

ОСОБЕННОСТИ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОГО ВОЗБУЖДЕНИЯ И ТОРМОЖЕНИЯ В НЕОКОРТЕКСЕ

В одном из выступлений на Гагрских беседах Д. С. Воронцов высказал положение о целях электрофизиологического изучения нейронной активности коры головного мозга [4]. Он считал, что идеалом таких исследований было бы «...познание того пути и его элементов, по которым нервные импульсы, вызванные раздражением того или иного рецептора, входят в кору, распространяются в ней, какие нейроны и в какой последовательности вовлекаются в деятельность, какими путями затем импульсы выходят из коры и приводят в деятельность другие отделы нервной системы» [4]. С тех пор в нейрофизиологии накоплен громадный материал по анализу функциональной организации нейронов различных корковых зон. Только в отечественной литературе опубликован ряд специальных обобщающих монографий, в которых рассмотрена последовательность и соотношение возбуждательных и тормозных процессов на уровне нейронов, возникающих в ответ на афферентные раздражения [13, 14, 21 и др.]. Несмотря на значительную пользу такого аналитического подхода, понимание явлений, происходящих на нейронном уровне, оказалось довольно далеким от реальных внутрикорковых процессов. Ведь подавляющее число исследований аналитического направления, как правило, проводилось в условиях острого эксперимента, часто под наркозом, на фоне обездвиживания. Скорее это было своеобразное «прозванивание» возможных функциональных связей между нейронами, чем изучение истинного функционирования нейронов неокортекса при выполнении тех или иных естественных поведенческих реакций.

Значительным продвижением в анализе внутрикорковых межнейронных отношений и функциональных связей послужили работы по изучению внутрикорковых нейронных механизмов в условнорефлекторной деятельности [2, 3, 7, 9, 12, 24 и др.]. В этих исследованиях существенным оказалось описание импульсных реакций, которые проявляются нейронами различных корковых зон в выработке, осуществлении и внутреннем торможении классических и инструментальных условных рефлексов. Сопоставление нейронных реакций, участвующих в условнорефлекторном поведении с реакциями на обычные афферентные раздражения у необученных животных позволило выделить ряд неизвестных ранее особенностей реагирования корковых нейронов. Многие нейроны в результате обучения начинали отвечать на стимулы, к которым раньше они были индифферентны. В то же время скрытые периоды реакций нейронов на исходно эффективные для них условия раздражения становились больше, чем в ответах на эти же раздражения до обучения. Сами реакции могли приобретать многофазный характер или вид тонических разрядов, продолжающихся в течение нескольких секунд. В результате обучения исходные импульсные реакции значительно изменялись и по форме и по продолжительности, усиливались или ослабевали в зависимости от стадии выработки или угасания условного рефлекса. Нередко, несмотря на отмену подкрепления, на его месте возникала реакция, сходная с той, которая развивалась на этот стимул до отмены подкрепления. В общем стало ясно, что возможности реагирования корковых нейронов, вариации ответов, их перестройки обширнее и разнообразнее, чем можно было предположить на основании результатов полученных в острых экспериментах.

Как показано в ряде работ нашей лаборатории, условнорефлекторные реакции на звук многих корковых нейронов при классическом оборонительном условном рефлексе имеют многокомпонентный фазный характер. Отдельные фазы во время выработки условного рефлекса как развиваются, так и угасают, в известной мере самостоятельно. Это

позволяет говорить о возможности избирательного активирования различных входов одного и того же нейрона в ходе обучения и высказывать предположение о том, что те реакции, которые проявляются на афферентное раздражение при условнорефлекторной деятельности не только количественно, но и качественно отличаются от реакций нейронов коры необученного животного [15].

В литературе уже давно высказывались гипотезы о существовании параллельной восходящей активации через неспецифические стволовые структуры, кроме передачи афферентного сигнала по проекционным путям [1, 5, 6, 8, 10 и др.]. Несколько позже были получены экспериментальные факты о реакциях нейронов ретикулярной формации (РФ) во время выработки и осуществления условных рефлексов [23, 30, 31]. В этих исследованиях обратили внимание на очень раннее проявление реакций нейронов РФ во время выработки условного рефлекса, что указывало на иницирующую роль этой структуры в обучении животного.

В нашей лаборатории за последние 3 года реакции нейронов стволовых неспецифических структур, таких, как мезенцефалическая ретикулярная формация (МРФ), центральное серое вещество (ЦСВ), исследованы при оборонительных и инструментальных условных рефлексах [17, 18, 19]. Оказалось, что при выработке оборонительного условного рефлекса на звук в МРФ и ЦСВ мозга кошки действительно встречаются нейроны, которые уже после нескольких сочетаний звуковых раздражений с электрокожным подкреплением начинают реагировать на ранее малоэффективные звуковые раздражения. Правда, такие новые реакции нейронов не обязательно являются результатом ассоциативного обучения. Нейроны МРФ могли значительно изменять характер реакции на звуковое раздражение в результате обычной сенситизации, т. е. они могли принять участие в выработке ассоциативного обучения еще до того, как они сами подвергнутся настоящему ассоциативному обучению.

Анализ импульсных реакций нейронов МРФ и ЦСВ при выработанном инструментальном рефлексе постановки лапы на опору и сопоставление нейронных реакций в указанных структурах на один и тот же звук до обучения и после обучения показали следующее.

В МРФ на одиночные щелчки до обучения реагировало 47 % нейронов. Скрытый период их реакций обычно составляет 10—30 мс, продолжительность — 150—200 мс. У некоторых нейронов реакции появлялись со скрытым периодом 30—100 мс и продолжались до 500 мс.

После обучения относительное число реагирующих на звук нейронов увеличивалось до 71 %.

В ЦСВ это число нейронов до обучения составило примерно 9 %. Скрытый период реакций — 10 мс и более. Реакции нередко имели двухфазный возбуждающе-тормозящий характер общей продолжительностью до 150 мс. После обучения на тот же одиночный щелчок, ставший условным сигналом, реагировало 78 % нейронов.

Помимо увеличения числа реагирующих нейронов в МРФ и ЦСВ после обучения обнаруживались качественно новые типы импульсных реакций [18, 19]. Так, в МРФ отчетливо выделялись нейроны, по крайней мере трех функциональных групп: первая — нейроны, генерирующие на положительный условный сигнал фазные реакции со скрытым периодом 30—300 мс, продолжительностью 200—400 мс (в известной мере они напоминали реакции нейронов до обучения, но в отличие от последних при угашении реакции на щелчок укорачивались или исчезали); вторая — нейроны, у которых в ответ на условное раздражение развивалась в начальные 50 мс импульсная реакция общей продолжительностью 2 с и более (после угашения реакции эти нейроны на условное раздражение не реагировали); третья — нейроны, которые на условное раздражение начинали реагировать поздно, спустя 200—400 мс и более, в связи с появлением движения (эта реакция обычно опережала начало движения и продолжалась 1—2 с). После угашения условного рефлекса

эти же нейроны реагировали (скрытый период их реакции был коротким — до 20 мс) теперь уже непосредственно на казалось бы поведенчески неэффективное условное звуковое раздражение. Продолжительность реакции составляла около 1 с.

В ЦСВ после обучения при инструментальном условном рефлексе по характеру реагирования на положительное условное раздражение выделено четыре группы нейронов [18]. У 69 нейронов (36,7 %) первой группы (из 188 обследованных) обнаруживали возбуждательные реакции, связанные с началом условнорефлекторного движения. У этих реакций не было фиксированного скрытого периода относительно звукового раздражения, они опережали начало движения на 200—300 мс, а иногда и на 800—1000 мс, продолжительность их достигала 2—4 с. 58 нейронов (31 %), составляющих вторую группу, реагировали непосредственно на положительное условное звуковое раздражение со скрытым периодом 10—50 мс независимо от проявления последующего движения. Общая продолжительность этой тонической реакции достигала 2—3 с. 19 нейронов (10 %) третьей группы имели умеренно выраженную коротколатентную фазную реакцию на звуковое раздражение и повторную реакцию, предшествующую началу двигательного ответа. Четвертую группу составили 42 нейрона (22,3 %), у которых реакция на условное раздражение непосредственно не проявлялась, но во время повторения положительных раздражений у многих нейронов этой группы заметно повышался уровень фоновой активности.

В ответ на дифференцировочное звуковое раздражение нейроны первой группы ЦСВ вообще не отвечали, нейроны второй группы реагировали укороченным разрядом (150—300 мс) или вообще переставали отвечать, у нейронов третьей группы первая реакция укорачивалась, а вторая реакция, приуроченная к движению, полностью устранялась. У нейронов четвертой группы снижался уровень фоновой активности.

Таким образом, существуют отличия в реакциях нейронов двух структур: в МРФ при угашении появляется группа нейронов, которая хорошо реагирует на звуковой сигнал, в ЦСВ после угашения и в ответ на дифференцировочное раздражение импульсная активность нейронов резко снижается, т. е. происходит функциональное выключение ЦСВ.

Приведенные факты показывают, что не только болевые или соматические раздражения, но и дистантные стимулы, которые приобрели в результате обучения сигнальное значение, способны активировать нейроны неспецифических стволовых структур и вызывать как афферентный поток сигналов к неокортексу по специфическим проекционным путям, так и интенсивную дополнительную фазно-тоническую активацию по неспецифическим проекциям. Можно говорить о том, что в этих случаях афферентный поток к неокортексу буквально преобразался, в то время как другие индифферентные звуковые раздражения оставались малоэффективными для мозга в целом, хотя избирательно активировали соответствующие проекционные зоны.

На сегодня существует две группы фактов, которые позволяют представить, что означает для нейронов неокортекса дополнительная активация стволовых структур или ее ослабление. Во-первых, морфологическими исследованиями показано, что восходящие волокна РФ в 10—15 % случаев могут достигать неокортекса и оканчиваться на нейронах, образуя холинергические синапсы. Часть волокон РФ, прерываясь в гипоталамусе, некоторых базальных ганглиях, активирует восходящие тоже холинергические проекции этих структур к неокортексу. Восходящие от ЦСВ и ядер шва волокна образуют в неокортексе серотонинергические окончания. Находящиеся под контролем РФ и ЦСВ нейроны синего пятна посылают в неокортекс адренергические волокна [27, 28, 32]. Серотонинергические и адренергические волокна образуют в неокортексе мощные сплетения [25, 28]. В этих волокнах до 95 % мест, выделяющих в окружающую нейроны среду вещество-передатчик,— варикозные расширения, которые не образуют синапсов, а влияют гуморально. Рассчитано, что любой нейрон коры расположен от ме-

ста выделения серотонина или норадреналина на расстоянии не более 25 мкм [34]. Выяснены важные характеристики взаимодействия серотонина и норадреналина с холинергическими синапсами. Впервые модуляция холинергической синаптической передачи серотонином была описана при изучении гетеросинаптического облегчения на гигантских нейронах аплизин [33].

Первоначально предполагалось, что такое облегчение достигается с помощью специального синаптического образования на окончаниях холинергических волокон [11, 33].

Как показано в исследованиях, проведенных на холинергическом синапсе гигантского нейрона церебрального ганглия пресноводной улитки, серотонин облегчает не только постсинаптический потенциал, вызываемый активацией холинергических волокон, но и ацетилхолиновый потенциал, вызываемый ионофоретическим подведением ацетилхолина коротким толчком тока [20]. Это свидетельствует о том, что независимо от пресинаптического волокна, серотонин способен влиять на холинергическую передачу, воздействуя на холинергические рецепторы, расположенные на постсинаптической мембране. Достигается это окольным путем, вовлекая в процесс аденилатциклазу, вторичные посредники, систему протеинкиназ, фосфорилирующих белки мембран, что и приводит к пластическим изменениям в синаптических рецепторах [29]. Впрочем, уже давно представления о пластических изменениях в холинергических рецепторах на основании фармакологических исследований развивал Deutch [26].

Норадреналин, как показано в последнее время у нас в лаборатории, оказывает на холинергическую передачу блокирующее воздействие, несмотря на то, что он облегчает возникновение потенциала, вызываемого аппликацией ацетилхолина. Так как одновременно норадреналин значительно деполяризует постсинаптическую мембрану гигантского нейрона (примерно на 10 мВ) возникает предположение, что его блокирующее действие на холинергическую передачу связано с деполяризацией пресинаптических холинергических волокон. Действие серотонина в сочетании с норадреналином на холинергическую передачу показало, что отмывание норадреналина после кратковременного блокирования облегченной серотонином синаптической передачи сопровождается самопроизвольным возобновлением облегчения и его значительным удлинением. Указанные особенности взаимодействия моноаминов на холинергическую передачу могут лежать в основе не только кратковременных, но и длительных пластических изменений холинергических синапсов.

Таким образом, приведенные факты позволяют предположить, что под влиянием эффективных подкрепляющих стимулов или стимулов, приобретших во время обучения особое сигнальное значение для животного, кроме специфических афферентных входов к корковым нейронам активируются и афферентные пути, проходящие через неспецифические стволовые структуры. После предварительной дивергенции афферентного сигнала на уровне ствола впоследствии на одном и том же корковом нейроне конвергируют импульсы, гетерогенные по временным характеристикам и по их нейрохимическому и функциональному воздействию на нейрон. Холинергические ВПСР на корковых нейронах могут быть облегчены серотонином и вызывать их импульсную активность, а при устранении серотонина или воздействия норадреналина их активность может блокироваться. Это означает, что торможение активности корковых нейронов через стволовые структуры может достигаться без тормозных постсинаптических потенциалов.

Вопрос о характере передатчика в специфических проекционных входах к нейронам неокортекса не решен, хотя и предполагается его глутаматная природа. Во всяком случае, передатчик специфических афферентных путей воздействует на корковые нейроны при любой афферентной попытке и даже под наркозом. Воздействие на корковые нейроны ацетилхолина и особенно модуляция его воздействия со сторо-

ны серотонина и норадреналина подвергается значительным колебаниям в зависимости от того, способен ли стимул вызвать у животного условный или безусловный рефлекс или нет.

Иногда говорят об общевозбуждающем или общетормозящем воздействии на нервную систему и о локальном возбуждающем и тормозящем воздействии на нее. Можно предположить, что общевозбуждающее действие обусловлено фазно-тонической активацией таких стволовых структур, как МРФ и особенно ЦСВ, а выключение серотонинергического облегчающего влияния на холинергическую передачу, ослабление холинергических влияний, как это наблюдается при внутреннем торможении, и активация адренергических посылок со стороны синего пятна, наоборот, вызывают общеугнетающее действие на осуществление безусловных и условных рефлексов. Необходимо иметь в виду, что это модулирующее влияние на деятельность корковых нейронов происходит на фоне некоторого постоянного уровня восходящей активации РФ, регулирующей состояние сон — бодрствование.

О тоническом восходящем влиянии РФ говорят и помнят хорошо. О фазно-тоническом воздействии стволовых структур на неокортекс под влиянием афферентных раздражений или не вспоминают, или рассматривают их как обязательный стандартный компонент восходящей активации.

В действительности, как мы видим, большинство афферентных стимулов, не вызывающих безусловных или условных рефлексов оказываются малоэффективными для стволовых структур и для их возможных функциональных связей с нейронами неокортекса.

Хорошо известно, что у бодрствующего животного афферентный поток, поступающий в проекционные зоны коры по специфическим путям, необходим для анализа периферического сигнала. Это достигается взаимодействием возбуждающих и тормозных связей в релейных ядрах и неокортексе. Взаимодействие возбуждающих и тормозных связей между нейронами обеспечивает дискретность нейронных реакций, контрастирование и дифференцирование внешних раздражений, их локализацию в пространстве. Взаимодействие этих двух типов нейронных связей лежит в основе построения рецептивных полей отдельных корковых нейронов, выделения закономерных типов реагирования нейронов.

Если бы взаимоотношения между нейронами в проекционных структурах подверглись существенным качественным перестройкам в период обучения, их аналитическая функция неизбежно нарушалась бы. В этом случае нервная система не могла бы однозначно анализировать внешние раздражения. Невозможно было бы узнать, например, условный сигнал. Поэтому правомерно предполагать, что основные пластические изменения во время обучения развиваются, по-видимому, в синапсах, на которых проецируются неспецифические афферентные входы, например, в холинергических синапсах коры, значительная часть которых образована холинергическими волокнами неспецифических систем. Специфические входы со стороны таламических релейных ядер вряд ли подвергаются пластическим перестройкам, хотя последующие внутрикорковые связи, осуществляющиеся в ряде случаев через холинергические аксоны, которые отходят от корковых нейронов, имеющие ограниченное, локальное значение и, вероятно, могут подвергаться значительным качественным изменениям. Пластические перестройки происходят на уровне определенных синаптических терминалей и соответствующих рецепторов. Другие синаптические входы того же нейрона с другим передатчиком могут существенно не перестраиваться и продолжать четко выполнять ту же функцию, которую они выполняли до обучения, т. е. перестраиваются только определенные синаптические входы. Конечно, с одной стороны, повышение возбудимости нейрона под влиянием модифицированного неспецифического входа способно изменить его общую возбудимость и таким образом облегчить, усилить реакции на сигнал, поступающий по специфическим проекционным

входам, или сигнал, который приходит к данному нейрону из системы другого анализатора. С другой стороны, только при комбинированном активировании специфических и неспецифических возбуждающих си-наптических входов корковый нейрон осуществляет перестройку неспецифического входа и приобретает способность принять участие в точно локализованной конкретной импульсной реакции в ответ на специфическое раздражение.

В пользу реальности развиваемых представлений свидетельствуют и данные, полученные при анализе импульсных реакций корковых нейронов во время осуществления внутреннего торможения инструментального условного рефлекса [16, 22]. Установлено, что до обучения животного в слуховой коре (в месте проекции одиночного щелчка и короткого звука продолжительностью 15 мс) 45 % нейронов реагировали на оба звуковых раздражения. 2 % — только на один щелчок и 14 % — только на короткий звук. Реакции нейронов имели в основном возбудительный или возбудительно-тормозной характер, короткий скрытый период и небольшую общую продолжительность. После обучения на тот же щелчок, который стал положительным условным раздражителем, реагировало 11 % нейронов, только на короткий звук, который стал дифференцировочным раздражителем, — 25 % нейронов, а на оба раздражителя — 34 % нейронов. Качественный характер реакций, их скрытые периоды не изменялись по сравнению с реакциями, которые наблюдались до обучения. Фактически в результате обучения увеличилось общее число нейронов, реагирующих на используемые звуковые раздражения, и группы нейронов, которые реагировали только на положительное или только на отрицательное дифференцировочное раздражение. Повышение общего числа реагирующих нейронов и нейронов, реагирующих на одиночный щелчок, можно было бы объяснить активацией холинергических влияний со стороны МРФ и их усиления за счет восходящей серотонинергической активации. Увеличение числа нейронов, реагирующих на дифференцировочное раздражение, можно было бы связать с активированием особой группы нейронов МРФ, реагирующих на звук во время внутреннего торможения.

Совершенно по-иному отвечали нейроны двигательной и соматосенсорной коры. До обучения все исследованные нейроны двигательной коры реагировали примерно одинаково. На оба звуковых раздражения они генерировали коротколатентный фазный ответ, в котором можно выделить начальное возбуждение со скрытым периодом 20—40 мс, короткое угнетение импульсной активности и следовые разряды. Общая продолжительность реакции занимала примерно 150—200 мс. После обучения короткий звук, ставший дифференцировочным условным раздражителем, вызывал у нейрона примерно такую же по форме, но более интенсивную реакцию. Одиночный щелчок, который стал положительным условным раздражителем после обучения, фактически перестал вызывать исходную коротколатентную фазную реакцию. Однако, спустя 80—200 мс, а иногда и позже в ответ на щелчок появлялась тоническая импульсная реакция продолжительностью около 1 с. Начало этой импульсной реакции в нейронах двигательной коры предшествовало началу условнорефлекторного движения, опережая его на 50—550 мс. Кстати, точно такие же импульсные реакции этих же нейронов двигательной коры предшествовали произвольным межсигнальным движениям лампы. Угашение рефлекса с отменой пищевого подкрепления сопровождалось устранением описанной поздней импульсной реакции на щелчок и восстановлением коротколатентной фазной реакции, которая регистрировалась в ответ на щелчок до обучения и на короткий дифференцировочный звук после обучения. Примерно так же реагировали на положительные и отрицательные условные стимулы и нейроны соматосенсорной коры. Главное отличие их реакций в том, что они обычно не опережали начало условнорефлекторных движений. Различие реакций одного и того же нейрона на положительный и отрицательный звуковые сигналы показывает, что они активируются через различ-

ные синаптические входы. В ответ на дифференцировочное раздражение, как и до обучения, активация осуществляется через специфические проекционные пути, а в ответ на положительное условное раздражение происходит некоторое угнетение специфического входа. Однако сам нейрон не угнетается, о чем свидетельствует более поздняя его активация, ведущая к возникновению двигательной реакции, которая, по-видимому, связана с активацией и модуляцией неспецифического ацетилхолинового входа. Такое предположение вполне допустимо, если учесть вышеизложенное и то, что реакции нейронов ЦСВ, связанные с началом условнорефлекторного движения, возникают на 200 мс раньше, чем соответствующие опережающие реакции нейронов двигательной коры [18]. Выключение ЦСВ при дифференцировочном раздражении, несмотря на явное активирование коркового нейрона по специфическим проекционным путям без его торможения, проявляется на поведенческом уровне торможением условного рефлекса.

Рассмотренные факты и предположения позволяют заключить, что при осуществлении рефлекторных реакций безусловного или условного характера, в которых участвует неокортекс, афферентный сигнал к нейронам коры поступает не только по специфическим проекционным путям, но и через неспецифические стволовые структуры. Выключение этих структур при наркозе, например, устраняет многие безусловные рефлексы, несмотря на то, что проекционные специфические связи сохраняются. Выключение у бодрствующего животного коротких фазнотонических восходящих реакций нейронов стволовых структур на положительное условное раздражение после угашения или при дифференцировочном раздражении устраняет условнорефлекторные движения, т. е. вызывает их внутреннее торможение, несмотря на то, что в проекционных структурах таламуса и неокортекса нет истинного торможения нейронов. Соотношение возбуждающих и тормозящих постсинаптических процессов в нейронах неокортекса при этом в основном сохраняется, что позволяет животному по-прежнему устойчиво анализировать сигналы внешнего мира.

V. M. Storozhuk

PECULIARITIES OF THE CONDITIONED-REFLEX EXCITATION AND INHIBITION IN THE NEOCORTEX

Data on the participation of the projective neocortex areas (acoustic, somatosensory, motor cortex) and truncal nonspecific structures (mesencephalic reticular formation and central gray substance) in training, realization and inhibition of conditioned reflexes are presented in the paper. The presented data permit supposing that effective refreshing stimuli or those which have acquired especial signal significance for animals during training not only specific afferent entrances to cortical neurons are activated but also afferent ways passing through the nonspecific truncal structures.

A. A. Bogomoletz Institute of Physiology,
Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

1. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса.— М.: Медицина, 1968.—
2. Батуев А. С. Высшие интегральные системы мозга.— Л.: Наука, 1981.— 255 с.
3. Василевский Н. Н. Нейрональные механизмы коры больших полушарий.— Л.: Медицина, 1968.— 191 с.
4. Воронцов Д. С. Выступление в обсуждении доклада И. С. Бериташвили // Гагр. беды.— 1963.— Вып. 4.— С. 158—161.
5. Гасто А., Роже А. Участие основных функциональных структур головного мозга в механизмах высшей нервной деятельности // Электрофизиологические исследования высшей нервной деятельности.— М.: Изд-во АМН, 1962.— С. 18—41.
6. Граштыян Е. Попытка решения временного парадокса при выработке условного рефлекса // Механизмы формирования и торможения условных рефлексов.— М.: Наука, 1973.— С. 332—352.
7. Джаспер Г., Риччи Г., Доун Б. Микроэлектродный анализ разрядов корковых клеток при выработке условных оборонительных рефлексов у обезьян // Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности.— М.: Изд-во АМН, 1962.— С. 121—146.

8. Иваницкий А. М. Мозговые механизмы оценки сигналов.— М.: Медицина, 1976.— 264 с.
9. Котляр Б. И. Механизмы формирования временной связи. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977.— 208 с.
10. Кратин Ю. Г. Анализ сигналов мозгом.— Л.: Наука, 1977.— 222 с.
11. Кэндел Э. Клеточные основы поведения.— М.: Мир, 1980.— 589 с.
12. Рабинович М. Я. Замыкательная функция мозга.— М.: Медицина, 1975.— 248 с.
13. Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы.— Киев: Наук. думка, 1977.— 216 с.
14. Сторожук В. М. Функциональная организация нейронов соматической коры.— Киев: Наук. думка, 1974.— 274 с.
15. Сторожук В. М., Семенюк Е. Ф. Динамика нейронных реакций нейронов соматической коры при оборонительном условном рефлексе на звук // Нейрофизиология.— 1978.— 10, № 4.— С. 339—347.
16. Сторожук В. М., Тальнов А. Н. Реакции нейронов соматической коры кошки при инструментальном рефлексе постановки лапы на опору // Там же.— 1982.— 14, № 4.— С. 392—401.
17. Сторожук В. М., Ковтун С. Ф. Участие нейронов центрального серого вещества среднего мозга в организации оборонительного условного рефлекса кошки // Там же.— 1983.— 15, № 3.— С. 278—287.
18. Сторожук В. М., Иванова С. Ф., Тальнов А. Н. Роль центрального серого вещества среднего мозга в осуществлении условного рефлекса // Там же.— 1984.— 16, № 3.— С. 403—419.
19. Сторожук В. М., Рязанцева Е. Ф., Крученко Ж. А. Участие нейронов ретикулярной формации среднего мозга кошки в условнорефлекторной деятельности // Там же.— 1986.— 18, № 2.— С. 161—171.
20. Сторожук В. М., Антонов И. Н. Роль гуморального фактора и постсинаптической сенситизации в гетеросинаптическом облегчении // Там же.— 1986.— 18, № 2.— С. 241—250.
21. Супин А. Я. Нейронные механизмы зрительного анализа.— М.: Наука, 1974.— 192 с.
22. Тальнов А. Н. Связь реакций нейронов слуховой коры кошки с сигнальным значением звуковых стимулов при инструментальном пищевом рефлексе // Нейрофизиология.— 1985.— 17, № 2.— С. 212—221.
23. Шевченко Д. Г. Исследования нейронов ретикулярной формации среднего мозга кролика при оборонительном условном рефлексе // Журнал высш. нерв. деятельности.— 1975.— 25, № 4.— С. 727—734.
24. Шульгина Г. И. Биоэлектрическая активность головного мозга и условный рефлекс.— М.: Наука, 1978.— 230 с.
25. Bobiller P., Seguin S., Petitjean F. et al. The raphe nuclei of the cat brain stem. A topographical atlas of their efferent projections as revealed by autoradiography // Brain Res.— 1976.— 113, N 3.— P. 449—486.
26. Deutch D. A. The cholinergic synapse and the site of memory // Science.— 1971.— 174.— P. 788—794.
27. Emson P. C., Lindvall O. Distribution of putative transmitter in the neocortex // Neuroscience.— 1979.— 4.— N 1.— P. 1—30.
28. Fuxe H., Hoxfelt T., Ungerstedt U. Localization of indolealkylamines in CNS // Advances in pharmacology.— New York: Acad. press, 1968, pt. A.— P. 235—251.
29. Greengard P. Possible role for cyclic nucleotides and phosphorylated membrane proteins in postsynaptic actions of neurotransmitters // Nature.— 1976.— 260, N 5547.— P. 101—108.
30. Halas E. S., Berdsey J. V., Soudle M. E. Conditioned neuronal responses at various levels in conditioning paradigms // EEG and Clin. Neurophysiol.— 1970.— 28, N 5.— P. 468—477.
31. Kandel E. R., Tauc L. Mechanism of heterosynaptic facilitation in the giant cell of the abdominal ganglion of *Aplysia depilans* // J. Physiol.— 1965.— 184, N 1.— P. 28—47.
32. Olds J., Disterhoff F., Segal M. et al. Learning centers of rat brain mapped by measuring latencies of conditioned unit responses // J. Neurophysiol.— 1972.— 35, N 2.— P. 202—219.
33. Scheibel M. E., Scheibel A. B. Patterns of organization in specific and non specific thalamic fields // The thalamus / Eds. Purpura D., Pand Gahr M. D. New York: Columbia Univ. press, 1966.— P. 13—46.
34. Vizi E. S. Non-synaptic modulation of chemical neurotransmission. // Chemical neurotransmission 75 years. / Ed. L. Stjarue. New York: Acad. press, 1981. P. 235—248.

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

Поступила 18.06.86