

12. Яновский Е. Ш. Предполагаемые тормозящие нейроны слуховой коры кошки.— Нейрофизиология, 1984, 16, № 1, с. 132—135.
13. Andersen P., Dingledine R., Gjerstad L. et al. Two different responses of hippocampal pyramidal cells to application of gamma-amino butyric acid.— J. Physiol., Gr. Brit., 1980, 305, N 3, p. 279—296.
14. Deschênes M., Hammond C. Physiological and morphological identification of ventrolateral fibers relating cerebellar information to the cat motor cortex.— Neuroscience, 1980, 5, N 7, p. 1137—1141.
15. Palay S. L., Soletto C., Peters A., Orkand P. M. The axon hillock and the initial segment.— J. Cell. Biol., 1968, 38, N 2, p. 193—201.
16. Peters A., Proskauer C. C., Kaisevan-Abramof J. R. The small pyramidal neuron of the rat cerebral cortex: the axon hillock and initial segment.— Ibid., 39, N 3, p. 604—619.
17. Purpura D. P., Desiraju T., Prelević S., Santini M. Excitability changes in dendrites of thalamic neurons during prolonged synaptic activation.— Brain Res., 1968, 10, N 3, p. 457—459.
18. Reinoso-Suárez F. Topographischer Hirnatlas der Katze für Experimental-Physiologische Untersuchungen.— Darmstadt: Merck, 1961.—75 p.
19. Somogyi P. A specific «axo-axonal» interneuron in the visual cortex of the rat.— Brain Res., 1977, 136, N 2, p. 345—350.
20. Stefaniš C., Jasper H. Recurrent collateral inhibition in pyramidal tract neurons.— J. Neurophysiol., 1964, 24, N 5, p. 855—877.
21. Szentágothai J. Synaptology of the visual cortex.— In: Handbook of sensory physiology. Berlin: Springer-Verlag, 1973, p. 269—325.

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

Поступила 31.01.84

УДК 612.826:612.85

Г. М. Груздев, Р. Р. Великая

РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ НЕОСТРИАТУМА НА СЛОЖНЫЕ ЗВУКОВЫЕ СИГНАЛЫ

Исследования последних лет показали, что неостриатум не только несет ответственность за регуляцию двигательных актов, но и наряду с другими образованиями мозга участвует в сложных процессах восприятия сенсорных сигналов [12]. Однако при изучении способности каудатных нейронов реагировать на звуковые раздражители использовались, в основном, простые стимулы, такие как щелчок, тональныесылки и др. [7, 13, 22], которые не несут сами по себе биологической информации. Вместе с тем исследования, проведенные на коре головного мозга млекопитающих, показали, что для оценки участия того или иного образования в процессе восприятия биологически полезной информации более адекватным является тестирование естественными раздражителями — видоспецифическими вокализациями, имеющими определенную частотно-модулированную структуру. Известны данные об избирательном характере реагирования на различные вокализационные сигналы нейронов фронтальной коры у обезьян [18, 19], кошек [10; 11] и морских свинок [15]. Существует мнение [4], что процесс опознавания сложных биологических сигналов в целом, как «образа», связан в основном с ассоциативными структурами мозга.

Поскольку неостриатум имеет тесные анатомические связи и морфологическое сходство с ассоциативной корой [2, 17], можно предположить, что это образование также участвует в оценке сенсорных сигналов, имеющих определенное информационное значение. В связи с этим в данной работе была поставлена задача исследовать особенности отражения коммуникационных сигналов кошек и других видоспецифических вокализаций в нейронной активности неостриатума. Для сравнения аналогичные исследования проведены на нейронах ассоциативной коры — передней латеральной извилины [поля 53 и 1], участвующей в обработке слуховой информации [4, 16].

Опыты проведены на 6 (40 мг/кг нембутала внутривенно) сирингующих винтов и двух симметричных проекциях хвостатых ядер 7—10 дней после операции у животного. В состав программного аппарата, через колоду хвостатого ядра и регистрацию электрического характера. Программа включала в себя различные типы сложных сигналов, выносной громкоговоритель, рабавой животного. В состав программы входило доминантное кование кота, песня субдоминантного кота с частотой 1 в 4 с. Инейронную активность с помощью дискриминатор-формирователявали на одну из дорожек магнитных дорожек, по одной из которых звуковая посылка фиксировалась начало вокализации. Для дальнейшего каскада четырехканальной строили графики текущей частоты по 10 пробам. Такие графики строились для 47 нейронов хвостатого ядра. Инейронных раздражителей удавалось выполнить частично. Аналогичные опыты.

Анализ применяемых вокализаций «БЭСМ-6» по специальной программе синтеза слуховых образов. В данной работе рисунки спектров вокализаций с графиками текущей частоты вокализаций таким образом строились. Следовательно, значения реакций на него и определяются только к величине реакций. Каждый момент времени слева направо наиболее энергетически темными.

Из 47 проанализированных (т. е. менее 7 %) не удавалось применить раздражителей очень избирательная реакция на сигналы. Остальные реакции фазически особенностями представлялись.

Все применяемые вокализаторы: многокомпонентность амплитуды. Хотя физические сигналы значительно варьировались на две группы: первая группа — до 800 мс, в состав компоненты со значением сигналы, в пределах 1000 частоты — до 2 кГц.

В группу коротких сигналов, птицы, собаки и мяука

Опыты проведены на 6 кошках массой 3,5—3,8 кг. Животным под наркозом (40 мг/кг нембутала внутривенно) производили операцию вживления в череп фиксирующих винтов и двух симметричных колодцев над трепанационными отверстиями в местах проекции хвостатых ядер на конвексальную поверхность черепа по [5]. Через 7—10 дней после операции у бодрствующих животных, фиксированных в стереотаксическом аппарате, через колодцы осуществляли транскортикальный поиск нейронов в хвостатом ядре и регистрацию их реакций на сложные звуковые сигналы видоспецифического характера. Программа видоспецифических вокализаций состояла из 10 различных типов сложных сигналов, воспроизводимых с помощью магнитофона «Яуза» через выносной громкоговоритель, расположенный по центру на расстоянии 100 см над головой животного. В состав программы входили следующие вокализации: мяуканье, писк крысы, песня доминантного кота, крик воробья, вой кота, писк котенка, шипенье, рычание кота, песня субдоминантного кота, лай собаки. Каждый сигнал воспроизводили 10 раз с частотой 1 в 4 с. Интервал между такими сериями сигналов составлял 60 с. Нейронную активность с помощью усилителей УПТ-1 и УБП-1-02 подавали через дискриминатор-формирователь импульсов на вход магнитографа РМЧ-4 и регистрировали на одну из дорожек магнитной ленты. Звуковой сигнал фиксировали на двух других дорожках, по одной из которых производилась натуральная запись сигнала, а по другой звуковая посылка фиксировалась в виде одиночного импульса, маркировавшего начало вокализации. Для дальнейшего анализа записи с магнитной ленты подавали на конечный каскад четырехканального чернилопишущего энцефалографа. В последующем строили графики текущей частоты активности нейронов хвостатого ядра, усредненные по 10 пробам. Такие графики при применении различных вокализаций построены для 47 нейронов хвостатого ядра. Исследования по всей программе полностью с предъявлением всех раздражителей удалось провести на 11 нейронах, на остальных программа выполнена частично. Аналогичные исследования проведены на 28 нейронах ассоциативной коры.

Анализ применяемых вокализационных сигналов проводили с помощью ЭВМ «БЭСМ-6» по специальной программе, разработанной в лаборатории распознавания и синтеза слуховых образов Института кибернетики АН УССР [6]. На представленных в данной работе рисунках спектрограммы вокализаций, полученных с помощью ЭВМ, совмещены с графиками текущей частоты активности исследованных нейронов при применении вокализаций таким образом, что начало звукового сигнала совпадает с нулем на графиках. Следовательно, значения на оси абсцисс являются общими для сигнала и реакций на него и определяют их длительность; значения же по оси ординат относятся только к величине реакций. Для определения частотных характеристик сигнала в каждый момент времени слева от оси ординат приведена шкала значений в кГц. Визуально наиболее энергетически выраженные максимумы воспринимаются наиболее темными.

Результаты

Из 47 проанализированных нейронов хвостатого ядра только у трех (т. е. менее 7 %) не удалось выявить реакции хотя бы на один из серии применяемых раздражителей. У четырех других нейронов обнаружена очень избирательная реакция лишь на один из десяти вокализационных сигналов. Остальные нейроны отвечали примерно на 2—5 сигналов реакциями фазического и тонического типа в зависимости от особенностей предъявляемых вокализаций.

Все применяемые вокализации характеризуются сложной структурой: многокомпонентностью спектра, нестационарностью частоты и амплитуды. Хотя физические характеристики различных вокализационных сигналов значительно варьируют, все же условно их можно разделить на две группы: первая группа — относительно короткие сигналы, длительностью до 800 мс, в спектральном составе которых наблюдаются компоненты со значением более 2 кГц, и вторая группа — длительные сигналы, в пределах 1000—2500 мс, преимущественно более низкой частоты — до 2 кГц.

В группу коротких сигналов включены вокализации котенка, крысы, птицы, собаки и мяуканье кошки. Для реакции нейронов хвостато-

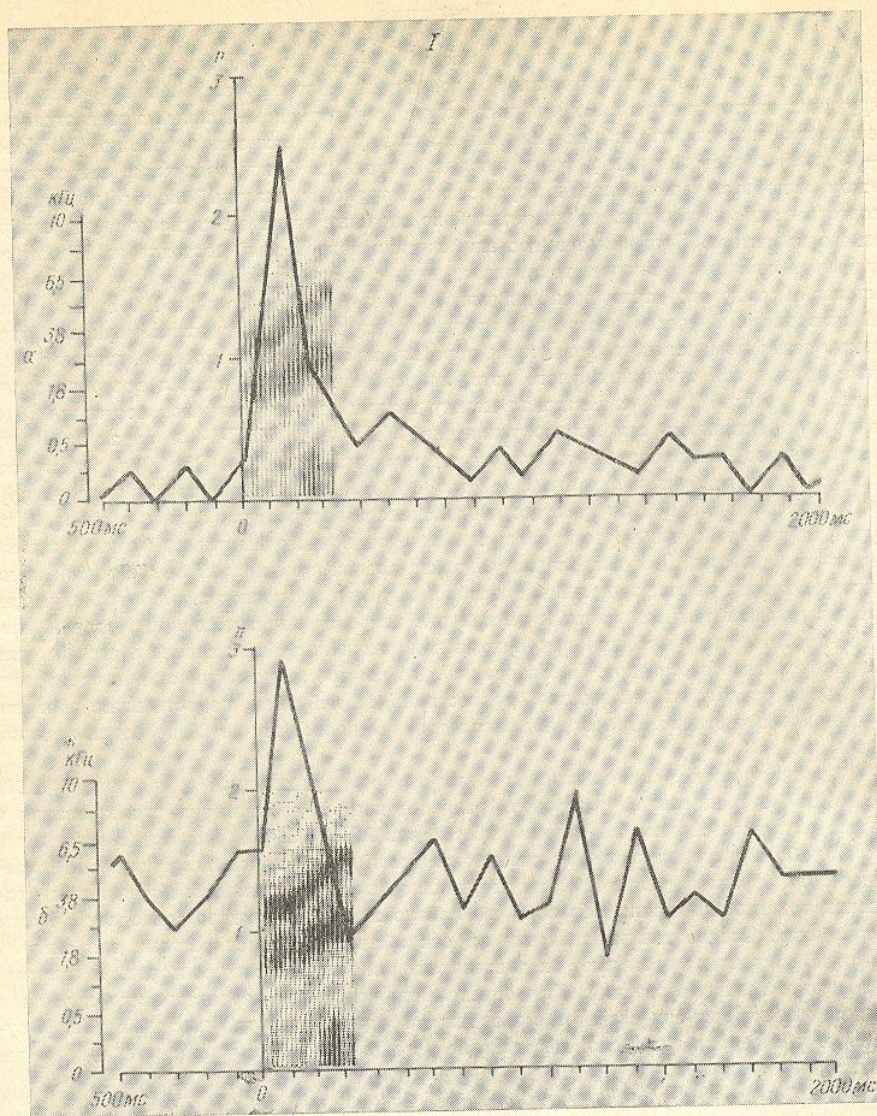
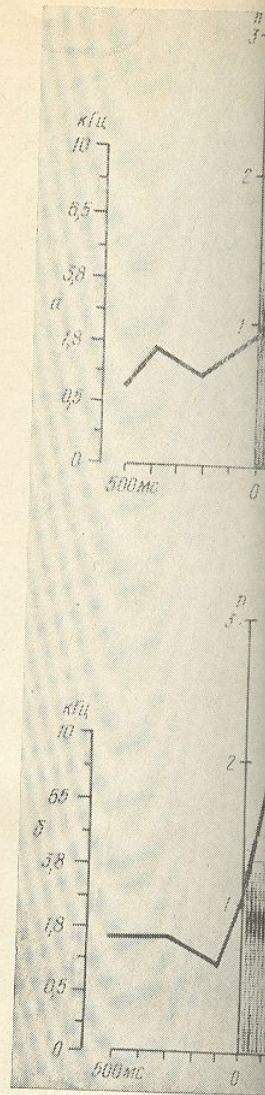


Рис. 1. Реакции нейронов неостриатума и ассоциативной коры на короткие вокализационные сигналы (см. продолжение). I — птицы, II — котенка, III — кошки. а — нейроны неостриатума; б — нейроны ассоциативной коры. Графики текущей частоты активности нейронов совмещены со спектрограммами вокализационных сигналов. По горизонтали — время; по вертикали — количество импульсов, усредненное по 10 пробам. Слева от вертикали — шкала значений частот для спектрограммы. n — количество импульсов.

го ядра на сигналы этой группы характерно наличие хорошо выраженного фазического компонента, синхронного с началом вокализации. Наиболее высокочастотным и коротким из этой группы сигналов является крик птицы. Сигнал имеет выраженную двухкомпонентную структуру и характеризуется постепенным повышением частоты. На эту вокализацию нейроны неостриатума реагировали преимущественно в начале предъявления сигнала (в первые 200 мс), что соответствовало частоте звукового сигнала в области 3 кГц. Сигнал вызывал такого типа реакции у 9 нейронов неостриатума (из 38 исследованных) и у 8 (из 21) нейронов ассоциативной коры. В качестве примера на рис. 1, I представлены реакции одного нейрона хвостатого ядра и одного нейрона ассоциативной коры на этот сигнал. На рисунке видно, что более высокочастотная составляющая данной вокализации (около 6 кГц)



коррелирует с уменьшением вне его спектрального пояса. Появление реакций наблюдается в начале сигнала.

Другой сигнал данного характера характеризуется основным энергетическим компонентом, близким к 3 кГц, который, однако, так же, как и в первом случае, близкой к 3 кГц частоте, близкой к 3 кГц, имели хорошо выраженный с началом сигнала. Наблюдается также повышение частоты, близкой к 3 кГц, в которых случаях наблюдается следов реакции черла (в данном случае черла) сигнал обнаружены у 5 нейронов ассоциативной

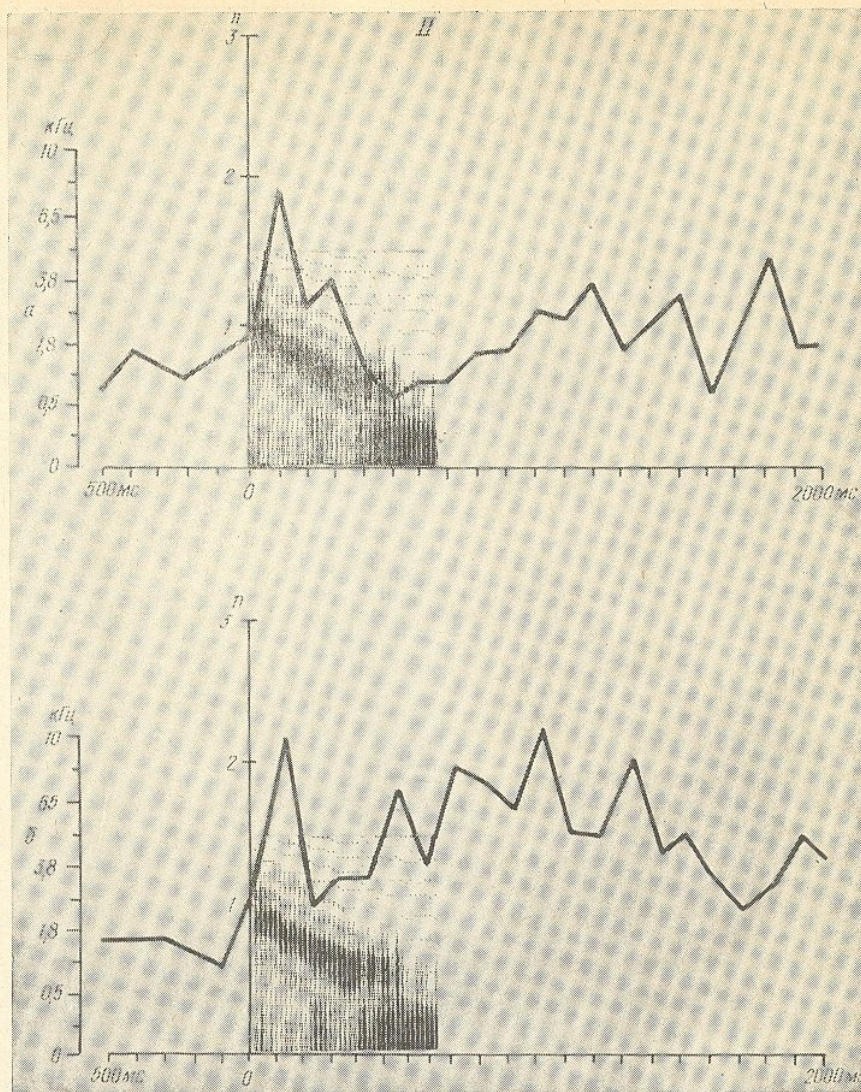


Рис. 1. Продолжение.

коррелирует с уменьшением активации нейрона и, по-видимому, находится вне его спектральной чувствительности. В некоторых случаях появление реакций наблюдалось уже после окончания сигнала.

Другой сигнал данной группы — писк котенка, в отличие от первого характеризуется постепенным понижением во времени частоты основного энергетически наиболее выраженного компонента, начало которого, однако, так же, как и в предыдущем случае, соответствует частоте, близкой к 3 кГц. Реакции нейронов на этот сигнал также в основном имели хорошо выраженный фазический компонент, синхронизированный с началом сигнала. На рис. 1, II видно, что реакции более растянуты во времени соответственно временной структуре сигнала. Наблюдается также повышение активности в середине сигнала (соответствует частоте 1,8 кГц) и в конце его (0,8 кГц). Кроме того, в некоторых случаях наблюдалось длительное последствие и воспроизведение следов реакции через некоторое время после прекращения сигнала (в данном случае через 2—2,5 с). Фазические реакции на этот сигнал обнаружены у 5 (из 22) нейронов неостриатума и у 6 (из 10) нейронов ассоциативной коры.

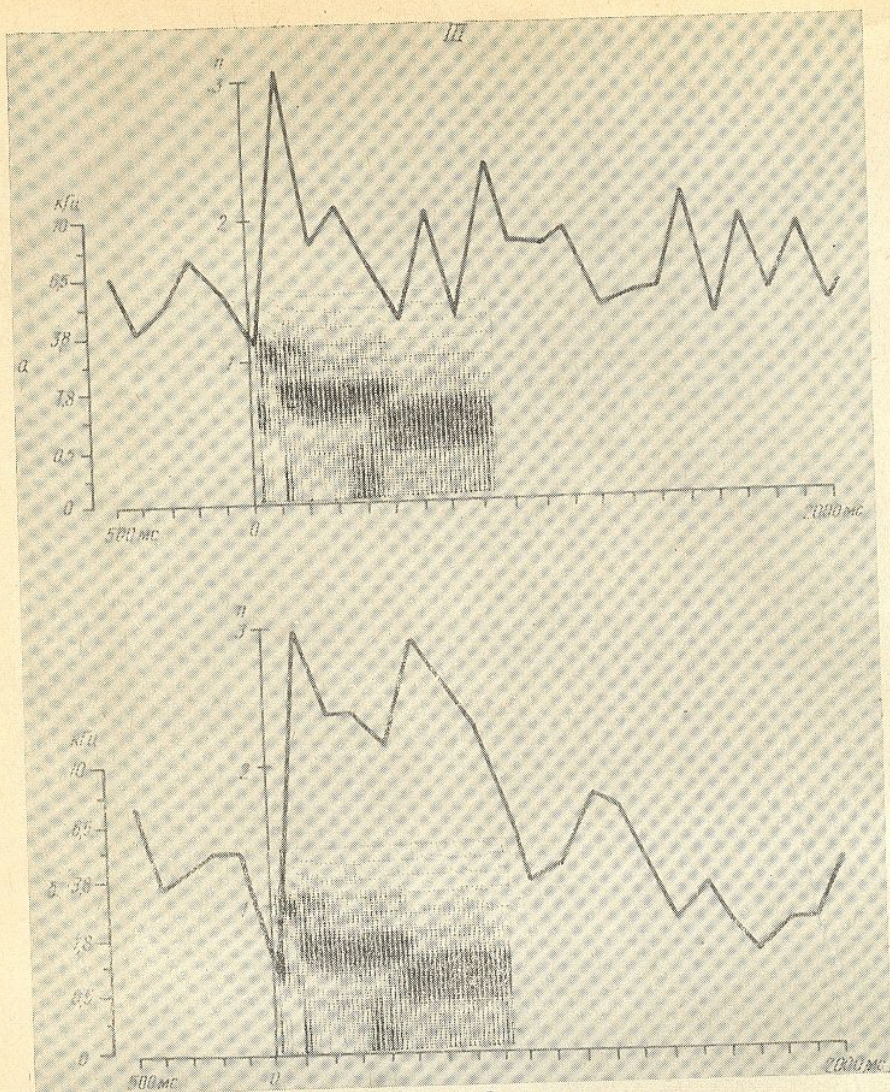


Рис. 1. Окончание.

Структура сигнала «мяу» характеризуется тремя энергетически выраженными компонентами: 1 — максимальная частота превышает 3 кГц, длительность 75 мс; 2 — верхняя частотная граница 1,8 кГц, длительность 330 мс; 3 — максимальная частота 1 кГц, длительность 330 мс. Фазические реакции на этот сигнал обнаружены у 9 (из 47) нейронов неокортекста и у 4 (из 28) нейронов ассоциативной коры. Однако распределение их во времени различно у разных нейронов коррелирует с различными компонентами сигнала. Наблюдалась активация нейрона, синхронизированная с первым, вторым или третьим компонентом (рис. 1, III), а также возникающая в конце сигнала. Характерной особенностью этих реакций, так же, как и реакций на другие сигналы, является длительное последствие: периодически возникающее возбуждение нейрона в течение длительного времени после прекращения сигнала.

В группу длительных сигналов включены вокализации доминантного кота, субдоминантного кота, вой и рычание кота. Вокализация доминантного кота — многокомпонентный сигнал, длительностью 1250 мс, отличается сложной амплитудной и частотной модуляцией. Реакции нейронов хвостатого ядра и коры на этот сигнал также ха-

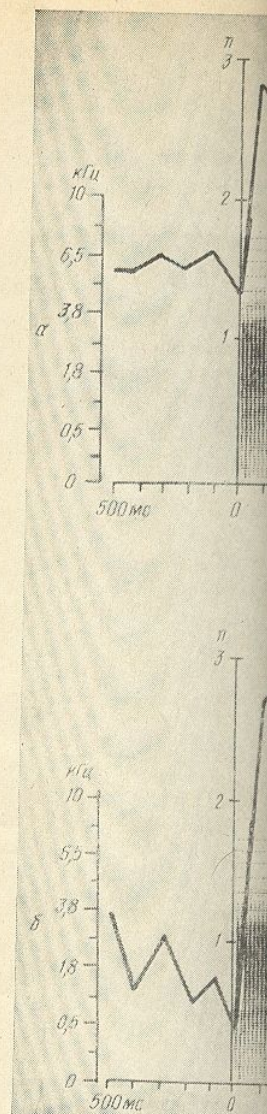


Рис. 2. Реакции нейронов неокортекста на вокализацию доминантного кота, II

рактируются большой длительностью (более 2 с) и высокой частотой (более 3 кГц). В большинстве случаев не наблюдалось синхронизации с первым компонентом сигнала, что определяет некоторую сложность его анализа. Частота остальных компонентов сигнала, как правило, не превышает 1,8 кГц. Длительность сигнала, как правило, превышает 1 с. Конфигурация сигнала, как правило, имеет сложную частотную модуляцию, что определяет его сложную структуру. В спектральном составе сигнала преобладают частоты в диапазоне 1-3 кГц.

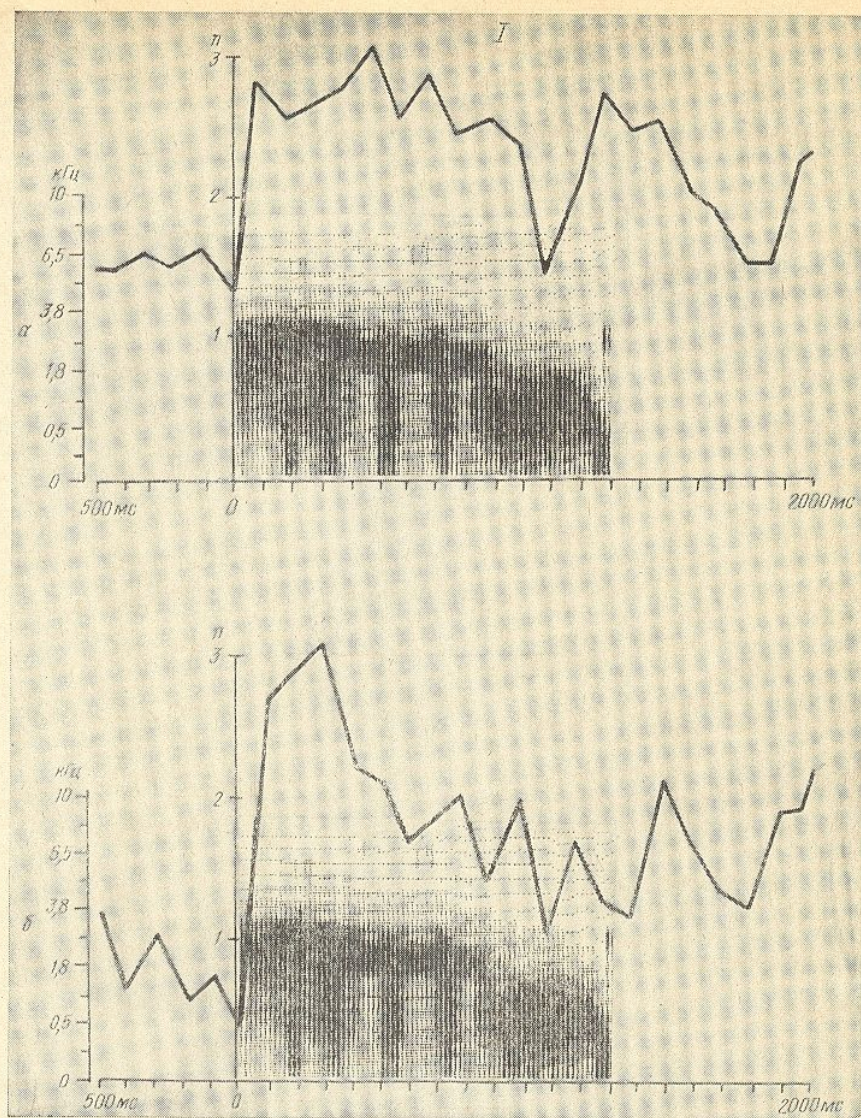


Рис. 2. Реакции нейронов неостриатума и ассоциативной коры на длительные вокализационные сигналы (см. продолжение).

I — песня доминантного кота, II — песня субдоминантного, III — рычание кота. Обозначения см. рис. 1.

рактически характеризуются большой длительностью и сложной конфигурацией, коррелирующей со структурой сигнала (рис. 2, I). Однако обнаружено небольшое количество нейронов (3 нейрона в хвостатом ядре и 2 нейрона в коре) с выраженной фазической реакцией на этот сигнал. По-видимому, это связано с тем, что этот сигнал в отличие от других сигналов данной группы имеет начальный компонент с частотой 3,2 кГц, что определяет некоторое сходство его с раздражителями первой группы. Частота остальных сигналов данной группы не превышает 2 кГц, длительностью более 2 с. При предъявлении этих сигналов ни в одном случае не наблюдались коротколатентные фазические реакции. Как правило, конфигурация реакций соответствовала низкочастотной структуре и длительности сигналов. Например, вокализация субдоминантного кота имеет сложную частотно-амплитудную модулированную структуру, в спектральном составе нет частот, превышающих 2 кГц, длитель-

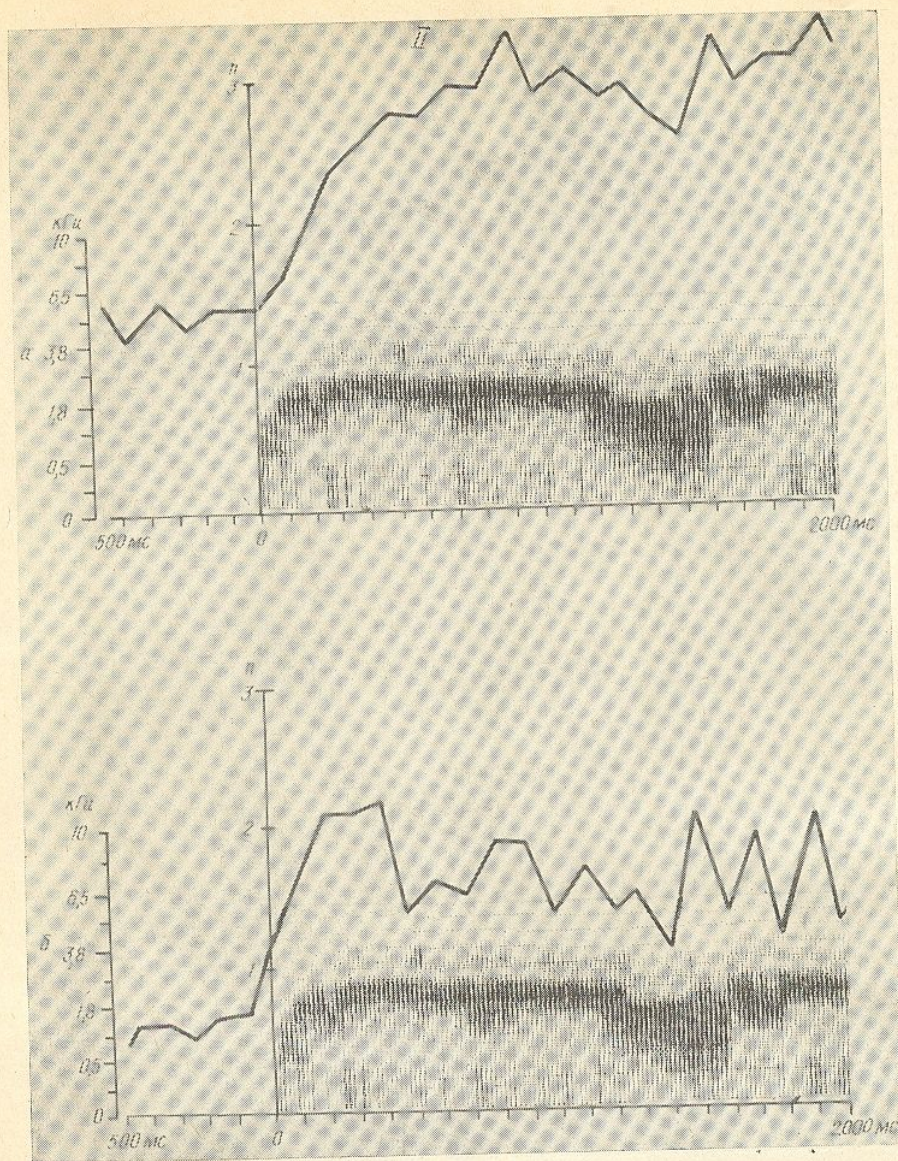
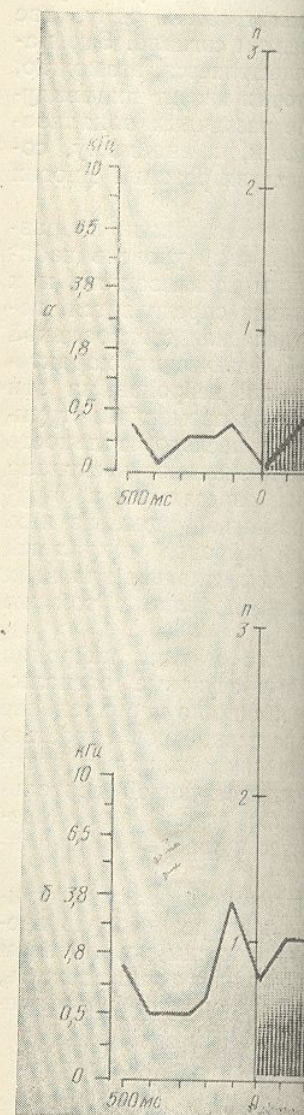


Рис. 2. Продолжение.

ность 2300 мс. Реакции нейронов на этот сигнал имеют тонический характер, соответствующий структуре сигнала: перепад частоты в области 1100—1500 мс находит отражение в уменьшении активации нейрона в этот период (рис. 2, II). Тонические реакции такого типа с длительным последствием регистрировали в ответ и на другие сигналы данной группы. В некоторых случаях усиление активности нейронов наблюдалось в конце предъявления сигнала и продолжалось после его прекращения (рис. 2, III).

Отмеченные особенности реагирования нейронов неостриатума и ассоциативной коры на короткие и длительные сигналы можно было наблюдать при регистрации активности одного и того же нейрона. Например, на представленных рисунках реакции на сигнал «мяу» и вокализацию кота зарегистрированы у одного нейрона неостриатума (рис. 1, III и 2, I). В первом случае реакция имеет фазический характер, во втором — тонический. Такой же характер активности сохраняется после прекращения сигнала.

Подводя итог приведем о наличии определенной вокализационных сигналов и ассоциативной коры, хронизированные с начала коротких высокочастотных частотных раздражителей структуру сигнала. Несмотря на доминантного кота, в нем же в области 3 кГц сигнал выявляется фазический, что частота в областях неостриатума и ассоциативной коры, что и на эту частоту только небольшой части.



Обсуждение результатов

Подводя итог приведенным данным, можно прийти к заключению о наличии определенной корреляции между структурой предъявляемых вокализационных сигналов и характером реакций нейронов неостриатума и ассоциативной коры на эти сигналы. Фазические реакции, синхронизированные с началом вокализации, наблюдались в основном на короткие высокочастотные сигналы. Реакции же на длительные низкочастотные раздражители имели тонический характер, отражающий структуру сигнала. Несколько отличается от этих вокализаций сигнал доминантного кота, в начальной части которой имеются частоты, лежащие в области 3 кГц, и соответственно в ответах нейронов на этот сигнал выявляется фазический компонент. Таким образом, можно думать, что частота в области 3 кГц является предпочтительной для нейронов неостриатума и ассоциативной коры. Однако следует иметь в виду, что и на эту частоту наблюдалось избирательное реагирование только небольшой части исследованных нейронов.

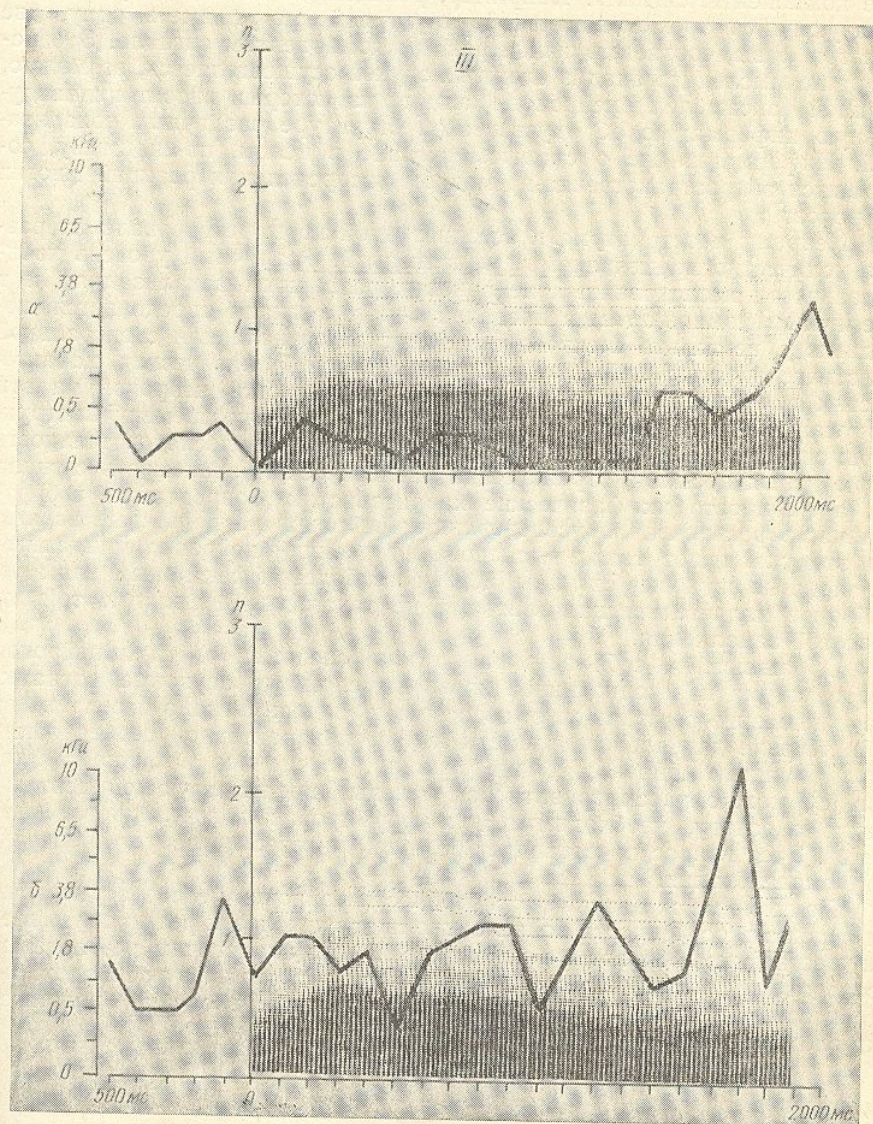


Рис. 2. Окончание.

В реакциях нейронов хвостатого ядра и ассоциативной коры выявляются также компоненты, синхронизированные с другими частотами заполнения тональных посылок: в области, близкой к 0,8 и 1,6 кГц. Известно, что нейроны сенсомоторной коры имеют характеристические частоты, близкие по значению частотам 0,8; 1,6 и 3,2 кГц [11]. Характеристические частоты таламических нейронов МКТ лежат в области 1,8 кГц [15]. Частотный анализ коммуникационных сигналов кошек в обычных для них условиях обитания показал, что области вблизи 0,8; 1,6 и 3,2 кГц являются энергетически наиболее выраженными в специфических для звуковых сигналов кошек [9] и, по мнению некоторых авторов [11], являются значимыми признаками биологически сложных звуковых раздражителей.

В некоторых сигналах, использованных в настоящей работе, индивидуальные энергетически выраженные компоненты четко разделены. В реакциях каудатных нейронов и нейронов ассоциативной коры на такие сигналы отражаются фрагменты сложных звуков, причем у разных нейронов наблюдается избирательное реагирование на определенные компоненты сигнала. Например, реакции на сигнал «мяу», характеризующийся трехкомпонентной структурой, могут иметь одну, две или три фазы, соответствующие разным компонентам сигнала. Это наводит на мысль, что анализ сложных звуков осуществляется, возможно, группой (ансамблем) нейронов, каждый из которых вносит индивидуальную информацию об акустической структуре различных вокализаций. Информация же о сложном сигнале в целом, по-видимому, содержится в пространственно-временном распределении реакций многих нейронов.

Нейроны неостриатума и ассоциативной коры реагировали на разное количество предъявляемых вокализаций. Различный уровень избирательности исследованных нейронов к различным вокализациям и к различным компонентам в пределах одного сигнала определяется, по-видимому, не только спектральной энергией сигнала или спектральной чувствительностью нейронов, но и модуляцией физических характеристик в пределах одного сигнала и реактивности нейронов на эти модуляции, что приводит к отражению в реакциях временной структуры сигналов. Возможно также, что определенная последовательность формантных посылок, отражающих биологическую значимость сигнала [3], а не просто их физические характеристики, определяют избирательность реагирования исследованных нейронов на некоторые из них. На это указывают также исследования реакций нейронов миндалины на сложные звуковые сигналы [20, 21]: наиболее эффективным для этих нейронов является сигнал «мяу», а не тональные послышки с той же частотой заполнения.

Обращают на себя внимание также следовые реакции нейронов неостриатума и ассоциативной коры на сложные звуковые сигналы. Возникновение реакции уже после прекращения сигнала и сохранение ее в течение длительного времени является характерной особенностью исследованных нейронов. Такие реакции, по мнению некоторых авторов [8], можно рассматривать как «следы» предшествующей деятельности и основу, необходимую для формирования адекватного поведения. Этот вопрос представляет большой интерес и требует специального исследования.

Полученные же данные о способности нейронов неостриатума кошки отражать особенности вокализационных сигналов и реагировать преимущественным образом на некоторые из них аналогичны результатам исследований нейронов ассоциативной коры и позволяют предположить, что неостриатум также может принимать участие в оценке биологически сложных звуковых сигналов.

Responses of neostriatal neurons were investigated in alert cats in response to signals of producing signals and the phase responses were observed. The spectral composition contained long-term stimuli (1000 Hz) character reflecting the significant vocalizations and the sensitive cortex neurons were observed.

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

1. Альтман Я. А. Локализация сигналов. — 176 с.
2. Арушанян Э. Б., Отеллини А. В. Слуховые реакции. — 192 с.
3. Батюев А. С. Гипотеза о роли локализации и ориентации. — В кн.: Локализация и ориентация. — М.: Наука, 1972, 58, 59.
4. Батюев А. С., Васильевский В. И. Активность нейрональной активности. — Журн. СССР, 1972, 58, 59.
5. Винцук Т. К., Куляс А. В. Период времени. — В кн.: Период времени. — М.: Наука, 1983, 29, № 6, с. 737—741.
6. Гершун Г. В. Слух и биологические ритмы. — 69—77.
7. Ильичев В. Д. Биоакустика. — М.: Наука, 1983, 29, № 6, с. 737—741.
8. Куликов Г. А. Нейрофизиология акустических сигналов. — М.: Наука, 1983, 29, № 6, с. 737—741.
9. Куликов Г. А., Каменская И. В. Звуковые сигналы. — В кн.: Звуковые сигналы. — М.: Наука, 1983, 29, № 6, с. 737—741.
10. Черкес В. А., Зелинская И. В. Структура мозга. — Нейрофизиология акустических сигналов. — М.: Наука, 1983, 29, № 6, с. 737—741.
11. Albe-Fessard D., Rocha-Medina J., Kornhuber H. H. caude du chat en response a un stimulus auditif. — Electroencephalogr. and Clin. Neurophysiol., 1964, 19, 1, 1—10.
12. Amassian V. E. Studies on single unit analysis. — J. Neurophysiol., 1964, 27, 1, 1—10.
13. Creutzfeldt O., Hellweg F. Response to complex auditory stimuli. — J. Neurophysiol., 1968, 31, 1, 1—10.
14. Irvine D. R. F., Huebner R. E. Caudate area of cat cerebral cortex. — J. Neurophysiol., 1978, 41, 1, 1—10.
15. Kunzle H. An autoradiographic study of the caudate and adjacent prefrontal region. — J. Neurocytol., 1978, 7, 1, 1—10.
16. Newman T. D., Sinaskey D. L. Caudate area of cat cerebral cortex. — J. Neurophysiol., 1978, 41, 1, 1—10.
17. Newman T. D., Symmes D. L. Caudate area of cat cerebral cortex. — J. Neurophysiol., 1978, 41, 1, 1—10.
18. O'Keefe J., Bouma H. Caudate area of cat cerebral cortex. — J. Neurophysiol., 1978, 41, 1, 1—10.
19. Sawa M., Delgado M. R. A. Caudate area of cat cerebral cortex. — J. Neurophysiol., 1978, 41, 1, 1—10.
20. Sedwick E. M., Williams F. Caudate area of cat cerebral cortex. — J. Neurophysiol., 1978, 41, 1, 1—10.

Ин-т физиологии им. А. А. Богomoletz, Киев

RESPONSES OF NEOSTRIATUM NEURONS
TO COMPLICATED SOUND SIGNALS

Responses of neostriatum neurons to various biologically significant vocalizations were investigated in alert cats. A definite correlation was found between the structure of producing signals and the character of neostriatum neuron responses to these signals. Phase responses were observed, mainly, to short-term (about 800 ms) stimuli whose spectral composition contained components with frequency more than 2 kHz. Responses to long-term stimuli (1000-2500 ms) with lower frequency components were of tonic character reflecting the signal form. Certain selectivity of neostriatum responses to various vocalizations and their resemblance with responses to the same signals of associative cortex neurons were observed.

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

Список литературы

1. Альтман Я. А. Локализация движущегося источника звука. Л.: Наука, 1983.— 176 с.
2. Арушанян Э. Б., Отеллин В. А. Хвостатое ядро.— Л.: Наука, 1976.— 323 с.
3. Бару А. В. Слуховые центры и опознание звуковых сигналов.— Л.: Наука, 1978.— 192 с.
4. Батуев А. С. Гипотеза о центральной организации сенсорной функции животных.— В кн.: Локализация и организация церебральных функций. М.: Наука, 1978, с. 15.
5. Батуев А. С., Василевский Н. Н., Зименко Н. Б. и др. Простой способ регистрации нейрональной активности головного мозга бодрствующих животных.— Физиол. журн. СССР, 1972, 58, № 11, с. 1774—1776.
6. Винюк Т. К., Куляс А. И. Универсальная программа анализа речи в реальном диапазоне времени.— В кн.: Материалы Всесоюз. шк.-семинара «Автоматическое распознавание слуховых образов» (АРСО-10). Тбилиси: Мецниереба, 1978, с. 182—184.
7. Груздев Г. М., Великая Р. Р. Некоторые особенности фоновой и вызванной звуковыми щелчками активности нейронов хвостатого ядра кошки.— Физиол. журн., 1983, 29, № 6, с. 737—741.
8. Гершуни Г. В. Слух и биологическое звукоизлучение.— Вестн. АН СССР, 1968, № 7, с. 69—77.
9. Ильичев В. Д. Биоакустика.— М.: Наука, 1975.— 255 с.
10. Куликов Г. А. Нейрофизиологические основы определения биологической значимости акустических сигналов.— Вестн. Ленингр. ун-та, 1981, № 21, с. 80—87.
11. Куликов Г. А., Каменская В. Г., Футер Л. И., Соколова Н. Н. Выделение биологически значимых признаков акустических стимулов во фронтальной области коры мозга кошки.— В кн.: Звуковая коммуникация, эхолокация и слух. Л.: Наука, 1980, с. 122—133.
12. Черкес В. А., Зелинская В. С. Сенсорные свойства нейронов неспецифической структуры мозга.— Нейрофизиология, 1984, 16, № 3, с. 384—394.
13. Albe-Fessard D., Rocha-Miranda C., Oswaldo-Cruz E. Architécture évoquée dans le noyau caudé du chat en réponse à des types divers d'afférences. II. Etude microphysiologique.— Electroencephalog. and Clin. Neurophysiol., 1960, 12, N 3, p. 649—661.
14. Amassian V. E. Studies on organization of somesthetic association area including a single unit analysis.— J. Neurophysiol., 1954, 17, N 1, p. 39—58.
15. Creutzfeld O., Hellweg F. C., Schreiner Chr. Thalamocortical transformation of response to complex auditory stimuli.— Exp. Brain Res., 1980, 39, N 1, p. 87—107.
16. Irvine D. R. F., Huebner H. Acoustic response characteristics of neurons in nonspecific area of cat cerebral cortex.— J. Neurophysiol., 1979, 42, N 1, p. 107—122.
17. Kunzle H. An autoradiographic analysis of the efferent connections from premotor and adjacent prefrontal region (area 6 and 9) in Macaca Fascicularis.— Brain Behav. and Evol., 1978, 15, N 3, p. 185—234.
18. Newman I. D., Sinasley D. F. Single unit analysis of auditory processing in Squirrel monkey frontal cortex.— Exp. Brain Res., 1976, 25, N 2, p. 169—181.
19. Newman I. D., Symmes D. Feature defection in Squirrel monkey cortex.— Ibid., 1979, 34, N 2, p. 140—145.
20. O'Keefe J., Bouma H. Complex sensory properties of certain amygdala units in the freely moving cat.— Exp. Neurol., 1969, 23, N 3, p. 384—398.
21. Sawa M., Delgado M. R. Amygdala unitary activity in the unrestrained cat.— Electroencephalog. and Clin. Neurophysiol., 1963, 15, N 4, p. 637—650.
22. Sedwick E. M., Williams F. D. The response of single units in the caudate nucleus to peripheral stimulation.— J. Physiol., 1967, 189, N 2, p. 281—298.

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

Поступила 06.07.84