

УДК 591.481.14—08:612.014.2

Л. Ф. Бурчинская

О ГРУППАХ ПИРАМИДНЫХ НЕЙРОНОВ В ПОЛЕ 5 ТЕМЕННОЙ АССОЦИАТИВНОЙ ОБЛАСТИ КОРЫ МОЗГА КОШКИ

С помощью гистологических методов исследования в V слое различных проекционных областей коры мозга животных и человека обнаружены компактные группы пирамидных нейронов [1, 3, 9, 12, 17, 19], которые физиологи [9, 10, 12] рассматривают как функциональные комплексы, поскольку электрофизиологически в этих слоях у рядом расположенных нейронов выявлены однотипные реакции. Морфологические исследования ассоциативных областей коры, структурно и функционально отличающихся от проекционных зон, специально не проводились. Нас интересовало выяснить, есть ли подобные группы нейронов в теменной ассоциативной коре (на примере поля 5), какова их структурная организация и может ли она обеспечить функциональное единство нейронов группы.

Методика исследований

С помощью нейрогистологических и гистохимических методов изучали фронтальные и сагиттальные срезы мозга взрослых интактных кошек (20 животных). Для определения плотности расположения клеток применяли метод Ниссля. Структурную организацию поля 5 изучали с помощью классической методики хромосеребряной импрегнации по Гольджи, а также методом управляемой импрегнации Коротченко [13]. Миелिनные оболочки волокон окрашивали по методу Кульчицкого [14]. С помощью специфических гистохимических реакций в нейронах коры выявляли РНК (методы Ниссля, Браше, Эйнарсона [14]), активность сукцинатдегидрогеназы — СДГ (метод Нахласа с соавт. [15]) и кислой фосфатазы — КФ (метод Гомори [15]). По результатам реакции на СДГ судили об уровне окислительно-восстановительных процессов в клетках, а активность КФ служила показателем интенсивности фосфорноокислого обмена.

Для определения границ поля 5 пользовались цитоархитектонической картой коры большого мозга фелидов [6].

Результаты исследований

Из ранних нейрогистологических работ известна неодинаковая плотность распределения нейронов в коре и их разная форма, что послужило основанием для выделения горизонтальных слоев. Это особенно хорошо видно при использовании цитологических методов, когда волокнистые структуры не маскируют клеток (рис. 1, а, б). Наибольшая плотность расположения нейронов в поле 5 по данным литературы [6, 20] и наших исследований [5], определяется во II—III слоях, наименьшая — в V слое. Однако даже в пределах одного слоя клетки расположены неравномерно, расстояние между ними варьирует, но не превышает 30 мкм во II—III слоях и 70 мкм в V слое. Преимущественное большинство клеток II—III слоев составляют пирамидные нейроны, в основном, среднего размера (17×11 мкм), но встречаются также мелкие (7×3 мкм), а в III слое — многочисленные крупные нейроны (30—40×20—30 мкм). В V слое помимо нейронов среднего размера и крупных имеются гигантские пирамидные нейроны (70×23 мкм),

присутствие которых является отличительным признаком этого слоя. Они обнаруживаются на протяжении всего поля и более многочисленны в области борозд (латеральной и супрасильвиевой).

Уже при малых увеличениях микроскопа привлекают внимание группы пирамидных нейронов, часто встречающиеся во II—III и V слоях. Клетки в таких группах расположены ближе друг к другу, чем ос-

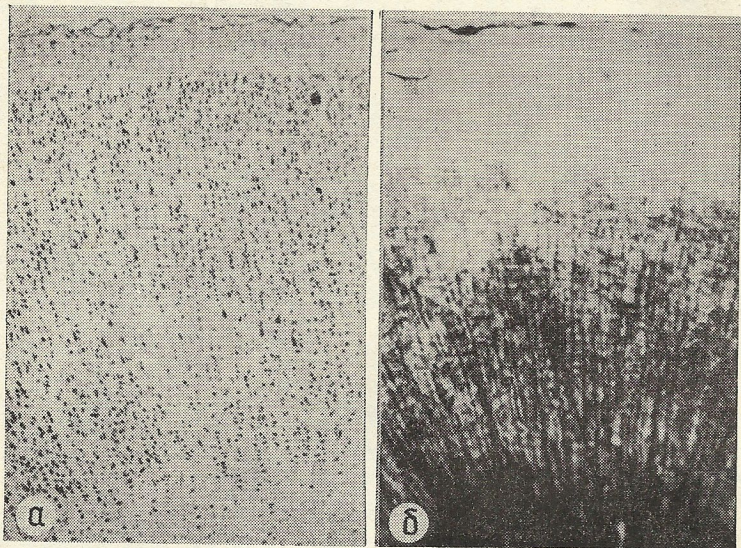


Рис. 1. Цитоархитектоника (а) и миелоархитектоника (б) поля 5.
Увел. 15. Методы Ниссля и Кульчицкого.

тальные нейроны. Расстояние между ними колеблется от 5 до 15 $\mu\text{м}$ во II—III слоях и от 5 до 30 $\mu\text{м}$ в V слое. Часто клетки лежат вплотную друг к другу. Группы обнаружены как нейрогистологическими, так и гистохимическими методами (рис. 2, рис. 3, а, г—е). Применение комплекса методик позволило установить, что принадлежность нейронов какой-либо группе определяется не столько близостью их расположения в группе, сколько характерной топографией отростков и сходной интенсивностью метаболических процессов (концентрация и состояние вещества Ниссля, уровень окислительно-восстановительных реакций и фосфорнокислого обмена). Разнообразная форма групп—округлая, вытянутая по вертикали или горизонтали (в сагиттальном или латеральном направлениях) определяется взаиморасположением тел нейронов: в виде гнезд; ступенчато друг над другом или столбиком по две-три клетки в каждом ряду; подряд по горизонтальной линии, соответственно (рис. 2, 3, а, г). В случае ступенчатого расположения нейронов группа не выглядит такой компактной, т. к. расстояние между нейронами достигает 70—100 $\mu\text{м}$. Группы выявляются как во фронтальных, так и в сагиттальных срезах. Размеры поперечника группы варьируют от 50 до 200 $\mu\text{м}$ и зависят от количества и величины составляющих их нейронов. Обычно группы сформированы пирамидными клетками, примерно одного размера и включают лишь отдельные нейроны другой величины или другого типа (например, звездчатые). Принцип структурной организации групп во всех слоях сходен, но есть и отличия.

Группы II—III слоев образованы преимущественно крупными и средней величины пирамидными нейронами (по три—восемь клеток).

В каждой группе короткие апикальные дендриты нейронов сближены, густо ветвятся и достигают нижних отделов I слоя. Базальные дендриты распространяются в основном в горизонтальном и нисходящем (до IV слоя) направлениях. И те, и другие дендритные ветви образуют в пределах группы густое сплетение — собственный нейропил.

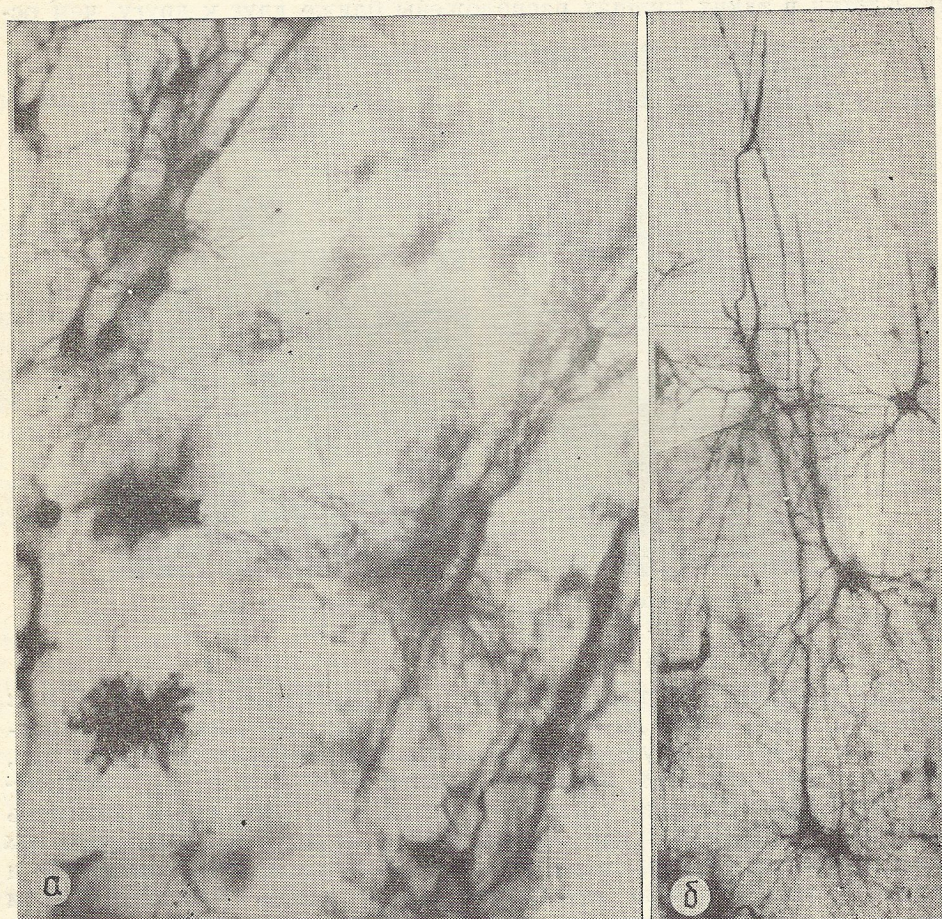


Рис. 2. Разная форма групп пирамидных нейронов поля 5.

а — в слое III, б — в слое V. Об. 20, ок. 6. Метод Гольджи.

В нем часто можно видеть, как терминальные дендритные веточки одних нейронов стелятся по поверхности отростков других нейронов или тесно прилежат к ним, повторяя их ход. Особенно хорошо это видно на крупных дендритах. Такие картины позволяют предположить существование дендро-дендритных связей. Аксоны клеток группы идут в нижележащие слои обычно одним пучком, попутно контактируя с дендритами пирамидных нейронов групп V слоя или с дендритами одиночных нейронов. Аксоны в пучке могут располагаться свободно, тесно прилежать и даже обвивать друг друга. В редких случаях аксоны связаны между собой с помощью коллатералей. Отдельные коллатерали аксонов возвращаются к телам и дендритам нейронов своей группы, т. е. являются возвратными коллатеральями.

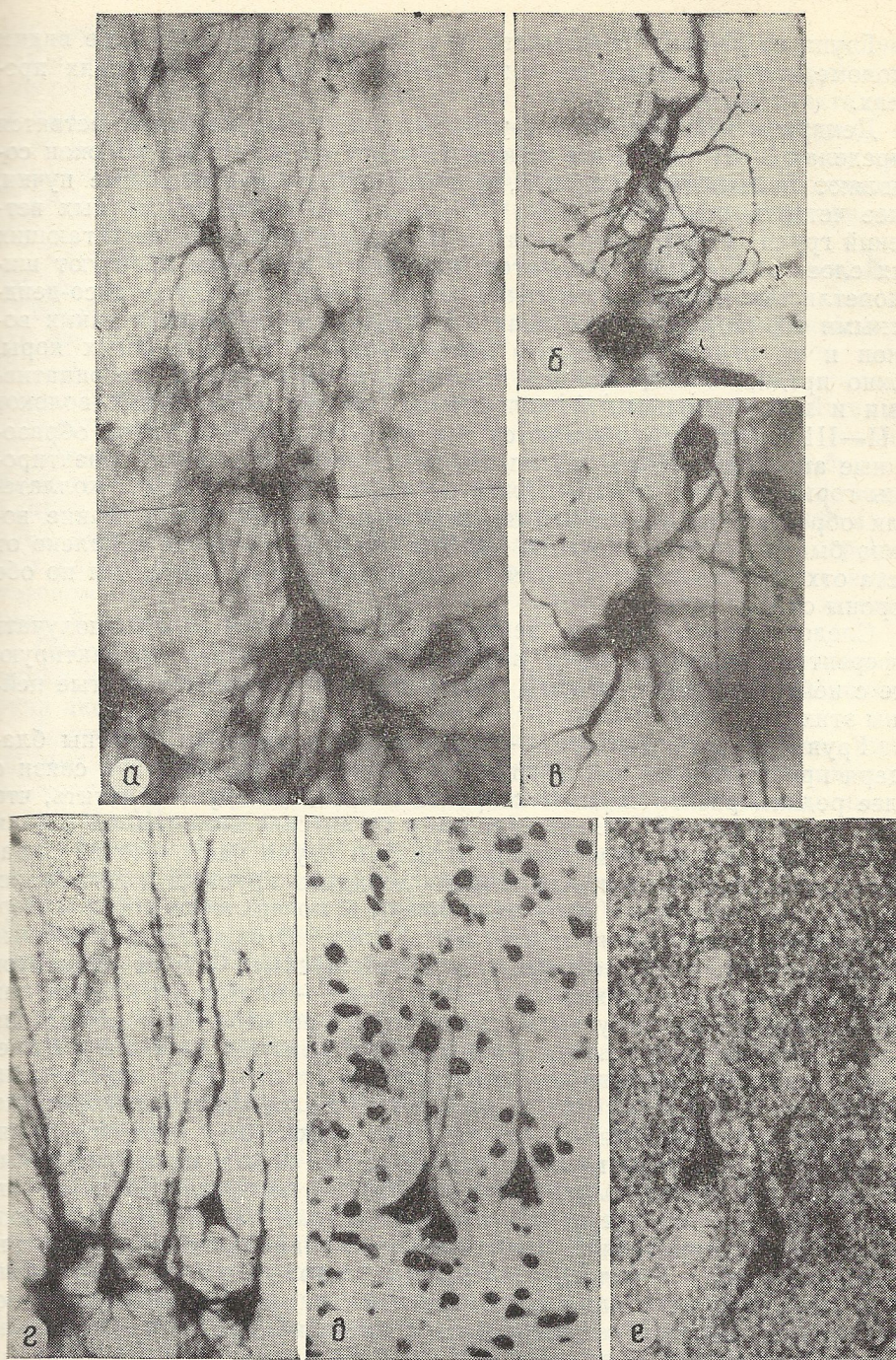


Рис. 3. Группы пирамидных нейронов в поле 5.

a — в слое V. Об. 20, ок. 6; *б* — паукообразная звездчатая клетка, аксон которой (стрелка) оплетает апикальный дендрит пирамидного нейрона группы V слоя. Об. 40, ок. 6; *в* — параллельное расположение апикального дендрита и нисходящего аксона пирамидного нейрона в группе V слоя. Об. 40, ок. 6; *г* — группа пирамидных нейронов, расположенных по горизонтали. Об. 20, ок. 6. *a—г* — метод Гольджи; *д, е* — группы пирамидных нейронов V слоя, выявляемые при гистохимических реакциях на КФ (*д*) и СДГ (*е*). Об. 20, ок. 6. Методы Гомори и Нахласа с сотр., соответственно.

Групп во II—III слоях много, и в их распределении мы не видим закономерности. Расстояния между ними варьируют в широких пределах.

Дендриты нейронов этих групп, как было сказано выше, ветвятся в пределах I—IV слоев, где основную массу афферентных волокон составляют безмякотные волокна, формирующие горизонтальные пучки, более четко выраженные в III, IV слоях. В области дендритных ветвлений групп II—III слоев, а также в области ветвлений достигающих этих слоев апикальных дендритов пирамид V слоя, они образуют широкопетлистые сплетения, веточки которых заканчиваются аксо-дендритными терминалями. Учитывая характер распространения таких волокон и их преимущественную локализацию в верхних слоях коры, можно предположить, что они являются межкорковыми (ассоциативными и комиссуральными) волокнами. Помимо проходящих волокон во II—III слоях обнаруживаются тонкие варикозные волокна, образованные аксонами звездчатых клеток этих слоев. Они также ориентированы горизонтально, а их короткие восходящие и нисходящие коллатерали образуют аксо-дендритные связи с нейронами групп. Такие волокна бывают очень длинными (до 600 *мкм*). Часто аксон недалеко от места отхождения раздваивается, и его ветви распространяются по обе стороны от тела клетки.

Следовательно, группы нейронов II—III слоев могут получать афферентные сигналы через волокна, непосредственно контактирующие с нейронами этих групп, и опосредованно — через звездчатые нейроны этих же слоев.

Группы V слоя (из трех — шести клеток) особенно заметны благодаря присутствию в них крупных и гигантских пирамид и в связи с более редким расположением нейронов в слое. (Следует отметить, что здесь, как и в слое III, не все крупные и гигантские пирамидные клетки участвуют в образовании групп.) В состав групп часто входят пирамидные нейроны VI слоя. Апикальные дендриты крупных и гигантских пирамидных нейронов V слоя направлены к поверхности коры и терминальными ветвлениями достигают I слоя. В группах апикальные дендриты сближены и поднимаются одним пучком. Стволы дендритов в пучке обычно расположены свободно, реже — плотно упакованы или переплетены в виде «жгута». К такому пучку по мере его восхождения присоединяются апикальные дендриты пирамидных нейронов вышележащих слоев, нисходящие аксоны которых часто идут параллельно апикальным дендритам (рис. 3, в). Поэтому в слое V группы скорее имеют форму цилиндра (рис. 3, а). Мощные апикальные дендриты являются как бы стержнем группы: пересекая все слои и их афферентные сплетения, они могут получать таким образом массу разнородных сигналов. Об этом свидетельствуют обнаруженные на них разные виды синаптических терминалей: тончайшие терминальные сплетения варикозных волокон, локально оплетающие ствол и ветви апикальных дендритов; транзиторные варикозные терминали, стелющиеся по поверхности ствола или переходящие с шипика на шипик; крупные концевые синаптические бутоны.

Ветвления базальных дендритов часто перекрывают друг друга, что особенно выражено в группах, где тела клеток располагаются гнездно или по горизонтали. У крупных и гигантских пирамидных нейронов длина горизонтальных ветвей достигает 300—400 *мкм*. Они переплетаются с базальными дендритами рядом лежащих отдельных нейронов и нейронов соседних групп, образуя густую горизонтально ориентированную полосу волокон. Здесь обнаруживаются дендро-дендрит-

ные связи такого же типа, как в группах II—III слоев. Нисходящие в белое вещество аксоны нейронов групп идут параллельно друг другу или объединяются в пучок. Вблизи тел клеток от аксонов отходят длинные горизонтальные коллатерали, которые, в свою очередь, отдают вертикально идущие веточки, оканчивающиеся синаптическими бутонами на дендритах одиночных пирамидных нейронов, находящихся на разных расстояниях. Мы неоднократно наблюдали аксо-дендритные аутоаппасы пирамидных нейронов.

Группы V слоя устроены сложнее, чем группы II—III слоев. В их составе обнаруживаются паукообразные звездчатые клетки. Они закономерно локализируются вблизи тел крупных и гигантских нейронов, или по ходу их апикальных дендритов, вплоть до II слоя коры (рис. 3, б). На протяжении апикального дендрита обнаруживается до трех — четырех таких клеток. Их аксоны образуют сеть тончайших варикозных коллатералей, локально опоясывающих дендритный ствол и отходящие от него веточки. Близко расположенные паукообразные звездчатые клетки объединяются с помощью дендро-дендритных связей: дендрит одной клетки распадается на несколько коротких концевых веточек, которые «упираются» в дендрит другой клетки, либо отростки двух клеток как бы переходят друг в друга. Так выглядят эти связи в световом микроскопе, однако, решающее слово здесь остается за электронной микроскопией.

Отдельные звездчатые клетки II—III слоев (веретенообразные и с радиально расходящимися дендритами) бывают связаны с нейронами групп аксо-дендритными и аксо-соматическими связями.

Благодаря мощным апикальным дендритам крупные и гигантские пирамидные нейроны создают своим группам большие возможности для контактов с афферентными и местными сплетениями, чем имеют группы II—III слоев.

Афферентные мягкотные волокна, компактно расположенные в белом веществе супрасильвиевой извилины, входя в серое вещество, разделяются на пучки (из трех — шести волокон) и отдельные волокна. Они веерообразно расходятся по коре, пронизывая нижние слои и постепенно исчезая к III—II слою. Пучки одинаково густо располагаются как во фронтальной, так и в сагиттальной плоскостях мозга. В VI—V слоях они лежат ближе друг к другу, чем в вышерасположенных. Составляющие их волокна (большинство диаметром 2—3 мкм) на разных уровнях V—III слоев поворачивают горизонтально, иногда сразу теряя миелин и образуя терминальные ветвления, а иногда продолжаясь на большие расстояния (до 1,2 мм). Помимо мягкотных волокон из белого вещества в кору поднимаются безмякотные — варикозные и гладкие волокна, ориентированные вертикально или косо. По мере восхождения каждое варикозное волокно поочередно контактирует с пирамидными нейронами группы. Коллатерали варикозных волокон образуют вокруг тел и проксимальных участков дендритов густые сетевидные сплетения, концевые веточки которых заканчиваются гроздьями бутонов. В сенсомоторной коре такие волокна обнаруживают положительную реакцию на ацетилхолинэстеразу — фермент, расщепляющий ацетилхолин [4]. Гладкие волокна отдают по ходу отдельные веточки, заканчивающиеся бутонами на каждом пирамидном нейроне группы — на многих его дендритах или в нескольких местах на одном дендрите.

Таким образом, группа нейронов V слоя может получать афферентные сигналы несколькими путями: 1) через афферентные терминалы, непосредственно контактирующие с телами и дендритами нейронов группы; 2) через звездчатые паукообразные клетки, которые сопро-

обладают пирамидные нейроны, располагаясь вблизи их тел или вдоль апикальных дендритов; 3) через коллатерали аксонов пирамидных нейронов вышележащих слоев (II—III); 4) через звездчатые нейроны VI—II слоев (веретенообразные и с радиально расходящимися дендритами), не входящие в состав групп, аксоны которых оканчиваются на нейронах групп. Как и во II—III слоях, группы пирамидных нейронов V слоя рассеяны в слое мозаично.

Изучение гистохимических препаратов показало, что состояние вещества Ниссля (его строение, распределение, интенсивность окраски), как и активность ферментов — СДГ и КФ (судя по плотности распределения продуктов реакции) сходны в клетках одного размера, составляющих группы (рис. 3, *д, е*). Естественно, что в гигантских и крупных нейронах вещество Ниссля больше развито и имеет глыбчатое строение, а уровень окислительно-восстановительных реакций (СДГ) и фосфорноокислого обмена (КФ) значительно выше, чем в нейронах средней величины и мелких. У разных групп эти показатели неодинаковы.

Описанные группы отличаются компактным расположением нейронов и наличием нейропиля — густого сплетения собственных дендритов и приходящих синаптических терминалей. Помимо компактных групп мы наблюдали группы, которые состоят из пространственно разобщенных пирамидных нейронов, объединенных коллатеральными аксонов звездчатых клеток. Такие группы обнаруживаются только при больших увеличениях микроскопа и полной импрегнации звездчатого нейрона, когда можно увидеть окончания его аксона на пирамидных нейронах. В зависимости от длины и характера ветвления аксонов звездчатых клеток группы могут содержать разное число нейронов (от 4 до 15) и занимать разную площадь. В одних случаях объединены нейроны близко расположенные, в других — находящиеся друг от друга на большом расстоянии, даже в смежных слоях. Группы пространственно разобщенных нейронов обнаруживаются во всех клеточных слоях поля 5 и чаще всего образованы нейронами средней величины.

Обсуждение результатов исследований

Нейрофизиологи с помощью микроэлектродной техники неоднократно выявляли в V слое проекционных зон коры, на площади 100—200 *мкм* совместно функционирующие нейроны [9, 10, 12]. По их мнению, морфологическим субстратом этого могут быть группы близко расположенных нейронов. Действительно, при гистологическом исследовании электрофизиологически изученного материала в V слое были обнаружены клеточные группы размерами около 200 *мкм*, которые характеризовались близким расположением пирамидных нейронов и объединением их апикальных дендритов в пучки [9, 12, 17]. Подобные группы мы обнаружили в поле 5 теменной ассоциативной области коры, в V и II—III слоях. Несмотря на то, что о существовании таких групп известно давно, до сих пор нет полного представления об их структурной организации. В известных нам работах внимание уделяется какой-либо одной детали групп: их форме и размерам, объединению апикальных дендритов в пучки и взаимоотношению между ними, гистохимической характеристике нейронов [1, 3, 9, 11, 12, 17, 19, 25]. Только в работе Тюрбеевой [17] группы рассматриваются более разносторонне, но полученные данные изложены очень кратко. Обычно, описывая группы, авторы в первую очередь указывают на близкое расположение нейронов. Мы считаем этот признак второстепенным, опре-

деляющим компактность и конфигурацию групп. Основными признаками группы, по нашему мнению, являются: 1) объединение апикальных дендритов и аксонов в полярно направленные пучки; 2) наличие собственного нейропиля, образованного отростками нейронов группы и приходящими сюда синаптическими терминалями; 3) одинаковая гистохимическая характеристика нейронов. Такая морфологическая организация создает предпосылку для совместного функционирования нейронов. Что касается групп, состоящих из пространственно разобщенных нейронов, то здесь возможность их совместного функционирования обеспечивается синаптическими окончаниями, образованными разветвленной системой коллатералей аксона одной звездчатой клетки.

Мы сознательно не подсчитывали количество компактных групп и не измеряли расстояний между ними, т. к. метод Гольджи благодаря окрашиванию лишь небольшого процента нейронов не обнаруживает всех групп, а метод Ниссля, выявляя все нервные клетки, не дает представления о пространственной организации их отростков — одного из важнейших показателей принадлежности к группе. Поэтому в последнем случае часто трудно решить, относится ли нейрон к группе или просто расположен рядом — ведь значительная часть пирамидных нейронов не собрана в группы. Примененные нами цитохимические методы не выявляют всех групп из-за небольшой толщины срезов, используемых для этих реакций (до 25 мкм). Следует учесть, что группы располагаются в разных плоскостях. Если группа вытянута в каудо-оральном направлении, то ее идентификация во фронтальных срезах затрудняется или становится невозможной, т. к. в срез толщиной 25 мкм попадут не все нейроны группы. В первую очередь это относится к группам, содержащим крупные и гигантские нейроны, поперечник которых равен 18—23 мкм. Может быть поэтому мы видим одиночные гигантские и крупные пирамидные нейроны.

Какова же предполагаемая функция компактных групп? Из литературы известно [2, 7, 8, 21, 22, 23], что в слоях II—IV, т. е. там, где локализуются клеточные тела и дендритные ветвления описанных нами групп, находится основная масса нейронов, как образующих, так и получающих ассоциативные и комиссуральные волокна. Источником ассоциативных волокон являются разной величины пирамидные нейроны слоев II—III, а источником комиссуральных — преимущественно крупные и средней величины пирамидные нейроны слоя III [21, 23, 26], количество которых в отдельных областях коры определяет уровень развития этих связей [26]. Пирамидные нейроны, образующие межкорковые связи, могут быть одиночными или располагаться группами. На основании собственных данных мы убедились, что в поле 5 именно пирамидные нейроны составляют большинство клеток II—III слоев и что преобладают среди них нейроны среднего и крупного размеров, часть которых собрана в группы. Сопоставление полученных нами данных с литературными позволяет допустить, что выявленные во II—III слоях многочисленные группы пирамидных клеток принимают участие в образовании реципрокных межкорковых связей, хорошо развитых в поле 5.

Тот факт, что коллатерали аксонов группы устанавливают связи с апикальными и базальными дендритами пирамидных нейронов нижних слоев, можно рассматривать как способ передачи полученных сигналов на группы эфферентных нейронов.

Группы II—III слоев поля 5 можно сравнить с эфферентной частью «третичных ассоциационных нейронных комплексов» II—III слоев коры мозга человека [16], которые, по мнению автора, служат

для замыкания разнообразных корково-корковых связей и наиболее многочисленны в ассоциативных областях.

Пирамидные нейроны V слоя относятся к типу эфферентных. Следовательно, группы ими образованные также будут эфферентными по своей природе. Эти группы сравнимы с эфферентной частью «первичного проекционного нейронного комплекса» IV—V слоев коры мозга человека [16], в отношении которого существует мнение, что он специализирован для установления двусторонних корково-подкорковых связей.

Полученные нами морфологические данные позволяют присоединиться к мнению Когана о кооперативном принципе деятельности нервных клеток. Тот факт, что очень многие нейроны не входят в состав компактных, обособленных групп, не означает, что они функционируют самостоятельно. Надо иметь в виду, что в теменной, как и в других областях коры мозга человека и животных [16, 18, 24], есть еще группы пространственно разобщенных нейронов, которые объединяются системой аксонных коллатералей звездчатых клеток или афферентными волокнами. Каждое афферентное волокно, как правило, не оканчивается на одном нейроне, а образует сложную, пространственно протяженную систему коллатералей, одновременно контактируя со многими клетками. Мозаичность распределения групп компактных и пространственно разобщенных нейронов в теменной коре, их взаимосвязь с помощью аксонных коллатералей пирамидных или звездчатых клеток, а также с помощью коллатералей афферентных волокон может обеспечить множественность вариантов реакций и надежность ответов, а также способствовать осуществлению целостности восприятия объектов.

Выводы

1. В поле 5 выявлены две разновидности групп, состоящие из компактно расположенных или пространственно разобщенных пирамидных нейронов.

2. Основными признаками компактных групп (размер их поперечника 50—200 мкм) являются: объединение апикальных дендритов и аксонов входящих в группу нейронов в полярно направленные пучки, наличие собственного нейропиля и сходная гистохимическая характеристика нейронов. Группы локализуются во II—III и V слоях и образованы клетками преимущественно одного размера. Группы V слоя организованы сложнее.

3. Пространственно разобщенные пирамидные нейроны объединены в группы коллатеральными аксонами звездчатых клеток. В зависимости от длины и характера ветвлений аксонов звездчатых клеток группы содержат разное число нейронов, чаще всего среднего размера. Такие группы есть во всех слоях, кроме I.

4. Выявленная морфохимическая организация групп создает предпосылку для совместного функционирования нейронов, входящих в их состав.

Литература

1. Бамбиндра В. П., Агаджанова Т. А. Межнейронные отношения в вертикальных пучках дендритов двигательной области коры кошки.— ДАН СССР, 1973, 211, № 5, с. 1242—1244.
2. Бамбиндра В. П., Иманкулова Ч. С. Корково-корковые связи двигательной коры мозга, исследованные с помощью пероксидазного метода.— Цитология, 1977, 19, № 12, с. 1374—1377.

3. Батуев А. С., Бабминдра В. П. Объединения нейронов в двигательной коре кошки.— *Нейрофизиология*, 1976, 8, № 5, с. 455—458.
4. Бурчинская Л. Ф., Коваль Л. М. Гистохимическое изучение кортико-ретикулярных связей.— В кн.: *Функц.—структ. основы системн. деят. и механизмы пластичн. мозга*. М.; 1976, с. 11—13.
5. Бурчинская Л. Ф. Нейронный состав и межнейронные связи поля 5 теменной ассоциативной области коры мозга кошки.— *Нейрофизиология*, 1978, 11, № 1, с. 35—42.
6. Гуревич М., Хачатурян А., Хачатуров А. Методика составления цитоархитектонических карт и измерения полей. К цитоархитектонике коры большого мозга фелидов.— В кн.: *Высшая нервная деятельность*. М.: изд. Коммунист. Акад., 1929, с. 159—187.
7. Жвания М. Г. Особенности распределения внутриполушарных и межполушарных афферентных путей зрительной и теменной областей коры большого мозга кошки.— *Архив анат., гистол. и эмбриол.*, 1977, 73, № 10, с. 60—64.
8. Кавамура К., Макаров Ф. Н. Ультратонкая организация окончаний внутри- и межполушарных волокон ассоциативной коры мозга кошки.— *Архив анат., гистол. и эмбриол.*, 1973, 64, № 1, с. 49—56.
9. Клепач Г. С. О структурно-функциональной организации нейронов зрительной коры мозга морской свинки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Ростов-на-Дону, 1968.— 21 с.
10. Коган А. Б. О пространственной организации нейронных ансамблей мозга.— *ДАН СССР*, 1968, 181, № 4, с. 1021—1023.
11. Коган А. Б., Хусаинова И. С., Гусатинский В. Н. Гистохимический подход к оценке пространственной организации нейронов при разном функциональном состоянии коры мозга.— Тез. VI Всес. конф. по нейрохимии, Л., 1972, с. 76.
12. Коган А. Б., Шибкова С. А., Тюрбеева М. Л. Морфо-физиологические основы формирования рабочих мозаик нейронной активности в коре мозга.— В кн.: *Функц.—структ. основы системн. деят. и механизмы пластичн. мозга*. М.; 1975, с. 22—28.
13. Коротченко В. В. А. с. 395746 (СССР). Способ импрегнации нервных тканей азотно-кислым серебром.— Опубл. в Б. И., 1973, № 35.
14. Меркулов Г. А. Курс патологистологической техники.— Л.: Медицина, 1969.— 423 с.
15. Пирс Э. Гистохимия.— М.: Изд-во иностр. лит., 1962.— 962 с.
16. Поляков Г. И. Основы систематики нейронов новой коры большого мозга человека.— М.: Медицина, 1973.— 306 с.
17. Тюрбеева М. Л. Гистологические показатели группирования нейронов в коре головного мозга кошки и морской свинки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Ростов-на-Дону, 1973.— 19 с.
18. Школьник—Яррос Е. Г. Нейроны и межнейронные связи. Зрительный анализатор.— Л.: Медицина, 1965.— 227 с.
19. Bonin G. von, Mehler W. R. On columnar arrangement of nerve cells in cerebral cortex.— *Brain Res.*, 1971, 27, N 1, p. 1—9.
20. Hassler R., Muhs—Clement K. Architektonischer Aufbau des sensomotorischen and parietalen Cortex der Katze.— *J. Hirnforsch.*, 1964, 6, N 6, S. 377—418.
21. Jones E. G., Burton H., Porter R. Commissural and cortico-cortical «columns» in the somatic sensory cortex of primate.— *Science*, 1975, 190, N 4214, p. 572—574.
22. Kawamura K. Corticocortical fibre connections of cat cerebrum. II Parietal region.— *Brain Res.*, 1973,—51, N 1, p. 23—40.
23. Maciewicz R. J. Afferents to the lateral suprasylvian gyrus of the cat traced with horseradish peroxidase.— *Brain Res.*, 1974, 78, N 1, p. 139—143.
24. Marin-Padilla M. Origin of the pericellular baskets of the pyramidal cells of the human motor cortex. A Golgi study.— *Brain Res.*, 1969, 14, N 3, p. 633—646.
25. Peters A., Walsh T. M. A study of the organization of apical dendrites in the somatic sensory cortex of the rat.— *J. Compar. Neurol.*, 1972, 144, N 3, p. 253—268.
26. Shoumura K. An attempt to relate the origin and distribution of commissural fibers to the presence of large and medium pyramids in layer III the cat's visual cortex.— *Brain Res.*, 1974, 67, N 1, p. 13—25.

Отдел физиологии
высшей нервной деятельности

Института физиологии им. А. А. Богомольца
АН УССР, Киев

Поступила в редакцию
11.XII 1978 г.

L. F. Burchinskaya

ON GROUPS OF PYRAMIDAL NEURONS IN FIELD 5 OF PARIETAL
ASSOCIATIVE REGION OF THE CAT CORTEX

Summary

Neurohistological and histochemical techniques allowed us to reveal two kinds of pyramidal neuron groups: groups of densely located neurons and those of spatially separated neurons. The main features of the dense groups (diameter 50-200 μm) are as follows: aggregation of apical dendrites and axons in polar bundles, the presence of their own neuropil and similar histochemical characteristic of neurons. The groups are located in layers II-III and V and consist of the cells mainly of similar size. Organization of the groups in layer V is more complex. Spatially separated neurons are united in groups by collaterals of stellate cell axons. Depending on the length and pattern of axonal ramification of stellate cells, the groups contain a different number of neurons, more often of medium size — such groups are available in all layers, except of layer I. Morphochemical organization of the groups implies a joint functioning of the neurons involved into these groups.

Department of Physiology of Higher Nervous
Activity, A. A. Bogomoletz Institute
of Physiology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev