

7. Andersen P., Dingledine R., Cjerstad L. et al. Two different responses of hippocampal pyramidal cells to application of gamma-aminobutyric acid // *Ibid.*—1980.—305, August.—P. 279—296.
8. Dichter M., Spencer W. A. Penicillin-induced interictal discharges from the last hippocampus. 11. Mechanisms underlying origin and restriction // *J. Neurophysiol.*—1969.—32, N 5.—P. 663—687.
9. Dreifuss J. J., Kelly J. S., Krnjevic K. Cortical inhibition and γ -aminobutyric acid // *Exp. Brain Res.*—1969.—9.—P. 137—154.
10. Fonnum F. Glutamate; A neurotransmitter in mammalian brain // *J. Neurochem.*—1984.—42, N 1.—P. 1—11.
11. Nahnaki H., Nobun K. Electrophysiological and morphological identification of the neuronal networks in guinea pig hippocampal slices // *Jap. J. Pharmacol.*—1978.—28, Suppl.—P. 29.
12. Richardson T. L., Furner R. W., Miller J. J. Extracellular fields influence transmembrane potentials and synchronization of hippocampal neuronal activity // *Brain Res.*—1984.—294, N 2.—P. 255—262.
13. Serfling R., Schuster T. Light-Microscopic investigation on the problem of dendritic bundling in the rat hippocampus // *J. Hirnforsch.*—1983.—24, N 3.—P. 241—252.
14. Taylor C. P., Dudek F. E. Excitation of hippocampal pyramidal cells by an electrical field effect // *J. Neurophysiol.*—1984.—52, N 1.—P. 126—142.
15. Thalmann R. N., Peck E. J., Ayala Giovanni F. Biphasic response of hippocampal pyramidal neurons to GABA // *Neurosci. Lett.*—1981.—21, N 3.—P. 319—324.
16. Traczyk W. Behaviour of dogs after administration into the lateral ventricle of acetylcholine, neostigmine and γ -aminobutyric acid // *Bull. Acad. pol. sci. Ser. sci. biol.*—1959.—7, N 10.—P. 421—426.
17. Wong R. K. S., Watkins D. J. Cellular factors influencing GABA response in hippocampal cells // *J. Neurophysiol.*—1982.—48, N 4.—P. 938—951.

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

Материал поступил в редакцию 17.04.89

УДК 612.826.5

А. П. Мельничук, Е. Ш. Яновский

Реакции нейронов медиального коленчатого тела на звуковые раздражения

Медиальное коленчатое тело (МКТ) является таламическим релейным ядром слухового пути. Оно получает билатеральные проекции от задних бугров четверохолмия [8, 12, 13] и проецируется в слуховую кору, получая, в свою очередь, проекции от корковых слуховых зон [7, 9, 10, 20]. В настоящее время хорошо изучены реакции нейронов различных отделов МКТ на звуковые раздражения, формы частотно-пороговых кривых (ЧПК), томотопия ответов, характеристические частоты, закономерности изменения реакций нейронов в зависимости от силы и продолжительности тональных стимулов [6, 11, 14—16, 18]. Однако все известные на сегодняшний день работы проведены без идентификации нейронов МКТ по их реакциям на раздражения ручки заднего двуххолмия (РЗД) и слуховой коры (А1), т. е. без указания их места во внутриядерной нейронной цепи и без разделения их на релейные и промежуточные.

Известно, что реакции разных нейронов А1 на тональные стимулы различны [1, 3, 5]. Представляет интерес выяснить, в какой мере формирование разных типов реакций в коре мозга обуславливается характером импульсации, поступающей по кортикоталамическим волокнам, т. е. аксонам релейных нейронов МКТ. Исходя из этого, цель нашей работы — определить формы ЧПК и ответов на характеристических частотах (ХЧ) нейронов МКТ, идентифицированных по их реакциям на раздражение А1 и РЗД — основного афферентного входа в МКТ от лежащих ниже ядер слухового пути.

Методика

Острые эксперименты проведены на 19 взрослых кошках, обездвиженных миорелаксином (2 мг/мл). Предварительные операции осуществляли под калипсоловым (25 мг/кг, внутримышечно) наркозом с последующей местной анестезией 0,5 %-ным раствором новокаина всех раневых поверхностей и мест фиксации животного в стереотаксическом приборе.

Введение раздражающих электродов в РЗД и отводящих микроэлектродов в МКТ производили под визуальным контролем после отсасывания заднего полюса полушария мозга и части гиппокампа. Связи МКТ с А1 оставались при этом интактными. Микроэлектрод продвигали через толщу МКТ от дорсокаудальной к вентроростральной поверхности, при этом микроэлектродные треки не пересекали крупноклеточную часть МКТ.

РЗД раздражали через биполярные электроды (межэлектродное расстояние — 1 мм) прямоугольными стимулами продолжительностью 0,2 мс, частотой 0,7 с⁻¹. Электроды вводили в РЗД на глубину 1,5 мм на расстоянии 2,0—2,5 мм от места вхождения РЗД в МКТ. А1 раздражали ипсилатерально в фокусе максимальной активности (по вызванному потенциалу на стимуляцию РЗД) биполярным нихромовым электродом, один полюс которого располагался в толще коры на глубине 1 мм, а другой — в белом веществе на глубине 3 мм от пинальной поверхности. Твердую мозговую оболочку при этом не удаляли. Применяли одиночные (0,7 с⁻¹) и ритмические (5 импульсов частотой 200—400 с⁻¹) раздражения А1 в РЗД. Нейроны МКТ идентифицировали по характеру реакции на раздражение А1 и РЗД и делили на релейные и неидентифицированные.

Акустические раздражения (чистые тоны частотой от 1,0 до 30 кГц и щелчки) подавали контралатерально в наружное ухо животного через полый эластичный звуковод. Щелчки производили подачей на телефон прямоугольных импульсов продолжительностью 0,2 мс, интенсивность щелчка — около 60 дБ над порогом слышимости человека. Звукоизлучающая система для раздражения чистыми тонами состояла из звукового генератора, усилителя, формирователя звукового сигнала переменной продолжительности и амплитуды (время нарастания — спада сигнала составляло 7—10 мс) и динамика 2 ГД-36. Система колибрована с помощью импульсного шумомера с октавными фильтрами и искусственного уха в децибеллах над порогом слышимости человека. Стандартная продолжительность тональной посылки — около 300 мс.

Внеклеточные отведения активности нейронов МКТ осуществляли стеклянными микроэлектродами, заполненными 2 моль/л раствором цитрата калия. Микроэлектрод погружали в МКТ при постоянном раздражении РЗД частотой 0,7 с⁻¹. После обнаружения нейрона, реагировавшего на раздражение или имевшего фоновую активность, исследовали его реакции на стимуляцию А1, звуковой щелчок и тональные стимулы. Усиленные сигналы регистрировали с экрана осциллографа на фотопленку. Для построения перистимульных гистограмм (ПСТГ) реакций применяли анализатор АИНВ-2. Стандартная эпоха анализа составляла 524 мс, число бинов гистограммы — 64.

Результаты

Изучены реакции 223 нейронов мелкоклеточной части МКТ, идентифицированных по ответам на раздражения РЗД и А1. Звуковой щелчок предъявляли в 222 случаях, чистые тоны — в 210 случаях. На звуковой щелчок реагировали 84 нейрона (37,8 %), на тональные стимулы — 112 (53,3 %). Нейроны, не реагировавшие на звуковые раздражения, располагались чаще всего в каудальных отделах МКТ, где, как правило, не было реакции и на стимуляцию РЗД, но встречались и в антеро-вентральной части МКТ, которая относится к специфическому релейному ядру слуховой системы [16]. Нейроны этой области, не реагировавшие на тональные стимулы, более чем в 90 % случаев не обладали фоновой ритмикой и обнаруживались только по ответу на раздражение РЗД. Часть фоновоактивных нейронов, не реагировавших на чистые тоны, изменяла свою активность при изменении интенсивности или частоты тонов, т. е. реагировала на частотно- или амплитудно-модулированные сигналы.

Из всех исследованных нейронов МКТ 96 (43 %) идентифицированы как релейные по стабильному скрытому периоду реакции на раздражение А1, способности следовать частоте 200—400 с⁻¹ и характерному расщеплению потенциала действия (ПД) на НС- и СД-компоненты при высокочастотной стимуляции. Остальные 57 % изученных нейронов реагировали на раздражение А1 ортодромно или не реагировали на стимуляцию коры. В группе релейных нейронов МКТ на тональные стимулы реагировали 36,5 % клеток, на звуковой щелчок — 34,4 %. ЧПК построены для 70 нейронов МКТ, 27 из которых (38,5 %) идентифицированы как релейные. ЧПК реакций строили следующим образом:

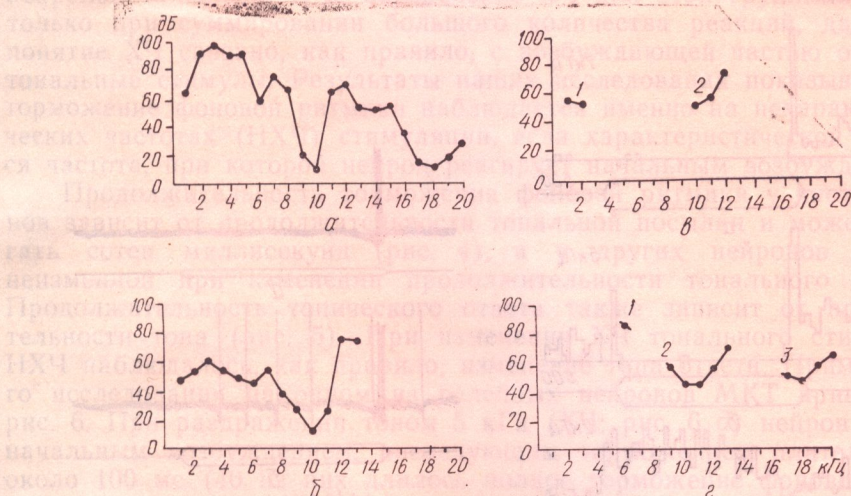


Рис. 1. Частотно-пороговые кривые релейных нейронов МКТ:

а — нейрон с широкополосной ЧПК и двумя характеристическими частотами; б — нейрон с широкополосной ЧПК и одной характеристической частотой, в — два (1, 2) узконастроенных нейрона; г — нейрон с тремя (1, 2, 3) фрагментами ЧПК.

для каждой данной частоты определяли порог ответа градуальным уменьшением интенсивности стимула. За порог на данной частоте принимали наименьшую интенсивность стимула, при которой ответ наблюдали в 50 % случаев. Пороговая интенсивность на определенной частоте представлялась одной точкой на ЧПК. Нейроны могли реагировать на весь спектр предъявленных частот (рис. 1, а) либо только в каком-то одном, иногда очень узком, частотном диапазоне шириной менее 1 кГц (рис. 1, б). У части исследованных нейронов было несколько частотных диапазонов ответа, разделенных промежутками, в которых не было реакции на тоны. ЧПК в этих случаях имели фрагментарный вид (рис. 1, г). Иногда эти диапазоны ответов отличались по высоте звука на одну октаву.

Таблица 1. Распределение нейронов медиального коленчатого тела (МКТ) по форме частотно-пороговых кривых (ЧПК)

Форма ЧПК	Все исследованные нейроны*		Релейные нейроны**	
	Абсолютное число	Относительное число, % общего	Абсолютное число	Относительное число, % общего
Узкополосная ЧПК	17	26,6	9	36,0
Широкополосная ЧПК	6	9,4	3	12,0
Одновершинная ЧПК	16	25,0	5	20,0
Многовершинная ЧПК	9	14,0	2	8,0
Фрагментарная ЧПК	16	25,0	6	24,0

* Общее число всех нейронов МКТ, принятое за 100 % — 64. ** Общее число релейных нейронов, принятое за 100 % — 25.

По форме ЧПК нейроны были разделены на несколько групп (табл. 1). К узкополосным были отнесены нейроны, реагирующие в частотном диапазоне не более 3 кГц, их ЧПК не имели при этом выраженной ХЧ. Широкополосные нейроны отличались уплощенными ЧПК, также без выраженной ХЧ. Нейроны, реагирующие в широком частотном диапазоне, могли иметь одну ХЧ (одновершинные ЧПК) или несколько (многовершинные ЧПК). Такое деление в известной мере условно, однако, его применяли в целом ряде работ, проведенных на

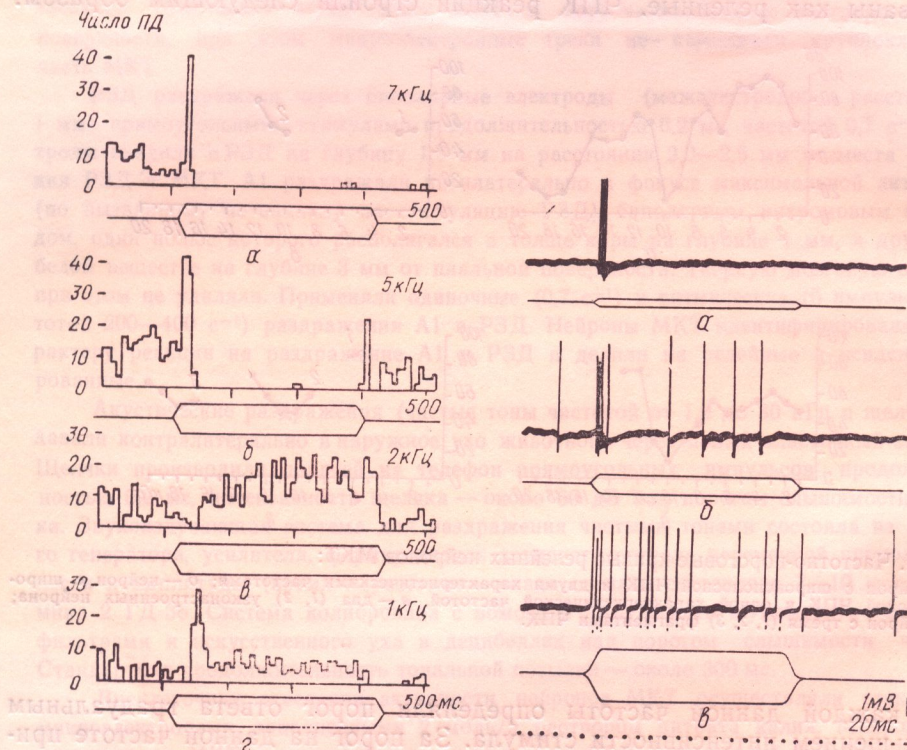


Рис. 2. Различные типы реакций релейных нейронов МКТ на тоны характеристической частоты при интенсивности 20 дБ над порогом реакции:

а — *оп*-ответ с последующим торможением активности; **б** — *оп*-ответ—торможение—*офф*-ответ; **в** — начальное торможение с последующим усилением активности; **г** — тоническая реакция с торможением на выключение тонального стимула. Число усредненных реакций — 40.

Рис. 3. Зависимость реакции релейного нейрона МКТ от интенсивности звукового стимула характеристической частоты (3 кГц):

а — 10 дБ выше порога (*оп*-ответ); **б** — 20 дБ выше порога (*оп*-ответ—торможение—возбуждение); **в** — 30 дБ выше порога (тонический ответ).

нейронах коры, МКТ и других ядер слуховой системы. Как видно из табл. 1, среди релейных нейронов МКТ встречаются клетки со всеми типами ЧПК, однако в этой группе обычны одновершинные ЧПК, часто с очень узким частотным диапазоном ответа, а иногда — с несколькими такими диапазонами.

Характер реакции на тональные стимулы был различным у разных нейронов МКТ. Наблюдались практически все описанные ранее в литературе формы реакций [11], а именно: *оп* — ответ с последующим торможением активности (рис. 2, **а**), *оп*-ответ — торможение — *офф*-ответ (рис. 2, **б**), начальное торможение с последующим усилением активности (рис. 2, **в**), *офф*-ответ, реакция, длящаяся все время действия тона — тонический ответ (рис. 2, **г**), а также сложные формы реакций, состоящих из последовательных фаз возбуждения и торможения, часто превышающих продолжительность тональной посылки. Следует подчеркнуть, что характер реакции одного и того же нейрона мог изменяться в зависимости от интенсивности стимула (рис. 3), поэтому

классификацию типов реакций по ХЧ проводили при интенсивности 20 дБ над порогом реакции на ХЧ. Определяли ХЧ реакций по минимальному порогу реакции в частотном диапазоне ответа. Количественное соотношение разных типов реакций приведено в табл. 2. Как следует из табл. 2, наиболее распространенной реакцией нейронов МКТ на тон ХЧ является коротколатентное возбуждение в виде одного или нескольких ПД, за которым часто следует торможение фоновой активности (59,9 %). Такая реакция свойственна большинству релейных нейронов (66,6 %). Следует указать, что во всей выборке (и в результатах, представленных в табл. 2), по-видимому, число начально тормозящих нейронов занижено, т. к. определение ХЧ для этой группы возможно только при суммировании большого количества реакций, да и само понятие ХЧ связано, как правило, с возбуждающей частью ответа на тональные стимулы. Результаты наших исследований показывают, что торможение фоновой ритмики наблюдается именно на нехарактеристических частотах (НХЧ) стимуляции, если характеристической считается частота, при которой нейрон реагирует начальным возбуждением.

Продолжительность торможения фоновой ритмики у части нейронов зависит от продолжительности тональной посылки и может достигать сотен миллисекунд (рис. 4), а у других нейронов остается неизменной при изменении продолжительности тонального стимула. Продолжительность тонического ответа также зависит от продолжительности тона (рис. 5). При изменении ХЧ тонального стимула на НХЧ наблюдалось, как правило, изменение типа ответа. Пример такого исследования на одном из релейных нейронов МКТ приведен на рис. 6. При раздражении тоном 5 кГц (ХЧ; рис. 6, д) нейрон отвечал начальным возбуждением, последующим торможением длительностью около 100 мс (40 из них длилось полное торможение фоновой активности), длительным тоническим повышением уровня активности и полным подавлением активности в ответ на прекращение действия тона. Менее выраженная реакция такого же типа наблюдалась при стимуляции тоном частотой 4 кГц (рис. 6, г). При частоте 2 кГц полностью редуцировалась тоническая фаза реакции, которая, напротив, была хорошо выражена в ответах на 6—10 кГц (рис. 6, е—к). При раздражении тонами 1, 3, 6—8 кГц реакция начиналась с торможения фоновой активности (рис. 6, а, в, е—з), а при 11 кГц ответ превращался в тонический. Мера выраженности тормозного *off*-ответа также зависела от высоты тона. Дальнейшее повышение частоты стимуляции (12 кГц и выше) приводило к полному прекращению реакции на тоны. У других нейронов МКТ изменение частоты заполнения тональной посылки на НХЧ приводило к ослаблению и исчезновению реакции на тональные стимулы. Этот тип зависимости свойственен нейронам, имеющим узкополосные ЧПК.

Таблица 2. Распределение нейронов медиального коленчатого тела по типам ответов на тоны характеристической частоты

Тип ответа	Все исследованные нейроны*		Релейные нейроны**	
	Абсолютное число	Относительное число, % общего	Абсолютное число	Относительное число, % общего
Он-ответ	27	39,1	14	42,4
Он-ответ — торможение	14	20,8	8	24,2
Он-ответ — торможение — off-ответ	10	14,4	4	12,1
Торможение — off-ответ	1	1,4	1	3,05
Off-ответ	6	8,7	1	3,05
Тонический ответ	8	11,5	3	9,1
Отставленное возбуждение	3	4,3	2	6,1

* Общее число всех нейронов МКТ, принятое за 100 % — 69. ** Общее число релейных нейронов, принятое за 100 % — 33.

Кроме деления всех исследованных нейронов МКТ на релейные и неидентифицированные, была проведена классификация их по скрытому периоду импульсной реакции на раздражение РЗД, который характеризует место исследуемого нейрона в нейронной цепи МКТ, и определен характер их реакции на тоны ХЧ. Результаты такого анализа приведены в табл. 3. По абсолютному значению скрытого периода, его

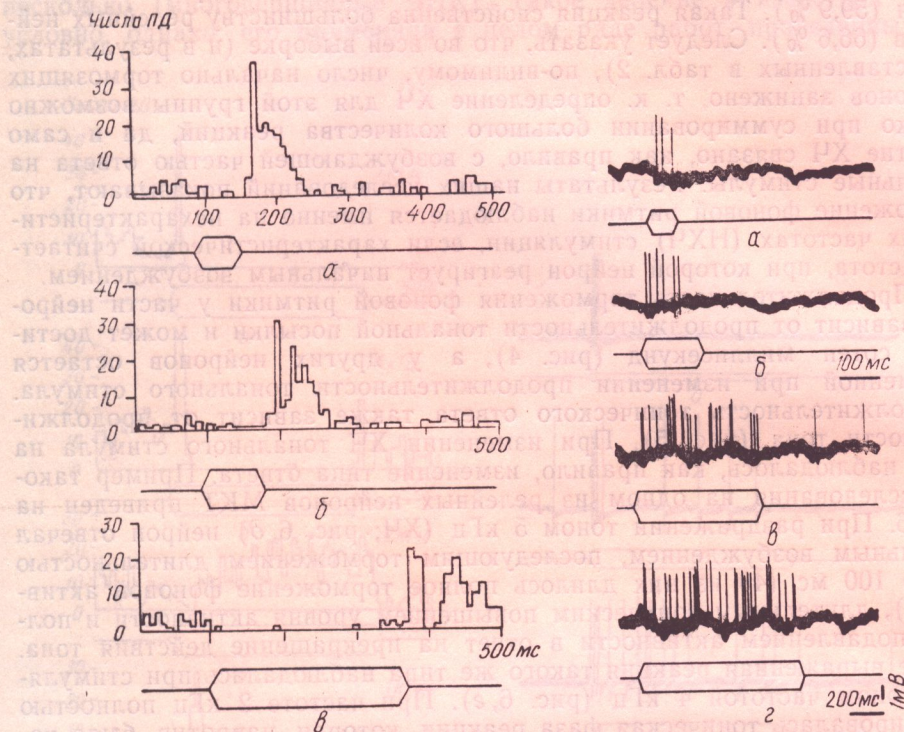


Рис. 4. Гистограмма зависимости продолжительности реакции неидентифицированного нейрона от продолжительности тонального стимула частотой 5 кГц, интенсивностью 30 дБ выше порога:

а — 70; б — 100; в — 250 мс.

Рис. 5. Осциллограмма зависимости продолжительности реакции релейного нейрона от продолжительности тонального стимула частотой 7 кГц, интенсивностью 20 дБ выше порога:

а — 60; б — 150; в — 700; г — 900 мс.

стабильности и способности следовать частоте стимуляции до 400 с⁻¹ ответы, скрытый период которых до 1,0 мс, были отнесены к антидромным, т. е. принадлежащим нейронам, чьи аксоны спускаются в составе РЗД в заднее двухолмие. При раздражении тонами им свойственны только ответы возбуждающего типа, фазные (67 %) или тонические (33 %). Нейроны, скрытый период ответа которых до 3,0 мс, относятся к нейронам входа в МКТ. Большая их часть — релейные (4). В реакциях нейронов этой группы на тоны ХЧ преобладает начальное возбуждение фазного типа (71,9 %), свойственное и клеткам следующей группы (скрытый период 3,1—4,0 мс), в которой также преобладают релейные нейроны. В нейронах, значения скрытого периода ответа для которых свыше 4,0 мс, ортодромные ответы возникали после трех и более синаптических переключений внутри МКТ, относительное число релейных нейронов в этой группе ниже, чем в предыдущих двух (4). В этой группе представлены все типы реакций на раздражение тонами характеристической частоты, хотя начальное возбуждение по-прежнему является преобладающим типом ответа.

Обсуждение

В наших опытах поиск нейронов проводился при раздражении РЗД, что позволило зарегистрировать реакции молчащих нейронов и установить зависимость между уровнем фоновой активности нейронов и способностью отвечать на звуковую стимуляцию. Подавляющее большинство (более 90 %) клеток, реагировавших на звуковые стимулы, обладали

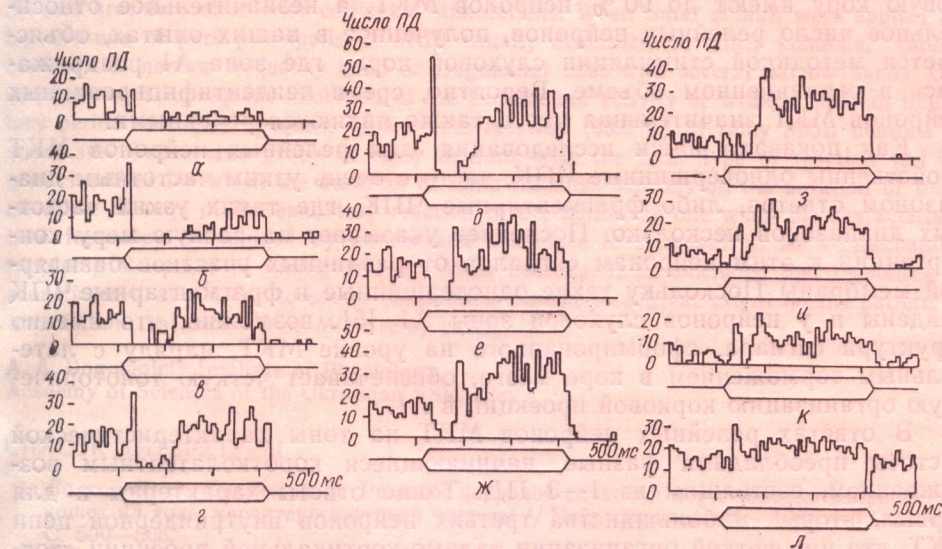


Рис. 6. PST-гистограммы реакций релейного нейрона МКТ при раздражении тонами различной частоты:

а — 1; б — 2; в — 3; г — 4; д — 5; е — 6; ж — 7; з — 8; и — 9; к — 10; л — 11 кГц. Число усредненных реакций — 40. Подробное объяснение см. в тексте.

фоновой ритмикой, что указывает на связь ответоспособности с деполяризацией мембраны нейронов, которая обеспечивается, вероятно, постоянным притоком возбуждающих влияний либо по афферентным волокнам, либо со стороны коры мозга или других образований. Установлено, что на звуковой щелчок реагировали 37,8 % изученных нами нейронов, на тональные стимулы — 53,3 % (это существенно ниже, чем в работах других авторов [14, 18]). Полученные расхождения объяс-

Таблица 3. Распределение нейронов медиального коленчатого тела по типам ответов на тоны в зависимости от их скрытого периода на раздражение ручки заднего двухолмия

Тип ответа	Продолжительность скрытого периода ответа							
	до 1,0 мс*		1,1—3,0 мс**		3,1—4,0 мс**		более 4 мс****	
	Абсолютное число нейронов	Относительное число нейронов, % общего	Абсолютное число нейронов	Относительное число нейронов, % общего	Абсолютное число нейронов	Относительное число нейронов, % общего	Абсолютное число нейронов	Относительное число нейронов, % общего
Он-ответ	3	50 %	17	53,1 %	10	55,5 %	15	50 %
Off-ответ	—	—	—	—	—	—	4	13,3 %
Он-ответ — торможение — off-ответ	1	17 %	6	18,8 %	4	22,2 %	4	13,3 %
Тонический ответ	2	33 %	3	9,4 %	3	11,1 %	2	6,7 %
Отставленное возбуждение	—	—	2	6,2 %	—	—	1	3,3 %
Начальное торможение	—	—	4	12,5 %	2	22,2 %	4	13,3 %

Примечание. Общее число нейронов МКТ, принятое за 100 %, составляет: *6, **32, ***18, ****30.

няются, вероятно, тем, что в наших опытах микроэлектродные треки пересекали каудальные отделы МКТ, где встречались нейроны, реагирующие на электрические раздражения, но не отвечавшие на звуковые, так как эта зона МКТ не относится к томотопически организованной слуховой системе [9, 14].

Релейные нейроны составили 43 % всех исследованных клеток МКТ. По данным морфологических исследований [2, 19], выход в слуховую кору имеют до 90 % нейронов МКТ, а незначительное относительное число релейных нейронов, полученное в наших опытах, объясняется методикой стимуляции слуховой коры, где зона А1 раздражалась в ограниченном объеме. Вероятно, среди неидентифицированных нейронов МКТ значительная часть также являются релейными.

Как показали наши исследования, для релейных нейронов МКТ свойственны одновершинные ЧПК, часто с очень узким частотным диапазоном ответов, либо фрагментарные ЧПК, где таких узких частотных диапазонов несколько. Последнее указывает на разную меру конвергенции к этим нейронам сигналов от различных участков базиллярной мембраны. Поскольку узкие одновершинные и фрагментарные ЧПК найдены и у нейронов слуховой зоны А1 [5], возможно, что именно структура сигнала, сформированного на уровне МКТ, наряду с латеральным торможением в коре мозга, обеспечивает четкую томотопическую организацию корковой проекции в А1.

В ответах релейных нейронов МКТ на тоны характеристической частоты преобладали фазные, начинающиеся коротколатентным возбуждением, состоящим из 1—3 ПД. Такие ответы характерны и для первых, вторых и большинства третьих нейронов внутриядерной цепи МКТ, что при четкой организации таламо-кортикальной проекции «точка в точку» [7] образует канал для передачи информации о начале действия продолжительного звукового сигнала определенной частоты от заднего двухолмия (где такой тип реакции преобладает [17]) до слуховой коры. Существование такого канала обеспечивает, вероятно, преобладание этой формы ответа на тональные стимулы в томотопически организованной слуховой зоне А1 [1]. Наряду с фазными в нейронах МКТ можно наблюдать и тонические ответы на продолжительные звуковые стимулы, посредством которых кодируется информация о продолжительности и интенсивности (по частоте разряда) звукового сигнала. Продолжительные ВПСП в нейронах А1 тонического типа [1] указывают на поступление к ним афферентной импульсации все время действия тонального стимула, что возможно только при наличии в МКТ релейных нейронов с тоническим типом ответа. Одним из механизмов, обеспечивающих острую частотную настройку релейных нейронов МКТ, является смена возбуждающей реакции на тормозящую при переходе от стимуляции тонами ХЧ к тональным стимулам НХЧ. Прекращение импульсации в аксонах релейных нейронов МКТ препятствует поступлению информации к корковым клеткам и обостряет таким образом частотную настройку нейронов А1.

Анализ полученных результатов показал, что характер импульсации, поступающей от релейных нейронов МКТ, может в значительной мере определять рисунок реакций нейронов слуховой коры на тональные стимулы. Вместе с тем существенная продолжительность тональных стимулов позволяет предположить возможное участие обратной связи со стороны нейронов коры мозга в формировании продолжительных ответов нейронов МКТ на тональные стимулы. Вопрос о том, в какой мере реакция нейронов таламического ядра на продолжительный тональный стимул формируется за счет внутриядерных связей, а в какой — определяется влияниями, поступающими по кортикофугальным волокнам, является задачей наших дальнейших исследований.

RESPONCES OF MEDIAL GENICULATE BODY NEURONS TO ACOUSTIC STIMULATIONS

Responses of medial geniculate body (MGB) neurons to pure tones and clicks were studied in acute experiments in immobilized cats, preliminary operations being performed under calypsol anaesthesia. MGB units were identified by their reactions to cortical zone AI and brachium of inferior colliculus stimulations. When tonal stimuli were applied relay neurons of pars principalis of MGB usually demonstrated either unimodal tuning curves with narrow frequency band or fragmental ones with several narrow bands. On-response with subsequent inhibition of the background activity or without such an inhibitory period was most frequent type of the reaction (66.6 %) of relay MGB neurons to tonal stimulation. The group of relay neurons with the tonic type of reaction (9.1 %) was classified for which the duration of tonic response depends on the duration of tonal stimulus. Change of the excitatory reaction to the inhibitory one when the characteristic tone frequency is changed by noncharacteristic ones is supposed to be a mechanism supplying sharpness of tuning at relay MGB neurons. It is concluded that responses of acoustic cortical neurons to sound stimulation depend to a great extent on the pattern of impulsation that comes from MGB relay units.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Волков И. О., Глазюк А. В. Реакции нейронов слуховой коры ненаркотизированных кошек на тоны характеристической частоты // *Нейрофизиология*.— 1985.— 17, № 4.— С. 500—508.
2. Лазарев И. Л. Ультраструктура нейронов и синапсо-архитектоника центральных отделов слуховой системы // Тбилиси: Мецниереба.— 1983.— 133 с.
3. Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы // Киев: Наук. думка.— 1977.— 214 с.
4. Серков Ф. Н., Яновский Е. Ш., Тальнов А. Н. Электрофизиологическое исследование проведения афферентных импульсов через медиальное коленчатое тело // *Нейрофизиология*.— 1979.— 11, № 6.— С. 515—523.
5. Abeles M., Goldstein M. H. Jr. Responses of single units in the primary auditory cortex of the cat to tones and tone pairs // *Brain Res.*— 1972.— 42, N 2.— P. 337—352.
6. Aitkin L. M., Webster W. R. Medial geniculate body of the cat: Organization and responses to tonal stimuli of neurons in ventral division // *J. Neurophysiol.*— 1972.— 35, N 3.— P. 365—380.
7. Andersen R. A., Knight P. L., Merzenich M. M. The thalamocortical and corticothalamic connections of AI, A11 and the anterior auditory field (AAF) in the cat: evidence for two largely segregated systems of connections // *J. Comp. Neurol.*— 1980.— 194, N 3.— P. 663—701.
8. Andersen R. A., Roth G. L., Aitkin L. M., Merzenich M. M. The efferent projection of the central nucleus and pericentral nucleus of the inferior colliculus in the cat // *Ibid.*— 1980.— 194, N 3.— P. 649—662.
9. Calford M. B. The parcellation of the medial geniculate body of the cat defined by auditory response properties of single units // *J. Neurosci.*— 1983.— 3, N 11.— P. 2350—2364.
10. Diamond I. T., Jones E. G., Powell T. P. S. Interhemispheric fiber connections of the auditory cortex of the cat // *Brain Res.*— 1968.— 11, N 1.— P. 177—193.
11. Dunlop C. W., Intzkowic D. J., Aitkin L. M. Tone-burst response patterns of single units in the cat medial geniculate body // *Ibid.*— 1969.— 16, N 1.— P. 149—164.
12. Kudo M., Niimi K. Ascending projections of the inferior colliculus in the cat: An autoradiographics study // *J. Comp. Neurol.*— 1980.— 191, N 3.— P. 545—556.
13. Moore R. Y., Goldberg I. M. Ascending projections of the inferior colliculus in the cat // *Ibid.*— 1963.— 121, N 1.— P. 109—136.
14. Morel A., Rouiller E., de Ribaupierre Y., de Ribaupierre F. Tonotopic organization in the medial geniculate body (MGB) of lightly anesthetized cats // *Exp. Brain Res.*— 1987.— 69, N 1.— P. 24—42.
15. de Ribaupierre F., Toros A., de Ribaupierre Y. Acoustical responses of single units in medial geniculate body of the cat // *Ibid.*— 1975.— 23, Suppl. 98.— P. 51.
16. Rouiller E., Ribaupierre F. Phase-locked responses to low frequency tones in the medial geniculate body // *Hearing Res.*— 1979.— 1, N 2.— P. 213—226.
17. Rose J. E., Greenwood D. D., Goldberg J. M., Hind J. E. Some discharge characteristics of single neurons in inferior colliculus of the cat. 1. Tonotopical organization, relation of spike counts to tone intensity, and the firing patterns of single elements // *J. Neurophysiol.*— 1963.— 26, N 3.— P. 294—320.
18. Whitfield I. C., Purser D. Microelectrode study of the medial geniculate body of unanesthetized free-moving cats // *Brain, Behav., Evol.*— 1972.— 6, N 1—6.— P. 311—322.