



УДК 612.843.1

<https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-2-205-214>

Микроструктура внутриполушарных восходящих путей в экстрастриарные поля коры кошки

С. В. Алексеенко^{✉1}, П. Ю. Шкорбатова¹

¹ Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Россия, г. Санкт-Петербург, наб. Макарова, д. 6

Сведения об авторах

Светлана Валентиновна
Алексеенко, SPIN-код: 8790-1965,
Scopus AuthorID: 56926401700,
e-mail: binocularity@yandex.ru
Полина Юрьевна Шкорбатова,
SPIN-код: 8045-0488,
Scopus AuthorID: 55382916200,
ORCID: 0000-0001-5777-7775,
e-mail: polinavet@mail.ru

Для цитирования:

Алексеенко, С. В.,
Шкорбатова, П. Ю. (2021)
Микроструктура
внутриполушарных восходящих
путей в экстрастриарные поля
коры кошки. *Интегративная
физиология*, т. 2, № 2, с. 205–214.
<https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-2-205-214>

Получена 30 января 2021; прошла
рецензирование 12 марта 2021;
принята 19 марта 2021.

Права: © Авторы (2021).

Опубликовано Российским
государственным педагогическим
университетом им. А. И. Герцена.
Открытый доступ на условиях
лицензии CC BY-NC 4.0.

Аннотация. Экстрастриарные поля 19 и 21а коры кошки участвуют в анализе формы и текстуры изображений. С целью изучения микроструктуры внутриполушарных связей корковых полей разных уровней иерархии микроионофоретически вводили пероксидазу хрена в отдельные вертикальные колонки полей 19, 21а коры и выявляли ретроградно меченые клетки в полях 17 и 18. Инъецированные колонки локализовались в области проекции контралатерального полушария зрения от –2 до +15 угл. град по вертикали и от 2 до 10 угл. град по горизонтали. На основе анализа непрерывной серии фронтальных срезов головного мозга, оцифрованных с двадцатикратным увеличением размера, реконструировали положение меченых клеток на выпрямленной поверхности коры. Обнаружено, что колонки полей 19, 21а, кроме входов из областей проекции контралатерального полушария зрения в полях 17, 18, получают также афферентацию из переходной зоны 17/18, в которой представлена часть ипсилатерального полушария зрения. Расстояния между этими областями афферентации зависели от удаленности инъецированных колонок от проекции центрального вертикального меридиана поля зрения и были в соответствии со зрительно-проекционными картами полей 17, 18. В переходной зоне 17/18 также выявлены зависящие от азимута колонок изменения в положении афферентных клеток, которые свидетельствуют о ее разделении на две ретинотопически упорядоченные подзоны, относящиеся к полям 17 и 18. На основании имеющихся сведений о степени глазного доминирования у клеток переходной зоны 17/18 и областей за ее пределами в полях 17, 18 предполагается, что выявленная конвергенция входов из этих полей обеспечивает нейронам полей 19, 21а настройку на более сложные признаки в конфигурации изображений и положении объектов в пространстве по сравнению с полями 17, 18.

Ключевые слова: кошка; нейронные связи; поля 19, 21а; поля 17, 18; переходная зона 17/18.

Microstructure of intrahemispheric pathways ascending to the extrastriate cortical areas of the cat

S. V. Alekseenko^{✉1}, P. Yu. Shkorbatova¹

¹ Pavlov Institute of Physiology, Russian Academy of Sciences, 6 Makarova Emb., Saint Petersburg 199034, Russia

Authors

Svetlana V. Alekseenko,
SPIN: 8790-1965,
Scopus AuthorID: 56926401700,
e-mail: binocularity@yandex.ru

Polina Yu. Shkorbatova,
SPIN: 8045-0488,
Scopus AuthorID: 55382916200,
ORCID: 0000-0001-5777-7775,
e-mail: polinavet@mail.ru

For citation: Alekseenko, S. V., Shkorbatova, P. Yu. (2021) Microstructure of intrahemispheric pathways ascending to the extrastriate cortical areas of the cat. *Integrative Physiology*, vol. 2, no. 2, pp. 205–214. <https://www.doi.org/10.33910/2687-1270-2021-2-2-205-214>

Received 30 January 2021;
reviewed 12 March 2021;
accepted 19 March 2021.

Copyright: © The Authors (2021).
Published by Herzen State
Pedagogical University of Russia.
Open access under [CC BY-NC License 4.0](#).

Abstract. To study the microstructure of intrahemispheric connections between cortical areas of different hierarchical levels, horseradish peroxidase was microionophoretically injected into the vertical columns of areas 19, 21a. Retrogradely labeled cells in areas 17 and 18 were identified and reconstructed on the unfolded cortical surface. It was found that the columns of areas 19, 21a, in addition to the inputs from the zones of contralateral visual hemifield projection in areas 17, 18, also receive afferentation from the transition zone 17/18, which partly represents ipsilateral hemifield. The distance between these zones of afferentation depended on the distance of the injected column from the projection of the central vertical meridian of the visual field and coincided with the visual projection maps of areas 17, 18. Revealed changes in the position of afferent cells in the transition zone 17/18 were also dependent on the azimuth of the columns. It indicates the transition zone 17/18 division into two retinotopically ordered subzones related to areas 17 and 18. It is assumed that the convergence of inputs from areas 17, 18 makes it possible for the neurons of areas 19, 21a to tune for more complex features in the configuration of images and the spatial location of objects in comparison with neurons in areas 17, 18.

Keywords: cat; neuronal connections; areas 19, 21a; areas 17, 18; transition zone 17/18.

Введение

Интегративная физиология базируется на сведениях об анатомии организма, структуре его органов, отделов и связей между ними. В зрительной системе, мозг интегрирует информацию, извлекаемую из внешнего мира миллионами фоторецепторов, объединяя связями группы клеток внутри и между структурами, при этом также происходит разделение путей анализа и передачи сигналов о разных признаках изображений. У приматов и высокоорганизованных животных выделение формы, текстуры, динамических свойств изображений происходит в зрительной коре. Выявленные закономерности в послойной организации связей между зрительными и ассоциативными полями коры у кошки позволили создать представление о 10–13-уровневой структурно-функциональной иерархии этих полей (Hubel, Wiesel 2005; Scannell et al. 1995; Tusa et al. 1981). Однако детализация нейронных связей в корковых полях и между ними на микроструктурном уровне с учетом имеющегося разнообразия морфологических

типов клеток и их функциональных свойств изучена недостаточно.

К настоящему времени имеются сведения о структуре нейронных связей отдельных структурно-функциональных элементов коры (глазодоминантных колонок нейронов) в зрительных полях 17, 18 и связей между ними. У кошки эти поля относятся к нижним уровням корковой иерархии, они параллельно получают афферентные волокна из слоев А и А1 подкоркового дорзального ядра наружного коленчатого тела (НКТд) (Dreher 1986; Rosenquist 1985). Выявленные различия полей 17, 18 по пространственной ориентации областей внутризонально связанных нейронов указывают на более детальный анализ в поле 17 горизонтальной составляющей изображений, а в поле 18 — вертикальной (Alekseenko et al. 1999; Toporova et al. 2001).

Целью данной работы было изучение микроструктуры внутриполушарных нейронных связей полей 17, 18 с полями следующих уровней корковой иерархии у кошки — полями 19 и 21а. Эти поля, кроме входов из полей 17, 18, имеют также входы из слоев С НКТд, а также из

медиального интерламинарного ядра и комплекса ядер «латеральное заднее — пульвинар» (Dreher 1986; Morley, Vickery 1997; Raczkowski, Rosenquist 1983; Symonds, Rosenquist 1984). На основании данных о функциональных свойствах нейронов полей 19, 21a, а также сведений из поведенческих опытов предполагается, что эти поля участвуют в анализе формы и текстуры изображений (Doty 1971; Hughes, Sprague 1986; Khayat et al. 2000; Mimeault et al. 2002).

Методика

В работе было использовано семь взрослых кошек массой 2,5–3,5 кг. Все эксперименты выполнены в соответствии с требованиями Директивы Совета Европейского Парламента по защите животных, используемых для экспериментальных и других научных целей (2010/63EU) об использовании животных для экспериментальных исследований и были одобрены Комиссией по контролю за содержанием и использованием лабораторных животных при Институте физиологии им. И. П. Павлова Российской академии наук (заключение № 01/18 от 18.01.2021).

В день опыта животное анестезировали смесью Золетила 100 (золотепам + тилетамин, Virbac, Франция) в дозе 5 мг/кг и 2% ксилазина (Interchemie werken «De Adelaar» BV, Нидерланды) в дозе 2 мг/кг. Трепанацию черепа, рассечение твердой мозговой оболочки и введение маркера нейронных связей проводили животным в стереотаксическом аппарате. В качестве маркера нейронных связей использовали пероксидазу хрена (8%-ный раствор на фосфатном буфере, pH 6,2; Boehringer, Германия), которую вводили животному в колонку поля 19 или поля 21a коры микроионофоретически под постоянным током +0,5 мкА (Spencer et al. 1978).

Для того чтобы обеспечить выход маркера нейронных связей по всей глубине корковой колонки, стеклянный микроэлектрод (внутренний диаметр кончика 10–20 мкм), заполненный маркером, ориентировали перпендикулярно поверхности коры и погружали шаговым двигателем на глубину 1500–1800 мкм. Затем поднимали на 200–400 мкм и проводили ионофорез постоянным током в течение 20 мин (референтный электрод крепили над другим полушарием мозга). После выключения тока микроэлектрод поднимали до глубины 600–800 мкм и оставляли на 10 мин. Через 36–48 часов кошке под глубоким нембуталовым наркозом (100 мг/кг) проводили транскардиальную перфузионную фиксацию головного мозга (физиологический

раствор 0,9% NaCl, затем фиксатор, содержащий 1%-ный параформальдегид и 1,25%-ный глутаральдегид на 0,1 М фосфатном буфере (pH 7,4), затем раствор сахарозы (10%) на фосфатном буфере). Извлеченный головной мозг очищали от оболочек и погружали в 30%-ный раствор сахарозы на фосфатном буфере. На следующий день на замораживающем микротоме изготавливали непрерывную серию фронтальных срезов мозга толщиной 50 мкм. Пероксидазу хрена выявляли по методике Мезулама (Mesulam 1982), затем срезы докрашивали сафранином.

На срезах мозга зона введения пероксидазы хрена представляла интенсивно прокрашенный участок коры в виде полосы диаметром 200–300 мкм, проходящей через все шесть ее слоев. Это зона, где происходит захват пероксидазы хрена через синаптические бутоны аксонов с последующим ретроградным транспортом к телам инициальных нейронов. Вокруг зоны введения выявлялась голубая зона диффузии маркера шириной до 200 мкм, где пассивно (без транспорта) окрашивались тела клеток и нейропилы. Соответственно, такие клетки не анализировали.

При помощи светового микроскопа NU-2E (Jenaval, Netherlands) на фронтальных срезах полушария, ипсилатерального введенной колонке, выявляли меченые клетки (МК). Затем срезы, содержащие такие клетки, оцифровывали при помощи бинокулярной лупы WILD TYP 308700 HEERBRUGG, соединенной через видеокамеру (Baumer Optronic, Germany) с компьютером. В программе Photoshop отмечали местоположение МК в полях 17–19, 21a, а также контуры срезов. Итоговые изображения срезов сохраняли в формате JPEG. Основная цель анализа полученного материала состояла в реконструкции положения афферентных МК на выпрямленной поверхности коры. Для этого в программе ImageJ местоположение МК на срезе проецировали на поверхность коры (или на границу слоя VI коры с белым веществом в том случае, если МК находилась в глубине борозды) и измеряли расстояния от МК до инъецированной колонки (или до ее проекции на срез). Используя полученные расстояния, определенные при 20-кратном увеличении размеров фронтальных срезов, и при наложении изображений срезов друг на друга строили точечные диаграммы распределения МК на тангенциальной поверхности коры, используя программу Microsoft Excel.

Стереотаксические координаты инъецированных колонок полей 19 и 21a вдоль каудоростральной оси мозга (уровни Хорсли — Кларка) были в диапазоне от P3 до P6.5, они

уточнялись при сравнении изображений срезов мозга с детальными проекционными картами корковых полей (Tusa, Palmer 1980; Tusa et al. 1981). Азимут колонок, т. е. их удаленность от проекции центрального (нулевого) вертикального меридиана (ЦВМ) поля зрения, определяли также при использовании этих карт.

Дополнительным индикатором удаленности колонок от проекции ЦВМ была сравнительная оценка расстояний между зонами МК в полях 17, 18, 19, 21а. Именно для этого были также реконструированы зоны МК в полях 19, 21а. Граница между П17 и П18, а также граница между П19 и П21а проходят вблизи проекции ЦВМ, поскольку в полушарии проекции полуполя зрения в этих двух парах корковых полей расположены зеркально симметрично относительно друг друга. Соответственно, П18 и П19 граничат по крайней периферии проекций поля зрения в этих полях (Tusa et al. 1981). С учетом этих сведений зоны МК в полях 17 и 18, а также зоны МК в полях 19 и 21а должны быть расположены ближе друг к другу у более близких к проекции ЦВМ колонок П19, П21а, чем у более удаленных колонок.

Результаты исследований

Были изучены связи пяти колонок коркового поля 19 и двух колонок поля 21а, которые располагались на супрасильвиевой извилине в разных полушариях (три колонки в левом полушарии и четыре — в правом). При сравнении срезов мозга, содержащих инъецированные колонки с проекционными картами корковых полей (Tusa, Palmer 1980; Tusa et al. 1979), было определено, что колонки локализовались в области проекции поля зрения примерно от -2 до $+15$ угл. град вдоль вертикального меридиана и от 2 до 10 угл. град вдоль горизонтального.

Общая картина расположения МК в тангенциальной плоскости коры для четырех из этих колонок представлена на рисунках 1, 2. Это вид сверху на поверхность выпрямленных извилин коры, на которую спроецированы МК всех слоев. Видны отдельные группы клеток, между которыми есть участки, не содержащие МК. Принадлежность групп МК корковым полям была определена при использовании сведений о расположении на фронтальных срезах мозга границ между полями коры (Tusa et al. 1981). Три из представленных на рисунках 1, 2 колонок были в левом полушарии и одна (рис. 1В) в правом, поэтому ее данные показаны на графике в зеркальном отображении.

У всех исследованных колонок П19, П21а выявлены связи с клетками обширной зоны в П17, а также зоны в П18, удлинённой вдоль проекции ЦВМ (рис. 1, 2, синие и красные символы). Кроме того, обнаружены афферентные входы от групп клеток (черные символы), расположенных вблизи границы этих полей — в переходной зоне (ПЗ) 17/18. Отметим, что положение границы между полями 17, 18 на извилине постепенно смещается в медиальном направлении от росто-каудальной (А-Р) оси мозга по мере удаления в нижнюю часть проекции поля зрения (рис. 1, верхняя правая вставка).

Известно, что в выявленных двух зонах афферентации колонок (ПЗ 17/18 и зона за ее пределом) представлены разные полуполя зрения глаз (ипси- и контралатеральное соответственно) (Hubel, Wiesel 2005; Payne 1990). Расстояние между этими зонами афферентных клеток на тангенциальной поверхности коры различалось и зависело от удаленности колонок от проекции ЦВМ поля зрения (азимута). Примерные значения положения колонок в проекции поля зрения (азимут/высота), определенные с использованием проекционных карт этих полей коры (Tusa, Palmer 1980; Tusa et al. 1979), указаны в подписях под рисунками 1, 2. Различия значений азимута колонок очевидны также из сравнения расстояний между зонами МК в П17, П18, П19, П21а. А именно: у более близких к проекции ЦВМ колонок (рис. 1А, В) расстояние между зонами афферентных МК, расположенными за пределами ПЗ 17/18 в П17 и П18, а также между зонами МК в П19 и в П21а, относительно меньше расстояний между зонами этих же пар полей у более удаленных колонок (рис. 2А, В). При этом зоны МК в П18 и в П19 у центральных колонок (рис. 1А, В) по сравнению с колонками, более удаленными от проекции ЦВМ (рис. 2А, В), расположены относительно дальше друг от друга. Эти различия обусловлены зеркальным относительно друг друга расположением карт проекций контралатерального полуполя зрения в полях 17–19, 21а полушария и указывают на ретинотопическую согласованность нейронных связей, существующих между разными полями коры.

У исследованных колонок П19 и П21а зона афферентных входов из П17, выявленная за пределом ПЗ 17/18, имеет овальную форму. По сравнению с удлинённой вдоль проекции горизонтального меридиана зоной внутренних связей в П17, а также зоной афферентации колонок П18 из П17 (Aleksenko et al. 1999;

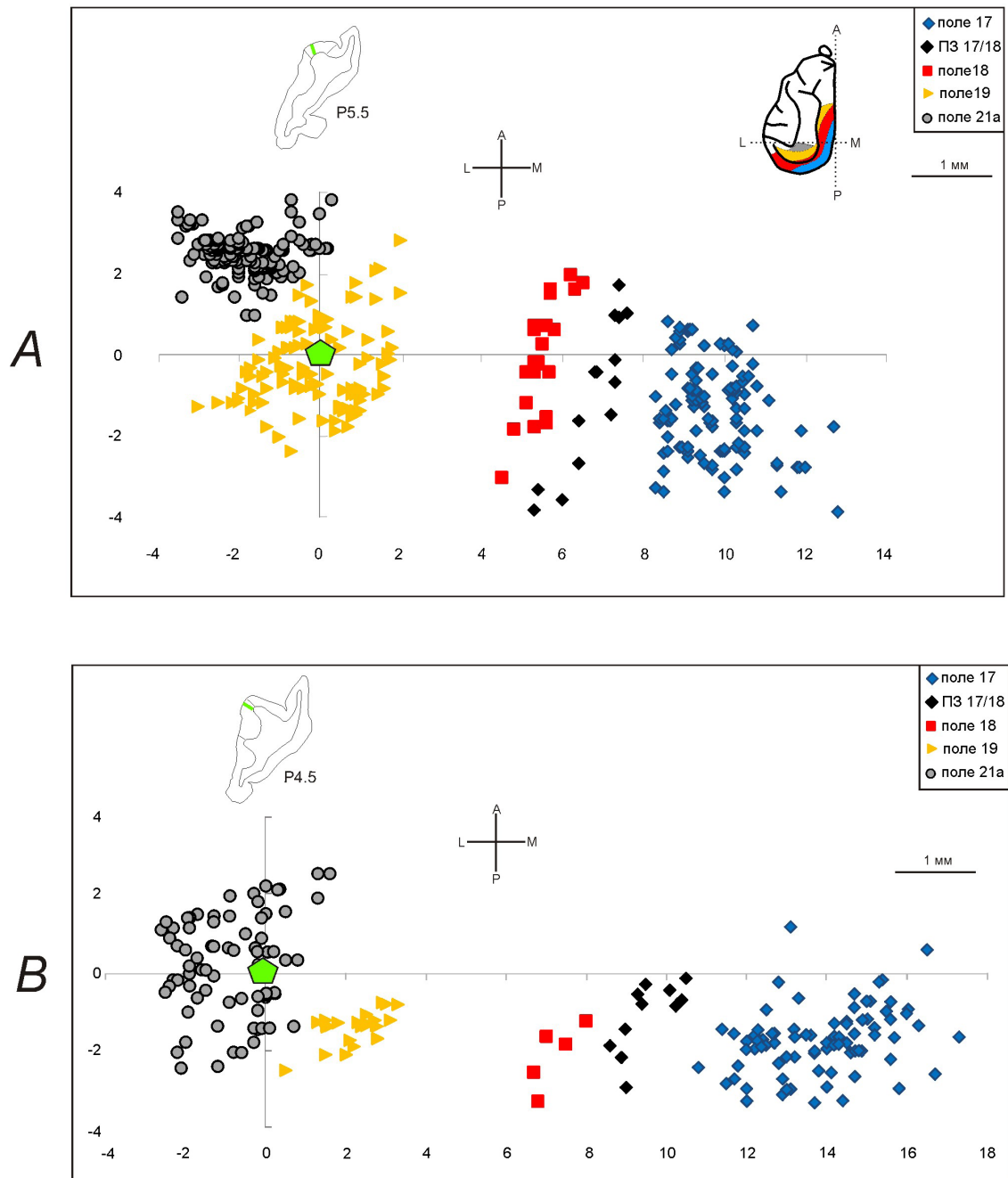


Рис. 1. Распределение меченых клеток в полях 17–19, 21а зрительной коры кошки после введения ПХ в колонку нейронов поля 19 (А), поля 21а (В). Координаты колонки (азимут/высота) на А = 3/+5 угл/град, на В = 2/–1 угл/град. Вид сверху на выпрямленную поверхность коры, на которую спроецированы меченые клетки всех слоев. ПЗ — переходная зона 17/18. Зеленый пятиугольник — инъецированная колонка нейронов. На верхней правой вставке рисунка 1А показано расположение корковых полей на извилинах мозга (цвет полей соответствует символам на графике), на другой вставке приведен фронтальный срез мозга, в котором расположена инъецированная колонка нейронов, и указаны координаты среза (Р) по Хорсли — Кларку

Fig. 1. Distribution of labeled cells in areas 17–19, 21a of the cat's visual cortex after the injection of HRP into a column of neurons in area 19 (A), area 21a (B). Visual coordinates (azimuth/elevation) of the column in A = 3/+5 deg, in B = 2/–1 deg. Top view of the unfolded surface of the cortex, onto which the labeled cells from all layers are projected. ПЗ — transition zone 17/18. Green pentagon — injected cortical column. The upper right insert of Fig. 1A shows the location of the cortical areas on the brain gyri (the color of these areas corresponds to the symbols on the graph), the other insert shows the frontal section of the brain with the injected neuronal column and the Horsley — Clark coordinate of this section (P)

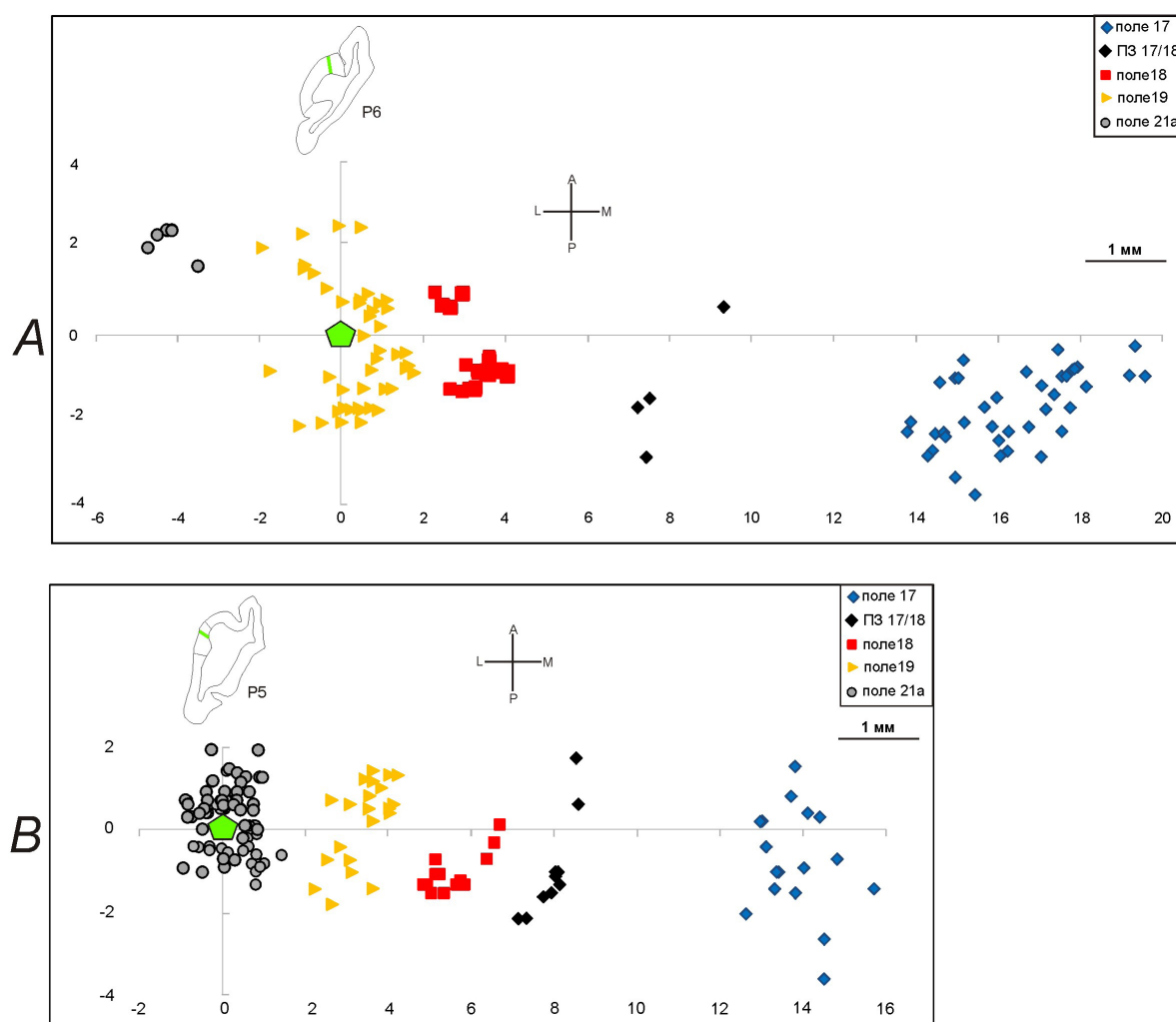


Рис. 2. Распределение меченых клеток в полях 17–19, 21а коры кошки после введения ПХ в более удаленные от центрального вертикального меридиана колонки нейронов поля 19 (А), поля 21а (В). Координаты колонки (азимут/высота) на А = 7/+10 угл/град, на В = 7/+5 угл/град. ПЗ — переходная зона 17/18. Зеленый пятиугольник — инъецированная колонка нейронов

Fig. 2. Distribution of labeled cells in areas 17–19, 21a of the cat's visual cortex after the HRP injection into the column more distant from the central vertical meridian in area 19 (A), area 21a (B). Visual coordinates (azimuth/elevation) of the column in A = 7/+10 deg, in B = 7/+5 deg. ПЗ — transition zone 17/18. Green pentagon — injected cortical column

Alexeenko et al. 2001), она расширена в основном вдоль оси, параллельной границе между полями 17 и 18, что указывает на суммацию входов.

Другая обнаруженная зона афферентации колонок П19, П21а расположена в ПЗ 17/18, ширина которой примерно 1 мм (Payne 1990). В ней представлена часть ипсилатеральной половины поля зрения глаз, расширяющаяся кверху и книзу до 20–25 угл. град от уровня 3,6 угл. град, наблюдаемого в центре поля зрения (рис. 3А).

В проведенном исследовании было обнаружено, что колонки П19 и П21а получают входы

из одного или двух рядов МК в ПЗ 17/18, которые ориентированы параллельно границе между полями 17 и 18, а также зоне МК в П18 (рис. 1, 2). При этом два ряда МК в ПЗ 17/18 наблюдаются у более близких к проекции ЦВМ колонок П19, П21а (рис. 1), а один ряд МК — у более удаленных колонок (рис. 2). Эти различия паттернов МК в ПЗ 17/18, зависящие от азимута колонок П19, П21а, указывают, что ретинотопически упорядоченное и зеркальное относительно друг друга расположение карт проекций контралатерального полуполя зрения в полях 17 и 18 (Hubel, Wiesel 2005; Tusa et al.

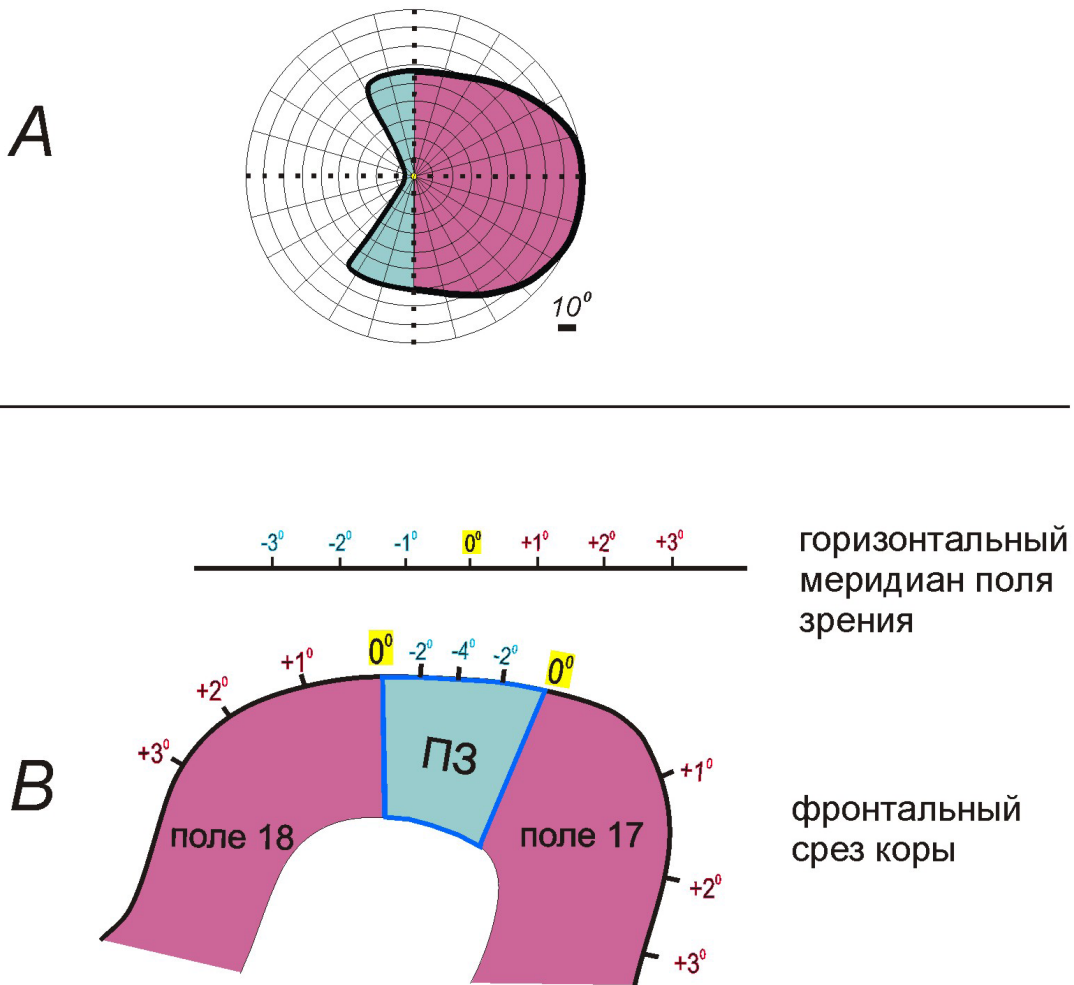


Рис. 3. А — поле зрения, представленное в поле 17 коры левого полушария кошки.
 В — схема расположения проекций участков поля зрения на одном из фронтальных срезов мозга.
 ПЗ — переходная зона 17/18, ширина которой примерно 1 мм (Payne 1990)

Fig. 3. A — visual field represented in area 17 of the cat's left hemisphere. B — diagram of the location of visual field projections on one of the frontal brain sections. ПЗ — transition zone 17/18, approximately 1 mm wide (Payne 1990)

1981) распространяется и в область проекций части ипсилатерального полуполя зрения. В соответствии с этим выявленные ряды МК в ПЗ 17/18 у колонок, близких к ЦВМ, относятся к разным полям (17 и 18), расположенным по обе стороны от ПЗ 17/18 (рис. 3В). Один ряд МК в ПЗ 17/18, наблюдаемый у более удаленных колонок, расположен на краю представительства части ипсилатерального полуполя зрения в этих корковых полях, и именно в области этого ряда клеток проходит граница между П17 и П18. Полученные данные указывают, что в ПЗ 17/18 имеются две ретинотопически упорядоченные подзоны, относящиеся к П17 и к П18. Соответственно, ЦВМ представлен на обоих краях ПЗ 17/18, т. е. дважды.

Таким образом, у колонок П19, П21а выявлена конвергенция входов из двух участков

полей более низкого иерархического уровня: ПЗ 17/18 и области, расположенной за пределами ПЗ 17/18. Подобная организация афферентных входов из зон представительства обоих полуполей зрения была характерна для всех исследованных колонок П19, П21а с разными значениями азимута и элевации их положения в проекции поля зрения.

Обсуждение результатов

Особенностью выявленных внутриполушарных связей колонок экстрастриарных полей 19 и 21а коры является наличие конвергирующих входов из двух отдельных участков П17, а также П18, в которых представлены разные полуполя зрения глаз. Это было показано у колонок, расположенных на расстоянии более 2 угл. град от

проекции ЦВМ. Причем расстояние между зоной МК в ПЗ 17/18 и зонами МК за ее пределами в полях 17, 18 зависело от азимута колонки в проекции поля зрения. Учитывая непрерывность проекций поля зрения в этих корковых полях, по крайней мере в П17, надо полагать, что для колонок П19, П21а, локализованных в области проекции ЦВМ, две афферентные зоны будут расположены рядом и на тангенциальной поверхности коры представлять единую зону.

Подобное разделение области МК в П17 на две отдельные зоны не наблюдалось при введении этого же маркера связей в отдельные глазодоминантные колонки П17, а также в П18 с разным эксцентриситетом рецептивных полей (Alekseenko et al. 1999; Toporova et al. 2001). Более того, показано (Salin et al. 1995), что в этих полях зоны взаимосвязанных клеток имеют сходные зрительно-топические координаты. Также известно (Malach et al. 1993; Ts'o et al. 1986), что в П17, П18 прямыми, т. е. непосредственными через интернейроны, связями объединены клетки со сходными глазодоминантными свойствами; отдельно связаны монокулярные «левоглазные» клетки, отдельно монокулярные «правоглазные» клетки и имеется отдельная сеть связей между бинокулярными клетками. Таким образом, микроструктура прямых восходящих нейронных связей из П17, П18 в П19, П21а отличается от связей внутри и между полями коры нижних уровней иерархии.

Полученные данные, свидетельствующие о разделении ПЗ 17/18 на две подзоны, доказывают, что граница между этими полями проходит не по проекции ЦВМ, а по краям проекций ипсилатеральных полуполей зрения, представленных в этих полях наряду с контралатеральными полуполями (Payne 1990). Такую ретинотопическую организацию ПЗ 17/18 можно было предполагать на основании зеркально симметрично расположенных проекционных карт этих полей, выявленных в микроэлектродных исследованиях (Hubel, Wiesel 2005; Tusa et al. 1981). Наличие двух подзон внутри ПЗ 17/18 также предполагалось по результатам исследований межполушарных связей в П17, П18 при локальных введениях нейронных маркеров (Alekseenko et al. 2005; Olavarría 2001). Кроме того, при использовании метода оптической визуализации активности на предъявление стимулов, содержащих разные пространственно-временные частоты, были выявлены две функционально различающиеся подзоны в ПЗ 17/18 у кошки (Rochefort et al. 2007). Однако ретинотопическая организация ПЗ 17/18 до сих пор не была показана в структуре ее связей с полями коры более высоких уровней иерархии.

В проведенном на относительно небольшом количестве колонок исследовании не было обнаружено различий между П19 и П21а в пространственном расположении зон их афферентации из функционально различающихся полей 17, 18. Тем не менее эти данные не противоречат существующему представлению о том, что базовые связи между корковыми полями разных уровней согласованы с пространственными координатами проекций из сетчаток (Hubel, Wiesel 2005; Salin et al. 1995).

Значение выявленной у колонок П19, 21а конвергенции входов из двух зон в полях 17, 18 зависит от функциональных типов нейронов в этих зонах. Известно (Berman et al. 1982), что в ПЗ 17/18 представлены в основном монокулярные нейроны, получающие входы из контралатерального глаза, а также бинокулярные нейроны, ответы которых на стимуляцию разных глаз не отличаются; однако в участках П17, расположенных за пределами ПЗ 17/18 (до азимута 30 угл. град), 70–80% составляют бинокулярные нейроны, различающиеся степенью глазного доминирования.

Учитывая эти данные, можно полагать, что при конвергенции входов от монокулярных нейронов, управляемых из одного и того же глаза в обеих выявленных зонах П17, нейроны колонок П19, 21а будут суммировать информацию о фрагментах изображений, наблюдаемых одним глазом. Однако такая суммация возможна только вблизи проекции ЦВМ, т. к. монокулярные рецептивные поля, состоящие из двух зон, у нейронов П19 и П21а не обнаружены (Duysens et al. 1982; Guillemot et al. 1993).

В случае конвергенции входов от монокулярных клеток, управляемых из разных глаз, нейроны приобретают свойство бинокулярности и чувствительность к диспаратности изображений объекта на сетчатках глаз, т. е. настройку на положение локусов в трехмерном пространстве (Barlow et al. 1967; Pettigrew et al. 1968). В П19 такие нейроны составляют 34–42%, в П21а — 70% (Duysens et al. 1982; Guillemot et al. 1993; Hubel, Wiesel 1965).

В случае конвергенции входов из ПЗ 17/18 и зоны за ее пределами от бинокулярных нейронов, то есть клеток, уже имеющих настройку на положение локуса в пространстве, нейроны П19, 21а приобретают возможность кодирования положения и наклона стереоплоскостей, границ между ними, аналогично тому, что было обнаружено у приматов в поле V2 (von der Heydt et al. 2000).

Необходимо также отметить возможное влияние активности нейронов, расположенных в обнаруженных рядах ПЗ 17/18, на чувствитель-

ность нейронов колонок П19, П21а к ориентационному компоненту в изображениях (Dreher 1986; Wimborme, Henry, 1992).

Таким образом, проведенное исследование указывает на важность оценки микроструктуры

прямых нейронных связей между корковыми полями разных уровней иерархии для понимания интегративных процессов обработки зрительной информации.

References

- Alekseenko, S. V., Toporova, S. N., Makarov, F. N. (1999) Mikrotopografiya korkovykh polej 17 i 18 u koski [Microtopography of cortical areas 17 and 18 in the cat]. *Sensornye sistemy*, vol. 13, no. 4, pp. 278–283. (In Russian)
- Alekseenko, S. V., Toporova, S. N., Makarov, F. N. (2005) Neuronal connections of the cortex and reconstruction of the visual space. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, vol. 35, no. 4, pp. 435–442. <https://www.doi.org/10.1007/s11055-005-0044-y> (In English)
- Alexeenko, S. V., Toporova, S. N., Makarov, F. N. (2001) Spatial distribution of neuronal connections between areas 17 and 18 in the cat's cortex. *Georgian Journal of Neurosciences*, vol. 1, no. 1, pp. 59–64. (In English)
- Barlow, H. B., Blakemore, C., Pettigrew, J. D. (1967) The neural mechanisms of binocular depth discrimination. *Journal of Physiology*, vol. 193, no. 2, pp. 327–342. <https://www.doi.org/10.1113/jphysiol.1967.sp008360> (In English)
- Berman, N., Payne, B. R., Labar, D. R., Murhy, E. H. (1982) Functional organization of neurons in cat striate cortex: Variations in ocular dominance and receptive-field type with cortical laminae and location in visual field. *Journal of Neurophysiology*, vol. 48, no. 6, pp. 1362–1377. <https://www.doi.org/10.1152/jn.1982.48.6.1362> (In English)
- Doty, R. W. (1971) Survival of pattern vision after removal of striate cortex in the adult cat. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 143, no. 3, pp. 341–369. <https://www.doi.org/10.1002/cne.901430306> (In English)
- Dreher, B. (1986) Thalamocortical and corticocortical interconnections in the cat visual system: Relation to the mechanisms of information processing. In: J. D. Pettigrew, K. J. Sanderson, W. R. Levick (eds.). *Visual neuroscience*. London: Cambridge University Press, pp. 290–314. (In English)
- Duysens, J., Orban, G. A., van der Glas, H. W., de Zegher, F. E. (1982) Functional properties of area 19 as compared to area 17 of the cat. *Brain Research*, vol. 231, no. 2, pp. 279–291. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(82\)90366-3](https://doi.org/10.1016/0006-8993(82)90366-3) (In English)
- Guillemot, J.-P., Paradis, M.-C., Samson, A. et al. (1993) Binocular interaction and disparity coding in area 19 of visual cortex in normal and split-chiasm cats. *Experimental Brain Research*, vol. 94, no. 3, pp. 405–417. <https://www.doi.org/10.1007/BF00230199> (In English)
- Hubel, D. H., Wiesel, T. N. (2005) *Brain and visual perception. The story of a 25-year collaboration*. Oxford: Oxford University Press, 729 p. (In English)
- Hubel, D. H., Wiesel, T. N. (1965) Receptive fields and functional architecture in two non-striate visual areas (18 and 19) of the cat. *Journal of Neurophysiology*, vol. 28, pp. 229–289. <https://www.doi.org/10.1152/jn.1965.28.2.229> (In English)
- Hughes, H. C., Sprague, J. M. (1986) Cortical mechanisms for local and global analysis of visual space in the cat. *Experimental Brain Research*, vol. 61, no. 2, pp. 332–354. <https://www.doi.org/10.1007/BF00239523> (In English)
- Khayat, P. S., Saint-Amour, D., Molotchnikoff, S. et al. (2000) Cellular response to texture and form defined by motion in area 19 of the cat. *European Journal of Neuroscience*, vol. 12, no. 5, pp. 1727–1738. <https://www.doi.org/10.1046/j.1460-9568.2000.00046.x> (In English)
- Malach, R., Amir, Y., Harel, M., Grinvald, A. (1993) Relationship between intrinsic connections and functional architecture revealed by optical imaging and in vivo targeted biocytin injections in primate striate cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, vol. 90, no. 22, pp. 10469–10473. <https://www.doi.org/10.1073/pnas.90.22.10469> (In English)
- Mesulam, M.-M. (1982) Principles of horseradish peroxidase neurohistochemistry and their applications for tracing neural pathways. In: M.-M. Mesulam (ed.). *Tracing neural connections with horseradish peroxidase*. New York: J. Wiley Publ., pp. 1–151. (In English)
- Mimeault, D., Paquet, V., Lepore, F., Guillemot, J.-P. (2002) Phase-disparity coding in extrastriate area 19 of the cat. *Journal of Physiology*, vol. 545, no. 3, pp. 987–996. <https://www.doi.org/10.1113/jphysiol.2002.025726> (In English)
- Morley, J. W., Vickery, R. M. (1997) Spatial and temporal frequency selectivity of cells in area 21a of the cat. *The Journal of Physiology*, vol. 501, no. 2, pp. 405–413. <https://www.doi.org/10.1111/j.1469-7793.1997.405bn.x> (in English)
- Olavarria, J. F. (2001) Callosal connections correlate preferentially with ipsilateral cortical domains in cat areas 17 and 18, and with contralateral domains in the 17/18 transition zone. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 433, no. 4, pp. 441–457. <https://www.doi.org/10.1002/cne.1152> (in English)

- Payne, B. R. (1990) Representation of the ipsilateral visual field in the transition zone between areas 17 and 18 of the cat's cerebral cortex. *Visual Neuroscience*, vol. 4, no. 5, pp. 445–474. <https://www.doi.org/10.1017/s0952523800005204> (In English)
- Pettigrew, J. D., Nikara, T., Bishop, P. O. (1968) Binocular interaction on single units in cat striate cortex: Simultaneous stimulation by single moving slit with receptive fields in correspondence. *Experimental Brain Research*, vol. 6, no. 4, pp. 373–390. <https://www.doi.org/10.1007/BF00233185> (In English)
- Raczkowski, D., Rosenquist, A. C. (1983) Connections of the multiple visual cortical areas with the lateral posterior-pulvinar complex and adjacent thalamic nuclei in the cat. *Journal of Neuroscience*, vol. 3, no. 10, pp. 1912–1942. <https://www.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.03-10-01912.1983> (In English)
- Rochefort, N. L., Buzas, P., Kisvarday, Z. F. et al. (2007) Layout of transcallosal activity in cat visual cortex revealed by optical imaging. *Neuroimage*, vol. 36, no. 3, pp. 804–821. <https://www.doi.org/10.1016/j.neuroimage.2007.03.006> (In English)
- Rosenquist, A. C. (1985) Connections of visual cortical areas in the cat. In: E. G. Jones, A. Peters (eds.). *Cerebral cortex. Vol. 3. Visual cortex*. New York: Plenum Press, pp. 81–117. (In English)
- Salin, P. A., Kennedy, H., Bullier, J. (1995) Spatial reciprocity of connections between areas 17 and 18 in the cat. *Canadian Journal of Physiology and Pharmacology*, vol. 73, no. 9, pp. 1339–1347. <https://www.doi.org/10.1139/y95-188> (In English)
- Scannell, J. W., Blakemore, C. P., Young, M. P. (1995) Analysis of connectivity in the cat cerebral cortex. *Journal of Neuroscience*, vol. 15, no. 2, pp. 1463–1483. <https://www.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.15-02-01463.1995> (In English)
- Spencer, H. I., Lynch, G., Jones, R. K. (1978) Horseradish peroxidase labeling. In: R. T. Robertson (ed.). *Neuroanatomical research techniques. Vol. 4*. New York: Academic Press, pp. 291–315. (In English)
- Symonds, L. L., Rosenquist, A. C. (1984) Corticocortical connections among visual areas in the cat. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 229, no. 1, pp. 1–38. <https://www.doi.org/10.1002/cne.902290103> (In English)
- Toporova, S. N., Alekseenko, S. V., Makarov, F. N. (2001) The spatial distribution of horizontal connections in field 18 of the cortex in cats. *Neuroscience and Behavioral Physiology*, vol. 31, no. 4, pp. 345–348. <https://www.doi.org/10.1023/A:1010403723725> (In English)
- Ts'o, D. Y., Gilbert, C. D., Wiesel, T. N. (1986) Relationships between horizontal interactions and functional architecture in cat striate cortex as revealed by cross-correlation analysis. *Journal of Neuroscience*, vol. 6, no. 4, pp. 1160–1170. <https://www.doi.org/10.1523/JNEUROSCI.06-04-01160.1986> (In English)
- Tusa, R. J., Palmer, L. A. (1980) Retinotopic organization of areas 20 and 21 in the cat. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 193, no. 1, pp. 147–164. <https://www.doi.org/10.1002/cne.901930110> (In English)
- Tusa, R. J., Palmer, L. A., Rosenquist, A. C. (1981) Multiple cortical visual areas: Visual field topography in the cat. In: *Multiple visual areas. Cortical sensory organization. Vol. 2*. New York: Humana Press, pp. 1–31. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-5814-8_1 (In English)
- Tusa, R. J., Rosenquist, A. C., Palmer, L. A. (1979) Retinotopic organization of areas 18 and 19 in the cat. *Journal of Comparative Neurology*, vol. 185, no. 4, pp. 657–678. <https://www.doi.org/10.1002/cne.901850405> (In English)
- von der Heydt, R., Zhou, H., Friedman, H. S. (2000) Representation of stereoscopic edges in monkey visual cortex. *Vision Research*, vol. 40, no. 15, pp. 1955–1967. [https://www.doi.org/10.1016/s0042-6989\(00\)00044-4](https://www.doi.org/10.1016/s0042-6989(00)00044-4) (In English)
- Wimborne, B. M., Henry, G. H. (1992) Response characteristics of the cells in the cortical area 21a of the cat with special reference to orientation specificity. *The Journal of Physiology*, vol. 449, no. 1, pp. 457–478. <https://www.doi.org/10.1113/jphysiol.1992.sp019096> (In English)