

УДК 612.825:612.822.3

В. Д. Тараненко, К. Кашайова

РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ ИЗОЛИРОВАННОЙ ПОЛОСКИ АССОЦИАТИВНОЙ КОРЫ (ПОЛЕ 5) МОЗГА КОШКИ НА ВНУТРИКОРКОВОЕ РАЗДРАЖЕНИЕ

Общие закономерности структурной и функциональной организации различных по локализации и назначению корковых зон мозга достаточно детально исследованы и выяснены [1, 3, 6, 7, 9, 12, 16, 18, 21]. Выявлены также некоторые особенности и различия в строении и функционировании отдельных полей и зон коры головного мозга, а также их нейронов [2—5, 8, 10, 12, 13, 17, 22].

Дальнейшему выяснению внутрикорковых механизмов межнейронного взаимодействия могут способствовать, по нашему мнению, исследование реакций нервных клеток изолированной полоски различных отделов коры головного мозга на прямое раздражение коры. Ранее нами проведены исследования реакций нейронов полоски слуховой коры на внутрикорковое раздражение (ВКР) сразу и через три недели после ее изоляции [14, 15], что позволило выявить определенные особенности межнейронного взаимодействия в этой зоне мозга. В настоящей работе представлены результаты исследований реакций нейронов изолированной полоски ассоциативной коры мозга кошки на ВКР.

Методика исследований

Эксперименты поставлены на 15 взрослых кошках, у которых была произведена нейронная изоляция участка ассоциативной коры поля 5 с использованием метода Сен-тагатаи [11]. Все подготовительные операции осуществляли под нембуталовым наркозом (25 мг/кг, внутривенно). Размеры полоски составляли 10×6 мм, глубина подрезки — 3 мм. ВКР производили монополярно прямоугольными импульсами электрического тока продолжительностью 0,1—0,2 мс. Раздражающий электрод погружали в полоску коры на глубину 1,5 мм. Индифферентный электрод (анод) располагали на кости черепа. Подробнее методика раздражения, поиска, отведения и регистрации реакций нейронов изолированной полоски описана ранее [14]. К исследованию реакций нейронов приступали через 6 ч после введения нембутала на обездвиженных тубокурарином животных (1 мг/кг) с использованием искусственного дыхания. Мягкие ткани инфильтрировали 0,5% раствором новоканна. Распределение реагирующих нейронов по слоям производилось по ранее описанной методике [14].

Результаты исследований

Реакции нейронов остроизолированной полоски поля 5 на ВКР исследовали на кошках в четырех сериях опытов. В I серии расстояние между треками отводящего микроэлектрода и раздражающего электрода составляло 0,5; во второй — 1,0; в третьей — 2,0 и в четвертой — 3 мм. В этих сериях опытов были исследованы внеклеточно реакции 1240 нейронов. Из них в первой серии опытов зарегистрированы реакции 278 нейронов, во второй — 407, в третьей — 325 и в четвертой — 230 нейронов.

Подавляющее большинство нейронов полоски поля 5 (93,0 %), как и нейронов изолированных полосок слуховой коры [14, 15], были фоновомолчащими и реагировали на ВКР одиночными потенциалами действия (ПД); 5,0 % зарегистрированных нейронов отвечали на ВКР двумя-тремя ПД уже на пороговые раздражения, и характер реакции этих нейронов сохранялся независимо от силы раздражения. Необходимо отметить, что часть нейронов, реагировавших на слабые (пороговые)

Реакции нейронов

раздражения
ла двумя-тре
чечных» раз
Фоновом
всего девять

0
0,2
0,4
0,6
0,8
1,0
1,2
1,4
1,6
1,8
2,0
2,2
мм

Рис. 1. Распределение реакций и глубины (мм) кошки (поле 5)

a — корреляционная реакция. Точками (глубина (мм); б — тикали — количество расположения.

период торможения реакция на ВКР и два спонтанно. Реакции на ВКР полоски и по величине представлено скрытым периодом скрытый период тать антидромный период невали 36,0 % не Часть нейронов нести к антидром с использовани Как видно на рисунке, было 5,4 %.

Таким образом, зарегистрированы реакции нейронов на ВКР с периодом ответа 3,1—4,0 мс от начала раздражения. Периодом более 4 мс от начала раздражения период ответа составил 11,3 % в III слое. Большие значения, соответственно, в II слое. Во II слое обнаружены скрытый период. Распределение реакций в серии было неровным. Нейронов обнаружено

раздражения одиночными ПД, на более сильные раздражения отвечала двумя-тремя ПД; в 2,0 % случаев реакции нейронов имели вид «пачечных» разрядов.

Фоновых активных нейронов во всех четырех сериях обнаружено всего девять, 5 из них реагировали на ВКР ПД, за которым следовал

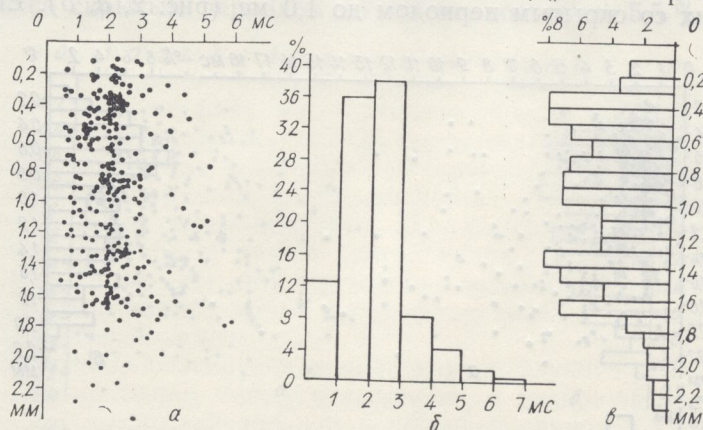


Рис. 1. Распределение нейронов, реагирующих на ВКР, по скрытым периодам их реакций и глубине расположения в изолированной полоске ассоциативной коры мозга кошки (поле 5) при расстоянии между отводящим и раздражающим электродами 0,5 мм;

а — корреляционное поле реагирующих нейронов по глубине расположения их и скрытому периоду реакции. Точками обозначены реагирующие нейроны. По горизонтали — время (мс), по вертикали — глубина (мм); б — гистограмма скрытых периодов реакций. По горизонтали — время (мс), по вертикали — количество нейронов (%); в — гистограмма распределения этих же нейронов по глубине расположения. По горизонтали — количество нейронов (%), по вертикали — глубина (мм).

период торможения продолжительностью 50—300 мс. У двух нейронов реакция на ВКР была в виде ПД без последующей тормозной паузы и два спонтанно разряжающихся нейрона не реагировали на ВКР.

Реакции нейронов полоски на ВКР при расстоянии между электродами 0,5 мм. Распределение реагировавших нейронов по глубине полоски и по величине скрытых периодов их ответов в этой серии опытов представлено на рис. 1. Количество нейронов, отвечающих на ВКР со скрытым периодом до 1 мс, составило 12,2 % (рис. 1, б). Минимальный скрытый период составил 0,6 мс. Эти ответы нейронов можно считать антидромными, так как для синаптического возбуждения их скрытый период недостаточен. Со скрытым периодом 1,1—2,0 мс реагировали 36,0 % нейронов, со скрытым периодом 2,1—3,0 мс — еще 37,8 %. Часть нейронов, имеющих скрытый период 1,1—1,3 мс, также можно отнести к антидромным [12, 13, 20]. Их рефрактерность, исследованная с использованием методики парных стимулов, не превышала 3 мс. Как видно на рис. 1, а, таких нейронов зарегистрировано 15, что составило 5,4 %.

Таким образом, на расстоянии 0,5 мм от очага возбуждения нами зарегистрировано 17,6 % антидромно реагировавших нейронов; 68,4 % нейронов реагировали на ВКР моносинаптически. С большим скрытым периодом отвечало только 14 % нейронов. Из них со скрытым периодом 3,1—4,0 мс отвечало 8 % нейронов и только 6 % — со скрытым периодом более 4 мс. Обращает внимание, что максимальный скрытый период ответа составил 6,2 мс и зарегистрирован у одного нейрона III слоя. Большая часть нейронов, реагировавших ди- и полисинаптически, расположены в III и VI слоях. В I слое таких нейронов не было. Во II слое обнаружен только один нейрон, отвечавший на ВКР со скрытым периодом 3,8 мс (рис. 1, а).

Распределение по глубине реагировавших на ВКР нейронов в этой серии было неравномерным (рис. 1, в). Большая часть реагировавших нейронов обнаружена в средних слоях (III—V) и в верхней части

VI слоя. Можно выделить три максимума в распределении реагирующих нейронов в I серии опытов по глубине полоски на уровне 0,3—0,6; 0,7—1,0 и 1,3—1,7 мм.

Реакции нейронов полоски на ВКР при расстоянии между электродами 1 мм. В этой серии опытов зарегистрировано 5,4 % нейронов, реагирующих со скрытым периодом до 1,0 мс (рис. 2, а, б). Еще 3,2 %

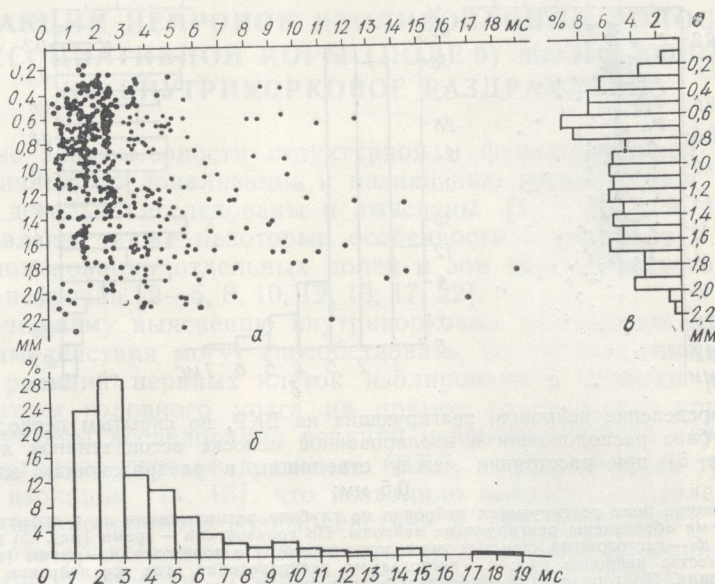


Рис. 2. Распределение нейронов, реагирующих на ВКР, по скрытым периодам их реакций и глубине расположения в изолированной полоске ассоциативной коры мозга кошки (поле 5) при расстоянии между электродами 1 мм.

Здесь и далее обозначения те же, что и на рис. 1.

нейронов реагировали со скрытым периодом 1,1—1,3 мс. Эти ответы нами отнесены к прямым или антидромным реакциям. 48,6 % нейронов реагировали на ВКР со скрытым периодом 1,4—3,0 мс. Этого времени достаточно для моносинаптического возбуждения нейронов при ВКР [12, 13, 20]. Со скрытым периодом 3,1—5,0 мс реагировали 23,6 % нейронов; 7,4 % нейронов реагировали со скрытым периодом 5,1—6,0 мс. Остальные нейроны (11,8 %) имели больший скрытый период. Необходимо отметить, что со скрытым периодом более 10 мс реагировали только отдельные нейроны. Максимальный скрытый период не превышал 19 мс (рис. 2, а, б).

Таким образом, на расстоянии 1 мм от точки ВКР распределение нейронов по скрытым периодам существенно отличалось от предыдущей серии. Прежде всего, более чем в 2 раза уменьшилось количество нейронов, реагирующих антидромно. Значительно увеличился диапазон скрытых периодов. Существенным образом уменьшилось количество моносинаптических ответов и возросло число ди- и полисинаптических ответов (рис. 1 и 2).

Анализ распределения реагирующих нейронов по глубине показал, что максимум их приходится на глубину 0,3—0,8 мм, что соответствует III слою и верхней части IV слоя. На этом уровне обнаружено 38,6 % отвечающих нейронов (рис. 2, в).

На глубине 0,8—1,6 мм реагирующие нейроны, обнаруженные в этой серии, распределялись равномерно (рис. 2, в). Меньше реагирующих нейронов обнаружено в верхней и нижней частях полоски. И в этой серии исследований обращает внимание тот факт, что длительно-латентные ответы более характерны для нижних слоев (рис. 2, а).

Реакции
отводящим
нейронов реа
тельно умени
ло 2,5 %. К
ровавших со

б). Нейроны, I
серии исследо
вали на ВКР
ответов, очеви
могли возникат
Нейроны, I
полисинаптичес
нов в этой сери
симальная про
14 мс. Нейроны
серии во всех с
Обращает вним
вавших моноси
ществления так
ленными друг о
Распреде
ВКР, в этой се
между соседним
терно преоблада
(III—IV слои),
по всей глубине
реагирующих н
уменьшалось по
щих нейронов б
ца, на которой
роны, составила

реагировав-
е 0,3—0,6;
электро-
ронов, ре-
ще 3,2 %

Реакции нейронов полоски поля 5 на ВКР при расстоянии между отводящим и раздражающим электродами 2 мм. В этих опытах число нейронов реагирующих на ВКР со скрытым периодом до 1 мс, значительно уменьшилось по сравнению с предыдущими сериями и составило 2,5 %. Количество антидромных реакций с учетом нейронов, реагирующих со скрытым периодом до 1,3 мс, составило 5,5 % (рис. 3, а,

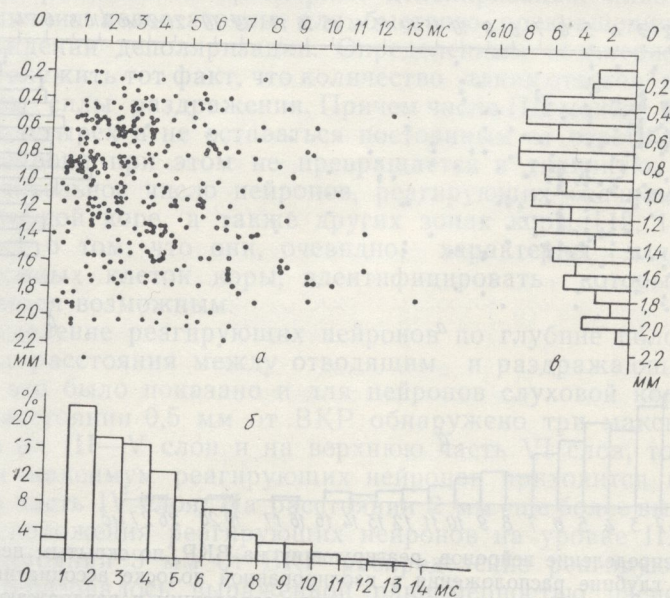


Рис. 3. Распределение нейронов, реагирующих на ВКР, по скрытым периодам их реакций и глубине расположения в изолированной полоске ассоциативной коры мозга кошки (поле 5) при расстоянии между электродами 2 мм.

б). Нейроны, реагирующие со скрытым периодом 1,3—3,0 мс, в этой серии исследований составили 36,2 %. Еще 29,8 % нейронов реагировали на ВКР со скрытым периодом 3,1—5,0 мс. Большая часть этих ответов, очевидно, возникала дисинаптически, хотя некоторые из них могли возникать и после трех синаптических переключений.

Нейроны, имевшие скрытый период более 5,0 мс, т. е. отвечавшие полисинаптически, составили 28,3 %. Как видно на рис. 3, а, б, 8 нейронов в этой серии реагировали со скрытым периодом более 10 мс, и максимальная продолжительность скрытого периода реакции составила 14 мс. Нейроны, реагирующие полисинаптически, обнаружены в этой серии во всех слоях с некоторым преобладанием в III и VI слоях. Обращает внимание наличие большого количества нейронов, реагирующих моносинаптически, что свидетельствует о возможности осуществления таких связей в ассоциативной коре между значительно удаленными друг от друга нейронами.

Распределение по глубине полоски нейронов, реагирующих на ВКР, в этой серии отличается значительной неравномерностью даже между соседними участками (рис. 3, в). В целом для этой серии характерно преобладание реагирующих нейронов на глубине 0,3—0,9 мм (III—IV слои), где они обнаружены примерно в равных количествах по всей глубине и составили 44,0 %. В нижних слоях распределение реагирующих нейронов было менее равномерным и их количество уменьшалось по мере увеличения глубины полоски. Мало реагирующих нейронов было на глубине до 300 мкм — 5,9 %. Нижняя граница, на которой в этой серии обнаружены реагирующие на ВКР нейроны, составила 2,1 мм.

Реакции нейронов полоски поля 5 на ВКР при расстоянии между электродами 3 мм. Распределение нейронов, реагирующих на ВКР, в этой серии существенным образом отличается от предыдущих серий (рис. 4). Количество нейронов, реагировавших на ВКР антидромно, составило менее 3 %. Обнаружено 21,7 % моносинаптически отвечающих нейронов. Со скрытым периодом 3,1—5,0 мс реагировало 24,3 %

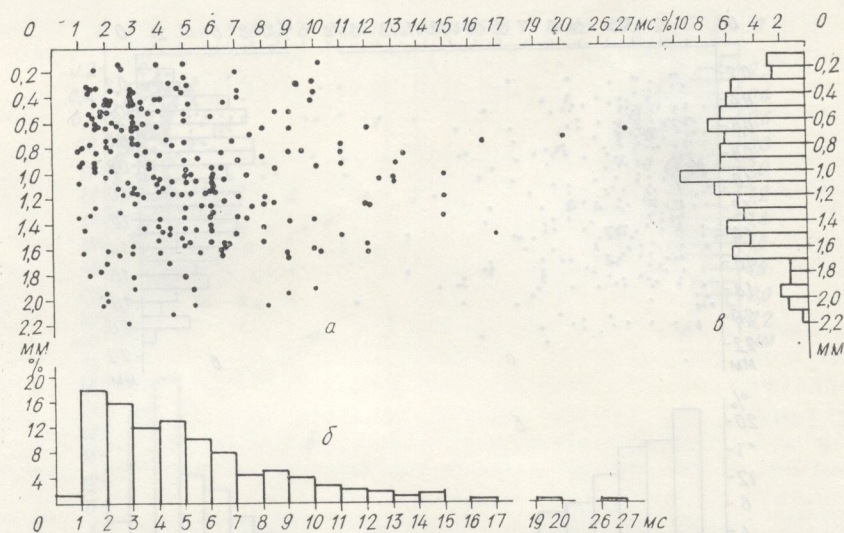


Рис. 4. Распределение нейронов, реагирующих на ВКР, по скрытым периодам их реакций и глубине расположения в изолированной полоске ассоциативной коры мозга кошки (поле 5) при расстоянии между вводящим и раздражающим электродами 3 мм.

нейронов; 41 % нейронов отвечали на ВКР полисинаптически. Большая часть из них вовлекалась в реакцию через 3—5 синаптических переключений. Как видно на рис. 4, б, течение реакции изолированной полоски ассоциативной коры на ВКР в этой серии характеризуется постепенным и равномерным уменьшением количества реагирующих нейронов. Так, количество нейронов, реагирующих со скрытым периодом более 7 мс, составило 22,9 %, а со скрытым периодом более 10 мс — 9,9 %. Со скрытым периодом более 12 мс отвечало только 8 нейронов (5,1 %). Максимальный скрытый период (27 мс) наблюдали только у одного нейрона.

Распределение реагировавших нейронов по глубине полоски было относительно равномерным в III—V слоях и в верхней части VI слоя, с некоторым преобладанием в V слое. Их количество резко уменьшилось ниже уровня 1,7 мм (7 %). Немного реагирующих нейронов обнаружено и в I—II слоях — 5,6 %.

Обсуждение результатов исследований

Результаты наших исследований показали, что нейроны изолированной полоски ассоциативной коры мозга кошки отвечают на прямое раздражение коры преимущественно одиночными ПД. Подавляющее преобладание таких ответов фоновомолчащих нейронов, зарегистрированное в настоящем исследовании и ранее в изолированной полоске слуховой коры [14, 15], а также наличие их у фоновомолчащих и молчащих нейронов интактной коры [12, 13, 16, 19] свидетельствует о том, что они являются характерной реакцией корковых нейронов, которая определяется как функциональными свойствами самих нейронов, так и нервных цепей, в которые они включены. По нашему мнению, такой тип ответа большинства нейронов обусловлен, прежде все-

го, тем, что с...
мозные проце...
реакции типа...
ны для корко...
ров [12, 13, 16]

Ответы,
чаях, когда р...
мозные влиян...
при возбужде...
го может слу...
увеличением с...
ся до трех-чет...
реакция нейрс...

Незначите...
в ассоциативн...
детельствует с...
группы нервн...
представляется

Распредел...
зависело от ра...
дами, как это...
Если на расст...
ходящихся на...
янии 1 мм ма...
и верхнюю час...
денция распол...
ев. На рассто...
нов характерн...
III—V слоях и

Незначите...
ружено в I и...
степени обусл...
рующих на ВК...
во всех сериях...
кой характер...
полоске ассоц...
корковых фун...
ткани.

Распреде...
ности скрытых...
ленными особе...
86 % нейронов...
свидетельствует...
дре радиусом (...
почти одноврем...
пределения аф...
[2, 4, 10]. Незн...
серии указывае...
роны ассоциат...
в начальных зв...

С увеличе...
диапазон скрыт...
ниях процент...
нии 1, 2 и 3 м...
риодом 8—14 м...
27 мс, отвечал...
том, что и в ас...
зон [12—16, 19...
ся в течение 16-

го, тем, что сразу после возбуждения нейрона в нем развиваются тормозные процессы, прерывающие протекание возбуждения. Нейронные реакции типа ВПСР — пик — ТПСР в значительной степени характерны для корковых нейронов, о чем свидетельствуют данные ряда авторов [12, 13, 16, 20].

Ответы, состоящие из двух-трех ПД, могут возникать в тех случаях, когда развивается чрезмерная деполяризация, либо когда тормозные влияния недостаточны для быстрого прекращения возникшей при возбуждении деполяризации. Определенным подтверждением этого может служить тот факт, что количество таких ответов возрастает с увеличением силы раздражения. Причем число ПД может увеличиваться до трех-четырех и не оставаться постоянным от ответа к ответу, но реакция нейрона при этом не превращается в типичную «пачечную».

Незначительное число нейронов, реагирующих «пачками» на ВКР в ассоциативной коре, а также других зонах коры [12, 14, 16], свидетельствует о том, что они, очевидно, характерны для небольшой группы нервных клеток коры, идентифицировать которые пока не представляется возможным.

Распределение реагирующих нейронов по глубине полоски поля 5 зависело от расстояния между отводящим и раздражающим электродами, как это было показано и для нейронов слуховой коры [14, 15]. Если на расстоянии 0,5 мм от ВКР обнаружено три максимума, приходящихся на III—V слои и на верхнюю часть VI слоя, то на расстоянии 1 мм максимум реагирующих нейронов приходится на III слой и верхнюю часть IV слоя. На расстоянии 2 мм еще более выражена тенденция расположения реагирующих нейронов на уровне III и IV слоев. На расстоянии 3 мм от ВКР распределение реагирующих нейронов характеризовалось выраженной равномерностью расположения в III—V слоях и верхней части VI слоя.

Незначительное количество реагирующих на ВКР нейронов обнаружено в I и II слоях, во всех сериях, что, очевидно, в значительной степени обусловлено их структурными особенностями. Мало реагирующих на ВКР нейронов обнаружено на глубине свыше 1700 мкм во всех сериях, несмотря на относительную близость точки ВКР. Такой характер распределения реагирующих нейронов в изолированной полоске ассоциативной коры отражает послойную структуру внутрикорковых функциональных связей в исследуемом объеме мозговой ткани.

Распределение реагирующих на ВКР нейронов по продолжительности скрытых периодов в каждой серии характеризовалось определенными особенностями. При расстоянии между электродами 0,5 мм 86 % нейронов реагировали антидромно или моносинаптически, что свидетельствует о том, что при возникновении возбуждения в цилиндре радиусом 0,5 мм большая часть нейронов вовлекается в реакцию почти одновременно. Это может быть обусловлено характером распределения афферентных входов по поперечнику ассоциативной коры [2, 4, 10]. Незначительное число полисинаптических ответов в первой серии указывает на то, что близко расположенные к точке ВКР нейроны ассоциативной коры вовлекаются в реакцию преимущественно в начальных звеньях нейронных цепей или антидромно.

С увеличением расстояния между электродами увеличивался диапазон скрытых периодов, однако, на всех исследованных расстояниях процент коротколатентных ответов был высоким. На расстоянии 1, 2 и 3 мм обнаружены нейроны, реагирующие со скрытым периодом 8—14 мс. С большим скрытым периодом, но не превышающим 27 мс, отвечали только отдельные нейроны. Это свидетельствует о том, что и в ассоциативной коре мозга, как это показано и для других зон [12—16, 19, 20], первичные процессы возбуждения осуществляются в течение 16—25 мс.

Из 1240 зарегистрированных нейронов, реагирующих на ВКР в 4 сериях, только 97 (7,8 %) имели скрытый период более 8 мс. Это указывает на то, что первичная обработка информации в изолированной полоске, и, возможно, в интактной ассоциативной коре осуществляется нервными цепями с небольшим количеством нейронов, вовлекаемых в отдельную функциональную цепочку.

Полученные нами данные показали, что в ответ на ВКР в значительном объеме остроизолированной полоски ассоциативной коры (в сфере с радиусом 2 и даже 3 мм) в деятельное состояние с коротким скрытым периодом приходит большое количество нейронов. Высокий процент моносинаптических ответов во всех сериях опытов обусловлен значительным распределением по вертикали и по горизонтали коллатералей аксонов клеток, расположенных в очаге возбуждения, а также относительно равномерным распределением таламотортикальных волокон [2, 4, 10].

Обращает внимание тот факт, что во всех сериях коротколатентные и длиннолатентные ответы зарегистрированы по всей глубине изолированной полоски (в I серии длиннолатентных ответов не было). Характерно, что нейроны с коротколатентными ответами в определенной степени преобладали в средних слоях (III—IV), а нейроны с длиннолатентными ответами обнаружены преимущественно в нижних слоях (IV—VI). Только 1/3 длиннолатентных ответов приходится на верхние слои (I—III) изолированной полоски ассоциативной коры и 2/3 — на нижние. Такое же соотношение нейронов с длиннолатентными ответами в верхних и нижних слоях характерно и для изолированной полоски слуховой коры [14, 15]. Это свидетельствует о том, что нейроны верхних слоев вовлекаются в возбуждение, располагаясь преимущественно в начальных звеньях нейронных цепей, а нейроны нижних слоев — в конечных звеньях этих цепей.

Необходимо также отметить, что в изолированной полоске ассоциативной коры мы не наблюдали разрядов последствия, возникающих со скрытым периодом 40—300 мс, как это было отмечено и в отношении изолированной полоски слуховой коры. Это еще раз подтверждает высказанную нами точку зрения [14, 15], что для их возникновения необходимо сохранение связей с другими мозговыми структурами.

V. D. Taranenko, K. Kassayová

NEURON RESPONSES TO INTRACORTICAL STIMULATION IN ISOLATED SLABS OF CAT ASSOCIATION CORTEX (AREA 5)

Summary

Neuron responses to intracortical stimulation in an isolated slab of the association cortex (area 5) have been investigated extracellularly in acute experiments on cats immobilized with d-tubocurarin. Distances between recording and stimulating electrodes were 0.5; 1.0; 2.0 and 3.0 mm. The character of area 5 neuron responses to single electrical stimuli was described and relationship between different types of neuron responses was established. Distribution of neuron responses to intracortical stimulation has been analyzed with respect to the duration of latent periods and the depth of the association cortex slab location. The data are discussed from the standpoint of a functional organization of intracortical neuron relationships.

Department of Human and Animal Physiology,
University, Odessa

Список литературы

1. Адрианов О. С. О принципах организации интегративной деятельности мозга. — М.: Медицина, 1976.—279 с.
2. Бабминдра В. П., Толченова Г. А., Шевченко Н. И. Ассоциативные связи теменной области коры головного мозга кошки. — Нейрофизиология, 1980, 12, № 1, с. 13—17.

3. Батуев А.
4. Бурчинская
5. Казаков В.
6. Коган А. Е.
7. Костюк П.
8. Кузнецов С.
9. Ливанов М.
10. Полякова А.
11. Сентаготай
12. Серков Ф. И.
13. Сторожук Е.
14. Тараненко В. Д.
15. Тараненко В. Д.
16. Шуранова Ж.
17. Hubel D. H.
18. Maunickcastle
19. Li Ch.-L., Ch
20. Rosenthal J.
21. Szentagothai
22. Woolsey T. A.

Кафедра физиоло
Одесского универ

3. Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга.—Л.: Наука, 1981.—255 с.
4. Бурчинская Л. Ф. Нейронный состав и межнейронные связи поля 5 теменной ассоциативной области коры мозга кошки.—Нейрофизиология, 1979, 11, № 1, с. 35—42.
5. Казаков В. Н. Функциональная организация и связи орбитофронтальной коры: Автореф. дис. ... д-ра мед. наук.—Одесса, 1971.—32 с.
6. Коган А. Б. Функциональная организация нейронных механизмов мозга.—Л.: Медицина, 1979.—224 с.
7. Костюк П. Г. Некоторые общие вопросы нейронной интеграции.—В кн.: Механизмы объединения нейронов в нервном центре.—Л.: Наука, 1974, с. 6—12.
8. Кузнецов С. А., Павалюк П. П., Мохова С. Н. Нейронные системные процессы высших моторных центров.—Кишинев: Штиинца, 1980.—143 с.
9. Ливанов М. Н. Пространственная организация процессов головного мозга.—М.: Наука, 1972.—182 с.
10. Полякова А. Г. Функциональная организация ассоциативной коры головного мозга.—М.: Наука, 1977.—165 с.
11. Сентаготай И. О синаптологии коры мозга.—В кн.: Структура и функция нервной системы.—М.: Медицина, 1962, с. 6—14.
12. Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы.—Киев: Наук. думка, 1977.—215 с.
13. Сторожук В. М. Функциональная организация нейронов соматической коры.—Киев: Наук. думка, 1974.—271 с.
14. Тараненко В. Д., Рабцевич М. А. Реакции нейронов изолированной полоски слуховой коры мозга кошки на внутрикорковое раздражение.—Нейрофизиология, 1982, 14, № 1, с. 85—93.
15. Тараненко В. Д., Рабцевич М. А. Реакции нейронов трехнедельной изолированной полоски слуховой коры на внутрикорковое раздражение.—Нейрофизиология, 1982, 14, № 5, с. 462—469.
16. Шуранова Ж. П. Исследования элементарных рабочих механизмов в коре большого мозга млекопитающих.—М.: Наука, 1977.—200 с.
17. Hubel D. H., Wiesel T. N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex.—J. Physiol., 1962, 160, N 1, p. 106—154.
18. Maunickcastle V. (Маунткасл В.) Организующий принцип функции мозга — элементарный модуль и распределенная система.—В кн.: Эдельмен Дж., Маунткасл В. Разумный мозг. М.: Мир, 1981, с. 15—67.
19. Li Ch.-L., Chou S. N. Cortical intracellular synaptic potentials and direct cortical stimulation.—J. Cell. Comp. Physiol., 1960, 60, N 1, p. 1—16.
20. Rosenthal J., Waller H., Amassian V. E. An analysis of the activation of motor cortical neurons by surface stimulation.—J. Neurophysiol., 1967, 30, N 6, p. 844—858.
21. Szentagothai J., Arbib M. A. (Сентаготай И., Арбиб М. А.) Концептуальные модели нервной системы.—М.: Мир, 1976.—198 с.
22. Woolsey T. A., Van der Loos H. The structural organization of layer IV in the somatosensory region (S-1) of mouse cerebral cortex.—Brain Res., 1970, 17, N 2, p. 205—242.

Кафедра физиологии человека и животных
Одесского университета

Поступила в редакцию
29.03.82