

цию А-а волокон, а 12 % — о нерва и пульпы зуба. Латентией А-а волокон колеблется от глазничного нерва — 4—5 мс до пульпы нижнего клыка — 12 мс. Стимуляция А-а волокон колеблется от глазничного нерва — 4—5 мс до пульпы нижнего клыка — 12 мс. Стимуляция А-а волокон колеблется от глазничного нерва — 4—5 мс до пульпы нижнего клыка — 12 мс.

Yu. P. Limansky

IC MEDIAL NUCLEI DIFFERENT GROUPS FIBRES

stimulation of the infraorbital nerve evoked in the cats anesthetized with alfaxalone. 59 % of the neurons investigated responded to stimulation of the infraorbital nerve. 29 % of the neurons responded to stimulation of the infraorbital nerve. Responses evoked by stimulation of the infraorbital nerve were between 3-48 and 4-64 ms, resuming upper and lower dental pulp stimulation.

The latencies of the responses evoked by stimulation of the infraorbital nerve are as follows: threshold trigeminal nerve afferents is

Торможение рефлексов открывания ящика и ядер шва // Нейрофизиология и экспериментальная биология. — 1985. — № 1. — С. 10-15.

Шетняк В. К. Рефлекторное изменение парасцизурального комплекса при стимуляции // Бюл. эксперим. биологии и физиологии. — 1985. — № 1. — С. 10-15.

Шетняк В. К. Рефлекторное изменение парасцизурального комплекса при стимуляции // Бюл. эксперим. биологии и физиологии. — 1985. — № 1. — С. 10-15.

Шетняк В. К. Рефлекторное изменение парасцизурального комплекса при стимуляции // Бюл. эксперим. биологии и физиологии. — 1985. — № 1. — С. 10-15.

Шетняк В. К. Рефлекторное изменение парасцизурального комплекса при стимуляции // Бюл. эксперим. биологии и физиологии. — 1985. — № 1. — С. 10-15.

Шетняк В. К. Рефлекторное изменение парасцизурального комплекса при стимуляции // Бюл. эксперим. биологии и физиологии. — 1985. — № 1. — С. 10-15.

Шетняк В. К. Рефлекторное изменение парасцизурального комплекса при стимуляции // Бюл. эксперим. биологии и физиологии. — 1985. — № 1. — С. 10-15.

Шетняк В. К. Рефлекторное изменение парасцизурального комплекса при стимуляции // Бюл. эксперим. биологии и физиологии. — 1985. — № 1. — С. 10-15.

Шетняк В. К. Рефлекторное изменение парасцизурального комплекса при стимуляции // Бюл. эксперим. биологии и физиологии. — 1985. — № 1. — С. 10-15.

Шетняк В. К. Рефлекторное изменение парасцизурального комплекса при стимуляции // Бюл. эксперим. биологии и физиологии. — 1985. — № 1. — С. 10-15.

Шетняк В. К. Рефлекторное изменение парасцизурального комплекса при стимуляции // Бюл. эксперим. биологии и физиологии. — 1985. — № 1. — С. 10-15.

Шетняк В. К. Рефлекторное изменение парасцизурального комплекса при стимуляции // Бюл. эксперим. биологии и физиологии. — 1985. — № 1. — С. 10-15.

Шетняк В. К. Рефлекторное изменение парасцизурального комплекса при стимуляции // Бюл. эксперим. биологии и физиологии. — 1985. — № 1. — С. 10-15.

Шетняк В. К. Рефлекторное изменение парасцизурального комплекса при стимуляции // Бюл. эксперим. биологии и физиологии. — 1985. — № 1. — С. 10-15.

15. Harris R., Griffin C. J. Fine structure of nerve endings in the human dental pulp // Ibid. — 1972. — 13, N 7. — P. 773—778.
16. Hu J. W., Dostrovsky J. O., Sessle B. J. Functional properties of neurons in cat trigeminal subnucleus caudalis (medullary) dorsal horn. I. Responses to oral-facial noxious and nonnoxious stimuli and projection to thalamus and subnucleus oralis // J. Neurophysiol. — 1981. — 45, N 2. — P. 173—192.
17. Jasper H. H., Ajmon-Marsan C. A stereotaxic atlas on the diencephalon of the cat. — Ottawa : Natl. Res. Counc. — 1954. — 90 p.
18. Kawamura S. Afferent projections of the nucleus caudalis of the spinal trigeminal complex in the cat // Folia Anat. Jap. — 1971. — 47, N 2. — P. 377—405.
19. Kerr D. J. B., Haugen F. P., Melzack R. Responses evoked in the brain stem by tooth stimulation // Amer. J. Physiol. — 1955. — 183, N 2. — P. 253—258.
20. Kruger L., Saporta S., Feldman S. G. Axonal transport of the sensory trigeminal complex // Pain in the trigeminal region. — Amsterdam : Elsevier; New York : North-Holland biomed. press., 1977. — P. 191—201.
21. Magoun H. W., McKinley W. A. The termination of ascending trigeminal and spinal tracts in the thalamus of the cat // Amer. J. Physiol. — 1942. — 137, N 2. — P. 409—416.
22. McGuiness C. M., Krauthamer M. G. The afferent projections to the centrum medianum of the cat as demonstrated by retrograde transport of horseradish peroxidase // Brain Res. — 1980. — 184, N 1. — P. 255—269.
23. Narhi M., Virtaneen A., Huopaniemi T., Hirvonen T. Conduction velocities of single pulp nerve fibre units in the cat // Acta physiol. scand. — 1982. — 116, N 1. — P. 209—213.
24. Nyquist Y. K., Greenhout Y. H. Unit analysis of nonspecific thalamic responses to high-intensity cutaneous input in the cat // Exp. Neurol. — 1974. — 42, N 3. — P. 609—622.
25. Pearl G. S., Anderson K. V. Responses of cells in feline nucleus centrum medianum to tooth pulp stimulation // Brain Res. Bull. — 1980. — 5, N 1. — P. 41—45.
26. Perl E. R., Whitlock D. G. Somatic stimuli exciting spino-thalamic projections to thalamic neurons in cat and monkey // Exp. Neurol. — 1961. — 3, N 2. — P. 256—296.
27. Peschanski M. Trigeminal afferents to the diencephalon in the rat // Neuroscience. — 1984. — 12, N 2. — P. 465—487.
28. Peschanski M., Guibaud G., Gautron M. Posterior intralaminar region in rat: neuronal responses to noxious and nonnoxious cutaneous stimuli // Exp. Neurol. — 1981. — 72, N 1. — P. 226—238.
29. Urabe M., Tsubakawa T., Watanabe Y. Alteration of activity of single neurons in the nucleus centrum medianum following stimulation of the peripheral nerve and application of noxious stimuli // Jap. J. Physiol. — 1966. — 16, N 4. — P. 421—435.

Поступила 10.04.85

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

УДК 612.826:612.85

Р. Р. Великая, Г. М. Груздев

РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ НЕОСТРИАТУМА НА ЗВУКОВЫЕ СИГНАЛЫ С РАЗЛИЧНОЙ ЛОКАЛИЗАЦИЕЙ

При изучении электрических реакций нейронов хвостатого ядра (ХЯ) установлено, что на них конвергируют импульсы из разных сенсорных систем, в том числе и импульсы, вызываемые звуковыми раздражениями [6, 10, 11]. Известно также, что ХЯ имеет прямые связи с различными областями слуховой коры [4] и полисинаптические с более низкими уровнями слуховой системы.

Для более детального изучения участия ХЯ в анализе звуковых раздражений в настоящем исследовании проведено изучение способности нейронов ХЯ реагировать на звуковые сигналы, обладающие различными пространственными характеристиками неподвижного источника звука, и сигналы, имитирующие его движение.

Методика

Исследования проведены на 5 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 втулок над трепанационными отверстиями

в местах проекции ХЯ на конвекситальную поверхность черепа по методу, предложенному Батуевым [5]. Через 7—10 сут после операции у бодрствующих животных, фиксированных в стереотаксическом аппарате, производили транскортикальный поиск нейронов ХЯ и регистрацию их реакций на звуковые сигналы. Звуковые сигналы записывали на магнитную ленту по специальной программе и воспроизводили во время опыта с помощью экранированных и помещенных в звукопоглотители звукоизлучателей ТОН-2 через звуководы, вставленные непосредственно в слуховые проходы. Для изучения действия сигналов, обладающих характеристиками различного пространственного положения неподвижного источника звука, производили дихотическую стимуляцию сериями звуковых щелчков (40 Гц, 2 с) отдельно ипсилатерального уха, контраплатерального уха, бинауральную стимуляцию без интерауральной задержки, а также с варьированием интерауральных задержек [2, 3]. Интерауральная задержка (ΔT) варьировалась от 0 до 500 мкс. Для каждого значения ΔT использовали серию сигналов из 20 щелчков с частотой 1 щелчок в 3 с. Вся программа стимуляции предусматривала опережение сигнала по отношению к ипси-, а затем контраплатеральному уху. Такой способ применения звуковых сигналов при варьировании ΔT создавал феномен латерализации, т. е. смещения звука в сторону более раннего раздражения. Смещение звука прямо пропорционально ΔT в диапазоне до 300 мс. Для ΔT больше 300 мс звуковой образ полностью латерализован, т. е. находится у того уха, на которое подается опережающее раздражение.

Для получения сигнала, имитирующего перемещение звука в пространстве применяли также метод, предложенный Альтманом [2, 3]. Для этого использовали бинаурально предъявляемые серии щелчков с частотой 40 Гц. В первой паре бинаурально предъявляемых щелчков временное различие было максимальным: ΔT составляло 500 мкс. С каждой последующей парой щелчков в серии ΔT уменьшалось по линейному закону и через 1 с достигало минимального значения: ΔT составляло 10 мкс. На протяжении 2-й секунды ΔT линейно увеличивалось и к концу этой секунды достигало максимального значения. Таким образом, в течение первой секунды «перемещение» звукового сигнала происходило от уха к средней линии головы, а затем в обратном направлении. Варьируя той стороной, на которую подается опережающая серия щелчков и направление изменения ΔT (его увеличение или уменьшение), можно менять сторону стимуляции по отношению к средней линии головы (ипси- или контраплатеральное поле) и направление «перемещения» звука.

Нейронную активность после усиления, дискриминирования и преобразования в стандартные импульсы регистрировали на магнитную ленту, на одной из дорожек которой записывали также одиночные импульсы, маркировавшие начало звукового сигнала. В последующем с помощью ЭВМ строили постстимульные гистограммы. Таким образом были проанализированы 95 нейронов ХЯ.

Результаты

В первой серии опытов изучали реакции нейронов ХЯ на различную локализацию неподвижного источника звука. У 63 нейронов исследовали реакции на звуковые сигналы, локализованные по средней линии головы и возле ипсилатерального и контраплатерального уха. В результате анализа ответов по суммарным ПСТГ у значительного большинства исследованных нейронов обнаружено изменение реакций в зависимости от локализации источника звука. У 14 нейронов не обнаружено изменение реакций ни на одно из положений раздражителя. Число нейронов ХЯ, реагирующих на одно, два или три различных положения (S — слева, D — справа, B — по средней линии головы) сигнала, составляет 49:

15—S	4—S, B
6—D	5—B, D
6—B	2—S, D
11—S, D, B	

Различия между реакциями одних и тех же нейронов, обусловленные изменением локализации звука, касались начальных компонентов и более длительных тонических перестроек активности. На рис. 1 показано изменение реакций нейронов в зависимости от лока-

лизации раздражителя в на («он» ответ). Каждый из коротколатентной (до 20 мс) положений раздражителя: рального (2) уха или по сре-

дии оценки реакций наложения источника звука нейронов исследовали методом задержки во времени

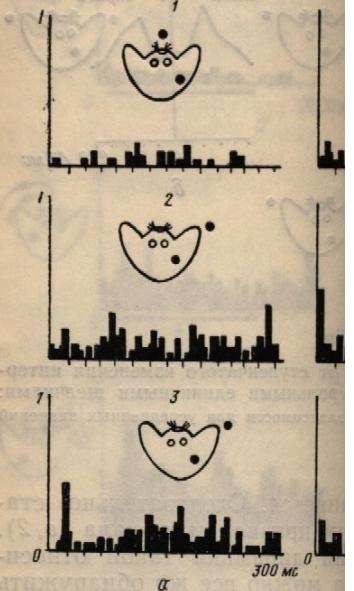


Рис. 1. Реакция нейронов ХЯ (1 — бинауральное; 2 — контраплатеральное; по оси ординат — число импульсов (мс); точка на схеме головы — схемы).

единичными щелчками. Обе максимальную реакцию при избирательно реагируют на по отношению к средней линии вероятностей ответов четырех уральной задержки при ипсе. Хорошо выявляется асимметрическая латеральная локализации симметрическими изменениями при определенных значениях максимум вероятности отве 100 мкс. Однако у нейронов наблюдалась при ипсилатеральной (4 — контраплатеральной (3) — выявляется второй пик повышенно, в контраплатеральном и ипсилатеральном.

Усредненный график реакции имеет метрическую форму с меньшим разными нейронами, возможно, зуемых интерауральных задержек.

Вторая серия исследована на бинауральные серии щелчков, изменяющейся во времени.

При действии такого сигнала ее форма изменялась в з

юсть черепа по методу, предложен-
и у бодрствующих животных, фикси-
или транскортикальный поиск ней-
сигнала. Звуковые сигналы запи-
рамме и воспроизводили во время
в звукоглотатели звукоизлучате-
ственно в слуховые проходы. Для
истиками различного пространствен-
производили дихотическую стимуля-
льно ипсолатерального уха, контра-
нерауральной задержки, а также
Интерауральная задержка (ΔT)
и ΔT использовали серию сигналов
рамма стимуляции предусматривала
ем контраплатеральному уху. Такой
записи ΔT создавал феномен латера-
него раздражения. Смещение звука
Для ΔT больше 300 мс звуковой
у того уха, на которое подается

ещение звука в пространстве при-
[3]. Для этого использовали бина-
40 Гц. В первой паре бинаурально
о максимальным: ΔT составляло
серии ΔT уменьшалось по линей-
значения: ΔT составляло 10 мкс.
ясь и к концу этой секунды дости-
жение первой секунды «перемеще-
лия линии головы, а затем в обрат-
ную подается опережающая серия
ение или уменьшение), можно ме-
лини головы (ипси- или контрапла-

иммирования и преобразования в
ю ленту, на одной из дорожек ко-
жировавшие начало звукового сиг-
онстимульные гистограммы. Таким

ии нейронов ХЯ на различ-
звука. У 63 нейронов иссле-
ализованные по средней ли-
ните ралаурального уха. В ре-
ИСТГ у значительного боль-
жено изменение реакций в
зука. У 14 нейронов не об-
з положений раздражителя.
но, два или три различных
по средней линии головы)

тех же нейронов, обуслов-
кались начальных компо-
перестроек активности. На-
нов в зависимости от лока-

лизации раздражителя в начальный период его применения до 300 мс
(«оп» ответ). Каждый из трех представленных нейронов отвечает коротколатентной (до 20 мс) фазной реакцией только на одно из трех положений раздражителя: возле ипсолатерального (3), контраплате-
рального (2) уха или по средней линии головы (1).

Для оценки реакций нейронов при различных промежуточных по-
ложениях источника звука с ипси- и контраплатеральной стороны 17
нейронов исследовали методом ступенчатого изменения интераураль-
ной задержки во времени (ΔT) между бинаурально предъявляемыми

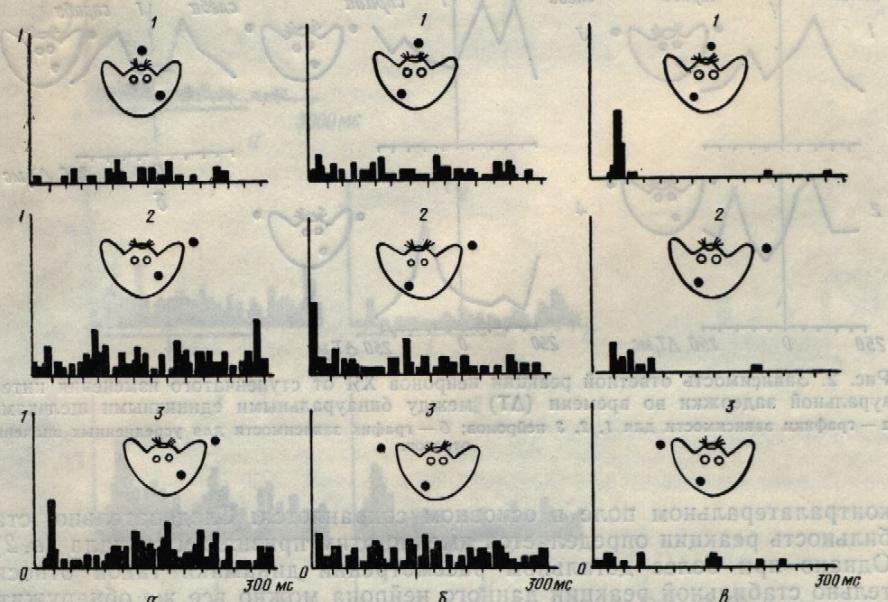


Рис. 1. Реакция нейронов ХЯ (а, б, в) на раздражение серией щелчков (ПСТГ):
1 — бинауральное; 2 — контраплатеральное и 3 — ипсолатеральное. Здесь и на последующих рисунках по оси ординат — число импульсов, нормированное по числу стимулов, по оси абсцисс — время анализа (мс); точка на схеме головы кошки — сторона отведения активности нейрона, точка вне схемы — локализация раздражения.

единичными щелчками. Обнаружено, что разные нейроны проявляют максимальную реакцию при различной интерауральной задержке, т. е. избирательно реагируют на определенное смещение источника звука по отношению к средней линии. На рис. 2 показаны графики изменения вероятностей ответов четырех нейронов ХЯ в зависимости от интерауральной задержки при ипси- и контраплатеральном опережении звука. Хорошо выявляется асимметрия реакций нейронов при ипси- и контраплатеральной локализации сигнала и преимущественное их реагирование при определенных значениях ΔT . Для представленных нейронов максимум вероятности ответов наблюдался при ΔT , составляющем 100 мкс. Однако у нейронов 1, 2, 3 повышенная вероятность ответов наблюдалась при ипсолатеральной локализации сигнала, у нейрона 4 — контраплатеральной (см. рис. 2, а). Кроме того, у нейронов 2 и 3 выявляется второй пик повышенной вероятности ответа, соответственно, в контраплатеральном и ипсолатеральном полях.

Усредненный график реакций этих нейронов (б) имеет более симметричную форму с меньшим разбросом значений вероятностей ответов разных нейронов, возможно, перекрывающим весь диапазон используемых интерауральных задержек.

Вторая серия исследования посвящена изучению реакций нейронов на бинауральные серии щелчков с интерауральной задержкой, плавно изменяющейся во времени.

При действии такого сигнала у 16 из 20 нейронов (80 %) реакции и ее форма изменялись в зависимости от направления изменения

ΔT. На рис. 3, а представлен нейрон, не реагировавший на бинауральную серию щелчков без интерауральной задержки — ΔT составляет 0. При уменьшении ΔT в контралатеральном поле (в, 1) возникла четкая реакция, которая в два раза превышала реакцию этого нейрона на плавное уменьшение ΔT в ипсилатеральном поле (в, 1'). В контралатеральном поле обнаружена также реакция на увеличение ΔT, хотя и менее выраженная, чем в ответ на его уменьшение. При повторном предъявлении этих сигналов реакция нейрона на уменьшение ΔT в

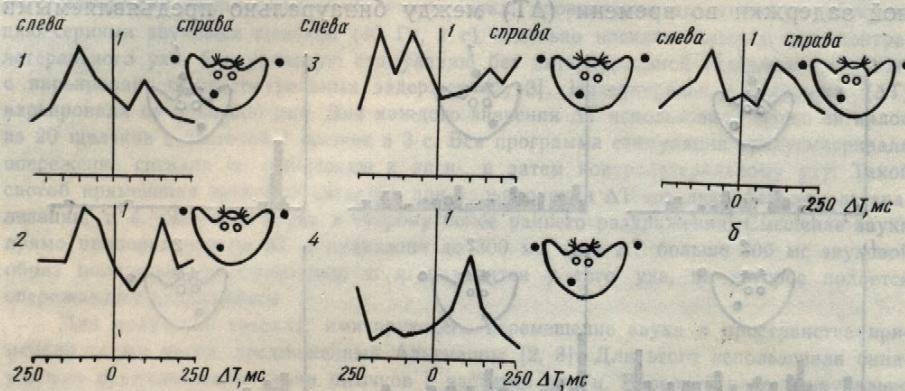


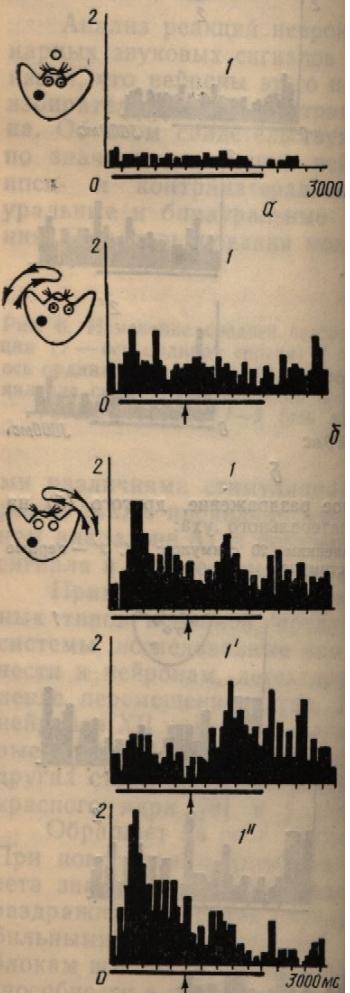
Рис. 2. Зависимость ответной реакции нейронов XЯ от ступенчатого изменения интерауральной задержки во времени (ΔT) между бинауральными единичными щелчками: а — графики зависимости для 1, 2, 3 нейронов; б — график зависимости для усредненных значений ответов.

контралатеральном поле в основном сохраняется. Следовательно, стабильность реакции определяется именно этим признаком сигнала (в, 2). Однако при более детальном рассмотрении динамики такой относительно стабильной реакции данного нейрона можно все же обнаружить определенные перестройки его активности во времени. При разделении ПСТГ на части и анализе таких временных блоков по 10 предъявлениям раздражителя видно, что первая суммарная ПСТГ (в, 1) отражает две реакции, возникающие в различные периоды предъявления сигнала. Во время первых 10 серий щелчков нейрон реагировал на увеличение ΔT в контралатеральном поле (в, 1') и только во время предъявления последующих 10 серий щелчков появилась очень четкая реакция на уменьшение ΔT в этом поле (в, 1''). При повторном применении сигнала на ПСТГ, построенных по 10 предъявлениям выявляется реакция только на уменьшение ΔT подобно тому, как это наблюдалось на суммарной ПСТГ (в, 2). Следовательно, хотя данный нейрон стабильно выделяет один признак сигнала (уменьшение ΔT в контралатеральном поле) реакция его на этот признак претерпевает динамические перестройки во времени.

Для исследования динамических свойств реакций нейронов XЯ были использованы также повторные контрольные предъявления неподвижных звуковых сигналов с различной локализацией. У 20 нейронов, тестированных таким образом, обнаружены существенные перестройки реакций во времени. При этом выделяются два основных направления перестроек активности: 1-е — усиление реакций или появление новых, 2-е — ослабление или исчезновение реакций. Наиболее характерная особенность активности исследованных нейронов при повторном стимулировании — повышение средней частоты разрядов и (или) появление реакции на ранее неэффективный раздражитель. На рис. 4, а показано изменение реакций одного нейрона на бинауральное раздражение серии щелчков (ΔT составляет 0) через определенные промежутки времени (около 5 мин). При первом предъявлении серии щелчков (1) наблюдается незначительная тоническая реакция инерционного типа с последействием. При повторном применении данного сигнала (2)

выявляется коротколатентная, возрастает во время третье, повышается средний уровень

В некоторых случаях реакций нейронов при повторном предъявлении этих сигналов реакция нейрона при повышении уровня

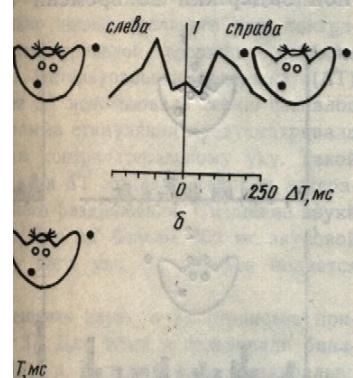


реакции одного нейрона XЯ ного уха (1, 2). При постр предъявлениям сигнала обнаруживается (1) соответствует реакция, серий щелчков (1'), в то время как (2) соответствует реакция, появившаяся серий щелчков (2').

Таким образом, возникновение и тот же вид раздражителя одом: реакция возникает в на и с большим опозданием во в

Противоположную направление можно было наблюдать у одних нейронов, реагирующих на сигналы с различной локализацией одного нейрона на стимуляции

реагировавший на бинауральную задержку — ΔT составляет 0. Поле (в, 1) возникла четкая реакция этого нейрона на поле (в, 1). В контраполатеральном увеличение ΔT , хотя и уменьшение. При повторном приложении на уменьшение ΔT в



от ступенчатого изменения интеруральных единичными щелчками: зависимости для усредненных значений

аняется. Следовательно, станим признаком сигнала (в, 2). динамики такой относительной можно все же обнаружить во времени. При разделении блоков по 10 предъявлениям ПСТГ (в, 1) отраженные периоды предъявления щелчков нейрон реагировал на (в, 1') и только во время щелчков появилась очень четкая (в, 1''). При повторном приложении 10 предъявлениям выявляется, однако тому, как это наблюдалось, хотя данный нейрон (уменьшение ΔT в контраполатеральном претерпевает динами-

ктуру реакций нейронов ХЯ было предъявления неподкализацией. У 20 нейронов, существенные перестройки в два основных направления реакций или появление новых, щелчков. Наиболее характерная для нейронов при повторном стимулировании разрядов и (или) появление раздражителя. На рис. 4, а показано бинауральное раздражение с определенными промежутками времени серий щелчков (1) — реакция инерционного типа на применение данного сигнала (2)

выявляется коротколатентная фазная реакция, которая значительно возрастает во время третьего предъявления сигнала (3), одновременно повышается средний уровень активности.

В некоторых случаях наблюдалась относительная стабильность реакций нейронов при повторных предъявлениях тех же самых раздражителей. На рис. 4, б представлены суммарные ПСТГ, отражающие

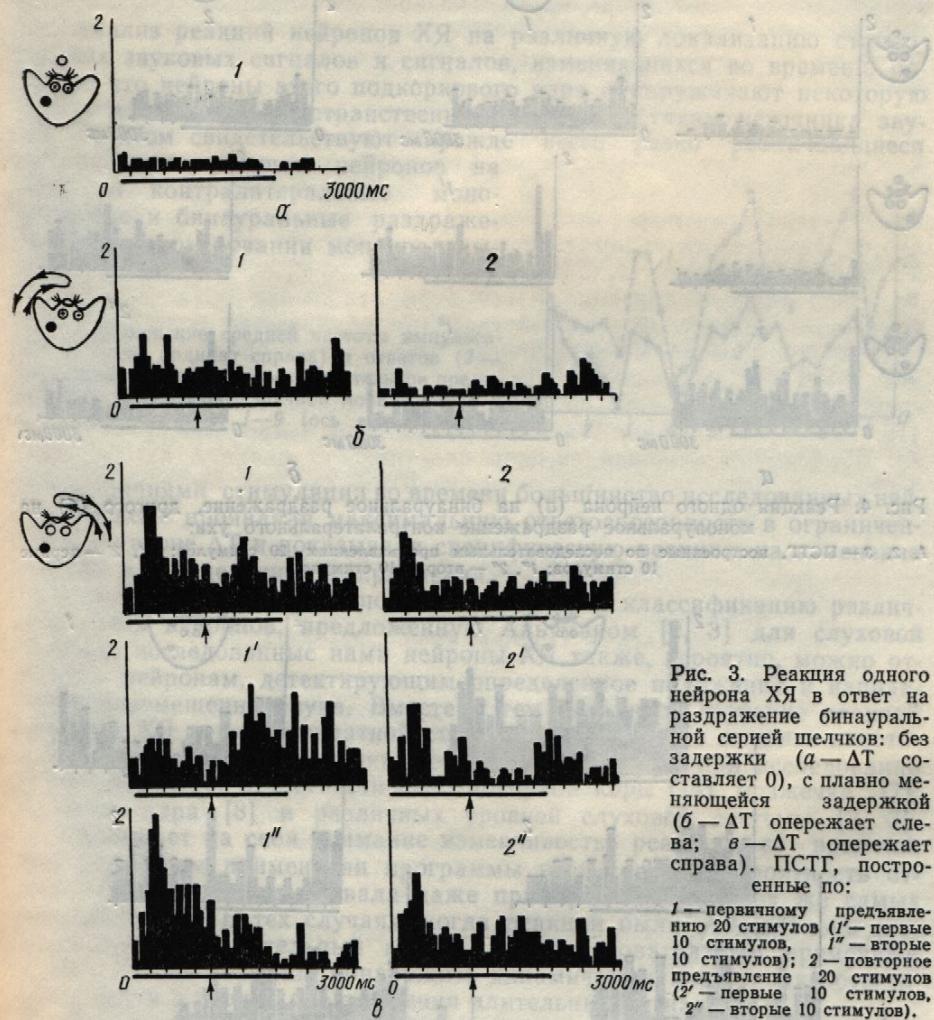


Рис. 3. Реакция одного нейрона ХЯ в ответ на раздражение бинауральной серией щелчков: без задержки (а — ΔT составляет 0), с плавно меняющейся задержкой (б — ΔT опережает слева; в — ΔT опережает справа). ПСТГ, построенные по:

1 — первичному предъявлению 20 стимулов (1' — первые 10 стимулов, 1'' — вторые 10 стимулов); 2 — повторное предъявление 20 стимулов (2' — первые 10 стимулов, 2'' — вторые 10 стимулов).

реакции одного нейрона ХЯ на повторную стимуляцию контраполатерального уха (1, 2). При построении же ПСТГ по 10 последовательным предъявлениям сигнала обнаруживается, что первой суммарной ПСТГ (1) соответствует реакция, возникшая в период применения первых 10 серий щелчков (1'), в то время как вторая суммарная ПСТГ (2) отражает реакцию, появившуюся только при предъявлении вторых 10 серий щелчков (2'').

Таким образом, возникновение реакции у данного нейрона на один и тот же вид раздражителя происходит с различным латентным периодом: реакция возникает в начале применения сигнала в первом случае и с большим опозданием во втором.

Противоположную направленность изменения ответоспособности можно было наблюдать у одного и того же нейрона при использовании сигналов с различной локализацией. На рис. 5 представлены реакции одного нейрона на стимуляцию ипси- (а) и контраполатерального уха (б).

Для каждого вида раздражения построены четыре ПСТГ по 5 предъявлениюм серий щелчков. На рис. 5, а видно, что стимуляция ипсилатерального уха привела к появлению хорошо оформленной фазной реакции при первых 5 предъявлениях сигнала (1), в каждом из последующих времененных блоков (2, 3, 4) реакция не выявляется. Стимуляция же контралатерального уха (см. рис. 5, б) была не эффективна в процессе предъявления 15 серий щелчков (1, 2, 3) и только на последней ПСТГ (15—20 серий щелчков) обнаруживается четкая фазная реакция (4).

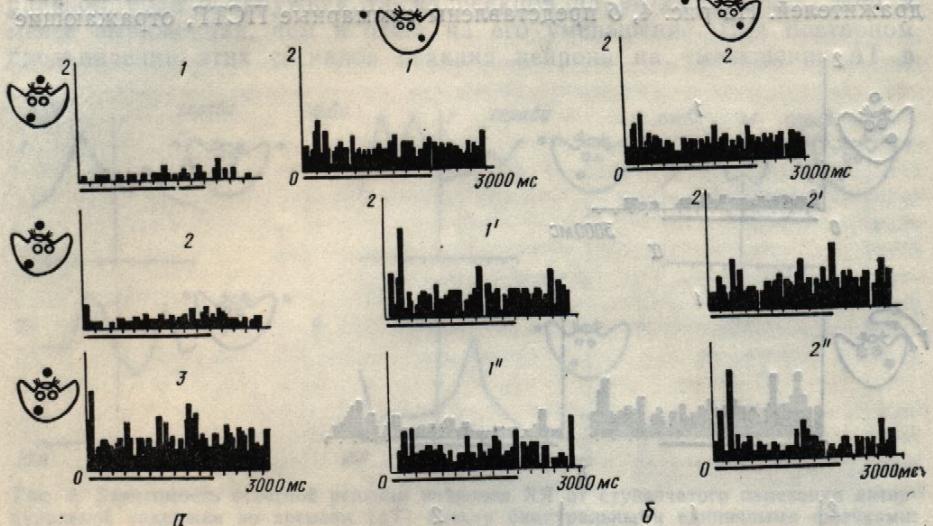


Рис. 4. Реакция одного нейрона (а) на бинауральное раздражение, другого (б) на моноауральное раздражение контралатерального уха:
1, 2, 3 — ПСТГ, построенные по последовательным предъявлениюм 20 стимулов; 1', 2' — первые 10 стимулов; 1'', 2'' — вторые 10 стимулов.

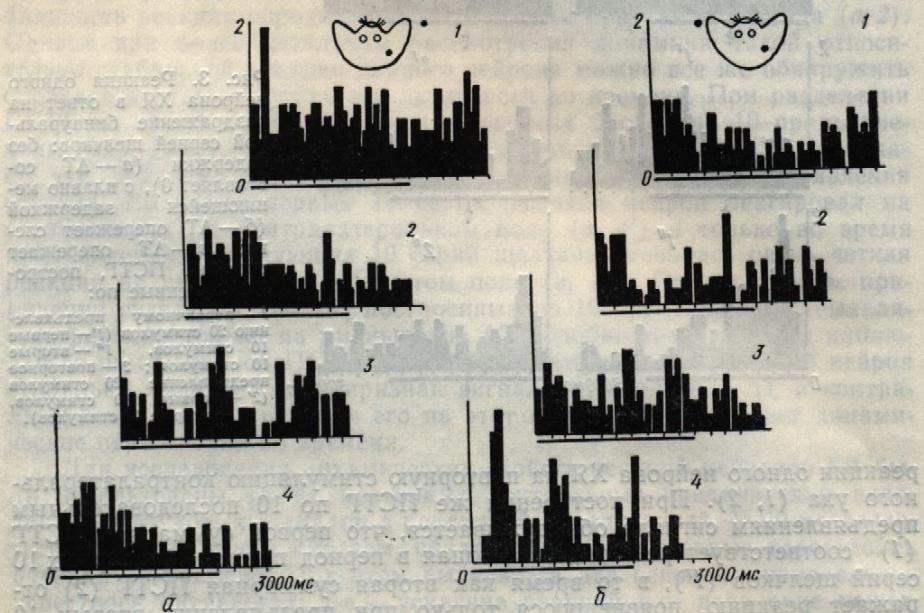


Рис. 5. Реакция одного нейрона ХЯ на моноауральное раздражение ипси- (а) и контралатерального (б) уха:
1, 2, 3, 4 — ПСТГ, построенные по последовательным предъявлениюм 5 стимулов.

ющих временных блоков (2, 3, 4) реакция не выявляется. Стимуляция же контралатерального уха (см. рис. 5, б) была не эффективна в процессе предъявления 15 серий щелчков (1, 2, 3) и только на последней ПСТГ (15—20 серий щелчков) обнаруживается четкая фазная реакция (4).

При построении график локализаций у ряд наружено, что такое изменение характер (рис. 6, 2).

Анализ реакций нейронов звуковых сигналов показал, что нейроны этого по избирательность к пространства. Об этом свидетельствуют по значениям реакции нейрона и контраплатеральные уральные и бинауральные ния. При варьировании мон

Рис. 6. Изменение средней частоты (1 — ось ординат справа) и ось ординат слева) на последовательноеявление сигналов с различной лок

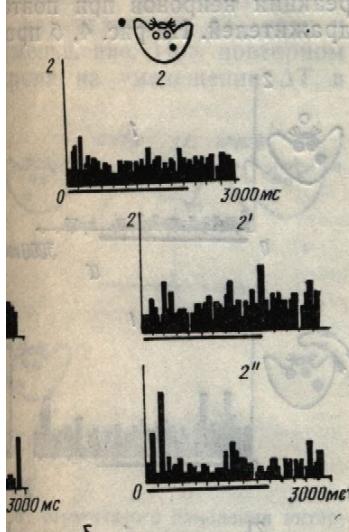
ми различиями стимуляции нейронов также проявляли максимум диапазоне ΔT и показывали сигнала в определенном напр

Применяя для оценки различных типов нейронов, предложенные системы, исследованные нам нести к нейронам, детектирующим перемещения звука. Гипотеза о том, что нейроны ХЯ при многократных особенностях их динамики других структур, в частности красного ядра [8] и разли

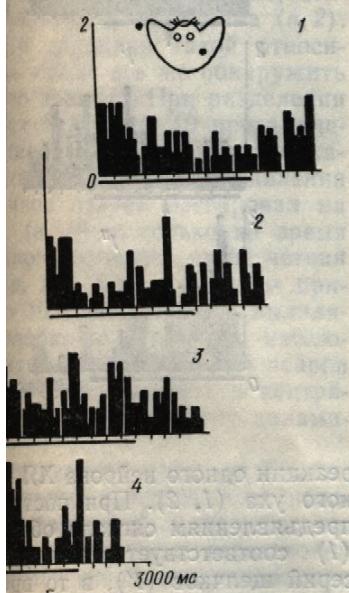
Обращает на себя внимание, что повторное применение ветра значительно варьировало раздражителей. В тех случаях, когда блокам все же позволил обнаружить способности в период предъявления.

Такая динамическая нестабильность способность нейронов к детекции звукового сигнала. Однако изменения детекторных свойств нейронов ХЯ при многократных особенностях их динамики других структур, в частности красного ядра [8] и различиями стимуляции звукового сигнала. На основании детального исследования детекторной функции гипотезу о пространственно-временном кодировании признаков сигнала. Автор считает, что для оценки необходимо учитывать распределение всей популяции нейронов в центральных нейронах. В исследовании также встречаются клетки, используемые параметров разброса времени создает дополнительные признаки. Можно думать, что

четыре ПСТГ по 5 предъяв-
ло, что стимуляция ипсилатер-
альной локализацией фазной реак-
(1), в каждом из последу-



ное раздражение, другого (б) на алатерального уха:
появлениям 20 стимулов; 1', 2' — первые
0 стимулов.



ное раздражение ипси- (а) и контра-
ха:
появлениям 5 стимулов.

я не выявляется. Стимуляция
) была не эффективна в про-
(2, 3) и только на последней
является четкая фазная реак-

При построении графиков вероятностей ответов на сигналы с различной локализацией у ряда последовательно изученных нейронов обнаружено, что такое изменение вероятностей ответов имеет периодический характер (рис. 6, 2).

Обсуждение

Анализ реакций нейронов ХЯ на различную локализацию стационарных звуковых сигналов и сигналов, изменяющихся во времени, показал, что нейроны этого подкоркового ядра обнаруживают некоторую избирательность к пространственным характеристикам источника звука. Об этом свидетельствуют прежде всего резко различающиеся по значениям реакции нейронов на ипси- и контраполатеральные моноуральные и бинауральные раздражения. При варьировании моноуральных

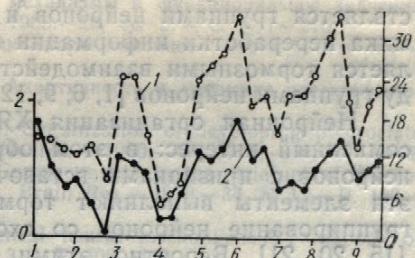


Рис. 6. Изменение средней частоты импульсации (1 — ось ординат справа) и ответов (2 — ось ординат слева) на последовательное предъявление сигналов с различной локализацией у ряда нейронов: 1—9 (ось абсцисс).

ми различиями стимуляции во времени большинство исследованных нейронов также проявляли максимальную ответоспособность в ограниченном диапазоне Δt и показывали специфическую реакцию на изменение сигнала в определенном направлении.

Применяя для оценки полученных данных классификацию различных типов нейронов, предложенную Альтманом [2, 3] для слуховой системы, исследованные нами нейроны ХЯ также, вероятно, можно отнести к нейронам, детектирующим определенное положение и направление перемещения звука. Вместе с тем детальное изучение реакций нейронов ХЯ при многократной стимуляции позволило выявить некоторые особенности их динамики, которые не отмечены при исследовании других структур, в частности сенсомоторной коры [14], мозжечка [7], красного ядра [8] и различных уровней слуховой системы [2, 3].

Обращает на себя внимание изменчивость реакций во времени. При повторном применении программы исследования вероятность ответа значительно варьировала даже при предъявлении тех же самых раздражителей. В тех случаях, когда реакции были относительно стабильными, дополнительный анализ по последовательным временным блокам все же позволил обнаружить динамические перестройки ответоспособности в период предъявления длительных сигналов.

Такая динамическая нестабильность реакций ставит как будто под сомнение способность нейронов ХЯ фиксировать определенную локализацию звукового сигнала. Однако в последнее время получены данные об изменении детекторных свойств нейронов зрительной коры (поле 17). На основании детального исследования динамических и пластических аспектов детекторной функции этих нейронов Шевелев [19] выдвинул гипотезу о пространственно-временном (а не только пространственном) кодировании признаков сигналов, как более гибким и экономичным. Автор считает, что для оценки детекторной ориентационной функции необходимо учитывать распределение предпочитаемых ориентаций для всей популяции нейронов в целом и изменение их во времени для отдельных нейронов. В исследованной нами популяции нейронов ХЯ также встречаются клетки, значительно отличающиеся между собой по локализационным характеристикам, перекрывающим весь диапазон используемых параметров раздражений. Изменение этих характеристик во времени создает дополнительные возможности для анализа различных признаков. Можно думать, что в основе временной перестройки

нейронной активности в ХЯ лежат циклические процессы, так как изменение вероятностей ответов имеет колебательный характер.

Ранее [10] мы показали, что способность нейронов ХЯ отвечать на звуковые щелчки появляется периодически в соответствии с фазами повышения или понижения частоты их спонтанной активности. Флюктуация реакций нейронов ХЯ на звуковые раздражения с различной локализацией также коррелирует с колебаниями среднего уровня текущей частоты. Это достаточно убедительно показано при сопоставлении значений ответов нейронов с графиками средней частоты разрядов этих нейронов (см. рис. 6, 1).

Для объяснения колебательного режима различных мозговых образований привлекаются современные концепции, рассматривающие мозг как динамическую систему, переработка информации в которой осуществляется группами нейронов иносит вероятностный характер. Динамика переработки информации при этом в значительной мере определяется тормозными взаимодействиями как внутри группы, так и между группами нейронов [1, 6, 9, 12, 13, 17, 18].

Нейронная организация ХЯ в этом отношении представляет несомненный интерес: в этом образовании обнаружено большое число нейронов с признаками вставочных элементов и предполагается, что эти элементы выполняют тормозную функцию [4]. Описано также группирование нейронов со сходными функциональными признаками [15, 20, 21]. Вероятно, этими особенностями нейронной организации ХЯ объясняется высокая степень пластичности реакций на звуковые сигналы с различными пространственными характеристиками.

R. R. Velikaya, G. M. Gruzdev

RESPONSES OF NEOSTRIATUM NEURONS TO SOUND SIGNALS WITH DIFFERENT LOCALIZATION

The ability of caudate nucleus neurons to respond to the sound signals with different spatial characteristics of the immovable sound source and to the signals imitating its motion has been studied in experiments on nonanesthetized cats. It is found that most of the studied neurons are sensitive to the definite spatial position of the sound source and to the definite direction of its motion. It is found that responses even to the same character of the signal vary significantly and appear with different latent period, that may be considered as an additional factor directed to refine the localization of the sound signal.

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

1. Аладжалова Н. А. Психофизиологические аспекты сверхмедленной ритмической активности головного мозга. — М.: Наука, 1979.—214 с.
2. Альтман Я. А. Локализация звука. — Л.: Наука, 1972.—214 с.
3. Альтман Я. А. Локализация движущегося источника звука. — Л.: Наука, 1983.—176 с.
4. Арушанян Э. Б., Отелин В. А. Хвостатое ядро. — Л.: Наука, 1976.—224 с.
5. Батуев А. С., Василевский Н. И., Зиненко Н. В. и др. Простой способ регистрации нейрональной активности головного мозга бодрствующих животных // Физiol. журн. СССР.—1972.—58, № 11.—С. 1774—1776.
6. Батуев А. С., Демьяненко Г. П. Степени свободы нейрона и корковые нейронные модули // Успехи физiol. наук. — 1983.—14, № 1.—С. 27—44.
7. Бехтерев Н. Н. Электрофизиологические исследования слуховой зоны червя мозжечка при звуковой стимуляции: Автореф. дис... канд. биол. наук. — Л., 1980.—17 с.
8. Братусь Н. В., Шинкаренко С. А., Кудрявцева И. Н. Электрические реакции красного ядра кошки при действии звуковых стимулов // Физiol. журн. СССР.—1981.—67, № 10.—С. 1493—1500.
9. Верцеано М. Активность нейронных сетей при осуществлении функции познания // Нейрофизиологические механизмы поведения. — М.: Наука, 1982.—С. 199—222.
10. Груздев Г. М., Великая Р. Р. Некоторые особенности фоновой и вызванной звуковыми щелчками активности нейронов хвостатого ядра кошки // Физiol. журн.—1983.—29, № 6.—С. 756—760.

11. Груздев Г. М., Великая Р. Р. Фоновые сигналы // Там же.—12.
12. Забродин Ю. М., Носулена са обнаружения // Психол. С. 9—16.
13. Коган А. Б. Нейронные а Механизмы объединения не
14. Куликов Г. А., Бехтерев . коры кошки на моноаура СССР.—1979.—65, № 6.—
15. Леонович Т. А. Нейронна га. — М.: Медицина, 1978.—
16. Луханина Е. П., Литвинов ра кошки на звуковые С. 588—595.
17. Серков Ф. Н. Характеристика коркового торможения // С
18. Серков Ф. Н. Торможени 1984.—30, № 3.—С. 278—2
19. Шевелев И. Н. Нейроны з лей. — М.: Наука, 1984.—2
20. Cospito I. A., Levine M. S. corticostriate projection in
21. Graybiel A. M., Regsdale cel observed by retrograde cel 195.
22. Masterton B., Diamond J. perceptual system. — New Y

Ин-т физиологии им. А. А. Богданова УССР, Киев

УДК 612.825—612.822.3

РЕАКЦИИ НЕЙРОННОЙ КОРЫ КОШКИ ДО МЕДИАЛНОГО МЕДИАЛНОГО

Хорошо известно, что нейроны коры кошки отвечают на изменение в качестве звука и длительности, позволившие ассоциативной коре [10] том, что в этой области существуют двумя четко выражеными структурами [3, 13]. Учитывая данные о различии между медиальным колем и приводящим колем, имеющих различные характеристики, отвечающие на тональные сигналы, можно выделить определенные структуры.

В настоящей работе было исследовано удаление МКТ на нием тонами различной частоты, по которым поступает социативную кору мозга.



ические процессы, так как из-
бательный характер.
юсть нейронов ХЯ отвечать
ски в соответствии с фазами
онтанной активности. Флюк-
е раздражения с различной
ниями среднего уровня теку-
показано при сопоставлении
единой частоты разрядов этих
и различных мозговых обра-
ции, рассматривающие мозг
информации в которой осуще-
ствленностный характер. Дина-
в значительной мере опреде-
внутри группы, так и меж-
].
отношении представляет не-
обнаружено большое число
ентов и предполагается, что
нкцию [4]. Описано также
функциональными признаками
ями нейронной организации
ности реакций на звуковые
и характеристиками.

GRUZDEV EURONS TO SOUND LOCALIZATION

исуществлении функции познания // М.: Наука, 1982.— С. 199—222.
енности фоновой и вызванной зву-
ого ядра кошки // Физiol. журн.—

11. Груздев Г. М., Великая Р. Р. Реакции нейронов неостриатума на сложные звуковые сигналы // Там же. — 1985.—31, № 4. — С. 407—415.
 12. Забродин Ю. М., Носуленко В. Н., Пахомов Л. П. Динамические аспекты процесса обнаружения // Психофизиология сенсорных проблем. — М.: Наука, 1979.—С. 9—16.
 13. Коган А. Б. Нейронные ансамбли как элементы конструкции первого центра // Механизмы объединения нейронов в первом центре. — Л.: Наука, 1974.—С. 21—26.
 14. Куликов Г. А., Бехтерев Н. Н. Характеристика реакций нейронов сенсомоторной коры кошки на моноaurальную и бинауральную стимуляцию // Физиол. журн. СССР. — 1979.—65, № 6. — С. 801—811.
 15. Леонович Т. А. Нейронная организация подкорковых образований переднего мозга. — М.: Медицина, 1978.—379 с.
 16. Луханина Е. П., Литвинова А. Н., Пильский Л. Г. Ответы нейронов хвостатого ядра кошки на звуковые раздражения // Нейрофизиология. — 1980.—12, № 6. — С. 588—595.
 17. Серков Ф. Н. Характеристика, нейронные механизмы и функциональное значение коркового торможения // Физиол. журн. — 1983.—29, № 2. — С. 207—215.
 18. Серков Ф. Н. Торможение и архитектоника коры головного мозга // Там же. — 1984.—30, № 3. — С. 278—289.
 19. Шевелев И. А. Нейроны зрительной коры: Адаптивность и динамика рецептив. полей. — М.: Наука, 1984.—230 с.
 20. Cospito I. A., Levine M. S., Adinolfi A. M. Organization of developing precruciate corticostriate projection in kiffs // Exp. Neurol. — 1980.—67, N 2. — P. 447—452.
 21. Graybiel A. M., Regsdale C. W., Moon S. Compartments in the striatum of the cat observed by retrograde cell labelling // Exp. Brain Res. — 1979.—34, N 1. — P. 189—195.
 22. Masterton B., Diamond J. T. Hearing: central neural mechanisms // Handbook of perceptual system. — New York, 1973. — Vol. 3. — P. 408—449.

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

Поступила 11.06.85

УДК 612.825—612.822.3

В. В. Туркин

РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ ТЕМЕННОЙ АССОЦИАТИВНОЙ КОРЫ КОШКИ НА ТОНАЛЬНЫЕ РАЗДРАЖЕНИЯ ДО И ПОСЛЕ УДАЛЕНИЯ МЕДИАЛЬНЫХ КОЛЕНЧАТЫХ ТЕЛ

Хорошо известно, что нейроны теменной ассоциативной коры (ТАК) мозга кошки отвечают на звуковое раздражение (щелчок) [7]. Применение в качестве звукового раздражения тонов заданной частоты и длительности позволило более детально изучить реакции нейронов ассоциативной коры [10, 14]. В последнее время появились данные о том, что в этой области коры имеются нейроны, обладающие одной или двумя четко выраженным характеристическими частотами (ХЧ) [3, 13]. Учитывая данные морфологических работ, обнаруживших связи между медиальным коленчатым телом (МКТ) и ТАК [12], а также между слуховой корой и ТАК [6], можно предположить, что акустический сигнал поступает в теменную ассоциативную кору через выше-названные структуры. Мы показали [4], что удаление слуховой коры, хотя и приводит к уменьшению процентного соотношения числа нейронов, имеющих характеристические частоты, однако значительная часть отвечающих на тональные раздражения нейронов ТАК продолжает выделять определенные тоны из множества предъявляемых.

В настоящей работе представлены данные о влиянии билатерального удаления МКТ на реакции нейронов ТАК, вызванные раздражением тонами различной частоты. Это позволяет более точно определить пути, по которым поступает акустическая информация в теменную ассоциативную кору мозга кошки.