

*Цехмистренко Т. А., Черных Н. А.*

## **ПОСТНАТАЛЬНЫЕ СТРУКТУРНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ КОРКОВЫХ ФОРМАЦИЙ БОЛЬШОГО МОЗГА**

*Кафедра анатомии человека (заведующий — проф. В. И. Козлов)*

*Российского университета дружбы народов; лаборатория функциональной морфологии  
(заведующий — проф. В. П. Рыбаков) Института возрастной физиологии РАО, Москва*

---

Изучены структурные преобразования нейронных ансамблей коры лобной области (на примере полей 45, 10 и 8) от рождения до 20 лет в годовых интервалах. Показано, что становление ансамблевой нейронной организации экранных структур большого мозга в постнатальном онтогенезе обусловлено развитием комплекса изменений их нейро- и фиброархитектоники параллельно с совершенствованием структурной организации внутрикоркового микроциркуляторного русла, которые приводят к нарастанию размеров и усложнению композиции нейронных группировок в ансамблеобразующих слоях. Выявлено 4 качественно отличающихся периода развития: от рождения до 1 года, от 2 до 4 лет, от 5 до 8–9 лет и от 9–10 до 20 лет, характеризующихся спецификой структурных изменений нейронного, волокнистого и глио-сосудистого компонентов внутрикорковых ансамблей.

*Ключевые слова:* нейро-глио-сосудистые ансамбли, нейронные группировки, постнатальное развитие.

Известно, что структурные изменения коры большого мозга в постнатальном онтогенезе представляют собой периодический процесс [9]. Каждый период этого процесса в разных корковых формациях имеет конкретные временные границы, закономерно структурирован и характеризуется количественной и качественной спецификой морфологических изменений на каждом из системных уровней: нейрональном, стратификационном и уровне коры в целом [5]. Однако в филогенетически и функционально отличающихся отделах экранных структур мозга от рождения до юношеского возраста значительные структурные преобразования характеризуются в первую очередь окончательным формированием микро- и макроансамблей. Так, рост и дифференцировка нейронов всех типов осуществляется гетерохронно по срокам и темпам в различных полях, в слоях и подслоях коры большого мозга, но всегда в соответствии с локальной спецификой формирования морфофункциональной организации той или иной корковой зоны [12].

Цель работы заключалась в изучении структурных преобразований нейронных ансамблей коры лобной области большого мозга человека в постнатальном онтогенезе. В соответствии с задачами работы был исследован гистологический материал, полученный из 115 полушарий (преимущественно левых) большого мозга от 112 трупов людей обоего пола в возрасте от рождения до 20 лет, погибших насильственной смертью без травм большого мозга. Материал исследования был сгруппирован в годовых интервалах. Фиксацию мозга производили в 10 % нейтральном формалине с последующим обезвоживанием в спиртах восходящей концентрации. Парафиновые срезы толщиной 10 мкм изготавливали во фронтальной и тангенциальной проекциях и окрашивали крезильовым фиолетовым по Нисслию, а также импрегнировали азотнокислым серебром методом Петерса в модификации [3]. Часть материала в кусочках импрегнировали нитратом серебра по методу Гольджи в модификации [2]. Серийные срезы с целлоидиновых блоков толщиной 100 мкм заключали в бальзам.

Компьютерный морфометрический анализ с помощью компьютерной программы Image-Tools (Национальный институт здоровья, США) проводился преимущественно на левополушарном материале. Протокол исследования включал результаты измерений площади профильных полей (Пг) клеточных группировок слоев III и V, расстояния (Рг) между клеточными группировками, площади профильных полей пирамидных и непиримидных нейронов (Пнг) фронтальной коры в составе нейронных группировок, протяженность дендритов и аксонов нейронов разных типов, толщину пучков радиарных волокон (Тп), расстояние между пучками радиарных волокон (Рп). Для изучения Пг использовались возможности кластерного анализа программы Image-Tools. Основой для выделения группировок служил принцип близкого взаиморасположения нейроцитов: в коре большого мозга расстояние между нейроцитами составляло не более одного диаметра пирамидного нейрона наименьшего размерного класса (10–12 мкм). Объемные соотношения структурных элементов лобной области коры в различных возрастных группах определяли с помощью стереологического метода [10]. С целью унификации количественных данных, полученных с различных срезов, использовалась формула А. Abercrombie (цит. по [1]) для подсчета истинного числа микрообъектов с учетом толщины среза. Значимость различий между средними величинами изучаемых параметров различных возрастных групп или разных корковых полей в одной возрастной группе определяли с помощью *t*-критерия Стьюдента для выборок с неравным числом наблюдений.

Установлено, что у новорожденных микроструктура коры лобной области отличается густоклеточностью, незрелостью клеточных компонентов, слабым развитием дендритных и аксонных рамификаций нейронов, бедностью внутрикоровых волокнистых сетей. На препаратах, окрашенных по Нисслию, в слоях III, V, VI, VII среди слабо дифференцированных округлых и овальных клеток выявляются пирамидные нейроны с треугольной формой тела, наиболее разнообразной в полях 45 и 10, наименее — в поле 8. На препаратах, импрегнированных по Гольджи, определяются отдельные нейрональные колонки, включающие глиальные и сосудистые элементы. Группировки нейронов в слоях III и V лобной коры новорожденных выражены слабо. Отдельные скопления нейронов разной, преимущественно слабой степени дифференцировки включают от 3–5 до 8–10 клеток. Наибольшие по показателю Пг группировки отмечаются в поле 8, где достигают в среднем  $559,5 \pm 45,9$  мкм<sup>2</sup>, наименьшие — в поле 10 и равны  $352,8 \pm 25,6$  мкм<sup>2</sup>. Плотность пространственного распределения нейронов в составе группировок наиболее высока в поле 45, их Пнг достигает в среднем 64,3 % от Пг. Наименьшая Пнг отмечается в поле 10, где составляет 48,9 %.

Группировки нейронов являются компонентом вертикальных колончатых нейрональных структур, поэтому определение расстояния между группировками позволило охарактеризовать степень «пространственного обособления» колонок друг относительно друга. На препаратах, окрашенных по Нисслию, наиболее «удаленные» друг от друга группировки определялись в поле 10, где Рг составило в среднем  $29,3 \pm 1,8$  мкм, наименее удаленные — в поле 8, где Рг —  $20,5 \pm 1,2$  мкм. К моменту рождения слой III поля 10 характеризуется также наименьшими по площади группировками гнездного типа, включающими мелкие по размеру нейроны, расположенные относительно «рыхло» по сравнению с полями 45 и 8. В слое V новорожденных наибольшие гнездные группировки по величине Пг наблюдаются в поле 8, где достигают в среднем  $654,6 \pm 56,3$  мкм<sup>2</sup>, наименьшие — в поле 10, где Пг —  $409,2,9 \pm 43,6$  мкм<sup>2</sup>. Размеры группировок значимо больше, чем в слое III ( $p < 0,05$ ).

Плотность пространственного распределения нейронов в составе группировок наиболее высока в поле 45, их Пнг достигает в среднем 63,7 % от Пг. Наименьшая Пнг отмечается в поле 10, составляя 48,9 % от Пг. В подслое V<sup>1</sup> нейроны округлой и треугольной формы образуют также лестничные группировки.

К 9–12 мес. на фоне общего разрежения коры по мере созревания пирамидных нейронов особенно четко выявляются лестничные клеточные группировки ансамблеобразующих слоев. К концу первого года жизни в состав группировок подслоя III<sup>3</sup> полей 45 и 10 входят как мелкие, слабодифференцированные нейроны, так и относительно крупные пирамидные нейроны с хорошо выраженными 1–2 проксимальными ветвлениями апикальных и базальных дендритов. Интернейроны в составе группировок слабодифференцированы, поэтому важную конструктивную роль в консолидации нейронов к этому возрасту выполняют формирующиеся нежные пучки апикальных дендритов [15]. В состав клеточных группировок гнездного типа включены 2–3 относительно крупных пирамидных нейрона, расположенных в базальном отделе группировки. Ее форма зависит от пространственного расположения мелких нейронов, количество которых варьирует от 2–3 в поле 8 до 10–12 в поле 45.

К 2–4 годам в ансамблеобразующих слоях III и V в составе гнездных группировок заметно усиливается гетерогенность нейронов по размерам и форме. Количество нейронов в группировке варьирует от 4 до 7–8, иногда до 10–14 клеток разных типов, компактность нейронов наиболее высока в поле 10. К 3 годам в поле 45 большинство пирамидных нейронов подслоя V<sup>1</sup> приобретает типичную форму, ветвления апикальных и базальных дендритов усложняются, что совпадает со сроками увеличения функциональной специализации речедвигательных корковых полей и развитием артикуляционных возможностей ребенка [11]. Пирамидизация нейронов в верхнем этаже коры протекает менее интенсивно, что свидетельствует об отставании развития корково-корковых и каллозальных связей лобной коры по сравнению с ее проекционными связями с подкорковыми и стволовыми структурами мозга. Апикальные дендриты пирамидных нейронов слоя V образуют дихотомические терминальные ветвления 3–4 порядков в пределах подслоев III<sup>3</sup> и III<sup>2</sup>, достигая в отдельных случаях слоев I и II. К 3 годам они формируют компактные дендритные пучки. Выявленные изменения свидетельствуют о комплексном развитии всех компонентов нейронных ансамблей и усложнении преимущественно вертикальных внутрикорковых связей в структуре нейро-глио-сосудистых ансамблей к этому возрасту.

От 5 до 8 лет в полях 45 и 10 компактность группировок и их нейронный состав изменяются незначительно по сравнению с 3–4 годами. К 6–7 годам увеличение размеров пирамидных нейронов за счет нарастания количества нейронов среднего и крупного размера (от 60 до 120 мкм<sup>2</sup>) наблюдается одновременно с их качественной внутриклеточной дифференцировкой, что в конечном итоге приводит к усложнению системы межнейронных внутрикорковых связей. Гнездные группировки слоя III коры к 5–7 годам в полях 45 и 10 приобретают округлую форму и благодаря увеличению площади профильных полей и дифференцировке составляющих их нейронов нарастают в размерах. В составе группировок наблюдается не более 2 непиримидных нейронов. Располагаясь друг над другом, группировки формируют вертикальную колончатую структуру слоя. Возможно, что объединение нейронов в группировки в микроколонках осуществляется ассоциативными и каллозальными волокнами [12]. Это позволяет предположить, что выявленные нами к 5–8 годам

изменения структуры группировок в полях 45 и 10 являются следствием качественных изменений системы внутри- и межкорковых взаимосвязей. К 7–8 годам в поле 8 и к 9–10 годам в полях 45 и 10 гнездные группировки подслоя III<sup>3</sup> приобретают более рыхлую композицию по сравнению с 6 годами, что может быть связано с постепенным нарастанием волокнистого компонента в структуре микромодулей лобной коры. В подслое V<sup>1</sup> к 5–6 годам наблюдается усложнение ветвлений базальных и апикальных дендритов пирамидных нейронов в составе группировок (до 5 порядков ветвлений). На тангенциальных срезах пирамидные нейроны в составе группировок располагаются менее упорядоченно, чем в слое III, и отличаются асимметричным, функционально специализированным распределением базальных дендритных букетов.

К 9–12 годам практически все нейроны ансамблеобразующих слоев приобретают специализированную форму. К 11–12 годам продолжается усложнение базальных дендритов пирамидных нейронов слоя III, ветвления которых достигают 5–7 порядков. Отдельные дендриты в пучке могут на значительном протяжении непосредственно прилегать друг к другу, что создает благоприятные условия для реализации несинаптических влияний, обмена ионами и метаболитами [8]. В слоях II–III полей 45 и 8 коры наблюдается совершенствование дендритных аппаратов короткоаксонных интернейронов как гетеро-, так и изоморфного типа: протяженность дендритов веретенообразных клеток на срезе составляет 120–140 мкм, порядки ветвлений непиримидных нейронов доходят до 4–6. В поле 10 интернейроны отличаются меньшими размерами, локальной специфической грацильностью; ветвления дендритов достигают 3–4 порядков. Известно, что дифференцировка и специализация аксодендритного аппарата интернейронов является структурной основой совершенствования важнейшей тормозной системы коры [14]. В слое V во всех изученных полях распределение нейронов в группировках становится менее компактным; к 9–10 годам расстояние между группировками уменьшается. В подслое V<sup>1</sup> выявляются пирамидные нейроны наиболее крупноклеточных классов. Увеличение их размеров сопровождается усложнением базальных и боковых дендритных арборизаций.

К 13–16 годам структура нейронов в составе гнездных группировок слоя III коры характеризуется сложностью и разнообразием. Наиболее выражена структурная специализация пирамидных нейронов в группировках поля 45. Крупные пирамидные нейроны (4–6 в группировке) характеризуются вытянутой формой, строгой вертикальной ориентацией, компактным взаиморасположением. Мелкие пирамидные нейроны (не более 5–6) и интернейроны занимают в группировке центральное положение, реже смещены к ее апикальному или базальному отделу. Такое пространственное смещение интернейронов, по-видимому, свидетельствует о специализации отдельных клеточных агрегаций в отношении переработки информации, поступающей по афферентным или внутрикорковым пучкам волокон. В слое V чаще смешанные группировки состоят, как правило, из 5–8 рыхло расположенных пирамидных и звездчатых нейронов. Композиция нейронов в составе группировок полей 45 и 10 отличается большей сложностью по сравнению с полем 8. К 14 годам выявляются лежащие вне группировок наиболее крупные мультиполярные звездчатые нейроны с 4–6 радиально отходящими дендритами (до 4 порядков ветвлений), с восходящим или нисходящим аксоном, отдающим коллатерали по направлению гнездных и лестничных группировок.

К 17–20 годам размеры и форма нейронов, а также их группировок в исследованных полях лобной коры стабилизируются. В поле 45 некоторые гнездные

группировки подслоя III<sup>3</sup> включают единичные сверхкрупные полисенсорные нейроны, преимущественно в их базальных отделах. Апикальные отделы образованы 2–3 крупными и 2–3 более мелкими пирамидными нейронами. В полях 45 и 10 центральные отделы группировок заняты в основном мелкими пирамидными и звездчатыми нейронами. Общее количество нейронов в группировках варьирует в пределах от 8–10 до 18 нейронов разных типов. В поле 8 количество нейронов в группировке не превышает 7–8, из них интернейроны составляют не более 1–2. Все выявленные в этот период клеточные микроансамбли характеризуются разнообразием формы и композиции, а также повышенной компактностью расположения нейронов, обусловленной интенсивным развитием межансамблевой внутрикорковой волокнистой сети.

Известно, что синхронный рост пирамидных нейронов слоев III и V в лобной коре в течение первого года жизни отмечается к 6, 8–9 и 12 мес. [6]. Как показали результаты нашего исследования, синхронно с размерами нейронов в полях 45, 10 и 8 нарастает и величина гнездных группировок. В слое III Пг увеличивается в поле 45 к 1, 3 и 9 годам, в поле 10 — к 1, 2, 6 и 12 годам, в поле 8 — к 1, 3 и 11 годам. Темпы нарастания Пг во всех полях наиболее высоки от рождения до 3–5 лет, от 5–6 до 9 лет темпы роста Пг снижаются. После 9–12 лет Пг III слоя во всех полях в среднем стабилизируется и к 20 годам составляет в поле 45 в среднем  $2943,3 \pm 187,5$  мкм<sup>2</sup>, в поле 10 —  $2541,8 \pm 142,2$  мкм<sup>2</sup>, в поле 8 —  $2886,6 \pm 176,5$  мкм<sup>2</sup>. Интенсивность постнатального роста размеров группировок в полях 45 и 10 в 1,3–1,4 раза больше, чем в поле 8. Это приводит к тому, что после 11 лет Пг группировок слоя III в полях 45 и 8 не имеет достоверных различий. Размеры группировок в полях 45 и 8 к 20 годам в 1,2 раза больше по сравнению с полем 10.

Несмотря на то что темпы нарастания площади группировок в поле 10 больше, чем в поле 8, Пг в поле 10 к 20 годам меньше, чем в полях 45 и 8. Полученные данные свидетельствуют о более низком уровне зрелости к моменту рождения компонентов ансамблевой организации коры в сугубо человеческом речедвигательном поле 45 и интегративном поле 10. По мере взросления различия между более каудально расположенными на латеральной поверхности полушария полями 45 и 8 нивелируются, тогда как расположенное ближе к лобному полюсу поле 10 сохраняет меньшие размерные показатели Пг, отражающие грацильность их нейронного состава.

Пнг в поле 45 увеличивается к 1, 2, 5 и 10 годам, в поле 10 — к 1, 3, 6 и 12 годам, в поле 8 — к 1, 5 и 10 годам. Нарастание этого показателя связано с увеличением размеров нейронов, составляющих группировки, а также усложнением их клеточного состава. Интенсивность нарастания Пг и Пнг в разные сроки постнатального онтогенеза в разных полях неодинакова, что подтверждает асинхронность в формировании не только клеточных компонентов нейронных ансамблей, но и в становлении внутрикорковых, межкорковых и корково-подкорковых связей, обеспечивающих интегративные процессы с участием корковых модулей [7]. Так, от рождения до 3 лет композиция нейронов в составе лестничных и гнездных группировок слоя III отличается большей компактностью в полях 45 и 8, а в поле 10 — более разреженным положением нейронов, составляющих группировки. В полях 45 и 8 разреженность нейронов существенно нарастает от 3 до 5 лет и после 10 лет, что, вероятно, связано с активным формированием к этому возрасту локальных и системных внутрикорковых вертикальных и горизонтальных связей. Об этом же процессе свидетельствует и динамика постнатального изменения такого показателя, как Pг, нарастающего в поле 45 — к 1, 2, 5 годам, в поле 10 — к 1, 3, 5 годам,

в поле 8 — к 1, 2, 3 годам. После 3 лет в поле 8 и после 5 лет в полях 45 и 10 на фоне увеличения размеров группировок слоя III намечается тенденция к уменьшению расстояния между ними. Значимое снижение P<sub>г</sub> отмечается в поле 8 к 10 годам, в полях 45 и 10 — к 12 годам. Позднее P<sub>г</sub> стабилизируется, что свидетельствует об окончательном композиционном и пространственном оформлении нейронных ансамблей и высокой степени зрелости вертикальных внутрикорковых связей.

В слое V нарастание P<sub>г</sub> происходит синхронно во всех полях к 1, 3 и 7–8 годам. Величина площади группировок нейронов в слое V в среднем меньше и стабилизируется на 1–2 года раньше, чем в слое III. Это связано с более ранним созреванием нижнего этажа коры, что было показано другими авторами [4]. К моменту стабилизации роста P<sub>г</sub> поля 8 и 10 имеют в проекционном корковом слое V в 1,1–1,3 раза более крупные группировки по сравнению с полем 45. По нашему мнению, это связано с особенностями локальных связей соответствующих корковых локусов, осуществляемых при участии ансамблей нейронов подслоя VI. Известно, что поле 8 имеет мощные корково-корковые ипсилатеральные и каллозальные связи с полями затылочной, височной областей и другими полями лобной области коры. Поле 10 формирует реципрокные проекционные таламо-кортикальные связи, а также обеспечивает взаимодействия с мозжечком. Проекционные связи поля 45 носят более локально специализированный характер [13]. В слое V P<sub>нг</sub> синхронно нарастает в течение первого года жизни во всех полях, а также в поле 45 к 6 годам, в поле 8 — к 2–3 годам, в поле 10 — к 3 и 9 годам. К моменту стабилизации P<sub>нг</sub> в поле 8 больше, чем в полях 45 и 10. Этому способствует более крупный размер пирамидных нейронов и более плотная композиция однотипных нейронов в составе группировок поля 8 по сравнению с другими полями. Как и в слое III, P<sub>г</sub> в слое V во всех полях нарастает до 3–5 лет и снижается к 10–12 годам, что косвенно подтверждает нарастание волокнистого компонента в составе слоев нижнего этажа коры в период раннего и первого детства, а также повышение компактности радиарных пучков волокон к началу подросткового возраста.

Анализ полученных данных с помощью метода морфометрического синтеза [10] позволил установить, что в постнатальном онтогенезе ансамблевой организации экранных структур мозга можно выделить четыре качественно отличающихся периода развития: от рождения до 1 года, от 2 до 4 лет, от 5 до 8–9 лет и от 9–10 до 20 лет. Все компоненты нейро-глио-сосудистых ансамблей представлены уже к моменту рождения, при этом доминирующим звеном являются колонки (модули) и немногочисленные, преимущественно локальные связи. Первый год жизни знаменуется типизацией формы, увеличением размеров пирамидных и звездчатых нейронов, развитием дендритных и аксонных арборизаций, особенно расширяющих внутриансамблевые связи по вертикали и тем самым объединяющих структурные компоненты в ансамбль как структурную единицу, ограниченную пиальными и радиальными сосудами и пронизанную трехмерной капиллярной сетью. К 3 годам в ансамблях более четко сформированы и выражены так называемые «гнездные» группировки нейронов, вертикальные пучки радиарных волокон, аксонные коллатерали пирамидных нейронов. Увеличиваются размеры веретенообразных звездчатых нейронов, распределяющих свои аксонные коллатерали в вертикальном направлении. К 5–6 годам усложняется система связей по горизонтали за счет роста в длину и разветвления боковых и базальных дендритов пирамидных нейронов и развития боковых терминалей их апикальных дендритов. Нарастают полиморфизм нейронов всех слоев, отражающий специализацию, а также плотность капиллярных

сетей в слоях III и V. К 9–10 годам увеличивается площадь клеточных группировок. Значительно усложнена структура короткоаксонных нейронов, расширены сети аксонных коллатералей всех форм интернейронов, образующих в крупных ансамблях четко структурированные вертикальные колонки. К 12–14 годам в ансамблях четко выражены разнообразные (специализированные) формы пирамидных нейронов, высокого уровня дифференцировки достигают все типы интернейронов. Во всех ансамблях удельный объем волокон значимо выше удельного объема нейронного компонента. Значительно нарастают диаметр и толщина стенок внутрикорковых сосудов. К 18 годам ансамблевая организация коры по основным параметрам своей архитектоники достигает уровня взрослых людей.

### ЛИТЕРАТУРА

1. *Автандилов Г. Г.* Медицинская морфометрия. — М.: Медицина, 1990.
2. *Антонова А. М.* Модификация метода Гольджи с применением вольфрамОВО-кислого натрия // Бюлл. эксперим. биологии. 1967. Т. 63. Вып. 3. С. 123–124.
3. *Антонова А. М., Степанова С. Б.* Модификация метода Петерса применительно к цитологическим исследованиям // Бюлл. эксперим. биологии. 1973. Т. 75. Вып. 4. С. 122–124.
4. *Боголепова И. Н.* Особенности citoархитектоники речедвигательных полей мозга одаренных людей в плане изучения индивидуальной вариабельности строения мозга человека // Морфология. 1994. № 4–6. С. 31–37.
5. *Васильева В. А., Цехмистренко Т. А.* Структурные преобразования коры большого мозга и мозжечка у детей от рождения до 6 лет как морфологическая основа совершенствования зрительной функции в постнатальном онтогенезе // Физиология человека. 1996. Т. 22. № 5. С. 68–74.
6. *Кононова Е. П.* Развитие лобной области в период после рождения // Труды Института мозга. — М., 1940. С. 73–124.
7. *Новожилова А. П., Бабминдра В. П.* Нейронная теория и новые концепции строения нервной системы // Морфология. 1996. Т. 110. № 4. С. 7–16.
8. *Пальцев М. А., Иванов А. А.* Межклеточные взаимодействия. — М.: Медицина, 1995.
9. *Семенова Л. К., Васильева В. А., Цехмистренко Т. А.* Структурные преобразования коры большого мозга человека в постнатальном онтогенезе // Структурно-функциональная организация развивающегося мозга. — Л.: Наука, 1990. С. 8–44.
10. *Стефанов С. Б., Мотлох Н. Н., Алексеева Л. В.* Количественный синтез функциональных и морфометрических характеристик митохондрий по фазам полового цикла // Новые исследования по возрастной физиологии. 1974. № 3. С. 85–86.
11. *Цехмистренко Т. А., Васильева В. А., Шумейко Н. С., Вологиров А. С.* Количественные изменения фиброархитектоники коры большого мозга человека от рождения до 12 лет // Морфология. 2003. Т. 124. № 4. С. 18–24.
12. *Braitenberg V., Schüz A.* Anatomy of the cortex. Statistics and geometry. — Berlin: Springer-Verlag, 1991.
13. *Foundas A. L., Leonard C. M., Heilman K. M.* Morphologic cerebral asymmetries and handedness. The pars triangularis and planum temporale // Arch. Neurol. 1995. V. 52. № 5. P. 501–508.
14. *Szentagothai J.* The neuron network of the cerebral cortex: functional interpretation // Proc. Roy-Soc. 1988. V. 201. P. 219–248.
15. *Tommerdahl M., Favorov O., Whitsel B.* Minicolumnar activation patterns in SI cortex // Cerebral Cortex, 1993. V. 3. P. 399–411.