

УДК 612.825.23

Т. М. Мамонец

О КОНВЕРГЕНЦИИ ТРАНСКАЛЛОЗАЛЬНЫХ И ДРУГИХ АФФЕРЕНТНЫХ ИМПУЛЬСОВ НА НЕЙРОНАХ АССОЦИАТИВНОЙ КОРЫ КОШКИ

Известно, что при раздражении проекционной или ассоциативной коры мозга в нейронах симметричного участка коры противоположного полушария возникает длительное торможение [2—5, 7—10, 14]. Оно развивается во всех исследованных нейронах ассоциативной коры, во всех ее слоях. Для определения значения транскаллозального торможения в деятельности мозга необходимо знать, конвергируют ли периферические и транскаллозальные импульсы на одних и тех же нейронах, каким образом они взаимодействуют, что в результате такого взаимодействия наблюдается на выходе исследуемых нейронов.

Возможность конвергенции и взаимодействия транскаллозальной и периферической импульсации на одних и тех же нейронах показана в соматосенсорной [5, 13], зрительной [10] и моторной коре [7]. Наблюдали такую конвергенцию и на нейронах ассоциативной коры [13]. Однако не проведен анализ реакций и не изучено взаимодействие импульсации в ассоциативной коре.

Данная работа посвящена рассмотрению реакций одиночных нейронов ассоциативной коры, реагирующих на транскаллозальное и периферическое раздражения (световые и электрокожные), а также исследованию взаимодействия этих реакций. Выяснение указанных вопросов имеет большое значение для понимания интегративной деятельности ассоциативной коры и важно для выяснения межполушарных связей.

Методика исследований

Опыты проведены на кошках под нембуталовым паркозом (30 мг/кг внутривенно) с применением миорелаксина и местного обезболивания 0,5 % раствором новокаина. Ответы нейронов ассоциативной коры изучали на границе полей 5b и 7 супрасильвиевой извилины. У одного и того же нейрона регистрировали ответы на транскаллозальное, световое и электрокожное раздражения. Электрокожное раздражение осуществляли через иглы, введенные под кожу передней и задней лапы в области поверхностного малоберцового и радиального нервов. Напряжение стимулов составляло 1—5 В, длительность около 0,2 мс. Световым раздражителем служила вспышка неоновой лампочки, на расстоянии 5—6 см от адаптированного к темноте контралатерального глаза (длительность вспышки около 1 мс). Кору противоположного полушария раздражали через биполярные электроды с межэлектродным расстоянием 1,5—2,0 мм. Кончики электродов (диаметром 100 мк) высвобождали от изоляции на протяжении 300 мкм и вкалывали в кору на глубину 1,5—2,0 мм. Иногда раздражали смежный участок коры. Расстояние между двумя парами раздражающих электродов — около 2 мм. Они располагались в центре и вдоль супрасильвиевой извилины. Раздражение производили один раз в 2—3 с. В области максимального фокального потенциала, возникающего на раздражение коры противоположного полушария, изучали активность одиночных нейронов с помощью стеклянных капиллярных микроэлектродов, заполненных 4 М раствором хлористого натрия или 2 М раствором цитрата калия.

Результаты исследований

В ответ на одиночное раздражение небольшого участка коры супрасильвиевой извилины на границе полей 5b и 7 в противоположном полушарии отводили фокальный потенциал со скрытым периодом 1,7—2,0 мс. Фокус максимальной активности такого потенциала находился обычно не в симметричном участке противоположного полушария, а не-

далеко от него. Он располагался в транскаллозальной зоне до 300 мс. На активности регистрировались зальные ответы. Участок расширялся при увеличении стимула на раздражение смежного участка коры небольшой величины.

Исследовано 85 фонограмм в фокусе максимального возбуждения (ТКР). Они регистрировались с помощью электродов глаза и кожи. Нейронная активность составляла от 20 до 500 импульсов в секунду. Вслед за кратковременным возбуждением ТКР наблюдали другие не-

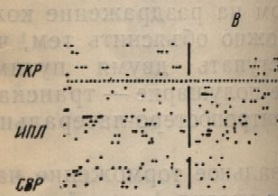
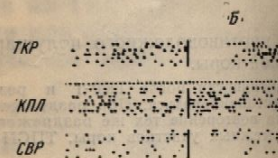
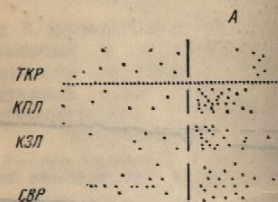


Рис. 1. Конвергенция на нейрон импульсов с различных источников.

А, Б, В — ответы нейронов с начальной фазой возбуждения, последующим торможением. Обозначения: ТКР — транскаллозальное раздражение; КПЛ и ИПЛ — контралатеральная задняя лапа; СВР — контралатеральная передняя лапа; на линии находятся артефакты непрерывных точек.

Нейроны, реагирующие на раздражение на ТКР, отвечали на стимуляцию на них.

На стимуляцию реагируют длительные реакции, бол. Обычно ответы на электрическое возбуждение, или прерывалось торможением перед возбуждением. Для

КАЛЛОЗАЛЬНЫХ К ИМПУЛЬСОВ НОЙ КОРЫ КОШКИ

кционной или ассоциативной
стка коры противоположного
ения [2—5, 7—10, 14]. Оно
нах ассоциативной коры, во
и транскаллозального тормо
ать, конвергируют ли перифе
а одних и тех же нейронах,
в результате такого взаимо
ых нейронов.

ействия транскаллозальной и
тех же нейронах показана в
и моторной коре [7]. Наблю
ассоциативной коры [13].
изучено взаимодействие им

ию реакций одиночных ней
на транскаллозальное и пе
лектрокожные), а также ис

Выяснение указанных воп
ния интегративной деятель
выяснения межполушарных

аний

м наркозом (30 мг/кг внутривен
еболевания 0,5 % раствором по
али на границе полей 5b и 7 су
рона регистрировали ответы на
ражения. Электрокожное раздра
ку передней и задней лапы в об
о нервов. Напряжение стимулов
ветовым раздражителем служила
и от адаптированного к темноте
коло 1 мс). Кору противополож
роды с межэлектродным расстоя
100 мк) высвобождали от изоля
на глубину 1,5—2,0 мм. Иногда
ду двумя парами раздражающих
тр и вдоль супрасилвиевой из
с. В области максимального фо
е коры противоположного полу
омощью стеклянных капиллярных
стого натрия или 2 М раствором

аний

большого участка коры суп
5b и 7 в противоположном
со скрытым периодом 1,7—
кого потенциала находился
оложного полушария, а не

далеко от него. Он располагался не в центре извилины, а ближе к бо
розде. Амплитуда транскаллозального ответа доходила до 1 мВ, а дли
тельность до 300 мс. На расстоянии 1—2 мм от фокуса максимальной
активности регистрировали незначительные по амплитуде транскалло
зальные ответы. Участок регистрации транскаллозального ответа рас
ширялся при увеличении интенсивности раздражения. В этом месте от
вет на раздражение смежного участка коры не возникал либо он был
небольшой величины.

Исследовано 85 фоновоактивных нейронов, которые регистрирова
ли в фокусе максимальной активности на транскаллозальное раздра
жение (ТКР). Они реагировали как на ТКР, так и на раздражение ре
цепторов глаза и кожи. На ТКР обычно развивалось торможение дли
тельностью от 20 до 500 мс, а иногда и более. У одних нейронов реак
ции состояли только из торможения, у других — торможение развива
лось вслед за кратковременным возбуждением. Такие типы ответов на
ТКР наблюдали другие исследователи на нейронах моторной коры [14].

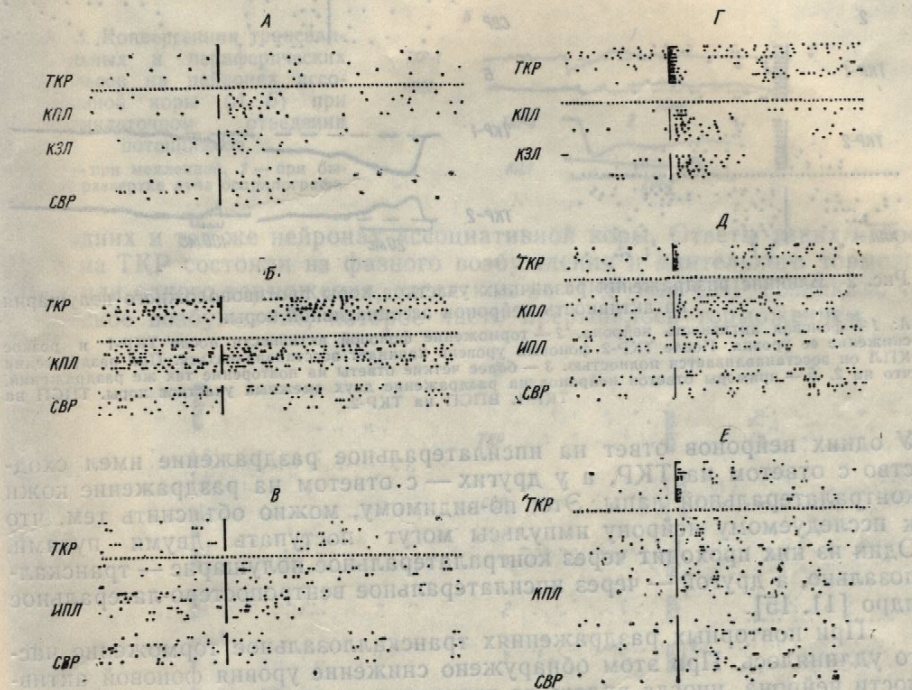


Рис. 1. Конвергенция на нейронах ассоциативной коры транскаллозальных и перифе
рических импульсов при внеклеточном отведении потенциалов.

А, Б, В — ответы нейронов с начальным торможением; Г, Д, Е — с начальным возбуждением и
последующим торможением. Обозначения на этом и следующих рисунках: ТКР — транскаллозаль
ное раздражение; КЛЛ и ИЛЛ — контралатеральная и ипсилатеральная передняя лапа; КЗЛ —
контралатеральная задняя лапа; СВР — световое раздражение. Точка соответствует пиковому потен
циалу. На линии находятся артефакты раздражения. Развертка по горизонтали обозначена рядом
непрерывных точек, расстояние между точками соответствует 20 мс.

Нейроны, реагирующие фазным возбуждением и последующим тормо
жением на ТКР, отвечали более легко и четко на раздражение реце
пторов, поэтому на них изучали взаимодействие импульсов.

На стимуляцию рецепторов возникали сложные разнообразные и
длительные реакции, более продолжительные (до 1—2 с), чем на ТКР.
Обычно ответы на электрокожное раздражение (ЭКР) начинались то
ническим возбуждением, которое длилось 100—500 мс. Оно сменялось
или прерывалось торможением. Очень редко торможение возникало пе
ред возбуждением. Длительность его составляла 20—40 мс.

Ответы на световое раздражение (СВР) начинались либо торможением, либо тоническим возбуждением. Часто реакции на ЭКР и СВР имели антагонистический характер: на электрокожное раздражение развивалось возбуждение, а на световое — торможение. Такие типы ответов описаны нами ранее [1].

Многие из описанных нами нейронов реагировали как на контралатеральное, так и ипсилатеральное ЭКР передней лапы (рис. 1).

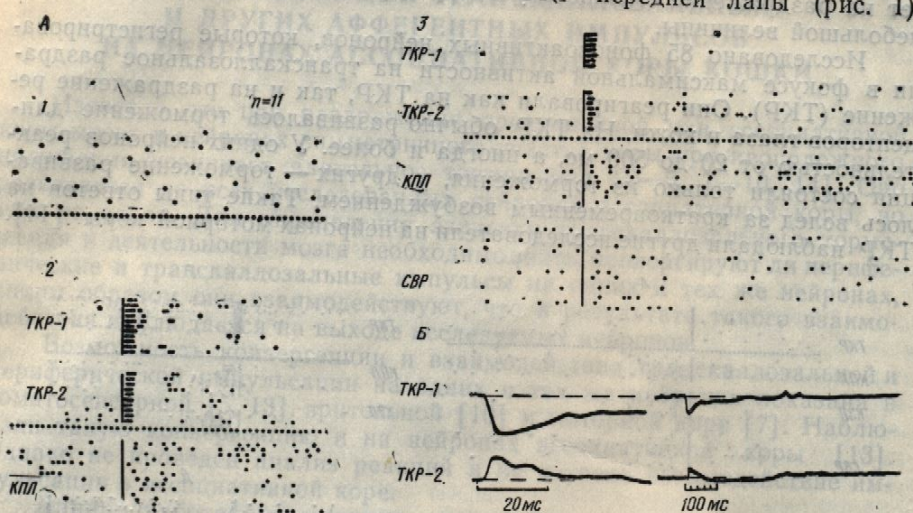


Рис. 2. Влияние раздражения различных участков коры противоположного полушария на активность нейронов ассоциативной коры.

А: 1 — фоновая активность нейрона. 2 — торможение фоновой активности после ТКР-1 и резкое снижение ее уровня. После ТКР-2 фоновый уровень начинает восстанавливаться. При раздражении КПЛ он восстанавливается полностью. 3 — более четкие ответы на повторение тех же раздражений, что на 2. Б — примеры ответов нейронов на раздражение двух смежных участков коры. ТПСР на ТКР-1. ВПСР на ТКР-2.

У одних нейронов ответ на ипсилатеральное раздражение имел сходство с ответом на ТКР, а у других — с ответом на раздражение кожи контралатеральной лапы. Это, по-видимому, можно объяснить тем, что к исследуемому нейрону импульсы могут поступать двумя путями. Один из них проходит через контралатеральное полушарие — транскаллозально, а другой — через ипсилатеральное вентропостеро-латеральное ядро [11, 15].

При повторных раздражениях транскаллозальное торможение часто удлинялось. При этом обнаружено снижение уровня фоновой активности нейрона, иногда вплоть до прекращения ее. При раздражении соседнего участка коры фоновая активность нейрона восстанавливалась (рис. 2). Частоту разрядов фоновой активности исследуемого нейрона увеличивали повторные световые и электрокожные раздражения.

Нейроны ассоциативной коры по-разному реагировали на раздражение двух рядом расположенных участков коры противоположного полушария. На стимуляцию одного из них в нейроне могло развиваться более длительное торможение, чем на раздражение другого. Нередко наблюдали ТПСР на раздражение одного участка и только ВПСР — другого. При этом скрытый период у ТПСР был больше, чем у ВПСР на 0,8 мс. Возможно, возбуждение осуществлялось по другому пути. Иногда на такие раздражения в нейроне возникало длительное и почти одинаковой продолжительности торможение. Но при этом на одном из них снижался уровень фоновой активности нейрона до прекращения ее.

Внутриклеточное отведение потенциалов от исследуемых нейронов показало, что торможение фоновой активности развивалось именно в корковых нейронах, что тоническое возбуждение после периферическо-

го раздражения возникало в корковых нейронах, продолжалось 1000 мс. Иногда такая депрессия (рис. 3).

Как видно из приведенных, а также от реце-

Рис. 3. Конвергенция транскаллозальных и периферических импульсов на нейронах ассоциативной коры (А, Б) при внутриклеточном отведении потенциалов.

Б: 1 — при медленной, 2 — при быстрой развертке луча осциллографа.

на одних и тех же нейронах на ТКР состояли из фазы торможения или одного торможения и тонического возбуждения, кото-

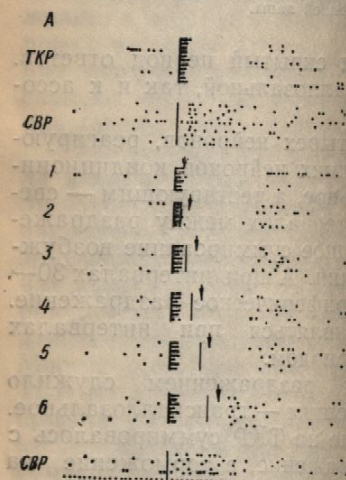
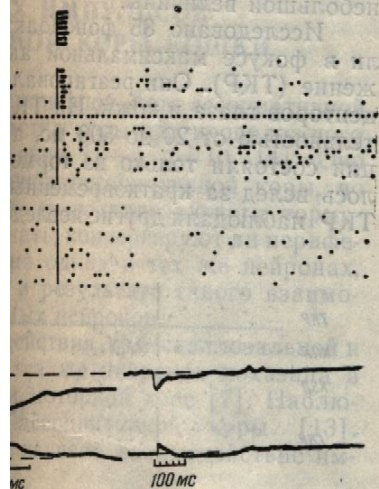


Рис. 4. Взаимодействие импульсов транскаллозальных и периферических на транскаллозальных нейронах.

А: 1—6 — ответы на раздражение: контралатеральное, ипсилатеральное, контралатеральное, ипсилатеральное, контралатеральное, ипсилатеральное. Б: стрелка указывает на место, где развивается торможение. В: стрелка указывает на место, где развивается возбуждение. Интервалы между ответами соответствуют интервалам между раздражениями. Интерпретирующее — световое, тестирующее — электрическое.

Для понимания функции торможения важно знать, какое раздражение во время

ВР) начинались либо торможением. Часто реакции на ЭКР и СВР — электрокожное раздражение — торможение. Такие типы ответов реагировали как на контра-ЭКР передней лапы (рис. 1).



коры противоположного полушария иативной коры.

новой активности после ТКР-1 и резко иает восстанавливаться. При раздражении тветы на повторение тех же раздражений, двух смежных участков коры. ТПСР на (Р-2).

ное раздражение имел сход-ответом на раздражение кожи му, можно объяснить тем, что поступать двумя путями. льное полушарие — транскал-ое вентропостеро-латеральное

аллозальное торможение час-жение уровня фоновой актив-ния ее. При раздражении со-нейрона восстанавливалась вности исследуемого нейрона рокожные раздражения. роному реагировали на раздра-ков коры противоположного в нейроне могло развиваться идражение другого. Нередко участка и только ВПСР — П был больше, чем у ВПСР ествлялось по другому пути. озникало длительное и почти е. Но при этом на одном из нейрона до прекращения ее. ов от исследуемых нейронов ности развивалось именно в хдение после периферическо-

го раздражения возникало благодаря длительной деполяризации корковых нейронов, продолжительность которой могла достигать до 200—1000 мс. Иногда такая деполяризация прерывалась гиперполяризацией (рис. 3).

Как видно из приведенных выше данных, импульсы транскаллозальные, а также от рецепторов глаза и кожи, могут конвергировать

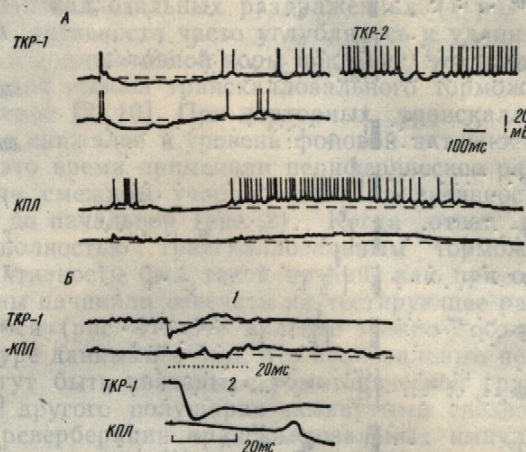


Рис. 3. Конвергенция транскаллозальных и периферических импульсов на нейронах ассоциативной коры (А, Б) при внутриклеточном отведении потенциалов.

Б: 1 — при медленной, 2 — при быстрой развертке луча осциллографа.

на одних и тех же нейронах ассоциативной коры. Ответы таких нейронов на ТКР состояли из фазного возбуждения и длительного торможения или одного торможения, тогда как на ЭКР или СВР возникало тоническое возбуждение, которое часто прерывалось торможением.

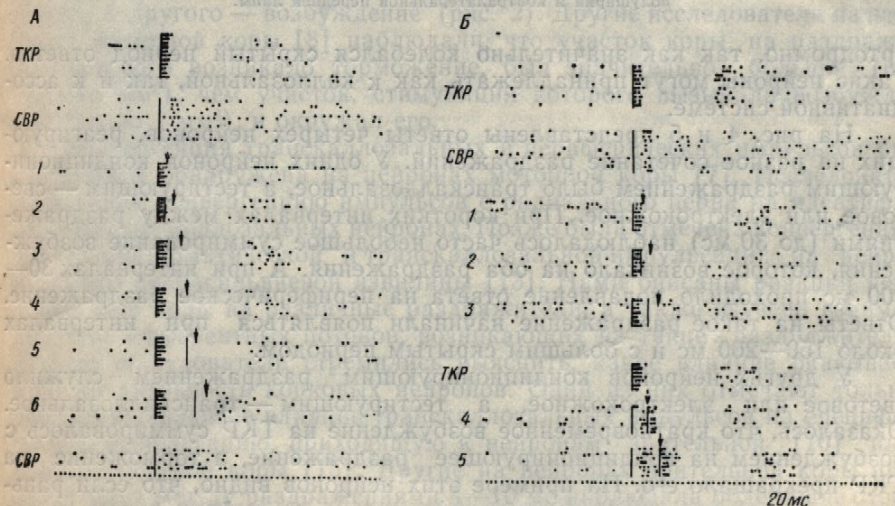


Рис. 4. Взаимодействие импульсов на нейронах (А, Б) ассоциативной коры, возникающих на транскаллозальное и световое раздражения.

А: 1—6 — ответы на раздражение; кондиционирующее ТКР и тестирующее СВР. Интервалы времени между раздражениями соответственно: 0, 30, 60, 80, 120, 160 мс. На этом и на других рисунках стрелка указывает на место, где должен был возникнуть ответ на тестирующее раздражение. Б — ответы на два раздражения: кондиционирующее транскаллозальное и тестирующее световое. Интервалы между ответами соответственно: 40, 70, 100 мс, 4, 5 — ответы на два раздражения: кондиционирующее — световое, тестирующее — транскаллозальное. Интервалы между ответами соответственно: 20—30; 60—100 мс.

Для понимания функционального значения транскаллозального торможения важно знать, как будут реагировать нейроны на периферическое раздражение во время его развития. Для наблюдения такого

взаимодействия выбирали нейроны с наиболее простыми реакциями на периферические раздражители. Это было тоническое возбуждение на ЭКР и СВР. Такие нейроны на ТКР отвечали фазным возбуждением с последующим торможением. К сожалению, нельзя определить, к какому типу нейронов они принадлежат, но возбуждение возникало на них

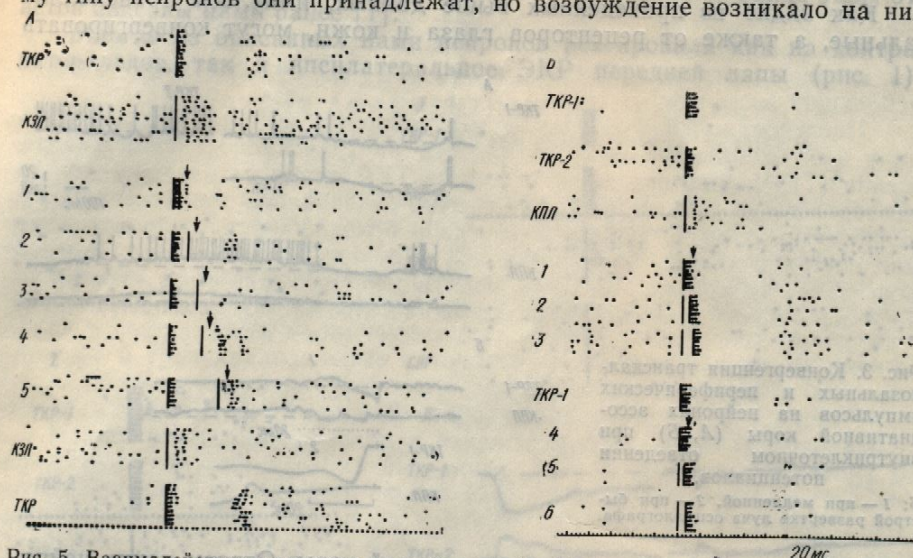


Рис. 5. Взаимодействие импульсов на нейронах (А, Б) ассоциативной коры, возникающих на транскаллозальное и электрокожное раздражения. А — ответы на два раздражения: кондиционирующее ТКР и тестирующее КЗЛ. Интервалы между раздражениями соответственно: 30, 60, 100, 120, 200 мс. Б — ответы на два раздражения: кондиционирующее электрокожное и тестирующее транскаллозальное. 2, 3 — тестирующее ТКР-2; 5-6 — тестирующее ТКР-1; 1, 4 — ответы на одновременную стимуляцию коры противоположного полушария и контралатеральной передней лапы.

ортодромно, так как значительно колебался скрытый период ответов. Такие нейроны могут принадлежать как к каллозальной, так и к ассоциативной системе.

На рис. 4 и 5 представлены ответы четырех нейронов, реагирующих на разное сочетание раздражений. У одних нейронов кондиционирующим раздражением было транскаллозальное, а тестирующим — световое или электрокожное. При коротких интервалах между раздражениями (до 30 мс) наблюдалось часто небольшое суммирование возбуждения, которое возникало на оба раздражения. А при интервалах 30—200 мс проходило подавление ответа на периферическое раздражение. Ответы на такое раздражение начинали появляться при интервалах около 150—200 мс и с большим скрытым периодом.

У других нейронов кондиционирующим раздражением служило световое или электрокожное, а тестирующим — транскаллозальное. Оказалось, что кратковременное возбуждение на ТКР суммировалось с возбуждением на кондиционирующее раздражение, а торможение на ТКР прекращало его. На примере этих нейронов видно, что если раньше возникало транскаллозальное торможение, то нейрон в период его протекания не отвечал на периферические раздражители. Если раньше развивалось возбуждение на периферическое раздражение, то оно могло облегчать возбуждение на ТКР, затем ответ обрывался транскаллозальным торможением.

На основании изложенных фактов можно предположить, что транскаллозальное торможение ограничивает поступление афферентной импульсации к нейронам ассоциативной коры.

Обсужден

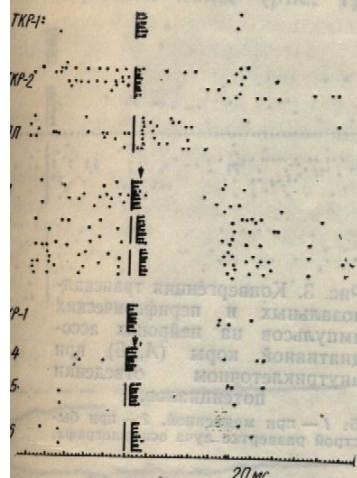
В нейронах ассоциативной коры может возникать с очень высокой скоростью. Оно развивается легко и четко выраженным прямым раздражением. Это механизм такого торможения. При повторных раздражениях (2—3 с) торможение фоновое. В нейронах зрительной коры стимулов более эффективны, чем одиночные раздражения. В зрительных раздражениях так до прекращения ее. Если раздражение или стимулирование нейронов восстанавливала ЭКР или СВР подавлялось, то уровень фоновый ТКР. Как только нейрон возбужден, он восстанавливает имеющимися в литературе нейроны одного полушария и одной каллозальной нейрон [12]. Вероятно, благодаря этим путям происходит торможение при повторных раздражениях уровня фоновый акт.

В данной работе описаны ответы от смежных участков ассоциативной коры. На стимуляцию раздражение, а другого — возбуждениях моторной коры [8], в которых возникало несколько мм², чем участки (около 1 мм²), и окружающие.

Конвергенция транскаллозальной впервые обнаружена и изучали конвергенцию раздражающих каллозальных зрительной, соматической и коры супрасильвиевой коры этой коры на различные действие афферентных путей. Многие исследователи стимулировали ТКР на активность коры притормаживающее влияющую импульсацию, при соматосенсорной коры [15] интервалах между раздражениями на тестирующее раздражение либо торможение в равной степени торможение [6]. Из наших данных видно, что транскаллозальных, так и ассоциативных.

1. Транскаллозальные раздражения глаза и кожи могут конвергировать на ассоциативной коры.

более простыми реакциями на о тоническое возбуждение на эчали фазным возбуждением с ю, нельзя определить, к како- возбуждение возникало на них



Б) ассоциативной коры, возникающее раздражение. ТКР и тестирующее КЗЛ. Интервалы 0 мс. Б — ответы на два раздражения: ллозальное. 2, 3 — тестирующее ТКР-2; ю стимуляцию коры противоположного ередней лапы.

ся скрытый период ответов. каллозальной, так и к ассо-

етырех нейронов, реагирую- одних нейронов кондициони- льное, а тестирующим — све- интервалах между раздраже- ьшее суммирование возбуж- ния. А при интервалах 30— риферическое раздражение. являться при интервалах риодом.

1 раздражением служило ощим — транскаллозальное. е на ТКР суммировалось с ражение, а торможение на онов видно, что если рань- е, то нейрон в период его издражители. Если раньше е раздражение, то оно мов- вет обрывался транскалло-

можно предположить, что ет поступление афферент- коры.

Обсуждение результатов исследований

В нейронах ассоциативной коры транскаллозальное торможение может возникать с очень коротким скрытым периодом (около 2 мс). Оно развивается легко и четко, что характерно для торможения, вызванного прямым раздражением коры. Все это дает основание считать, что механизм такого торможения прост, состоит из небольшого числа нейронов. При повторных транскаллозальных раздражениях (1 раз в 2—3 с) торможение фоновой активности часто углублялось и удлинялось. В нейронах зрительной и ассоциативной коры показано, что пакча стимулов более эффективна для вызова транскаллозального торможения, чем одиночное раздражение [2, 10]. При повторных транскаллозальных раздражениях также снижался и уровень фоновой активности до прекращения ее. Если в это время применяли периферическое раздражение или стимулировали смежный участок коры, то активность нейронов восстанавливалась до начальной (рис. 2). Когда ответ на ЭКР или СВР подавлялся полностью транскаллозальным торможением, то уровень фоновой активности был такой низкий, как при одном ТКР. Как только нейроны начинали отвечать на тестирующее раздражение, он восстанавливался (рис. 4). Это явление можно объяснить имеющимися в литературе данными о том, что каллозальные нейроны одного полушария могут быть связаны с гомотопической группой каллозальных нейронов другого полушария замкнутыми связями [12]. Вероятно, благодаря реверберации транскаллозальных импульсов по этим путям происходит углубление транскаллозального торможения при повторных раздражениях. Очевидно, это обуславливает снижение уровня фоновой активности нейронов.

В данной работе описана конвергенция транскаллозальных импульсов от смежных участков коры на одном и том же нейроне ассоциативной коры. На стимуляцию одного из них в нейроне развивалось торможение, а другого — возбуждение (рис. 2). Другие исследователи на нейронах моторной коры [8] наблюдали, что участок коры, на раздражение которого возникало торможение, был значительно больше (несколько мм²), чем участок, стимуляция которого вызывала возбуждение (около 1 мм²), и окружал его.

Конвергенция транскаллозальных и периферических импульсов была впервые обнаружена на нейронах моторной коры [7]. Исследователи изучали конвергенцию импульсов с радиального нерва на идентифицированных коллозальных нейронах. Позже была отмечена конвергенция зрительной, соматической и транскаллозальной импульсации на нейронах коры супрасильвиевой извилины [13]. Нами описаны реакции нейронов этой коры на различные раздражители, а также изучено взаимодействие афферентных потоков, возникающих на такие раздражители. Многие исследователи стремились выяснить, какое влияние оказывает ТКР на активность корковых нейронов. Одни из них отмечают только притормаживающее влияние транскаллозальных импульсов на специфическую импульсацию, приходящую к нейронам зрительной [10] или соматосенсорной коры [15]. Другие на нейронах зрительной коры при интервалах между раздражениями 4—10 мс наблюдали облегчение ответа на тестирующее раздражение, при интервалах 15—30 мс — облегчение либо торможение в равной мере, а при интервалах 40—80 мс — исключительно торможение [6]. Из приведенных литературных и полученных нами данных видно, что ТКР оказывает на нейроны коры как проекционных, так и ассоциативных зон главным образом угнетающее влияние.

Выводы

1. Транскаллозальные и периферические импульсы от рецепторов глаза и кожи могут конвергировать на одних и тех же нейронах ассоциативной коры.

2. Нейроны ассоциативной коры во время развития транскаллозального торможения в течение 100—200 мс не реагируют на периферические раздражители. Такое торможение обрывает возбуждение нейрона на периферическое раздражение. Кратковременное транскаллозальное возбуждение суммируется с возбуждением, которое возникает на периферическое раздражение.

3. Можно предположить, что функциональное значение транскаллозального торможения состоит в закрытии пути для периферических импульсов к нейронам ассоциативной коры, после того как часть импульсов прошла.

T. M. Mamonec

CONVERGENCE OF TRANSCALLOSAL AND OTHER AFFERENT IMPULSES ON THE ASSOCIATIVE CORTICAL NEURONS

Summary

Acute experiments were performed on nembutal-anesthetized cats later immobilized with myorelaxants. Transcallosal impulses and impulses elicited by photic and skin stimulation may converge on the same associative cortical neurons. Neurons of the parietal associative cortex do not respond to peripheral stimulation during transcallosal inhibition (100-200 ms). This inhibition brakes off the excitation in response to peripheral stimulation. Short transcallosal excitation is added to the excitation elicited by peripheral stimulation.

Список литературы

1. Артеменко Д. П., Мамонец Т. М. Реакции нейронов задней супрасильвиевой извилины на разные раздражители. — *Нейрофизиология*, 1972, 4, № 4, с. 375—383.
2. Мамонец Т. М. Торможение в нейронах ассоциативной коры кошки при прямом и транскаллозальном ее раздражении. — *Нейрофизиология*, 1981, 13, № 2, с. 133—141.
3. Коган А. Б., Кураев Г. А. Организация ответов нейронов сенсомоторной коры при стимуляции симметричного пункта другого полушария. — *Физиол. журн.*, СССР, 1976, 62, № 1, с. 56—60.
4. Сторожук В. М. Активность нейронов первичной соматосенсорной коры во время транскаллозального ответа. — *Физиол. журн.*, СССР, 1968, 54, № 10, с. 1133—1142.
5. Сторожук В. М. Функциональная организация нейронов соматической коры. — Киев: Наук. думка, 1974. — 270 с.
6. Ajmone-Marsan C., Morillo A. Callosal and specific response in the visual cortex of cat. — *Arch. Ital. Biol.*, 1964, 102, N 1, p. 1—29.
7. Asanuma H., Okamoto K. Unitary study on evoked activity of callosal neurons and its effect on pyramidal tract cell activity on cats. — *Jap. J. Physiol.*, 1959, 9, N 5, p. 473—483.
8. Asanuma H., Okuda O. Effect of transcallosal volleys on pyramidal cell activity of cat. — *J. Neurophysiol.*, 1962, 5, N 2, p. 198—209.
9. Creutzfeldt O., Baumgartner G., Schoen L. Reactionen einzelner Neurone des Somatomotorischen Cortex nach elektrischen Reizen. — I. Hemmung und Erregung nach direkt und kontralateralen Einzelreizen. — *Arch. Psychiatr. und Z. ges. Neurol.*, 1956, 194, N 6, S. 597—619.
10. Feeney D., Orem J. Influence of Antidromic callosal volleys on single units in visual cortex. — *Exp. Neurol.*, 1971, 33, N 2, p. 310—321.
11. Harris F. A. Population analysis of somatosensory thalamus in the cat. — *Nature*, 1970, 225, N 5232, p. 559—562.
12. Jones G., Burton H., Porter R. Commissural and cortico-cortical «columns» in the somatic sensory cortex of primates. — *Science*, 1975, 190, N 4214, p. 572—574.
13. Latimer C., Kennedy T. Cortical unit activity following transcallosal volleys. — *J. Neurophysiol.*, 1961, 4, N 1, p. 66—79.
14. Renaud L. P., Kelly J. S. Simultaneous recordings from pericruciate pyramidal tract neurons, response to stimulation of inhibitory pathways. — *Brain Res.*, 1974, 79, N 1, p. 29—44.
15. Robinson D. L., Electrophysiological analysis of interhemispheric relations in the second somatosensory cortex of the cat. — *Exp. Brain Res.*, 1973, 18, N 2, p. 131—144.

Отд. физиологии коры голов. мозга
Ин-та физиологии им. А. А. Богомольца
АН УССР, Киев

Поступила 20.05.83

УДК 612.821

Л. Р. Квирквели

ДЕЛЬТА-АКТИВНОСТЬ

Известны тесные морфологические структурные связи между субикулярной корой [17, 20, 22, 23].

Представительство мозга растает в филогенезе. Мамоня и связи с поясной корой питающих. У человека при стимуляции в мрамиллярных тельцах с позвоночными жидкостями.

Медиальные мрамиллярные ядра играют важную роль в процессах обучения и исследования на животных. В мрамиллярных ядрах животные в различных поведенческих задачах, а также общие поведенческие изменения [16, 17, 21].

Электрофизиологические исследования показали преобладание пикарипульсации при чрезвычайных условиях. Предполагается, что эти [3, 24].

Несмотря на очевидные данные, а следовательно, и электроэнцефалографические исследования. Мы занялись изучением мрамиллярных ядрах с основным мозгом.

Опыты проведены на пяти животных под нембуталовым наркозом. Вживляли константные электроды диаметром 1 мм; диаметр — 30 мкм; лобной пазухой или на затылке.

Условные пищедобыватели с двумя кормушками, расположенными на расстоянии 1 м. Условным продолжительностью 5 с. После окончания реакции на пищу.

Электрические эффекты постоянной времени 0,3 с и частоты пропускания до 30 Гц; регистрировали электроэнцефалографом типа ЕМГ.

Данные ЭЭГ обрабатывали автокорреляционной функцией, анализируемой эпохи составляли квеста: $\tau \frac{1}{3}$ — до 15 Гц или т.

После окончания исследования.

3 — Физиологический журнал, № 6