

**О СВЯЗЯХ ТЕМЕННОЙ КОРЫ (ТАО) С ПЕРВИЧНЫМИ (ПСЗ)
ЗРИТЕЛЬНОЙ, СЛУХОВОЙ И СОМАТИЧЕСКОЙ СЕНСОРНЫМИ
ЗОНАМИ НЕОКОРТЕКСА**

*Коренюк И. И., доктор биологических наук, профессор,
Сидякин В. Г., доктор биологических наук, профессор,
Коренюк О. И., кандидат биологических наук*

В настоящее время предполагается, что ассоциативная кора совместно с рядом других неспецифических образований головного мозга участвует в селекции программ сенсорно-двигательных актов, необходимых для организации целенаправленного поведения. Построение такого рода программ осуществляется на основе информации, которая поступает в данную область коры по разнообразным входам. Наряду с субкортикальными сенсорными входами в ТАО, особое внимание отводится и сенсорно-специфическим афферентациям от ПСЗ – зрительной (ЗК), слуховой (СК) и соматосенсорной (ССК) [1;8;24]. В отношении качественных и количественных характеристик функционального состояния нейронов ТАО в условиях поступления сигналов из ПСЗ, то они хотя и многочисленны, однако, получены без учета того, какие именно нейроны (входа в кору, интернейроны внутрикорковых цепей или нейроны выхода) ТАО были исследованы. Остается далеко не выясненным вопрос о межсенсорной интеграции в различных звеньях нейронных цепей ТАО сигналов из разных ПСЗ. До настоящего времени не установлено, какое количество переключений претерпевают сигналы из ПСЗ прежде чем они попадают на нейроны выхода ТАО и не установлены их соотношения. Не исследованы и характеристики и соотношение процессов возбуждения и торможения в нейронах входа, интернейронах внутрикорковых цепей и нейронах выхода ТАО. Отсутствие таких данных затрудняет понимание внутрикорковых интегративных процессов этой области неокортекса и делает вопрос о функциональной организации связей сенсорно-специфических зон коры с нейронами разных популяций ТАО актуальным.

Цель настоящей работы состояла в выяснении организации и функциональных свойств ассоциативных связей первичных зрительной, слуховой и соматической зон коры с идентифицированными нейронами ТАО и изучение особенностей взаимодействия на них сигналов из этих зон неокортекса между собой и с посылками от противоположного полушария.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ.

Исследования проведены в условиях острого эксперимента на взрослых кошках. Животных наркотизировали тиопенталом-натрия (30-40 мг/кг, внутривенно). Операционные поля инфильтрировали 0,5% раствором новокаина. Череп трепанировали над передней частью средней ССИ левого полушария. Твердую мозговую оболочку удаляли и трепанационное отверстие заливали теплым 4% агар-агаром. На протяжении эксперимента животное термостатировали. За состоянием животного следили по электрокардиограмме, а также по изменению ВП на стимуляцию подкоркового БВ.

Раздражение ПСЗ осуществляли в фокусах максимальной плотности нейронов,

аккумулирующих пероксидазу хрена после инъекции ее в ТАО ипсилатерального полушария [1]. Расстояние от зон стимуляции до ТАО составляло: от ЗК – 24-26 мм; от СК – 20-22 мм; от ССК – 15-18 мм. Биполярные игольчатые нихромовые электроды (межэлектродное расстояние 1–2 мм) с диаметром кончика 100 мкм вкалывались в соответствующие зоны коры на глубину 1,5 мм. Частота стимуляции составляла 0,5 Гц, за исключением случаев идентификации антидромных и моносинаптических ответов нейронов. Раздражали ЗК, СК И ССК ипсилатерально исследуемому полушарию. Количество реализаций раздражений составляло от 10 до 50. Стимуляцию мозга (параметры – сила тока до 400 мкА и длительность импульса 0,2 мс) осуществляли толчками тока отрицательной полярности от электростимулятора ЭСУ–2, через токовую приставку ЭСТ – 14.

Импульсную активность нейронов ТАО начинали исследовать через шесть часов после окончания подготовительных операций. Использовали стеклянные микроэлектроды заполненные 4 М раствором хлорида натрия с сопротивлением 5-15 МОм.

Экспериментальные данные в виде количественных характеристик свойств разных групп нейронов и найденные различия между ними обрабатывали статистически по критерию Стьюдента. Значения доверительного интервала и уровень достоверности считали при 1% и 5% уровнях значимости. Остальные особенности методики описаны ранее [10;11].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Общая характеристика эффектов стимуляции разных ПСЗ на активность нейронов ТАО. Среди 262 нейронов ТАО, функциональное состояние которых было исследовано при электрическом раздражении подкоркового белого вещества (БВ), 133 фоновоактивные нервные клетки являлись интернейронами внутрикорковых нейронных цепей, поскольку на этот вид стимуляции не отвечали антидромно.

Характеристики реакций нейронов ТАО на раздражение ПСЗ представлены в таблице. Следует отметить, что изменения частоты генерации импульсов при раздражении ПСЗ у подавляющего большинства нейронов были слабо выраженными, и у некоторых нейронов в постстимульный период изменялся только рисунок генерации импульсов. Примечательно, что с увеличением числа предъявляемых на ту или иную сенсорную зону коры одиночных раздражений выраженность реакций возрастала. Из этого можно сделать вывод, что эффекты раздражения ПСЗ определенным образом могут аккумулироваться в нейронных цепях ТАО.

Реакции нейронов ТАО на стимуляцию ЗК. Исследована импульсная активность 133 фоновоактивных нейронов ТАО. На данное раздражение реакции выявлены у 112 (84,2%) нейронов (см. таблицу) и у 21 (15,8%) нервной клетки ответов не выявлено.

В отдельную группу отнесена 21 (15,8%) нервная клетка с реакцией начального возбуждения. Из этого числа ответы восьми нейронов представляли собой длительное (70-290 мс) тоническое учащение генерации импульсов, а у остальных 13 клеток наблюдались фазные реакции с последующей постактивационной паузой, которая сменялась периодом усиления или восстановления исходного уровня частоты гене-

рации импульсов. Из 13 клеток с фазным типом реакций у восьми начальной компонент был представлен одним, реже двумя внеочередными импульсами. СП этих реакций составляли от 4,8 до 15,3 мс со средним значением $9,5 \pm 1,2$ мс. При тестировании этих 13 нейронов у пяти выявлена способность отвечать на предъявление стимулов, следующих с частотой 100-120/с. Можно полагать, что эти клетки моносинаптически активировались входами из ЗК. Важно отметить, что среди этих пяти нейронов две клетки являлись нейронами входа, поскольку моносинаптически отвечали и на раздражение подкоркового БВ. Из этого следует, что одни и те же нейроны ТАО могут стоять на входе информации, поступающей по кортикопетальным и корково-корковым путям. Таким образом, только пять нейронов (3,8% от 133) ТАО получали прямые влияния из ЗК, а к остальным 107 (80,4%) обследованным нейронам информация из ЗК поступает по ди- и полисинаптическим путям, или не поступает вовсе.

СП возбуждающих ответов у разных нейронов варьировали в пределах от 4,8 до 45 мс (в среднем $14,7 \pm 2,8$ мс; рисунок). Следует отметить, что длиннолатентным ответам не предшествовали какие-либо изменения спонтанной активности и, надо полагать, они не являлись следовыми компонентами реакции. У большинства реагирующих нейронов возбуждающие ответы возникали с СП 10–20 мс.

Среди реагирующих нейронов не выявлено ни одного, который бы на стимуляцию ЗК отвечал антидромно, что указывает на отсутствие или незначительное число проекций ТАО в ЗК. Во вторую группу отнесено 78 (58,6%) нейронов, которые реагировали на стимуляцию ЗК угнетением ФИА. Анализ ПСГ показал, что СП тормозных реакций варьировал у разных нейронов от 14 до 100 мс. Продолжительность периодов угнетения у разных клеток составляла от 20 до 300 мс (в среднем 89 мс). У некоторых клеток на фоне снижения частоты генерации импульсов на постстимульных гистограммах наблюдалось кратковременное (фазное) увеличение ее до уровня фона, или даже превышало его. Среди 78 нейронов с начально тормозной реакцией у 60,3% клеток ответы были фазными, а у 39,7% – тоническими.

Количественные соотношения нейронов с реакцией начального возбуждения и торможения на данный вид стимуляции составляло 0,3:1.

Максимальная плотность реагирующих на раздражение ЗК нейронов выявлена на глубине 0,7-1,6 мм, то есть, преимущественно в III – V слоях ТАО.

При стимуляции ЗК у 13 (9,8%) нейронов ТАО уровень генерации ПД не повышался и не снижался, однако, пространственно-временное их распределение (паттерн) в постстимульный период существенно отличалось от такового в престимульный период.

Реакции нейронов ТАО на раздражение СК. ИА 121 (100%) нейрона исследована при одиночном раздражении СК. Всего на данный вид стимуляции реагировало 95 (78,5%) нейронов, у остальных 26 (21,5%) при анализе ПСГ ответов не выявлено.

На раздражение СК реакции в виде первичного возбуждения выявлены у 30 (24,8%) интернейронов (см. табл.). Из данных таблицы видно, что у 14 клеток ответ проявлялся в тоническом повышении частоты генерации импульсов, у 11-фазном, а у пяти нейронов он был представлен одиночным ПД, который у двух клеток возник в результате моносинаптической активации, а у трех – олигосинаптически.

СП возбудительных ответов у разных нейронов имел значения от 3,8 до 40 мс (в среднем $16,6 \pm 3,2$ мс). Начально возбудительная реакция на раздражение СК у большинства нейронов ТАО развивалась через 11-19 мс (рис.). Минимальные значения СП моносинаптических ПД, выявленные у двух нейронов, составляли 3,8 и 6,4 мс, а олигосинаптические импульсные ответы имели СП 17,6, 18,3 и 19,8 мс.

Среди реагирующих клеток два нейрона на раздражение СК отвечали антидромными ПД и, следовательно, можно считать, что аксоны этих нейронов направлялись в первичную слуховую кору. СП антидромных реакций этих нейронов имели значения были $2,7 \pm 0,2$ мс и $3,1 \pm 0,3$ мс соответственно. Антидромный ПД следовал частоте стимуляции у одного нейрона 630/с, а у другого – 485/с. Учитывая значения СП и расстояние между ТАО и СК (20–22 мм), были определены скорости проведения по этим кортико-кортикальным аксонам. Они составляли 7,8 и 6,8 м/с соответственно. Нейроны с проекцией аксона в слуховую кору залегали в V слое ТАО.

У 54 (44,6%) нейронов ТАО на стимуляцию СК выявлены начально тормозные реакции. При этом у 37 нейронов такие реакции носили фазный характер, а у 17 – тонический. СП первичных тормозных реакций у разных нейронов колебался от 10 до 120 мс, а их продолжительность – от 10 до 320 мс (в среднем 73 мс).

При стимуляции СК соотношение начально возбудительных и начально тормозных реакций в группе интернейронов внутрикорковых нейронных цепей ТАО составило 0,6:1.

Среди 121 обследованного нейрона у девяти (7,4%) нервных клеток не наблюдалось изменения средней частоты генерации фоновых импульсов, однако, в постстимульный период на ПСГ видоизменялась пространственно-временная структура генерируемых импульсов.

Ортодромно реагирующие на стимуляцию СК нейроны в поперечнике ТАО чаще всего встречались на глубине 0,6-1,5 мм.

Реакции интернейронов на раздражение ССК. Стимуляция ССК была предъявлена 125(100%) фоновоактивным нейронам ТАО. Из этого числа у 107(85,6%) нервных клеток выявлены ответные реакции (табл. 1).

Таблица 1

Количество и характер вызванной активности нейронов теменной ассоциативной области головного мозга кошки при изолированной электрической стимуляции первичных зон неокортекса

Область раздражения	Всего исследовано	РЕАКЦИИ												
		Возбудительные				Тормозные				ИП	Всего ортодромных	В/Т	А	Не реагировало
		ПД	Ф	Т	Всего	Ф	Т	Всего						
ЗК	133	8	5	8	21(15,8)	47	31	78(58,6)	13(9,8)	112 (84,2)	0,3/1	—	21(15,8)	
СК	121	5	11	14	30(24,8)	37	17	54(44,6)	9(7,4)	93(76,9)	0,6/1	2 (1,7)	26(21,5)	
ССК	125	8	26	29	63(50,4)	12	8	20(16,0)	17(13,6)	100(80,0)	3,2/1	7(5,6)	18(14,4)	

Примечание: раздражаемые проекционные зоны - ЗК- зрительная кора; СК- слуховая кора; ССК- соматосенсорная кора; ПД- ответ в виде одного потенциала действия; Ф-фазическая, Т-тоническая реакции; ИП- изменение паттерна; А- ответ в виде антидромного потенциала действия; В:Т- соотношение начально возбудительных и начально тормозных реакций; в скобках указано относительное число нейронов, %.

Начально возбуждающие реакции проявляли 63 (50,4%) нейрона, среди которых 34 были фазными, а 29 тоническими (табл.). СП этих реакций у разных нейронов колебался от 4,3 до 38,7 мс (в среднем $15,1 \pm 3,1$ мс). Таким образом, уже на пятой миллисекунде после стимуляции ССК в ТАО начинают развиваться возбуждающие реакции, а через 40 мс процесс первичного возбуждения заканчивается (рис.).

На стимуляцию ССК семь нейронов активировалось антидромно с последующим угнетением частоты генерации импульсов. СП антидромных ПД разных нейронов находились в пределах 0,7–14,2 мс (в среднем $2,1 \pm 0,8$ мс). Исходя из этих величин, а также из расстояния между раздражающими и отводящими электродами (15–18 мм), установлены скорости проведения возбуждения по аксонам нейронов ТАО, направляющихся в ССК. Они у разных нейронов составляли от 1,05–21,4 м/с (в среднем $10,1 \pm 1,3$ м/с). У одного нейрона после генерации антидромного ПД следовал ортодромный, который воспроизводился при частоте стимуляции 120 имп/с и имел СП 9,6 мс. Можно полагать, что этот нейрон моносинаптически активировался из ССК. Не исключено, что этот нейрон мог возбуждаться и через коллатерали аксонов нейронов ТАО проецирующихся в ССК. Кроме того, при тестировании восьми нейронов, реагирующих одним ПД, у четырех клеток ответы возникали также моносинаптически. Таким образом, всего пять клеток (4% из 125) имеют прямые входы из ССК, причем два из них моносинаптически активировались импульсами из подкоркового БВ.

Нейроны ТАО с проекцией аксона в ССК обнаруживались в пределах III–VI слоев.

Данные о незначительном числе нейронов ТАО, антидромно отвечавших на раздражение ССК, согласуются с результатами исследования связей между этими зонами коры с применением метода дегенерации волокон [4].

Начально тормозный тип реакций на раздражение ССК выявлен у 20 (16,0%) нейронов. При этом у 18 клеток наблюдалось частичное фазное угнетение, а у двух - полное торможение фоновой импульсации. СП торможения варьировал от 10 до 50 мс. Фаза начального торможения имела продолжительность у разных нейронов от 15 до 70 мс (в среднем 42 мс). При данном виде стимуляции соотношение начально возбуждающих и начально тормозных ответов составило 3,2:1 (табл. 1).

У 17 (13,6%) нервных клеток проявляющиеся реакции выражались в виде изменения пространственно-временной структуры генерации импульсов.

Максимальная плотность отвечающих нейронов выявлена на уровне III–V слоев.

Таким образом, при одиночной электрической стимуляции ССК большинство (67 из 107) нейронов проявляют фазные реакции. Другой особенностью влияния из ССК является то, что среди реагирующих клеток более 50% проявляют реакции начально-возбуждающего типа.

Реакции фоновоактивных нейронов выхода ТАО на раздражение ПСЗ. Из 129 исследованных нейронов выхода 29 генерировали фоновые ПД, а 100 клеток были "молчашими". При предъявлении "молчашим" нейронам раздражения разных зон коры ни у одного из них не наблюдалось импульсных реакций, а из 29 фоновоактивных выявлены ответы на раздражение ЗК у 20, СК - 17 и ССК - 20 нейронов. В

целом, реагировало хотя бы на раздражение одной ПСЗ 27 (93,1%) нейронов.

На раздражение ПСЗ возбуждающие влияния у нейронов выхода выявлены в 23 случаях. При этом на раздражение ЗК возбуждалось семь, СК - пять и ССК - 11 нейронов. Среди отвечавших начальным возбуждением нейронов три нервные клетки активировались моносинаптически: две на стимуляцию ЗК и одна - СК. Минимальный СП импульсного ответа на стимуляцию СК составлял 9,4 мс, а на раздражение ЗК - 8,7 и 10,5 мс соответственно.

Начально тормозные реакции выявлены в 34 случаях, из которых на раздражение ЗК их было - 13, СК - 12 и на стимуляцию ССК - 9. Таким образом, у нейронов выхода соотношение начально возбуждающих и начально тормозных реакций на раздражение ЗК составляло 0,5:1, СК - 0,4:1, и ССК - 1,2:1. Следовательно, на нейронах выхода, как и на интернейронах внутрикорковых нейронных цепей ТАО, преобладают тормозные влияния из ЗК и СК, а из ССК наблюдается некоторое доминирование возбуждающих влияний. Приведенные результаты также показывают, что наименее эффективными для изменения импульсной активности у нейронов выхода являются одиночные раздражения СК.

Обсуждение результатов исследования

Экспериментальные данные показывают, что ответы нейронов ТАО кошки на стимуляцию ПСЗ, представляют собой сложную и продолжительную перестройку импульсной активности. Эти реакции имеют значительное сходство в выраженности, динамике и времени появления, что может указывать на одинаковую организацию входов из разных ПСЗ.

Сопоставление наших данных о количестве и характере реакций, возникающих на раздражение ПСЗ, с таковыми на стимуляцию ядер таламуса [2] показало, что в обоих случаях значительная часть обследованных нейронов ТАО, реагировала торможением без предшествующего возбуждения (при стимуляции ЗК, СК и ССК - 58,6; 44,6; 13,6% соответственно, а при раздражении наружного и внутреннего колленчатых тел и ядер вентробазального комплекса - 25,0; 30,4; 38,6% соответственно). Эти данные свидетельствуют о важной роли сигналов из специфических структур в регулировании возбудимости нейронов ТАО и указывают на то, что в этих процессах ведущая роль принадлежит механизмам прямого афферентного торможения. Кроме того, из этих данных следует, что чем больше выраженность тормозного влияния из проекционной зоны, тем меньше нейронов ТАО подвержены торможению из соответствующего специфического ядра таламуса. Различия влияний специфических ПСЗ и ядер таламуса выражалось и в том, что среди начально возбуждающих реакций на раздражение релейных ядер таламуса преобладают ответы в виде одиночного ПД, в то время как на стимуляцию ПСЗ такие реакции наблюдаются в единичных случаях. Эти факты указывают на не одинаковую организацию входов в ТАО из указанных структур. Известное сходство реакций нейронов ТАО на раздражение ПСЗ и ядер таламуса, может быть обусловлено тем, что они возникают по механизму аксон рефлекса, поскольку разные ветви аксона одних и тех же нейронов таламуса иннервируют и ПСЗ, и ТАО [22].

Наиболее эффективными для вызова реакций у интернейронов ТАО являются

посылки из ЗК и ССК, на которые отвечало 84,2 и 80,0% единиц соответственно, а на стимуляцию СК – 76,9% исследованных нервных клеток. В этой связи необходимо напомнить, что по эффективности вызова реакций у нейронов ТАО в такой же последовательности распределяются и входы от рецепторных образований зрительной, соматической, и слуховой сенсорных систем [3; 6; 15; 24]. Однако, по этому поводу есть и другие мнения. Так, некоторые исследователи считают, что у нейронов ТАО преобладает слуховой вход [27], или утверждают представление об эквивалентности разномодальных периферических входов в ТАО [26]. Следует сказать, что и ассоциативные ядра таламуса, которые являются основными поставщиками сигналов для ТАО, получают наиболее существенные входы от структур зрительной и соматосенсорной систем [16].

В отношении вопроса, какими путями поступает специфическая информация в ТАО, некоторые авторы [19;20] считают, что основная часть, например, слуховой информации приходит в ассоциативную кору, минуя первичную слуховую зону. Однако, надо заметить, что через слуховую кору в ТАО передается информация о тонах характеристической частоты и, для значительного числа нейронов ТАО характеристическими являются низкие частоты [18;19] и, следовательно, интеграция таких сигналов на уровне ТАО может иметь первостепенную важность, поскольку слуховые сигналы этого диапазона частот имеют наибольшее биологическое значение [11].

Наши данные о СП ответов и о распределении в ТАО нейронов, реагирующих на стимуляцию ПСЗ и БВ позволяют считать, что поступающие по кортикопетальным и корково-корковым входам сигналы параллельно и одновременно оказывают влияния на клетки всех ее слоев. При этом, моносинаптически примерно в одинаковом количестве активируются нейроны входа, интернейроны и нейроны выхода. Иными словами, эти результаты свидетельствуют, что в ТАО происходит как поэтапный, так и "экспресс" анализ поступающей информации. В последнем случае информация из сенсорно-специфических корковых зон и кортикопетальные сигналы интегрируются только на нейронах выхода.

Несмотря на малое количество нейронов, которые моносинаптически получают модально специфические возбуждающие влияния из ПСЗ, нам представляется весьма существенным, что специфическая информация из ПСЗ может играть важную роль в формировании в нейронных сетях ТАО импульсных посылок, определяющих функциональное состояние нейронных цепей структур мишеней, в том числе сенсомоторной коры и спинного мозга [8;12]. Вероятно, такой прямой путь задействуется при организации сенсомоторного поведения в экстренных ситуациях.

Если исходить из того, что у значительного большинства корково-корковых волокон скорости проведения не превышают 10 м/с [7;12;28], то можно полагать, что более значительная часть нейронов испытывает моносинаптические влияния и число синаптических переключений сигналов из ПСЗ в транскортикальных цепях невелико. Однако, поскольку у большинства нейронов ТАО, проявляющих начально возбуждательную реакцию, не наблюдается стабильной генерации внеочередных ПД, мы склонны думать, что ассоциативные связи ПСЗ с ТАО преимущественно опо-

средуются через дистальные дендриты ее нейронов. Известно, что через такие связи оказываются модулирующие влияния [13; 14; 21].

Временные характеристики поступления информации из зрительной, слуховой и соматической зон коры сходны и это может обеспечивать тесное взаимодействие афферентных потоков и регуляцию возбудимости нейронных цепей ТАО, включая и ее выход. Создается впечатление, что функциональная роль такой организации корково-корковых связей, заключается в селекции наиболее значимой, в конкретный момент, информации.

Обращает на себя внимание, что наши данные хорошо согласуются с результатами морфологических исследований, согласно которым большая часть ассоциативных афферентов из ПСЗ и контралатеральной ТАО оканчиваются в нижней части III и на нейронах IV-V слоев, и лишь единичные заканчиваются в верхних слоях [5; 6; 17; 25]. Исходя из того, что сигналы из ПСЗ большей частью оказывают влияния на нейроны глубоких слоев ТАО, можно предположить, что такое распределение проекций из ПСЗ обеспечивает более эффективную модуляцию функционального состояния нейронов выхода, которые преимущественно локализованы в нижних слоях коры. Не исключено, что исследуемые входы организованы таким образом, что нейроны выхода ПСЗ образуют прямые связи преимущественно с клетками одноименных слоев ТАО. Очевидно такой принцип распределения ассоциативных входов, характерен для всех зон неокортекса, поскольку аналогичным образом распределяются и проекции ТАО в моторной области коры [13].

Среди нейронов ТАО лишь единичные клетки проявляют антидромные ответы на раздражение СК и ССК, а на ЗК таких клеток не было выявлено вовсе. Эти данные указывают на слабую выраженность эфферентных связей ТАО с ПСЗ.

ВЫВОДЫ

1. В острых опытах на кошках установлено, что раздражение первичных ЗК, СК и ССК вызывает изменение функционального состояния более чем у 2/3 интернейронов внутрикорковых цепей ТАО. Соотношение начально возбуждающих и начально тормозных реакций интернейронов на стимуляцию ЗК составляло 0,3:1, СК – 0,6:1, а ССК – 3,2:1. Возбуждающие и тормозные реакции более чем у половины исследованных нервных клеток носят фазный характер.

2. Анализ СП ортодромных возбуждающих и тормозных реакций показал, что преобладающее большинство (более 95%) интернейронов и нейронов выхода испытывают влияния из ПСЗ по ди- и/или полисинаптическим путям. Моносинаптические возбуждающие влияния из ЗК испытывают 3,8% интернейронов и 6,9% нейронов выхода, из СК – 1,7 и 3,4% соответственно, а из ССК моносинаптические связи выявлены только у 4,0% интернейронов ТАО.

3. Выявлено, что одни и те же нейроны системы "вход-выход" ТАО могут моносинаптически активироваться как из ПСЗ, так и по кортикопетальными входами. Это свидетельствует, что формирование импульсации в нейронах выхода осуществляется в результате взаимодействия гетеромодальных сигналов, которые поступают в ТАО по кортико-кортикальным и кортикопетальным входам.

Литература

1. Бабминдра В.П., Толченова Г.А., Шевченко Н.Н. Ассоциативные связи теменной области коры головного мозга // *Нейрофизиология*. 1980.- 12, N1.- С. 13-17.
2. Волошин М.Я., Гончар Ю.А., Прокопенко В.Ю. Взаимоотношение возбуждения и торможения в реакциях нейронов поля 5b ассоциативной коры головного мозга кошки на стимуляцию релейных ядер таламуса // *Физиол. журн.*- 1985.- 31, N5.- С. 604-611.
3. Ильичева Т.В. Активность отдельных нейронов теменной области коры головного мозга кошки при выполнении произвольных движений .-Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Симферополь, 1992.- 19 с.
4. Ипекчян Н.Н., Баклаваджян О.Г. Проекция полей 5 и 7 в подразделения сенсорной области коры мозга кошки // *Нейрофизиология*. 1988.- 20, N3.- С. 319-326.
5. Кавамура К., Макаров Ф.Н. Ультраструктурная организация окончаний внутри- и межполушарных волокон ассоциативной коры мозга кошки // *Арх. анат. гистол. эмбриол.*- 1973.- 64, N1.- С. 49-56.
6. Казаков В.Н., Шевченко Н.И., Крахоткина Е.Д. Ассоциативные связи теменной коры головного мозга кошки // *Нейрофизиология*.- 1981.13, N1.- С. 3-6.
7. Коренюк И.И. Реакции нейронов моторной коры на раздражение теменной ассоциативной области. // *Физиол. журн.* .-1987 .-33, N1.- -С. 19-26.
8. Коренюк И.И. Нейронные механизмы афферентной и эфферентной функций теменной ассоциативной области коры мозга.- Автореф. дис. ... докт. биол. наук.- Л., 1990.- 44 с.
9. Коренюк И.И., Павленко В. Б. Реакции нейронов ассоциативной коры на раздражение подкоркового белого вещества // *Физиол. журн.* 1982.- 28, N 2.- С. 139-144.
10. Коренюк И.И., Хитрова Т.В. Электрофизиологическое изучение проекций теменной ассоциативной области в двигательную зону коры головного мозга // *Физиол. журн.*- 1985.- 31, N2.- С. 126-133.
11. Куликов Г.А., Клименко В.Г. Вызванные потенциалы сенсорной и теменной областей коры мозга кошки на тональные стимулы // *Журн. высш. нерв. деятельности*.- 1984.- 34, N1.- С. 89-98.
12. Орлова Т.В. Электрофизиологическое исследование связей между теменной ассоциативной и моторной зонами коры головного мозга кошки: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук.- Москва, 1987.- 24с.
13. Серков Ф.Н. Короткое торможение.- Киев: Наук. думка.- 1986.248с.
14. Серков Ф.Н., Гончар Ю.Ф., Плевин Ю.М. Характеристика синаптического аппарата теменной ассоциативной коры (поле 5b) мозга кошки // *Нейрофизиология*.- 1989.- 21, N2.- С. 174-185.
15. Силаков В.Л., Обухова Г.П., Сенаторов В.В. Пластичность структурной и функциональной организации зрительно-ассоциативных центров мозга // *Ассоциативные системы мозга*.- Л., 1985.- С. 165-171.
16. Сологуб Н.Я., Намаконова Л.М. Морфо-физиологическое исследование афферентных проекций заднелатерального ядра таламуса крысы // *Нейрофизиология*.- 1984.- 16, N2.- С. 168-176.
17. Толченова Г.А., Иманкулова И.С., Шевченко Н.И. Комплексный подход к изу-

- чению межнейронных связей ассоциативной коры кошки // Нервн. система.- 1980.- 22.- С. 7-11.
18. Туркин В.В. Реакции супрасильвиевой извилины коры мозга кошки на тональные раздражения // Физиол. журн.- 1985.- 31, N4.- С. 392-397.
 19. Туркин В.В. Реакции нейронов теменной коры кошки на звуковые раздражения до и после выключения слуховой коры // Нейрофизиология.1986.- 18, N3.- С. 354-360.
 20. Хасабов Г.А., Тананакина Т.П., Панасюк Г.П., Одиночные слуховые вызванные ответы височной и ассоциативной областей коры головного мозга бодрствующих кошек // Физиол. журн.- 1990.- 36, N1.- С. 8-14.
 21. Яновский Е.Ш. Параметры и особенности торможения в нейронах ассоциативной коры головного мозга кошки // Физиол. ж.- 1986.- 32, N6. - С.715-722.
 22. Bignall K.E., Singler P., Herman C. Interaction of cortical and peripheral inputs to polysensory areas of the cat neocortex // Exp. Neurol.- 1967.- 18, N2.- P. 194-209.
 23. Diamond J.T., Jones E.S., Powell T.P.S. The association connections of the auditory cortex of the cat // Brain Res.- 1968.- 11, N4.- P. 560-579.
 24. Leinonen L. Integration of somatosensory events in the posterior parietal cortex of the monkey // Somatosensory Mech.Proc. Int. Symp., Stockholm, June 8-10, 1983.- New York; Londo, 1984.-P.113-124.
 25. Pearson R.C.A., Powell T.P.S. The projection of the primary somatic sensory cortex upon area 5 in the monkey // Brain Res.Rev.1985.- 9,N1.- P.89-107.
 26. Thompson R., Jonson R., Hoopers J. Organization of auditory somatic sensory and visual projection to association fields of cerebral cortex in the cat //J. Neurophysiol.- 1963,a.- 26,N3.-P. 343-364.
 27. Toldi J., Feher O. Acoustic sensitivity and bimodal properties of cells in the anterior suprasylvian gyrus of the cat // Brain Res.- 1984.- 55, N2.- P. 180-183.
 28. Waters R.S., Favorov O., Asanuma H. Physiological properties and pattern of projection from the anterior bank of ansate sulcus to the motor cortecs area 4 in the cat // Exp. Brain Res.- 1982.- 46.P.403-412.