

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ им. А. А. БОГОМОЛЬЦА

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Научно-теоретический журнал • Основан в 1955 г. • Выходит 1 раз в 2 месяца

Том 30, № 6, ноябрь—декабрь, 1984

Киев Наукова думка

УДК 612.833.81+591.51.612.822

Ж. А. Крученко, В. В. Саченко, Н. Н. Ковальчук

РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ ПЕРВОЙ СОМАТОСЕНСОРНОЙ КОРЫ КОШКИ ПРИ ВНЕШНЕМ И ВНУТРЕННЕМ ТОРМОЖЕНИИ ИНСТРУМЕНТАЛЬНОГО УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

В литературе имеются сведения об электрофизиологическом выражении дифференцировки и угашения условных рефлексов (УР) [2, 4, 6, 10, 12], однако данных по исследованию нейронной активности кортикальных пунктов сигнального и подкрепляющего стимулов при внешнем торможении условных рефлексов и их сопоставления с внутренним торможением нет. Нередко полученный отдельными авторами экспериментальный материал трудно сопоставим из-за различия методических приемов образования одного и того же вида УР. Так, проведен тонкий анализ нейронных реакций соматосенсорной и моторной коры кошки на действие коротких (щелчок) звуковых положительных и отрицательных раздражителей при осуществлении и торможении инструментального условного рефлекса постановки лапы на опору (УРП) [11]. Однако в исследованиях высшей нервной деятельности традиционной является выработка УР на продолжительные положительные и дифференцировочные раздражения. Поэтому при образовании УРП мы применяли продолжительные положительные и отрицательные звуковые сигналы. При изучении динамики условнорефлекторных перестроек активности нейронов во время УРП особенностям нейронных реакций соматосенсорной зоны коры уделяли меньше внимания, хотя участие ее в постановочном движении несомненно, так как запуск его происходит посредством прикосновения к дорсальной поверхности лапы животного.

Задача настоящей работы состояла в изучении характера реакций нейронов зоны С1 кошки (поле 3) на посторонние раздражители (ПР), вызывавшие внешнее торможение УРП, а также исследовании особенностей нейронных реакций указанной зоны коры при выработке дифференцировочного и угасательного торможения.

Методика. Опыты проведены на взрослых кошках-самцах массой 2,5—3,5 кг. Животное, подвешенное в гамаке, в первые дни приучали к экспериментальной обстановке, ему предъявляли звуковые условные стимулы с одновременным прикосновением к дорсальной поверхности передней лапы. Осуществление постановки лапы на опору в ответ на прикосновение сопровождалось подкормкой. После появления постановок лапы на опору в ответ на звуковое раздражение прикосновение отменяли. После выработки УРП животное оперировали под нембуталовым наркозом (40 мг/кг), над зоной проекции

поля 3 производили трепанацию черепа с координатами: 5—6 мм кзади от крестовидной борозды и 9 мм вниз от средней линии. В отверстие в кости быстротвердеющей пластмассой фиксировали втулку, в которую ввинчивали пластиковый цилиндр с каналом для введения микроэлектрода. Импульсную активность отводили внеклеточно стеклянными микроэлектродами с сопротивлением 3—15 Мом, заполненными 4 М раствором NaCl. О начале двигательной реакции судили по механограмме, которую отводили с помощью пьезодатчика, расположенного в области бицепса, завершение постановки лапы регистрировали фотозаписью, который находился на опорной площадке. Нейронную активность с помощью дискриминатора преобразовывали в стандартные импульсы, которые, как и отметку раздражения, механограмму и момент постановки записывали на бумажную ленту самописца. В качестве условного стимула применяли серию из 100 щелчков длительностью 1000 мс, дифференцировочного — 50 щелчков той же продолжительности. Посторонними раздражителями служили звук (частота 5 кГц), шорох бумаги и лай собаки продолжительностью 0,5 с, записанные на магнитную пленку. За 1,5 с до подачи ПР включали чернилопишущий прибор, а через 1,5 с после начала действия ПР подавали положительный условный сигнал. Интервалы между отдельными комплексами раздражений колебались от 1 до 3—4 мин. Программа опыта начиналась с подачи пяти положительных звуковых раздражений, подкрепляемых пищей, после чего следовала одна из трех серий ПР, состоящая из пяти комплексов «посторонний раздражитель + условный сигнал». Между этими сериями предъявляли пять изолированных положительных звуковых раздражений с подкреплением. Проанализирована активность 70 нейронов зоны С1. Из них 26 нейронов исследовали при выработке дифференцировочного торможения, 38 — при предъявлении животным ПР, 12 — при процедуре угашения, у 8 нейронов исследовали реакции при внешнем и внутреннем торможении УР.

Результаты. Во время УРП из 55 нейронов 12 не изменяли активности, 36 возбуждались в начале движения конечности и 7 нейронов тормозились. Типы реакций нейронов во время предшествующих УРП звуковых раздражений (а) и во время постановки лапы на опору (б, в) показаны на рис. 1. Возбудительная реакция 22 нейронов соответствовала началу механограммы с максимумом на 100 мс (рис. 1, б). Повышение активности, предшествующее на 200 мс механограмме, было выявлено у 14 нейронов. Оно особенно интенсивно проявлялось после возникновения возбуждения в мышце (рис. 1, 2, б). У семи нейронов наблюдали торможение импульсной активности, которое на 150 мс предшествовало началу механограммы и продолжалось столько же времени после ее начала (рис. 1, 3, б). В последующем частота импульсной активности увеличивалась. У отдельных нейронов предшествующее механограмме торможение могло активно прерываться началом постановочного движения, переходя в интенсивную возбудительную реакцию (рис. 1, 3, в). Активность 12 нейронов, как упоминалось, при осуществлении УРП не изменялась (рис. 1, 4, б). На действие условного раздражения реакция нейронов каждой из указанных групп оказалась возбудительного характера с ЛП преимущественно более 50 мс. В группах нейронов с предшествующим механограмме повышением или снижением частоты импульсной активности реакция на условное звуковое раздражение имела двухкомпонентную структуру (рис. 1, 2, 3, а), если же нейронная реакция развивалась одновременно с началом механограммы (рис. 1, 1, б) или нейроны не реагировали в связи с УРП, реакции на предшествующее условное раздражение обнаруживали тонический характер. Определенная часть УРП попадает на время действия условного сигнала (рис. 1, а), но предшествующее движению изменение нейронной активности не связано с реакцией нейронов на условные раздражения. Примеры реакций одиночных нейронов показывают, что предшествование импульсной реакции движению не связано непосредственно с реакцией на условный звук, хотя, вероятно, вызвано именно условным раздражением, сигнализирующим о подаче пищевого подкрепления.

При выработке дифференцировочного торможения было зарегистрировано 26 нейронов, из них 10 не реагировали ни на положительное,

ни на дифференцировочное положительное раздражение, так и при (рис. 2 гист. 1, 2, а) которых на положительное дифференцировочное — с ЛП 3 — 4 с после

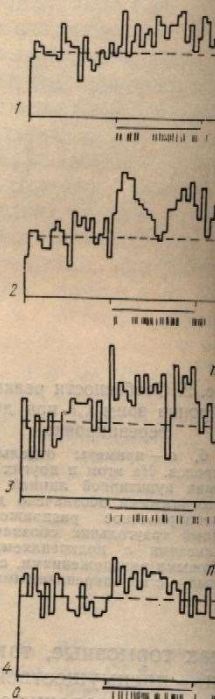


Рис. 1. Характер импульсных реакций. а — суммарные реакции нейронов на механограмму, б — типы реакций на УРП. Обозначение суммированных раздражений звукового раздражения — линия по

ху анализа импульсов. Положительный звуковой раздражитель повышает частоту импульсов. Дифференцировочное раздражение эффективно. У пяти нейронов влияние дифференцировки в среднем с 8,5-кратным снижением активности отмечено та же реакция. Положительное и отрицательное. При угашении в нейронах направленными: фотодополнительного прекращения положительных неподкрепленных происходила реакция, состоящая из ус

6 мм кзади от крестовидной и быстротвердеющей пластмассовый цилиндр с каналом отводили внеклеточно стеклотравленными 4 М раствором, которую отводили пса, завершение постановки на опорной площадке. Образовывали в стандартные амплитуду и момент постановки доводного стимула применяли дифференцировочного — 50 щелчков, служили звук (частота 1,5 с, записанные на магнитофонный прибор, а через 1,5 с — сигнал. Интервалы между 3—4 мин. Программа опыта состояла из пяти комплексов стимулов с подкреплением. Пробу нейроны исследовали при предъявлении животным ПР, реакции при внешнем и внут-

не изменяли активности, но и 7 нейроны предшествующих УРП вкли лапы на опору (б, а 22 нейроны соответ- на 100 мс (рис. 1, б). мс механограмме, было вно проявлялось после 2, б). У семи нейронов и, которое на 150 мс олжалось столько же ющем частота импульс- тронов предшествующее аваться началом поста- збудительную реакцию миналось, при осуществ- ействи условного раз- х групп оказалась воз- более 50 мс. В группах шением или снижением ованное звуковое раздра- ис. 1, 2, 3, а), если же началом механограммы язи с УРП, реакции на живали тонический ха- зремя действия условно- ижению изменение ней- ронов на условные раз- ронов показывают, что о не связано непосред- роятно, вызвано именно подаче пищевого под-

ождения было зарегистри- ни на положительное,

ни на дифференцировочное раздражения. Реакции семи нейронов на положительное раздражение и дифференцировку были сходны как при наличии, так и при отсутствии поведенческого дифференцирования (рис. 2 гист. 1, 2, а). На гистограммах представлены реализации, в которых на положительное раздражение УРП осуществлялась, а на дифференцировочное — отсутствовала. Постановочные движения возникли с ЛП 3 — 4 с после действия условного раздражения и не вошли в эпо-

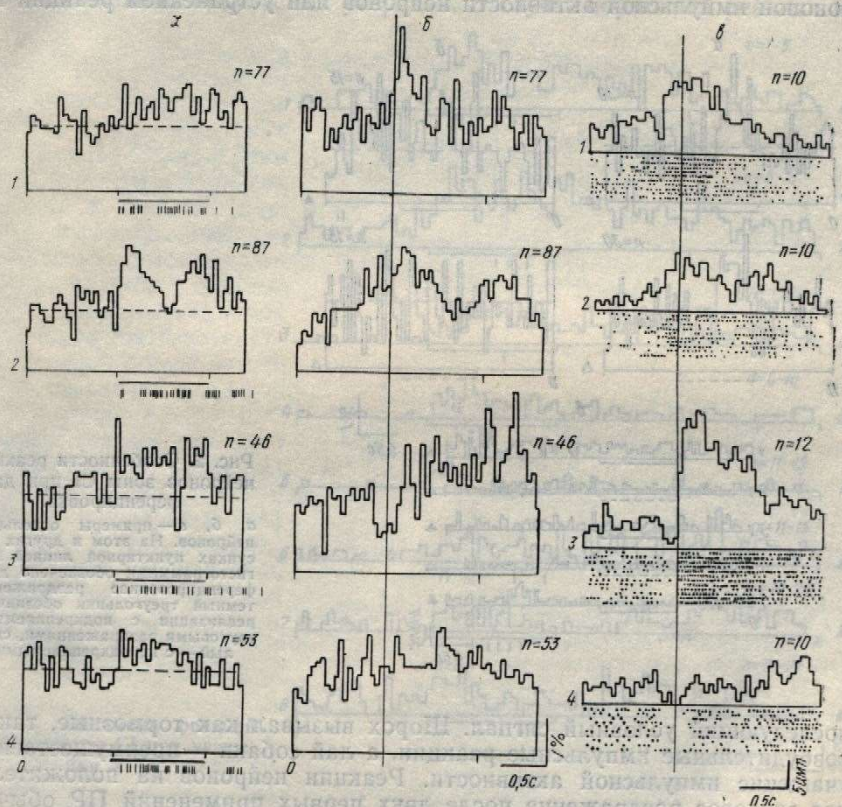


Рис. 1. Характер импульсных реакций зоны СИ, вызываемых положительным условным раздражением при осуществлении УРП.

а — суммарные реакции нейронов на звуковое раздражение при различных типах реакций на механограмму, б — типы реакций нейронов при УРП, в — примеры одиночных нейронов с различными реакциями на УРП. Обозначения на этом и других рисунках: 1—4 — номера гистограмм, n — количество суммированных реализаций; горизонтальной линией под гистограммами обозначено положительное звуковое раздражение, вертикальными черточками — момент начала УРП, вертикальной линией показано начало многографических изменений при УРП.

ху анализа импульсных гистограмм. У четырех нейронов реакции на положительный звуковой сигнал, вызывавший УРП, состояли в повышении частоты импульсных разрядов (рис. 2, гист. 1, б), а дифференцировочное раздражение, тормозившее движение, было для нейрона неэффективно. У пяти нейронов, не реагировавших на оба звуковых сигнала, влияние дифференцировки проявилось в снижении фоновой активности в среднем с 8,5 до 4,4 имп/с (рис. 2, в). Снижение фоновой активности отмечено также у трех нейронов, которые отвечали на положительное и отрицательное раздражения.

При угашении в нейронах зоны СИ изменения активности были односторонними: фоновая импульсная активность снижалась вплоть до полного прекращения ее у отдельных нейронов по мере последовательных неподкреплений положительного звукового сигнала. Параллельно происходила реорганизация нейронного условнорефлекторного ответа, состоящая в устранении позднего компонента реакции (рис. 3,

гист.5). При восстановлении УРП после подкреплений звукового раздражения поздняя следовая реакция проявилась с постепенным возвращением фоновой активности к исходному уровню (рис. 3, гист 6—8).

ПР вызывали различную поведенческую реакцию. Звук 5 кГц вызывал замирание животного, прислушивание: лай собаки — ориентировочную реакцию, поворот головы к источнику звука, голосовые реакции. Первые применения звука частотой 5 кГц сопровождалось снижением фоновой импульсной активности нейронов или устранением реакции на

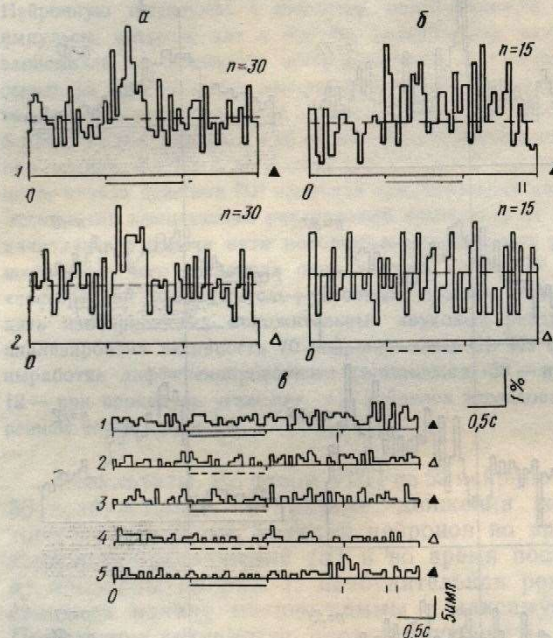


Рис. 2. Особенности реакций нейронов зоны СИ при дифференцировке.

а, б, в — примеры отдельных нейронов. На этом и других рисунках пунктирной линией под гистограммами обозначено дифференцировочное раздражение, темный треугольник обозначает реализацию с подкрепляемыми звуковыми раздражениями, светлый — с неподкрепляемыми.

последующий условный сигнал. Шорох вызывал как тормозные, так и возбуждающие импульсные реакции, а лай собаки — преимущественно учащение импульсной активности. Реакции нейронов на положительное звуковое раздражение после двух первых применений ПР обычно отличались от ответов наблюдаемых в последующем. Первые ПР вызывали торможение ответов на следующий положительный условный сигнал, а дальнейшее предъявление ПР было мало эффективным. Тормозное влияние первых применений ПР на поведенческую условнорефлекторную реакцию оказалось тоже сильнее, чем повторных. Поэтому мы анализировали импульсную активность нейронов только на первые два применения ПР, независимо от их качества (звук 5 кГц, шорох, лай). Мы сочли возможным суммировать реакции, вызванные различными ПР, принимая во внимание новизну этих раздражений для живого и наличие у него ориентировочного рефлекса.

По характеру влияния двух первых ПР на последующую нейронную активность, вызванную положительным условным раздражением, выделено две группы нейронов: группа из 16 нейронов, у которых реакция на положительный условный сигнал после предшествовавшего ПР снижалась или вообще исчезала, независимо от того, какую реакцию вызывал сам ПР; группа из 9 нейронов, у которых ПР приводило к усилению реакции на последующее условное раздражение (рис. 4, а, б, 1, 2). В каждой группе суммарный ответ нейронов на два последовательных положительных условных сигнала до применения ПР (рис. 4, а, б, 3) сравнивался с суммарным ответом этих же нейронов на условные раздражения после применения двух последовательных ПР (рис. 4, а, б, 4). Оказалось, что у нейронов первой группы применение ПР

вызывало снижение (рис. 4, а). Ответ на раздражение снижился. У нейронов второй группы применение ПР вызывало повышение (рис. 4, б) ответа на положительный условный сигнал.

На ПР нейроны реагируют снижением частоты им-

Рис. 3. Динамика реакции нейрона зоны СИ при угашении УРП.

ПР средняя частота импульсов звукового раздражения проявлялась фазой угашения. Частота импульсов звукового раздражения ПР частота импульсов звукового раздражения превышала частоту фоновой активности.

Показан неоднородный характер реакции на угашение ПР. В некоторых нейронах можно было наблюдать уменьшение реакции на угашение ПР. На других нейронах реакция на угашение ПР была усиленной. Дифференцировочное раздражение вызывало увеличение активности на угашение ПР. Реакция на угашение ПР была усиленной (гист. 5).

Обсуждение результатов. Показано, что при осуществлении первой соматосенсорной стимуляции 6 мм кзади от кресто-

лений звукового раз-
с постепенным воз-
нию (рис. 3, гист 6—8).
кцию. Звук 5 кГц вы-
й собаки — ориентиро-
ка, голосовые реакции.
воздались снижением
транением реакции на

Рис. 2. Особенности реакций
нейронов зоны С1 при диф-
ференцировке.

а, б, в — примеры отдельных
нейронов. На этом и других ри-
сунках пунктирной линией под-
гистограммами обозначено диф-
ференцированное раздражение,
темный треугольник обозначает
электризацию с подкрепляемыми
звуковыми раздражениями, свет-
лый — с неподкрепляемыми.

как тормозные, так и
ки — преимущественно
ронов на положитель-
применений ПР обычно
цем. Первые ПР вызы-
тельный условный сиг-
эффективным. Тормоз-
ческую условнорефлек-
овторных. Поэтому мы
только на первые два
к 5 кГц, шорох, лай).
вызванные различными
раздражений для живого и

последующую нейрон-
ловным раздражением,
ронов, у которых реак-
предшествовавшего ПР
т того, какую реакцию
орых ПР приводило к
здражение (рис. 4, а, б,
ионов на два последова-
применения ПР (рис. 4,
же нейронов на услов-
довательных ПР (рис.
группы применение ПР

вызывало снижение фоновой активности нейронов с 7 до 2,8 имп/с (рис. 4, а). Ответ нейронов на положительный условный сигнал нивелировался. У нейронов второй группы применение ПР (рис. 4, б, 4) вызывало повышение фоновой активности нейронов и рост интенсивности ответа на положительный сигнал в два раза по сравнению с исходным уровнем.

На ПР нейроны коры С1 реагировали как возрастанием, так и снижением частоты импульсных разрядов. В случае тормозной реакции на

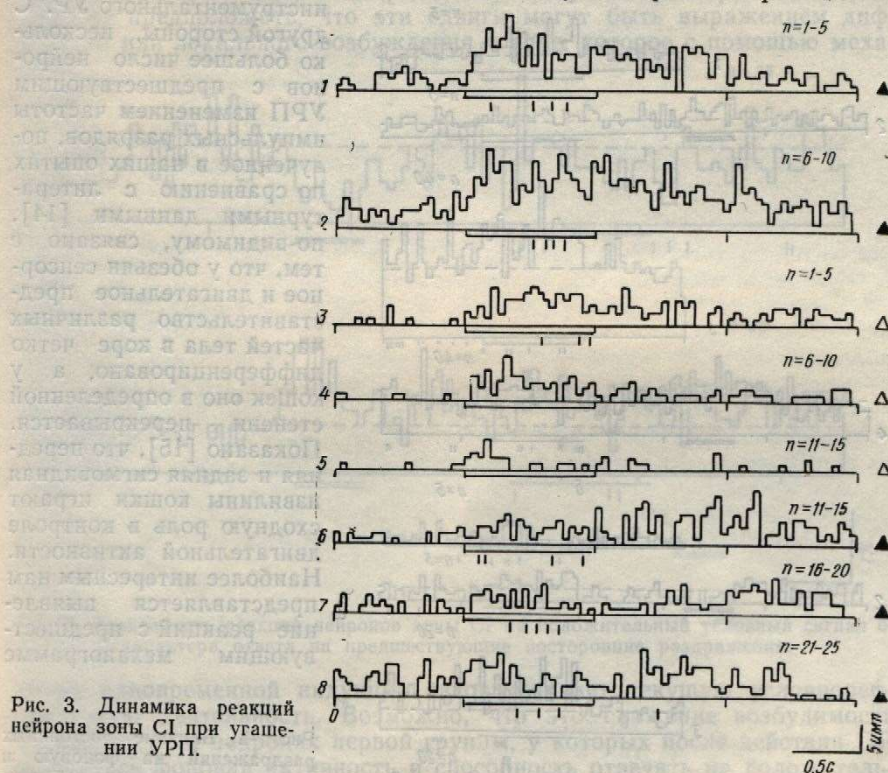


Рис. 3. Динамика реакций
нейрона зоны С1 при угаше-
нии УРП.

ПР средняя частота импульсной активности нейронов на положительное звуковое раздражение не отличалась от фона (рис. 5, гист. 1), однако проявлялся фазный компонент реакции на 100 мс после начала условного звукового раздражения. При возбудительных реакциях на ПР частота импульсной реакции на положительный сигнал в два раза превышала частоту фона (рис. 5, гист. 2).

Показан неоднородный характер активности при развитии внешне-го и внутреннего торможения на одном и том же нейроне. На одних нейронах можно было наблюдать снижение фоновой активности и уменьшение реакции на положительный сигнал при введении дифференцировки, при угашении и при развитии внешнего торможения под влиянием ПР. На других нейронах начальные возбудительные реакции на дифференцировочные раздражения не отличались от ответов на положительное раздражение (рис. 6, гист. 2—6), однако чередование положительных и отрицательных раздражений приводило к снижению фоновой активности с 15 (гист. 1) до 5 имп/с (гист. 5), а ПР активно тормозило реакцию нейрона на следующий за ним положительный условный сигнал (гист. 7).

Обсуждение результатов. Полученные результаты указывают на то, что при осуществлении УРП у 40 % зарегистрированных нейронов первой соматосенсорной коры кошки в месте, расположенном на 5—6 мм кзади от крестовидной борозды, реакции возникают во время на-

чального возбуждения мышц конечности. Эти реакции могут быть связаны с обратной афферентацией и не зависят непосредственно от условного афферентного сигнала. Ответы 38 % нейронов опережали начало миографической реакции на 150—200 мс и могли иметь как возбудительный (25 %), так и тормозный (13 %) характер. Наличие в соматосенсорной коре столь большого числа нейронов, реагирующих до постановки лапы в ответ на предъявление условного сигнала, можно

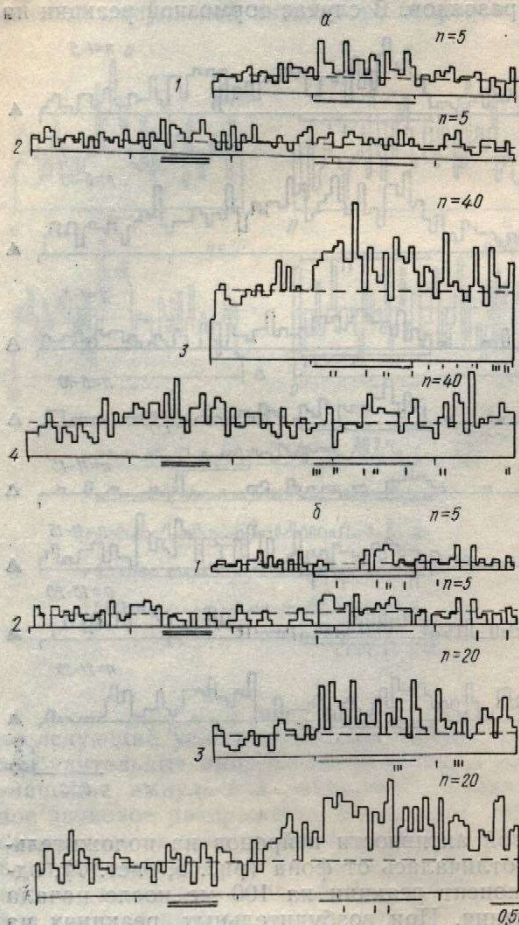


Рис. 4. Влияние постоянных раздражений на фоновую и вызванную активность нейронов зоны СИ.

Две горизонтальными линиями под гистограммами обозначено экстраадреналическое, пунктирная линия — среднее значение частоты фоновой активности.

торможением импульсной активности. Роль одновременно возбуждающихся и тормозящихся нейронов перед осуществлением условно-рефлекторного двигательного акта, возможно, состоит в обеспечении координации локального движения конечности. В зоне СИ кошки выявлены две группы нейронов с различным типом реакции на положительный условный сигнал после предъявления ПР: в первой группе реакции на положительный сигнал после предъявления ПР нивелировались или уменьшались, фоновая активность также снижалась; во второй группе ПР приводило к увеличению фоновой активности и возрастанию интенсивности ответа на положительный сигнал. В фоновой активности нейронов отражается как уровень возбудимости, так и межнейронные связи и взаимоотношения [1, 3, 4]. Две группы нейронов в зоне СИ с противоположным характером изменений фоновой активности и реакции на положительный условный сигнал под влиянием ПР свидетельствуют, вероятно, о различном функциональном состоянии этих нейронов. Одно из возможных значений функциональных особенностей нейронов, снижающих фоновую

активность и интенсивность действия ПР, может состоять в двигательной коре в структурах головного мозга, которое вызывает в опытах усиление фоновый условный сигнал синхронизация электрической активности головного мозга, наблюдения позволяют предположить, что фоновый или локальный

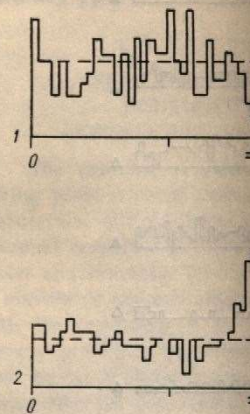


Рис. 5. Зависимость реакций от характера ответа.

низма одновременной и рефлекторной деятельности проявляется на нейронах снижалась фоновая активность условного раздражителя.

Существует мнение, что процесс, происходящий в корковом нейроне при положительном условном раздражении, классическом оборонительном, гировавшие на условно-дифференцировочному раздражению, ваний положительного дифференцировку приоб-положительный сигнал, что дифференцировку как выработку при выработанном инс-зона слабо дифференци-лы продолжительности раздражения с самого даным [11], малоотли-нального значения выз-тывоположные реакции: выявлялись в среднем ч-чальные 50 мс после таким образом, что каж-

акции могут быть свя-
заны непосредственно от ус-
ловия, нейроны опережали на-
пряжения, могли иметь как воз-
буждающий характер. Наличие в
нейронах, реагирующих на ус-
ловный сигнал, можно
связать с выработкой
инструментального УР. С
другой стороны, несколь-
ко большее число нейро-
нов с предшествующим
УР изменением частоты
пульсных разрядов, по-
лученное в наших опытах
в сравнении с литера-
турными данными [14],
видимо, связано с
тем, что у обезьян сенсор-
ное и двигательное пред-
ставительство различных
частей тела в коре четко
дифференцировано, а у
человека оно в определенной
степени перекрывается.
Показано [15], что перед-
няя и задняя сигмовидная
волны кошки играют
одинаковую роль в контроле
двигательной активности.
Наиболее интересным на-
м представляется выявле-
ние реакции с предшеству-
ющим механограмме

рис. 4. Влияние постоянных
раздражений на фоновую и
вызванную активность нейронов
зоны С1.

горизонтальными линиями
гистограммами обозначено экс-
цитационное, пунктирная ли-
ния — среднее значение частоты фо-
новой активности.

одновременно возбуждаю-
щим действием условно-
но, состоит в обес-
печении конечности. В зоне
с различными ти-
пами сигналов после предъяв-
ления условного сигнала после
предъявления, фоновая актив-
ность приводила к увеличению
частоты ответа на положи-
тельные раздражения, что от-
ражается как уро-
вень и взаимоотношения
противоположным характе-
ром на положительный ус-
ловный сигнал, вероятно, о различ-
ных. Одно из возможных зна-
чений, снижающих фоновую

активность и интенсивность реакций на положительный сигнал после
действия ПР, может состоять в том, чтобы ограничить распространение
к двигательной коре возбуждения, возникающего в ниже лежащих
структурах головного мозга под влиянием внешнего звукового раздра-
жения, которое вызывает ориентировочную реакцию. Полученное в на-
ших опытах усиление фоновой активности и уровня ответа на положи-
тельный условный сигнал другой группы нейронов после ПР, как и де-
синхронизация электрической активности в различных структурах го-
ловного мозга, наблюдаемая [7, 8, 13] при внешнем торможении, по-
зволяют предположить, что эти сдвиги могут быть выражением диф-
фузного или локального возбуждения в коре, которое с помощью меха-

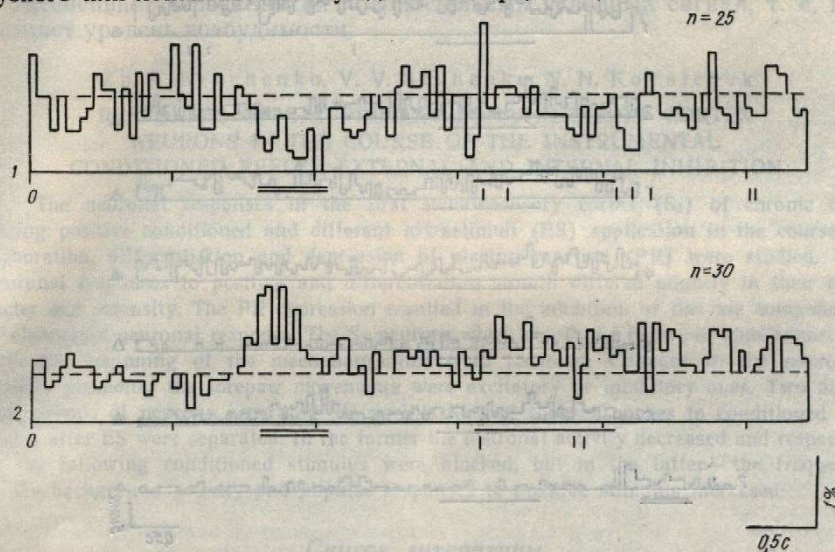


Рис. 5. Зависимость реакций нейронов зоны С1 на положительный условный сигнал от
характера ответа на предшествующие посторонние раздражения.

низма одновременной индукции затормаживает текущую условнореф-
лекторную деятельность. Возможно, что это снижение возбудимости
проявляется на нейронах первой группы, у которых после действия ПР
снижалась фоновая активность и способность отвечать на положитель-
ное условное раздражение.

Существует мнение, что выработка дифференцировки является ак-
тивным процессом, происходящим на фоне возбуждения [5], при кото-
ром корковый нейрон проявляет себя так же, как и при образовании
положительного условного рефлекса [2, 9]. Так, в исследованиях при
классическом оборонительном УР [9] нейроны зоны С1, отчетливо реа-
гировавшие на условное раздражение, были вначале индифферентны к
дифференцировочному раздражению и лишь после повторных чере-
дований положительного и отрицательного сигналов реакции нейронов на
дифференцировку приобретали характер, аналогичный реакциям на по-
ложительный сигнал, что дало повод авторам рассматривать дифферен-
цировку как выработку второго УР на фоне первого. В наших опытах
при выработанном инструментальном пищевом УР нейроны этой же
зоны слабо дифференцировали положительный и отрицательный сигна-
лы продолжительностью 1000 мс, реагируя сходным образом на оба
раздражения с самого начала введения дифференцировки. По другим
данным [11], малоотличимые короткие раздражения различного сиг-
нального значения вызвали в нейронах соматосенсорной коры про-
тивоположные реакции: на положительный звуковой щелчок реакции
выявлялись в среднем через 450 мс, а на дифференцировочный — в на-
чальные 50 мс после раздражения. Эти факты можно расценивать
таким образом, что каждый вырабатываемый УР имеет свой специфи-

ческий нейронный механизм, обусловленный физическими и биологическими свойствами сочетаемых раздражений и определенными формами поведения данного организма. Однако имеются и некоторые общие специфические изменения нейронной активности. В частности, это относится к динамике угашения нейронных реакций при отмене подкрепления, наблюдаемых как при оборонительных УР, так и при инструментальных пищевых [6, 10], что выражается в постепенном угнетении поздних следовых разрядов при неизменном проявлении начальной фазы ответа, вплоть до полного прекращения фоновой импульсации при

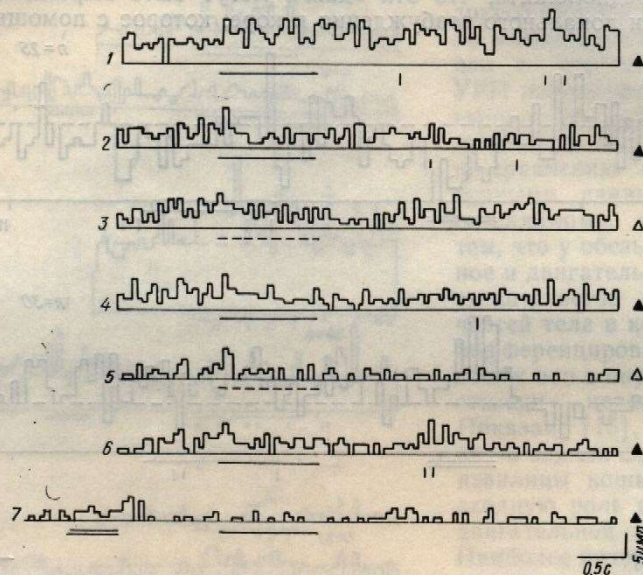


Рис. 6. Реакции нейрона при внешнем и внутреннем торможении УРП.

длительной процедуре угашения. По нашим данным, при развитии внешнего и внутреннего торможения реакции нейронов зоны С1 имели как однонаправленный, так и противоположный характер. Один и тот же нейрон тормозил реакцию после применения ПР и в то же время не участвовал в дифференцировании сигналов. Реакции других нейронов при внешнем и внутреннем торможении были сходны. В основе таких отличий в реакциях отдельных нейронов могут лежать различные механизмы двух видов торможения условнорефлекторной деятельности, обусловленные в первом случае кратковременным влиянием постороннего сигнала на нейронные структуры, а во втором — длительным применением неподкрепляемого раздражения, способным привести к существенным перестройкам во взаимодействии отдельных корковых нейронов, объединившихся в систему, выполняющую специализированную деятельность.

Выводы. В зоне С1 кошки зарегистрированы нейроны, ответы которых совпадали с началом механограммы или опережали ее. Предшествующие движению изменения импульсной активности были как возбуждающего, так и тормозного характера.

Во время угашения нейроны зоны С1 снижали фоновую активность; в ответах на неподкрепляемый стимул вначале угасались поздние компоненты выработанных реакций.

Посторонние раздражители, вызывавшие внешнее торможение инструментального УР, оказывали влияние на фоновую активность и последующую реакцию нейронов на положительное условное раздражение. В одной группе нейронов фоновая активность снижалась и устранялись реакции на последующий условный стимул. Во второй группе

частота фона увеличивалась, а амплитуда возросла.

Отдельные нейроны внешнего и внутреннего торможения УР, а другие —

Полученный экспериментальный результат позволяет заключить, что нейроны УР в зоне С1 кодируют не только значительную информацию об интенсивности реакции, но и уровень воз-

Zh. A. Kruc

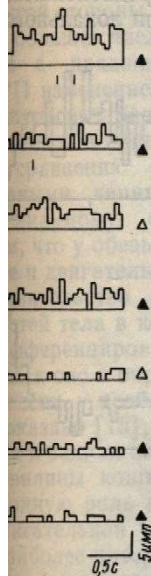
RESPONSES OF NEURONS CONDITIONED

The neuronal responses during positive conditioning, elaboration, differentiation of neuronal responses to positive and negative stimuli, character and intensity. The level of elaborated neuronal responses with the beginning of the activity preceding the fore- and after groups of neurons and the effect of the stimulus after ES were separated into the following conditions of the background activity

1. Анохин П. К. Принципы систем. В кн.: Принципы систем. М.: Наука, 1981. — 111 с.
2. Гасанов У. Г. Внутреннее торможение. М.: Наука, 1981. — 111 с.
3. Гасанов У. Г. Системы торможения. М.: Наука, 1981. — 111 с.
4. Котляр Б. И. Механизмы торможения. М.: Наука, 1977. — 206 с.
5. Кратин Ю. Г. Анализ торможения. М.: Наука, 1977. — 206 с.
6. Рабинович М. Я. Замедление торможения. М.: Наука, 1977. — 206 с.
7. Ройтбак А. И. Анализ торможения. М.: Наука, 1977. — 206 с.
8. Соколов Е. Н. Восприятие торможения. М.: Наука, 1977. — 206 с.
9. Сторожук В. М., Семин В. М. Торможение условного оборонительного рефлекса. М.: Наука, 1977. — 206 с.
10. Сторожук В. М., Кручинин В. М. Торможение условного оборонительного рефлекса. М.: Наука, 1977. — 206 с.
11. Сторожук В. М., Талицкий В. М. Торможение условного оборонительного рефлекса. М.: Наука, 1977. — 206 с.
12. Шульгина Г. И. Биологическое торможение. М.: Наука, 1977. — 206 с.
13. Эрнандес-Пеон Р. Нейронные механизмы торможения. М.: Наука, 1977. — 206 с.
14. Delgado J. M. R. Hidd. p. 673—681.
15. Evarts E. V. Contrast cerebral cortex during p

Ин-т физиологии им. А. А. УССР, Киев

ическими и биологическими определенными формами и некоторые общие специфические. В частности, это относится к отмене подкрепления, так и при инструментальном постепенном угнетении явления начальной фоновой импульсации при



реннем торможении

ным, при развитии внешнего торможения зоны С1 имели как характер. Один и тот же ИР и в то же время не акция других нейронов сходны. В основе таких лежат различные мелекторной деятельности, влиянием посторонним — длительным присутствием привести к судельных корковых нейто специализированную

ы нейроны, ответы которых пережали ее. Предшествующности были как возбу-

али фоновую активность; угашались поздние ком-

внешнее торможение ионовую активность и поное условное раздражение снижалась и устранялось. Во второй группе

иол. журн., 1984, т. 30, № 6

частота фона увеличивалась, импульсный ответ на положительное раздражение возрастал.

Отдельные нейроны зоны С1 по-разному реагировали при развитии внешнего и внутреннего торможения УРП. Одни корковые элементы вовлекались в обеспечение как внешнего, так и внутреннего торможения УР, а другие — одного из них.

Полученный экспериментальный материал позволяет сделать заключение, что нейронные механизмы внутреннего и внешнего торможения УР в зоне С1 качественно различны, так как при внешнем торможении значительная часть нейронов увеличивает фоновую активность и интенсивность реакций на положительный условный сигнал, т. е. повышает уровень возбудимости.

Zh. A. Kruchenko, V. V. Sachenko, N. N. Kovalchuk

RESPONSES OF CAT PRIMARY SOMATOSENSORY CORTEX

NEURONS IN THE COURSE OF THE INSTRUMENTAL

CONDITIONED REFLEX EXTERNAL AND INTERNAL INHIBITION

The neuronal responses in the first somatosensory cortex (S₁) of chronic cats during positive conditioned and different extrastimuli (ES) application in the course of elaboration, differentiation and depression of placing reaction (PR) were studied. The neuronal responses to positive and differentiation stimuli differed slightly in their character and intensity. The PR depression resulted in the inhibition of the late components of elaborated neuronal response. The S₁ neurons which responded before or simultaneously with the beginning of the mechanogramme were recorded. Changes in the neuronal activity preceding the forepaw movements were excitatory or inhibitory ones. Two different groups of neurons according to peculiarities of their responses to conditioned stimulus after ES were separated. In the former the neuronal activity decreased and responses to the following conditioned stimulus were blocked, but in the latter — the frequency of the background activity and impulse responses to positive stimulus increased.

Список литературы

1. Анохин П. К. Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем. — В кн.: Принципы системной организации функций. М.: Наука, 1973, с. 15—61.
2. Гасанов У. Г. Внутреннее торможение. — М.: Наука, 1972, —180 с.
3. Гасанов У. Г. Системная деятельность корковых нейронов при обучении. — М.: Наука, 1981, —111 с.
4. Котляр Б. И. Механизмы формирования временной связи. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977, —206 с.
5. Кратин Ю. Г. Анализ сигналов мозгом. — Л.: Наука, 1977, —240 с.
6. Рабинович М. Я. Замыкательная функция мозга. — М.: Медицина, 1975, —248 с.
7. Ройтбак А. И. Анализ электрических явлений в коре больших полушарий при угашении ориентировочных и условных рефлексов. — В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. — М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 87—95.
8. Соколов Е. Н. Восприятие и условный рефлекс. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1958, —330 с.
9. Сторожук В. М., Семенюк Е. Ф. Динамика нейронных реакций в процессе выработки условного оборонительного рефлекса на звук. — Нейрофизиология, 1978, 10, № 4, с. 339—347.
10. Сторожук В. М., Крученко Н. А., Семенюк Е. Ф. Активность корковых нейронов при условнорефлекторном торможении. — Физиол. журн., 1980, 26, № 4, с. 481—489.
11. Сторожук В. М., Тальнов А. Н. Реакции нейронов соматической коры при инструментальном рефлексе постановки лапы на опору. — Нейрофизиология, 1982, 14, № 4, с. 392—401.
12. Шульгина Г. И. Биоэлектрическая активность головного мозга и условный рефлекс. — М.: Наука, 1978, —132 с.
13. Эрнандес-Пеон Р. Нейрофизиологические корреляты привыкания и других проявлений пластического (внутреннего) торможения. — В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 96—109.
14. Delgado J. M. R. Hidden motor cortex of the cat. — Amer. J. Physiol., 1952, 170, N 3, p. 673—681.
15. Everts E. V. Contrasts between activity of precentral and postcentral neurons of cerebral cortex during movement in the monkey. — Brain. Res., 1972, 40, N 1, p. 25—31.

Ин-т физиологии им. А. А. Богомольца
АН УССР, Киев

Поступила 03.06.83

Физиол. журн., 1984, т. 30, № 6

649