

УДК 534.7

## ХАРАКТЕРИСТИКИ РЕАКЦИИ ОДИНОЧНЫХ НЕЙРОНОВ АКУСТИЧЕСКОГО ЦЕНТРА СРЕДНЕГО МОЗГА ЛЯГУШКИ (*RANA RIDIBUNDA*) НА ТОНАЛЬНЫЕ СТИМУЛЫ

*Н. Г. Бибиков*

Показано, что одиночные нейроны акустического центра среднего мозга озерной лягушки реагируют на тональные сигналы в диапазоне частот от 30 до 4000 *гц*. Пороги нейронов по уровню звукового давления составляют от 28 до 80 *дб*. Отмечено наличие в слуховой системе лягушек фазических и тонических нейронов, а также нейронов, характеризующихся большой задержкой момента появления первого импульса в ответе. Показано, что реакция части исследованных нейронов на тон может быть заторможена при предъявлении этого сигнала на фоне тонального стимула с другой частотой и уровнем звукового давления.

Рядом авторов было показано, что акустическая связь играет существенную роль в процессе жизнедеятельности амфибий [1, 2]. Подробное исследование поведенческих реакций лягушек, принадлежащих к виду лягушка-бык (*Rana catesbeiana*), показало, что они способны отличать звуки полового призыва, издаваемые особями данного вида, от всех других звуков [3].

В то же время сам процесс преобразования акустической информации в слуховой системе лягушек остается к настоящему времени практически неисследованным. Немногочисленные электрофизиологические данные, за исключением данных работы [4], относятся к периферическому отделу слухового анализатора этих животных [5—7]. Однако несомненно, что для понимания механизмов выделения полезных сигналов значительный интерес представляет также изучение центральных структур мозга. В настоящей работе описываются основные характеристики реакции одиночных нейронов одного из центральных образований слуховой системы лягушки — слухового ядра среднего мозга (*torus semicircularis*) на предъявление тональных стимулов.

Эксперименты были проведены на 36 взрослых самцах озерных лягушек (*Rana ridibunda*) весом от 60 до 110 *г*. Обездвиживание животных производилось подкожной инъекцией 0,15 *мл* 2% раствора диплацина. В некоторых случаях в ходе эксперимента вводились дополнительные дозы препарата, но не более 0,05 *мл*.

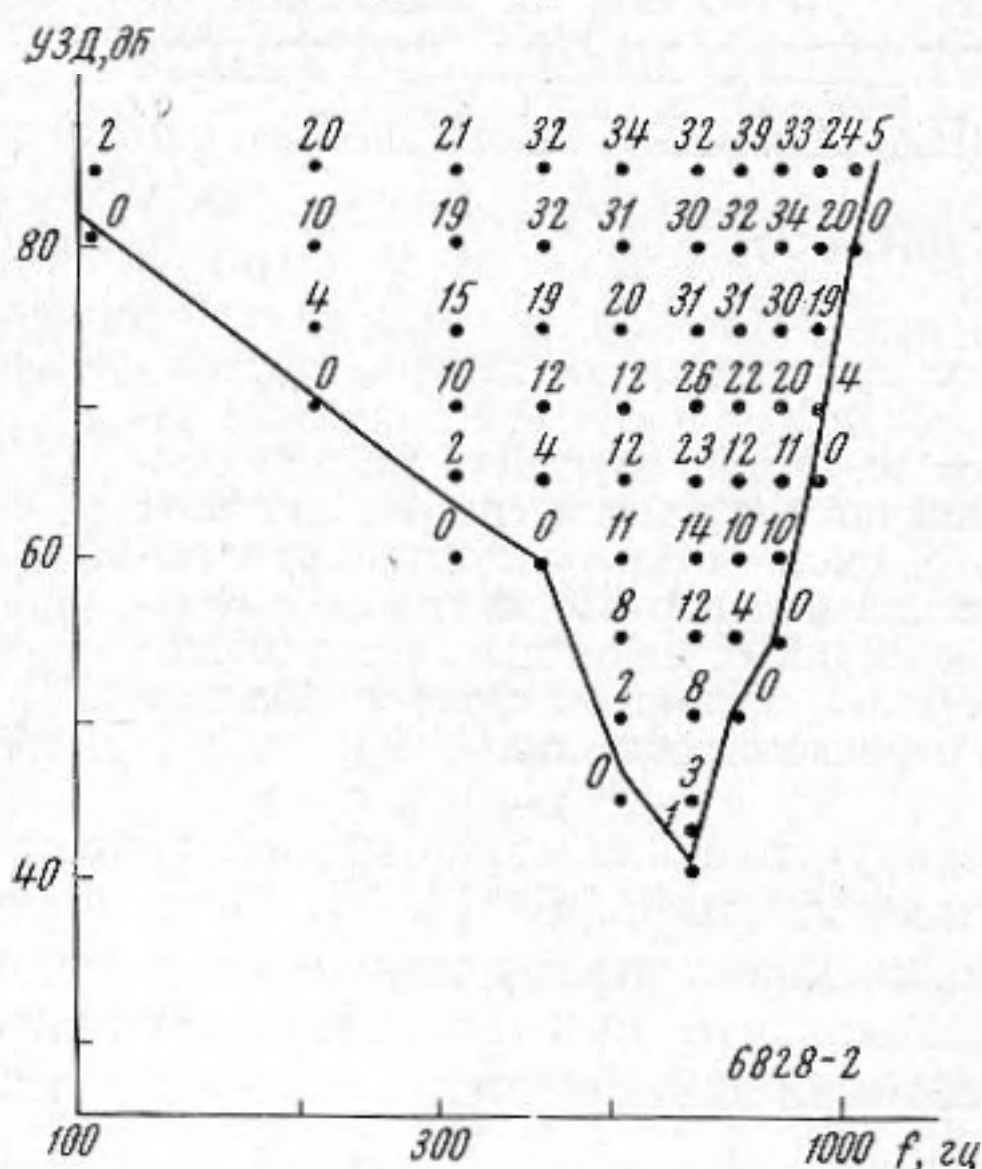
После того как животное было обездвижено, в лобнотеменной кости просверливалось отверстие, диаметром 3 *мм* и удалялась твердая мозговая оболочка. Во всех случаях обнажалась левая половина среднего мозга, в то время как акустический стимул всегда подавался на правое ухо (контралатерально).

Фиксация черепа животного производилась при помощи зажимов, в одном из которых имелось отверстие для подачи звука. Через это отверстие, расположенное перед барабанной перепонкой животного, звуковой стимул от телефона ТД-6 подавался на барабанную перепонку при помощи резинового звукопровода. Звуковое давление измерялось непосредственно

в полости над барабанной перепонкой микрофоном МК-6 со специальной насадкой. Микрофон вместе с насадкой был откалиброван в звукомерной камере. Все эксперименты были проведены в звукоизолированной камере, экранированной от электрического и магнитного полей.

Для получения тональных импульсов заданной длительности, формы и частоты повторения использовалась система, состоящая из импульсных генераторов запуска и ключа, дающего подавление тона в паузе не менее 70 дб. Результаты данной работы получены при предъявлении животным тональных сигналов, длительность которых составляла 300 мсек, время нарастания и спада — 10 мсек, а период повторения — 2,5 сек.

Потенциалы одиночных нервных клеток регистрировались микроэлектродами, которые представляли собой стеклянные микропипетки, заполненные сплавом Вуда. Кончики электродов, диаметром 2—8 мк электролитически покрывались слоем платины. Методика изготовления электродов была близка к описанной Гестландом с соавторами [8]. Погружение электродов в мозг, а также скорость кровотока контролировались визуально через бинокулярный микроскоп МБС-2.



Фиг. 1

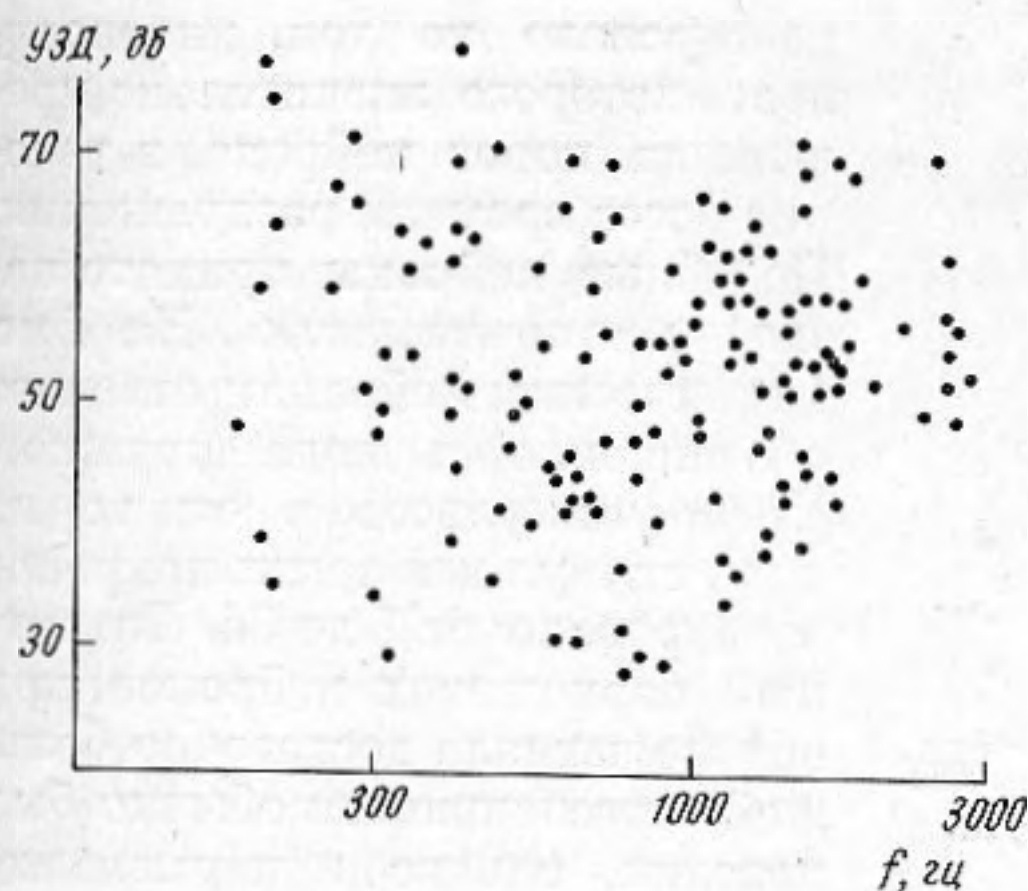
Регистрируемые потенциалы усиливались при помощи усилителя УБНК-Б и пропускались через фильтр высоких частот с нижней частотой среза 250 гц для подавления низкочастотного суммарного ответа. Наблюдение производилось на экране двухлучевого осциллоскопа. Один из лучей осциллоскопа служил для контроля формы акустического сигнала. Сигнал с выхода фильтра поступал также на триггерный вход генератора импульсов, который использовался в качестве формирователя стандартных импульсов из нервных разрядов — спайков. Сформированные импульсы поступали на счетчик — измеритель времени. Последний позволял подсчитывать латентность первого спайка в ответе нейрона и число спайков на заданное число предъявлений стимула. Результаты измерений латентности и числа спайков автоматически печатались на бумаге.

Как правило, погружение электрода в мозг производилось в области, расположенной на расстоянии 0,8—1 мм от каудального края тектума и 0,3—0,5 мм от его средней линии. Непосредственно после введения электрода в оптический тектум регистрировались разряды зрительных нейронов, большинство из которых реагировало на выключение света в камере. После прохождения оптической зоны электрод попадал в область желудочка, что отмечалось по исчезновению спайковых потенциалов и некоторому повышению шума электрода. Дальнейшее погружение электрода в акустическую область среднего мозга (*torus semicircularis*), как правило, сопровождалось появлением асинхронной реакции на звуковой стимул (для поиска нейронов использовались посылки шума с уровнем звукового давления 80 дб), а также возникновением спайковых потенциалов, амплитуда которых составляла от 200 мкв до 2 мв. В процессе одного погружения удавалось добиться устойчивой регистрации 1—3-х одиночных нейронов. Толщина акустической зоны составляла 0,6—1 мм.

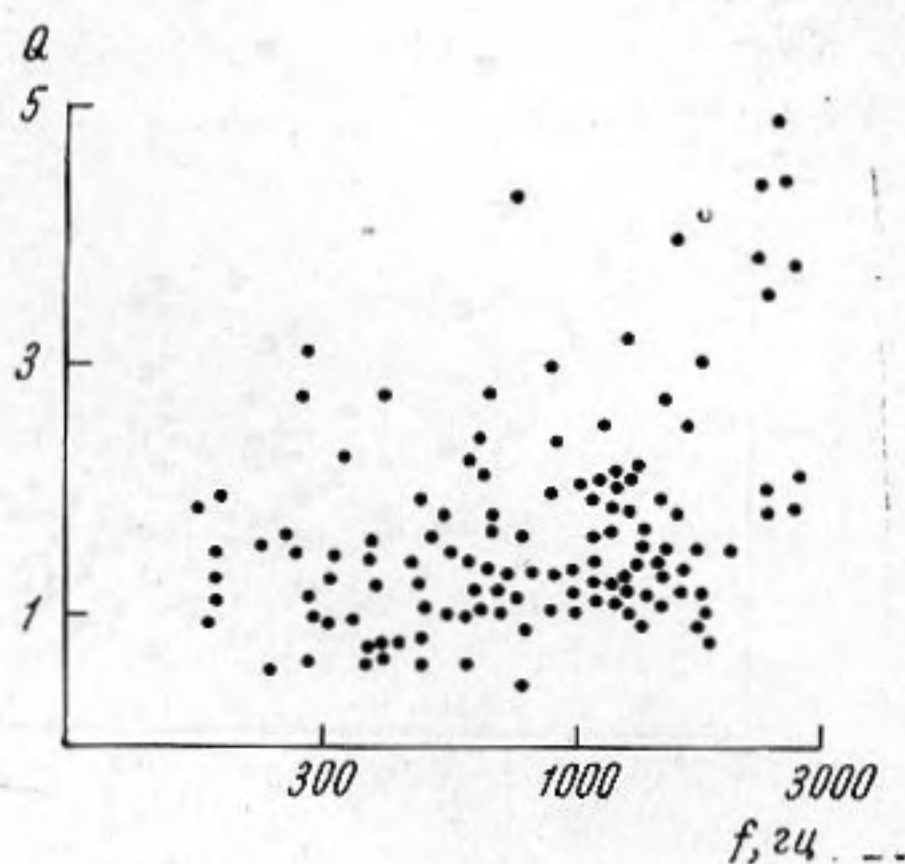
Из 144 исследованных нейронов 19 обладали спонтанной активностью, средняя частота которой составляла от 0,1 до 10 гц. Статистические харак-

теристики распределения межспайковых интервалов этих нейронов описаны в работе [9].

Одиночные нейроны, расположенные в акустической зоне среднего мозга, как правило, реагировали на предъявление тональных сигналов. Однако некоторое число нейронов не удавалось возбудить акустическими стимулами. Эти нейроны в большинстве случаев реагировали на вибрационные стимулы (шаги, прикосновение к столу, на котором было расположено животное). Нейроны, возбуждавшиеся при предъявлении звука, реагировали на тональные стимулы в некотором диапазоне частот от 30 до 4000 гц. Ширина частотной области ответа для одиночного нейрона обычно монотонно уменьшалась с понижением интенсивности сигнала, и при некоторой интенсивности нейрон отвечал на сигнал только одной частоты. Такую



Фиг. 2



Фиг. 3

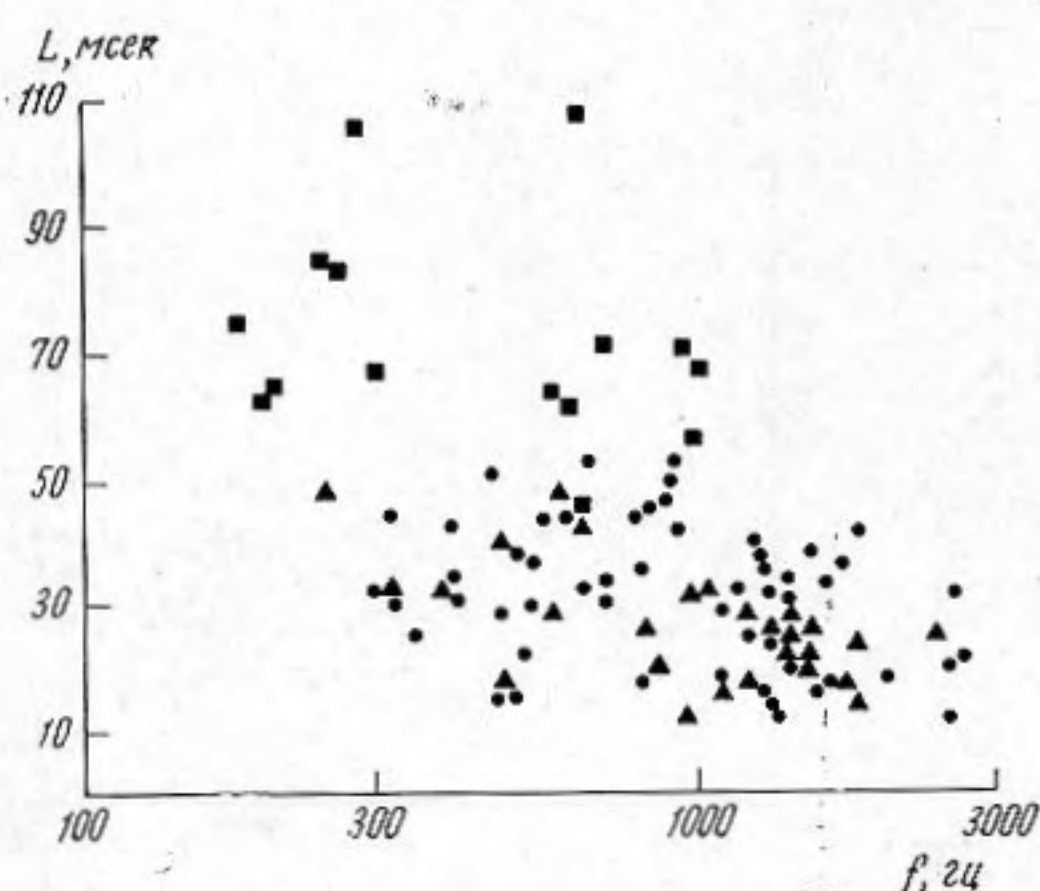
частоту принято называть характеристической для данного нейрона. На фиг. 1 в качестве иллюстрации изображена область ответа определенного нейрона. Цифры над точками обозначают число спайков, генерированных нейроном в ответ на десять предъявлений стимула той частоты  $f$  и уровня звукового давления (УЗД), которые соответствуют координатам точки. Пороговая кривая (ломаная линия на фиг. 1) примерно соответствует появлению одного спайка на десять предъявлений сигнала. Для нейронов, не обладающих спонтанной активностью, такое определение границ реактивности нейрона является наиболее удобным.

Поиск области максимальной чувствительности нейрона проводился по координате «уровень звукового давления» с шагом 1 дБ и по координате «частота» — с шагом 10—20 гц. На фиг. 2 точками в координатах «частота — уровень звукового давления» показаны значения порогов и характеристических частот 144 нейронов. Характеристические частоты были распределены в диапазоне от 170 до 2700 гц, причем на область частот, превышающих 1600 гц, приходилось только 7% общего числа нейронов. Пороги возбуждения нейронов на характеристической частоте варьировали по уровню звукового давления от 28 до 80 дБ.

Для 125 нейронов была определена ширина частотной области ответа при уровне сигнала, превышающем пороговый на характеристической частоте на 10 дБ. Частное от деления характеристической частоты на ширину этой области определялось как эквивалентная «добротность» данного нейрона ( $Q$ ). На фиг. 3 нанесены величины «добротности» в зависимости от характеристической частоты нейронов. Можно отметить незначительное увеличение числа нейронов с повышенной «добротностью» для нейронов с высокой характеристической частотой.

Латентный период нейронов определялся при предъявлении сигнала с характеристической для данного нейрона частотой и интенсивностью, превышающей порог на 20 дб. На фиг. 4 в координатах «частота — время» показаны значения латентных периодов ( $L$ ) 93 нейронов. Среднее значение латентного периода по всей совокупности нейронов составило 37,6 мсек. Для нейронов, характеристическая частота которых была меньше 1000 гц, средняя величина латентности составляла 44,7 мсек, а для нейронов с характеристической частотой выше 1000 гц она была равна 26,3 мсек. Значение формы опытных точек на фиг. 4 (кружки, треугольники, квадраты) будет разъяснено ниже.

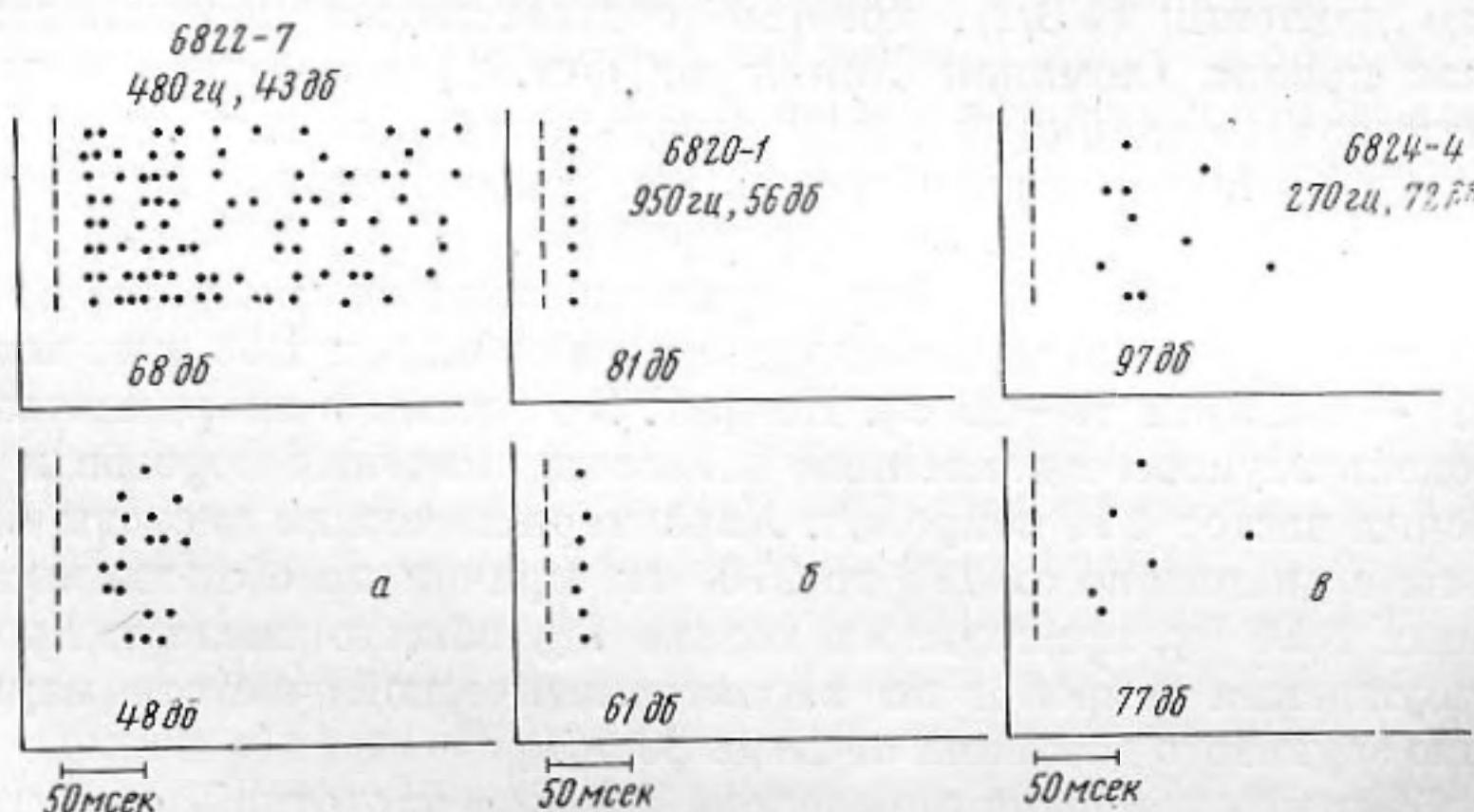
Картина импульсации в ответ на предъявление тонального стимула длительностью 300 мсек оказывалась различной для разных нейронов.



Фиг. 4

Большинство нейронов (54%) реагировало на тон, интенсивность которого значительно превышала порог нейрона, в течение всего времени раздражения. Подобные нейроны принято называть «тоническими». На фиг. 4 тоническим нейронам отвечает обозначение в виде кружков. Число импульсов в ответе на один стимул для таких нейронов варьировало от 7 до 34. Латентный период этих нейронов при подаче сигнала достаточно большей интенсивности обычно был невелик, однако при уменьшении УЗД к порогу нейрона он, как правило, увеличивался. На

фиг. 5а показана временная конфигурация ответа нейрона этого типа на сигналы с характеристической частотой, превышающие порог на 5 и 25 дб. На этой фигуре по горизонтали отложено время. Масштаб времени показан внизу на фигуре. Вертикальный штрих в начале каждой строки отмечает в порядке сверху вниз моменты последовательных предъявлений одного и



Фиг. 5

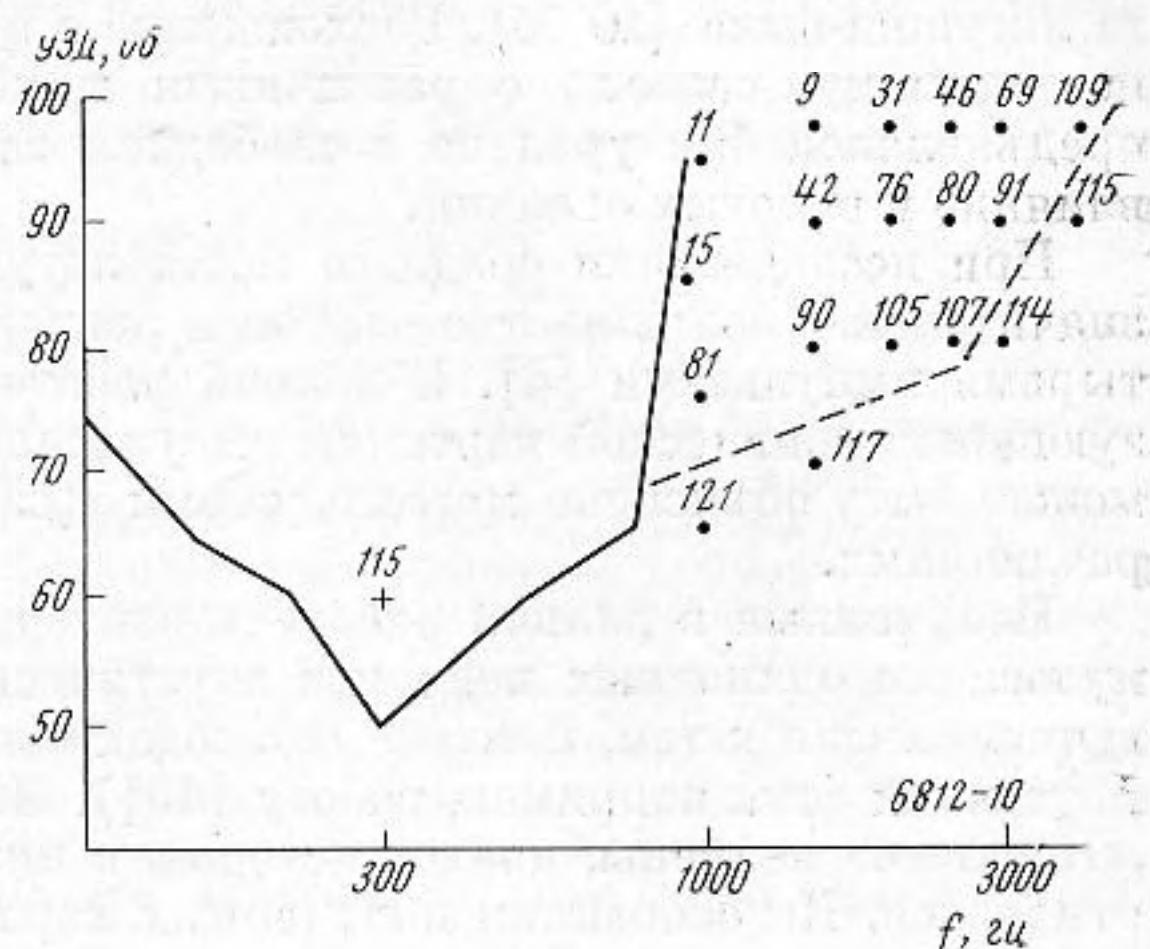
того же сигнала. Точки, расположенные в каждой строке справа от штриха, соответствуют появлению нервных разрядов (спайков). Вверху фигуры обозначены: номер нейрона, его характеристическая частота и пороговый УЗД на характеристической частоте.

29% нейронов характеризовались типом импульсации, который может быть определен как физический, т. е. такой, при котором наблюдалась ре-

акция только на начало тональной посылки. Число импульсов в ответе обычно равнялось одному, а при высоких уровнях сигнала — двум или трем. «Точечная» картина импульсации нейрона этого типа показана на фиг. 5, б. Обычно такие нейроны характеризовались небольшим латентным периодом (этим нейронам на фиг. 4 отвечает обозначение в виде треугольников) и незначительным его увеличением при приближении к порогу. Следует отметить, что при превышении сигнала над порогом на 30—40 дБ дисперсия латентных периодов обычно составляла всего несколько десятых долей миллисекунды.

Остальные 17% нейронов отвечали на сигнал высокой интенсивности одним — четырьмя импульсами (фиг. 5в). Характерным свойством этих нейронов являлось большое значение величины латентного периода и его дисперсии (этим нейронам на фиг. 4 отвечает обозначение в виде квадратов). Как правило, такие нейроны обладали низкой характеристической частотой (не выше одного килогерца). Следует также отметить их чувствительность к вибрационным стимулам.

34 нейрона были исследованы на присутствие у них латерального торможения. Сигнал с характеристической частотой, превышающий порог на 10 дБ, предъявлялся на фоне тонального стимула, ко-



Фиг. 6

торый в координатах «частота — уровень звукового давления» изобразится точкой, расположенной вне пороговой кривой нейрона. Задержка между началом маскирующего и тестового стимулов составляла 120 мсек. Торможение было отмечено у 15 нейронов. Во многих случаях это торможение являлось неполным. На фиг. 6 сплошной линией показана пороговая кривая определения нейрона, а пунктирной — приближенные границы области торможения. Цифры, нанесенные над точками, расположенными в области торможения, показывают число импульсов, появившихся в ответ на десять предъявлений сигнала, обозначенного крестом, на фоне стимула, частота и интенсивность которого соответствуют координате точки. Число импульсов в отсутствие второго тона равно 115.

Данные, изложенные в настоящей работе, показывают, что самцы озерной лягушки воспринимают тональные сигналы в диапазоне частот от 30 до 4000 гц. Поведенческие эксперименты, проведенные на других видах лягушек, дают сходные результаты [10, 11]. В частности, Шварц и Волькмер отмечали чувствительность прудовой лягушки *Rana esculenta* (вида, близкого к *Rana ridibunda*) к звукам, расположенным в частотной области 40—5000 гц.

Исходя из ответов одиночных нейронов слухового нерва, Фришкопф и Голдстейн оценили верхнюю границу слуха лягушки-быка *Rana catesbeiana* в 3000 гц [5]. Однако для нейронов среднего мозга этого объекта Поттер получил величину, превышающую 4000 гц [4].

При исследовании одиночных нейронов саккулярной веточки восьмого нерва изолированной головы озерной лягушки Глэкин и Эрдман не отмечали реакции на тональные стимулы, частота которых превышала 730 гц [7]. Несоответствие этих данных с результатами, полученными в настоящей работе, может быть объяснено существенными различиями в экспериментальной методике. Фришкопф и Голдстейн показали, что ней-

роны слухового нерва, иннервирующие базилярный сосочек, крайне чувствительны к нарушению кислородного снабжения внутреннего уха. С другой стороны, эти же авторы отмечали лишь незначительные изменения активности нейронов, чувствительных к вибрации в условиях нарушенного кровоснабжения [5]. Поэтому весьма вероятно, что в работе [7] регистрировались ответы нейронов, иннервирующих структуры внутреннего уха, чувствительные к вибрации, в том числе, возможно, и амфибиальный сосочек.

Пороги реакции лягушек на звуковые стимулы, полученные в поведенческих экспериментах [11] и при регистрации суммарной активности [6, 12], незначительно отличаются от порогов наиболее чувствительных нейронов, зарегистрированных в данной работе (28—35 *дб*). Однако Поттер отмечает более высокую чувствительность одиночных нейронов среднего мозга лягушки-быка (10 *дб*). Расхождение с нашими данными в этом случае, по-видимому, связано с различиями в методике. В работе [4] стимул предъявлялся бинаурально в свободном звуковом поле. Возможно также влияние и видовых отличий.

При исследовании среднего мозга лягушки-быка Поттер отмечал, что значительное большинство нейронов реагируют на тон только одним — четырьмя импульсами [4]. В данной работе процент нейронов, характеризующихся тонической картиной импульсации, был значительно выше, что может быть объяснено методическими (наркоз, электроды) и видовыми различиями.

Полученные в данной работе характеристики временной картины импульсации одиночных нейронов акустического центра среднего мозга лягушки близки к тем, которые наблюдаются в ядрах среднего мозга млекопитающих (см., например, работу [13]). Исключение составляют «длиннолатентные» нейроны, аналог которых в нижних буграх четверохолмия не отмечался. На основании полученных характеристик этих нейронов (чувствительность к низким частотам и вибрациям) можно высказать предположение об их связи с амфибиальным сосочком, который, как известно, отсутствует у высших позвоночных.

Результаты данной работы демонстрируют наличие в реакциях одиночных нейронов акустического центра среднего мозга лягушки латерального торможения. Характер пороговых кривых, полученных в работе [4] (уменьшение ширины области ответа на высоких интенсивностях), позволяет предположить, что это явление наблюдается и в слуховой системе лягушки-быка.

## Выводы

Одиночные нейроны акустического центра среднего мозга озерной лягушки реагируют на тональные сигналы с частотой от 30 до 4000 *гц*. Характеристические частоты исследованных нейронов лежат в диапазоне 170—2700 *гц*. При этом пороги на характеристической частоте распределены в диапазоне уровней звукового давления от 28 до 80 *дб*. Эквивалентная «добротность» нейронов составляет от 0,5 до 5.

Средняя величина латентного периода исследованных нейронов равна 37,6 *мсек*. Латентный период имеет тенденцию к уменьшению при увеличении характеристической частоты нейрона.

В акустическом центре среднего мозга лягушки наблюдаются нейроны как с тонической, так и с физической картиной импульсации. Кроме того, имеется группа нейронов, характеризующихся большими значениями латентных периодов и дисперсий этих периодов при всех уровнях сигнала.

У части исследованных нейронов отмечено торможение реакции в ответ на действие сигнала на характеристической частоте нейрона при предъявлении этого сигнала на фоне других сигналов, координаты которых расположены вне области ответа нейрона.

Автор выражает благодарность С. К. Небукиной и Л. С. Бученковой за помощь в проведении экспериментов, а также О. В. Сосниной за разработку использованной в работе установки для стимуляции.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. C. M. Bogert. The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. *Animal sounds and communication*, ed. W. E. Lanyon and W. H. Tavalga. Amer. Institute of biological sciences. Washington, 1960, 137—320.
2. W. F. Blair. Mating call in the speciation of anuran amphibians. *Am. Naturalist*, 1958, 92, 27—51.
3. R. R. Capranica. The evoked vocal response of the bullfrog: a study of communication by sound. M.I.T. Research Monograph, Boston, 1965, 33.
4. H. D. Potter. Pattern of acoustically evoked discharges of neurons in the mesencephalon of the bullfrog. *J. Neurophysiology*, 1965, 28, 1155—1184.
5. L. S. Frishkopf, M. H. Goldstein. Responses to acoustic stimuli from the single units in the eight nerve of the bullfrog. *J. Acoust. Soc. America*, 1963, 35, 1219—1228.
6. W. F. Strother. The electrical response of the auditory mechanism in the bullfrog (*Rana catesbeiana*). *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1959, 52, 157—162.
7. Г. В. Глёткин, Г. М. Эрдяев. Выделение полезного сигнала слуховым анализатором. *Биофизика*, 1960, 5, 471—481.
8. R. C. Gestlang, B. Howland, S. V. Lettvin, W. H. Pitts. Comments on microelectrodes. *Proc. IRE*, 1959, 47, 1856—1862.
9. Н. Г. Бибиков. Исследование спонтанной активности нейронов акустического центра среднего мозга лягушки. *Статистич. электрофизиол.*, Вильнюс, 1968, 70—80.
10. F. Schwarz, E. Volkmer. Eine sinnesphysiologische Schallbelastung bei Fröschen. *Acta Biol. Med. Ger.*, 1962, 8, 290—294.
11. W. T. Strother. Hearing in frogs. *J. Auditory Res.*, 1962, 2, 279—286.
12. Е. А. Радионова. Электрофизиологическая характеристика деятельности слухового отдела продолговатого мозга лягушки. *Физиол. ж.*, 1963, 49, 55—59.
13. А. М. Марусева. О временных характеристиках нейронов заднего двухолмия крыс с различным типом ответов на звуковые сигналы. *Механизмы слуха*, М., «Наука», 1967, 50—61.

Акустический институт АН СССР  
Москва

Поступила в редакцию  
16 декабря 1968 г.