

УДК 612.825:612.826.1

А. Г. Полякова, О. С. Адрианов

ДИФФЕРЕНЦИРОВАННЫЕ НИСХОДЯЩИЕ ВЛИЯНИЯ В НЕПРОЕКЦИОННЫХ КОРТИКО-ТАЛАМИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ МОЗГА

Наличие избирательных двусторонних связей между каждой из полисенсорных областей неокортекса и рядом структур центральной нервной системы, включая таламические, широко описано в нейрофизиологической литературе [1, 15—17, 21, 22]. На основе таких взаимоотношений в мозге формируются обособленные таламо-кортико-таламические непроекционные системы, представленные в коре полисенсорными областями, а в таламусе — соответствующими ассоциативными ядрами, подобно тому как это имеет место в специфических проекционных системах между соответствующими зонами неокортекса и релейными ядрами [2]. В литературе описаны таламо-фронтальная и таламо-париетальная системы [4—6]. Непременным звеном первой из них служит медиодорсальное ядро (MD), второй — подушка (Pul) и задне-латеральное ядро (LP). Принцип избирательности подкорково-корковых двусторонних связей целесообразно распространить и на взаимоотношения моторной интегративно-пусковой области неокортекса с ассоциативными ядрами, в том числе MD [5, 13, 17], и таким образом выделить наряду с указанными системами также интегративно-пусковую (моторную).

Важным аспектом изучения непроекционных таламо-кортико-таламических систем является еще не выясненный вопрос о характере влияний их корковых областей на разнородную импульсацию, поступающую в те или иные ассоциативные таламические структуры.

Мы исследовали особенности кортикофугальных воздействий полисенсорных областей на гетерогенные афферентные потоки в названных ядрах таламуса внутри интегративно-пусковой или ассоциативных парието-таламической и фронто-таламической систем мозга кошки.

Методика исследований

Исследование проведено на 68 наркотизированных нембуталом (30—40 мг/кг) кошках. На одном животном локально охлаждали различные области коры или повторно одну и ту же область. Всего проведено 160 наблюдений, подразделенных на четыре серии (по 40 наблюдений в каждой): I — охлаждение теменной области (участки, расположенные на передней латеральной и передне-средней супрасильвиевой извилинах), регистрация вызванных потенциалов (ВП) в LP; II — охлаждение той же области, регистрация ВП в Pul; III — охлаждение лобной области (дорсолатеральная часть прореальной извилины), регистрация ВП в MD; IV — охлаждение моторной области (участки, расположенные на передней сигмовидной извилине), регистрация ВП также в MD. Во всех названных ядрах ВП отводили как на зрительные, так и соматические стимулы (диффузная вспышка света и раздражение нервов плечевого сплетения). Во время 30 мин охлаждения соответствующей области коры в каждом из исследуемых ядер таламуса ВП регистрировали одним и тем же электродом поочередно на зрительные и соматические раздражения с интервалом 15—30 с. Это позволяло сравнивать характер изменений ВП на раздражения разной модальности в одинаковых условиях эксперимента. Температура в охлаждаемой зоне коры, измеряемая термопарами хромель-копель, составляла 19—20 °C. Более детальное описание используемых в работе методических приемов опубликовано ранее [10, 11].

Результаты исследований и их обсуждение

В LP и Pul таламуса в ответ на одиночные вспышки света регулярно регистрировались ВП, первичный компонент которых формировался афферентацией, поступающей по специфическим проводящим путям, тогда как вторичный — посылками ретикулярного генеза [10, 11].

Охлаждение теменной области приводило к быстрым и существенным изменениям этих «зрительных» ВП (ЗВП) в LP. Уже через 15—30 с после аппликации холода на кору ЗВП начинали уменьшаться

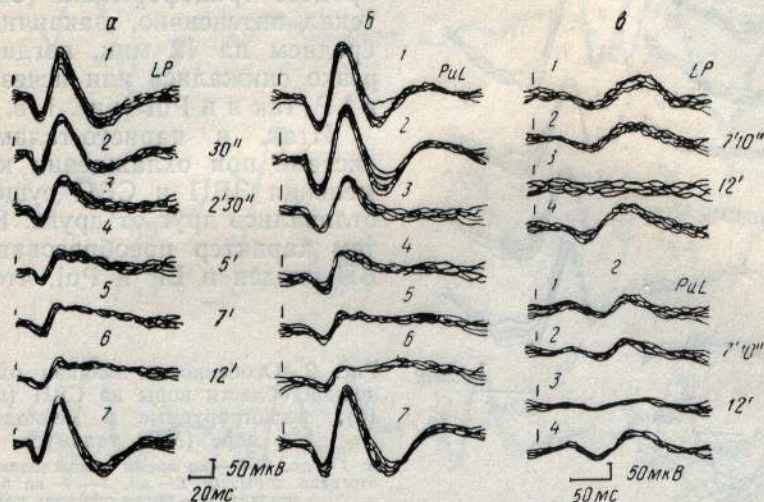


Рис. 1. Особенности влияния охлаждения теменной области коры на «зрительные» — ЗВП (а, б) и «соматические» вызванные потенциалы — СВП (в, г), регистрируемые в заднелатеральном ядре — LP (а, в) и подушке — Pul (б, г) таламуса.

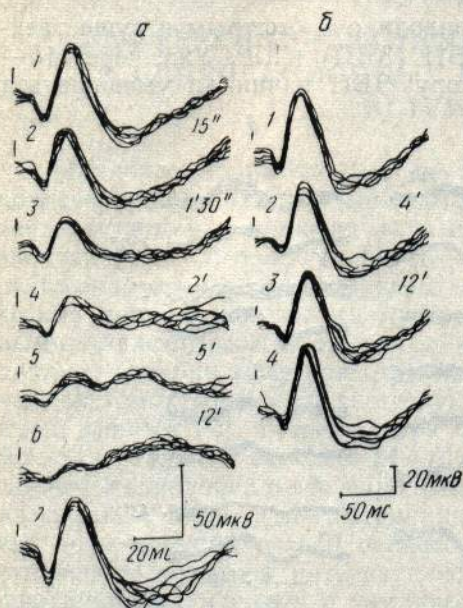
а, б: — до, 2—6 — во время охлаждения, 7 — после отогрева коры; в, г: 1 — до, 2—3 — во время охлаждения, 4 — после отогрева коры. На этом и последующих рисунках на каждом кадре обозначено время с начала охлаждения.

(рис. 1, а, 2). Так, в течение 1 мин первичный компонент, представляющий собой положительно-отрицательное колебание, снижался в среднем на 12 %; следующая за ним положительная волна, входящая в состав вторичного компонента, редуцировалась на 46 %. Еще более существенные преобразования ЗВП устанавливались на последующих этапах охлаждения. Вторичный компонент полностью исчезал (рис. 1, а, 3), и через некоторое время (на 4—5 мин) вместо него возникала постепенно увеличивающаяся по длительности протекающая новая отрицательная волна (рис. 1, а, 4—6), которая регистрировалась до конца охлаждения теменной области. Что же касается первичного компонента ЗВП, то примерно в течение первых 12 мин аппликации холода на кору обе его волны продолжали уменьшаться, причем значительно: положительная волна снижалась в среднем на 52 %, отрицательная — на 82 % (рис. 1, а, 3—6). В последующем, вплоть до окончания охлаждения коры, каких-либо существенных сдвигов ЗВП в LP не наблюдалось.

Во время охлаждения теменной области в Pul также отмечались изменения первичного и вторичного компонентов ЗВП (рис. 1, б). В течение первых 1,5—2 мин их амплитуда могла увеличиваться на 10—20 % (рис. 1, б, 2). Однако это не сказывалось на общем характере последующих преобразований указанных компонентов ЗВП в Pul, которые соответствовали изменениям тех же компонентов ЗВП в LP (ср. рис. 1, а и б).

Наряду с ЗВП в той же точке LP или Pul регистрировали ВП на раздражения нервов плечевого сплетения. У этих «соматических» ВП

(СВП) наиболее отчетливо представлен вторичный компонент (рис. 1, в, 1; г, 1), формируемый импульсами ретикулярного происхождения [10]. В ряде опытов ему предшествовал менее регулярный и часто плохо выраженный неспецифический ответ (рис. 1, г, 1). При охлаждении теменной коры обращают на себя внимание поздние сроки изменений СВП в LP и Pul. Четкая тенденция уменьшения обоих компонентов



СВП начинала проследиваться примерно на 8 мин охлаждения (рис. 1, в, 2; г, 2). В дальнейшем процесс трансформации СВП протекал интенсивно, заканчиваясь в среднем на 12 мин, когда ответы резко снижались или исчезали как в LP, так и в Pul (рис. 1, в, 3; г, 3).

Итак, в парието-таламической системе при охлаждении коры изменения ЗВП и СВП существенно отличались друг от друга. Вместе с тем характер преобразований этих ВП сходен в LP и Pul, что свиде-

Рис. 2. Особенности влияния охлаждения лобной области коры на СВП (а) и ЗВП (б), регистрируемые в медиодорсальном ядре (MD) таламуса.

а: 1 — до, 2—6 — во время охлаждения, 7 — после отогрева коры; б: 1 — до, 2—3 — во время охлаждения, 4 — после отогрева коры.

тельствуем об однородном типе реагирования последних на кортикофугальные влияния теменной области. С другой стороны, сходные реакции LPA и Pul на восходящую афферентацию позволили объединить указанные ядра в единый комплекс [8, 9, 19]. Таким образом, сопоставление литературных и собственных данных дает возможность полагать, что LP и Pul функционируют как единый комплекс в ответ на поступление не только восходящих, но и нисходящих (кортикофугальных) влияний.

Переходя к рассмотрению фронто-таламической системы, следует отметить, что охлаждение лобной области неодинаково действовало на ЗВП и СВП в MD, где первичный компонент обоих видов ВП генерировался сигналами, проецирующимися по специфическим путям, а вторичный — импульсами ретикулярного происхождения [12]. По срокам и типу протекания преобразования СВП в MD сходны с наблюдаемыми во время охлаждения теменной коры у ЗВП в LP и Pul (ср. рис. 1, а, б и 2, а). Различия состояли лишь в некотором несовпадении изменений абсолютных величин ответов. Первоначальное уменьшение СВП в MD проследивалось через 12—15 с после охлаждения лобной коры; примерно к 12 мин положительная волна первичного компонента снижалась в среднем на 68 %, отрицательная — на 87 %; поздний компонент исчезал к концу 2 мин; новая отрицательная волна появлялась на 3—4 мин и регистрировалась до конца локального холодного воздействия на кору (рис. 2, а, 2—6).

Преобразования ЗВП в MD при охлаждении лобной области значительно отличались от изменений, наблюдаемых у СВП. Сравнительно поздно, лишь на 4 мин, обнаруживалось небольшое уменьшение ЗВП, причем снижался только первичный компонент в среднем на 12 % (рис. 2, б, 2). На остальных этапах охлаждения ЗВП сохранялись примерно на том же уровне, включая и период, когда СВП еще продолжали изменяться (ср. рис. 2, а, 5, 6 и рис. 2, б, 3).

Быстрые сроки начальных преобразований ЗВП в LP и Pul и СВП в MD при охлаждении соответственно теменной и лобной областей, наблюдаемые в то время, когда ВП в самом охлаждаемом участке коры резко уменьшались [11], позволяют думать о непосредственном влиянии полисенсорных областей на указанные подкорковые ответы. Такой характер влияний обусловлен морфофункциональной организацией ассоциативных систем, в которых корковые структуры связаны

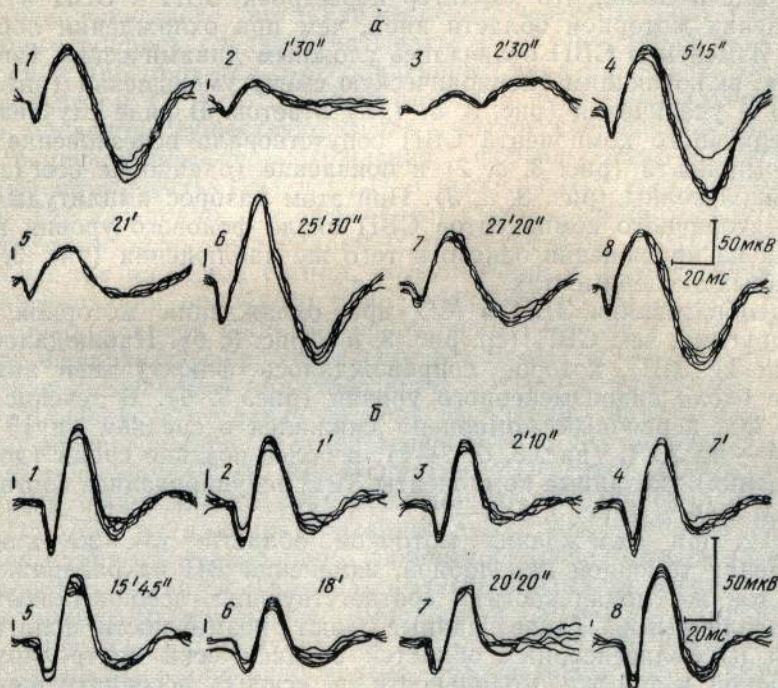


Рис. 3. Особенности влияния охлаждения моторной области коры на СВП (а) и ЗВП (б), регистрируемые в медиодорсальном ядре (MD) ядра таламуса.

а — фрагменты изменений СВП: 1 — до охлаждения, 2—4 в течение первых 6 мин, 5—7 — в течение 21—28 мин охлаждения; 8 — после отогрева коры. б — фрагменты изменений ЗВП: 1 — до охлаждения; 2—4 — в течение первых 7 мин, 5—7 — в течение 16—21 мин охлаждения; 8 — после отогрева коры.

прямыми двусторонними путями со «своими» ассоциативными ядрами таламуса: теменная — с LP и Pul [1, 11, 21], а лобная — с MD [1, 5, 17]. Вместе с тем более поздние изменения ВП, регистрируемые в тех же ядрах на стимуляцию другой модальности, свидетельствуют об опосредованном воздействии на них полисенсорных областей. Таким образом, несмотря на тесные прямые связи между рассматриваемыми корковыми и таламическими образованиями, теменная область, оказывая непосредственное действие в LP и Pul на зрительные послышки, лишь опосредованно влияет в них на соматические импульсы; и напротив, лобная область, непосредственно воздействуя в MD на соматические послышки, лишь опосредованно регулирует прохождение через это ядро потока зрительной информации.

Касаясь механизмов опосредованного влияния исследуемых полисенсорных областей на афферентацию определенной модальности в ассоциативных ядрах таламуса, можно думать, что оно реализуется благодаря наличию полисинаптических обходных нисходящих путей. Так, теменная область контролирует соматические импульсы, адресующиеся в LP и Pul не на уровне последних, а в ретикулярной формации среднего мозга, откуда эти потоки возбуждений по сложной цепи переключений в других таламических структурах поступают в оба рассматриваемые ядра [10, 11].

Те же быстрые сроки (через 15—30 с) начальных изменений СВП и ЗВП в МД при охлаждении моторной коры (рис. 3, а, б) дают возможность полагать, что указанная область непосредственно влияет в МД как на соматическую, так и зрительную афферентацию. В основе этого лежат избирательные прямые связи моторной коры с данным ядром [5, 6, 13], которое таким образом входит не только в фронтоталамическую, но и в интегративно-пусковую систему.

Примечательно, что характер перестроек СВП и ЗВП в МД при охлаждении моторной области иной, чем при охлаждении лобной области. Изменения СВП отличались сложным динамическим типом протекания, включающим аperiodическую смену уменьшения (рис. 3, а, 2, 3, 5, 7) и увеличения (рис. 3, а, 4, б) ответов. В ряде случаев снижению первичного компонента СВП сопутствовало исчезновение вторичного компонента (рис. 3, а, 2) и появление (однако не всегда) новой негативной волны (рис. 3, а, 3). При этом разброс амплитуды первичного и вторичного компонентов СВП около фонового уровня варьировал как на протяжении одного и того же наблюдения (рис. 3, а), так и в разных экспериментах.

Преобразования ЗВП в МД при охлаждении моторной области были другими, чем СВП (ср. рис. 3, а и рис. 3, б). Наблюдалось лишь уменьшение ЗВП, которое сопровождалось флюктуацией амплитуды ответов около видоизмененного уровня (рис. 3, б). В течение первых 10—15 мин первичный компонент снижался в среднем на 15 %, вторичный — на 23 % (рис. 3, б, 2—4); в более поздние сроки (до 30 мин охлаждения) указанные компоненты ЗВП редуцировались соответственно на 30 и 44 % (рис. 3, б, 5—7).

Итак, при охлаждении моторной области, так же как и при охлаждении теменной или лобной, изменения ВП на раздражения одной и той же модальности в соответствующих ассоциативных ядрах были различными. Такие данные дают возможность полагать, что каждая из полисенсорных областей специфически контролирует сигналы одной и той же модальности в «своих» ассоциативных ядрах. При этом постепенное уменьшение или исчезновение подкорковых ВП в парието-таламической и фронтоталамической системах во время локального охлаждения их корковых областей свидетельствует о том, что последние оказывают в норме на указанные ВП облегчающее нисходящее влияние, отличающееся тоническим типом протекания. В отличие от ассоциативных в интегративно-пусковой системе со стороны моторной области прослеживалась динамическая регуляция соматических сигналов в МД. Отличаясь фазическим типом протекания, она включала наряду с облегчающими в тормозные эффекты (попеременное уменьшение и увеличение СВП в МД при охлаждении моторной коры). На зрительные же посылки в МД выявлялось лишь облегчающее влияние моторной области, однако иное, чем у лобной (неодинаковый характер уменьшения ЗВП при охлаждении названных областей).

Таким образом, в ассоциативной фронтоталамической и интегративно-пусковой системах МД функционирует неодинаково. Это в свою очередь позволяет сделать вывод о том, что кортикофугальные влияния различных полисенсорных областей характеризуются тонкой функциональной специализацией. Такая организация кортикофугальных путей, по-видимому, и определяет неодинаковый характер регуляции одного и того же ядра со стороны областей коры, принадлежащих к неодинаковым кортико-таламическим системам.

Наряду с описанными различиями следует указать и на черты сходства исследуемых систем. Резко выраженный неодинаковый характер изменений отдельных компонентов ВП на раздражения разной модальности в одной и той же точке ассоциативного ядра при охлаждении соответствующей области коры свидетельствует о том, что

последняя оказывает дифференцированное влияние на гетерогенные сигналы в «своих» ассоциативных ядрах. Это селективное модально-специфическое воздействие полисенсорных областей на ядра, по всей видимости, реализуется благодаря функциональному подразделению каждой из рассматриваемых систем на отдельные подсистемы. Существуют также подсистемы, которые передают в ассоциативные ядра избирательные кортикофугальные влияния полисенсорных областей на сигналы одной и той же модальности, но различного функционального генеза (специфического, ретикуло-неспецифического). При рассмотрении данного вопроса следует учитывать, что разнородная восходящая импульсация проецируется в ассоциативные ядра на обособленные афферентные входы [3, 4, 8, 14]. Как показали наши предыдущие исследования, последние существуют и для посылок специфического и ретикуло-неспецифического происхождения, формирующих первичный и вторичный компоненты ЗВП и СВП в исследуемых ассоциативных ядрах [10—12]. Очевидно, эти афферентные входы избирательно связаны с подсистемами, которые передают соответствующие кортикофугальные влияния на тот или иной сигнал, поступающий в ассоциативные ядра.

В организации подобного рода взаимосвязей в ассоциативных и интегративно-пусковой системах существенное значение имеет функциональная специфика ядер, деятельность которых контролируется определенной полисенсорной областью коры. LP и Pul имеют преимущественное отношение к передаче на кору восходящих зрительных потоков и только опосредованное и второстепенное — к переключению соматической импульсации [9, 10, 20]. Напротив, MD играет специализированную роль в проекциях на кору восходящих соматических потоков [5, 7, 23]. По тому же принципу организованы и ответственные за фильтрацию сигналов на подкорковом уровне кортикофугальные воздействия полисенсорных областей. Теменная область оказывает мощное и прямое влияние именно на зрительные импульсы в LP и Pul, а лобная и моторная области — на соматические посылки в MD по сравнению в менее интенсивным и опосредованным воздействием на афферентацию иной модальности в указанных ядрах. Сопоставление этих фактов позволяет думать о соответствии кортикофугальных и кортикопетальных влияний в ассоциативных ядрах. Таким образом, установленное морфологами перекрытие восходящих и нисходящих проекций в ядрах таламуса [1, 21, 24] подтверждается и физиологическими экспериментами. Очевидно, благодаря такому построению интегративно-пусковой и ассоциативных систем, а также подразделению их кортикопетальных и кортикофугальных каналов связи на отдельные подсистемы, передающие сигналы лишь определенного сенсорного качества, эти сигналы не теряют своей модальной и функциональной специфики ни по пути в кору, ни в самих полисенсорных образованиях неокортекса, ни в их нисходящих проекциях, адресующихся в ассоциативные ядра таламуса.

A. G. Polyakova, O. S. Adrianov

DIFFERENTIATED DESCENDING INFLUENCES IN NONPROJECTION CORTICOTHALAMIC SYSTEMS OF THE BRAIN

Summary

Local cooling of the cerebral cortex polysensory areas in cats under nembutal anesthesia results in the evoked potentials variations in the corresponding associative thalamic nuclei (pulvinar, lateralis posterior, dorsalis medialis). These nuclei and corresponding cortical areas form individual corticothalamic systems (parietothalamic, frontothalamic and integrative-trigger system of the motor cortical area). It is shown that each cortical area has a differentiated influence on afferentation of different modality and of different functional value which is projected to association thalamic nuclei. Specificity of cortical influences in the systems under study, specific cortical control of the same nucleus activity and overlapping of descending and ascending influences on associative thalamic nuclei are discussed.

Список литературы

1. Адрианов О. С. О принципах организации интегративной деятельности мозга. — М.: Медицина, 1976.—278 с.
2. Адрианов О. С., Полякова А. Г. О закономерностях таламо-кортикальных взаимоотношений в системной деятельности мозга. — В кн.: XIII съезд Всесоюз. физиол. о-ва им. И. П. Павлова, Л.: Наука, 1979, т. 1, с. 3—5.
3. Бабминдра В. П., Васильева Л. А. Морфофункциональная организация заднего латерального ядра таламуса кошки. — Журн. высш. нерв. деятельности, 1973, 23, № 1, с. 174—181.
4. Бабминдра В. П., Толченова Г. А. Структурная организация таламо-теменной ассоциативной системы. — Вестн. ЛГУ, 1972, № 9, с. 78—96.
5. Батуев А. С. Функции двигательного анализатора. — Л.: Изд-во ЛГУ, 1970.—224 с.
6. Батуев А. С. Эволюция лобных долей и интегративная деятельность мозга. — Л.: Медицина, 1973.—127 с.
7. Дуриня Р. А. Кортикальный контроль неспецифических систем мозга. — М.: Медицина, 1975.—204 с.
8. Крайндлер А., Кригель Э. Интегративная роль комплекса *pulvinar nucleus lateralis posterior* в зрительном и слуховом восприятии. — В кн. Зрительный и слуховой анализаторы. М.: Медицина, 1969, с. 83—90.
9. Малолетнев В. И. Электрофизиологическая характеристика подушки таламуса. — Тбилиси: Мецниереба, 1977.—172 с.
10. Полякова А. Г. О роли заднего латерального ядра таламуса кошки в проведении периферических и корковых полисенсорных влияний. — Журн. высш. нерв. деятельности, 1977, 27, № 5, с. 1049—1060.
11. Полякова А. Л. Механизмы взаимодействия теменной ассоциативной и проекционных областей неокортекса кошки. — Нейрофизиология, 1978, 10, № 6, с. 573—581.
12. Полякова А. Г. Модально-специфическая организация ассоциативных ядер таламуса. — В кн.: Материалы VIII Всесоюз. конф. по электрофизиологии ЦНС. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1980, с. 400—401.
13. Робинер И. С. Кортикальная проекция ядер медиальной группы зрительного бугра и их функциональное значение. — Журн. высш. нерв. деятельности, 1968, 18, № 5, с. 886—894.
14. Albe-Fessard D., Fessard A. Thalamic integrations and their consequences at the telencephalic level. — In: Progress in Brain Research./Ed. by G. Moruzzi, A. Fessard, H. H. Jasper. Amsterdam, etc., 1963, vol. 1, p. 115—148.
15. Amato G., La Grutta V. Transferimento di impulsi dal pulvinar al giro soprasilviano controlaterale nel gatto. — Boll. Soc. ital. biol. sper., 1974 (1975), 50, N 13, p. 1008—1012.
16. Blum P. S., Day M. J., Carpenter M. B., Gilman S. Thalamic components of the ascending vestibular system. — Exp. Neurol., 1979, 64, N 3, p. 587—603.
17. Buser P., Bignall K. E. Nonprimary sensory projections on the cat neocortex. — In: Intern. Rev. Neurobiol./Ed. by C. C. Pfeiffer. New York; London, 1967, 10, p. 111—165.
18. Chalupa L., Fish S. Response characteristics of visual and extravisual neurons in the pulvinar and lateral posterior nuclei of the cat. — Exp. Neurol., 1978, 61, N 1, p. 96—120.
19. Graybiel A. M. Some thalamocortical projections of the pulvinar lateralis posterior system of the thalamus in the cat. — Brain Res., 1970, 22, N 1, p. 131—136.
20. Graybiel A. M. The thalamo-cortical projection of the so-called posterior nuclear group: a study with anterograde degeneration methods in the cat. — Brain Res., 1973, 49, N 2, p. 229—244.
21. Jones E. G., Powell T. P. S. An analysis of the posterior group of thalamic nuclei on the basis of its afferent connections. — J. Comp. Neurol. 1971, 143, N 2, p. 185—215.
22. Oka H., Jinnai K., Yamamoto T. The parieto-rubro-olivary pathway in the cat. — Exp. Brain Res., 1979, 37, N 1, p. 115—125.
23. Poggio E. F., Mountcastle V. B. A study of the functional contributions of the lemniscal and spinothalamic systems to somatic sensibility. Central nervous mechanisms in pain. — Bull. Johns Hopkins Hosp., 1960, 106, N 2, p. 266—316.
24. Rinvik E. Organization of corticothalamic pathways. — In: Corticothalamic Projections and Sensorimotor Activities. Raven, New York, 1972, p. 57—88.

Институт мозга АМН СССР, Москва

Поступила в редакцию
12.III 1982 г.