

15. *Moffett A., Ettlinger G., Morton H. B., Piercy M. F.* Tactile discrimination performance in the monkey: the effect of ablation of various subdivisions of posterior parietal cortex.— *Cortex*, 1967, 3, N 1, p. 59—96.
16. *Niimi K., Matsuoka H., Yamazaki Y., Katayama T.* Thalamic afferents to the anterior and middle suprasylvian gyri in the cat traced with horseradish peroxidase.— *J. Hirnforschung*, 1983, 24, N 2, p. 173—187.
17. *Pandya D. N., Vignolo L. A.* Interhemispheric projections of the parietal lobe in the rhesus monkey.— *Brain Res.*, 1969, 15, N 1, p. 49—65.
18. (*Penfield W., Jasper H.*) Пенфилд У., Джаспер Г. Эпилепсия и функциональная анатомия головного мозга человека.— М.: Изд-во иностр. лит., 1957.— 482 с.
19. *Steriade M., Diallo A., Oakson G., White-Guay B.* Some synaptic inputs and ascending projections of lateral posterior thalamic neurons.— *Brain Res.*, 1977, 131, N 1, p. 39—53.
20. *Steriade M., Kitsikis A., Oakson G.* Thalamic inputs of subcortical targets of cortical neurons in area 5 and 7 of the cat.— *Exp. Neurol.*, 1978, 60, N 3, p. 420—442.

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

Поступила 16.05.85

УДК 612.833+591.51.612.822

А. Г. Задорожный, Е. Ф. Рязанцева

## ТОРМОЗЯЩЕЕ ВЛИЯНИЕ ПОСТОРОННИХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ НА ИМПУЛЬСНУЮ АКТИВНОСТЬ НЕЙРОНОВ МОТОРНОЙ КОРЫ ПРИ УСЛОВНОМ ОБОРОНИТЕЛЬНОМ РЕФЛЕКСЕ У КОШКИ

Исследования влияния посторонних раздражителей на условный рефлекс были начаты еще в лаборатории И. П. Павлова [6]. Тогда же поведенческая реакция животного на новизну раздражения и на посторонние раздражения была названа ориентировочным рефлексом, были описаны фазы ее развития, тормозящее влияние этого рефлекса на текущую рефлекторную деятельность животного — внешнее торможение по И. П. Павлову.

В связи с широким исследованием нейронных механизмов условно-рефлекторной деятельности [4, 12, 13, 17, 18] в последнее время выделены и описаны отдельные компоненты многофазной нейронной реакции структур головного мозга на условные и безусловные раздражители [9, 10]. Описаны некоторые особенности этих компонентов при выработке, осуществлении и угашении условных рефлексов, а также во время дифференцировки раздражителей [9]. Сведений о влиянии внешних посторонних раздражителей на нейронную активность головного мозга при условнорефлекторной деятельности в литературе почти нет.

Мы изучали характер изменений нейронных реакций в моторной коре кошки во время выработки и осуществления двигательного условного оборонительного рефлекса при предъявлении животному звуковых посторонних раздражителей в различные временные интервалы по отношению к условному звуку.

### Методика

Опыты проведены на 12 кошках. Предварительно под нембуталовым наркозом (40 мг/кг внутривенно) осуществляли оперативный доступ к коре задней сигмовидной извилины (поле 4) правого полушария головного мозга и с помощью акрилатов устанавливали на костях черепа специальное крепление для последующей фиксации головы животного и устройства для погружения микроэлектродов. После операции в течение двух-трех дней животных приучали к обстановке опытов. Затем начинали выработку условного рефлекса.

Двигательный условный оборонительный рефлекс (УОР) вырабатывали на звуковые щелчки, следующие с частотой 50/с. Длительность условного сигнала составляла

800—1000 мс, в некоторых случаях до 2 с, а его интенсивность — 60 дБ над порогом слышимости человека. Безусловным подкреплением служили одиночные электрокожные раздражения (ЭКР) межпальцевых участков передней левой лапы прямоугольными толчками тока длительностью 0,4 мс и силой, достаточной для возникновения отчетливой двигательной реакции этой конечности.

Микроэлектродную регистрацию импульсной активности (ИА) нейронов моторной области коры (поле 4) осуществляли внеклеточно стеклянными микроэлектродами по общепринятой методике [5]. Предварительно усиленную ИА нейронов формировали в стандартные сигналы с помощью амплитудного дискриминатора и регистрировали на чернильнопишущем самописце. Одновременно осуществляли записи механограммы передней левой лапы, условного и безусловного раздражений и посторонних звуковых сигналов.

В ходе экспериментов исследовали динамику изменений фоновой и вызванной ИА нейронов указанной области коры головного мозга при угашении ориентировочной реакции животного на условный звук, во время выработки, упрочнения и угашения УОР, а также при предъявлении животному в это время звуковых посторонних раздражителей (ПР). ПР, записанные на магнитной ленте, в виде писка (5 кГц), шороха и лая собаки подавали через колонку магнитофона. Длительность каждого из указанных ПР составляла 500 мс, уровень их звучания 35—40 дБ над уровнем слышимости человека. Временные интервалы между ПР и условным звуком можно было изменять в ходе экспериментов.

На всех указанных этапах ИА нейронов коры головного мозга сопоставляли с поведенческой двигательной реакцией (механограммой). На основании полученных данных строили растровые и перистимульные гистограммы ИА корковых нейронов.

### Результаты и их обсуждение

Первые предъявления изолированного звука, используемого в дальнейшем в качестве условного раздражителя, вызывали у всех экспериментальных животных четко определяемую ориентировочную реакцию, которая в большинстве случаев сопровождалась хорошо выраженной общей двигательной реакцией. При повторных применениях этого же звукового раздражения с интервалами 1—5 мин ориентировочная реакция животного быстро угасала (на 3—4 его применения), а общая двигательная активность практически не проявлялась уже после 5—10 предъявлений будущего условного звука (УЗ).

Электрокожное раздражение (ЭКР) вызывало безусловнорефлекторную реакцию отдергивания стимулируемой лапы и в течение первых 3—6 применений — двигательное беспокойство животного в межстимульные периоды.

После 5—10 сочетаний УЗ с ЭКР частота и выраженность межстимульных движений уменьшалась, и в большинстве случаев уже после 15—20 сочетаний появлялись двигательные реакции на условный звук той лапой, которую раздражали в виде подкрепления электрическим током. Ежедневно предъявляли 25—30 сочетаний. Упроченный условный рефлекс обычно получали после 3—4 дней тренировки животного. Животных, у которых даже после 7 дней не удавалось получить устойчивого УОР, в дальнейшем из опытов исключали. У отдельных особей прочно выработанный условный рефлекс образовывался уже на второй день.

Измерение латентных периодов безусловнорефлекторного движения при предъявлении животному сочетаний УЗ с подкреплением электрическим током показало их вариабельность от 11,1 до 49,9 мс. При этом это наблюдалось у всех животных и не зависело от стадии выработки условного рефлекса. Следовательно, можно думать, что состояние возбудимости сегментарных рефлекторных дуг не остается на одном каком-то постоянном уровне, а меняется в результате нисходящих супрасегментарных влияний, вызванных предшествующим индифферентным или сигнальным раздражителем.

Условнорефлекторные движения на стадии генерализации и в период становления УОР были многокомпонентными и длительными. На

записях механограмм в этот период можно было выделить два максимума с флюктуацией скрытых периодов их возникновения (от 64,7 до 1271,4 мс для первого, и от 192,9 до 2044,0 мс для второго). При упроченном УОР двигательные реакции утрачивали многокомпонентность и отличались сравнительно большей стабильностью, что наблюдали многие исследователи [6, 7, 10, 13]. Следует отметить, что и в период выработки условного рефлекса, и на стадии его упрочения у животного после включения УЗ развивались непредсказуемые коротколатентные (20—35 мс) движения типа вздрагивания. В отдельных случаях наблюдали, как в ответ на включение УЗ животное поднимало обе передние лапы и зависало передней половиной туловища на приспособлениях, жестко фиксирующих голову. ПР предъявляли животным с хорошо упроченным условным рефлексом (эффективность условного звука составляла 85—95 %, у одного животного — 100 %). Первое применение ПР вызывало у таких животных вздрагивание с латентным периодом 20—35 мс и четкую ориентировочную реакцию, на фоне которой наблюдалось общее двигательное беспокойство. В отдельных случаях животное как бы замирало в ответ на включение ПР. По мере повторения каждого вида ПР первым исчезало вздрагивание, затем — ориентировочная реакция с двигательным компонентом той лапой, на которую наносили ЗКР, и уже третий — пятый посторонний звуковой сигнал не вызывал видимых поведенческих изменений. Эффективность была почти всегда выше, чем других ПР.

*Импульсная активность нейронов моторной коры при угашении и внешнем торможении условного рефлекса.* Зарегистрировано 86 нейронов, из них у 23 проведена регистрация ИА при предъявлении изолированного звукового раздражителя до выработки условного рефлекса. Изменения в ИА нейронов при предъявлении животному звука возникали с латентным периодом 20—100 мс. Характер этих изменений хотя и не был строго постоянным, однако при суммировании пяти и более реализаций позволял выделить несколько фаз, подобных описанным ранее [9, 10]. Общие черты такого многофазного ответа послужили основой для разделения исследованных нейронов на несколько групп. Первую группу составили 49 нейронов (56,9 %), у которых применяемый нами звуковой раздражитель (в последующем УЗ) вызывал хорошо выраженную фазу начального возбуждения. Эта фаза развивалась с латентным периодом 25—50 мс и длилась до 100—200 мс. Естественно, она включает в себя начальный импульсный ответ (афферентной природы) и ранние следовые разряды [9, 10], которые обусловлены как следовым действием афферентного сигнала, так и пластическими перестройками нейронной активности при обучении. Характерно, что у нейронов этой группы фаза начального возбуждения в ответе на звук сохранялась и на протяжении всего периода выработки условного рефлекса. У многих нейронов этой группы вслед за фазой начального возбуждения развивались активационные следовые изменения ИА с латентным периодом 200—800 мс (поздние следовые разряды), которым иногда предшествовал короткий период (50 мс) торможения. У части нейронов (12,2 %) начало поздних следовых разрядов на 50—100 мс предшествовало условнорефлекторному движению. У остальных такие разряды совпадали с началом движения конечностью, либо развивались вскоре после него. Развитие первичного торможения с последующей активацией ИА наблюдали при выработке УОР у двух нейронов.

Вторую группу составили 30 нейронов (36,7 %), не изменяющие существенно характера распределения ИА в ответ на первые применения будущего УЗ. Кроме того, наблюдали 7 клеток (6,4 %), которые по мере выработки УОР приобретали такое свойство. Естественно, что процентное соотношение их определить трудно, так как свойственный им характер ответов на звук можно определить лишь на начальных этапах выработки УОР. В дальнейшем эти нейроны входили уже в первую группу.

В процессе выработки УОР все исследованные нейроны обычно реагировали на электрокожное раздражение начальной серией импульсов с коротким латентным периодом, после чего развивались следовые процессы, связанные с двигательной активностью (рис. 1, А). При выработанном УОР максимум изменений в ИА нейронов происходил в период действия УЗ (рис. 1, А, Б, Г), лишь в одиночных случаях наблюдали короткую активацию ИА в момент прекращения УЗ.

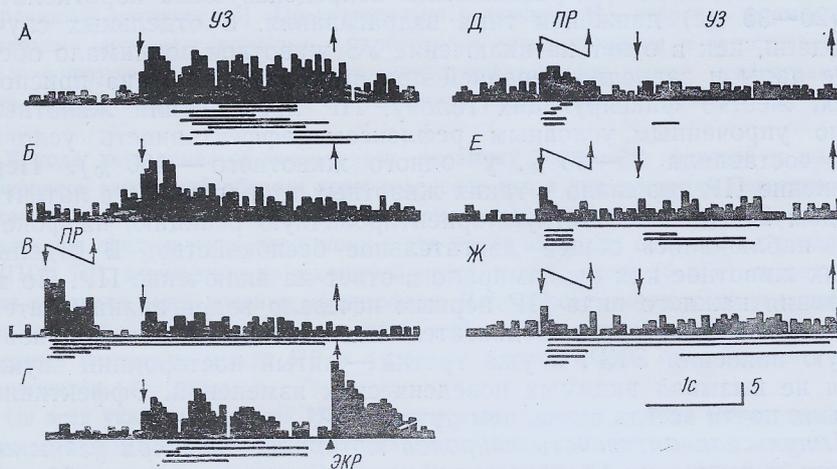


Рис. 1. Перистимульные гистограммы импульсных реакций двух нейронов (А—Г и Д—Ж) двигательной коры при различных состояниях условнорефлекторной деятельности животного.

А — при осуществлении двигательного оборонительного рефлекса в ответ на действие условного звукового раздражения (УЗ); Б — при угасшем условном рефлексе; В, Д, Е, Ж — при внешнем торможении условного рефлекса звуковыми посторонними раздражителями (ПР); В и Ж — при звучании лая; Д, Е — при звучании писка и шороха соответственно. Г — при восстановлении угасшего условного рефлекса. Момент нанесения электрокожного раздражения (ЭКР) обозначен черным треугольником. Стрелками обозначены моменты включения (вниз) и выключения (вверх) звуковых раздражений; соединением стрелок обозначены ПР. Прямые под гистограммами обозначают начало записи и длительность механограмм исполнительской конечности животного. Здесь и дальше механограммы в ответ на ЭКР не представлены. Гистограммы А и Б построены по 10 реализациям, остальные — по пяти Бин 50 мс.

При угашении УОР происходили перестройки ИА корковых нейронов, изменялась относительная ее стабильность, характерная для упроченного рефлекса.

Реакция активации на условный звук в ходе угашения условного рефлекса у большинства нейронов сохранялась на протяжении 20 и более предъявлений неподкрепляемого условного сигнала, тогда как двигательная реакция ослабевала и прекращалась к 7—12 такому неподкреплению. У большинства нейронов наиболее устойчивыми к угашению оказались ранние фазы нейронной реакции на условный звук, тогда как поздние следовые реакции претерпевали постепенное обратное развитие по мере угашения условнорефлекторных движений (рис. 1, Б). У трех нейронов импульсная реакция на условный звук угасала раньше, чем поведенческий компонент ОУР. У десяти нейронов угашение условнорефлекторного движения сопровождалось исчезновением реакции нейрона на УЗ. Можно лишь предполагать, что они относились к тем нейронам, которые в ходе выработки УОР приобрели способность реагировать на УЗ.

У одного животного был выработан очень прочный УОР. Включение УЗ в условиях свободного поведения заставляло это животное занять позу, подобную той, которую оно занимало в камере для экспериментов, при этом оно четко осуществляло подъем соответствующей лапы. Сравнение интенсивности и выраженности изменений в ИА нейронов исследованной области коры в период упроченного (тренировки животного длились 3 мес без регистрации ИА нейронов) рефлекса, который стал почти автоматизмом (рис. 2, Б), и в начальные периоды выработки УОР (период обучения) показывает, что в последнем слу-

чае не  
наблю  
лексов  
Создае  
действи  
(тепер  
жител

А  
Б  
В  
Г  
Д  
Е

Рис. 2  
при  
интер  
А — ф  
норефл  
включ  
запис

инте  
ная  
рефл  
обна  
адап  
врем  
мере  
дней  
ного  
димо  
клас  
рым  
учас  
чени

зави  
тент  
воче  
точн

осу  
раж  
вал  
инте  
ли  
от  
неч  
ло

Физ

чае интенсивность ИА больше. Существенное увеличение частоты ИА наблюдали в нейронах моторной коры и при переделке условных рефлексов, что, по сути, является выработкой нового условного рефлекса. Создается впечатление, что в период обучения, когда на животное воздействует обилие внешних, до того неведомых ему факторов внешней (теперь уже экспериментальной) среды, адекватный ответ на раздражитель обеспечивается мобилизацией всех или многих возможностей

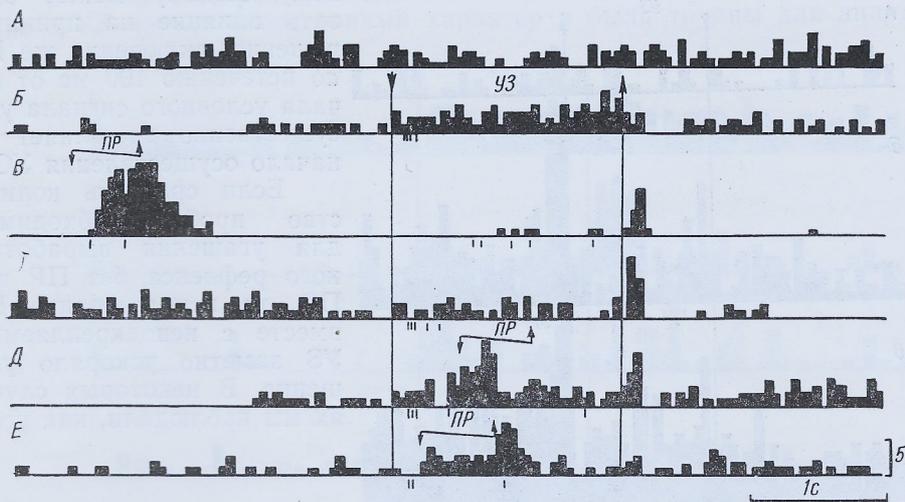


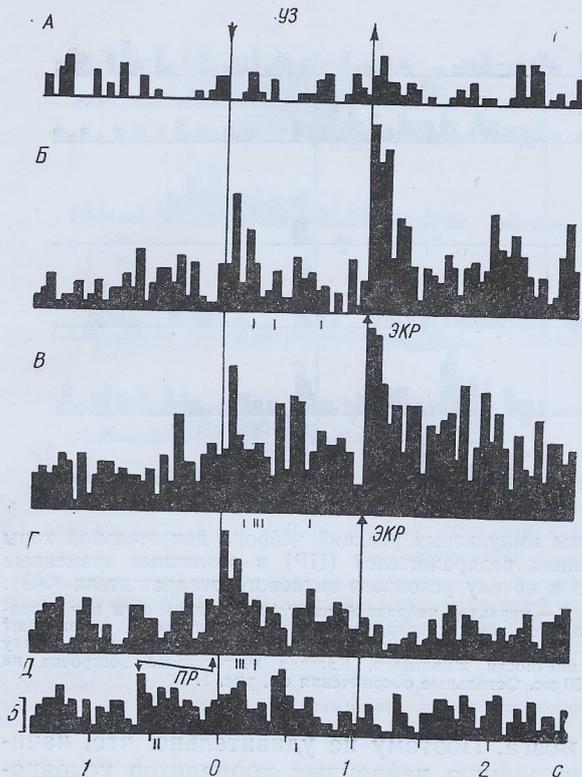
Рис. 2. Перистимульные гистограммы импульсных реакций нейрона двигательной коры при применении звуковых посторонних раздражителей (ПР) в различные временные интервалы (В, Д, Е) по отношению к началу условного звукового раздражителя (УЗ). А — фоновая импульсная активность. Б, Г — характер нейронной импульсной активности при условнорефлекторной деятельности. Вертикальные линии, проходящие через гистограммы, обозначают включение и выключение УЗ. Вертикальные отрезки прямой под гистограммами соответствуют началу записи механограмм исполнительской конечности животного. Каждая гистограмма построена на 5 реализациях. Бин 50 мс. Остальные обозначения см. рис. 1.

интегративной деятельности мозга. Поэтому не удивительно, что, начиная с первых работ по исследованию нейронных коррелятов условнорефлекторной деятельности [17, 18], изменения в ИА нейронов были обнаружены практически во всех отделах головного мозга. По мере адаптации к новым условиям, которая, несомненно, занимает больше времени, чем кратковременное пребывание в экспериментальной камере в течение 2—3 дней тренировочных посадок и в период первых дней выработки условного рефлекса, эффективное выполнение заученного поведенческого акта на условный стимул обеспечивается, по-видимому, более узкой констелляцией нейронов. Существует мнение, что классические или условно-безусловные рефлексы [14, 15, 16], к которым принадлежит и УОР, могут осуществляться и без существенного участия нейронов моторной коры, которая вовлекается в период обучения, либо при выполнении точностного УОР [3].

При упроченном условном рефлексе первое предъявление ПР, независимо от его качества (писк, шорох, лай), вызывало коротколатентную реакцию типа вздрагивания и явно выраженный ориентировочный рефлекс животного — движение глазных яблок в сторону источника ПР, расширение зрачков, движения ушами.

Применение ПР за 1000—400 мс до начала УЗ заметно угнетало осуществление УОР — он либо не осуществлялся, либо снижалась выраженность условнорефлекторного движения, либо заметно увеличивался его латентный период (рис. 2, 3). Предъявление ПР в большие интервалы времени до УЗ менее сказывались на упроченном УОР. Если же ПР включали за 2000 мс и больше до начала УЗ, то независимо от того, вызывал ли он ориентировочный рефлекс и даже движение конечностью, подобное условнорефлекторному, это существенно не влияло на течение УОР. При совпадающих применениях ПР (через 200—

500 мс после начала УЗ) упроченный УОР развивался, примерно, с таким же разбросом латентных периодов начала двигательной реакции как и без ПР, однако в некоторых случаях увеличивалась интенсивность и длительность условнорефлекторных движений. Существует мнение [11], что время до 100 мс после условного сигнала необходимо для «принятия решения». Этим, по-видимому, обусловлены особенности влияния ПР на осуществление УОР. Предшествование ПР условному сигналу может оказать влияние на принятие решения, включение же ПР по истечению 100 мс от начала условного сигнала уже существенно не влияет на начало осуществления УОР.



Если сравнить количество проб, необходимых для угашения выработанного рефлекса без ПР и с ПР, то использование ПР вместе с неподкрепляемым УЗ заметно ускоряло угашение. В некоторых случаях мы наблюдали, как угас-

ание рефлекса происходило быстрее, чем без ПР. Это свидетельствует о том, что ПР оказывает влияние на процесс угашения рефлекса. В некоторых случаях мы наблюдали, как угас-

Рис. 3. Развитие фазы начального возбуждения в импульсных реакциях нейрона (двигательная кора) при выработке (Б, В) и осуществлении (Г) условного рефлекса, а также торможение этой фазы (Д) при действии посторонних раздражителей.

А — фоновая импульсная активность. Каждая гистограмма построена по 5 реализациям. Бин 50 мс. Остальные обозначения см. рис. 1 и 2.

ший на последовательное применение неподкрепляемого УЗ рефлекс восстанавливался после применения ПР, предшествующего УЗ.

При исследовании характера изменений ИА корковых нейронов на включение ПР было обнаружено сходство импульсных нейронных реакций, наблюдаемых при предъявлении УЗ. Так, если исследованные нейроны отвечали начальной фазой возбуждения на УЗ, то хорошо выявлялся активационный ответ таких нейронов и на ПР, если же в ИА нейронов не выявлялось существенных изменений на УЗ, то такая же реакция наблюдалась и на ПР. Влияние ПР на ИА нейронов во время предъявления животному УЗ также определялось указанными особенностями. Так, у 59,2 % нейронов первой группы при предъявлении ПР угнеталась начальная фаза нейронной реакции на УЗ и снижалась средняя частота ИА; у 15 нейронов (30,6 %) этой группы наряду с угнетением фазы начального возбуждения наблюдалось последующее некоторое повышение средней частоты их ИА, и у пяти нейронов (10,2 %) эффект влияния ПР не был постоянным. Влияние звукового ПР на ИА нейронов моторной коры, вызываемую условным сигналом, отмечали и при исследовании нейронных реакций целенаправленного движения на сигналы поведенческой программы [1, 2]. Первое применение постороннего звукового тона одновременно с предупреждающим сигналом даже за 5 с до условного сигнала отвлекало внимание животного, при этом максимум активности нейрона приходился на ПР, в то время как реакция нейрона на условный сигнал, как пишут авторы, исчезала. При более внимательном рассмотрении приведенного

ими иллюстративные материалы. У тех же УЗ не выявлено влияния ПР на этот четвертый уровень.

У четвертого уровня с УЗ

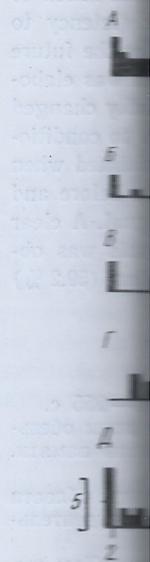


Рис. 4. Развитие фазы начального возбуждения в импульсных реакциях нейрона (двигательная кора) при выработке (Б, В) и осуществлении (Г) условного рефлекса, а также торможение этой фазы (Д) при действии посторонних раздражителей.

А, В, Д — фоновая импульсная активность. Каждая гистограмма построена по 5 реализациям. Бин 50 мс. Остальные обозначения см. рис. 1 и 2.

Если же в ИА нейронов не выявлялось существенных изменений на УЗ, то такая же реакция наблюдалась и на ПР. Влияние ПР на ИА нейронов во время предъявления животному УЗ также определялось указанными особенностями. Так, у 59,2 % нейронов первой группы при предъявлении ПР угнеталась начальная фаза нейронной реакции на УЗ и снижалась средняя частота ИА; у 15 нейронов (30,6 %) этой группы наряду с угнетением фазы начального возбуждения наблюдалось последующее некоторое повышение средней частоты их ИА, и у пяти нейронов (10,2 %) эффект влияния ПР не был постоянным. Влияние звукового ПР на ИА нейронов моторной коры, вызываемую условным сигналом, отмечали и при исследовании нейронных реакций целенаправленного движения на сигналы поведенческой программы [1, 2]. Первое применение постороннего звукового тона одновременно с предупреждающим сигналом даже за 5 с до условного сигнала отвлекало внимание животного, при этом максимум активности нейрона приходился на ПР, в то время как реакция нейрона на условный сигнал, как пишут авторы, исчезала. При более внимательном рассмотрении приведенного

ими иллюстративного материала видно, что исчезает не вся ИА, а лишь ранние ее компоненты.

У тех нейронов, у которых начальная фаза импульсной реакции на УЗ не выявлялась (нейроны второй группы), отсутствовало видимое влияние ПР на уровень средней частоты ИА в ответ на УЗ, хотя при этом четко проявлялись характерные изменения на поведенческом уровне.

У четырех нейронов изменения ИА в ответ на ПР и на его сочетание с УЗ носили непостоянный характер и были трудны для анализа.

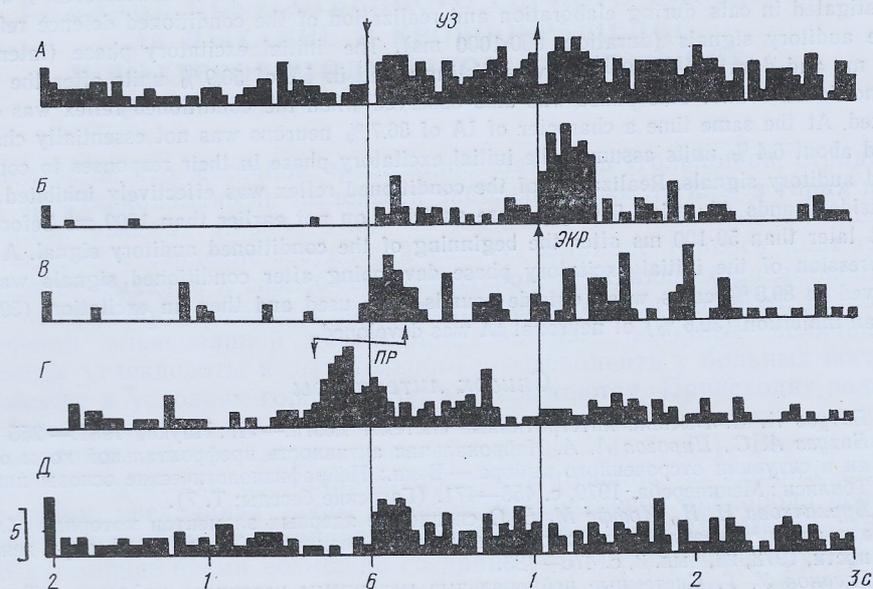


Рис. 4. Перистимульные гистограммы импульсных реакций нейрона двигательной коры на начальных этапах выработки условного рефлекса при отсутствии условнорефлекторных движений.

А, В, Д — при действии условного звукового раздражителя. Б — при сочетаниях условного и безусловного раздражений. Г — при действии постороннего раздражителя. Каждая гистограмма построена по 5 реализациям. Бин 50 мс. Остальные обозначения см. рис. 1 и 2.

Если ПР вызывал изменение характера ИА исследуемого нейрона, то при совпадении его включения с УЗ общий вид распределения ИА в это время приближался к наблюдаемому на ПР. Причем этот факт не зависел от состояния поведенческой реакции — УОР мог задерживаться, если ПР включали за 300—200 мс до начала УЗ или в первые 100 мс звучания, либо осуществляться при более позднем включении ПР (рис. 3) после УЗ.

Интерес, на наш взгляд, представляет сопоставление нейронных и поведенческих реакций при применении ПР. Как видно из иллюстраций (рис. 4), даже в тех случаях, когда ПР не вызывал сам по себе двигательной реакции животного, четко проявлялось его воздействие на нейронную импульсную активность. Это касалось как предшествующих, так и совпадающих с УЗ применений ПР. Следовательно, индифферентные по поведенческим проявлениям раздражители на самом деле не являются индифферентными для нейронной активности головного мозга. Привыкание, которое расценивают как свидетельство потери стимулом своей информативной новизны, сигнальной значимости и превращения его в некий общий «шум» [1, 8], развивается в нейронах коры головного мозга только при неоднократных ритмических стимулах, что весьма редко встречается в естественных условиях. Однако при добавлении к такому стимулу гетерогенного раздражителя привыкание исчезает [1, 2, 8]. Тот факт, что изменения ИА, вызванные афферентным потоком в ответ на ПР, достигают и нейронов моторной области коры, свидетельствует, что анализаторная функция высших

интегративных центров головного мозга сохраняется и в период, когда на поведенческом уровне раздражитель стал индифферентным, и в период осуществления животным двигательных условнорефлекторных актов.

A. G. Zadorozhny, E. F. Ryazantseva

INHIBITORY INFLUENCE OF OUTSIDE SOUNDS ON NEURONAL MOTOR  
CORTEX IMPULSATION IN CONDITIONED DEFENCE REFLEX OF CAT

The neuronal impulse activity (IA) from 86 neurons of the cortical area 4 was investigated in cats during elaboration and realization of the conditioned defence reflex to the auditory signals (duration 800-1000 ms). The initial excitatory phase (latency to 50 ms and duration to 200 ms) was distinguished in IA of 56.9 % units after the future conditioned sound. This phase was also observed when the conditioned reflex was elaborated. At the same time a character of IA of 36.7 % neurons was not essentially changed and about 6.4 % units assumed the initial excitatory phase in their responses to conditioned auditory signals. Realization of the conditioned reflex was effectively inhibited when outside sounds (duration 500 ms) were switched on not earlier than 1000 ms before and not later than 50-100 ms after the beginning of the conditioned auditory signal. A clear depression of the initial excitatory phase developing after conditioned signals was observed in 89.8 % cases when outside sounds were used and then an excitation (59.2 %) or an inhibition (30.6 %) of neuronal IA was developed.

Список литературы

1. Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга.— Л.: Наука, 1981.— 255 с.
2. Батуев А. С., Пирогов А. А. Нейрональная активность префронтальной коры обезьян в ситуации отсроченного выбора.— В кн.: Нейрофизиологические основы памяти. Тбилиси: Мецниереба, 1979, с. 456—471. (Гагрские беседы; Т. 7).
3. Бурлачкова Н. И., Иоффе М. Е. О специфике ядерных элементов моторной области коры в организации точностной двигательной реакции.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1978, 28, вып. 3, с. 475—483.
4. Гасанов У. Г. Системные нейрональные механизмы условного рефлекса.— Там же, 1975, 25, вып. 6, с. 1159—1171.
5. Костюк П. Г. Микроэлектродная техника.— Киев: Наук. думка, 1960.— 128 с.
6. Павлов И. П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения животных).— М.: Медгиз.— 506 с.
7. Пакович Б. И. К вопросу об условных образованиях оборонительно-двигательных условных рефлексов.— В кн.: Центральные и периферические механизмы двигательной активности животных. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 86—123.
8. Пирогов А. А., Ленков Д. Н. «Привыкание» постсинаптических реакций нейронов двигательной коры большого мозга кошки при разноmodalном раздражении.— Нейрофизиология, 1972, 4, № 5, с. 545—553.
9. Сторожук В. М. Реакции корковых нейронов при условном оборонительном рефлексе.— В кн.: Формирование и торможение условных рефлексов. М., 1980, с. 40—55.
10. Сторожук В. М., Семенов Е. Ф. Динамика нейронных реакций в процессе выработки условного оборонительного рефлекса на звук.— Нейрофизиология, 1978, 10, № 4, с. 339—347.
11. Суворов Н. Ф. Некоторые пути развития физиологии высшей нервной деятельности.— В кн.: Методологические вопросы физиологии высшей нервной деятельности. Л.: Наука, с. 53—67.
12. Суворов Н. Ф., Королев Е. Б., Дрягин Ю. М., Михайлов А. В. Анализ нейрональной активности корково-подкорковых структур условного рефлекса.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1978, 28, вып. 3, с. 557—565.
13. Швырков В. Б. Активность нейронов соматосенсорной коры кролика при выработке оборонительного условного рефлекса.— М.: Наука, 1966.— 151 с.
14. Швырков В. Б. Проблемы нейрофизиологии поведения.— М.: Наука, 1979, с. 5—18.
15. Buzsaki G., Grastyan E., Molnar P. et al. Auto-shaping or orienting? — Acta neurobiol. exp., 1979, 39, N 4, p. 179—200.
16. Fetz E. E., Finocchio D. V. Operant conditioning of specific patterns of neuronal and muscular activity.— Science, 1971, 174, N 4007, p. 431—435.
17. Jasper H., Ricci G. F., Doane B. Patterns of cortical neuronal discharges during conditioned responses in monkey.— In: Neurological basis of behaviour. London, 1958, p. 277—290.
18. Jasper H., Ricci J., Doane B. Microelectrode analysis of cortical cell discharges during avoidances conditioning in monkey.— Electroencephalogr. and Clin. Neurophysiol., 1960, Suppl. B, p. 137—155.

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

Поступила 24.04.85