

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЭФФЕРЕНТОВ ТЕМЕННОЙ КОРЫ В ТАЛАМУСЕ

Н.М. ИПЕКЧЯН, О.Г. БАКЛАВАДЖЯН

Институт физиологии им. Л.А. Орбели НАН Армении, 375028, Ереван

Изучено количественное распределение претерминалей дегенерированных эфферентных волокон полей 5 и 7 в ядрах таламуса. Выявлена неравномерность плотности распределения их в разных ядрах и в пределах одного и того же ядра. Показано окончание наибольшего числа эфферентов в ретикулярном ядре, неопределенной зоне и в парафасцикулярном комплексе ядер. Количество проецируемых претерминалей поля 5 в вышеотмеченные ядра достоверно превышает таковое от поля 7. Отмечается преимущественное представительство поля 7 в заднелатеральном ядре и подушке. Показано окончание единичных эфферентов в вентральном переднем, центральном латеральном ядрах и претектальной области.

Որոշվել է դեգեներացիայի ենթարկված 5 և 7 դաշտերի արտատար նյարդաթելերի քանակական բաշխումը տեսաթմբի կորիզներում: Բացահայտվել է դրանց անհամաչափ բաշխման խտությունը տարբեր կորիզներում և միևնույն կորիզի սահմաններում: 5 և 7 դաշտերի արտատար նյարդաթելերի առավելագույն ուրվագծում հայտնաբերվել է տեսաթմբի ցանցանման կորիզում, անորոշ գոտում հարփնջային համալիրում: 5-րդ դաշտից ուրվագծվող նյարդաթելերի հարաբերական քանակը վերոհիշյալ կորիզներում գերազանցում է 7-րդ դաշտի դրանց քանակին: Դիտվել է 7-րդ դաշտի նյարդաթելերի առավել քանակ հետին կողմնային կորիզում և տեսաթմբի բարձրկում: Մեկական նյարդաթելեր են հայտնաբերվել վենտրալ առաջնային, կենտրոնական կողմնային կորիզներում և պրետեկտալ շրջանում:

The quantity of distribution of the preterminal degenerative efferent fibers of 5 and 7 areas in the nuclei of thalamus has been studied. The inequality of distribution of the efferent fibers in different nuclei and within the same nucleus was revealed. The maximum projecting of efferent fibers of 5 and 7 areas was shown in reticular nucleus, in *zona Inserta* and in parafascicular nuclear complex of thalamus. The quantity of fibers projectings of 5 area is more, than that of 7 areas. The prevalence projection of 7 area in posterior lateral nucleus and pulvinar of thalamus was observed. The single efferents in ventral anterior, central lateral nuclei and pretectal areas were revealed.

Эфференты теменной коры - поля 5 и 7 - таламус

Работа посвящена изучению связей полей 5 и 7 теменной ассоциативной области коры мозга (ТАО) с таламусом (Т). Необходимость исследования, с одной стороны, продиктована важной ролью указанных полей ТАО в высших формах мозговой деятельности, с другой - противоречивыми морфологическими данными [6,10,15]. В свою очередь, на основании

топографически дискриминированных проекций полей 5 и 7 в ядра Т высказано предположение о связи поля 5а с соматосенсорной функцией, поля 7 - со зрительной и поля 5б - с обеими функциями [14]. Кроме того, в поле 5 выявлены нейроны с преимущественно соматестетическими свойствами, а в поле 7 - зрительными [14].

В связи с вышеизложенным представляет интерес количественный анализ плотности распределения претерминальных эфферентных волокон полей 5 и 7 и области максимального представительства этих проекций в ядрах Т для определения степени участия каждого из проецируемых ядер в реализации коркового контроля по типу обратной связи.

Материал и методика. Опыты проведены на кошках. После анестезии нембуталом (45 мг/кг внутривенно) производилось электролитическое разрушение локальных участков коры полей 5 и 7 ТАО уплощенным шариковым электродом (диаметром 1,5-2 мм). Сроки послеоперационной жизни 3-8 сут. После перфузии и соответствующей обработки мозга оперированных животных, на замораживающем микротоме делали срезы толщиной 30 мкм, которые окрашивали по методу Науга-Гигакс [11]. Поля 5 и 7 определяли по атласу Хасслера и Мус-Клемента [7], ядра Т - по атласу Джаспера [9]. Область распределения дегенерированных претерминальных в задней части Т, соответствующая парафасикулярному комплексу ядер PRF, уточнялась по схемам Леонтович [4]. Количество дегенерированных претерминальных волокон подсчитывалось на сетке с ячейками размером 1,5 мм² (ок. х7, об. х20). Проводилась статистическая обработка результатов, вычислялось среднее квадратичное отклонение и определялась достоверность различий. Учитывалась плотность распределения дегенерированных элементов в разных ядрах Т и в пределах одного и того же ядра.

Результаты и обсуждение. Проекция поля 5. При разрушении коры передней супрасильвиевой извилины, соответствующей полю 5, большое количество дегенерирующих волокон прослеживается во внутренней сумке. В ростральной части Т часть этих волокон покидает внутреннюю сумку и направляется в ретикулярное ядро (R) (рис. 1, Ф 13). Некоторые из

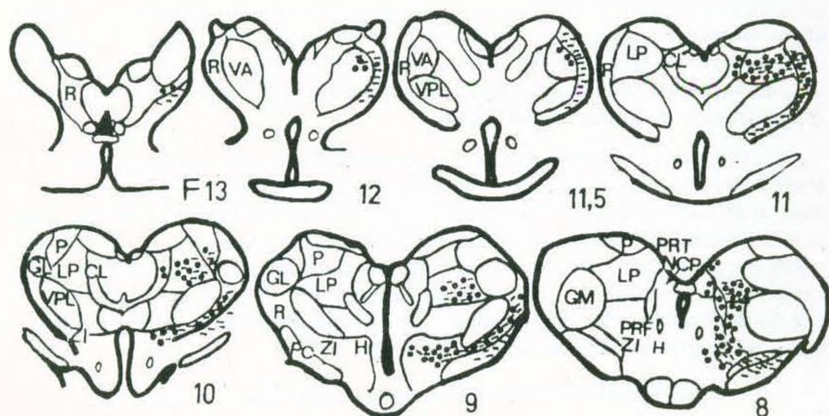


Рис. 1. Распределение фрагментов дегенерирующих волокон в ядрах таламуса при разрушении поля 5 у кошки. Черточками обозначены дегенерирующие волокна, точками - претерминали. Цифры (на этом и последующих рисунках) - фронтальные уровни.

CL - центральное латеральное ядро, GL, GM - латеральное, медиальное колленчатые тела, Н - поле Н Фореля, LP - заднелатеральное ядро, NCP - ядро задней комиссуры, Р - подушка зрительного бугра, PC - ножка мозга, PRF - парафасикулярный комплекс ядер, PRT - претектальное поле, R - ретикулярное ядро, VA - вентральное переднее ядро, VPL - вентральное заднелатеральное ядро, ZI - неопределенная зона.

проходящих в R волокон, направляются медиальнее, оканчиваясь в дорзолатеральной части вентрального переднего ядра (VA) (рис. 1, 12, 11,5). Количество дегенерированных волокон в R нарастает в росто-каудальном направлении (рис. 1, 13-11). Значительное число дегенерированных волокон пересекает дорзальную часть R и оканчивается в заднелатеральном ядре (LP) (рис. 1, 11-8). Единичные дегенерированные претерминали имеются в центральном латеральном ядре (CL) (рис. 1, 11, 10), а также в переднем крае подушки зрительного бугра (P) (рис. 1, 10). В области переднего края латерального коленчатого тела значительное число дегенерированных волокон направляется в вентральную часть R и далее следует в неопределенную зону (ZI) (рис. 1, 10, 9). Здесь толстые дегенерированные волокна образуют многочисленные претерминальные разветвления. Часть медиально направленных волокон достигает поля H Фореля (рис. 1, 9). В задней части T видны дегенерированные волокна, восходящие из ножки мозга в ZI (рис. 1, 9, 8). Значительное число дегенерированных волокон следует из ZI в заднелатеральную часть парафасцикулярного комплекса ядер (PRF) (рис. 1, 8). Небольшое число дегенерированных претерминалей имеется в ядре задней комиссуры (NCP) и единичные - в претектальной области (PRT) (рис. 1, 8).

Проекция поля 7. Разрушена кора средней супрасильвиевой извилины, соответствующая полю 7. От очага разрушения дегенерированные волокна направляются во внутреннюю сумку и далее в T. В ростральной части T единичные дегенерированные волокна прослеживаются в дорзолатеральной части R (рис. 2, Ф 13). Каудальное количество волокон, направляющихся из внутренней сумки в R, нарастает. Некоторые из медиально направленных волокон оканчиваются в дорзолатеральной части VA (рис. 2, 12, 5-12). В

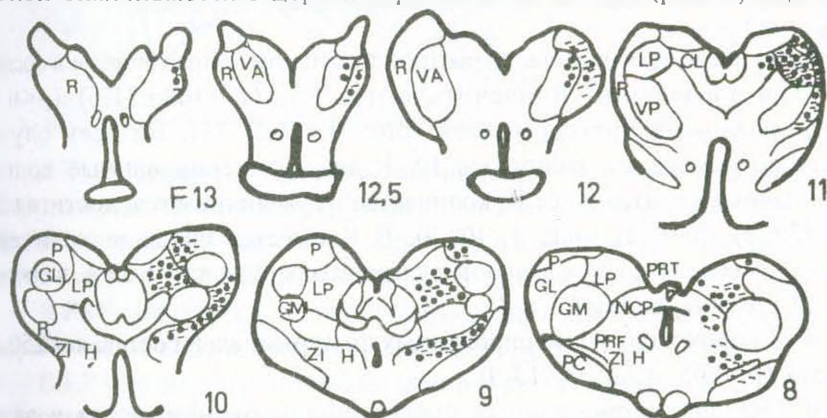


Рис. 2. Распределение фрагментов дегенерирующих волокон в ядрах таламуса при разрушении поля 7.

средней части T в R наблюдается значительное число проходящих и претерминальных дегенерированных волокон (рис. 2, 11). Медиально направленные проходящие волокна оканчиваются в LP, единичные - в CL (рис. 2, 11). Кзади в переднем крае P имеется значительное число дегенерированных претерминалей (рис. 2, 10). Большое количество дегенерированных проходящих и претерминальных волокон имеется в

вентральном R ядре (рис. 2, 10), в ZI и единичные - в поле Н Фореля (рис. 2, 9). В задней части ZI (рис. 2, 8) количество претерминалей значительно уступает их числу на более передних срезах (рис. 2, 10). В задней части T значительное количество дегенерированных претерминалей имеется в вентральной части LP в PRF и единичные - в PRT и NCP (рис. 2, 8).

Количественное распределение дегенерированных претерминалей поля 5. Наибольшее количество дегенерированных претерминалей обнаружено в ретикулярных ядрах T -R, ZI, PRF. Выявлена неравномерность их распределения в разных частях отмеченных ядер. В ростральной части R наблюдаются единичные дегенерированные претерминали (рис. 3, Ф 13).

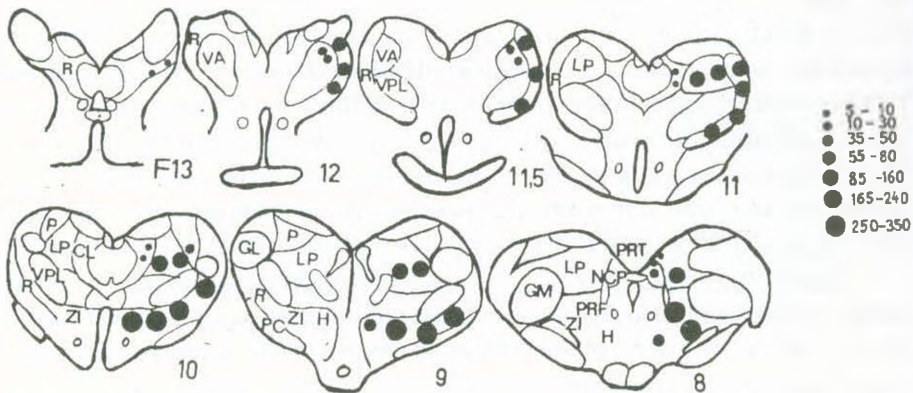


Рис. 3. Количественное распределение эфферентов поля 5 в ядрах таламуса. На этом и следующем рисунках кружками разного диаметра показано количество дегенерированных претерминалей; справа рисунка - кружки и соответствующие им значения (детали статистической обработки см. в тексте).

Количество последних нарастает в росто-каудальном направлении и в средней части T в дорзальном R насчитывается 85-160 ($108 \pm 21,6$) ($p < 0,05$) дегенерированных претерминалей (рис. 3, 11,5, 11). Во всех случаях количество измерений равнялось 10. Кзади дегенерированные волокна перемещаются в вентральное R, количество их увеличивается, достигая 250-350 (295 ± 55) ($p < 0,05$) (рис. 3, 10, 9). В R имеется большое количество проходящих волокон, направляющихся в ростральной части T в VA, в средней - в CL, LP и в каудальной - в ZI.

В ZI количество дегенерированных претерминалей составляет 250-350 (300 ± 57) ($p < 0,05$) (рис. 3, 10-9).

В PRF дегенерированные претерминали оканчиваются в задне-вентральной части. Количество их составляет 250-350 (285 ± 50) ($p < 0,05$) (рис. 3, 8). В LP количество дегенерированных претерминалей уступает их числу в вышеотмеченных ядрах и составляет 85-160 ($108 \pm 21,6$) ($p < 0,05$) (рис. 3, 10-8).

В поле Н Фореля дегенерированные волокна направляются из ножки мозга в ZI, количество претерминалей составляет 35-50 ($46,6 \pm 9,52$) ($p < 0,05$) (рис. 3, 9-8).

В следующей группе ядер, VA, NCP и P, количество дегенерированных

претерминалей составляет 10-30 ($17,3 \pm 3,46$) ($p < 0,05$).

В VA дегенерированные волокна направляются из R и оканчиваются в дорзолатеральной части. Имеется небольшое нарастание числа волокон в росто-каудальном направлении (рис. 3, 12-11, 5).

В R дегенерированные претерминали распределяются в ростральной части (рис. 3, 10), каудальнее они не обнаружены (рис. 3, 9, 8). Наконец, единичные дегенерированные претерминали 5-10 ($8,2 \pm 1,3$) ($p < 0,05$) наблюдаются в CL (рис. 3, 11, 10) и PRT (рис. 3, 8).

Количественное распределение дегенерированных претерминалей поля 7. Наибольшее количество дегенерированных претерминалей, 250-350 (285 ± 56) ($p < 0,05$), имеется в R и в передней части ZI.

В R распределение дегенерированных претерминалей совпадает с таковым при разрушении поля 5, однако отмечается превышение их числа в дорзальном R, достигающего 240 (201 ± 40) ($p < 0,05$) (рис. 4, Ф 12-11).

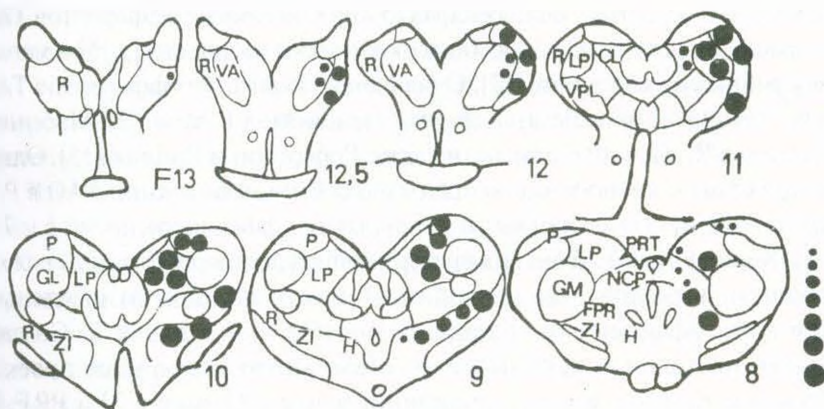


Рис. 4. Сравнительное распределение эфферентов поля 7 в ядрах таламуса.

В ZI распределение дегенерированных претерминалей также аналогично распределению их при разрушении поля 5 и составляет 250-350 (295 ± 58) ($p < 0,05$) (рис. 4, 10), однако в задней части количество их уменьшается, едва достигая 56-80 ($67 \pm 13,41$) ($p < 0,05$) (рис. 4, 9, 8).

В PRF количество дегенерированных претерминалей меньше, чем при разрушении поля 5, и составляет 100-150 (132 ± 26) ($p < 0,05$) (рис. 4, 8).

В LP оно аналогично наблюдаемому при разрушении поля 5, однако количество претерминалей больше и составляет 165-235 (200 ± 38) ($p < 0,05$) (рис. 4, 11, 8).

В R дегенерированные претерминали оканчиваются преимущественно в ростральной части, где их число достигает 130 (106 ± 20) ($p < 0,05$) (рис. 4, 10-9). Количество претерминалей уменьшается в росто-каудальном направлении и в каудальной части R отмечаются единичные дегенерированные претерминали (рис. 4, 8).

В VA и CL распределение дегенерированных претерминалей совпадает с таковым при разрушении поля 5; наблюдается небольшое превышение их

числа, достигающее 20-30 ($26,8 \pm 3,05$) ($p < 0,05$) (рис. 4, 12,5-11).

Наконец, единичные претерминали, 5-10, прослеживаются в NCP, PRT и в поле Н Фореля (рис. 4, 8).

С целью дальнейшего изучения роли полей 5 и 7 ТАО в нисходящем корковом контроле был проведен количественный анализ претерминалей дегенерированных эфферентных волокон в ядрах Т, для определения степени вовлечения последних в качестве важного звена обратной связи кортико-таламической системы.

Показано, что наибольшее количество эфферентов ТАО проецируется в неспецифические - ретикулярные ядра Т - R, ZI, PRF, "тесно связанные друг с другом в единую функциональную систему, контролирующую деятельность многих отделов мозга и прежде всего переднего" [5]. Значительное число эфферентных волокон в этих ядрах может быть обусловлено проходящими волокнами, направляющимися в другие ядра Т. Однако на нормальном материале показано окончание коллатералей проходящих волокон в вышеотмеченных ретикулярных ядрах [5,16]. Окончание эфферентов ТАО в R подтверждено также электронномикроскопически на кошках [2,15] и методом меченых аминов на обезьянах [17]. Отмечается окончание эфферентов ТАО в пределах "самой многочисленной группы терминалей R ядра" [2]. Массивную дегенерацию в R, ZI и PRF отмечали также Робертсон и Ринвик [15]. Однако авторы приходят к заключению о преимущественной проекции ТАО в R, LP и R. Представлены также данные о перекрытии эфферентов полей 5 и 7 в R ядре [14]. Количественный анализ претерминалей дегенерированных волокон в настоящем исследовании позволил уточнить степень относительной выраженности эфферентных проекций полей 5 и 7 в ядрах Т. Согласно результатам настоящего исследования, имеет место перекрытие проекций полей 5 и 7 не только в R ядре, показанное ранее [14], но и в ZI и PRF. В R ядре отмечается прогрессивное увеличение количества проецируемых из ТАО волокон в росто-каудальном направлении. Определена область максимального представительства полей 5 и 7 в вентральном R на уровне Ф 10. Показано превышение числа претерминалей, проецирующихся из поля 7 в дорзальное R. Представляют интерес литературные данные о тормозном контроле, осуществляемом ТАО [3]. Очевидно, указанное влияние реализуется посредством вероятностного (модулирующего) характера ветвления аксонов клеток как корковых, так и ретикулярных ядер Т (R, ZI, PRF) [5]. Тормозной, ГАМК-ергический характер нейронов R выявлен также иммуноцитохимическим методом [8]. Показанная в настоящем исследовании преимущественная проекция эфферентов ТАО на ретикулярные ядра, рассматриваемые в качестве "специальной системы дифференцированного торможения таламических нейронов" [5], играет, по-видимому, немаловажную роль в осуществлении указанного влияния со стороны ТАО. Отмеченное превышение количества волокон, направляющихся от поля 5 во все ретикулярные ядра (R, ZI, PRF), над числом волокон, направляющихся от поля 7, свидетельствует о превалировании, в частности, тормозного влияния поля 5 на эти ядра. Помимо проекции в ретикулярные ядра, ТАО дает начало

значительному числу волокон, оканчивающихся в LP. Однако, как следует из наших результатов, число волокон, проецирующихся в LP, значительно уступает таковому в ретикулярных ядрах Т. Результаты настоящего исследования подтверждают литературные данные о выраженной проекции и значительном перекрытии эфферентов полей 5 и 7 в LP [15].

Показанное нами превышение числа волокон, проецирующихся от поля 7 в LP, над числом волокон, идущих от поля 5, подтверждает данные, полученные методом меченых аминов [14], и свидетельствует о превалировании влияния поля 7 на отмеченное ядро. Иначе говоря, несмотря на перекрытие проекции полей 5 и 7 как на ретикулярных (R, ZI, PRF), так и ассоциативных (LP) ядрах, имеет место преимущественное представительство поля 5 в ретикулярных ядрах и поля 7 - в LP. Что касается проекции ТАО в Р, то настоящие результаты согласуются с литературными данными [10,12,15] о проекции поля 7 в ростральный край Р, в отличие от поля 5, дающего начало лишь единичным волокнам, оканчивающимся в отмеченном отделе Р. Нами показано, что по количеству претерминалей Р следует за R, ZI, PRF и LP в убывающей прогрессии, установлена область максимального представительства поля 7 в Р на уровне Φ 10,9. В свою очередь, данные исследований Адрианова [1] о проекции ростральной части Р в поле 7 и отсутствии таковой от поля 5 свидетельствуют о реципрокности связей поля 7 с ростральным краем Р.

Что касается связей ТАО с VA, то выявленная нами проекция небольшого числа волокон в это ядро подтверждает литературные данные [12,15]. Нами показано незначительное увеличение числа претерминалей в росто-каудальном направлении и окончание их в дорзолатеральной части ядра. Выявленная Робертсоном [13] выраженная обратная проекция VA с ТАО свидетельствует о неодинаковой количественной выраженности восходящих и нисходящих волокон, связывающих VA с ТАО. Наконец, данные настоящего исследования относительно окончания небольшого числа претерминалей ТАО в CL и NCP согласуются с литературными данными [15, 17]. Количественный анализ претерминалей в наших экспериментах показал небольшое превышение количества волокон, идущих от поля 7 в CL и VA, по сравнению с полем 5. Установлено также топографическое распределение волокон в отмеченных ядрах.

Таким образом, на основании представленных результатов количественного анализа предполагается преимущественное представительство полей 5 и 7 в неспецифических, ретикулярных ядрах Т (R, ZI, PRF) по сравнению с менее выраженной проекцией в ассоциативных ядрах (LP, Р) (в последнем поле 5 представлено единичными волокнами) и небольшая проекция в несенсорное релейное ядро VA и в интраламинарное ядро - CL. Не исключено, что это может быть продиктовано необходимостью тормозного контроля нисходящих влияний ТАО на ядра Т, чем обеспечивается важное звено обратной связи в указанной системе, связанной с организацией высших форм мозговой деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Адрианов О.С. О принципах организации интегративной деятельности мозга. М., 1976.
2. Брагина Т.А. В сб.: Ассоциативные системы мозга, 59-61, Л., 1985.
3. Коренюк И.И. Автореф. докт. дисс., 44, 1990.
4. Леонтович Т.А. Нейронная организация подкорковых образований переднего мозга. 303-372, М., 1978.
5. Леонтович Т.А. Там же. 102-307, М., 1978.
6. Szabo J., Cobus P. Corticothalamic projections and sensorimotor activities (Ed. T. Frigessi, E. Rinvik, M.D. Jahr). NewYork: Raven Press, 379-385, 1972.
7. Hassler R., Muhs-Clement K. J. Hirnforsch, 46, 6, 377-420, 1964.
8. Houser C.R., Vaghn J.E., Barber R.T., Roberts E. Brain Res., 200, 2, 341-354, 1980.
9. Jasper H.H., Ajmone Marsan C. A stereotaxic Atlas of the Cat. Nat. Res. Counc. Canada, Ottawa, 1954.
10. Jones E.G., Powell T.P.S. J. Comp. Neurol., 143, 2, 185-216, 1971.
11. Nauta W.I.H., Gyga P.A. Stain Technology, 29, 1, 91-93, 1954.
12. Olson C.R., Lawler R. J. Comp. Neurol., 259, 1, 13-30, 1987.
13. Robertson R.T. Brain Behav. Evol., 14, 3, 161-184, 1977.
14. Robertson R.T., Cunningham T.J. J. Comp. Neurol., 199, 4, 569-585, 1981.
15. Robertson R.T., Rinvik E. Brain Res., 51, 61-79, 1973.
16. Scheibel M.E., Scheibel A.B. Brain Res., 1, 43-62, 1966.
17. Weber J.T., Yin T.C.T. J. Comp. Neurol., 224, 2, 206-230, 1984.

Поступила 20.VI.1997

Биолог. журн. Армении, 1 (52), 1999

УДК 6/12.11/12 -616.15.092

РОЛЬ АМИГДАЛЯРНОГО КОМПЛЕКСА В РЕГУЛЯЦИИ ПРОЦЕССА СВЕРТЫВАНИЯ КРОВИ

М.В. НАДИРЯН, С.В. АМИРЯН

Ереванский государственный университет, кафедра физиологии человека и животных, 375049

В хронических опытах на кроликах исследована роль миндалевидного комплекса мозга в регуляции процесса гемокоагуляции. При сравнительном анализе гиперкоагуляционных эффектов стимуляции различных ядерных образований амигдалы впервые выявлено, что максимальные сдвиги наблюдаются при раздражении кортикомедиальных ядер миндалевидного комплекса. Обсуждаются центральные механизмы амигдаларной регуляции процесса свертывания крови.

Երկարատև փորձերի վրա խրոնիկական փորձերի ընթացքում ուսումնասիրված է նշանակալի տարրեր կառուցվածքների դերը արյան մակարդման գործում: Նշանակալի տարրեր կորիզախմբերի խթանման հիպերկոագուլյացիոն էֆեկտների համեմատական վերլուծման ժամանակ առաջին անգամ հայտնաբերված է, որ առավել շեղումները դիտվում են նշանակալի կեղևամիջային կորիզախմբի խթանման դեպքում: Քննարկվում են