

- Гаркавенко В. В. Характеристика взрывной электрической активности разных ядер таламуса. — Физiol. журн., 1983, 29, № 2, с. 157—162.
- Гусельников В. И. Электрофизиология головного мозга. — М.: Высш. шк., 1976.—433 с.
- Коник О. Е. Особенности электрической активности разных областей коры головного мозга кошки: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. — Киев, 1977.—18 с.
- Кратин Ю. Г. Анализ сигналов мозгом. — Л.: Наука, 1977.—240 с.
- Кратин Ю. Г., Зубкова Н. А., Лавров В. В. и др. Зрительные пути и система акти- вации мозга. — Л.: Наука, 1982.—156 с.
- Нарикашвили С. П., Каджая Д. В., Тимченко А. С. Эволюция вспышек «веретен» в электрической активности головного мозга у кошек при барбитурном наркозе. — Физiol. журн. СССР, 1974, 60, № 5, с. 673—680.
- Росси Дж. Ф., Цанкетти А. Ретикулярная формация ствола мозга. — М.: Изд-во иностр. лит., 1960.—263 с.
- Серков Ф. Н., Казаков В. Н. Нейрофизиология таламуса. — Киев: Наук. думка, 1980.—260 с.
- Серков П. М., Макулькин Р. Ф. Синхронізуючі і десинхронізуючі системи головного мозку. — Фізiol. журн., 1969, № 5, с. 699—707.
- Andersen P., Andersson S. A. Physiological basis of the alpha rhythm. — New York: Appleton—Century—Croftes, 1968.—235 p.
- Andersen P., Andersson S. A., Lomo T. Patterns of spontaneous rhythmic activity within various thalamic nuclei. — Nature, 1966, 211, N 5051, p. 888—889.
- Bowsher D. Diencephalic projections from the midbrain reticular formation. — Brain Res., 1975, 95, N 2/3, p. 211—220.
- Bremer F. The neurophysiological problem of sleep. — In: Brain mechanisms and consciousness / Ed. J. E. Delafresnaye, Springfield: Illinois. USA, 1954, p. 137—162.
- Dempsey E. W., Morison R. S. The production of rhythmically recurrent cortical potentials after localized thalamic stimulation. — Amer. J. Physiol., 1942, 135, N 2, p. 293—300.
- Dempsey E. W., Morison R. S. The interaction of certain spontaneous and induced cortical potentials. — Ibid., p. 301—308.
- Jasper H. H. Unspecific thalamocortical relations. — In: Handbook of physiology. Washington, 1960, vol. 2, p. 1307—1321.
- Jasper H. H., Ajmone-Marsan C. A stereotaxic atlas of the diencephalon of the cat. — Ottawa: National Research Council, 1954.—90 p.
- Lindsley D. B., Bowden J. W., Magoun H. W. Effect upon the EEG of acute injury to the brain stem activating system. — Electroencephalog. and Clin. Neurophysiol., 1949, 1, N 3, p. 475—486.
- Morison R. S., Dempsey E. W. A study of thalamo-cortical relations. — Amer. J. Physiol., 1942, 135, N 2, p. 281—292.
- Morison R. S., Dempsey E. W. Mechanism of thalamocortical augmentation and repetition. — Amer. J. Physiol., 1943, 138, N 2, p. 297—308.
- Moruzzi G., Magoun H. W. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. — Electroencephalog. and Clin. Neurophysiol., 1949, 1, N 3, p. 455—473.
- Starzl T. E., Taylor C. W., Magoun H. W. Ascending conduction in reticular activating system, with special reference to the diencephalon. — J. Neurophysiol., 1951, 14, N 6, p. 461—477.

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

Поступила 14.03.84

УДК 612.825.263:822.3

И. И. Коренюк, Т. В. Хитрова

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРОЕКЦИЙ ТЕМЕННОЙ АССОЦИАТИВНОЙ ОБЛАСТИ В ДВИГАТЕЛЬНУЮ ЗОНУ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА КОШКИ

В связи с особой функциональной ролью моторной коры (МК) — высшего центра регуляции движений, большой интерес представляет изучение ее кортикальных афферентных входов, особое место среди которых занимает вход из другой полисенсорной области — теменной ассоциативной коры (ТАК). Электрофизиологические [3, 17, 20] и анатомические [1, 15, 19, 21, 23] данные, полученные в экспериментах на кошках, подтверждают существование связей ТАК с МК, морфоло-

гическим субстратом которых являются ассоциативные волокна. Сложная организация этих отделов и функциональная неоднозначность их различных участков предполагает неравномерное топическое распределение проекций ТАК в МК. Это хорошо иллюстрируется опытами с дегенерацией волокон [19, 21] и с инъекцией пероксидазы храна [1, 15, 23]. Однако закономерности такого распределения электрофизиологическими методами не определены, а морфологические данные по этому вопросу противоречивы. По мнению одних авторов [21], волокна из супрасильвиеевой извилины направляются преимущественно в поле 4, по мнению других — в поле 6 [19]. Не обнаружено сведений о послойном распределении этих проекций в МК. Поэтому целью настоящего исследования, выполненного методом вызванных потенциалов, явилось выяснение горизонтальной и вертикальной организации проекций ТАК в МК.

Методика. Исследование проведено в 15 острых и 4 полуухронических экспериментах. В острых опытах животных, наркотизированных тиопенталом натрия (35—40 мг/кг, внутрибрюшно), обездвиживали тубокуарином (1 мг/кг, внутривенно) и переводили на искусственное дыхание. Череп трепанировали над супрасильвиевой и сигмовидной извилиниами. Твердую мозговую оболочку в области сигмовидной извилины удаляли и кору заливали подогретым вазелиновым маслом. Для уменьшения колебаний мозга проводили дренаж четвертого желудочка через большую затылочную цистерну.

Для внутрикоркового раздражения использовали биполярные никромовые электроды с межэлектродным расстоянием 1,5 мм, которые погружали в кору на 1,5 мм. Одиночные толчки тока продолжительностью 0,2 мс подавали через изолирующую оптронную приставку с частотой 0,5 Гц. Интенсивность стимула составляла 0,3—4 мА. Раздражали пять участков супрасильвиеевой извилины, расположенных в полях 5 и 7 [18].

Вызванный потенциал (ВП) отводили в 80 точках поверхности ипсилатеральной перикруциатной коры с помощью серебряного шарикового электрода, который перемещали шагом 1 мм. Индифферентный электрод располагали на мышцах головы. ВП в глубине коры регистрировали стеклянными микроЭлектродами, заполненными 3 М раствором хлористого натрия, сопротивление которых составляло 1—2 МОм.

В полуухронических опытах, для исключения влияния подкорковых структур на ВП, проводили операцию полной изоляции коры [16]. Через 6—7 дней после перерезки таламо-кортикальных волокон животных использовали в острых опытах. Локализацию разобщающего разреза определяли на серийных срезах. Результаты послойного отведения ВП обрабатывали по методу вычисления плотности источников тока [12, 13].

Результаты. При раздражении различных участков супрасильвиевой извилины в перикруциатной области регистрировали ВП сложной формы, начальная часть которого была представлена двумя компонентами положительной полярности P_1 и P_2 , разделенными негативным отклонением потенциала N (рис. 1, а). Параметры ВП изменялись в зависимости от расположения раздражающего и отводящего электродов на поверхности исследуемых зон. Фокус максимальной активности (ФМА) определяли по минимальному порогу возникновения ВП, максимуму амплитуды компонентов P_1 и P_2 и их минимальной пиковой латентности. Сила раздражающего тока, пороговая для возникновения P_1 в ФМА, составляла 0,3 мА. При увеличении пороговой для P_1 силы стимуляции в 1,3—2 раза, вслед за начальным позитивным компонентом возникали негативный и последующий позитивный потенциалы.

Наиболее выраженной составляющей ВП являлся компонент P_1 . Скрытый период этого компонента для разных точек отведения составлял от 0,8 до 5,0 мс, амплитуда и время до ее максимального значения изменялись от 30 до 440 мкВ и от 2,7 до 12,3 мс соответственно. Изменение полярности раздражающего стимула не приводило к инверсии P_1 (рис. 1, в), значит причиной его возникновения не является пассивное распространение электрического тока. Негативный компонент N в подавляющем большинстве случаев не достигал уровня нулевой линии и превышал его на 40—240 мкВ лишь в 2—5 (из 80) точках отведения,

которые располагались в зоне ФМА. Скрытый период компонента N в разных точках имел величину от 5,8 до 10,6 мс, а время до его вершины варьировало от 8,1 до 13,3 мс. Компонент P₂ был выражен гораздо слабее первого и возникал лишь в области максимального развития P₁ (в 5—25 из 80 точек отведения) со скрытым периодом 7,7—14,2 мс. Его амплитуда в разных точках регистрации составляла 40—390 мкВ, а латентность пикового значения — 16,2—22,5 мс.

Сравнение результатов регистрации на интактной и изолированной коре при стимуляции идентичных участков продемонстрировало совпадение временных параметров компонентов P₁ и P₂ (рис. 1, а, б), а также зон их максимального развития. Аналогичный эффект наблюдали и другие авторы [17, 20] в опытах с удалением таламуса. На основании этого можно считать, что изучаемые ВП возникают в результате возбуждения ассоциативных волокон, проходящих в белом веществе под корой.

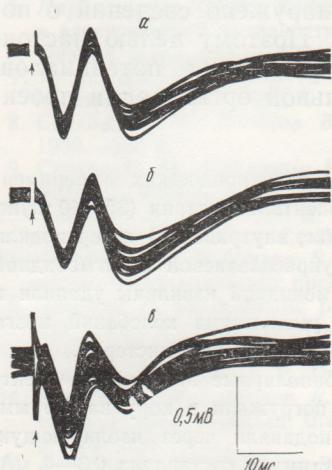


Рис. 1. Вызванные потенциалы (ВП) в фокусе максимальной активности, возникающие на поверхности двигательной коры в ответ на раздражение поля 5б супрасильвиевой извилины.

a — ВП интактной; *б* — изолированной коры, для *а* и *б* суперпозиция 10 реализаций; *в* — суперпозиция 10 реализаций при разной полярности раздражающего стимула. Момент стимуляции указан стрелкой.

Отведение ВП в 80 точках МК позволило выяснить распределение и параметры ВП в исследуемой зоне коры при раздражении пяти участков супрасильвиевой извилины (рис. 2). Стимуляция коры в участке 1 вызывала появление ВП в постеролатеральной части задней и латеральной части передней сигмовидной извилины (рис. 2, *а*). В этих же зонах обнаружили ФМА. Скрытый период ответа составлял 0,8—1,0 мс. При раздражении коры в участке 2 область возникновения ВП располагалась в передней сигмовидной извилине и по краям крестовидной борозды (рис. 2, *б*). Скрытый период ВП составлял 1,2—3,7 мс. Четко выраженного ФМА при раздражении этого участка коры не наблюдалось. Раздражение коры в участке 3 обусловливало возникновение ВП в более широкой зоне, включающей почти всю перикруциатную кору (рис. 2, *в*). Латентность ВП имела величину 1,5—4,4 мс. ФМА локализовался в средней части передней и ростральной части латеральной сигмовидной извилины. При стимуляции коры в участке 4 ВП и его ФМА обнаруживали в тех же зонах, что и при стимуляции участка 3. Однако в данном случае ВП был лучше представлен в задней сигмовидной извилине и слабее — в передней и латеральной сигмовидной извилине. Скрытый период ВП составлял 1,7—4,6 мс. Наименее выраженный ВП, возникавший со скрытым периодом 2,3—5,0 мс, регистрировали при стимуляции участка 5. В этом случае сила раздражающего стимула, необходимая для возникновения ВП, в 1,3 раза превосходила силу стимуляции других участков. Однако, несмотря на это, ВП был выражен слабо и представлен только компонентом P₁. Необходимо отметить, что компонент P₁ регистрировали при стимуляции всех участков супрасильвиевой извилины, компонент P₂ — при стимуляции 1—4 участков, а компонент N превышал уровень нулевой линии только в ответ на раздражение коры в участках 1—3.

Из приведенных данных следует, что наиболее эффективной для воспроизведения ВП являлась стимуляция участков 1 и 3 (поле 5б, и средняя часть поля 7), а наименее эффективной — участка 5, расположенного каудальнее поля 7. С увеличением расстояния между раздражающим и отводящим электродами скрытый период ответа, в отличие

от скачкообразно меняющейся амплитуды, постепенно возрастал (рис. 2, a), а крутизна нарастания и спада компонентов ВП существенно не изменялась.

Послойный анализ ВП в зоне ФМА показал, что реверсии подвергаются все его компоненты. В большинстве случаев они инвертировали независимо друг от друга: P_1 — на глубине 0,4; P_2 — 0,5—0,6; N — 0,2—0,3 мм. Определение в коре слоя, где первично возникал ВП,

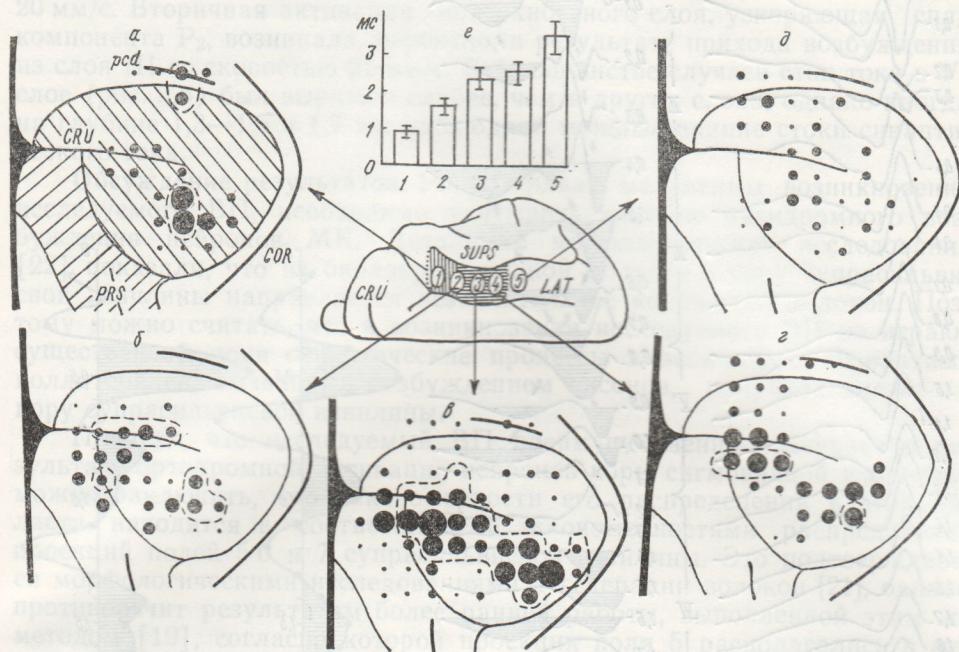


Рис. 2. Распределение вызванных потенциалов (ВП), возникающих на поверхности коры сигмовидной извилины (*a*, *b*, *c*, *d*) и диаграмма (*e*) средних значений их скрытых периодов при раздражении различных участков (1—5) супрасильвийской извилины. Точками указаны места регистрации ВП, имеющих первый компонент. Диаметр точки пропорционален амплитуде компонента P_1 . Прерывистой линией ограничены зоны, в которых регистрировали также компонент P_2 . Поля коры мозга обозначены штриховкой: вертикальной — поле 5б, горизонтальной — поле 7; сверху слева, вниз направо — поле 4, сверху справа, вниз налево — поле 6 [18]. На диаграмме: по горизонтали — номера раздражаемых участков коры, по вертикали — средние значения латентных периодов ВП, доверительные интервалы при 95 % вероятности.

Точки указывают места регистрации ВП, имеющих первый компонент. Диаметр точки пропорционален амплитуде компонента P_1 . Прерывистой линией ограничены зоны, в которых регистрировали также компонент P_2 . Поля коры мозга обозначены штриховкой: вертикальной — поле 5б, горизонтальной — поле 7; сверху слева, вниз направо — поле 4, сверху справа, вниз налево — поле 6 [18]. На диаграмме: по горизонтали — номера раздражаемых участков коры, по вертикали — средние значения латентных периодов ВП, доверительные интервалы при 95 % вероятности.

путем выявления максимума глубинной негативности не привело к положительному результату, поскольку амплитуда реверсированных компонентов ВП и латентность их пиковых значений изменялись скачкообразно по глубине коры. Поэтому для выяснения локализации в коре уровней, являющихся местом первичной генерации потенциалов, использовали определение плотности источников (истоков и стоков) синаптических токов [12]. В этом случае активность деполяризующих синапсов выражается в появлении стоков синаптического тока, а соответствующие им истоки являются местами пассивного выхода токов.

Типичная картина послойного распределения ВП и вычисленных указанным методом соответствующих значений плотности тока представлена на рис. 3. Наиболее ранние стоки тока с временем до вершины 4 мс, соответствующие первому компоненту ВП, возникали на глубине 0,4—0,5 и 0,8—1,0 мм (рис. 3, б). Наибольшая плотность тока в этом случае была характерна для стока на глубине 0,5 мм. В первые 4 мс развития ВП стоки тока возникали и в более глубоких слоях (на уровне 1,6 и даже 1,9 мм). Более поздний сток тока со временем до вершины 9 мс, соответствующий компоненту N , характеризовался большой плотностью и был расположен вблизи поверхности коры (0,1 мм). Однако, в то же время небольшие стоки тока возникали и в более глубоких слоях. Наиболее поздние стоки со временем до вершины 13—

28 мс, по времени течению соответствующие компоненту P_2 , возникали на глубине 0,1—1,0; 1,6; 1,9—2,0 мм.

Учитывая среднюю скорость проведения возбуждения по межкорковым волокнам — 13,4 м/с [26] и расстояние между раздражающим и отводящим электродами (23 мм), можно считать, что волокна из поля 5 б проводят возбуждение в МК за первые 2 мс после нанесения раз-

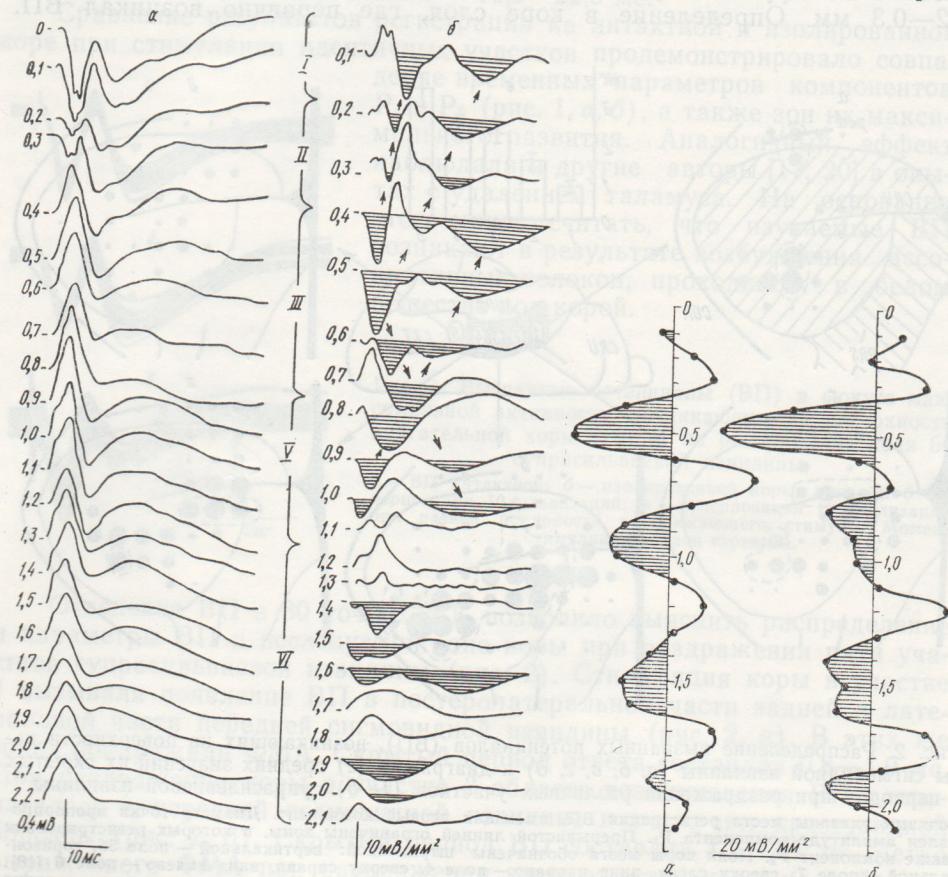


Рис. 3. Послойный анализ вызванных потенциалов в фокусе максимальной активности в двигательной области коры при раздражении поля 5 б супрасильвийской извилины. а — потенциалы, регистрируемые в коре на разных расстояниях от ее поверхности (негативность — вверх). Глубина регистрации от поверхности коры указана в мм. Каждая кривая — результат усреднения 10 реализаций; б — плотность источников тока, вычисленная по кривым, представленным на а. Римскими цифрами указаны слои моторной коры [9]. Момент раздражения отмечен артефактом. Стрелками указаны направления перемещения стоков синаптических токов.

Рис. 4. Распределение плотности источников тока по вертикали коры в разные моменты развития первого компонента вызванного потенциала.

а — стоки (направлены влево и заштрихованы) и истоки (направлены вправо) тока через 2 мс от начала раздражения; б — стоки и истоки тока через 5 мс от начала раздражения в момент пика первого компонента. По вертикали — расстояние от поверхности коры в мм, по горизонтали — плотность источников тока.

дражения. Основные стоки синаптических токов к концу этого отрезка времени возникали на глубине 0,4—0,5; 0,9—1,0 и 1,5—1,6 мм (рис. 4, а). Стоки небольшой плотности наблюдали также на уровнях 0,1 и 1,9 мм. Таким образом, учитывая толщину слоев МК [9], можно полагать, что основное количество волокон, соединяющих ТАК (поле 5 б) с МК, оканчивается в двигательной области на уровне III, V и VI слоев, и небольшая их часть образует синапсы в I слое. К концу 4 мс, соответствующей времени максимальной амплитуды компонента P_1 , стоки тока возникали на уровнях 0,4—0,5; 0,8—0,9; 1,5—1,6 и 1,9 мм (рис. 4, б). Обобщив данные разных опытов, можно заключить, что первичная генерация исследуемого ВП происходит одновременно в четырех разных местах поперечника коры: на глубине 0,4—0,6; 0,8—1,0; 1,3—1,6 и 1,8—1,9 мм.

Дальнейшее распределение стоков и истоков тока по поперечнику коры свидетельствует о распространении возбуждения из мест первичной генерации ВП в другие слои коры. Как показал анализ, от уровня 0,4—0,5 мм возбуждение со скоростью 80 мм/с распространялось к первому слою, вызывая на поверхности коры появление компонента N и, одновременно, со скоростью 22 мм/с перемещалось к V слою (рис. 3, б). От места первичной генерации ВП в V слое активные стоки тока перемещались в III слой (до верхней его границы 0,4 мм) со скоростью 20 мм/с. Вторичная активация поверхностного слоя, ускоряющая спад компонента P₂, возникала, вероятно, в результате прихода возбуждения из слоя III со скоростью 21 мм/с. В большинстве случаев сток тока в VI слое (рис. 3, б) был выражен слабее, чем в других слоях, однако иногда на глубине 1,3—1,5 и 1,7 мм наблюдали мощные ранние стоки синаптического тока.

Обсуждение результатов. Рассматривая механизмы возникновения исследуемого ВП, необходимо учитывать влияние антидромного возбуждения нейронов МК. Детальные морфологические исследования [22] показали, что из оклокрестовидной области в кору супрасильвиевой извилины направляется незначительное количество волокон. Поэтому можно считать, что в возникновении исследуемого ВП не играют существенной роли синаптические процессы в окончаниях возвратных коллатералей, вызванные возбуждением аксонов, направляющихся в кору супрасильвиевой извилины.

Полагая, что исследуемый ВП преимущественно возникает в результате ортодромной активации нейронов коры сигмовидной извилины, можно заключить, что закономерности его распределения в этой области находятся в соответствии с закономерностями распределения проекций полей 5б и 7 супрасильвиевой извилины. Это подтверждается морфологическими исследованиями дегенерации волокон [21], однако противоречит результатам более ранней работы, выполненной этим же методом [19], согласно которой проекции поля 5 располагались в медиальной части передней сигмовидной извилины, а поля 7 — только в медиальной части задней сигмовидной извилины. При исследовании указанных проекций с помощью пероксидазы хрина [1, 15] меченные нейроны обнаруживали в поле 5а, в поле 7 их не было. Однако необходимо учесть, что раствор фермента вводили только в двух местах: средней [15] и латеральной [1] части задней сигмовидной извилины.

Принимая во внимание данные о пространственной организации моторного представительства в МК [8, 24], важно отметить, что раздражение поля 5б вызывало появление ВП в зоне МК, контролирующей деятельность мышц передней конечности, а поля 7 — мышц передней конечности, шеи, спинь и задней конечности. При раздражении как поля 5б, так и 7, ВП наибольшей амплитуды возникал в зоне, отдающей свои проекции к мышцам передней конечности. При этом выявлено два ФМА: в средней части передней сигмовидной извилины (зона коры, контролирующая движения проксимальной части передней конечности) и в ростральной части латеральной сигмовидной извилины (корковая зона, контролирующая движения дистальной части передней конечности). Учитывая полученные данные, можно сделать вывод о конвергенции проекций различных участков ТАК в зоне МК, контролирующей наиболее сложные и дифференцированные движения кошки, осуществляемые передней конечностью. Интересно отметить, что, согласно морфологическим исследованиям ассоциативных связей слуховых полей с МК, участки двигательной коры, контролирующие деятельность передней лапы и головы, являются местами перекрытия ассоциативных связей из всех трех слуховых полей: A₁, A₂ и ЕР [6]. Такая особенность распределения в МК ассоциативных связей из других областей коры согласуется с более мощной кортикализацией функций передних конечностей [2, 4, 5].

Исходя из результатов послойного анализа исследуемого ВП, можно сделать вывод, что компонент P₁ отражает активацию нервных

элементов МК по моно- и олигосинаптическим, а компоненты N и P₂—по полисинаптическим путям. Очевидно, в ответ на афферентный залп из ТАК, в МК срабатывают несколько систем синапсов на разных уровнях поперечника коры. Таким образом, в момент первичной активации синапсов образуется не один диполь, а несколько, электрические поля которых накладываются друг на друга, и результат этого наложения отражается в суммарном ВП, регистрируемом на поверхности коры. Полученные данные об организации афферентного входа в МК из другой полисенсорной корковой области—ТАК согласуются с результатами морфологических исследований о местах окончания в МК афферентных волокон, приходящих к ней из белого вещества [14] и ассоциативных волокон из первой соматосенсорной зоны [10, 15]. По этим данным, основное количество афферентов заканчивается в III и V слоях МК [14], ассоциативные волокна из первой соматосенсорной зоны образуют синапсы в III, V и VI слоях в соотношении 18, 14 и 10 % соответственно [10]. Электрофизиологическими исследованиями установлено, что стимуляция соматосенсорной зоны вызывает активацию нейронов почти по всей вертикали исследуемого участка МК, но в основном на глубине 0,5—1,2 мм [25]. Наряду с этим методом серебрения были показаны тонкие афферентные волокна предположительного ассоциативного или комиссурального значения на телах пирамидных клеток слоя V [7].

Вслед за первичными возбудительными процессами, развивающимися в III, V и VI слоях, происходит ранняя и поздняя активация нервных элементов первого слоя коры и вторичное перекрестное возбуждение нейронов III слоя импульсами из V слоя и наоборот (рис. 3, б). Распространение возбуждения по вертикали коры к верхним слоям, очевидно, может обеспечиваться возвратными коллатеральюми аксонов нейронов III и V слоев, направляющихся к слоям III, II и I или восходящими аксонами клеток Мартинотти, а к нижележащим слоям коры—ниходящими аксонами нейронов III слоя или их коллатеральюми [11].

В итоге можно сделать вывод, что проекции ТАК в МК имеют определенную топическую организацию и концентрируются в зоне, контролирующей деятельность мышц передней конечности. Вертикально исследуемые проекции организованы таким образом, что импульсы, приходящие из ТАК, первоначально активируют нервные элементы III, V и VI слоев на уровнях 0,4—0,6; 0,8—1,0; 1,3—1,6 и 1,8—1,9 мм. От этих уровней возбуждение распространяется вверх и вниз по вертикали коры. Учитывая синаптическую задержку (1,5—2,0 мс) для нейронов коры [11], можно считать, что через 2—4 синаптических переключения возбуждение охватывает нервные клетки почти всего поперечника коры.

I. I. Kogenyuk, T. V. Khitrova

ELECTROPHYSIOLOGICAL STUDIES OF PROJECTIONS FROM PARIETAL ASSOCIATIVE CORTEX TO THE CAT MOTOR CORTEX

Cortico-cortical connections of parietal associative cortex (area 5b and 7) with motor cortex were examined by means of evoked response technique in anesthetized and immobilized cats. Electrical stimulation of area 5b induced an evoked potential in the lateral part of posterior sigmoid gyrus. When stimulating area 7 the response appeared in a wider cortical field which includes anterior sigmoid gyrus, rostral part of the lateral sigmoid gyrus and banks of cruciate sulcus. On the whole, the cortical areas with evoked potentials were observed controlling forelimb musculature. The analysis of laminar potential distribution showed that at first afferent wave activated neurons of layers III, V, and VI on levels of 0.4-0.6, 0.8-1.0, 1.3-1.6 and 1.7-1.9 mm and then excitation enveloped nerve cells of all cortical layers.

State University, Simferopol

Список литературы

1. Бабминдра В. П., Иманкулова Ч. С. Корково-корковые связи двигательной коры мозга, исследованные с помощью пероксидазного метода. — Цитология, 1977, 19, № 12, с. 1374—1377.
2. Баев К. В. Конвергенция кортико- и рубро-спинальных влияний на мотонейронах шейного отдела спинного мозга. — Нейрфизиология, 1974, 6, № 3, с. 599—608.
3. Батуев А. С., Богословский М. М. О связях между затылочной и двигательной зонами коры головного мозга кошки (электрофизиологическое исследование). — Физиол. журн. СССР, 1963, 49, № 10, с. 1017—1025.
4. Василенко Д. А., Вучо И. Синаптические процессы в лумбальных мотонейронах при стимуляции сенсомоторной области коры больших полушарий. — Журн. высш. нерв. деятельности, 1966, 16, № 1, с. 52—57.
5. Елисеева З. В. Сравнительная оценка цитоархитектоники в области представительства передней и задней конечностей в соматосенсорных зонах коры мозга кошки. — Докл. АН СССР, 1969, 184, № 3, с. 743—746.
6. Ермолова В. Ю., Толченова Г. А., Бруханская Н. А. Кортико-кортикальные связи слуховых полей с сенсомоторной областью коры. — Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1979, 77, № 9, с. 51—59.
7. Каплан Л. Л. О месте окончания волокон, приходящих в двигательную область коры головного мозга. — Там же, 1956, 33, № 4, с. 38—42.
8. Коренюк И. И. Микроэлектрофизиологическое исследование импульсной активности нейронов корковых участков моторного контроля при нанесении проприоцептивных раздражений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Черновцы, 1975.—22 с.
9. Косарева В. З. Некоторые количественные данные о структуре сигмовидной коры больших полушарий мозга кошки. — Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1968, 54, № 3, с. 68—77.
10. Котляр Б. И., Хлудова Г. Г. Экспериментально-морфологическое изучение окончаний ассоциативных волокон в моторной коре кошек. — Биол. науки, 1978, № 10, с. 73—78.
11. Сторожук В. М. Функциональная организация нейронов соматической коры. — Киев: Наук. думка, 1974.—270 с.
12. Супин А. Я. Нейрофизиология зрения млекопитающих. — М.: Наука, 1981.—252 с.
13. Супин А. Я., Mass A. M. Послойное распределение плотности источников тока в верхнем двухолмии мозга кошки при реакции на аfferентное раздражение. — Докл. АН СССР, 1980, 250, № 6, с. 1499—1503.
14. Рыбаков В. Л. Организация аfferентных связей двигательной коры головного мозга кошки. — Там же, 1980, 220, № 4, с. 990—992.
15. Толченова Г. А., Иманкулова Ч. С., Шевченко Н. И. Комплексный подход к изучению межнейронных связей ассоциативной коры кошки. — Нерв. система, 1980, № 22, с. 7—11.
16. Хананашвили М. М. Операция выключения функции больших полушарий головного мозга. — Физиол. журн. СССР, 1961, 47, № 6, с. 661—662.
17. Bignall E., Imbert M., Buser P. Connections cortico-corticales chez le chat après élimination des structures profondes. — J. Physiol. Paris, 1964, 56, p. 295—396.
18. Hassler R., Muhs-Clement K. Arhitektonischer Aufbau des sensomotorischen und parietalen Cortex der Katze. — J. Hirnforsch., 1964, 6, S. 377—420.
19. Heath C. J., Jones E. G. The anatomical organization of the suprasylvian gyrus of the cat. — Ergebni. Anat. Entwickl.-Gesh., 1971, 19, p. 1—64.
20. Imbert M., Bignall E., Buser P. Neocortical interconnections in cat. — J. Neurophysiol., 1966, 29, p. 382—395.
21. Kawamura K. Cortico-cortical fiber connections of the cat cerebrum. II. The parietal region. — Brain Res., 1973, 51, p. 23—40.
22. Kawamura K., Otani K. Cortico-cortical fiber connections in the cat cerebrum: the frontal region. — J. Comparative Neurol., 1970, 139, N 4, p. 423—448.
23. McNair J. L., Avendano C. Cortico-cortical afferents of the motor cortex in the cat. — Neurosci. Lett., 1980, 11, Suppl., 5, p. 110.
24. Nieoullon A., Rispal-Padel L. Somatotopic localisation in cat motor cortex. — Brain Res., 1976, 105, N 3, p. 405—422.
25. Thompson W. D., Stoney S. D., Asanuma H. Characteristics of projections from primary sensory cortex in cats. — Ibid., 1970, 22, p. 15—27.
26. Toyama K., Matsunami K., Ohno T. Antidromic identification of association commissural and corticofugal efferent cells in cat visual cortex. — Ibid., 1969, 14, p. 513—517.

Симферопол. ун-т

Поступила 23.03.83

* В дальнейшем в тексте обозначается химическая активность.