

УДК 534.7

## ОЦЕНКА ПАРАМЕТРОВ И КЛАССИФИКАЦИЯ НЕЙРОНОВ СЛУХОВОЙ СИСТЕМЫ НА ОСНОВЕ ФУНКЦИИ ОЖИДАЕМОЙ ПЛОТНОСТИ ИМПУЛЬСАЦИИ

*Н. Г. Бибиков*

Для 126 нейронов слухового центра среднего мозга озерной лягушки получены функции ожидаемой плотности импульсации, отражающие динамику синаптических потенциалов, возникающих при действии околопорогового тона характеристической частоты. На основе динамических характеристик синаптических потенциалов (постоянная времени суммации, наличие дифференцирования огибающей и т. п.) нейроны разбиты на семь групп. Показано, что временные характеристики реакции во многом определяются динамикой синаптических потенциалов, причем медленно суммирующий тип реакции присущ нейронам, отличающимся отсутствием дифференцирования огибающей. Демонстрируется существование широкого диапазона постоянных времени суммации возбуждения в одиночных нейронах слуховой системы.

Слуховая система выделяется среди других сенсорных систем чрезвычайно высокой чувствительностью к временным параметрам сигнала. Это естественно, так как именно характер изменения частоты и амплитуды во времени определяет специфику практически всех биологически значимых звуков, включая речевые. На уровне элементов нервной системы способность к воспроизведению амплитудных изменений можно функционально охарактеризовать, рассматривая нейрон (или точнее систему, обуславливающую поведение данного нейрона) как фильтр огибающей. Выходным сигналом такого фильтра естественно считать аналоговый синаптический потенциал нейрона.

Нейрон слуховой системы, как фильтр огибающей, производит интегрирование и дифференцирование сигнала. Интегрирование может осуществляться вследствие наличия емкостных свойств мембраны нейрона, а также вследствие нарастания во времени синаптического входного воздействия при постоянной амплитуде сигнала (для нейронов, расположенных в центральных отделах слуховой системы). Причинами, обуславливающими дифференцирование огибающей, могут являться: гиперполяризация, аккомодация и уменьшение входного воздействия во времени. Цель настоящей работы — произвести классификацию нейронов слуховой системы лягушки по параметрам, характеризующим степень интегрирования и дифференцирования огибающей.

Предварительно мы поставили задачу классификации нейронов на шесть групп. Две первые группы (I—II) должны были отличаться отсутствием дифференцирования огибающей. В следующих двух группах (III и IV) такое дифференцирование должно было быть неполным (величина синаптического потенциала в установившемся режиме составляет 20—60% от максимума) и в последних двух группах (V, VI) — полным. Каждая из рассмотренных пар групп должна была разделяться по постоянной времени интегрирования: для групп I, III и V эта величина меньше 10 мсек, для групп II, IV и VI — больше.



В связи с методическими трудностями регистрации синаптических потенциалов нейронов слуховой системы нами был предложен метод косвенной оценки динамики этих потенциалов с помощью функции ожидаемой плотности импульсации (ОПИ). Суть этого метода, подробно описанного в работах [1, 2], состоит в оценке динамики плотности вероятности генерации нейроном пикового потенциала при условии отсутствия следовых изменений после возникновения импульса на выходе. Функцию ОПИ мы получали из распределения латентных реакций на большое число независимых предъявлений одного и того же сигнала, огибающая которого была близка к прямоугольной. Значения функции ОПИ в точках  $t_n$  вычисляли по формуле

$$\lambda(t_n) = \frac{1}{\Delta t} \frac{p_n}{1 - \sum_{j=1}^{n-1} p_j},$$

где  $p_j = k_j/N$  ( $k_j$  — число предъявлений, вызвавших ответ с латентным периодом, попавшим в  $j$ -й интервал, а  $N$  — общее число предъявлений);  $p_n$  — то же, что и  $p_j$ , но для  $n$ -го канала,  $\Delta t$  — интервал квантования.

Как было показано в работе [1], функция  $\lambda(t)$  монотонно связана с возбуждающим синаптическим потенциалом нейрона. Однако эта связь не является линейной и поэтому возникает задача определения параметров этой функции, соответствующих тем параметрам синаптического потенциала, которые мы предполагали использовать для классификации. С этой целью были проведены предварительные эксперименты на аналоговой нейронной модели, описанной ранее [3]. Смысл этих экспериментов заключался в том, что на модели возможно одновременно наблюдать динамику «синаптического потенциала» и поведение функции ОПИ.

Модель включала в себя входные  $RC$ -цепи интегрирования и дифференцирования огибающей. После прохождения этих цепей сигнал смешивался с шумом, имеющим равномерный спектр в диапазоне 0,1–200 гц. Сигнал с шумом поступал на триггерную схему, где после превышения порога генерировался «спайк». Изменение параметров входных цепей позволяло моделировать «синаптические потенциалы» различной формы.

На основании анализа функций ОПИ, полученных от более чем 20 вариантов модели, были выработаны критерии классификации, которые затем применялись при исследовании реальных нейронов. Степень дифференцирования определялась по величине спада функции ОПИ во времени. При этом, если после достижения максимума наблюдались три последовательные точки, значения функции в которых составляли менее 5% от максимума, нейрон относился к V или VI группе. Если в трех последовательных точках функция не превышала 60% наблюдавшегося ранее максимума, нейрон относился к III или IV группе. Если подобных точек не наблюдалось, нейрон относился к I или II группе.

Постоянная времени интегрирования оценивалась по величине интервала времени между началом роста функции ОПИ и моментом достижения максимума ( $T_n$ ). Эксперименты на модели показали, что одной и той же постоянной времени интегрирования соответствуют разные значения  $T_n$  в зависимости от степени дифференцирования. Было получено, что для нейронов без дифференцирования значение  $T_n$ , соответствующее постоянной времени 10 мсек, равняется 22 мсек, для нейронов с неполным дифференцированием — 13 мсек, для нейронов с полным дифференцированием — 10 мсек. Эти значения и применялись нами при классификации реальных нейронов слуховой системы.

Кроме классификации, основанной на анализе функции ОПИ, мы классифицировали исследуемые нейроны также по временным характеристикам реакции. Согласно этой системе классификации, предложенной ранее в ряде работ (см. работу [4]), нейроны делятся на медленно и быстро-



суммирующие. Медленносуммирующие нейроны отличаются значительным повышением порога возбуждения при уменьшении длительности звука и значительным увеличением среднего латентного периода при уменьшении интенсивности. Порог этих нейронов мало зависит от времени нарастания огибающей. Быстросуммирующие нейроны отличаются слабой зависимостью порога от длительности и среднего латентного периода от интенсивности. Уменьшение времени нарастания приводит к снижению порога возбуждения этих нейронов. Мы применяли в предыдущих работах (см. [5]) и в данной работе несколько более дробную систему классификации, используя в качестве дополнительного критерия узор разряда нейрона. При этом медленносуммирующие нейроны подразделялись на медленносуммирующие тонические и длиннолатентные. Последние отличались малым числом импульсов в реакции и особенно большими латентными периодами даже при действии интенсивных стимулов. Быстросуммирующие нейроны подразделялись на тонические и фазические. Наконец, выделялась группа пачковых нейронов, для которых характерен узор разряда в виде пачки импульсов длительностью 20–60 мсек. Зависимость порога от длительности и времени нарастания стимула у этих нейронов была промежуточной между медленносуммирующим и быстросуммирующим типами.

Естественно было предположить, что в основе такой классификации также лежат различия в динамике синаптических потенциалов. Поэтому одной из целей настоящей работы являлось сопоставление классификации по виду функции ОПИ и по временным характеристикам, которое должно дать ответ на вопрос о том, какой тип динамики синаптических потенциалов характерен соответственно для медленно и быстросуммирующих нейронов.

Основные методические приемы, использованные в данной работе, описаны в предыдущих публикациях [1, 2, 5]. Объектами служили обездвиженные диплоидом самцы озерной лягушки (*Rana ridibunda*). Сигналы предъявлялись на ухо, контралатеральное исследуемому полушарию мозга, через телефоны, причем контроль звукового сигнала осуществлялся непосредственно в ходе эксперимента. Импульсная активность регистрировалась металлическими микроэлектродами в стеклянной изоляции. После обнаружения одиночного нейрона (в качестве поискового стимула использовался обычно широкополосный шум) определялась его характеристическая частота и порог реакции. За критерий порога у нейронов без спонтанной активности принимали вероятность реакции, составляющую 0,1–0,2. Спонтанная активность наблюдалась примерно у 10% нейронов, для которых пороговый критерий повышался до вероятности 0,3–0,5. Все дальнейшие измерения проводились при действии тональных сигналов, частота которых равнялась характеристической, а уровень превышал порог на 5 дб. Длительность тонов составляла 100–300 мсек, время линейного нарастания — 10 мсек, интервал между предъявлениями — 2,5 сек.

Для вычисления функции ОПИ на анализаторе EDS 32408A (фирма Toshiba) регистрировалось распределение латентных периодов реакции на ряд независимых предъявлений одного и того же стимула.

Число предъявлений для получения одной функции  $\lambda(t)$  составляло обычно 200 или 500. Вычисление функции ОПИ мы заканчивали, когда

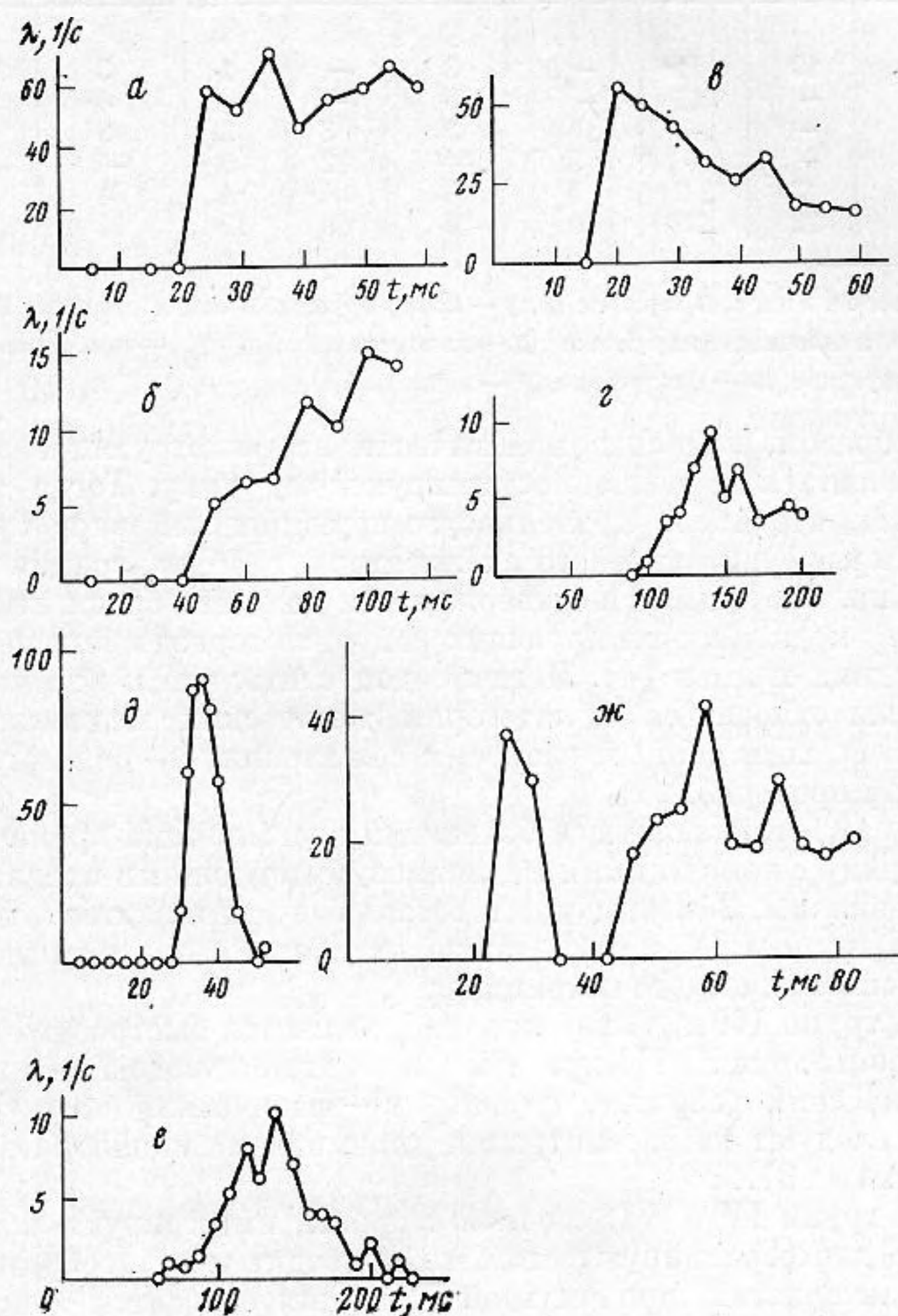
$$N \left( 1 - \sum_1^{n-1} p_j \right)$$
 равнялось 30–50. Нейроны, которые в процессе предъявления

стимулов проявляли признаки утомления или привыкания, исключались из рассмотрения.

Было изучено 126 нейронов, локализованных в слуховом центре среднего мозга лягушки. Анализ функций ОПИ показал, что в полученной выборке присутствуют нейроны, соответствующие всем шести группам ве-



денной классификации. Кроме того, были обнаружены нейроны, выпадающие из предварительной классификации. Специфика этих элементов определялась существованием двух выраженных максимумов функции ОПИ. По-видимому, синаптический потенциал таких нейронов отражает последовательность фаз возбуждения, торможения и вторичного возбуждения. Нейроны подобного типа были выделены нами в VII группу.



Фиг. 1. Функции ожидаемой плотности импульсации для типичных нейронов I (а), II (б), III (в), IV (г), V (д), VI (е) и VII (ж) групп. На оси абсцисс — время в мсек, на оси ординат — значения  $\lambda(t)$  в имп/сек.

На фиг. 1 приведено по одному примеру функции  $\lambda(t)$  для нейронов разных групп. Общее число нейронов каждой группы приведено в нижнем ряду табл. 1. Результаты сопоставления классификации нейронов по виду функции ОПИ и по временным характеристикам реакции приведены также в табл. 1. Как видно из левого столбца таблицы, 19 из 22-х нейронов, у которых дифференцирование отсутствует, а постоянная интегрирования мала (группа I), проявляют свойства тонических медленносуммирующих элементов. Таким образом, оказывается, что для возникновения медленносуммирующего типа реакции нет необходимости, чтобы нейрон интегрировал возбуждение во времени; достаточно только отсутствия дифференцирования. Заметим, что ранее к аналогичному выводу мы пришли при исследовании временных характеристик реакции аналоговой модели нейрона [3].



Связь между классификацией нейронов по виду функции ожидаемой плотности импульсации (семь групп) и по временным характеристикам (пять групп)

Группа	I	II	III	IV	V	VI	VII	$\Sigma$
$T_M$	19	11	—	3	—	1	3	37
Д	—	12	—	5	—	—	4	21
$T_6$	—	—	10	5	3	3	3	24
Ф	—	—	3	—	12	5	—	20
П	3	2	1	6	4	4	4	24
$\Sigma$	22	25	14	19	19	13	14	126

Примечание. В верхнем ряду — номер группы. В левом столбце:  $T_M$  — тонические медленносуммирующие, Д — длиннолатентные,  $T_6$  — тонические быстросуммирующие, Ф — фазические, П — пачковые.

Таким образом, нейроны, практически не фильтрующие огибающую, должны относиться к медленносуммирующему типу. Тогда естественно предположить, что число медленносуммирующих нейронов будет максимально на периферии слухового анализатора, где фильтрация огибающей незначительна. Этот вывод подтверждается тем, что среди нейронов кохлеарных ядер медленносуммирующих нейронов гораздо больше, чем среди нейронов задних холмов [4]. Логично допустить, что и волокна восьмого нерва должны относиться к категории тонических медленносуммирующих элементов, хотя данный вопрос, к сожалению, не подвергался экспериментальной проверке.

В группу II, отличающуюся большими постоянными времени интегрирования, наряду с тоническими медленносуммирующими входят и длиннолатентные нейроны. Заметим, что и остальные длиннолатентные нейроны, вошедшие в группы IV и VII, также отличались длительным временем нарастания синаптического потенциала.

Нейроны групп III и V, как правило, являются быстросуммирующими, причем нейроны группы III при действии интенсивного звука генерируют обычно тонический разряд, а группы V — фазический. Эти результаты естественно следуют из рассмотрения динамики их синаптических потенциалов (фиг. 1, в, д).

Нейроны групп IV и VI, с одной стороны, интегрируют возбуждение, а с другой — дифференцируют его. Это приводит к разнообразию их временных характеристик, причем многие из них относятся к промежуточному, пачковому типу. Из таблицы, однако, видно, что нейроны с неполным дифференцированием тяготеют к медленносуммирующему типу, а нейроны, у которых функция ОПИ падает практически до нуля (группа VI), — к быстросуммирующему.

Временные характеристики нейронов группы VII весьма разнообразны и определяются в основном соотношением величины первоначального пика и вторичного подъема функции ОПИ. Для длиннолатентных нейронов этой группы вклад первичного пика в распределение латентных периодов был незначителен, для тонических быстросуммирующих — велик.

Во всех семи группах предложенной классификации встречались нейроны с пачковым разрядом. Специфика этого разряда, по-видимому, не связана с динамикой синаптических потенциалов при действии исследуемых нами сигналов околопороговой интенсивности. Для объяснения механизма пачкового разряда требуется исследование зависимости динамики синаптических потенциалов от уровня сигнала.

Наряду с проведенной качественной классификацией у всех исследованных 126 нейронов определяли основные количественные параметры



Средние значения ( $m$ ) и квадратичные отклонения ( $\sigma$ ) основных параметров функций ожидаемой плотности импульсации.  
Обозначения в тексте

Группа		I	II	III	IV	V	VI	VII
$P, \%$	$m$	78	77	77	62	70	59	71
	$\sigma$	16	16	14	19	17	15	18
$\lambda_{\text{макс}}, \text{имп/сек}$	$m$	39	24	102	38	166	46	50
	$\sigma$	27	14	80	51	109	28	51
$T_0, \text{мсек}$	$m$	38	68	24	41	24	36	37
	$\sigma$	15	33	9	18	8	15	21
$T_{\text{н}}, \text{мсек}$	$m$	13	54	7,3	29	5,4	25	18
	$\sigma$	5	30	3,4	17	2,8	14	13

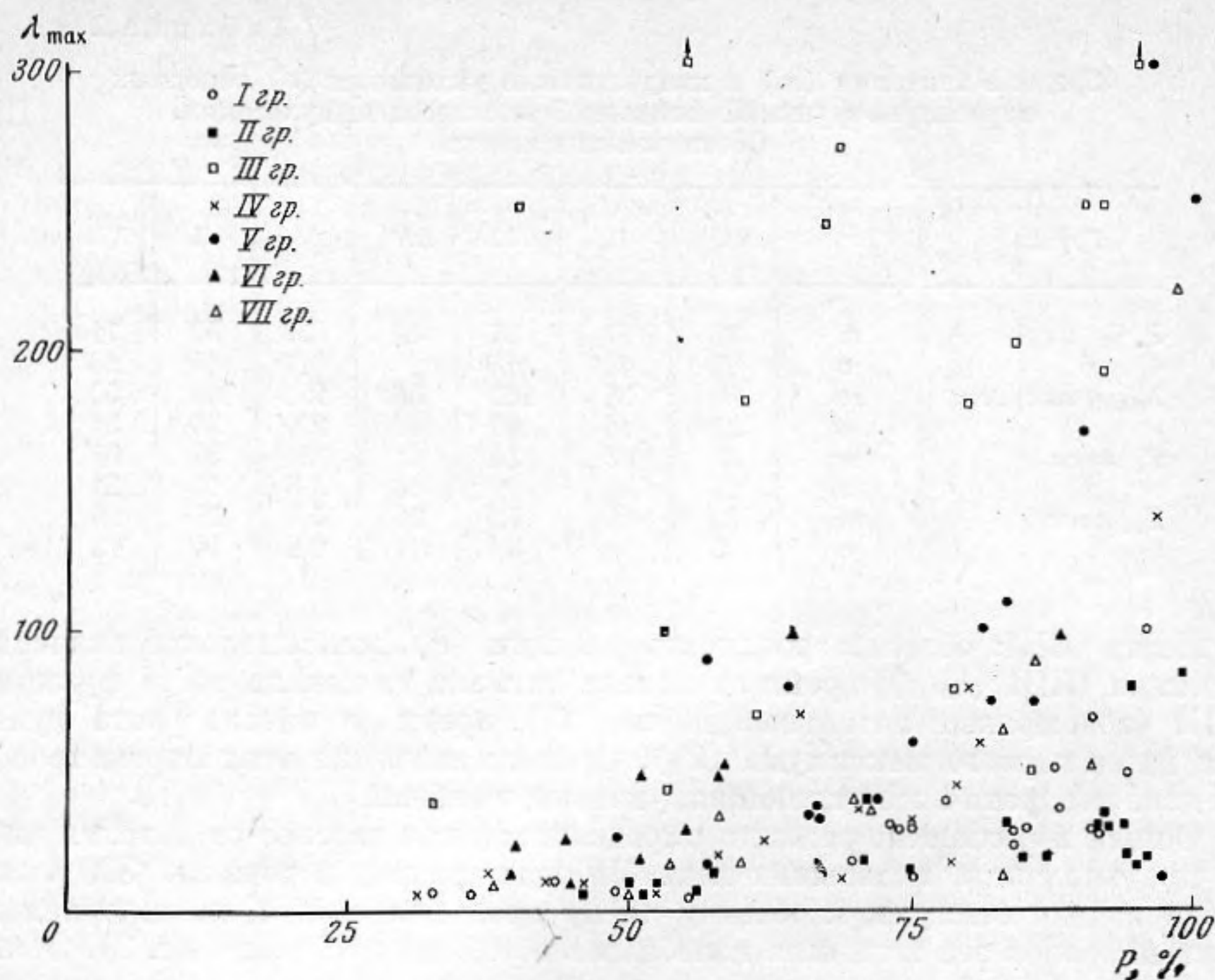
функции ОПИ: общая вероятность реакции ( $P$ ), максимальное значение функции ОПИ ( $\lambda_{\text{макс}}$ ), время от начала сигнала до начала роста функции ОПИ (абсолютный латентный период  $T_0$ ), время от начала роста функции до ее первого максимума ( $T_{\text{н}}$ ). Средние значения этих параметров и средние квадратичные отклонения, указаны в табл. 2.

Общая вероятность реакции определялась как частное от деления числа предъявления, вызвавших хотя бы один разряд в течение 300 мсек после начала стимула, к общему числу предъявлений. У исследованных нами нейронов эта величина колебалась от 0,3 до 0,98 (см. фиг. 2). Столь большой разброс определяется, во-первых, неточностью определения порога нейрона (заметим, что в этом диапазоне изменение уровня на 1—2 дБ может изменить  $P$  в 1,5—2 раза), а во-вторых, различиями в форме зависимости  $P$  от интенсивности. Последний эффект исследовался Радионовой, которая показала, что рост общей вероятности реакции при увеличении уровня у быстросуммирующих нейронов является более медленным, чем у медленно суммирующих [6]. В наших экспериментах (см. табл. 1) величина  $P$ , полученная при уровне 5 дБ над порогом, в среднем несколько меньше для нейронов, дифференцирующих возбуждение, что можно рассматривать как еще одно подтверждение связи быстросуммирующего типа реакции с дифференцированием огибающей.

Значения  $\lambda_{\text{макс}}$  распределены в очень широком диапазоне. Учитывая, что разброс этого параметра может определяться разбросом значений  $P$ , т. е. просто неравномерностью уровня стимуляции, мы построили совместное распределение  $P$  и  $\lambda_{\text{макс}}$  (фиг. 2). Из приведенных данных легко видеть, что, хотя и существует тенденция к росту  $\lambda_{\text{макс}}$  при увеличении  $P$ , все же разброс  $\lambda_{\text{макс}}$  при фиксированном  $P$  остается значительным. Больше того, если величина  $P$  для нейронов групп I и II в среднем больше, чем для всех остальных, то  $\lambda_{\text{макс}}$ , наоборот, больше у нейронов, дифференцирующих возбуждение (табл. 2). Особенно большими значениями  $\lambda_{\text{макс}}$  отличаются нейроны групп III и V. Это представляется вполне естественным, так как у нейронов, дифференцирующих возбуждение, разряды возникают в течение весьма ограниченного интервала времени (см. фиг. 1) и при фиксированной общей вероятности реакции мгновенная ее плотность должна быть велика. Заметим, что такие же соотношения между величинами  $P$  и  $\lambda_{\text{макс}}$  для нейронов различных групп отмечались нами и при исследовании нейронной модели.

Таким образом, одинаковые пороги нейронов, определяемые по общей вероятности реакции, могут достигаться при совершенно различных значениях максимального уровня детерминированной составляющей возбуждающего потенциала. При этом можно ожидать, что в среднем порог, определяемый по общей вероятности реакций, будет выше для быстросуммирующих нейронов, чем для медленно суммирующих. Именно такой ре-





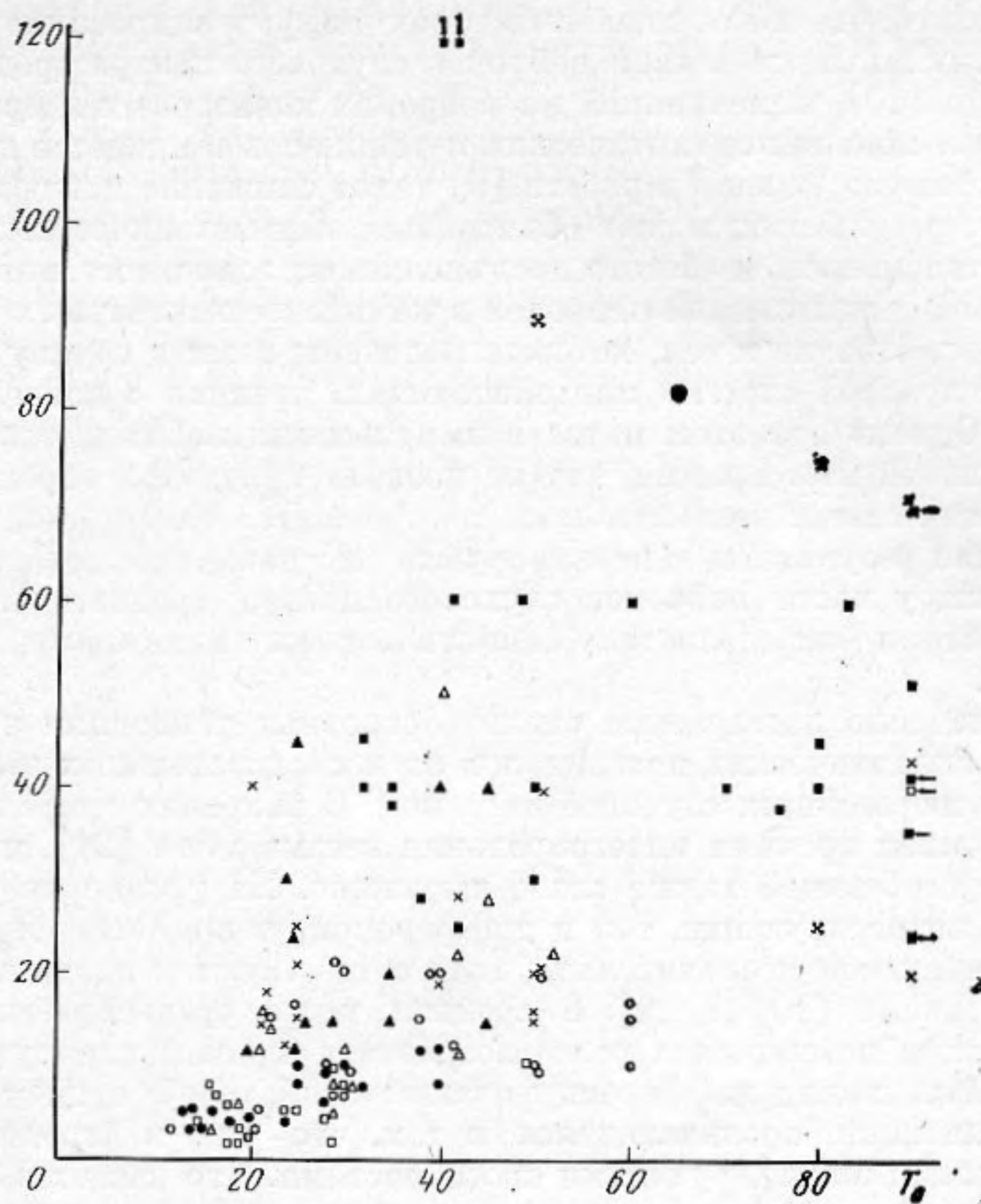
Фиг. 2. Связь между общей вероятностью реакции ( $P$ ) и максимумом функции ожидаемой плотности импульсации ( $\lambda_{\max}$ ). Разные обозначения соответствуют разным группам, как указано слева

зультат был получен Радионовой при анализе большой совокупности нейронов задних холмов и кохлеарных ядер кошки [7].

Обратимся теперь к параметрам функции ОПИ, характеризующим изменение синаптического потенциала во времени. Совместное распределение величин  $T_0$  и  $T_n$  приведено на фиг. 3. Величину  $T_0$  можно интерпретировать как сумму двух составляющих: интервала от начала стимуляции до начала роста синаптического потенциала на входе нейрона и интервала, когда возбуждающий потенциал уже начал нарастать, но его амплитуда недостаточна для возникновения импульса ни в одном из предъявлений. Для нейронов с малым временем интегрирования роль второй составляющей незначительна. Если же синаптический потенциал нарастает сравнительно медленно, то она вносит существенный вклад в величину  $T_0$ , что и является, по-видимому, причиной явной положительной корреляции параметров  $T_0$  и  $T_n$  (фиг. 3).

Значения  $T_n$  для разных нейронов были распределены в диапазоне от 2 до 150 мсек, что в предположении об экспоненциальной зависимости синаптического потенциала от времени примерно соответствует постоянным времени 1–50 мсек. Факт наличия в слуховой системе нейронов с различными временами нарастания синаптического потенциала хотя и кажется очевидным, до сих пор находил весьма мало подтверждений в прямых экспериментах. Особенно это касается слухового центра среднего мозга, где можно опираться только на одну работу [8], выполненную на кошке методом внутриклеточной регистрации еще в 1963 г. Один из рисунков, приведенных в этой работе, иллюстрирует динамику мембранного потенциала в нейроне при действии короткого (5 мсек) тонального импульса. Нарастание потенциала продолжается около 5 мсек, зато спад длится не менее 20 мсек, что явно свидетельствует о способности данного элемента





Фиг. 3. Связь между интервалом времени до начала роста функции ожидаемой плотности импульсации ( $T_0$ ) и временем ее нарастания до максимума ( $T_n$ ). Обозначения те же, что и на фиг. 2

интегрировать возбуждение. Сведения о временах суммации в нейронах других отделов слуховой системы незначительно полнее. Две работы, посвященные анализу синаптической активности нейронов кохлеарных ядер [9, 10], позволяют ориентировочно оценить диапазон постоянных времени суммации этих элементов в 3–10 мсек. У нейронов слуховой области коры при стимуляции короткими звуковыми импульсами наблюдались возбуждающие постсинаптические потенциалы с длительностью нарастающей фазы около 10 мсек, а спадающей — около 20–30 мсек [11]. Длительность тормозных и вторичных возбуждающих процессов могла быть значительно больше.

Заметим, что время нарастания синаптического потенциала определяется как интегрированием на мембране нейрона, так и динамикой поступающей на вход нейрона афферентной импульсации. Постоянную времени мембраны можно оценить путем электрической стимуляции нейрона. Диапазон, в котором варьирует этот параметр, у разных нейронов составляет 0,5–18 мсек [12–15], что меньше диапазона, полученного из наших данных. Такой результат косвенно свидетельствует о значительной роли дисперсии входной импульсации в интегрировании возбуждения на уровне одиночных нейронов слуховой системы.

Более чем у половины исследованных нами нейронов синаптический потенциал уменьшается в процессе действия стимула. У млекопитающих динамика синаптических потенциалов задних бугров при действии длительных сигналов не исследовалась. Однако исходя из временных характе-



ристик [16], а также судя по виду постстимульных гистограмм [17], следует допустить, что и для млекопитающих дифференцирование огибающей является типичным свойством нейронов слухового центра среднего мозга.

В работе [10], выполненной на нейронах кохлеарных ядер кошки, не отмечалось снижения синаптических потенциалов в процессе действия тонального стимула, однако в работе [9] такое снижение наблюдалось. Различие этих результатов может объясняться как методическими особенностями (интенсивность и частота предъявляемых тонов, состояние наркоза), так и разной локализацией нейронов в комплексе кохлеарных ядер.

Нейроны, близкие к тем, которые выделены нами в группу VII, встречаются в слуховой системе млекопитающих, начиная с кохлеарных ядер [18—20]. Однако при этом пауза в импульсации наблюдается только на постстимульной гистограмме, что не позволяет судить, определяется ли она синаптическими воздействиями или является следствием рефрактерности. Наши результаты демонстрируют, что даже при пороговых уровнях сигнала у части нейронов слухового центра среднего мозга пауза в импульсации определяется синаптическими влияниями тормозного характера.

В заключение постараемся оценить основные тенденции в изменении динамики синаптических потенциалов на последовательных этапах преобразования информации слуховой системой. В нейронах спирального ганглия постоянная времени интегрирования весьма мала [21], и дифференцирование огибающей также слабо выражено. На уровне продолговатого мозга как интегрирующие, так и дифференцирующие способности нейронов увеличиваются незначительно, хотя существуют и явные исключения из этого правила [10, 18, 19]. В среднем мозге разнообразие динамики синаптических потенциалов резко возрастает, причем наряду с основной тенденцией усиления дифференцирования огибающей существует и обратная тенденция, проявляющаяся в том, что ряд нейронов обладает значительными интегрирующими способностями. Что касается более высоких отделов слуховой системы, то здесь описание реакции нейронов в терминах воспроизведения формы огибающей может оказаться не вполне адекватным.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Н. Г. Бибиков. Оценка динамики синаптических потенциалов по вызванной импульсной активности нейронов. *Биофизика*, 1975, 20, 5, 887—892.
2. N. G. Bibikov. Encoding of the stimulus envelope in peripheral and central regions of the auditory system of the frog. *Acustica*, 1974, 31, 6, 310—314.
3. Н. Г. Бибиков, В. Н. Теленев, В. М. Шапиро. Моделирование временных свойств нейронов слуховой системы. *Тр. Акуст. ин-та*, 1971, вып. 17, 104—112.
4. Г. В. Гершуни. О механизмах слуха. В сб. *Механизмы слуха*. Л., «Наука», 1967, 3—31.
5. Н. Г. Бибиков. Импульсная активность нейронов *torus semicircularis* лягушки *Rana temporaria*. *Ж. эвол. биох. физиол.*, 1974, 10, 1, 40—47.
6. Е. А. Радионова. Некоторые закономерности распределения значений порога у двух типов нейронов слуховой системы. *Биофизика*, 1968, 13, 1, 100—109.
7. Е. А. Радионова. Преобразование характера импульсной активности нейронов в слуховой системе. *ДАН СССР*, 1971, 198, 1, 250—253.
8. P. Nelson, S. Erulkar. Synaptic mechanisms of excitation and inhibition in the central auditory pathway. *J. neurophysiol.*, 1963, 26, 6, 906—923.
9. A. Starr, R. Britt. Intracellular recording from cat cochlear nucleus during tone stimulation. *J. neurophysiol.*, 1970, 33, 1, 137—147.
10. G. Gerstein, R. Butler, S. Erulkar. Excitation and inhibition in cochlea nucleus. *J. neurophysiol.*, 1970, 33, 4, 526—536.
11. Ф. Н. Серков, Е. Ш. Яновский. Постсинаптические потенциалы нейронов слуховой коры кошки. *Нейрофизиология*, 1971, 3, 4, 339—349.
12. E. Fadiga, J. Brockhart. Monosynaptic activation of different portion of the motoneuron membrane. *J. neurophysiol.*, 1962, 25, 6, 790—804.
13. R. Burke. Composite nature of the monosynaptic excitatory postsynaptic potentials. *J. neurophysiol.*, 1967, 30, 5, 1114—1137.
14. O. Creutzfeldt, H. Lux, A. Nacimiento. Intrazelluläre Reizung corticalen Nervenzeller. *Arch. Ges. Physiol.*, 1964, 281, 1, 129—151.
15. L. Chow-lah, V. Okujava, A. Bak. Some electrical measurement of cortical elements and neuronal responses to direct stimulation with particular reference to input resistance. *Exper. neurology*, 1971, 31, 2, 263—276.



16. Г. В. Гершуни, Я. А. Альтман, И. А. Варганян, А. М. Марусева, Е. А. Радионова, Г. И. Ратникова. О функциональной классификации нейронов слухового отдела четверохолмия кошки по временным характеристикам. *Нейрофизиология*, 1969, 1, 2, 137-146.
17. A. Leiman, E. Hafter. Responses of inferior colliculus neurons to free field auditory stimuli. *Exper. neurology*, 1972, 35, 3, 431-449.
18. E. Evans, P. Nelson. On the functional relationship between the dorsal and ventral division of the cochlear nucleus of the cat. *Exper. brain research*, 1973, 17, 4, 428-442.
19. R. Pfeiffer. Classification of response patterns of spike discharges for units in the cochlear nucleus: tone burst stimulation. *Exper. brain research*, 1966, 1, 3, 220-235.
20. D. Godfrey, N. Kiang, B. Norris. Single unit activity in the dorsal cochlear nucleus of the cat. *J. comp. neurology*, 1975, 162, 2, 269-284.
21. E. Kletschy, J. Stengrevics. Estimation of the integration time — constant in auditory reception units. *J. Acoust. Soc. Amer.*, 1972, 52, 1, 141.

Акустический институт  
Академии наук СССР

Поступила  
25 июня 1976 г.