

НЕЙРОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ УСЛОВНОГО ТОРМОЖЕНИЯ

Согласно взглядам И. П. Павлова в основе условного торможения лежит процесс, представляющий собой развитие активного тормозного состояния клеток коры головного мозга, которое вызывается в них неподкрепляемым (отрицательным) раздражителем непосредственно, без предварительного возбуждения [4]. В соответствии с современными данными о клеточных процессах возбуждения и торможения в нейронах коры головного мозга [6] такое состояние может определяться преимущественным развитием гиперполяризационных сдвигов мембранного потенциала нейронов синаптической природы (ТПСП).

Вместе с тем первое же исследование Jasper и соавт. [13], проведенное с целью определения клеточных коррелятов условного рефлекса, продемонстрировало ряд фактов, не укладывающихся в такое представление. Во-первых, реакции на положительный и дифференцировочный раздражители наблюдаются у нейронов не только в «центрах» условного и безусловного раздражителей, но и в других регионах головного мозга, например, в моторной, соматосенсорной, лобной и теменной областях коры. Во-вторых, клеточные популяции перечисленных областей неокортекса отвечают на оба условных раздражителя реакцией, выражающейся увеличением частоты импульсных разрядов у одной части нейронов и уменьшением у другой.

Многочисленные результаты других исследований также не позволяют свести условное торможение к какому-либо унитарному синаптическому процессу нейронов коры мозга. Нейрофизиологические исследования показывают, что при условном торможении происходит перераспределение возбужденных и заторможенных элементов коры [3], возникновение новых взаимоотношений между нейронами возбуждательного типа [7, 8] или, напротив, усиление на кортикальном уровне гиперполяризационного клеточного торможения [10].

Все изложенное указывает на необходимость постановки дальнейших экспериментов, направленных на раскрытие нейрофизиологических механизмов условного торможения. С этой целью в настоящей работе рассмотрена нейронная организация положительного условного рефлекса, классической дифференцировки, последовательного торможения и следового растормаживания.

Методика

Опыты проведены на пяти бодрствующих, необездвиженных собаках. Импульсную активность отдельных нейронов регистрировали в прореальной и орбитальной извилинах и субкортикальных (медиодорсальное ядро таламуса, центральное серое вещество) образованиях головного мозга. Регистрация нейронной активности сопровождалась регистрацией классического секреторного (слюнного) условного рефлекса [5]. Это позволило определить соотношение изменений импульсной активности центральных нейронов с динамикой слюнной секреции.

В качестве положительного и дифференцировочного условных раздражителей использовали звуки различной тональности, громкостью 45 дБ, подаваемые с помощью динамика, расположенного на средней линии тела на расстоянии 1,5 м от головы животного. Продолжительность действия раздражителей составляла 14—20 с, интервалы между их предъявлениями — 2—3 мин. Подкрепление (20 г мясосухарного порошка) предъявляли животному в момент окончания действия положительного условного раздражителя. В экспериментах использовали предварительно обученных животных, для которых отношение времени дифференцирования положительного и дифференцировочного раздражителей составило не более 0,35.

Результаты

Все возможные варианты реагирования нейронов на положительный условный раздражитель в исследованных кортикальных и субкортикальных образованиях мозга собаки сводятся к трем следующим типам элементарных ответов (рис. 1): фазным ответам на начало или конец условного сигнала (1-й тип) и тоническим ответам, возникающим либо во время действия условного сигнала (2-й тип), либо при подаче подкрепления (3-й тип).

Латентный период возникновения фазных реакций составлял 60—300 мс, тонических — 0,5—4,0 с. Продолжительность фазных реакций

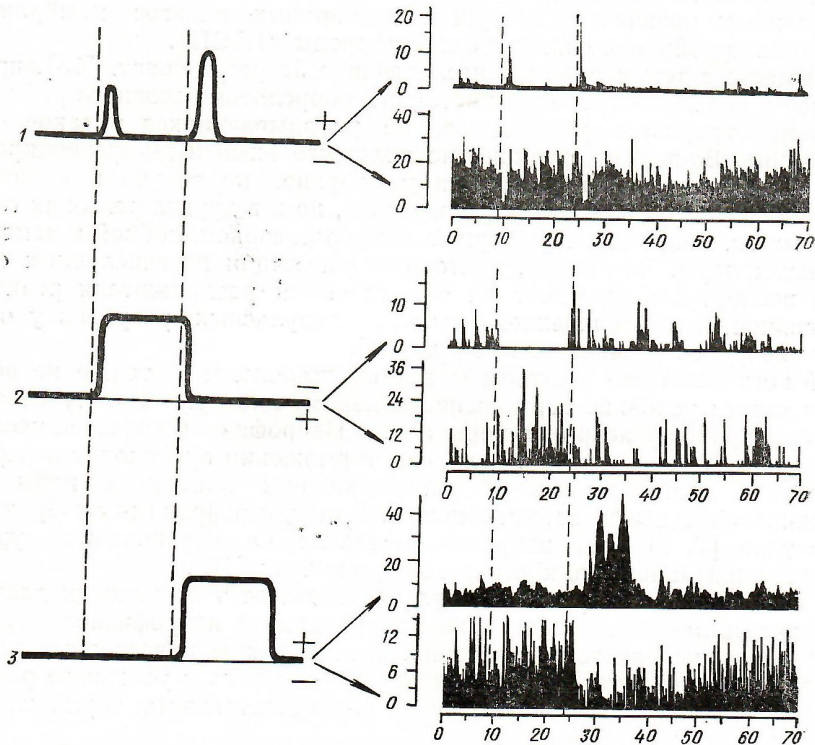


Рис. 1. Формальные типы (1-й, 2-й и 3-й) элементарных реакций (слева) и соответствующие им перистимульные гистограммы ответов нейронов (справа) при положительном условном рефлекс.

Пунктир слева и справа — соответственно включение и выключение условного раздражителя. По оси абсцисс — время, с; по оси ординат — число импульсов в бине за 6 предъявлений условного раздражителя (вверху бин — 100 мс, внизу: бин — 200 мс). Стрелки со знаком «+» и «-» указывают тип реагирования в виде усиления (+) или ослабления (-) частоты импульсной активности.

составляла 1,8—2,5 с, тонических — точно соответствовала продолжительности действия условного раздражителя (2-й тип) или времени, за которое животное потребляло пищу (3-й тип). Выделенные типы реакций нейронов могут иметь как возбудительный (в виде увеличения частоты импульсных разрядов), так и тормозной характер ответа. Следовательно, уже изначально в реакции нейронов коркового и субкортикального уровней наблюдается взаимодействие двух клеточных процессов — возбуждательного и тормозного. Такое взаимодействие проявляется в том, что у основной части из 260 нейронов коры и 62 нейронов субкортикальных структур (77—86 %) происходят не элементарные реакции трех выделенных типов, а различные их комбинации. Если допустить, что каждая из элементарных реакций отражает эффект только одного автономного входного сигнала (например, сигналов «градиента сенсорной информации», длительности условного раздражителя или подкрепления), то теоретически у нейронов возможны 54

различные комбинации этого взаимодействия, т. е. 54 вида общих перистимульных гистограмм, что и наблюдалось в эксперименте. Из этого следует, что торможение центральных нейронов является необходимым компонентом ответа на положительный условный раздражитель и что оно, по-видимому, обуславливает складывающиеся между клетками мозга координационные отношения, направленные на запуск и реализацию условнорефлекторного акта.

Общей характеристикой большинства реакций нейронов было отсутствие корреляции импульсного разряда с временем возникновения и характером протекания условной и безусловной слюнной секреции. Однако, специальный анализ нейронов с двойным комплексом возбуди-

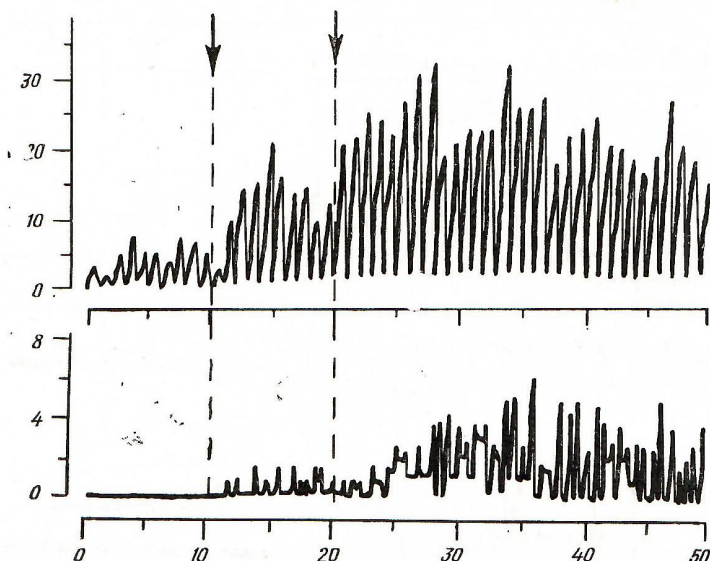


Рис. 2. Реакция нейрона типа центрального эквивалента слюнной реакции (вверху) и соответствующая слюнная секреция (внизу) на положительный условный раздражитель. Вертикальные пунктиры и стрелки: начало и конец условного раздражителя. По оси абсцисс — время, с; по оси ординат: вверху — число импульсов в бине (бин 2 с) за 6 реализаций условного сигнала, внизу — число капель.

тельных реакций (1-го и 2-го типов) показал, что у девяти нейронов лобной коры и пяти субкортикальных нейронов такая корреляция ($r = 0,65-0,93$) наблюдалась (рис. 2, вверху). Возникновение ответов у этих нейронов на 250—600 мс опережало начало условной секреции. Последнее не позволяет рассматривать подобные реакции как результат обратной афферентации от систем мозга, инициирующих слюноотделение. Очевидно, реакции нейронов, коррелирующие с уровнем секреции, представляют собой выражение центрального программирования поведенческой реакции и являются **центральным нейронным «эквивалентом» поведенческой реакции**. Под эквивалентом понимаются возникающие в процессе обучения изменения активности нейронов, сопровождающие условнорефлекторную реакцию эффекторного органа с опережением ее во времени [2]. Такая характеристика центрального эквивалента согласуется с представлениями Thompson [17] о нервном эквиваленте условной реакции мигательной перепонки.

Следует отметить, что обнаружение нейронального эквивалента в субкортикальных нейронах свидетельствует о его наличии в различных структурах мозга, связанных с обеспечением функции слюнной секреции, что соответствует современным представлениям о распределенности в ЦНС элементов, ответственных за реализацию единичной функции [9, 14].

На дифференцировочный раздражитель ответы нейронов представляют собой различные динамические изменения рисунка ответа, который

ранее наблюдался у тех же нейронов на положительный раздражитель. С учетом выделенных выше реакций эти изменения могут быть формализованы в три типа перестроек.

Перестройка 1-го типа заключается в изменении знака элементарных реакций, наблюдавшихся во время положительного условного рефлекса на противоположный. Пример подобной перестройки для

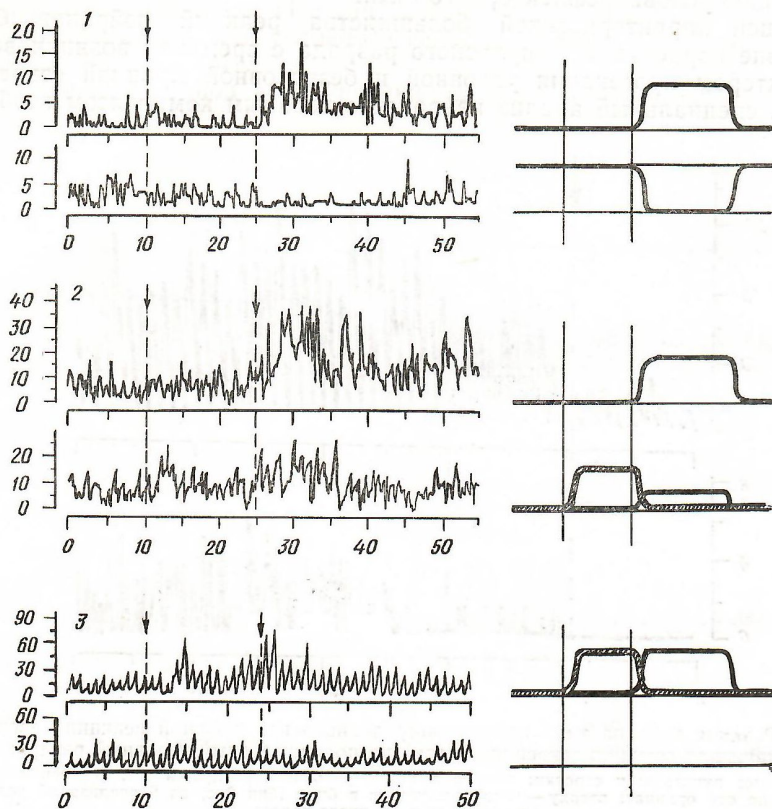


Рис. 3. Типы динамических перестроек характера импульсной активности нейронов лобной коры при предъявлении раздражителей различного сигнального значения:

1 — инверсия; 2 — рекомбинация; 3 — редукция. Вверху реальная гистограмма (слева) и формальная реакция (справа) на положительный раздражитель; внизу соответственно — на дифференцировочный. Стрелки и пунктир — начало и конец предъявления условного раздражителя соответственно. На позициях 1, 2 — обычные перистимульные гистограммы (бин 200 мс), на позиции 3 представлены интегрированные (бин 2 с) ответы нейрона. Число накоплений на гистограммах — 5. Ось ординат — число импульсов в бине; ось абсцис — время, с.

реакции 3-го типа представлен на рис. 3, 1. Видно, что активационная реакция 3-го типа, наблюдавшаяся в программе с использованием положительного подкрепления, при предъявлении дифференцировочного раздражителя трансформируется в тормозную реакцию. Перестройка 2-го типа проявляется в рекомбинации элементарных составляющих активности клеток — уменьшении или исчезновении одних унитарных реакций и появлении других, соответствующих ранее выделенным ответам 1-го, 2-го или 3-го типов реакций (рис. 3, 2). Перестройка 3-го типа, по-видимому, — вариант 2-го типа перестройки и представляет собой видимое исчезновение реакций нейронов (их редукцию) при предъявлении дифференцировочного раздражителя. Пример подобной перестройки активности нейрона представлен на рис. 3, 3.

Следует подчеркнуть, что выявленные изменения ответов нейронов на дифференцировочный раздражитель — не результат перестройки активности клеток в течение эксперимента, а жестко детерминированы сигнальным значением условного раздражения, так как предъявление положительного и дифференцировочного раздражителей в наших экспериментах проводилось в случайном порядке. Сравнение активности

одних и тех же нейронов на положительный и дифференцировочный раздражители показывает также, что смена сигнального значения раздражителя **не сопровождается** возникновением у нейронов какой-либо новой, специфической для дифференцировочного раздражителя реакции. Наблюдается лишь изменение эффективности или знака ответных реакций 1-го, 2-го и 3-го типов на положительный раздражитель.

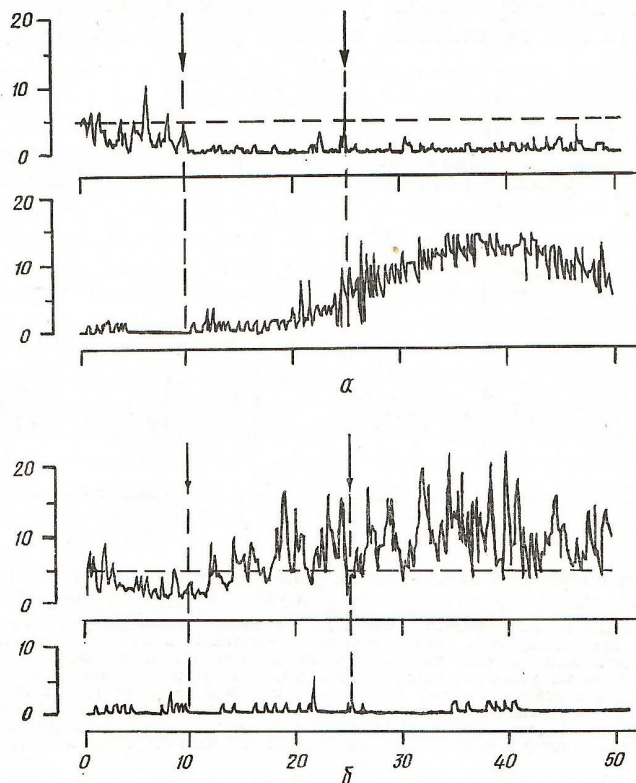


Рис. 4. Импульсная активность «командного» нейрона лобной коры головного мозга собак на положительный (а) и дифференцировочный (б) условные раздражители, коррелирующая с уровнем слюнной секреции.

Перистимульные гистограммы активности нейрона (вверху) и слюнной секреции (внизу) на 5 предъявлений раздражителей. Ось ординат: вверху — число импульсов (бин 100 мс); внизу — число капель слюны (бин 200 мс). Ось абсцисс — время, с. Горизонтальный пунктир — средняя частота нейрона; вертикальные пунктиры и стрелки — включение и выключение условного раздражителя соответственно.

Таким образом, организация классической дифференцировки представляет собой **активную** перестройку существовавших ранее и функционировавших в ответ на положительный условный раздражитель межцентральных связей. Перестройка задается информационным значением условного сигнала и реализуется через изменение взаимодействия возбуждательных и тормозных входов на отдельных нейронах мозга. Конечный этап такой перестройки (как и в случае ответа на положительный раздражитель) — построение соответствующего центрального эквивалента дифференцировочного ответа. Так, у 15 из 260 исследованных корковых нейронов обнаружены изменения вызванной активности, которые можно классифицировать как центральные эквиваленты внутреннего торможения. Реакции таких нейронов характеризовались обратным пропорциональным соотношением частоты импульсного разряда и уровня слюнной секреции, ранее наблюдавшейся в ответ на положительный условный раздражитель.

Пример «дифференцировочного эквивалента» представлен на рис. 4. Несмотря на случайное предъявление положительных и дифференцировочных раздражителей тип реагирования таких нейронов оставался

постоянным: наблюдалось снижение частоты импульсации на положительный раздражитель с момента его предъявления (рис. 4, а,верху) и увеличение — на дифференцировочный (рис. 4, б,верху). Важно подчеркнуть, что характер активности нейрона, определившись во время предъявления условных раздражителей, сохранялся и в период безусловного подкрепления, обнаруживая тем самым связь только с интегральной характеристикой условнорефлекторного поведенческого акта (отвечать или не отвечать слюнной реакцией) и инвариантность

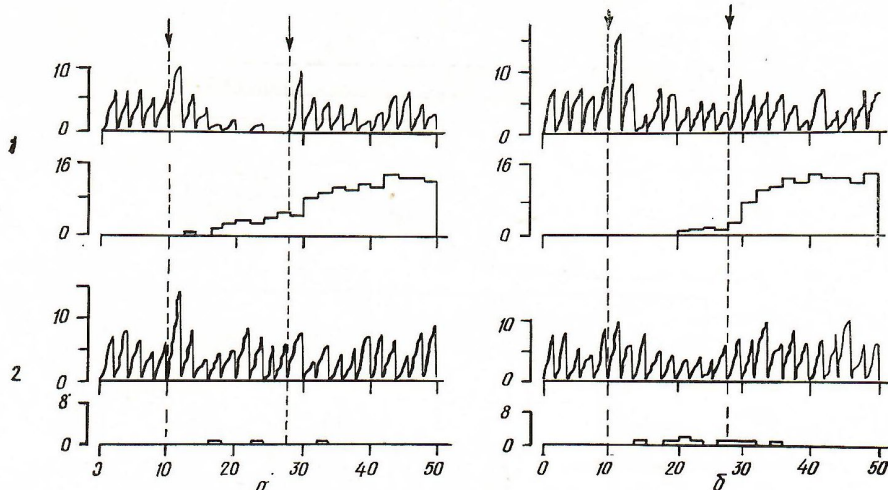


Рис. 5. Динамика импульсной активности нейрона лобной коры головного мозга в зависимости от порядка предъявления условных раздражителей:

а — активность нейрона на положительный (1) и дифференцировочный (2) условные раздражители после однотипных предшествующих раздражителей; б — активность на положительный раздражитель после предшествующих ответов на дифференцировочный (1) и дифференцировочный после ответов на положительный условный раздражитель (2). Вверху: интегрированные перистимульные гистограммы активности нейрона; внизу: гистограммы слюнной секреции (бин 2 с). Число накоплений — 5. Вертикальные стрелки и пунктир — начало и конец предъявления условных раздражителей соответственно. По оси абсцисс — время, с; по оси ординат — число импульсов (гистограммы активности нейрона) и число капель слюны (гистограммы секреции) в бине.

относительно позы и положения животного во время восприятия раздражителей и его двигательной активности в течение реализации программ его эксперимента. Кроме того, возбуждение подобных нейронов вызывалось только дифференцировочным раздражителем. Как известно, именно такие свойства (наличие значимого раздражителя, инвариантность к позе и движению животного, интегральная связь с конкретной поведенческой реакцией) характерны для корковых «командных» нейронов [15].

Сделанное допущение о формировании эквивалента условного торможения, который, по-видимому, реализуется как командный механизм запуска активного торможения эффекторного звена слюнной секреции — ядра солитарного тракта, подтверждается морфологическими данными о наличии прямой проекции фронтальных отделов неокортекса на это ядро [18] и возникновением у клеток ядра солитарного тракта в ответ на афферентные воздействия гиперполяризационных ответов [12].

Нейрофизиологические корреляты последовательного торможения были прослежены путем сравнения ответов одних и тех же нейронов на положительный условный раздражитель в зависимости от того, какой раздражитель (положительный или дифференцировочный) ему предшествовал. Аналогичная процедура осуществлялась для ответов тех же нейронов на дифференцировочный сигнал. Все это позволяло наблюдать активность нейронов в четырех следующих ситуациях: положительный ответ после действия положительного раздражителя (норма ответа на положительный раздражитель); положительный ответ после действия дифференцировочного раздражителя (последовательное

торможение); дифференцировочный ответ после действия дифференцировочного раздражителя (норма ответа на дифференцировочный раздражитель); дифференцировочный ответ после действия положительного раздражителя (следовое растормаживание). С помощью такого подхода была получена возможность проследить корреляцию активности одних и тех же нейронов с двумя противоположными поведенческими ситуациями — снижением слюнной секреции при последовательном торможении и ее увеличением при следовом растормаживании.

Выявлено, что ситуация последовательного торможения сопровождается «ошибочным» возникновением в ответах нейрона на положительный условный раздражитель компонентов ответа, возникающих при реагировании того же нейрона на дифференцировочный раздражитель. И, наоборот, растормаживание дифференцировки выражается в появлении у нейрона черт ответа, характерных для реакций на положительный условный раздражитель. Рис. 5 иллюстрирует данную закономерность. Видно, что реакции нейрона на положительный (см. рис. 5, а, 1) и дифференцировочный (см. рис. 5, а, 2) условные раздражители в норме (при однотипных предшествующих ответах) существенно отличаются одна от другой. Наиболее характерным для ответа нейрона на положительный раздражитель является торможение импульсной активности в период, предшествующий подаче безусловного подкрепления. При действии дифференцировочного раздражителя такого периода тонического торможения импульсной активности не наблюдается, а на начало этого условного сигнала возникает фазный оп-ответ, выраженный значительно меньше при предъявлении положительного раздражителя (см. рис. 5, а, 2). Характеры реагирования нейрона при последовательном торможении (см. рис. 5, б, 1) и растормаживании дифференцировки (см. рис. 5, б, 2) существенно отличаются от характеров реакций на те же условные раздражители при их однотипном предъявлении. Так, в реакции на положительный раздражитель возникает выраженный оп-ответ и исчезает тормозная пауза (что свойственно для ответа на «чистый» дифференцировочный раздражитель). Соответственно латентный период условной слюнной секреции возрастает с 2 (см. рис. 5, а, 1) до 10 с (см. рис. 5, б, 1), а объем секретируемой слюны снижается с 23 до 8 капель. Напротив, в реакции на дифференцировочный раздражитель исчезает оп-ответ и наблюдается тенденция к торможению активности к концу предъявления условного сигнала (что свойственно для ответа на «чистый» положительный условный раздражитель). В этом случае объем секретируемой слюны возрастает с 3 (см. рис. 5, а, 2) до 9 капель (см. рис. 5, б, 2).

Подобная рекомбинация компонентов активности клеток в сторону «смешивания» черт ответов тех же клеток на дифференцировочный и положительный условные раздражители отмечена у всех нейронов.

Таким образом, поведенческие ситуации, характеризующиеся по критерию слюнной реакции как последовательное торможение и следовое растормаживание, на уровне своей центральной нейронной организации выглядят как одновременное (перекрывающееся во времени) возникновение черт ответа на реально действующий раздражитель и условный сигнал, относительно которого животное только что совершило условнорефлекторный ответ. Функциональный эффект такого смешивания — снижение эффективности возбуждения эффективного звена слюнной секреции при последовательном торможении, или угнетения эффективности торможения этого звена при следовом растормаживании.

Заключение

Полученные результаты показывают, что внутреннее торможение, классифицируемое как дифференцировка, реализуется в коре головного мозга в тех же цепях нейронов, что и положительный условный рефлекс. Более того, у нейронов не возникает какой-либо добавочной активности, свойственной специально дифференцировочному раздражи-

телю. Происходит, по-видимому, лишь перераспределение эффективности функционировавших ранее афферентных входов (см. рис. 3). Конечный эффект кортикальной интеграции — построение или запуск соответствующего коркового эквивалента дифференцировочного ответа, который в своей основе, как и «положительный» эквивалент, представляет собой **возбуждение** (увеличение частоты разрядов) корковых клеток (см. рис. 2 и 4).

Учитывая это, становится очевидным, что собственно постсинаптический процесс (ТПСП), связанный с торможением условной секреции, следует искать в исполнительных субкортикальных системах мозга, в частности, в ядре солитарного тракта.

Полученные результаты подтверждают положение о том, что при изучении нервных процессов в коре мозга импульсную активность отдельных клеток нельзя рассматривать только как возбуждение [1]. Она может в равной степени передавать как возбуждающее, так и тормозное влияние с нейрона на нейрон. В этом отношении эффекты последовательного торможения, выражающиеся в приобретении нейронами двойных черт реагирования (на реальный положительный и прошлый дифференцировочный раздражитель; см. рис 5), подтверждают представление, что импульсная активность в одинаковой степени является «переносчиком» обоих процессов (возбуждения и торможения) на последующие звенья нейронной цепи.

При исследовании нейронной организации внутреннего торможения нужно принимать во внимание ее пространственные и временные аспекты. Нейроны, участвующие в организации условного торможения, находятся в различных корковых и подкорковых структурах, причем экспериментальные данные говорят о том, что «командные» нейроны — организаторы эффекторного ответа — локализованы в лобной коре [11]. В этих нейронах могут возникать различные виды клеточной активности (ТПСП-ВПСП-импульс). Возбуждению или торможению «периферического» эффекторного аппарата на стволовом или сегментарном уровне соответствуют различного рода интегративные процессы в корковых нейронах, состоящие из суммации ВПСП и ТПСП, которые реализуют свои влияния через распределения интервалов импульсных разрядов. Конечный же эффект торможения в виде ТПСП реализуется в исполнительных системах, являясь итоговым результатом распределенной активности нейронов мозга при внутреннем торможении.

Особенности временного аспекта организации внутреннего торможения состоят в большой длительности этого процесса на поведенческом уровне сравнительно с длительностью гиперполяризационного торможения нейронов в модельных экспериментах, составляющих лишь десятки и сотни миллисекунд [6]. По-видимому, для объяснения длительности условного торможения на уровне центрального нейрона недостаточно оперировать только терминами синаптической активности, а необходимо привлекать и другие нейрофизиологические понятия, такие как суммация, удержание следов, реверберация и т. д.

Не исключена также целесообразность привлечения к анализу внутреннего торможения некоторой части понятийного аппарата психологии, в частности, мнестических процессов мозга. Так, формирование центрального эквивалента положительного и дифференцировочного условных ответов можно рассматривать как инициацию или извлечение из долговременной памяти (после восприятия и оценки биологического значения условного сигнала) целостной программы или «энграммы» поведенческого акта. Последнее, как известно, допускается рядом исследователей [16]. В этом плане последовательное торможение (как и следовое растормаживание) можно характеризовать как амбивалентное состояние нейронов, создаваемое реально действующим условным раздражителем в результате запуска им двух противоположных программ поведения.

Наконец, отметим, что проблему нейронной организации внутреннего торможения невозможно рассматривать в отрыве от изучения роли

подкрепляющих систем мозга, которые определяют биологическое (сигнальное) значение любого внешнего раздражителя и придают ему свойства «положительного» или «тормозного» относительно данной ответной поведенческой реакции.

G. A. Vartanyan, A. A. Pirogov

NEURONAL ORGANIZATION OF THE CONDITIONED INHIBITION

Neuronal responses in various brain structures have been studied in dogs during discriminative classical secretory (salivary) conditioning, sequential inhibition and disinhibition. Three afferent inputs, determining a common pattern of neuronal response to the positive conditioned stimulus (CS+), are identified. Neuronal responses during negative conditioned stimulus (CS-) were affected by the same inputs, intensity and sign (excitation, inhibition) of these responses being altered. Some neurons exhibit the pattern activity characteristic of «central neuronal equivalent of peripheral reactions», i. e. changes in the activity of these neurons anticipate the time course of the salivary secretion during CS+ or predict the periods of secretion inhibition during CS-. During the sequential inhibition and disinhibition the components of neuronal responses to the current conditioned stimulus were intermixed with components of the activity related to the previous stimulus.

Institute for Experimental Medicine,
Academy of Medical Sciences of the USSR, Leningrad

1. Вартанян Г. А. Взаимодействие возбуждения и торможения в нейроне.— Л.: Медицина, 1970.— 216 с.
2. Вартанян Г. А., Пирогов А. А., Козлов А. П. Нейронные корреляты внутреннего торможения в лобной коре собак // Докл. АН СССР.— 1983.— 274, № 4.— С. 995—998.
3. Коган А. Б. О некоторых механизмах центрального торможения // Физиол. журн. СССР.— 1982.— 68, № 2.— С. 256—262.
4. Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга // Полн. собр. соч.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951, т. 4.— 452 с.
5. Пирогов А. А., Козлов А. П., Шабает В. В. Методика регистрации нейронной активности у бодрствующих собак // Журн. высш. нерв. деятельности.— 1983.— 33, вып. 6.— С. 1170—1173.
6. Серков Ф. Н. Природа и синаптические механизмы торможения в нейронах коры головного мозга // Физиол. журн.— 1985.— 31, № 5.— С. 513—525.
7. Сторожук В. М. Нейрофизиологический анализ внутреннего торможения.— Физиол. журн.— 1984.— 30, № 5.— С. 527—539.
8. Сторожук В. М., Тальнов А. Н. Реакции нейронов соматической коры кошки при инструментальном рефлексе постановки лапы на опору // Нейрофизиология.— 1982.— 14, № 4.— С. 392—401.
9. Швырков В. Б. Цель как системообразующий фактор в поведении и обучении // Нейрофизиологические механизмы поведения.— М.: Наука, 1982.— С. 164—186.
10. Шулгина Г. И. Участие тормозных систем мозга в обучении // Нейронные механизмы коркового торможения.— Киев: Наук. думка, 1985.— С. 49—50.
11. Шустин Н. А. Физиология лобных долей мозга.— Л.: Медгиз, 1959.— 223 с.
12. Champagnat J., Siggins G. R., Koda L. Y., Denavit-Saubie M. Synaptic responses of neurons of the nucleus tractus solitarius in vitro // Brain Res.— 1985, 325, N 1/2.— P. 49—56.
13. Jasper H., Ricci G. F., Doane B. Patterns of cortical neuronal discharge during conditioned responses in monkeys // Neurological basis of behavior. Cuba Foundation symposium.— London: J. and A. Churchill, 1958.— P. 277—294.
14. (Mountcastle V. B.) Маунткасл В. Организующий принцип функции мозга. Элементарный модуль и распределенная система // Дж. Эдельмен, В. Маунткасл. Разумный мозг.— М.: Мир, 1981.— С. 15—67.
15. Mountcastle V. B., Lynch J. C., Georgopoulos A. et al. Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions of operation within extrapersonal space // J. Neurophysiol.— 1975.— 38, N 4.— P. 871—908.
16. Thompson R. F., Patterson M. M., Berger T. W. Associative learning in the mammalian nervous system // Brain and learning.— Dordrecht, 1978.— P. 51—90.
17. Thompson R. F., McCormick D. A., Lavond D. G. et al. The engram found? Initial localization of the memory trace for a basis form of associative learning // Progress in psychobiology and physiological psychology.— New York etc.: Acad press, 1983. Vol. 10.— P. 167—196.
18. Van der Kooy D., McLinty J. F., Koda L. V. et al. Visceral cortex: a direct connection from prefrontal cortex to the solitary nucleus in rat // Neurosci. Lett.— 1982.— 33, N 1/2.— P. 123—127.

Ин-т экспериментальной медицины АМН СССР,
Ленинград

Поступила 24.12.85