

Фізіологічні зв'язки хвостатого ядра з корою великих півкуль

В. О. Черкес

Лабораторія вищої нервової діяльності Інституту фізіології ім. О. О. Богомольця
Академії наук УРСР, Київ

Базальні ганглії (хвостате ядро — *nucleus caudatus*, бліда куля — *gl. pallidus*) здійснюють не тільки низхідний вплив по множинних екстрапірамідних шляхах, а й висхідний — до великих півкуль. Про це свідчать такі факти: подразнення хвостатого ядра усуває кортикальний руховий ефект (Меттлер і співр., 1939; Граштіан, Лішшак, Мольнар, 1953); змінює електричну активність кори (Жеребцов, 1941; Стоупел і Терцуоло, 1954); затримує умовні рухові рефлексі (Лагутіна, 1954; Черкес, 1954, 1956; Накао і Макі, 1958). Але таке уявлення може виявитись принаймні неточним, якщо врахувати дані анатомії про відсутність прямих нервових шляхів від хвостатого ядра до кори (Бехтерев, 1898; Гант, 1917; Папез, 1942). У відповідності з анатомічною схемою Рансона (1942) і новітніми фізіологічними даними Шимамото і Верцеано (1954) хвостате ядро здійснює висхідний вплив на кору опосередковано через вентралатеральні ядра таламуса. Якщо це дійсно так, то функціональні зміни в корі, які виявляють дослідники при подразнюванні хвостатих ядер і відносять до базальних гангліїв, справді виходять не від них, а від таламічних ядер.

Останнім часом, однак, одержані одиничні факти, які свідчать про наявність також прямих шляхів від хвостатих ядер до великих півкуль (Парпара, Гоусепіан, Грундфест, 1958).

Отже, питання про існування прямих висхідних впливів головних базальних гангліїв ще повністю не розв'язане.

Методика досліджень

Гострі досліді провадили на кішках. Трепаніацію черепа і препарування м'язів здійснювали під інгаляційним наркозом (ефір у суміші з киснем) інтратрахеально. Дослід проводили під різними наркотиками, які вводили підшкірно: 2% етамінал натрію 20 мг/кг; 20% уретан 0,9 г/кг; 1% уретан з хлоралозою (внутрішньо) 40 мг/кг.

Голову тварини фіксували в стереотаксичному апараті. Подразнюючі двополосні платинові електроди як поверхневі для кори, так і заглибні (міжполосна відстань 0,5—1,0 мм) для підкоркових ядер і внутрішньої капсули вводили за орієнтирами топографічних карт мозку Делла і Джеменец — Кастелянса, а також складених нами карт і за 30 серіями півміліметрових фронтальних зрізів мозку кішки. Подразнення застосували від двоканального електронного стимулятора.

Про функціональний стан кори судили із скорочення двоголового м'яза на пряме подразнення.

Локальне електролітичне зруйнування ядер здійснювали анодом постійного струму через платиновий електрод силою від 2 до 4 ма і тривалістю до 3 хв. Цим самим способом, але при меншій силі струму і коротшій експозиції, наносили мітку для обліку локомоції заглибного електрода в мозку.

П
ний мс
за мет
В

1
ральн
зок в

ловк
тала
інши
кори
клик

ної з
ченн
Але
ного
ся д
вий

вент

Після досліду тварину через сонну артерію наливали 10%-ним формаліном. Головний мозок виймали наступного дня. Фронтальні мікротомні зрізи мозку пофарбовували за методом Ле Мазурьє.

В дослідах було використано 40 кішок обох статей вагою від 2 до 3 кг.

Результати досліджень

1. Ефект поперемінного подразнення хвостатого ядра і вентралатеральних ядер таламуса на кортикальну рухову реакцію. В головний мозок вводили дві пари заглибних електродів: у латеральну частину го-

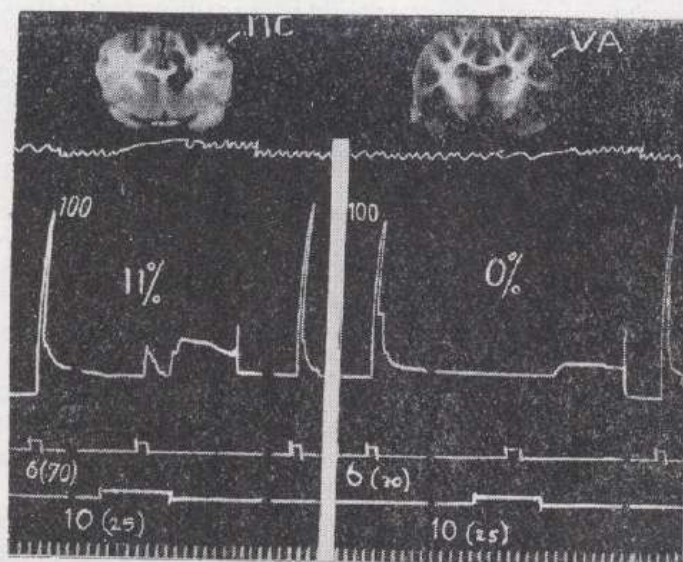


Рис. 1. Дослід від 4.IV 1960 р. з подразненням субкортикальних ядер у кішки.

Читати зверху донизу: фронтальні зрізи головного мозку кішки (подразнюючі електроди в головці лівого хвостатого ядра — *nc* — та у вентралнопередньому ядрі лівого таламуса *VA*), пневмограма дихання, скорочення двоголового м'яза, відмітка подразнення моторної зони кори, відмітка подразнення субкортикальних ядер. Числа перед дужками показують напруження у вольтах, числа в дужках — частоту в герцах.

Лівий відрізок кімограми. На фоні подразнення хвостатого ядра (*nc*) подразнення моторної зони кори викликає незначне скорочення м'яза, яке досягає 11% від вихідної величини, прийнятої за 100.

Правий відрізок кімограми. Запис через 5 хв. на тій самій кішці за тих самих умов. На фоні подразнення вентралнопереднього ядра таламуса (*VA*) подразнення моторної зони кори залишається без відповіді (0%).

ловки хвостатого ядра та у вентрапередне або вентралатеральне ядро таламуса. Поперемінне подразнення цих ядер імпульсним струмом при інших однакових умовах односпрямовано впливає на рухову функцію кори: зменшує або повністю знімає скорочення двоголового м'яза, викликане прямим подразненням рухової зони.

На рис. 1 наведений один з типових дослідів. Подразнення моторної зони кори в ділянці *gyr. suprasylvii* призводить до виразного скорочення двоголового м'яза, висота якого прийнята нами умовно за 100. Але якщо таке саме подразнення застосувати до кори на фоні одночасного подразнення хвостатого ядра (*nc*), то скорочення м'яза виявляється дуже слабким і досягає лише 11% висоти в порівнянні з нормою (лівий відрізок).

Через 10 хв. за тих самих умов досліду проводиться подразнення вентрапереднього ядра таламуса (рис. 1, правий відрізок), на фоні якого

подразнення моторної зони кори викликає надзвичайно слабку реакцію-відповідь м'яза, яку практично можна дорівняти нулю (0%).

Через 30—40 сек. після припинення подразнення субкортикальних ядер—хвостатого або вентрапереднього—рухова функція кори повертається до норми (рис. 1, останні скорочення в лівому і правому відрізках кімограми).

Аналогічні результати були одержані при порівнянні ефекту подразнення хвостатого ядра з ефектом подразнення вентралатерального ядра таламуса.

Щоб переконатись у тому, що затримуючий вплив на рухову кортикальну відповідь виходить від подразнюваного таламічного ядра, досить підняти електрод за допомогою кремальєрного гвинта на 1—1,5 мм, тобто виїняти його безпосередньо із зони ядра; подразнення прилеглої структури не справляло будь-якого відчутного впливу на моторну зону кори.

В описуваному досліді (рис. 1), так само як і в ряді інших (рис. 3), додаткову пару електродів вводили в передню частину внутрішньої капсули; пряме її подразнення викликало скорочення двоголового м'яза. Подразнення хвостатого ядра, подавляючи кортикально викликане скорочення м'яза, не справляло відчутного впливу на скорочення того самого м'яза, викликане подразненням внутрішньої капсули, або посилювало його. Цей прийом дозволяв віддиференціювати висхідний вплив хвостатого ядра від низхідного, і був продиктований даними Ходес, Пікок, Гіс (1951) про можливість іпселатеральних і контралатеральних низхідних гальмуючих впливів хвостатого ядра на спінальні рефлекси.

2. Досліди із зруйнуванням вентралатеральних ядер таламуса. Результати дослідів на 20 кішках показали, що після зруйнування ядер таламуса у 12 тварин затримуючий вплив хвостатого ядра на рухову функцію кори залишався таким, як і до зруйнування; у 8 тварин вплив хвостатого ядра на кору значно зменшився або зовсім не проявлявся.

На рис. 2, 3 і 4 відображені досліді з локальним і широким зруйнуванням в ділянці вентралатеральних ядер таламуса.

Як видно на рис. 2 (лівий відрізок кімограми), на фоні подразнення хвостатого ядра (*nc*) одночасно подразнення моторної зони кори викликає незначне скорочення м'яза: на 13% у порівнянні з нормою, прийнятою за 100. Через 25 сек. після припинення подразнення хвостатого ядра рухова функція кори повертається до норми. Таких записів було зроблено чотири, після чого ми провели локальне зруйнування таламуса в ділянці вентрапереднього ядра (рис. 2 — *VA*) з іпселатерального боку. Через 30 хв. після зруйнування при тих самих параметрах дослід знову повторюють із записом кортикального рухового ефекту на фоні подразнення хвостатого ядра. На рис. 2 (правий відрізок кімограми) видно, що на фоні подразнення хвостатого ядра (*nc*) подразнення кори дає таке саме слабе скорочення двоголового м'яза (13%), як і до зруйнування.

В досліді від 10 жовтня 1960 р. було здійснене широке зруйнування таламуса в ділянці вентралатеральних ядер (рис. 3 — *VA* і *L*). З кімограми видно, що до зруйнування на фоні подразнення хвостатого ядра (рис. 3 — *nc*) кортикально викликаний скоротливий ефект надзвичайно малий (лівий відрізок кімограми — 3%). Після зруйнування зазначених таламічних ядер (*VA* і *L*) аналогічне подразнення хвостатого ядра здійснює такий самий подавляючий вплив на моторну функцію кори (рис. 3, правий відрізок кімограми — 0%), як і до зруйнування.

Інший результат дав дослід від 3 листопада 1960 р. На рис. 4 видно, що на фоні подразнення хвостатого ядра величина кортикального рухо-

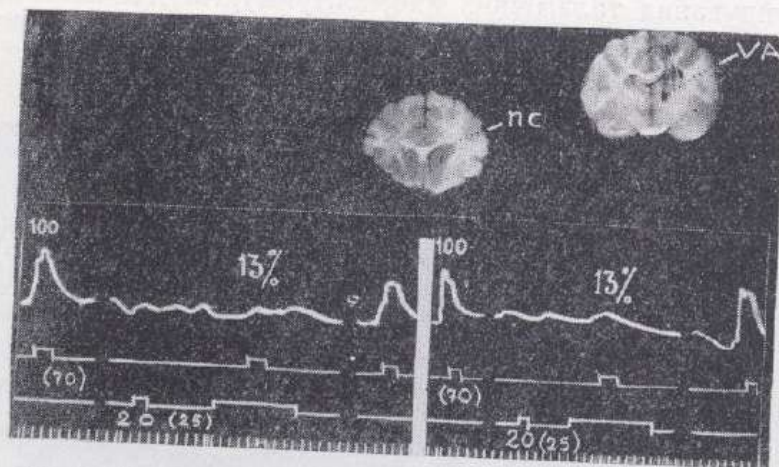


Рис. 2. Дослід від 31.VIII 1960 р. Локальне зруйнування вен-
трапереднього ядра таламуса.

Читати зверху донизу: фронтальні зрізи головного мозку кішки, скорочення двоголового м'яза від подразнення моторної зони кори, відмітка подразнення моторної зони кори, відмітка подразнення головки хвостатого ядра.
Лівий відрізок кімограми. Усунення кортикального рухового ефекту подразнення хвостатого ядра (nc) до 13% від норми, прийнятої за 100.
Правий відрізок кімограми. Через 1 годину після зруйнування вен-трапереднього ядра таламуса (VA). Подразнення хвостатого ядра продовжує усувати кортикальний руховий ефект, як і до зруйнування.

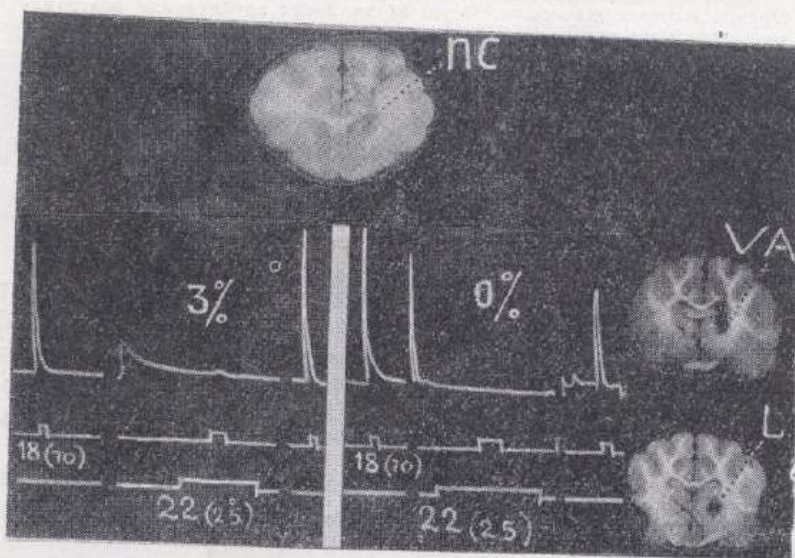


Рис. 3. Дослід від 10.X 1960 р. Велике зруйнування в ділянці
вентралатеральних ядер таламуса.

Позначення такі самі, як на рис. 2 (бліді лінії — спонтанні скорочення).
Лівий відрізок кімограми. На фоні подразнення хвостатого ядра подразнення моторної зони кори залишається майже без ефекту: скорочення м'яза становить лише 3% від норми, прийнятої за 100.
Правий відрізок кімограми. Через 30 хв. після зруйнування таламуса в ділянці вентралатеральних ядер (VA та L) на фоні подразнення хвостатого ядра (nc) подразнення моторної зони кори залишається без ефекту (0%), як і до зруйнування.

вого ефекту ледве досягає 5%. (Лівий відрізок кімограми). Після широккого зруйнування таламічних ядер затримуюча дія хвостатого ядра на кору значно послабшала: на фоні його подразнення величина кортикального ефекту досягає 45% (правий відрізок кімограми).

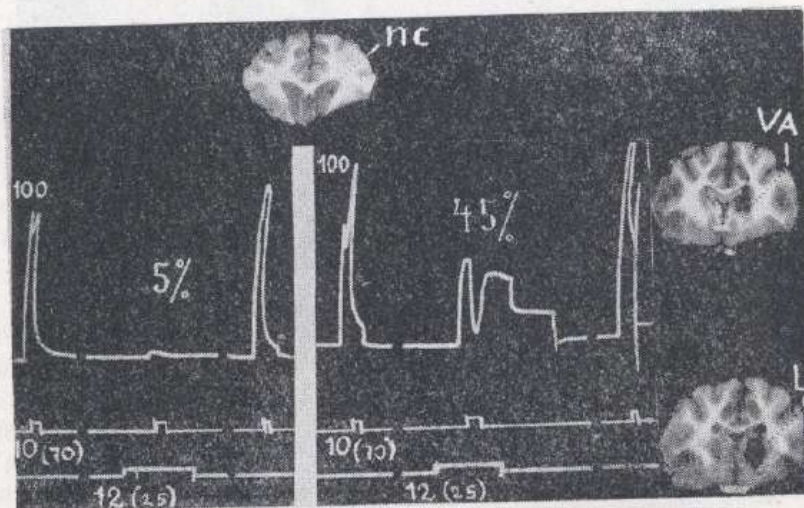


Рис. 4. Дослід від 3.XI 1960 р. Велике зруйнування таламуса в ділянці вентралатеральних ядер.

Позначення такі самі, як на рис. 2.
Лівий відрізок кімограми. На фоні подразнення головки хвостатого ядра (nc) одночасне подразнення моторної зони кори викликає надзвичайно мале скорочення м'яза; 5% від норми, прийнятої за 100.
Правий відрізок кімограми. Через 57 хв. після зруйнування вентралатеральних ядер таламуса (VA, VL) на фоні подразнення головки хвостатого ядра (nc) одночасне подразнення моторної зони кори викликає виразний скоротливий ефект: 45%.

В досліді від 5 червня 1960 р. (кімограма не наведена) після зруйнування вентралатерального ядра подразнення хвостатого ядра перестало впливати на рухову функцію кори.

Обговорення результатів досліджень

Увага була звернена на хвостате ядро (nuc. caudatus) і вентралатеральні ядра таламуса (VA та VL). Ці ядра зв'язані між собою щодо впливу їх на кору великих півкуль: згідно з анатомо-фізіологічними даними імпульси збудження від хвостатого ядра надходять у кору не прямо, а через вентрапередне і вентралатеральне ядра таламуса (Рансон і Рансон, 1942; Папез, 1942; Шимамото і Верцано, 1954).

Проте останнім часом (Парпара, Гоусепіан, Грундфест, 1958) одержані поодинокі факти, які свідчать про можливість прямого впливу хвостатого ядра на кору.

Результати наших дослідів, проведених на кішках із застосуванням стереотаксичного апарата типу Горслая — Кларка, показали, що подразнення вентрапередного (VA) і вентралатерального (VL) ядер таламуса здійснює такий самий вплив на рухову функцію кори, як і хвостате ядро (nc), тобто усуває або ослаблює скорочення двоголового м'яза, викликане прямим подразненням моторної зони кори, хоч ступінь зняття кортикального ефекту від таламічних ядер і від хвостатого ядра не в усіх випадках однаковий: на рис. 1 порівняти лівий і правий відрізки кімограми.

Відзначене зняття кортикального ефекту, використане нами як показник підкорково-кортикальних зв'язків, не можна, звичайно, віднести

до спеці-
з цими
моторн-
ся у ве-
ня цієї
кликан-
(1953),
ловки
дився.
вдалос-
ховий
По-
са впл-
ках з
ядер
Зр-
боку с-
ядра.
1939;
вплив
Р-
вання
ра на
після
10 ж
жува-
нуван-
Н-
висхід-
вити
стато-
хвост-
ної з-
си пе-

ч. II,

Fasc.

1958,

до спеціальної функції досліджуваних ядер. Проте подразнення сусідніх з цими ядрами структур здебільшого не справляє видимого впливу на моторну функцію кори. Так, якщо перемістити електрод, що знаходиться у вентрапередньому ядрі (рис. 1 — VA) на 1 мм вгору, то подразнення цієї ділянки, навіть при більшій частоті, не змінює кортикально викликане скорочення м'яза. За даними Граштіана, Лішшака, Мольнара (1953), гальмуючий вплив на кору виходить від латеральної частини головки хвостатого ядра. У більшості наших дослідів цей факт підтвердився. Але навіть у латеральній частині хвостатого ядра нам не відразу вдалося знайти ту ділянку, подразнення якої усуває кортикальний руховий ефект.

Переконавшись, що хвостате ядро і вентралатеральні ядра таламуса впливають на кору односпрямовано, ми провели досліді на 20 кішках з локальним і широким електролітичним зруйнуванням таламічних ядер.

Зруйнування вентралатеральних ядер таламуса було здійснене з боку співіменного (іпселатерального) щодо подразнюваного хвостатого ядра. Ми виходили при цьому з того факту (Метлер і співробітники, 1939; Жеребцов, 1941), що хвостате ядро при його подразнюванні не впливає на протилежний бік кори.

Результати виявились двоїстими. У восьми випадках після зруйнування таламуса в ділянці вентралатеральних ядер вплив хвостатого ядра на кору різко зменшувався (рис. 4) або зникав зовсім. У 12 випадках після зруйнування таламуса, навіть такого широкого, як у досліді від 10 жовтня 1960 р. (рис. 4) подразнення хвостатого ядра продовжувало повністю усовувати кортикальний руховий ефект, як і до зруйнування.

Наведених фактів ще недостатньо для остаточного висновку про хід висхідних каудато-кортикальних шляхів. Вони дозволяють лише висловити таке припущення. Крім відомого опосередкованого шляху від хвостатого ядра до кори через вентралатеральні ядра таламуса, в головці хвостатого ядра є групи клітин, аксони яких спрямовуються до моторної зони кори, обминаючи таламічні ядра. Ці аксони проводять імпульси переважно «гальмуючого» значення.

ЛІТЕРАТУРА

- Бехтерев В. М., Проводящие пути спинного и головного мозга. С.-Пет., 1898, ч. II, стр. 86, 223, 275, 316.
Лагутин Н. И., Диссертация, Ростов-Дон, 1954.
Черкес В. А., Журн. высшей нервной деятельности, 1956, т. 5, стр. 415.
Gerebtzoff M., Arch. intern. Physiol., 1941, v. 51, 333.
Grastian E., Lissak K. a. Molnar L., Acta physiol. Hung., 1953, Fasc. 3—4, 261.
Hodes R., Piacock S., Heath R., J. Comp. Neurol., 1951, 94/3, 381—408.
Mettler, Ades, Lipman, Guller, Arch. Neurol. Psychiatr., 1939.
Papez J. The diseases of the basal ganglia, New York, 1942, 3.
Purpura O., Housepian E. a. Grundfest H., Arch. ital. Biol., 1958, 96, 145.
Ranson S. a. Ranson S., The diseases of the basal ganglia, New York, 1942, 3.
Shimamoto T. a. Verzeano M., J. Neurophysiol., 1954, 17, 278.
Terzuolo C. et Stoupe N., Brux. Méd. Revue (Belg.), 1953, 33, 411.

Надійшла до редакції

1.IX 1960 р.

Физиологические связи хвостатого ядра с корой больших полушарий

В. А. Черкес

Лаборатория высшей нервной деятельности Института физиологии им. А. А. Богомольца Академии наук УССР, Киев

Резюме

Базальные ганглии (хвостатое ядро, бледный шар) осуществляют не только нисходящее влияние по множественным экстрапирамидным путям, но и восходящее — к коре больших полушарий. Об этом свидетельствуют следующие факты: раздражение хвостатого ядра снимает кортикальный двигательный эффект (Меттлер и сотр., 1939; Граштин, Лишшак, Мольнар, 1953), изменяет электрическую активность коры (Жеребцов, 1941; Стоупел и Терцуоло, 1954; Лаурсен, 1958), задерживает кортикальный компонент условного рефлекса (Лагутина, 1954; Черкес, 1954, 1956; Накао и Маки, 1958).

Согласно анатомической схеме Рансона (1942) и Папеза (1942), а также недавно полученным физиологическим данным Шимамото и Верцеано (1954), хвостатое ядро не имеет прямых восходящих путей, а осуществляет свое влияние на кору опосредовано, через вентралатеральные ядра таламуса. Если это действительно так, то функциональные изменения в коре, которые обнаруживают исследователи при раздражении хвостатого ядра и относят к влияниям базальных ганглиев, на самом деле исходят не от них, а от таламических ядер.

В самое последнее время, однако (Парпара, Гоусеиан, Грундфест, 1958) получены единичные факты, свидетельствующие о возможности прямого влияния хвостатого ядра на кору.

Во всяком случае вопрос о восходящих путях главных базальных ганглиев не может считаться окончательно решенным.

Настоящие исследования проведены на 40 кошках под легким наркозом (барбитуровый или смесь уретана с хлоралозой). Погружные двухполюсные платиновые электроды вводились в субкортикальные ядра с помощью стереотаксического аппарата типа Горслея и Кларка по ориентирам топографических карт Дэллы или Джеменец—Кастелянса. О функциональном состоянии коры мы судили по сокращению двуглавой мышцы при раздражении двигательной зоны коры в области *gyrus suprasylvius*.

Раздражением латеральной части головки хвостатого ядра (рис. 1—*nc*) можно легко снять кортикальный двигательный эффект. На рис. 1 видно, что на фоне раздражения хвостатого ядра (*nc*) одновременное раздражение моторной зоны коры вызывает сокращение мышцы, достигающей лишь 11%, по сравнению с нормой, принятой за 100. Кортикальный двигательный эффект снимается также со стороны раздражаемого (при прочих равных условиях) вентралатерального или вентрапереднего ядра таламуса (рис. 1 — *VA*). Интересно отметить, что степень снятия кортикального эффекта со стороны хвостатого ядра и таламических ядер не во всех случаях одинакова (ср. на рис. 1 левую и правую половины кимограммы).

Если хвостатое ядро действительно осуществляет свое влияние на кору через вентралатеральные ядра таламуса, то после разрушения этих ядер следует ожидать, что раздражение хвостатого ядра перестанет снимать кортикальный двигательный эффект.

Исходя из существующих данных об ипсилатеральных связях хвостатого ядра с корой (Меттлер и сотр.— 1939, Жеребцов — 1941), мы

подвергали электролитическому разрушению вентралатеральные ядра таламуса с соименной по отношению к раздражаемому хвостатому ядру стороне.

Результаты опытов на 20 кошках оказались двойственными. В 8 случаях после разрушения таламуса в области вентралатеральных ядер влияние хвостатого ядра на кору либо вовсе исчезало, либо резко уменьшалось, как это видно из опыта от 3/VI 1960 г. (рис. 4). В 12 случаях после разрушения таламических ядер раздражение хвостатого ядра продолжало полностью снимать кортикальный двигательный эффект, как и до разрушения. Из опыта от 10/X 1960 г. (рис. 3) видно, что после обширного разрушения таламуса, захватывающего вентралатеральное ядро (VA) и группу вентралатеральных ядер (L) раздражение головки хвостатого ядра (nc) продолжает полностью задерживать кортикальный двигательный эффект, как и до разрушения.

Приведенных фактов еще недостаточно для окончательного суждения о ходе восходящих каудато-кортикальных путей; они позволяют лишь высказать следующее предположение. Помимо известного пути от хвостатого ядра к коре через вентралатеральные ядра таламуса, в головке хвостатого ядра имеются группы клеток, аксоны которых направляются к моторной зоне коры, минуя таламические ядра. Эти аксоны проводят импульсы преимущественно «тормозящего» значения.

Physiological Connections of the Caudate Nucleus with the Cerebral Cortex

V. A. Cherkas

Laboratory of Higher Nervous Activity of the A. A. Bogomoletz Institute of Physiology of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

Summary

A stereotaxic apparatus was used to insert bipolar electrodes into the lateral part of capitis nuclei caudati and into the nuclei of ventralis anterior (VA) and ventralis lateralis (VL) of the thalamus of narcotized cats. Alternate stimulation of these nuclei, with other conditions being equal, exerted a unidirectional effect on the motor function of the cortex: arresting the contraction of the biceps induced by direct stimulation of gyr. suprasylvii (inhibition). However, the contractive effect of m. biceps, induced by stimulation of capsulae internae, is not inhibited by n. caudate, but is even intensified in some experiments. This control makes it possible to differentiate between the descending and ascending effect of n. caudate.

After the electrolytic destruction of the thalamic nuclei (VA and VL), n. caudate continued in 12 cats out of 20 to exert the same influence on the motor zone of the cortex (elimination of the motor cortical effect) as before the destruction; in the other 8 animals the effect of n. caudate on the cortex vanished or was greatly attenuated after the destruction of these thalamic nuclei.

These facts indicate that beside the indirect — according to the anatomic scheme of Ranson (1942) and Papez (1942) — caudo-thalamo-cortical path, there are also direct ascending nerve connections from n. caudate to the motor zone of the cortex. The physiological significance of these paths is primarily «inhibitory».