увеличивает свою активность, как мы видим, в ответ на положительное условное раздражение, а также при агрессивном и оборонительном поведении животного [14, 16]. В ответ на дифференцировочное раздражение ЦСВ как усилитель возбуждающего действия оказывается временно выключенным. Такое выключение, возможно, осуществляется не без участия корковых центров. Ведь именно в коре в ответ на дифференцировочные раздражения многие нейронные группы генерируют в начальные 300 мс коротколатентные интенсивные импульсные разряды. Можно предполагать при осуществлении условнорефлекторной деятельности развитие своеобразных противоположно направленных взаимных влияний между неспецифическими структурами (в конкретном случае ЦСВ) и проекционными корковыми зонами. Само замыкание условного рефлекса на уровне межцентральных отношений может рассматриваться как включение дополнительных неспецифических импульсных потоков на кору благодаря активированию ЦСВ; а устранение влияний со стороны ЦСВ, благодаря ранним реакциям в коре, — как механизм, способствующий развитию внутреннего торможения (рис. 5).

Развиваемые здесь представления основываются на результатах, полученных в экспериментах с инструментальным условным рефлексом. Данные, полученные в опытах с оборонительным условным рефлексом, подтверждают их лишь частично. Об этом свидетельствует развитие интенсивных ранних и поздних следовых разрядов в ответ на положительное условное раздражение и их укорочение и устранение при угашении, а у многих нейронов и при дифференцировке как в корковых зонах, так и в центральном сером веществе. Обнаружены также группы нейронов в двигательной коре, которые отвечают на продолжительный дифференцировочный сигнал сравнительно коротколатентными начальными импульсными реакциями и ранними следовыми разрядами. Остается непонятным отсутствие начальных импульсных реакций у большинства нейронов соматической коры при применении дифференцировочного раздражения и на положительные раздражения после угашения оборонительного условного рефлекса, отсутствие начальных реакций на звук при угашении с подкреплением. Возможно, что болевые подкрепления, применяемые при оборонительном рефлексе, значительно видоизменяют модулирующие влияния ЦСВ на кору по сравнению с его влиянием в условиях, когда болевые раздражения не используются.

Выводы. При угашении и дифференцировании в соматической и двигательной коре проявляется возбуждение тех же групп нейронов, что и при осуществлении условнорефлекторных реакций. Импульсные реакции при этих видах внутреннего торможения возникают и окан-

чиваются в первые 300 мс после начала раздражения, в то время как на положительные раздражения эти же нейроны начинают реагировать не ранее 100—300 мс, а чаще и значительно позже, реакции продолжаются 1—2 с.

В месте проекции условного раздражения — слуховой коре — во внутреннем торможении частично участвуют те же нейроны, которые реагируют и на положительное условное раздражение. Но кроме того

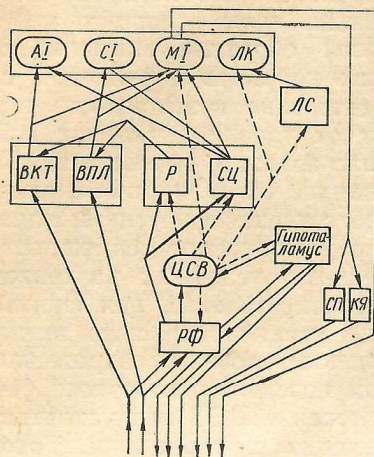


Рис. 5. Фрагмент схемы межцентральных отношений при осуществлении и внутреннем торможении условного рефлекса.

В овальных рамках — структуры, импульсную активность которых при внутреннем торможении исследовали в настоящих экспериментах: АІ — слуховая, СІ — соматосенсорная, МІ — моторная, ЛК — лимбическая кора, ЛС — лимбическая система, ВКТ — внутреннее коленчатое тело, ВПЛ — вентропостеролатеральное ядро, Р — ретикулярное ядро, СЦ — срединный центр, ЦСВ — центральное серое вещество, РФ — ретикулярная формация, СП — стриопаллидарная система, КЯ — красное ядро. Пунктиром обозначены эфферентные связи ЦСВ, которые прерываются во время внутреннего торможения.

в этой зоне коры после обучения увеличиваются группы нейронов, которые реагируют импульсными разрядами или только на положительные, или только на дифференцировочные раздражения. Реакции нейронов слуховой коры на положительные и отрицательные раздражения очень сходны, их продолжительность обычно не превышает 200 мс.

В лимбической коре помимо нейронов, которые реагируют как на дифференцировочное, так и на положительное раздражение коротколатентным возбуждением на протяжении 100—200 мс, выделяется группа нейронов, реагирующих таким же возбуждением только на дифференцировочное раздражение.

У большинства нейронов ЦСВ угашение и дифференцировка вызывают угнетение или полное устранение импульсных реакций, многие нейроны резко снижают уровень фоновой импульсной активности.

Обосновывается предположение, что замыкание условного рефлекса — это результат включения дополнительных неспецифических импульсных потоков к коре, благодаря активированию ЦСВ, а внутреннее торможение — результат устранения активирующих влияний ЦСВ на вышележащие структуры, благодаря коротколатентным реакциям нейронов корковых зон, вызываемых дифференцировочными раздражениями.

V. M. Storozhuk

NEUROPHYSIOLOGICAL ANALYSIS OF INTERNAL INHIBITION

Neuronal reactions of the somatic, auditory, motor, limbic cortex and PAG were studied in chronic cats during classical and instrumental conditional reflex. It is shown that during the extinction and differentiation of conditioned reflex an excitement was observed in the same group of neurons of somatic and motor cortex as during the realization of conditioned reactions. Neurons which respond to positive conditioned stimulation partially participate in a process of internal inhibition in the auditory cortex (the projection field of conditioned stimuli). But the quantity of the neuronal groups reacting either only to positive or only to differential stimuli increased after the conditioning. In the limbic cortex besides the neurons responding by short-latency excitement for 100-300 ms to differential and conditional stimulation a group of neurons is distinguished