

их терминалей, как правило извилистые формы и светлый матрикс. Из-за непрерывных пузырьков, нормальных синаптических связей в центральной части было незначительное количество измененного синапса. Измененные синапсы дегенеративные из-за компактности, обра-тили одним дендритом или анатомического субъекта процессов возбуждения гипоталамуса.

Анатомические взаимоотношения, основанные на мозге, оказывают более ядер гипоталамуса, подтверждается результатом проведенных на гипоталамусе (наиболее короткий путь от ответов с короткими ядрами миндалевидного межстороннего перегородки и затем гипоталамуса) связей, что объясняет гипоталамус при раздражении.

Можно отметить следующих структур в гипоталамических образованиях: интактные *RPO* и *HL*, а также связь между корой больших полушарий и гипоталамусом.

на *RPO*, область *HL* и менее выраженные связи с корой больших полушарий влияют

ядра миндалевидного межстороннего перегородки и затем гипоталамуса, что объясняет гипоталамус при раздражении.

Следует отметить, что в гипоталамических образованиях интактные *RPO* и *HL*, а также связь между корой больших полушарий и гипоталамусом.

a. Kravtsov,  
eva

HE CONNECTIONS  
EAS WITH

s between the cortex and hypotalamic structures formed by degenerating axons between the cortex and hypotalamic structures.

1. Карцева А. Г., Майский В. А. Морфофункциональный анализ кортико-гипоталамических связей головного мозга кошки // Физиол. журн. — 1981. — № 4. — С. 500—507.
2. Казаков В. И., Кравцов П. Я. Реакции нейронов ядер гипоталамуса на раздражение фронтобазальных отделов неокортекса // Нейрофизиология. — 1978. — № 1. — С. 44—53.
3. Кикнадзе Г. И. Структурная организация нейронных механизмов мозга. — М.: Медицина, 1979. — 224 с.
4. Кукуричкин Е. П., Бычков И. Т., Малахова О. Е. Структурно-функциональные связи ассоциативных, лимбических и интегративных отделов неокортекса кошки // Организация интегративно-пуковых механизмов деятельности мозга. — М.: Медицина, 1982. — С. 44—47.
5. Львович А. И. Кортико-мамилярные пути головного мозга // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. — 1971. — № 9. — С. 64—69.
6. Микаеладзе А. Л. Характер распределения перерожденных волокон в головном мозге кошек после повреждения коры грушевидной доли // Структура и функция архипалеокортекса. — М.: Наука, 1968. — С. 100—113.
7. Эристави Н. Г. Электрическая активность прореальной извилины коры мозга. — Тбилиси: Медицерба, 1980. — 80 с.
8. Berk M. L., Finkenstein J. A. Afferent projections to the preoptic area and hypothalamic regions in the rat // Neuroscience. — 1981. — № 6. — Р. 1601—1624.
9. Fink R., Heimer L. Two methods for selective silver impregnation of degenerating axons and their synaptic endings in the central nervous system // Brain Res. — 1967. — 4. — Р. 369—375.
10. Hassler R., Muchs Clement K. Architektonischer Aufbau des sensomotorischen und parietalen Cortex der Katze // J. Hirnforsch. — 1964. — № 6. — Р. 377—420.
11. Jasper H., Ajmone-Marsan C. A stereotaxic atlas of the diencephalon of the cat. — Ottawa, 1954.
12. Socper C. B., Loewy A. D., Swanson L. W., Cowan W. M. Direct hypothalamo-autonomic connections // Brain Res. — 1976. — № 117. — Р. 305—312.
13. Tribollet E., Dreifuss I. Localization of neurones projecting to the hypothalamic paraventricular nucleus area of the rat: a horseradish peroxidase study // Neuroscience. — 1984. — № 6. — Р. 1315—1328.
14. Voneida T. J., Royce G. J. Ipsilateral connections of the gyrus proreus in the cat // Brain Res. — 1974. — № 76. — Р. 393.
15. Whitlock D. O., Nauta W. J. Subcortical projections from the temporal neocortex in macaca mulatta // J. Comp. Neyrol., 1956. — № 106. — Р. 183—212.

Поступила 30.07.84

И. И. Коренюк, Т. В. Хитрова

## НЕЙРОННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КОРКОВО-КОРКОВЫХ СВЯЗЕЙ МЕЖДУ ТЕМЕННОЙ АССОЦИАТИВНОЙ И МОТОРНОЙ ОБЛАСТЯМИ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА КОШКИ

Известно, что теменная ассоциативная кора (ТАК) наряду с анализом сенсорных сигналов принимает участие в организации движений [13, 16, 18]. Нейронные механизмы этого процесса еще недостаточно изучены. Предполагается, что важную роль в них могут играть прямые связи между ТАК и моторной корой (МК).

Существование этих связей подтверждается рядом морфологических работ, выполненных методом дегенерации по Наута [14] и путем использования ретроградного аксонного транспорта пероксидазы крахмала [1, 8, 19]. Данные электрофизиологических опытов, полученные методами вызванных потенциалов [1] и стрихнинной нейронографии [3], также свидетельствуют о наличии связей между ТАК и МК. Однако нейроно-нейроны функциональные связи ТАК с МК, которые в итоге определяют функциональное взаимодействие этих зон и его роль в организации движений, еще недостаточно изучены. Поэтому цель настоящей работы — исследование нейронной организации корково-корковых связей между ТАК и МК головного мозга кошки.

## Методика

Опыты проведены на 28 кошках, наркотизированных тиопенталом натрия (35—40 мг/кг внутрибрюшинно), а затем обездвиженных *d*-тубокуарином (мг/кг внутривенно). Внеклеточно изучали реакции нейронов полей 5 и 7 супрасильвиеевой извилины [12] на микростимуляцию МК. Ранее, методом вызванных потенциалов было установлено, что проекции этих полей в МК концентрируются в передней части поля 4γ, расположенной в прекруциатной коре [6]. В связи с этим подвергали микростимуляции прекруциатную область МК. По наличию антидромного ответа идентифицировали клетки теменной коры, аксоны которых направляются в МК. Для определения ответа использовали следующие критерии: стабильный скрытый период ответа; рефрактерный период не более 1,5 мс; способность нейрона реагировать на каждый импульс серии, состоящей из пяти стимулов и следующих с частотой не менее 400 Гц; тест столкновения импульсов в аксоне. Для микростимуляции МК применяли электролитически заточенный вольфрамовый электрод в стеклянной изоляции, длина неизолированного кончика которого составляла 10—20 мкм. Одиночные толчки тока продолжительностью 0,2 мс подавали с частотой 0,5 Гц. Сила, пороговая для возникновения антидромных реакций нейронов, составляла 2—400 мкА. При такой силе стимуляции возбуждаются нервные элементы, расположенные в сфере радиусом не более 1,5 мм [17], что гарантирует локальность активации в месте раздражения. Раздражающий микроэлектрод передвигали в горизонтальном и вертикальном направлениях, что позволило повысить эффективность поиска антидромно отвечающих нейронов.

Электрокожное раздражение осуществляли через иглы, введенные в подушечку передней лапы, толчком тока продолжительностью 0,2 мс и амплитудой 15—20 В. Звуковым раздражителем служил щелчок, поступающий через полый ушной держатель от микрофона, на который подавали прямоугольные толчки тока продолжительностью 0,2 мс и амплитудой 20 В. В качестве светового раздражителя применяли вспышку лампы ИФК-120 (энергия излучения 0,27 Дж, продолжительность 1 мс), расположенной на расстоянии 10 см от глаза. Периферические раздражения подавали контролатерально исследуемому полушарию с частотой 0,5 Гц.

Способность идентифицированных нейронов реагировать на периферические раздражения и характер этих реакций оценивали двумя способами. Ответы фоновоактивных клеток выявляли путем построения постстимулярных гистограмм. У нефоновоактивных идентифицированных нейронов, как правило, не удавалось вызвать импульсный ответ на периферическое раздражение. Для выявления их реакций применяли метод парных стимулов. Кондиционирующим являлось периферическое раздражение, а тестирующим — стимуляция моторной коры, на которую идентифицированный нейрон отвечал антидромно с вероятностью 0,3—0,7. Интервалы времени между кондиционирующим и тестирующим стимулами изменяли в пределах 300 мс с шагом 20—25 мс. Остальные особенности применения парной стимуляции и отведения нейронной активности описаны ранее [5]. Расстояние между зонами раздражения и отведения, определяемое на гистологических срезах, в разных опытах составляло 18—25 мм (в среднем  $21,4 \pm 3,0$ ) мм; здесь и далее указывается среднее значение  $\pm$  доверительный интервал при  $P=0,01$ .

## Результаты

При внутрикорковой стимуляции прекруциатной коры в полях 5 и 7 супрасильвиеевой извилины зарегистрированы ответы 261 нейрона. Из них 208 (80 %) реагировали антидромно. Среди антидромно отвечающих нейронов у 16 (7,7 %) нервных клеток вслед за антидромным потенциалом действия развивались один или два ортодромных. Только ортодромно активировались 53 (20 %) нейрона. Следует отметить, что анализу подвергались только те ортодромные реакции, скрытый период которых составлял не более 20 мс.

*Особенности реакций нейронов полей 5 и 7 на стимуляцию МК.* Из 160 нейронов поля 5, ответивших на раздражение прекруциатной коры, 120 (75 %) реагировали антидромно и, следовательно, являлись корково-корковыми нейронами ТАК, аксоны которых направляются в МК. Латентный период антидромных реакций у разных клеток составлял 0,6—16,8 мс; в среднем ( $2,77 \pm 0,53$ ) мс (рис. 1; а, в), что соответствует скорости проведения возбуждения по аксонам этих нейронов 1,3—37,8 м/с; в среднем ( $11,9 \pm 1,8$ ) м/с. Корково-корковые нейроны поля

5 обнаружены по всей максимальное их число

Среди 101 нейрона антидромно реагировали антидромных реакций мс (рис. 1; б, г). Скорее всего имела значения

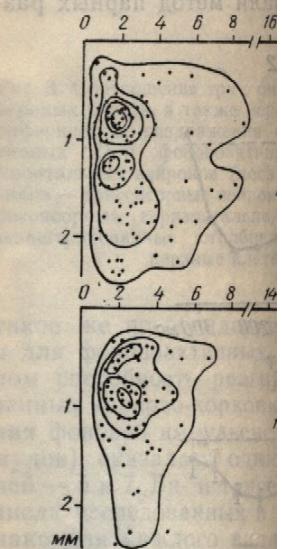


Рис. 1. Распределение парных скрытым периодам их антидромного поля с одинаковой

а, б — корелляционные поля раздражения гистограммы распределения эти граммы распределения нейронов периодам их реакций (шкале в (м/с) проведения возбуждения черным цветом, соответ

Корково-корковые нейроны. Наибольшее их в нижней части III слоя

Характер распределения по скрытым периодам по их аксонам, имеющие три группы: 1-я — 15—37 м/с; 2-я — 8—14 м/с и 3-я — меньше 8 м/с (рис. 1; в, г, д). Наиболее частые средней скоростями проводимости клетки в основном был

Ортодромно реагировавшие в поле 7—13 (13 %) нейроны рассчитывали среднюю скорость проведения нервных импульсов в корково-корковых ответах варьировалась от  $2,01 \pm 0,01$  мс. Ортодромные нейроны II—VI слое с преобладанием существенных различий коры и латентным периодом

Реакция корково-корковых нейронов на периферическое раздражение

тиопенталом натрия (35—50 мг/кг внутривенно) супрасильвневой извилины потенциалов было установлено в передней части поля 4γ, расположенной микростимуляции. Поля идентифицировали клетки. Для определения ответа использовали период ответа; рефрактерный на каждый импульс серии, ее 400 Гц; тест стимулов и электролитически заточены неизолированного кончика продолжительностью 0,2 мс вения антидромных реакций возбуждаются первые 5 мм [17], что гарантирует, что микроЭлектрод передвигается в зоне возбуждения и повысить эффективность.

ы, введенные в подушечку амплитудой 15—20 В. Звуки полый ушной держатель и тока продолжительностью жителя применяли вспышку (до 1 мс), расположенной подавали контраполатерально

на периферические раздражители. Ответы фоновоактивных гистограмм. У нефоновоактивных гистограмм, вызвать импульсный ответ применяли метод парных раздражений, а тестируемый нейрон отвечал между кондиционирующим и падом 20—25 мс. Остальные гистограммы описаны в определяемое на гистограммах (в среднем 21,4±3,0) мм; интервал при  $P=0,01$ .

атной коры в полях 5 и 7 на стимуляцию МК. Важение прекруциатной ледовательно, являлись торых направляются в разных клеток составляют 1; а, в), что соответствует 1,3—2,0 м/с.

орковые нейроны поля 5 и 7 на стимуляцию МК. Важение прекруциатной ледовательно, являлись торых направляются в разных клеток составляют 1; а, в), что соответствует 1,3—2,0 м/с.

5 обнаружены по всей вертикали коры за исключением I слоя, однако максимальное их число локализовалось в III и V слоях (рис. 1, а).

Среди 101 нейрона поля 7, ответившего на стимуляцию МК, антидромно реагировали 88 (87 %) нервных клеток. Скрытые периоды антидромных реакций составляли 0,9—14,0 мс; в среднем ( $2,79\pm0,48$ ) мс (рис. 1; б, г). Скорость проведения в аксонах этих клеток соответственно имела значения от 1,6 до 22,3 м/с; в среднем ( $10,37\pm1,3$ ) м/с.

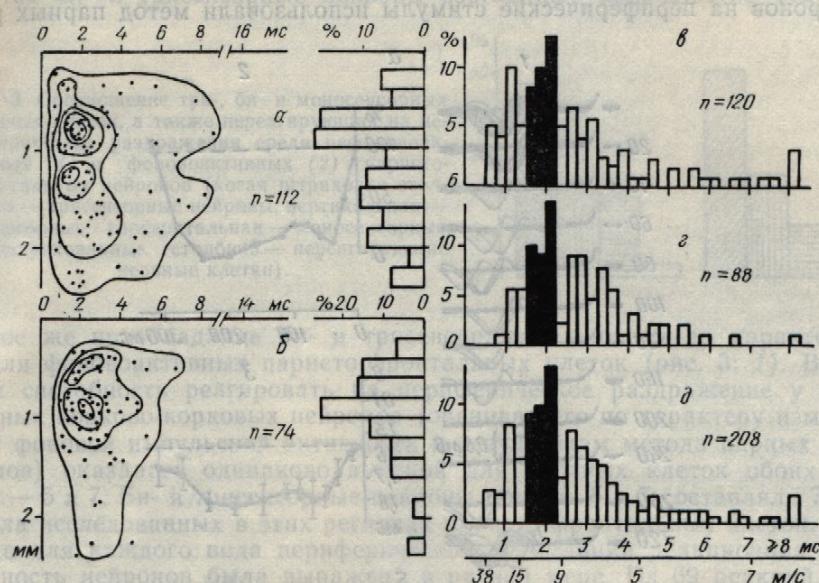


Рис. 1. Распределение парието-фронтальных нейронов по глубине залегания в коре и скрытым периодам их антидромных ответов (изолинии ограничивают участки корреляционного поля с одинаковой плотностью расположения нейронов в системе данных координат):

а, б — корреляционные поля распределения нейронов полей 5 (а) и 7 (б), их соответствующие гистограммы распределения этих клеток в толще теменной ассоциативной коры; в, г, д — гистограммы распределения нейронов полей 5 (в), 7 (г), а также двух полей вместе (д) по латентным периодам их реакций (шкала времени (мс) для скрытых периодов соответствует шкале скорости (м/с) проведения возбуждения по аксонам исследованных нейронов; гистограммы, выделенные черным цветом, соответствуют группе нейронов со средней скоростью проведения).

Корково-корковые нейроны поля 7 встречались в основном во II—V слое. Наибольшее их число наблюдали на границе II и III слоев и в нижней части III слоя (рис. 1, б).

Характер распределения корково-корковых нейронов полей 5 и 7, судя по скрытым периодам антидромных ответов и скорости проведения по их аксонам, дает основание разделить эти клетки на следующие три группы: 1-я — быстропроводящие (со скоростью проведения 15—37 м/с) клетки; 2-я — нейроны со средней скоростью проведения (8—14 м/с) и 3-я — медленнопроводящие (1,3—7 м/с) клетки (рис. 1; в, г, д). Наиболее часто в полях 5 и 7 встречались нейроны с малой и средней скоростями проведения. Быстропроводящие корково-корковые клетки в основном были зарегистрированы в поле 5.

Ортодромно реагирующие нейроны в поле 5 составляли 40 (25 %), а в поле 7—13 (13 %). Относительное число (%) реагирующих нейронов рассчитывали сравнением их абсолютного числа с общим числом исследованных нервных клеток, принятым за 100 %. Скрытые периоды их ответов варьировали в пределах 3,0—18,5 мс; в среднем ( $7,06\pm2,01$ ) мс. Ортодромно активируемые нейроны были распределены во II—VI слое с преобладанием в V. Между полями 5 и 7 не выявлены существенные различия в распределении указанных клеток по глубине коры и латентным периодам их реакций.

Реакция корково-корковых нейронов ТАК, имеющих выход в МК, на периферическое раздражение. Из числа 208 антидромно активируе-

мых нейронов ТАК у 31 (15 %) удалось выявить фоновую импульсную активность. Фоновоактивным клеткам (23) были предъявлены периферические стимулы всех трех используемых модальностей. Из них 12 (52 %) оказались трисенсорными, 6 (26 %) — бисенсорными, 3 (13 %) — моносенсорными и 2 (9 %) нейрона не реагировали ни на одно из разномодальных периферических раздражений.

Для выявления реакций нефоновоактивных парието-фронтальных нейронов на периферические стимулы использовали метод парных раз-

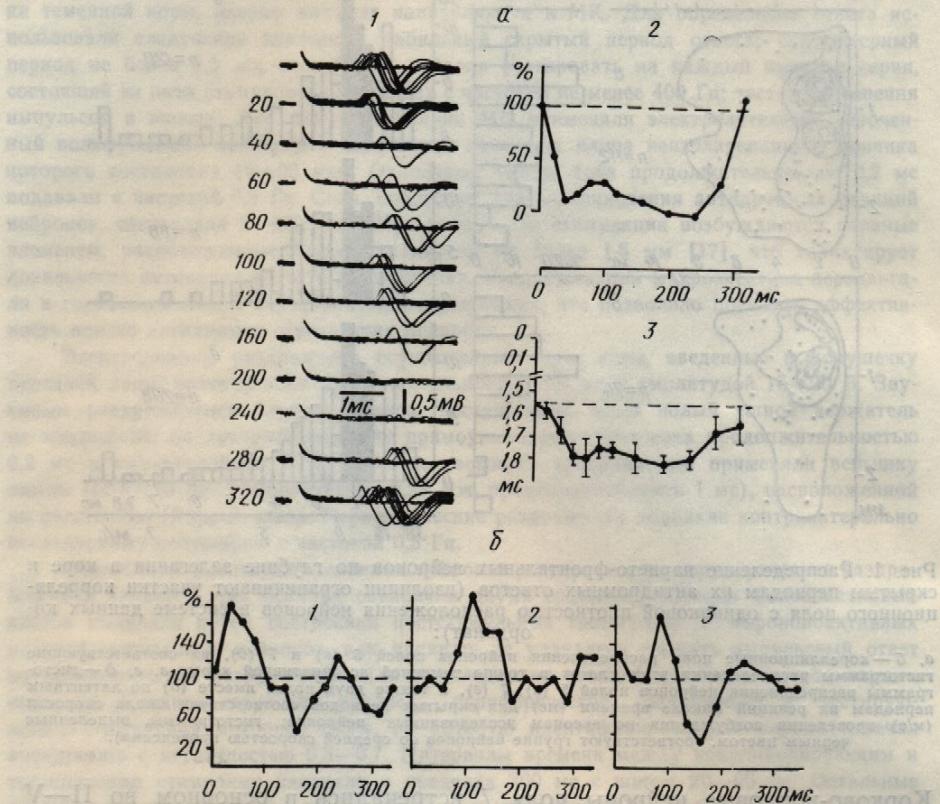


Рис. 2. Изменения возбудимости нефоновоактивных парието-фронтальных нейронов под влиянием разномодальных периферических раздражений, выявленные методом парных стимулов:

а — влияние электрокожного кондиционирующего раздражения на реакцию нейрона, антидромно вызванной тестирующими стимуляцией моторной коры: 1 — суперпозиция антидромных ответов (по 15 пробегов луна) нервной клетки на раздражение моторной области при его изолированном предъявлении (верхняя осциллограмма) и через 20, 40, 60 ... мс после подачи электрокожной стимуляции; 2, 3 — графики уменьшения (2) вероятности возникновения антидромного импульса и увеличения (3) его скрытого периода в зависимости от интервала (мс) между кондиционирующими и тестирующими стимулами (пунктирной линией показаны на 2 — контрольный уровень, принятый за 100 %, на 3 — среднее значение скрытого периода антидромного ответа до подачи кондиционирующей стимуляции; доверительный интервал при 95 % вероятности); б — влияние электрокожного (1), звукового (2) и светового (3) кондиционирующих раздражений на тест-реакцию одного и того же нейрона, антидромно вызванную стимуляцией моторной области (остальные обозначения те же, что и на а, 2).

дражений. В этом случае применение антидромного раздражения нейрона в качестве тестирующей стимуляции позволило оценить возбудимость собственно исследуемой нервной клетки, а не предшествующих ей в цепи переработки информации клеток. На рис. 2 а; 1, 2, 3 показан пример влияния кондиционирующей электрокожной стимуляции на реакцию нейрона, антидромно вызванную тестирующим раздражением МК. Графики на рис. 2 а; 2, 3 отражают угнетение тест-реакции нейрона, выраженное в уменьшении вероятности возникновения антидромного импульса и увеличении его скрытого периода, что свидетельствует о развитии торможения в исследуемой клетке. Для 25 нефоновоактивных

парието-фронтальных ляции применяли периферические раздражения, предъявляемые (рис. 2 б; 1, 2, 3) трех типов: звуковых (2), световых (3) и механических (1).

Таким образом, для выявления реакций нефоновоактивных парието-фронтальных нейронов на периферические стимулы использовали метод парных раз-

дражений (рис. 3). Соотношение трипериодных (1) и фоновоактивных (2) раздражений к фронтальным нейронам (как к бисенсорным горизонтальным заштрихованным столбам — первые клетки) было следующим: для 5 из 7 би- и трипериодных нейронов (как для каждого вида нейронов было зарегистрировано в электрокожном, 22 раздражениями. В поле при электрокожной стимуляции были вызваны звуки обладания соматосенсорного — в поле 7.

такое же преобладание для фоновоактивных способность реагенных корково-корковых нейронов (как для каждого вида нейронов было зарегистрировано в электрокожном, 22 раздражениями. В поле при электрокожной стимуляции были вызваны звуки обладания соматосенсорного — в поле 7.

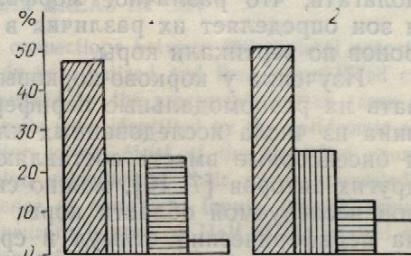
С помощью электрокожи корково-корковые коры головного мозга на стимуляцию МК преимущественно нациативной области в центральной направленности выявленной у кошек (направленнию с полем 7) проводились в поле 5, у го поля обратных связей исследование, вказывают, что волокна виеву извилину, предредней части поля 5.

Из анализа распределения коры следует, что ТАК и МК участвуют в механизме I. Это (в определении разации информации, п большее число корковых слоев, а по

и парието-фронтальных нейронов в качестве кондиционирующей стимуляции применяли периферические стимулы трех разных модальностей. Достоверно изменялась тест-реакция на периферические раздражения (рис. 2 б; 1, 2, 3) трех видов у 12 клеток, двух — у 6 (24 %), одного — у 6 (24 %) и не изменялась в ответ ни на одно из разномодальных периферических раздражений у 1 (4 %) клетки.

Таким образом, среди исследованных нефоновоактивных нервных клеток би- и трисенсорные нейроны составляют большинство (72 %),

Рис. 3. Соотношение три-, би- и моносенсорных нервных клеток, а также нереагирующих на периферические раздражения среди нефоновоактивных (1) и фоновоактивных (2) парието-фронтальных нейронов (косая штриховка столбиков — трисенсорные нейроны, вертикальная — бисенсорные горизонтальная — моносенсорные, незаштрихованные столбики — нереагирующие нервные клетки).



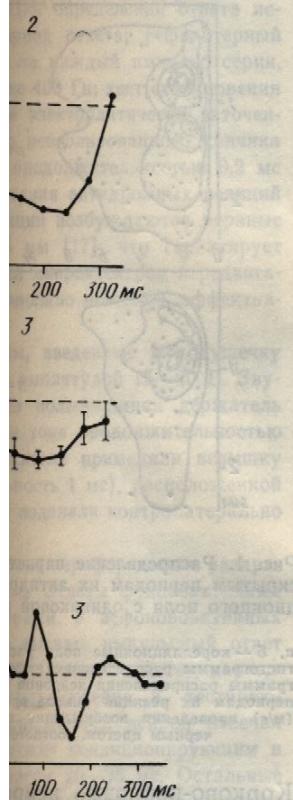
такое же преобладание би- и трисенсорных единиц было характерно и для фоновоактивных парието-фронтальных клеток (рис. 3; 1). В целом способность реагировать на периферическое раздражение у изученных корково-корковых нейронов (оценивая его по характеру изменения фоновой импульсной активности и результатам метода парных стимулов) оказалась одинаково высокой для нервных клеток обоих полей — 5 и 7. Би- и трисенсорные нейроны в полях 5 и 7 составляли 75 % числа исследованных в этих регионах парието-фронтальных клеток. Однако для каждого вида периферической стимуляции реакционная способность нейронов была выражена в разной мере. Из 69 реакций, зарегистрированных в нервных клетках поля 5, 28 (41 %) вызывались электрокожным, 22 (32 %) — световым и 19 (27 %) — звуковым раздражениями. В поле 7 13 из 35 (37 %) нейрональных реакций возникали при электрокожной и столько же при световой стимуляции, а 9 (26 %) были вызваны звуковым щелчком. Эти данные свидетельствуют о преобладании соматосенсорного входа в поле 5 и соматосенсорного и светового — в поле 7.

### Обсуждение

С помощью электрофизиологических методов мы обнаружили прямые корково-корковые связи нейронов полей 5 и 7 с моторной областью коры головного мозга. Следует отметить, что в ответах этих нейронов на стимуляцию МК преобладали антидромные, что свидетельствует о преимущественном направлении исследуемых связей из теменной ассоциативной области в моторную. Этот факт согласуется с общей тенденцией направленности корково-корковых связей к лобным структурам, выявленной у кошек и обезьян [9, 11, 14]. Несколько больший (по сравнению с полем 7) процент ортодромных реакций нейронов, зарегистрированных в поле 5, указывает, вероятно, на большую развитость у этого поля обратных связей, направленных из МК в ТАК. Морфологические исследования, выполненные методом дегенерации [15] также показывают, что волокна, идущие из прекруциатной области в супрасильвиеву извилину, представлены меньшим числом и достигают только передней части поля 5.

Из анализа распределения парието-фронтальных нейронов по глубине коры следует, что в образовании корково-корковых связей между ТАК и МК участвуют нервные клетки всех слоев теменной коры кроме I. Это (в определенной мере) может свидетельствовать о разнообразии информации, поступающей в МК по исследуемым связям. Наибольшее число корково-корковых нейронов поля 5 было сосредоточено в III и V слоях, а поля 7 — на границе II и III слоев и в нижней час-

ить фоновую импульсную и предъявлены периферийностям. Из них 12 (52 %) — моно-ни на одно из разномодальных парието-фронтальных овали метод парных раз-



то-фронтальных нейронов под выявленные методом парных

реакцию нейрона, антидромные (последние при его изолированном после подачи электрокожного стимула антидромного импульса и в мс) между кондиционирующими — контрольный уровень, принятый для ответа подачи кондиционисти); б — влияние электрокожного стимула на тест-реакцию одного и области (остальные обозначения

много раздражения нейронало оценить возбудимость, а не предшествующих рис. 2 а; 1, 2, 3 показанной стимуляции на реагирующим раздражением и тест-реакцию нейрона. Появления антидромного, что свидетельствует для 25 нефоновоактивных

ти III слоя. Сравнивая особенности послойного расположения этих клеток в полях 5 и 7 с распределением ассоциативных нейронов в других областях коры, например, проекционных [1, 2, 4, 8], можно заключить, что инициальные корково-корковые клетки зрительной и слуховой коры, а также поля 7 концентрируются во II и III слоях, а соматосенсорной области и прилежащем к ней поле 5 — в III и V слоях. Поскольку в соматосенсорной области и прилежащем к ней поле 5 хорошо развит нижний (V) слой, а в зрительной коре и поле 7 более выражены верхние слои, можно полагать, что различное морфологическое строение указанных полей и зон определяет их различия в распределении корково-корковых нейронов по вертикали коры.

Изучение у корково-корковых нейронов ТАК способности реагировать на разномодальные периферические стимулы показало, что половина из числа исследованных клеток являются трисенсорными, а три и бисенсорные вместе составляют их три четверти. Учитывая данные других авторов [7, 10], можно сказать, что у всей совокупности нейронов исследуемой области коры, взятых в целом, способность отвечать на периферический стимул в среднем была выражена слабее, чем у идентифицированных парието-фронтальных клеток.

Таким образом, корково-корковые нейроны ТАК, имеющие выход в МК, характеризуются высокой степенью полисенсорности, т. е. получают обширный приток разномодальной сенсорной информации. Наряду с этим важно указать, что исследуемые нами клетки полей 5 и 7 чаще всего реагировали на электрокожное и световое раздражение.

Суммируя полученные данные, необходимо отметить следующие основные моменты: значительная часть парието-фронтальных клеток — полисенсорные; у (би- и моносенсорных) нейронов преобладают соматический и (или) зрительный входы; поскольку проекции ТАК в МК концентрируются в области эфферентного представительства мышц передней конечности [6], можно считать, что сигналы, идущие от исследуемых парието-фронтальных клеток, поступают по их аксонам в участок МК, управляющий мышцами передней конечности.

Значение этих результатов станет более понятным, если сопоставить их с результатами, полученными другими авторами [16], исследовавшими свойства нервных клеток ТАК у свободнодвижущих обученных обезьян и обнаружившими нейроны с уникальной комбинацией свойств. Эти клетки активировались протягиванием руки к неподвижной мишени и одновременной ее зрительной фиксацией, а также сдвижением руки и глаза за движущейся мишенью. На основании этих и ряда других данных многие исследователи считают, что у приматов задняя теменная кора входит в командный аппарат для управления движениями руки в экстраперсональном пространстве [13, 16, 18]. По их мнению, теменная область обеспечивает этот аппарат информацией о направлении движения. Вероятно и у других высших млекопитающих, чья передняя конечность высоко специализирована и выполняет сложные, целенаправленные движения, теменная ассоциативная область включена в систему программирования и контроля целенаправленных движений передней лапы. Однако механизм реализации этой функции ТАК, связывающий париетальные нейроны с моторным аппаратом передней конечности, недостаточно ясен.

Результаты наших исследований, проведенных на кошках, свидетельствуют о существовании нейронных цепей, которые, вероятно, могут лежать в основе действия этого механизма. Центральное звено такой цепи — парието-фронтальный нейрон. К нему поступает информация, идущая от различных периферических рецепторов: соматических, зрительных и слуховых, причем больше — от соматических и зрительных, что является основой для зрительно-моторной координации. Информация претерпевает определенную обработку и итоговый сигнал по аксону парието-фронтального нейрона направляется в зону МК, контролирующую мышцы передней конечности. Следовательно, в работе этой цепи основную роль играют прямые корково-корковые связи между ТАК и

МК, обеспечивающие нейронные раздражения движения

NEURO  
CONNECT  
A

Neuronal organization and motor cortical areas. Responses of 261 neurons to stimulation were recorded, their axons being localized in layers 1.3-37.8 m/s (average 1 and somatic) on the idea that they proved to be polymodal. Bi- and monomodal prefrontal nerve cells are described in the movement organization.

University, Simferopol

1. Бабиндра В. П., И мозга, исследование № 12.— С. 1374—1375.
2. Бабиндра В. П., Т области коры гол. С. 13—17.
3. Батуев А. С., Богословскими коры головного мозга. Журн. СССР.— 1979.— 1.
4. Ермолаева В. Ю., Т слуховых полей с сенсорологией.— 1979.— 1.
5. Коренюк И. И., Падения и торможение модальной стимуляции.
6. Коренюк И. И., Хил ассоциативной области.— 1985.— 31, № 2.
7. Павленко В. Б. Взаимодействие теменной ассоциативной зоны.— 1985.— 3—25.
8. Толченова Г. А., Инию межнейронных связей. Вып. 22.— С. 7—11.
9. Хасабов Г. А. Нейрофизиология. Медицина, 1978.— 18.
10. Шабан В. М. Реакции периферических раздражителей на ТАК. Вып. 4.— С. 368—371.
11. Imbert M., Bignall physiol.— 1966.— 29.
12. Hassler M., Muhs-Criekian Cortex der Ratten.— 1970.
13. Kalaska J. F., Comprehension of two dimensions with motor cortex // J. Neurophysiol.— 1974.— 31, 10, 1030—1040.
14. Kawamura K. Corticogenesis // Brain Res.— 1974.— 10, 1030—1040.
15. Kawamura K., Otani frontal region // J. Comp. Neurol.— 1974.— 10, 1030—1040.
16. Posterior parietal areas within extrapersonal space // J. Neurophysiol.— 1974.— 31, 10, 1030—1040.
17. Ranck J. Which elements of the nervous system: a review.



ного расположения этих ациальных нейронов в дру-  
1, 2, 4, 8], можно заклю-  
тки зрительной и слухо-  
II и III слоях, а сомато-  
ольку в соматосенсорной развит нижний (V) слой,  
ны верхние слои, можно  
роение указанных полей  
и корково-корковых ней-

АК способности реагиро-  
тулы показали, что поло-  
ся трисенсорными, а три-  
верти. Учитывая данные  
всей совокупности нейро-  
ом, способность отвечать  
выражена слабее, чем у  
ток.

ны ТАК, имеющие выход  
олисенсорности, т. е. по-  
сзорной информации. На-  
нами клетки полей 5 и 7  
 световое раздражение.

отметить следующие ос-  
о-фронтальных клеток —  
ров преобладают сома-  
ку проекции ТАК в МК  
дставительства мышц пе-  
ниалы, идущие от исследо-  
ют по их аксонам в уча-  
чности.

понятным, если сопоста-  
авторами [16], исследо-  
бодноподвижных обучен-  
уникальной комбинацией  
анием руки к неподвиж-  
фиксацией, а также сле-  
ю. На основании этих и-  
читают, что у приматов  
аппарат для управления  
гравитации [13, 16, 18]. По-  
от аппарат информации  
высших млекопитающих,  
ована и выполняет слож-  
ассоциативная область  
контроля целенаправленных  
реализации этой функции  
моторным аппаратом пе-

енных на кошках, свиде-  
которые, вероятно, могут  
Центральное звено такой  
поступает информация,  
ров: соматических, зри-  
матических и зрительных,  
координации. Информа-  
тогенный сигнал по аксону  
з зону МК, контролирующую-  
льно, в работе этой цепи  
ые связи между ТАК и

МК, обеспечивающие передачу обработанной информации на исполнительные нейронные системы МК, непосредственно участвующие в управлении движением передней лапы.

I. I. Korenyuk, T. V. Khitrova

NEURONAL ORGANIZATION OF CORTICO-CORTICAL  
CONNECTIONS BETWEEN THE PARIETAL ASSOCIATIVE  
AND MOTOR CORTICAL AREAS IN CAT

Neuronal organization of cortico-cortical connections between the parietal associative and motor cortical areas was investigated in anesthetized and then immobilized cats. Responses of 261 neurons in areas 5 and 7 evoked by the precruciate cortex (area 4γ) stimulation were recorded extracellularly. 208 cells were identified by the antidromic activation, their axons being directed to the motor cortex. Most of the identified neurons were localized in layers III and V. Conduction velocities of their axons amounted to 1.3-37.8 m/s (average 11 m/s). The convergence of peripheral inputs (visual, acoustic and somatic) on the identified parieto-frontal neurons is studied. Half of the studied neurons proved to be polymodal and three-quarters of them were both poly- and bimodal. Bi- and monomodal neurons possessed mostly somatic and visual inputs. The parieto-frontal nerve cells are suggested to provide the participation of parietal associative cortex in the movement organization.

University, Simferopol

1. Бабиндра В. П., Иманкулова Ч. С. Корково-корковые связи двигательной коры мозга, исследованные с помощью пероксидазного метода // Цитология. — 1977. — 19, № 12. — С. 1374—1377.
2. Бабиндра В. П., Толченова Г. А., Шевченко Н. И. Ассоциативные связи теменной области коры головного мозга кошки // Нейрофизиология. — 1980. — 12, № 1. — С. 13—17.
3. Батуев А. С., Богословский М. М. О связях между затылочной и двигательной зонами коры головного мозга кошки (электрофизиологическое исследование) // Физiol. журн. ССР. — 1963. — 49, № 11. — С. 1017—1025.
4. 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.
5. Коренюк И. И., Павленко В. Б., Стасиков А. М. Взаимодействие процессов возбуждения и торможения в нейронах теменной ассоциативной коры кошки при разномодальной стимуляции // Физiol. журн. — 1983. — 29, № 6. — С. 651—657.
6. Коренюк И. И., Хитрова Т. В. Электрофизиологическое изучение проекций теменной ассоциативной области в двигательную зону коры головного мозга кошки // Там же. — 1985. — 31, № 2. — С. 126—133.
7. Павленко В. Б. Взаимодействие процессов возбуждения и торможения в нейронах теменной ассоциативной коры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1982. — 3—25.
8. Толченова Г. А., Иманкулова Ч. С., Шевченко Н. И. Комплексный подход к изучению межнейрональных связей ассоциативной коры кошки // Нерв. система. — 1978. — Вып. 22. — С. 7—11.
9. Хасабов Г. А. Нейрофизиология связей коры больших полушарий приматов. — М.: Медицина, 1978. — 184 с.
10. Шабан В. М. Реакции нейронов переднего отдела супрасильвийской извилины на периферические раздражения различных модальностей // Нейрофизиология. — 1972. — 4, № 4. — С. 368—374.
11. Imbert M., Bignall E., Buser P. Neocortical interconnections in the cat. — J. Neurophysiol. — 1966. — 29, N 3. — P. 382—395.
12. Hassler M., Muhs-Clement K. Arhitektonischer Aufbau des sensormotorischen und parietalen Cortex der Katze // J. Hirnforsch. — 1964. — 6, N 6. — S. 377—420.
13. Kalaska J. F., Camini R., Georgopoulos A. P. Cortical mechanisms related to the direction of two dimensional arm movements: relations in parietal area 5 and comparison with motor cortex // Exp. Brain Res. — 1983. — 51, N 2. — P. 247—260.
14. Kawamura K. Cortico-cortical fiber connections of the cat cerebrum: the parietal region // Brain Res. — 1973. — 51, N 1. — P. 23—40.
15. Kawamura K., Otani K. Cortico-cortical fiber connections in the cat cerebrum: the frontal region // J. Comp. Neurol. — 1970. — 139, N 4. — P. 423—448.
16. Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions for operations within extrapersonal space / V. B. Mountcastle, J. C. Lynch, A. Georgopoulos et al. // J. Neurophysiol. — 1975. — 38, N 4. — P. 871—908.
17. Ranck J. Which elements are excited in electrical stimulation of mammalian central nervous system: a review // Brain Res. — 1975. — 9, N 3. — P. 417—440.

18. Roland P. E., Skinhøj E., Lassen N. A. et al. Different cortical areas in man in organization of voluntary movements in extrapersonal space // J. Neurophysiol.—1980.—43, N 1.—P. 137—150.
  19. Yumiya H., Ghez C. Specialized subregions in the cat motor cortex/ anatomical demonstration of differential projections to rostral and caudal sectors // Exp. Brain Res.—1984.—53, N 2.—P. 259—276.

Симферопол. ун-т им. М. В. Фрунзе  
МВССО УССР

Поступила 11.02.85

УДК 612.178.5:612.819.911/:612.67

Ю. Е. РУШКЕВИЧ

# РЕАКЦИИ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ ПРИ ЭЛЕКТРИЧЕСКОМ РАЗДРАЖЕНИИ ЯДЕР ПРОДОЛГОВАТОГО МОЗГА У КРЫС РАЗНОГО ВОЗРАСТА

В настоящее время известно, что в старости изменяются гипоталамические и мезенцефальные механизмы регуляции кровообращения [2, 3, 8] и происходят разнонаправленные возрастные сдвиги в различных гипоталамических ядрах, которые обусловливают разрегулирование деятельности гипоталамуса (снижение ее надежности), предрасполагают к развитию сердечно-сосудистой патологии [8]. Вместе с тем остаются совершенно неизученными возрастные особенности функционирования бульбарных образований, наиболее тесно связанных с формированием сосудистого тонуса, регуляцией сердечного ритма и реализацией рефлекторных реакций сердечно-сосудистой системы. К таким образованиям относятся ретикулярное гигантоклеточное ядро, обоюдное ядро блуждающего нерва и ядро одиночного пути. Цель настоящей работы — изучение некоторых реакций сердечно-сосудистой системы при электрическом раздражении этих, ответственных за состояние гемодинамики, структур продолговатого мозга у взрослых и старых крыс.

## **Методика**

Опыты проведены на семи взрослых (10 мес) и восьми старых (24 мес) крысах линии Вистар. Монополярные никромовые электроды диаметром кончика 0,15 мм вживляли в правые ретикулярное гигантоклеточное (ГЯ) и обоюдное (ОЯ) ядра и в ядра одиночного пути (ЯП) согласно координатам стереотаксического атласа [12]. Индифферентным электродом служила спираль из никромовой проволоки, введенная в лобную кость у границы с носовой. Крыс брали в опыт через 20—28 дней после операции вживления. Через 30 мин после введения наркоза (оксибутират натрий, внутрибрюшинно, 0,05—0,07 г/100 г массы) проводили двадцатисекундные раздражения ядер продолговатого мозга токами возрастающей силы. Очередность раздражения структур была следующей: ядра одиночного пути (правое, затем левое), обоюдное ядро, гигантоклеточное ядро. Последующую стимуляцию проводили через 4 мин по окончании предыдущей. Раздражение осуществляли сериями прямоугольных импульсов длительностью 1 мс и частотой 80 Гц. Регистрацию электрокардиограммы и артериального давления в хвостовой артерии осуществляли на электроэнцефалографе 8 ЕГ-212. После завершения экспериментов проводили электрокоагуляционное маркирование участков раздражения с последующим контролем локализации электродов. При анализе результатов исследований учитывались только опыты с точной локализацией электрода в исследуемой структуре. Достоверность различий определяли по критерию Стьюдента.

## Результаты и их обсуждение

*Влияние раздражения гигантоклеточного ядра на артериальное давление и частоту сердечных сокращений.* Гигантоклеточное ядро — один из основных источников симпатаактивирующих ретикулоспинальных влияний. Его клеточные элементы ориентируются на симпатические

преганглионарные мозга [1]. Стимул гипертензивной реа-  
акции в наших опытах никали именно на взрослых и семи с и держалось на промежуточном уровне на 4—8 мм рт. ст. у взрослых и  $(30 \pm 4)$  см. (примерно одинаково на  $(16 \pm 1,8)$  мм рт. ст.) с исходным, тогда прохождение тока приводило к росту артериального давления ( $p < 0,01$ ) выше исходного.

Таким образом первых, к возрасту вторых, к снижению

Как известно, мической активности током ( $16 \pm 3,8$ ) мкхикардию: ( $6 \pm 1,1$ ) тахикардию регистрируется сердечного ритма. Установлено раздражение ГЯ волока. Раздражение ГЯ к урежению сердечного ритма сопровождается усилением раздражения ритма (некоторых — ослаблением кардией).

Таким образом электрических поро при раздражении Г животных по мере прессорной реакции ва старых крыс при сердечного ритма о

*Влияние раздражения и частоту сердечных буждающего нерва, гальные нейроны, ности сердца [10, 11]*

ОЯ раздражали  
ства животных при  
акцию наблюдали  
 $(40 \pm 6,6)$  мкА и у  
остальных опытах у  
сарно-прессорной.

Таким образом, ных пороги прессор пороги прессорных сравнению со взрос

Электрическое  
шипстве опытов вы-  
током  $(32 \pm 3,8)$  мк-  
ритма на  $(9 \pm 1,2)$  у-  
зловое усиление разд-  
 начального эффекта

В то же время  
жение ОЯ приводи