

УДК 612.8

Ф. Н. Серков, В. И. Хоревин, И. И. Шелест, Н. И. Гайдай

РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ СЛУХОВОЙ КОРЫ НА НЕЗВУКОВЫЕ РАЗДРАЖЕНИЯ

Вопрос о реакциях нейронов проекционных областей коры головного мозга на неспецифические для них раздражения тесно связан с рядом важнейших проблем физиологии сенсорных систем и высшей нервной деятельности, таких как степень, характер и функциональное значение конвергенции на нейронах проекционных областей неспецифических для них импульсов, роль этой конвергенции в механизмах взаимодействия разных сенсорных систем и ее влияние на аналитическую функцию корковых проекционных областей.

До недавнего времени считалось общепринятым, что проекционные области коры мозга, являющиеся корковыми отделами соответствующих сенсорных систем, в отличие от ассоциативных и двигательных областей, состоят из моносенсорных нейронов, реагирующих на раздражения только одной специфичной для данной проекционной области модальности. Кроме того, во всех проекционных областях коры мозга обнаружены еще более узко специализированные нейроны, реагирующие только на строго определенные качества модально специфичных для них раздражений. Так в слуховой коре, помимо нейронов, избирательно реагирующих на тоны определенной частоты, обнаружены нейроны, реагирующие на звуки, модулированные по частоте или амплитуде [15], на свист, шорох бумаги и другие необычные раздражения [11]. В соматосенсорной и зрительной коре также имеются нейроны, реагирующие только на строго определенные раздражения [12, 14]. Каждый нейрон проекционной области имеет свое рецептивное поле, на раздражение рецепторов которого он реагирует. Нейрон, реагирующий на раздражение одного участка кожи или сетчатки, не реагирует или реагирует торможением на раздражение соседнего участка [12, 14].

Признание у нейронов проекционных областей коры мозга строгой специализации лежит в основе современных представлений о нейрофизиологических механизмах восприятия и различения раздражений по их модальности, субмодальности и месту действия. Оно согласуется с представлением о том, что проекционные области коры мозга являются корковыми отделами соответствующих анализаторов.

Вместе с тем, по данным ряда исследований, многие нейроны проекционных областей коры мозга реагируют как на специфичные, так и на неспецифичные для них раздражения. Так, при изучении реакций нейронов зрительной коры кролика оказалось, что 30 % исследованных нейронов реагировали на свет и звук, 24 % — на свет и электрокожное раздражение и 18 % — на свет, звук и электрокожное раздражение. Около 4 % нейронов не реагировали на свет, но отвечали либо на звук, либо на электрокожное раздражение [4]. В слуховой коре кролика из 115 исследованных нейронов 35 (30,5 %) нейронов реагировали только на звук, 34 (30 %) — на звук и электрокожное раздражение, 21 (18,2 %) — только на электрокожное раздражение, 25 (21,7 %) нейронов не реагировали на эти раздражения [2]. Показано также, что нейрон слуховой коры, реагирующий только на звук,

после нескольких сочетаний звука с электрокожным раздражением начинает отвечать на электрокожное раздражение [2]. Во второй соматосенсорной зоне коры мозга кошки 55 % исследованных нейронов реагировали на электрокожное раздражение и щелчок [8]. Все эти данные трудно согласовать с представлением о строгой, структурной и функциональной специализации нейронов проекционных областей коры мозга. Правда, они получены в опытах на кроликах, у которых проекционные области сохранили еще свойства ассоциативных областей [1]. Вопрос о степени специализации нейронов проекционных областей кошки изучен пока недостаточно.

Мы исследовали характер реакций нейронов слуховой коры кошки на неспецифичные для нее раздражения и определяли условия их возникновения.

Методика исследований

Опыты проведены на кошках массой 1,8—2,5 кг. Исследованы реакции нейронов в первой (AI), второй (AII) и задней эктосильвиевой (Ер) зонах слуховой коры на звуковой щелчок, тоны (0,5; 1,0; 5,0; 10,0 кГц), электрокожное раздражение (ЭКР) и свет. Подготовительная операция (трахеотомия, катетеризация бедренной вены) проводилась под тиопенталовым наркозом (35—40 мг/кг внутривенно) и местной анестезией 0,5 % раствором новокаина. В последующем животное обездвигивали миорелаксином и переводили на искусственное дыхание. Для отведения потенциалов действия нейронов использовали стеклянные микропипетки, заполненные 2,0 М раствором цитрат-калия с сопротивлением 10—40 МОм, которые вводили в кору через трепанационное отверстие над исследуемой областью коры мозга. Для предотвращения пульсаций производили дренаж IV желудочка, кору заливали 4 % агар-агаром.

Звуковой щелчок и тоны подавали непосредственно в наружный слуховой проход через эластичный звукопровод и канал головодержателя. Щелчок производили посредством пропускания прямоугольных импульсов тока длительностью 0,2 мс, напряжением 2—5 В в телефон ТМ-2А. Длительность щелчка 1,5 мс, интенсивность 70—100 дБ над порогом слышимости человека. Тональные послышки получали от звукогенератора РЗ-34 и специального формирователя. Длительность послышки 150 мс, интенсивность 70—90 дБ, время нарастания и спада амплитуды 10 мс.

Электрокожное раздражение в виде трех прямоугольных импульсов тока (0,2 мс каждый) частотой 250 Гц прикладывали через игольчатые биполярные электроды, введенные в центральную подушечку передней лапы. Силу раздражения подбирали такую, чтобы ЭКР вызывало слабое отдергивание лапы.

В качестве светового раздражения использовали вспышку неоновой лампочки ТН-0,2, через которую пропускали прямоугольные импульсы длительностью 0,2 мс, 150—180 В. Лампочку располагали непосредственно перед атропинизированным глазом кошки. Все раздражения предъявляли на стороне, контралатеральной к месту отведения. Частота стимуляции 0,5 в секунду. Нейронные реакции оценивали по постстимульным гистограммам.

Результаты исследований

При исследовании реакций 207 нейронов разных зон слуховой коры на звук, ЭКР и свет оказалось, что 37 (17,8 %) нейронов не реагировали заметной реакцией ни на одно из предъявляемых раздражений. Реакции остальных 170 нейронов были очень разнообразными. Среди них можно выделить коротколатентные и кратковременные фазные реакции, тонические реакции в виде длительного изменения фоновой активности нейрона, выявляемые при построении постстимульных гистограмм, и смешанные реакции, когда после начальной фазной реакции возникала тоническая.

Фазные коротколатентные реакции, в виде одного или нескольких потенциалов действия возникали в основном в ответ на звуковой щелчок. При действии ЭКР и света такие реакции наблюдались только у шести нейронов. Реакции подобного типа характерны для нейронов с низкой фоновой активностью. На постстимульных гистограммах таких

реакций видно, что у значительной части нейронов после кратковременного фазного ответа возникает продолжительное угнетение фоновой активности с последующим ее учащением, т. е., что коротколатентный ответ в виде одного или нескольких потенциалов действия является только начальной частью длительной тонической реакции нейрона (рис. 1, а). У некоторых фоновых активных нейронов реакция на раздражение в виде учащения фоновой активности возникала с большим

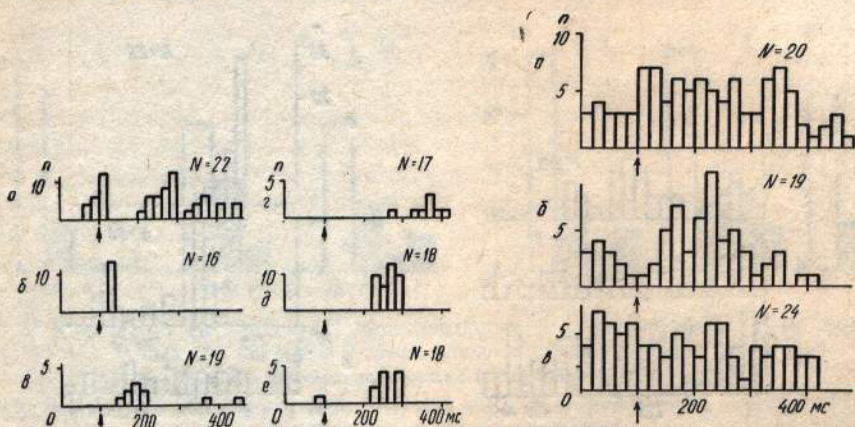


Рис. 1. Постстимульные гистограммы реакций нейронов слуховой коры на раздражение щелчком (а, б, в), ЭКР (г, д, е) и светом (ж).

По горизонтали — время в мс; по вертикали — количество импульсов за 20 мс (n). Момент раздражения обозначен стрелкой. N — количество реакций.

Рис. 2. Постстимульные гистограммы тонических реакций активационного типа нейрона слуховой коры на щелчок (а), ЭКР (б) и свет (в).

Обозначения см. рис. 1.

скрытым периодом — 25—60 мс. Такие реакции возникали в ответ как на щелчок, так и на ЭКР и свет (рис. 1, б, в). В ряде случаев поздний разряд возникал через 100—150 мс после раздражения (рис. 1, г, д, е).

Тонические реакции выражались в длительном учащении или угнетении фоновой активности нейрона (рис. 2, а, б, рис. 3). Первое можно рассматривать как выражение развития в нейроне возбуждения, второе — торможения. У многих нейронов в ответ на раздражение возникали сложные тонические реакции в виде начального торможения с последующим возбуждением (рис. 3) или с начальным возбуждением, последующим торможением и снова возбуждением (рис. 1, а). Тонические реакции лучше выявляются у нейронов с выраженной фоновой активностью, но могут быть получены и у молчащих нейронов (рис. 4, б, в).

Продолжительность реакций тонического типа на одиночное раздражение достигала 400 мс. На разные по модальности раздражения одни нейроны слуховой коры реагировали однотипными реакциями (рис. 3, а, б, в), другие — реакциями, различными по своему характеру (рис. 4).

Имеется существенное различие в реакциях нейронов на звуковой щелчок, ЭКР и свет. 40 % реакций на щелчок начинались угнетением фоновой активности продолжительностью 20—200 мс. При внутриклеточном отведении в этих случаях регистрировали ТПСР, 30 % реакций начинались импульсным разрядом, состоящим из одного или нескольких потенциалов действия, вслед за которыми обычно возникало

продолжительное угнетение фоновой активности с последующим ее усилением. Реакции в виде длительного тонического учащения фоновой активности с нерегулярными периодами ее угнетения возникали у 30 % нейронов.

В противоположность этому, среди нейронов, реагирующих на ЭКР, 60 % нейронов реагировали тоническим ответом, 36 % нейронов — реакциями с начальным торможением и только 4 % — начальным импульс-

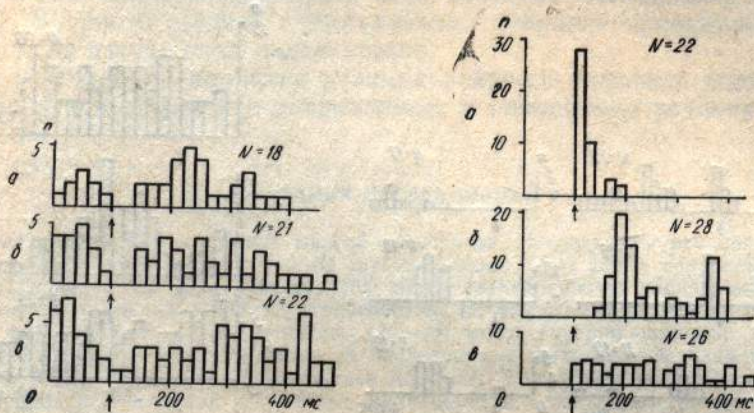


Рис. 3. Постстимульные гистограммы реакций с начальным торможением нейрона слуховой коры на щелчок (а), ЭКР (б) и свет (в).
Обозначения см. рис. 1.

Рис. 4. Постстимульные гистограммы неодинаковых реакций одного и того же нейрона слуховой коры на щелчок (а), ЭКР (б) и свет (в).
Обозначения см. рис. 1.

ным разрядом. При раздражении светом количество тонических реакций составляло 78 %, реакций с начальным торможением — 20 % и с начальным импульсным разрядом — 2 %.

В наших опытах не наблюдалось резкого ослабления реакций нейронов слуховой коры на ЭКР и свет при их многократном применении, как это было при действии звуковых раздражений на нейроны зрительной коры [5]. Это расхождение объясняется тем, что в наших опытах животным вводили барбитураты, тогда как опыты, в которых наблюдалось быстрое угашение реакций корковых нейронов на неспецифические для них раздражения, проведены на неанестезированных животных. Вместе с тем некоторые изменения в реакциях нейронов слуховой коры на ЭКР и свет при их многократном применении с частотой 0,5 в секунду наблюдалось и в наших опытах. Так, начальное угнетение фоновой активности, вызываемое ЭКР и светом после 8—10 раздражений, становилось менее выраженным. В отличие от тормозных реакций, реакции в виде длительного тонического учащения фоновой активности при повторении раздражений не только не ослаблялись, но даже несколько усиливались. В ряде случаев многократное раздражение светом приводило к учащению фоновой импульсной активности нейронов слуховой коры.

При определении количества нейронов, реагирующих на разные раздражения, оказалось, что из 170 реагирующих нейронов 118 (69,4 %) нейронов реагировали только на звуковые раздражения, т. е. были моносенсорноспецифическими; 27 (15,9 %) нейронов реагировали на звук и ЭКР; 11 (6,5 %) — на звук и свет; 6 (3,5 %) нейронов реагировали на

раздражения всех трех модальностей, т. е. были трисенсорными; 8 (4,7 %) нейронов реагировали только на ЭКР и свет.

Для выяснения вопроса о степени и особенностях конвергенции импульсов соматической и зрительной систем на нейроны разных зон слуховой коры проведено определение количества моно-, би- и трисенсорных нейронов в зонах AI, AII и Ep. Во всех этих зонах реакции нейронов регистрировались в фокусе максимальной активности, определя-

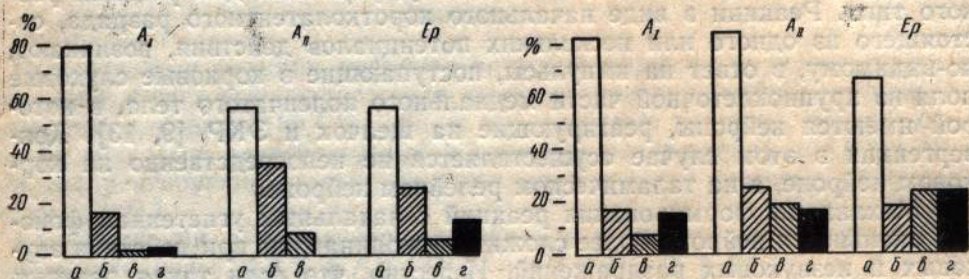


Рис. 5. Количество (в процентах) моносенсорных (а), бисенсорных (б) и трисенсорных (в) нейронов в зонах слуховой коры AI, AII и Ep.

г — нейроны, реагирующие только на незвуковые раздражения.

Рис. 6. Количество нейронов в зонах AI, AII и Ep, реагирующих на звуковые (а), ЭКР (б) и световые (в) раздражения.

г — количество нереагирующих нейронов.

емом по ВП на звуковой щелчок. Полученные данные представлены на рис. 5. Они показывают, что количество моносенсорных нейронов в разных зонах слуховой коры неодинаково — 79,2 % в AI; 56,7 % в AII и 56,4 % в Ep. Неодинаково и количество нейронов, на которые конвергируют импульсы из других сенсорных систем. Наибольшее их количество (43,2 %) обнаружено в зоне AII; в Ep количество би- и трисенсорных нейронов также значительно (30,6 %). Нейроны, реагирующие только на незвуковые раздражения обнаружены в AI (3 %) и Ep (13 %).

На рис. 6 представлены сравнительные данные о количестве нейронов в зонах AI, AII и Ep, реагирующих на звуковые раздражения, ЭКР и свет и нереагирующие на эти раздражения. Как видно из этих данных, в зонах AI и AII на щелчок и тоны 0,5; 1,0; 5,0 и 10,0 кГц реагировало около 83 % нейронов, в Ep — 67 %. Одни из них реагировали только на звуковые раздражения, другие — на звуковые и ЭКР, третьи — на звуковые и свет, четвертые — на звуковые, ЭКР и свет. Видно, также, что количество нейронов, реагирующих на ЭКР, в AI составляет 17 %, в AII — 25 %, в Ep — 17,6 %, на свет в AI реагировало 7,2 %, в AII — 18,2 %, в Ep — 23,5 %. Однако, почти все нейроны, реагирующие на ЭКР и свет отвечали и на звуковые раздражения. Количество нейронов, нереагирующих на щелчок, тоны, ЭКР и свет в AI составляет 15,2 %; в AII — 15,9 % и в Ep — 23,5 %.

Обсуждение результатов исследований

Полученные данные показывают, что у кошек большая часть нейронов слуховой коры являются специализированными слуховыми моносенсорными нейронами. Вместе с тем в слуховой коре имеется некоторое количество нейронов, на которые конвергируют импульсы других сенсорных систем. Количество таких нейронов сравнительно невелико в зоне AI, но довольно значительно в зонах AII и Ep. Это сближает эти

зоны с ассоциативными областями коры мозга. Возможно, что наличие в зоне АII большого количества би- и трисенсорных нейронов связано с более высоким уровнем происходящих в ней интегративных процессов, сравнительно с зоной АI, в которой преобладают моносенсорные нейроны.

Что касается путей, при помощи которых осуществляется конвергенция импульсов соматической и зрительной сенсорных систем на нейроны слуховой коры, то они, по-видимому, различны для реакций разного типа. Реакции в виде начального коротколатентного разряда, состоящего из одного или нескольких потенциалов действия, возникают, по-видимому, в ответ на импульсы, поступающие в корковые слуховые поля из крупноклеточной части медиального коленчатого тела, в которой имеются нейроны, реагирующие на щелчок и ЭКР [9, 13]. Конвергенция в этом случае осуществляется не непосредственно на корковом нейроне, а на таламическом релейном нейроне.

Механизмы формирования реакций с начальным угнетением фоновой активности нейрона более сложны и неодинаковы при действии звуковых и незвуковых раздражений. Известно, что если такая реакция возникает в ответ на щелчок, то она сопровождается развитием в нейроне ТПСР, т. е. является следствием постсинаптического торможения [7]. Начальное угнетение фоновой активности нейронов зрительной коры, вызываемое вспышкой света, также сопровождается ТПСР [6]. Показано, что это торможение осуществляется при участии корковых тормозных интернейронов [7, 10]. В отличие от этого, угнетение фоновой активности нейронов проекционных областей коры мозга, возникающее при действии неспецифических для них раздражений, не сопровождается существенными изменениями мембранного потенциала нейрона [6]. На этом основании первое торможение предложено называть специфическим, второе — неспецифическим [5, 6]. По нашим данным, у некоторых нейронов слуховой коры начальное угнетение фоновой активности, вызываемое ЭКР, сменяется затем ее учащением, что характерно для постсинаптического торможения. У многих молчащих нейронов ЭКР и щелчок вызывают начальные разряды со скрытым периодом 80—100 мс (рис. 1). Этот разряд можно рассматривать как «отдачу» после ТПСР, не выявляемого при внеклеточном отведении. На этом основании можно считать, что у части нейронов слуховой коры начальное торможение, вызываемое ЭКР, является постсинаптическим. Так же как и торможение щелчком, оно возникает при участии тормозных нейронов, возбуждаемых в данном случае импульсами соматической сенсорной системы. Что же касается угнетения фоновой активности, не сопровождающегося выраженной гиперполяризацией мембраны нейрона, то оно осуществляется, по-видимому, путем торможения нейронов, активирующих исследуемый нейрон.

Влияние неспецифических импульсов, вызывающих длительное учащение фоновой активности нейронов слуховой коры, осуществляется, по-видимому, через ретикулярную формацию мозгового ствола и неспецифические ядра таламуса. Однако, вопрос о том, каким образом афферентное раздражение длительно в несколько миллисекунд вызывает учащение фоновой активности коркового нейрона на протяжении более 400 мс, остается пока открытым.

Превалирование среди реакций нейронов слуховой коры на ЭКР и свет реакций в виде длительного изменения фоновой активности указывает на то, что они выражают модально-неспецифическое действие незвуковых раздражений на возбудимость нейронов слуховой коры.

Большое разнообразие реакций нейронов проекционных областей коры мозга на неспецифические для них раздражения трудно согласуется с предположением, что эти реакции являются только одним из компонентов ориентировочной реакции. Можно полагать, что эти реакции играют определенную роль во взаимодействиях разных сенсорных систем в нейронных сетях проекционных областей коры мозга.

Выводы

1. При изучении реакций нейронов слуховой коры на звуковое, электрокожное и световое раздражения выделено три вида нейронов: моносенсорные, слуховые (69,4 %), би- и трисенсорные нейроны, реагирующие на звуковые, электрокожные и световые раздражения (25,9 %) и нейроны, реагирующие только на электрокожные или световые раздражения (4,7 %).
2. Количество би- и трисенсорных нейронов в разных зонах слуховой коры неодинаково: 24,2 % в AI; 43,2 % в AII и 41,1 % в Ep.
3. Большое количество би- и трисенсорных нейронов в зонах AII и Ep сближает их с ассоциативными областями коры мозга.
4. Тонический характер большинства реакций нейронов слуховой коры на незвуковые раздражения подтверждает предположение, что действие неспецифических раздражений на нейроны проекционных областей состоит в модально неспецифическом изменении их возбудимости.

F. N. Serkov, V. I. Khorevin, I. I. Shelest, N. I. Gaidai

RESPONSES OF THE AUDITORY CORTEX NEURONS TO NONSOUND STIMULATION

Summary

When studying the auditory cortex neuron responses to sound, electrocutaneous and light stimulations, three types of neurons are distinguished: monosensory, specialized, auditory neurons (69.4 %), bi- and trisensory neurons responding to sound, electrocutaneous and light stimulations (25.9 %) and neurons responding only to electrocutaneous and light stimulations (4.7 %). The number of bi- and trisensory neurons in different zones of the auditory cortex is not the same: 24.2 % in AI; 43.2 % in AII; 41.1 % in Ep. A large amount of bi- and trisensory neurons in AII and Ep zones makes them similar to the associative regions of the cerebral cortex. A tonic character of most responses of the auditory cortex neurons to nonsound stimulations confirms a supposition that the effect of nonspecific stimulations on neurons of projection areas consists in a modal nonspecific change of their excitability.

Department of Cerebral Cortex Physiology,
A. A. Bogomoletz Institute of Physiology,
Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev

Список литературы

1. Айрапетянц Э. Ш., Батуев А. С. Принцип конвергенции анализаторных систем. Л.: Наука. 1969. 82 с.
2. Рабинович М. Я. Замыкательная функция мозга. М.: Медицина, 1975. 245 с.
3. Скребицкий В. Г. Регуляция проведения возбуждения в зрительном анализаторе. М.: Медицина, 1977. 160 с.
4. Скребицкий В. Г., Бомштейн О. З. Модуляция активности нейронов зрительной коры бодрствующего кролика различными незрительными стимулами.— Физиол. журн. СССР, 1967, 53, № 2, с. 129—138.
5. Скребицкий В. Г., Гапич Л. И. Микроэлектродное исследование угашения реакций нейронов зрительной коры бодрствующего кролика на действие звуковых стимулов.— Физиол. журн. СССР, 1967, 53, № 8, с. 906—914.

6. Скребицкий В. Г., Шаронова И. Н. Синаптические явления при специфическом и неспецифическом торможении нейронов зрительной коры.— *Нейрофизиология*, 1972, 4, № 4, с. 349—357.
7. Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы. Киев: Наук. думка, 1977. 216 с.
8. Таран Г. А., Крученко Ж. А. Реакции нейронов вторичной сомато-сенсорной коры бодрствующей кошки на электрокожное и звуковое раздражения.— *Нейрофизиология*, 1977, 9, № 5, с. 453—459.
9. Хоревин В. И. Реакции нейронов крупноклеточной части медиального коленчатого тела на звуковые и соматосенсорные раздражения.— *Нейрофизиология*, 1978, 10, № 2, с. 133—141.
10. Экклс Дж. Тормозные пути центральной нервной системы. М.: Мир, 1971. 166 с.
11. Bogdanski D. F., Galambos R. Studies of the auditory system with implanted electrodes. (Chronic microelectrode studies).— In: *Neural mechanisms of the auditory and vestibular systems*. Springfield, 1960, p. 143—148.
12. Hubel D. H., Wiesel T. N. Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex.— *J. Physiol.*, 1959, 148, N 3, p. 574—591.
13. Love J. A., Scott J. W. Some response characteristics of cells of the magnocellular division of medial geniculate body of the cat.— *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 1969, 47, N 10, p. 881—888.
14. Mountcastle V. B. Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex.— *J. Neurophysiol.*, 1957, 20, N 4, p. 408—434.
15. Whitfield I. C., Evans E. F. Responses of auditory cortical neurons to stimuli changing frequency.— *J. Neurophysiol.*, 1965, 28, N 4, p. 655—672.

Отдел физиологии коры головного мозга
Института физиологии им. А. А. Богомольца
АН УССР, Киев

Поступила в редакцию
17.III 1981 г.