

### ТОРМОЖЕНИЕ И АРХИТЕКТОНИКА КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Данные о наличии в коре головного мозга системы специализированных тормозящих нейронов оказали большое влияние на формирование современных представлений о ее структурно-функциональной организации. Согласно этим представлениям, основу структурной организации коры мозга, особенно ее проекционных областей, составляют сложные нейронные комплексы — колонки или модули, состоящие из функционально однородных нейронов, расположенных в коре мозга в виде вертикальных колонок. Предполагается, что в таких колонках происходит обработка поступившей в них информации с последующим выходом ее на эффектор или другую структуру мозга.

Колонки из вертикально расположенных нейронов были обнаружены вначале на гистологических препаратах коры мозга, приготовленных по Гольджи. На основании этих морфологических данных был сделан вывод, что корковые нейроны образуют функциональную цепь, по которой возбуждение распространяется в вертикальном направлении и что такая вертикальная колонка нейронов является структурной единицей коры мозга [29]. Последующие морфологические исследования подтвердили наличие в средних слоях (3—5) проекционных областей коры мозга вертикальных колонок размером 30—60 мкм [1, 20, 21, 38].

Физиологическим обоснованием этой колонковой теории строения коры мозга явились данные, согласно которым, при продвижении микроэлектрода через все слои соматосенсорной коры мозга строго перпендикулярно к ее поверхности, все встречающиеся на пути нейроны оказываются функционально однородными [36, 37, 39].

В дальнейшем колонковая организация была обнаружена в зрительной [25, 26], слуховой [17, 27, 36] ассоциативной [6, 7] и двигательной [18] коре мозга. Вертикальные колонки нейронов стали рассматриваться не только как структурные, но и как функциональные единицы коры мозга. Наиболее решительно эта точка зрения высказана Хюбелем и Визелем: «Ясно, что элементарным участком коры нужно считать блок площадью примерно в квадратный миллиметр и глубиной два миллиметра. Знать организацию такого кусочка ткани — это значит знать организацию всего поля 17; целое должно быть в значительной степени простым повторением этой элементарной единицы [26, с. 194].

Представления о коре мозга как мозаике из почти изолированных друг от друга вертикальных колонок, являющихся якобы ее функциональными единицами, встретило серьезные возражения [10, 40, 41]. Указывалось, что количество колонок, расположенных в соматосенсорной коре, совершенно не соответствует потребностям, исходя из топографического представительства в ней всей рецепторной поверхности тела, а также рецепторов мышц, суставов и внутренних органов [41].

Особенно серьезные возражения возникли в связи с новыми данными о размерах ареала ветвления восходящих таламо-кортикальных волокон в коре мозга, которые совершенно не соответствовали предполагаемым размерам колонок и свидетельствовали о их широком топографическом перекрытии. Данные о наличии во всех областях коры мозга широких межнейронных горизонтальных связей также трудно было согласовать с прежними представлениями о сравнительно небольших и почти изолированных друг от друга вертикальных колонках. Указывалось также на недостаточную убедительность данных о модальной чистоте корковых вертикальных колонок [10, 24].

Учитывая критическое физиологические данные существенные изменения. ковой теории в том виде стлем [34], являющимся рии. Согласно этим пол екционных и ассоциатив но расположенная групп ниченным количеством в проекционных област сомато-, ретино- и тоно- нок относительно их тог обусловлено неодинаков входящих в состав кол устранился латеральны даемой колонки. Рецеп екционных областей кор одновременно картиров ной матрице.

Нейроны, находящи на стимулы только однс тивные поля находятся ности, продолжительнос одинакова. Нейроны, ре или на раздражения др дятся в разных вертика того, что все нейроны к го же таламо-кортикал волоконми.

Размеры и форма ареалом распростран формирующих колонку. коры мозга и даже в ра неодинаковыми.

Основной модульной ется микроколонка диа 110—260 нейронов, раст ной цепочки. Из нескол ные и более крупные модули чаще всего им длиной 800—1000 мкм, п

Эти колонки или м ми с входом и выходом обработка и распредел

Структура и связи уровни ультраструктур вестной степени модифи

Колонки (модули) га избирательно связан фугалными связями с тур. Взаимосвязанные т зуют системы, выполня ступающей в мозг инф корковый модуль мож Колонковая теория не систем, выполняющих ная формация ствола м leus и др.).

Важные изменения лении о структурной с связи с данными о нали

## АРХИТЕКТОНИКА КОЛОНКОВОГО МОЗГА

Колонки мозга системы специализированного большого влияния на формирование ее структурно-функциональной организации, основу структурной организации проекционных областей, составляют колонки или модули, состоящие из расположенных в коре мозга в вертикальном направлении, что в таких колонках происходит информация с последующим построением структуры мозга.

В проекционных областях были обнаружены нейроны, которые при подготовке морфологических данных образуют функциональную цепь, являясь в вертикальном направлении нейроны являются структурной единицей морфологические исследования (3—5) проекционных областей размером 30—60 мкм [1,

теории колонковой теории строения, которыми, при продвижении микроскопической коры мозга строго встречающиеся на пути нейроны [36, 37, 39].

В проекционной области была обнаружена в зрительной ассоциативной [6, 7] и двигательной колонки нейроны стали распадались, но и как функциональные единицы только эта точка зрения высказана элементарным участком коры размером в квадратный миллиметр и в излучении такого кусочка ткани — поля 17; целое должно быть в развитии этой элементарной единицы мозаики из почти изолированных являющихся якобы ее функциональные возражения [10, 40, 41].

В проекционных областях, расположенных в соматосенсорной области, исходя из всей рецепторной поверхности, суставов и внутренних органов.

Возникли в связи с новыми данными, исходящими таламо-кортикальных связей не соответствовали предположениям о их широком распространении во всех областях коры таламических связей также трудно представить о сравнительно неограниченности данных о мозге колонки [10, 24].

Учитывая критические замечания и новые морфологические и нейрофизиологические данные, в колонковую теорию были внесены существенные изменения. Ниже излагаются основные положения колонковой теории в том виде, в каком они представлены недавно Маунткэстлом [34], являющимся одним из основоположников колонковой теории. Согласно этим положениям, основной структурной единицей проекционных и ассоциативных областей коры мозга является вертикально расположенная группа нейронов с множеством вертикальных и ограниченным количеством горизонтальных связей. Колонки расположены в проекционных областях коры мозга в соответствии с принципом сомато-, ретино- и топонимии, хотя и с частичным перекрытием колонок относительно их топографического представительства. Перекрытие обусловлено неодинаковыми размерами рецептивных полей нейронов, входящих в состав колонки. При активации колонки это перекрытие устраняется латеральным торможением, возникающим вокруг возбуждаемой колонки. Рецептивные поля картируются на поверхности проекционных областей коры мозга по осям  $x$  и  $y$ , что делает возможным одновременное картирование нескольких переменных на одной двумерной матрице.

Нейроны, находящиеся в одной вертикальной колонке, реагируют на стимулы только одной модальности или субмодальности, их рецептивные поля находятся на одном и том же месте рецепторной поверхности, продолжительность скрытых периодов их реакций примерно одинакова. Нейроны, реагирующие на стимулы разных модальностей или на раздражения других участков рецепторной поверхности, находятся в разных вертикальных колонках. Все это является следствием того, что все нейроны колонки активируются импульсами одного и того же таламо-кортикального волокна или несколькими одинаковыми волокнами.

Размеры и форма колонок в значительной мере обуславливаются ареалом распространения ветвлений таламо-кортикальных волокон, формирующих колонку. Форма и размеры колонок в разных областях коры мозга и даже в разных слоях одной и той же области могут быть неодинаковыми.

Основной модульной единицей коры мозга по Маунткэстлу является микроколонка диаметром около 30 мкм, состоящая примерно из 110—260 нейронов, расположенных в виде вертикально ориентированной цепочки. Из нескольких сот микроколонок образуются более сложные и более крупные единицы — макроколонки или модули. Такие модули чаще всего имеют форму пластин толщиной 30—200 мкм и длиной 800—1000 мкм, проходящих через 2—5 слоев коры.

Эти колонки или модули являются обрабатывающими устройствами с входом и выходом. В них происходит первичная внутрикорковая обработка и распределение информации, поступающей в кору мозга.

Структура и связи модуля «детерминированы генетически, но на уровне ультраструктуры и молекулярных процессов могут быть в известной степени модифицированы постнатальным опытом» [34, стр. 16].

Колонки (модули) той или иной проекционной области коры мозга избирательно связаны с модулями других областей коры и кортикоталамическими связями с модулями соответствующих подкорковых структур. Взаимосвязанные группы корковых и подкорковых модулей образуют системы, выполняющие функции обработки и распределения поступающей в мозг информации. Предполагается, что один и тот же корковый модуль может быть элементом нескольких таких систем. Колонковая теория не исключает участия в деятельности коры мозга систем, выполняющих общие регуляторные функции (ретикулярная формация ствола мозга, адренергическая система *locus coeruleus* и др.).

Важные изменения в содержании колонковой теории и представлении о структурной организации колонок (модулей) произошли в связи с данными о наличии в коре мозга системы специализированных

тормозящих нейронов [11]. Вопрос о роли процесса торможения в деятельности колонок (модулей) и месте тормозящих нейронов в их организации сделался одним из основных вопросов функциональной архитектуры коры мозга. Данные, полученные при изучении этого вопроса, показали, что тормозящие нейроны являются обязательным элементом в структуре модулей и что процесс торможения играет ведущую роль в деятельности микро- и макромодулей [2, 3, 39, 40].

Первые данные об участии торможения в процессах, происходящих в корковых колонках, получены при изучении реакций нейронов сомато-сенсорной области коры мозга на афферентные раздражения. Было показано, что в ответ на раздражение того или иного участка коры в нейронах соответствующей корковой колонки возникает возбуждение, а в соседних колонках — торможение [35]. Однако нейронный механизм этого торможения оставался невыясненным. Реальные возможности для решения этого вопроса возникли после открытия в коре мозга тормозящих нейронов.

Для выяснения вопроса о месте тормозящих нейронов в структуре корковых колонок особое значение имели морфологические исследования Марин-Падилла [30, 31, 32]. Им проведено детальное изучение распространения терминалей аксонов корзинчатых, т. е. тормозящих нейронов в разных слоях двигательной области коры мозга. Определены размеры, длина и характер ветвлений их аксонов [30]. Показано, что аксонные разветвления этих нейронов располагаются в пределах вертикальных пластин, расположенных перпендикулярно к длине извилин. Такие пластины имеют толщину около 0,2 мм и длину 1—2 мм. По вертикали пластинка охватывает 2—5 слоёв коры мозга. Аксонные ветвления корзинчатых нейронов образуют синапсы на всех пирамидных нейронах, находящихся в такой пластине.

Тесная функциональная связь между корзинчатыми-тормозящими и пирамидными эффекторными нейронами выявляется при изучении их преднатального развития. В каждом слое коры мозга обе эти системы нейронов возникают одновременно [31]. На основании этих данных создана концепция о наличии в коре мозга корзинчато-пирамидной системы нейронов, сформированных в вертикальные пластинкообразные колонки [32]. Размеры и форма этих колонок обусловлены почти исключительно длиной и характером разветвлений аксонов корзинчатых нейронов. Схематически такая колонка-пластинка представлена на рис. 1.

Кроме двигательной области вертикальные пластинкообразные колонки описаны в зрительной коре [26]. Такую же форму они имеют, по-видимому, и в слуховой коре.

В двигательной области коры мозга выделено несколько типов корзинчатых нейронов по их размеру, месту расположения и связям. Среди них нейроны гигантской, большой, средней и малой величины. Аксоны больших нейронов разветвляются преимущественно в 4 и 5 слоях коры мозга, а аксоны малых нейронов — во втором и верхней части третьего слоев [30]. По характеру ветвления аксона также выделено три группы звездчатых корзинчатых нейронов: 1) с преимущественно вертикальным направлением; 2) с горизонтальным ходом коллатералей и 3) смешанным горизонтально-вертикальным расположением ветвлений [3].

На основании данных о ветвлении аксонов корзинчатых нейронов в горизонтальном и вертикальном направлениях можно полагать, что один такой нейрон может оказывать тормозящее действие на пирамидные нейроны, находящиеся от него на расстоянии 500 мкм по горизонтали и на 600—800 мкм по вертикали. По данным электрофизиологических исследований, длина горизонтальных аксонов тормозящих нейронов в 4 слое слуховой коры достигает 1,5 мм [10].

При изучении методом Гольджи пространственного расположения дендритов и ветвлений аксонов у нейронов соматической коры выделено 9 типов непиримидных нейронов [28]. По характеру ветвления

аксонов звездчатые нейроны большими и малыми колонками являются тормозящими колонками во втором и пятом

Вопрос об участии объединений-модулей деятельности коры мозга торможениями. Характер про-

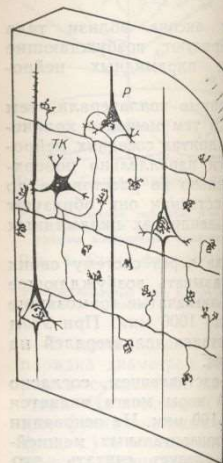


Рис. 1. Схема связей тормозящих нейронов (P) в 4 слое коры мозга

Рис. 2. Схема связей разных

А — вертикальный срез через все на уровне 3 (слева) и 2 (справа). ТК — тормозящий нейрон типа ка большой корзинчатый тормозящий

аксонных ветвлений от областей и слоев неокор разные тормозящие нейроны-канделябры, пучине и геометрии ареала форму как вертикальные пластины (рис. 2). Разм точно широко. Так, уча мозга малых корзинчат лей небольшого размера заики» возбуждения и т

Участие же в формах ронов с широким и спек

Физиол. журн., 1984, т. 30, № 3

роли процесса торможения в деятельности тормозящих нейронов в их органических вопросах функциональной архитектуры при изучении этого вопроса нейроны являются обязательным процессом торможения играет величина макромодулей [2, 3, 39, 40]. Изучения в процессах, происходящих при изучении реакций нейронов на афферентные раздражения. Изучение того или иного участка корковой колонки возникает возмущение [35]. Однако нейронам не являлся не выясненным. Реальные вопросы возникли после открытия в

тормозящих нейронов в структуре имели морфологические исследования, проведенное детальное изучение в корзинчатых, т. е. тормозящих области коры мозга. Определены их аксоны [30]. Показано, что аксоны располагаются в пределах перпендикулярно к длине излучения около 0,2 мм и длину 1—2 мм. Аксонные ветви в 5 слое коры мозга. Аксонные ветви синапсы на всех пирамидных пластинках.

Между корзинчатыми-тормозящими нейронами выявляется при изучении слоев коры мозга обе эти системы [31]. На основании этих данных в корке мозга корзинчато-пирамидных в вертикальные пластинки. Форма этих колонок обусловлена ветвлением аксонов коры. Колонка-пластинка представляет

вертикальные пластинкообразные колонки. Такую же форму они имеют,

всегда выделено несколько типов мест расположения и связей. В 4, средней и малой величины. Преимущественно в 4 и 5 слоях — во втором и верхнем ветвлении аксона также выделены нейроны: 1) с преимущественно горизонтальным ходом аксона, 2) с горизонтальным ходом аксона, 3) с вертикальным расположением аксона.

Аксоны корзинчатых нейронов в ветвлениях можно полагать, что их действие на пирамидные нейроны 500 мкм по горизонтали. По данным электрофизиологических исследований аксоны тормозящих нейронов имеют 1,5 мм [10].

Пространственного расположения аксонов соматической коры выделено [28]. По характеру ветвления

аксонов звездчатые нейроны 1 и 6 типа имеют большое сходство с большими и малыми корзинчатыми нейронами. Предполагается, что они являются тормозящими и принимают участие в формировании колонок во втором и пятом слоях коры мозга [39].

Вопрос об участии тормозящих нейронов в структуре нейронных объединений-модулей детально разработан Сентаготти [39, 40]. В предлагаемых им моделях «функциональных возбуждимо-тормозных модулей» коры мозга тормозящие нейроны являются обязательными элементами. Характер пространственного расположения их дендритов и

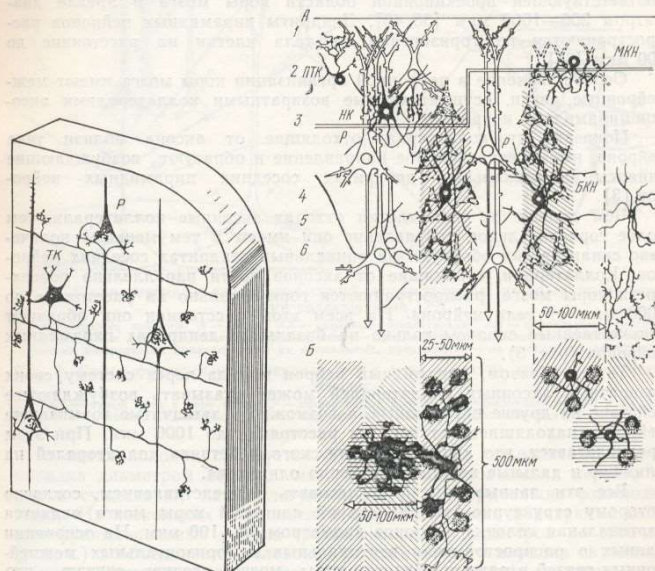


Рис. 1. Схема связей тормозящего корзинчатого нейрона (ТК) с пирамидными нейронами (Р) в 4 слое коры мозга и формирование пластинкообразной вертикальной колонки.

Рис. 2. Схема связей разных тормозящих нейронов с пирамидными нейронами в различных слоях коры мозга [3, 9].

А — вертикальный срез через все слои коры (цифры слева), Б — тангенциальный срез слоев коры на уровне 3 (слева) и 2 (справа). ПТК — пирамидный нейрон, ПЧН — пучковидный тормозящий нейрон, НК — тормозящий нейрон типа канделла, МНН — малый корзинчатый тормозящий нейрон, БКН — большой корзинчатый тормозящий нейрон. Линии со стрелками — размеры ветвления тормозящих нейронов.

аксонных ветвлений определяет форму и размеры модулей в различных областях и слоях неокортекса. Так как в структуре модулей участвуют разные тормозящие нейроны (большие и малые корзинчатые нейроны, нейроны-канделлы, пучковидные нейроны), имеющие разные по величине и геометрии ареалы ветвления их аксонов, то модули могут иметь форму как вертикальных цилиндрических колонок, так и колонок-пластин (рис. 2). Размеры модулей также могут варьировать достаточно широко. Так, участие в структуре модулей второго слоя коры мозга малых корзинчатых нейронов обусловило наличие в нем модулей небольшого размера и как следствие этого «мелкозернистой мозаики» возбуждения и торможения.

Участие же в формировании модулей больших корзинчатых нейронов с широким и специфическим для них ареалом ветвления аксонов

привело к наличию в 3—5 слоях неокортекса пластинообразных модулей большого размера с «крупнозернистой» мозанкой распределения возбуждения и торможения [40].

Кроме размеров и геометрии ветвления аксонов тормозящих нейронов на ширину корковых колонок влияют размеры ареалов разветвлений в коре мозга восходящих таламо-кортикальных волокон, а также длина и характер расположения дендритов корковых нейронов. По данным морфологических исследований, одно восходящее таламо-кортикальное волокно образует синаптические окончания на нейронах соответствующей проекционной области коры мозга в ареале диаметром 300—1000 мкм [38, 40]. Дендриты пирамидных нейронов распространяются по горизонтали от тела клетки на расстояние до 600 мкм [38].

Особое значение в нейронной организации коры мозга имеют межнейронные связи, осуществляемые возвратными коллатеральными аксонов пирамидных нейронов.

Показано, что коллатерали, отходящие от аксона вблизи тела нейрона, имеют вертикальное направление и образуют возбуждающие синапсы на апикальных дендритах соседних пирамидных нейронов [3].

Чем дальше от тела клетки отходят аксонные коллатерали, тем более горизонтальное направление они имеют и тем меньшее количество синапсов они образуют на апикальных дендритах соседних нейронов. Коллатерали, отходящие от аксонов почти параллельно поверхности коры мозга, распространяются горизонтально на расстояние до 1000 мкм от тела нейрона. На всем этом расстоянии они образуют множественные синапсы только на базальных дендритах пирамидных нейронов (рис. 3).

Таким образом, пирамидный нейрон выхода через систему своих возвратных аксонных коллатералей может оказывать возбуждающее действие на другие пирамидные, а возможно и звездчатые тормозящие нейроны, находящиеся от него на расстоянии до 1000 мкм. При этом предполагается, что «сила синаптического действия» коллатералей на ближние и дальние нейроны примерно одинакова.

Все эти данные трудно согласовать с представлением, согласно которому структурно-функциональной единицей коры мозга является вертикальная колонка нейронов диаметром 30—100 мкм. На основании данных о распространении вертикальных и горизонтальных межнейронных связей в разных областях коры мозга следует считать, что размеры колонок (модулей) должны быть значительно большими. Это было одной из причин возникновения концепций о том, что в коре мозга, наряду с вертикальными колонками диаметром 30—100 мкм, называемыми миниколонками, имеются более сложные нейронные комплексы — макроколоники, состоящие из большого (несколько сот) количества миниколонок. Миниколонки объединяются в макроколоники как внешними (афферентные входы), так и внутренними внутрикорковыми (аксоны тормозящих нейронов и возвратные коллатерали пирамидных нейронов) связями [34]. В разных областях коры мозга ширина макроколонок составляет 500—1000 мкм. Их поперечное сечение может иметь форму круга, овала или удлиненного четырехугольника, что соответствует цилиндрической или пластинчатой форме колонок.

Нейроны миниколонки избирательно реагируют на определенный параметр афферентного раздражения и образуют элементарный модуль обработки информации. В отличие от этого в макроколонке происходит сложная обработка информации с учетом нескольких параметров раздражения. Поэтому она характеризуется как «сложная обрабатывающая и распределяющая единица, которая связывает ряд входов с несколькими выходами» [34, с. 57]. Можно полагать, что в такой обработке импульсации, поступающей в макроколоники, процессу торможения принадлежит важная роль.

Интересной попыткой исследований с концепцией модуля является представление о модуле [2, 3]. Соматомодуль мультисенсорной коры — с диаметром 100 мкм,

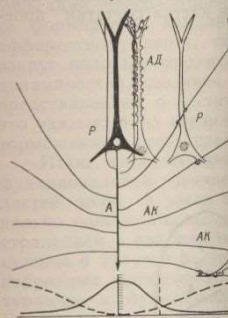


Рис. 3. Схема пирамидно-пирамидного нейрона.

Р — пирамидные нейроны, А — аксон, БД — базальный дендрит, АД — апикальный дендрит, С — синапсы, В — возвратные коллатерали.

Рис. 4. Схема формирования колонки.

А — афферентный вход в кору мозга, БД — базальный дендрит, КЛ — колонка.

4—6 таких колонок образуют модуль диаметром 300—1000 мкм. В рядке существуют как возбуждающие, так и тормозящие синапсы. Из нескольких модулей образуются функциональные модули (рис. 4.) в объединении модулей принимают участие таламо-кортикальные волокна, идущие в возвратных коллатеральных аксонах больших корзинчатых нейронов. Модуль представляет собой сложную нейронную систему, в которой характер импульсации определяется как количеством возбуждений, так и возбуждением между элементами модуля, определяющим динамику работы модуля, является

На основании анализа данных сделан вывод, что в коре мозга можно выделить единый структурно-функциональный модуль, который характеризуется определенными выходами и входами, функциональные особенности которого определяются количеством возбуждений и торможений.

Данные других исследований показывают, что в коре мозга [10, 12, 22]. Торможение и тормозные нейроны связаны внутрикорковыми

кортекса пластинчатых модулей мозжечка мозаикой распределения

вления аксонов тормозящих нейронных размеров ареалов разветвляющихся кортикальных волокон, а так дендритов корковых нейронов. По ий, одно восходящее таламо-корические окончания на нейронах сти коры мозга в ареале диариты пирамидных нейронов растела клетки на расстояние до

анизации коры мозга имеют межзвратными коллатерали аксо-ящие от аксона вблизи тела ение и образуют возбуждающие соседних пирамидных нейро-

дят аксонные коллатерали, тем и имеют и тем меньшее количе-ельных дендритов соседних нейронов почти параллельно поверхгоризонтально на расстояние до этом расстоянии они образуют зальных дендритах пирамидных

он выхода через систему своих ожет оказывать возбуждающее можно и звездчатые тормозящие стоянии до 1000 мкм. При этом ого действия» коллатералей на одинакова.

ать с представлением, согласно единицы коры мозга является ром 30—100 мкм. На основании ных и горизонтальных межнеймозга следует считать, что ыть значительно большими. Это концепций о том, что в коре ками диаметром 30—100 мкм, более сложные нейронные ком-большого (несколько сот) ко-объединяются в макроколонки так и внутренними внутрикор-и возвратные коллатерали пи-разных областях коры мозга —1000 мкм. Их поперечное се-или удлиненного четырехуголькой или пластинчатой форме

реагируют на определенный па-образуют элементарный модуль этого в макроколонке происхо-учетом нескольких параметров уется как «сложная обрабаты-которая связывает ряд входов жно полагать, что в такой об-макроколонки, процессу тормо-

Интересной попыткой согласовать новые данные морфологических исследований с концепцией о вертикально колонковой организации коры мозга является предположение о трехкомпонентной структуре коркового модуля [2, 3]. Согласно этому предположению, основной элемент макромоделей мультимодальных объединений корковых нейронов в сенсомоторной коре — это вертикальные колонки нейронов с внешним диаметром 100 мкм, являющиеся колонками первого порядка. Из

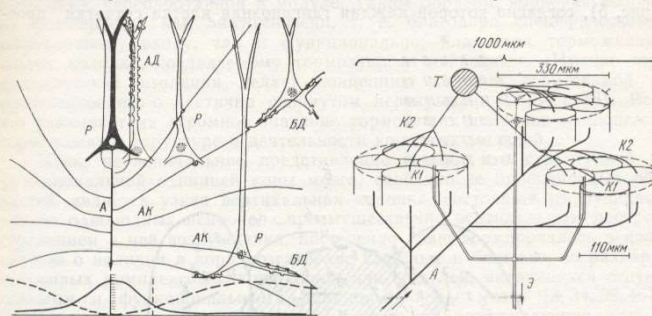


Рис. 3. Схема пирамидно-пирамидных связей, осуществляемых их возвратными аксонными коллатералими [39].

P — пирамидные нейроны, А — аксон, АК — аксонные коллатерали, АД — апикальные дендриты, БД — базальные дендриты. Сплошная линия внизу — предполагаемое количество синапсов, активируемых возвратными коллатералими на апикальных, прерывистая — на дистальных дендритах.

Рис. 4. Схема формирования макроколонки в коре мозга из вертикальных микроколонки.

А — афферентный вход в кору мозга; Э — эфферентный выход; Т — тормозящий нейрон и его ветвления; К1 — колонка первого порядка; К2 — колонка второго порядка [2].

4—6 таких колонок образуется функциональное объединение второго порядка диаметром 300—400 мкм. Между микроколонками первого порядка существуют как облегчающие, так и тормозящие взаимодействия. Из нескольких объединений второго порядка образуются сложные функциональные модули третьего порядка диаметром до 1000 мкм (рис. 4.) в объединении колонок первого и второго порядка в макро-модуль принимают участие три фактора: ветвление афферентного таламо-кортикального волокна, длина (около 1000 мкм) горизонтально идущих возвратных коллатералей аксонов пирамидных нейронов и аксоны больших корзинчатых тормозящих нейронов. При этом макро-модуль представляется как достаточно пластическая структура, в которой характер импульсации, выходящей на аксоны выхода, определяется как количеством и качеством поступающих в модуль возбуждений, так и возбуждающими и тормозящими взаимодействиями между элементами модуля. Принимается, что главным фактором, определяющим динамику процессов возбуждения и торможения в нейронах модуля, является внутрикорковое торможение [3].

На основании анализа морфологических и электрофизиологических данных сделан вывод, что «в деятельности сенсомоторной коры можно выделить единый системный принцип, который заключается в том, что жесткие структурно организованные нейронные модули, обладая распределенными выходами, могут включаться в различные обширные функциональные объединения, характеризующиеся высокой пластичностью благодаря координирующей функции специфичных тормозных кортикальных механизмов» [2, с. 31].

Данные других исследователей также указывают на важную роль торможения и тормозящих связей в функциональной организации коры мозга [10, 12, 22]. По данным [22], каждый нейрон зрительной коры связан внутрикорковыми тормозящими связями со всеми нейрона-

ми, находящимися в структуре модуля. В отличие от возбуждающих связей, имеющих преимущественно вертикальное направление, тормозящие связи являются в основном горизонтальными. На основании данных, полученных при изучении реакций отдельных нейронов, сделан вывод, что горизонтальные внутрикорковые связи являются «преимущественно, если не исключительно тормозящими» [22, с. 513]. Предложена схема тормозящих взаимодействий в нейронах зрительной коры (рис. 5), согласно которой каждая ганглиозная клетка сетчатки прое-

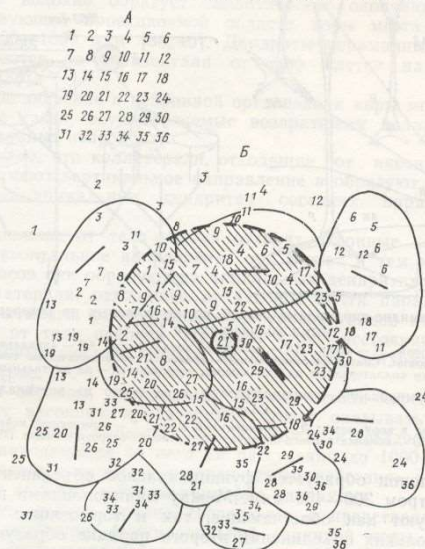


Рис. 5. Гипотетическая схема проекций клеток сетчатки на нейроны зрительной коры [22].  
А — номера клеток сетчатки. Б — места их проекций в зрительной коре. Заштрихованный круг — область торможения, возникающего при раздражении одной клетки сетчатки (клетка 21).

цируется на несколько нейронов зрительной коры, что создает довольно широкое статистическое перекрытие рецептивных полей. Это широкое представительство зрительного поля проецируется на сеть нейронов с взаимоперекрывающимся торможением. В результате этого возбуждение нейрона, находящегося в центре поля (на схеме нейрон 21), сопровождается одновременным торможением соседних нейронов [22]. Предполагается, что такое же обилие тормозящих связей и такой же принцип взаимодействия возбуждения и торможения имеют место во всех других областях коры мозга [22].

Предположение об обилии тормозящих связей в коре мозга подтверждается данными, полученными при изучении постсинаптических потенциалов на слабо деполяризованных корковых нейронах [10, 14]. Так как снижение уровня мембранного потенциала способствует развитию в нейроне ТПСР и препятствует возникновению ВПСР и потенциала действия, то эти условия благоприятствуют выявлению всех тормозящих входов к исследуемому нейрону. Оказалось, что в таких условиях соответствующее афферентное раздражение вызывает ТПСР у 70—80 % исследуемых нейронов. Все эти ТПСР возникают при участии вставочных тормозящих нейронов, которые возбуждаются непосредственно импульсами афферентных волокон (прямое афферент-

ное торможение) или воз-  
ных нейронов (возвратно  
зые нейроны, находящи  
действие на соседние ней

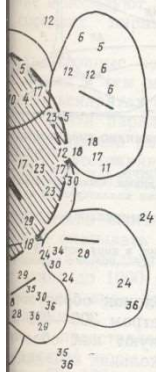
При помощи прямого  
роны, входящие в состав  
ность афферентного вход  
пульсации, переработан  
ка формируется как аф  
афферентному входу, та  
вокруг колонки, создава  
динамическая изоляция  
представлением о частич  
это указывает на огромн  
торможения в структуре

Итак, первоначально  
функциональной единице  
ластей, является узкая в  
нально однородных нейр  
странением в ней возбуж  
цепцию о наличии в коре  
нейронных комплексов-м  
турными и функционал  
В состав этих колонок  
тормозящие нейроны, чт  
цессах обработки посту  
ленном виде колонковая,  
ется с новыми данными  
физиологических и нейр  
Вместе с тем некоторые  
ся дискуссионными. Одн  
дальних нейронов в ст  
Известно, что при опреде  
не только по возникнове  
дения, но и по развитию  
активности, во всех про  
значительное количество  
Вопрос о том, входят ли  
ционной области колоно  
гаются в коре мозга ди  
их наличие в проекцион  
при решении вопроса о  
областей. Возможно, что  
тормозящими нейронами  
ральное торможение и п  
при действии раздраже  
Наличие в вертикальном  
му, что в нем, кроме не  
строго специфичной для  
поля, обнаруживаются н  
модальностей и раздра  
лей, что находится в пр  
колонковой теории о мо  
состав колонок.

Дискуссионным явл  
колонок в проекционны  
степени перекрытия и ме

Утверждение, что «к  
собрание изолированных  
с. 26], трудно согласова  
участком коры нужно с

ия. В отличие от возбуждающих вертикальное направление, тормозные — горизонтальными. На основании связей отдельных нейронов, сделанных в нейронах зрительной коры «премудрыми» [22, с. 513]. Предположительно в нейронах зрительной коры глиозная клетка сетчатки прое-



сетчатки на нейроны зрительной коры. Заштрихованный круг — одна клетка сетчатки (клетка 21).

ной коры, что создает довольно рецептивных полей. Это широко проецируется на сеть нейронов. В результате этого центра поля (на схеме нейрон торможением соседних нейронов торможением связей и та- ждения и торможения имеют га [22].

щих связей в коре мозга под- из изучении постсинаптических х корковых нейронах [10, 14]. потенциала способствует раз- возникновению ВПСР и по- оприятствуют выявлению всех рону. Оказалось, что в таких раздражение вызывает ТПСР е эти ТПСР возникают при в, которые возбуждаются не- волокон (прямое афферент-

ное торможение) или возвратными коллатеральными корковых пирамидных нейронов (возвратное торможение). В обоих этих случаях тормозящие нейроны, находящиеся в модуле, могут оказывать тормозящее действие на соседние нейроны в ареале диаметром 1—1,5 мм [10, 39].

При помощи прямого и возвратного торможения тормозящие нейроны, входящие в состав модуля, могут регулировать как интенсивность афферентного входа в модуль, так и эфферентный выход импульсации, переработанной в модуле. Таким образом, корковая колонка формируется как анатомически, т. е. благодаря специфическому афферентному входу, так и функционально, благодаря торможению вокруг колонки, создаваемому тормозящими нейронами. «Именно эта динамическая изоляция делает концепцию колонок совместимой с представлением о частично сдвинутом перекрывании» [34, с. 48]. Все это указывает на огромное значение тормозящих нейронов и процесса торможения в структуре и деятельности корковых модулей.

Итак, первоначальное представление о том, что структурной и функциональной единицей коры мозга, особенно ее проекционных областей, является узкая вертикальная колонка, состоящая из функционально однородных нейронов с преимущественно вертикальным распространением в ней возбуждения, постепенно трансформировалось в концепцию о наличии в коре мозга более сложных и больших по размеру нейронных комплексов-макроколонок или модулей, являющихся структурными и функциональными единицами коры мозга [3, 34, 39, 46]. В состав этих колонок (модулей) входят как возбуждающие, так и тормозящие нейроны, что обеспечивает участие торможения в процессах обработки поступающей в модуль информации. В таком обновленном виде колонковая, а точнее модульная теория, лучше согласуется с новыми данными, полученными в морфологических, электрофизиологических и нейрофизиологических исследованиях коры мозга. Вместе с тем некоторые вопросы этой проблемы продолжают оставаться дискуссионными. Одним из них является вопрос о месте полимодальных нейронов в структуре проекционных областей коры мозга. Известно, что при определении ответсособности корковых нейронов, не только по возникновению в них фазного коротколатентного возбуждения, но и по развитию тонического учащения или урежения фоновой активности, во всех проекционных областях коры мозга обнаружено значительное количество ди- и полимодальных нейронов [4, 13, 15, 19]. Вопрос о том, входят они в состав специфических для данной проекционной области колонок, образуют отдельные колонки или располагаются в коре мозга диффузно, не выяснен. Однако в любом случае их наличие в проекционных областях коры мозга должно учитываться при решении вопроса о структурно-функциональной организации этих областей. Возможно, что часть этих полимодальных нейронов является тормозящими нейронами, при участии которых осуществляется латеральное торможение и торможение, возникающее в нейронах модуля при действии раздражений не специфичных для него модальностей. Наличие в вертикальном модуле тормозящих нейронов приводит к тому, что в нем, кроме нейронов, реагирующих на раздражения одной, строго специфичной для него модальности и только его рецептивного поля, обнаруживаются нейроны, реагирующие на раздражения других модальностей и раздражения рецепторов соседних рецептивных полей, что находится в противоречии с одним из основных положений колонковой теории о мономодальности всех нейронов, входящих в состав колонки.

Дискуссионным является также вопрос о степени изолированности колонок в проекционных областях коры мозга, четкости их границ, степени перекрытия и межколонковых связях.

Утверждение, что «колонковая теория не рассматривает кору как собрание изолированных единиц, сцементированных в мозаику» [34, с. 26], трудно согласовать с положением, по которому элементарным участком коры нужно считать блок площадью примерно в квад-

ратный миллиметр и глубиной два миллиметра, и что остальные участки зрительной коры являются простым повторением этой элементарной единицы» [26, с. 194]. Такая точка зрения неизбежно приводит к выводу, что «что бы данная область коры ни делала, она делает это локально» и что на уровне проекционных областей коры мозга анализ раздражений должен быть «дробным» [26, с. 173]. Результаты этого анализа синтезируются затем в каких-то других более высоких структурах мозга. Предположение о том, что в проекционных областях коры происходит преимущественно анализ раздражений и что они не являются конечным пунктом для импульсов из соответствующих сенсорных систем, вполне правомочно. Однако известно, что в проекционных областях происходит и некоторый синтез раздражений, для чего необходимы не только внутриколонковые, но и внутрикорковые межмодульные связи.

Серьезное возражение вызывает то положение колонковой теории, согласно которому колонка является не только структурной, но и функциональной единицей любой области коры мозга. Эти возражения высказаны в ряде статей Крейцфельда [22, 23]. Так как при поступлении в головной мозг любой информации в процесс ее обработки, особенно при определении ее значения для организма, вовлекаются многие корковые и подкорковые структуры, в том числе и соответствующие колонки, то выделение колонок в отдельные функциональные единицы является необоснованным. Взамен колонковой теории выдвигается представление, согласно которому кора мозга представляет собой нейронную сеть, выполняющую функцию «нелинейного пространственно-временного фильтра, избирательно пропускающего лишь определенные сигналы, поступающие в нее по таламо-кортикальным волокнам» [22]. В механизмах выделения этих сигналов торможению принадлежит ведущая роль. Внутрикорковое торможение принимает также участие в приспособляемости определенных характеристик коркового фильтра в процессе его деятельности. Предполагается, что это свойство функциональной приспособляемости (адаптации) коркового фильтрации импульсов из внешней и внутренней среды является основным условием памяти [22].

Дискуссионным в колонковой теории является также вопрос о степени пластичности и динамичности функциональных свойств колонок (модулей) и их связей. Вопрос этот имеет большое значение при изучении корковых процессов, связанных с формированием временных связей при выработке условных рефлексов. В какой степени изменяются свойства и связи модуля при образовании условного рефлекса на раздражение, которое анализируется в данном случае? Отличаются ли друг от друга колонки (модули) той или иной проекционной области, по-разному вовлеченные в процессы высшей нервной деятельности? Из утверждения, что знать организацию какой-либо одной колонки коры проекционной области, значит знать организацию всей области, следует, что все колонки области одинаковы, т. е. что они если и изменялись при жизни животного, то изменялись все одинаково. В этом отношении нам кажется более приемлемой точка зрения, согласно которой, хотя структура и связи колонки (модуля) детерминированы генетически, она обладает некоторой пластичностью и ее функциональная организация может изменяться постнатальным опытом. Еще большую степень пластичности имеют более крупные нейронные объединения, динамически формирующиеся из неспецифических модулей. Предполагается, что «главным процессом, определяющим формирование и удержание подобного типа мультимодальных объединений, является внутрикорковое торможение» [3, с. 40].

Признание наличия у корковых колонок (модулей) пластических свойств сближает колонковую теорию с теорией корковых ансамблей [8, 9]. В отличие от модулей, свойства и связи которых в значительной степени детерминированы генетически, ансамбли представляют собой динамические нейронные формирования, «размеры и конфигурация ко-

торых существенно изменяются в процессе функционального состояния при образовании условных рефлексов, структура которых зависит от характера рефлекса» [8].

Данные о соотношении различных нейронных ансамблей в формировании ансамбля участия [9].

Можно полагать, что системы при образовании рефлексов дит при обязательном участии

Концепция и данные корковых модулей и роли в процессах обработки информации модулей в крупные мультимодальные колонки теории, представления о колонках из структуры функциональных единиц

Вместе с тем вопросы торможения участия в процессах формирования рефлексов ясен. Достаточной ясности в низмах обычного латентного периода что оно осуществляется в виде образцом раздражения одних нейронов в одних колонках ка неясно. В частности, мозаичные нейроны, вызываемые, то каким образом колонки, часто находящиеся в тормозимых, то как оложенными в рецептивных случаях тормозящие нейроны возбуждением на колонки и на раздражения ципу одинаковой модальности нейронов колонки. Дополнения и других вопросов в процессах, происходящих

INHIBITORY

Data are presented on the functional organization of the cortex in their activity. It is shown that the organization of neuronal modules in the cortex depends on the length and branching of the axons and the problem on the column and module

A. A. Bogomoletz Institute of Physiology, Ukrainian Academy of Sciences, Ukrainian SSR

1. Антонова А. М. Пространственная организация коры. — Арх. анат. и физиол. науки, 1978, — 56 с.
2. Батуев А. С. Кортикальные ансамбли. — Успехи физиол. наук, 1978, — 56 с.
3. Батуев А. С., Демьяненко В. И. Ансамбли коры. — Успехи физиол. наук, 1978, — 56 с.

иллиметра, и что остальные участ-  
ком повторением этой элементар-  
точка зрения неизбежно при-  
область коры ни делала, она де-  
проекционных областей коры моз-  
«дробным» [26, с. 173]. Результа-  
ем в каких-то других более высо-  
не о том, что в проекционных  
еимущественно анализ раздраже-  
м пунктом для импульсов из со-  
олне правомочно. Однако извест-  
исходит и некоторый синтез раз-  
только внутрикортковые, но и

то положение колонковой теории,  
не только структурной, но и фун-  
ти коры мозга. Эти возражения  
та [22, 23]. Так как при поступле-  
нии в процесс ее обработки, осо-  
для организма, вовлекаются мно-  
и, в том числе и соответствующие  
ельные функциональные единицы  
колонковой теории выдвигается  
а мозга представляет собой ней-  
«нелинейного пространственно-  
опускающего лишь определенные  
о-кортикальным волокнам» [22].  
в торможении принадлежит ве-  
ние принимает также участие в  
актеристик коркового фильтра в  
ется, что это свойство функцио-  
и) коркового фильтрация им-  
является основным условием

и является также вопрос о сте-  
функциональных свойств колонок  
еет большое значение при изу-  
с формированием временных  
игов. В какой степени изменя-  
изовании условного рефлекса на  
в данном случае? Отличаются  
ой или иной проекционной об-  
ессы высшей нервной деятель-  
низацию какой-либо одной ко-  
начит знать организацию всей  
асти одинаковы, т. е. что они  
то, то изменялись все одинако-  
днее приемлемой точка зрения,  
зи колонки (модуля) детерми-  
некоторой пластичностью и ее  
меняться постнатальным опы-  
имеют более крупные нейронные  
еся из неспецифических моду-  
цессом, определяющим форми-  
мультимодальных объединений,  
8, с. 40].

понок (модулей) пластических  
теорией корковых ансамблей  
связи которых в значительной  
ансамбли представляют собой  
размеры и конфигурация ко-

торых существенно изменяются в зависимости от вида раздражения  
и функционального состояния мозга» [8, с. 127]. Предполагается, что  
при образовании условных рефлексов происходит формирование ан-  
самблей, структура которых определяется характером вырабатываемо-  
го рефлекса [8].

Данные о соотношении возбуждающихся, тормозящихся и нереаги-  
рующих нейронов в центре ансамбля и на разном удалении от него в  
разные сроки развития нейронной реакции коры мозга показали, что  
в формировании ансамбля процесс торможения принимает активное  
участие [9].

Можно полагать, что формирование динамических микро- и макро-  
систем при образовании условных рефлексов [5, 16] также происхо-  
дит при обязательном участии внутрикорткового торможения.

Концепция и данные об участии тормозящих нейронов в структуре  
корковых модулей и роли торможения как во внутримодульных про-  
цессах обработки информации, так и в функциональном объединении  
модулей в крупные многомодульные системы существенно изменили  
колонковую теорию, превратив ее в модульную теорию строения коры  
мозга. Колонки из структурно-топографических единиц превратились  
в функциональные единицы.

Вместе с тем вопрос о нейронных механизмах, при помощи кото-  
рых торможение участвует в деятельности корковых модулей, не сов-  
сем ясен. Достаточной ясности нет даже в вопросе о нейронных меха-  
низмах обычного латерального торможения. Не вызывает сомнений,  
что оно осуществляется при участии тормозящих нейронов, но каким  
образом раздражение одних и тех же рецепторов вызывает возбужде-  
ние нейронов в одних корковых колонках и торможение в других, по-  
ка неясно. В частности, неизвестно, в каких колонках находятся тор-  
мозящие нейроны, вызывающие это торможение. Если в возбуждае-  
мых, то каким образом их импульсы доходят до нейронов тормозящих  
колонок, часто находящихся от них на значительном расстоянии. Если  
в тормозящих, то как осуществляется их связь с рецепторами, рас-  
положенными в рецептивном поле других колонок. Важно, что в обоих  
случаях тормозящие нейроны, находящиеся в колонке, должны реаги-  
ровать возбуждением на раздражение рецептивных полей других ко-  
лонок и на раздражения других модальностей, что противоречит прин-  
ципу одинаковости модальности и одинаковости рецептивных полей у всех  
нейронов колонки. Дополнительные исследования необходимы для ре-  
шения и других вопросов, связанных с участием тормозящих нейронов  
в процессах, происходящих в модулях.

F. N. Serkov

#### INHIBITION AND ARCHITECTONICS OF THE CEREBRAL CORTEX

Data are presented on the significance of inhibitory neurons in the structural-and-  
functional organization of the cerebral cortex projection areas and on the role of inhibition  
in their activity. It is shown that inhibitory neurons are an obligatory structural component  
of neuronal modules in the cerebral cortex and their size and shape depend significantly  
on the length and branching pattern of inhibitory neuron, axons. The present state of the  
problem on the column and module theories of the cerebral cortex structure is analyzed.

A. A. Bogomoletz Institute of Physiology,  
Academy of Sciences, Ukrainian SSR, Kiev

#### Список литературы

1. Антонова А. М. Пространственная организация нейронных ансамблей слуховой коры  
мозга кошки. — Арх. анатомии, 1975, 68, № 1, с. 73—78.
2. Батуев А. С. Кортикальные механизмы интегративной деятельности мозга. — Л.:  
Наука, 1978. — 56 с.
3. Батуев А. С., Демьяненко Г. П. Степень свободы нейрона и корковые нейронные мо-  
дули. — Успехи физиол. наук, 1983, 14, № 1, с. 27—44.

4. Вислевский Н. И. Нейрональные механизмы коры больших полушарий. — Л.: Медицина, 1968. — 189 с.
5. Заркевич Г. Г. Нейрональные механизмы корковой интеграции. — Л.: Наука, 1980. 174 с.
6. Казюков В. Н. Функциональные нейронные комплексы как основа интегративных-функциональных ассоциативной области коры головного мозга. — В кн.: Структурно-функциональные механизмы корковой интеграции, Горький, 1976, с. 102—104.
7. Казюков В. Н., Шевченко Н. И., Пронькин В. Г. Колонки в коре головного мозга. — Успехи физiol. наук, 1979, 10, № 4, с. 96—115.
8. Коган А. Б. О реальных нейронных ансамблях, образующихся при деятельности эральных структур мозга. — Нейрофизиология, 1969, 1, № 2, с. 123—129.
9. Коган А. Б. Нейронные ансамбли как элементы конструкции нервного центра. — В кн.: Механизмы объединения нейронов в нервном центре. Л.: Наука, 1974, с. 21—26.
10. Серков Ф. Н. Электрофизиология высших отделов слуховой системы. — Киев: Наук. думка, 1977. — 214 с.
11. Серков Ф. Н. О тормозящих системах в структурах мозга. — Физиол. журн., 1982, 28, № 2, с. 131—138.
12. Серков Ф. Н. Характеристика, нейронные механизмы и функциональное значение коркового торможения. — Там же, 1983, 29, № 2, с. 207—215.
13. Серков Ф. Н., Хоревин В. И., Шелест И. И., Гайдай Н. И. Реакции нейронов слуховой коры на незвуковые раздражения. — Там же, 1981, 27, № 4, с. 451—458.
14. Серков Ф. Н., Яновский Е. Ш. Постнаталитические потенциалы нейронов слуховой коры кошки. Нейрофизиология, 1971, 3, № 4, с. 339—349.
15. Скребицкий В. Г., Бомштейн О. З. Модуляция активности нейронов зрительной коры бодрствующего кролика различными незрительными стимулами. — Физиол. журн. СССР, 1967, 53, № 2, с. 129—138.
16. Хананашвили М. М. Механизмы нормальной и патологической условно-рефлекторной деятельности. — Л.: Наука, 1972.
17. Abeles M., Goldstein M. H. Functional architecture in cat primary auditory cortex: columnar organization and organization according to depth. — J. Neurophysiol., 1970, 33, N 1, p. 172—187.
18. Asanuma H., Rosen I. Electrical cytoarchitectural study of the cats motor cortex. — In: Corticothalamic projections and sensorimotor activities. New York: Raven press, 1972, p. 375—378.
19. Bental E., Dafny N., Feldman S. Convergence of auditory and visual stimuli on single cells in the primary visual cortex of unanesthetized unrestrained cats. — Exp. Neurology, 1968, 20, N 2, p. 341—351.
20. Bonin von G., Mehler W. R. On columnar arrangement of nerve cells in cerebral cortex. — Brain Res., 1971, 27, N 1, p. 1—9.
21. Colonnier M. L. The structural design of the neocortex. — In: Brain and conscious experience. Berlin: Springer, 1966, p. 1—23.
22. Creutzfeldt O. D. Generality of the functional structure of neocortex. — Naturwissenschaften, 1977, 64, N 11, p. 507—517.
23. Creutzfeldt O. D. The neocortical link. Thoughts on the generality of structure and function of the neocortex. — In: Architectonics of the cerebral cortex. New York: Raven press, 1978, 3, p. 357—389.
24. Dykes R. W. The anatomy and physiology of the somatic sensory cortical regions. — Progress in Neurobiol., 1978, 10, N 1, p. 33—88.
25. Hubel D. H., Wiesel T. N. Shape and arrangement of columns in cat's striate cortex. — J. Physiol., 1963, 165, N 3, p. 559—568.
26. (Hubel D. H., Wiesel T. N.) Хьюбел Д., Визел Т. Центральные механизмы зрения. — В кн.: Мозг. М.: Мир, 1982, с. 167—197.
27. Jmig T. J., Adrian H. O. Binaural columns in the primary field (A1) of cat auditory cortex. — Brain Res., 1977, 138, N 1, p. 241—257.
28. Jones E. G. Varieties and distribution of non-pyramidal cells in the somatic sensory cortex of the squirrel monkey. — J. Comp. Neurol., 1975, 160, N 2, p. 205—267.
29. Lorente de No R. The cerebral cortex: architecture, intracortical connections and motor projections. — In: Physiology of the nervous system. Oxford Univ. press., 1938, p. 291—339.
30. Marin-Padilla M. Origin of the pericellular cells of the human motor cortex. — Brain Res., 1969, 14, N 3, p. 633—646.
31. Marin-Padilla M. Prenatal and early postnatal ontogenesis of the human motor cortex Golgi study. I. The sequential development of the cortical layers. — Ibid., 1970a, 23, N 1, p. 167—183.
32. Marin-Padilla M. Prenatal and early postnatal ontogenesis of the human motor cortex II. The basket-pyramidal system. — Ibid., 1970, 23, N 1, p. 185—192.
33. Mountcastle V. B. Modality and topographic properties of single neurons of the cat's somatic sensory cortex. — J. Neurophysiol., 1957, 20, p. 408—434.
34. (Mountcastle V.) Маунткасл В. Организающий принцип функции мозга. — Элементарный модуль и распределенная система. — В кн.: Дж. Эдлеман, В. Маунткасл. Разумный мозг. М.: Мир, 1981, с. 15—67.
35. Mountcastle V. B., Powell T. P. S. Neural mechanisms subserving cutaneous sensibility with special reference to the role of afferent inhibition in sensory perception and discrimination. — Bull. Johns Hopkins Hosp., 1959, 105, p. 201—232.
36. Merzenich M. M., Brugge J. F. Representation of the superior temporal plane of the macaque monkey. — Brain Res., 1973, 50, N 2, p. 275—296.

37. Powell T. P., Mauncastle  
cortex of the postcentral g.  
105, p. 133-162.
38. Sousa-Pinto A. Structure of  
Biol., 1973, 3, N 1, p. 112-1.
39. Szentagothai J. The «modu-  
1975, 95, N 2/3, p. 475-496.
40. (Szentagothai J., Arbib M.)  
ной системы. — М.: Мир, 19
41. Towe A. Notes on the hypot  
cortex. — Brain Behav. Evol.

Ин-т физиологии  
им. А. А. Богомольца АН УССР

УДК 616-008.9-092.9:612.73:612.015.38

# ИЗУЧЕНИЕ В ГЛАДКИХ МЫШЦАХ ПРИ НАРУШЕ

Нервная регуляция т  
нейрогенных дистрофий  
теоретической и практич  
является традиционным  
и патофизиологии. Больш  
ли И. П. Павлов, Л. А. С  
терес к вопросу о нерв  
проявлял А. А. Богомол  
продолжает углубленно р  
Украине.

Следует сказать, что скопированного процесса наиболее в рубежом изучались, главным мышцах, поскольку скелет для воспроизведения не подходит, а к ней нервных метаболических, функция 16, 20]. Менее всего нарушения нервной регуляции мышечных желудочно-кишечных гладких мышц являются ональных элементов пищи все отделы желудочно-кишечного как экстраорганный (сигну, так и собственную систему, представленную сомнения, что тот мощный желудке и кишечнике, не пищеварительного тракта трофику гладких мышц. го является тот факт, что кишечника у людей (большинство) наблюдаются выраженные телствует о том, что при в них возникает нейроген