

УДК 612.82:611.813

Ю. А. Гончар, В. А. Майский

ИСТОЧНИКИ АФФЕРЕНТНЫХ ПРОЕКЦИЙ КОНЕЧНОГО И ПРОМЕЖУТОЧНОГО МОЗГА В МИНДАЛЕВИДНЫЙ КОМПЛЕКС У КОШЕК

Миндалевидный комплекс (МК) как архистриатум принимает участие в формировании многих мотивационно-эмоциональных состояний организма [1]. Электрофизиологическими исследованиями в нем выявлена обширная конвергенция импульсации из разных сенсорных систем [7]. Наиболее хорошо изучены пути поступления обонятельных сигналов в кортикомедиальную часть МК по прямым волокнам непосредственно от обонятельной луковицы [2, 5]. Пути же проведения в МК импульсов других модальностей менее изучены. Предполагается, что соматосенсорная импульсация достигает МК, переключаясь в коре головного мозга [5]. Классические методы дегенерации позволили выявить основные эфферентные проекции МК и показали тесную связь этой структуры лимбической системы с гипоталамусом [21]. Что же касается источников афферентных волокон в МК, то многие из них этими методами выявить не удалось.

Методы ауторадиографии и ретроградного аксонного транспорта пероксидазы хрена (ПХ) позволили уточнить локализацию уже известных источников афферентных проекций, а также выявить много неизвестных ранее групп нейронов, посылающих свои аксоны в МК. Они располагались в различных областях коры, ядрах таламуса и ствола головного мозга [3, 10, 12—15, 22]. Однако детально связи МК изучены только на крысах. Результаты же исследований эфферентных связей МК у кошек приведены только в единичных сообщениях [3, 18, 19].

В настоящей работе методом ретроградного аксонного транспорта ПХ изучали локализацию источников афферентных проекций из переднего отдела мозга в различные части миндалевидного комплекса.

Методика исследований

Опыты проведены на 10 кошках обоего пола массой 2—2,5 кг. Под нембуталовым наркозом в различные части МК производили микроинъекции 0,3—0,5 мкл 30 % водного раствора ПХ типа Boehringer I (ФРГ). Введение иглы микрошприца типа МШ-1 осуществляли как вертикально, так и под углом 40° по отношению к горизонтальной плоскости, по координатам атласа Рейнозо-Суареца [17]. Через 60—70 ч после микроинъекции фермента животных наркотизировали внутрибрюшинным введением нембутала в дозе 45—50 мг/кг и перфузировали через сердце полиглюкином с добавлением гепарина, а затем смесью 0,5 % раствора параформальдегида и 1,25 % раствора глутаральдегида на фосфатном буфере (рН 7,4). После дополнительной фиксации в течение 12 ч при 10 °С мозг помещали на 12 ч в 30 % раствор сахарозы на фосфатном буфере. Фронтальные срезы толщиной 40—50 мкм изготавливали на замораживающем микротоме. Каждый пятый из серийных срезов головного мозга окрашивали методом Грэхема и Карновски [8], в некоторых случаях по методике Адамса [6]. После гистохимической окраски срезы дополнительно подкрашивали крезил-виолетом либо нейтральным красным. Контроль зоны микроинъекции и диффузии ПХ, а также определение локализации меченых нейронов в мозгу производили с помощью оптического микроскопа, снабженного конденсором темного и светлого поля. Срезы различных уровней мозга в определенном масштабе зарисовывали на двухкоординатном самопишущем приборе, сопряженном с предметным столиком микроскопа. Уточнение контуров ядер и проводящих путей осуществляли в светлом поле. Классификация ядер таламуса и МК дана в соответствии с атласом Джаспера и Аймон-Марсана [9], а задней группы таламических ядер — по Винеру и соавт. [23].

Проекция ко-
видный комплек-
инъекции ПХ в
нах различных о-
корковых структ-
ставлениям, таки-
ных проекций в

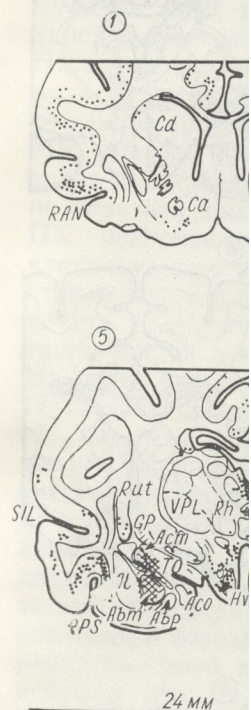


Рис. 1. Распределение ПХ в различных отделах головного мозга.

1—8 — фронтальные планы диффузии ПХ обозначены двукратными стрелками.

схема фронталь-
ном направлении.
диффузии ПХ поли-
медиальное (Act)
крупноклеточную
значительная диф-
шприца (рис. 1, 4,
рых ретроградных
полагались вентра-
станции и ядре го-
ипсилатеральной по-
1—2). Очень боль-
ипсилатеральном я-
контралатеральной
было значительно
ны немногочислен-
гангиях. В хвоста

Результаты исследований

Проекции коры и базальных структур конечного мозга в миндалевидный комплекс. Ретроградный аксонный транспорт после микроинъекции ПХ в ядра МК проводил к аккумуляции фермента в нейронах различных областей новой, старой и древней коры, а также в подкорковых структурах конечного мозга. Согласно существующим представлениям, такие меченые нейроны являются источниками афферентных проекций в МК. В случае, представленном на рис. 1, приведена

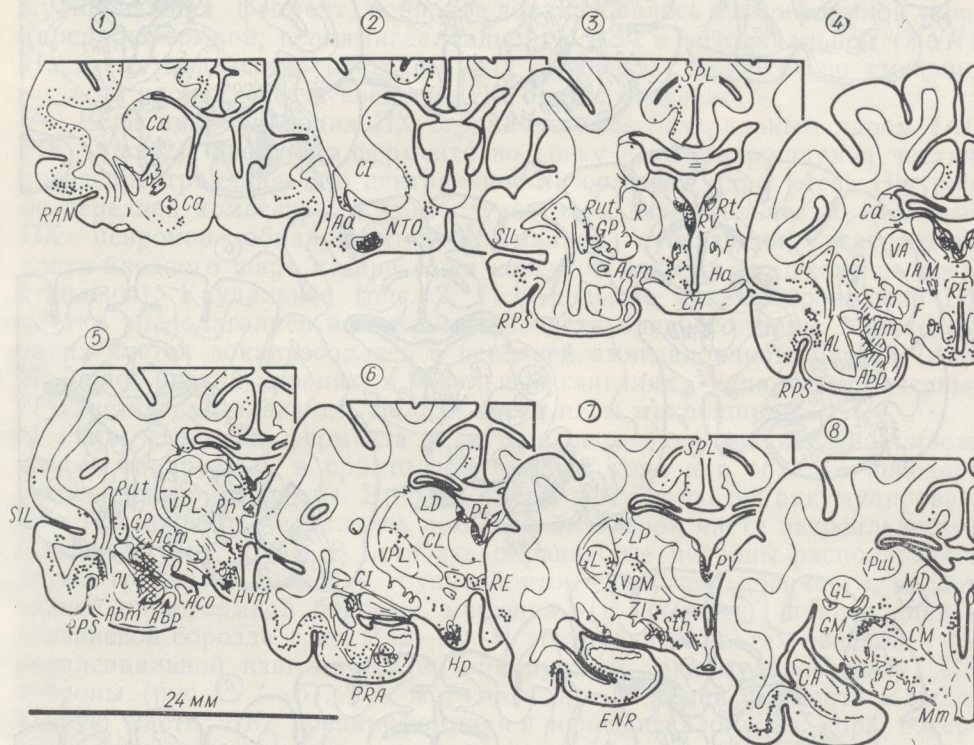


Рис. 1. Распределение меченных пероксидазой хрена (ПХ) нейронов (точки) в структурах головного мозга после микроинъекции фермента в медиальную часть миндалевидного комплекса.

1—8 — фронтальные планы срезов мозга в rostro-каудальном направлении. Зоны введения ПХ и ее диффузии обозначены двойной и одинарной штриховкой соответственно. На каждом плане представлены меченые нейроны одного среза мозга. Горизонтальная линия — масштаб увеличения. Сокращенные названия структур см. в тексте.

схема фронтальных планов срезов головного мозга в rostro-каудальном направлении. Как видно из этой схемы, зона микроинъекции и диффузии ПХ полностью захватывает медиальное (*Am*) и центральное медиальное (*AcM*) ядра; а также частично мелкоклеточную (*Abp*) и крупноклеточную (*Abm*) части базального ядра. Не исключается незначительная диффузия ПХ при вертикальном введении иглы микрошприца (рис. 1, 4, 5) в вентральную часть бледного шара (*GP*). В самых ростральных отделах мозга аккумулировавшие ПХ нейроны располагались вентральнее передней комиссуры (*Ca*) в безымянной субстанции и ядре горизонтальной части диагонального пучка Брока с ипсилатеральной по отношению к месту введения ПХ стороны (рис. 1, 1—2). Очень большое количество меченых нейронов обнаружено в ипсилатеральном ядре латерального обонятельного тракта (*NTO*). С контралатеральной стороны в данном ядре количество меченых клеток было значительно меньшим. В этом случае инъекции нами обнаружены немногочисленные аккумулировавшие фермент клетки в базальных ганглиях. В хвостом ядре (*Cd*) они отмечены в головке, где распо-

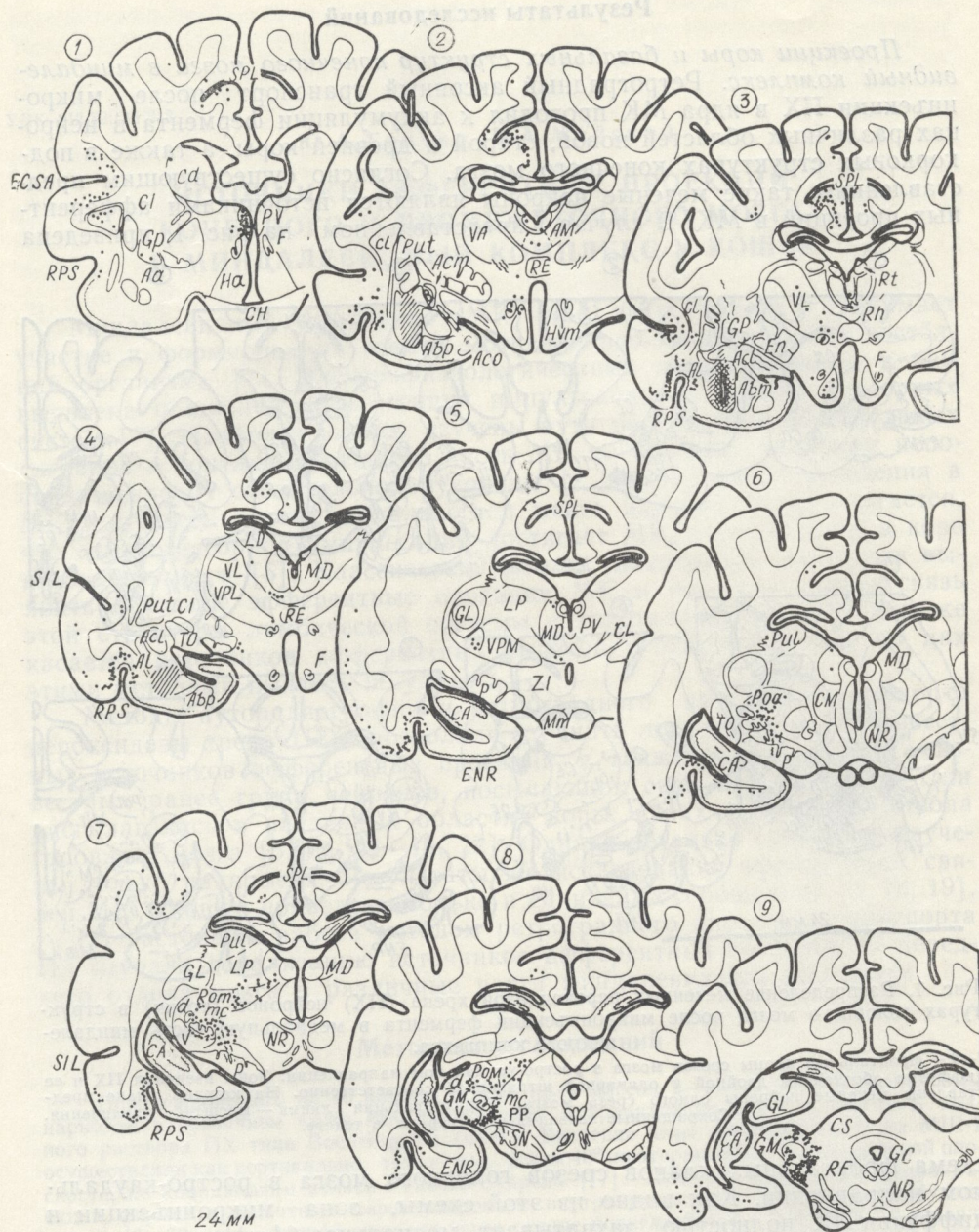


Рис. 2. Распределение меченных пероксидазой хрена нейронов в структурах головного мозга после микроинъекции фермента в латеральное ядро миндалевидного комплекса.

Обозначения см. на рис. 1 и в тексте.

лагались вблизи границы внутренней капсулы (CI), а также в теле и хвосте. Меньшее количество меченых нейронов было в оgrade (Cl), скорлупе (Put) и бледном шаре (рис. 1, 1—5).

В неокортексе с ипсилатеральной стороны аккумулировавшие ПХ клетки располагались во всех слоях. Это были пирамидные нейроны с хорошо прокрашившимися апикальными дендритами. У них иногда наблюдались и тонкие отходящие аксоны (рис. 3). Меченые нейроны в новой коре локализовались между супрасильвиевой и передней ринальной (RAN) бороздами и в области сильвиевой (SIL) борозды

(рис. 1, 1—4). островке между (рис. 1, 3—6). наблюдалось и (рис. 3). В архик вилине на всем венно ипсилатер клеток не наблю в субикулуме (р мулировавших с (препириформно На схеме колич но, а на уровнях

Если микро МК (рис. 2), ди но распростра не передней ком ПХ нейронов части бледного (ставлены). Кауд, клетки располага таких клеток ло На более низки. ПХ клетки расп

При введен клеток обнаруж эктосильвиевой шие ПХ нейрон извилины (рис. двумя группами задней пирифор сильвиевой борс расплениальной нейроны (рис. альную часть л жали огромное чены). В энтор (рис. 2, 6—9).

При боков трек иглы мик В этих случаях лись каким-либ теральную част делах мозга, н располагались. Брока. Много т ного тракта иг в этом ядре во ядре и скорлуп не наблюдали. шое число акку альной границе

Эктосильви стях, прилежа были в симмет ченное число м тальной коре.

Распреде тому, которое

(рис. 1, 1—4). Большое количество меченых нейронов обнаружено в островке между сильвиевой и задней ринальной (*RPS*) бороздами (рис. 1, 3—6). Кроме того, значительное количество меченых клеток наблюдалось и в орбито-фронтальной коре (на схеме не показаны, рис. 3). В архикортексе меченые нейроны располагались в поясной извилине на всем протяжении сплениальной борозды (*SPL*), преимущественно ипсилатерально (рис. 1, 1—8). В гиппокампе (*CA*) окрашенных клеток не наблюдали, однако большое их количество было обнаружено в субикулуме (рис. 1, 7—8). В палеокортексе огромное количество аккумуляировавших фермент нейронов локализовалось в пириформной коре (препириформной, периамигдалоидной (*PRA*) и энторинальной (*ENR*)). На схеме количество клеток в этих структурах значительно уменьшено, а на уровнях места введения ПХ они не отмечены.

Если микроинъекция ПХ ограничивалась латеральным ядром (*Al*) МК (рис. 2), диффузия фермента по треку иглы микрошприца частично распространялась и в центральное латеральное ядро (*Acl*). На уровне передней комиссуры в этом случае небольшое количество меченных ПХ нейронов обнаружено в безымянной субстанции, вентральной части бледного шара и ядре ложа конечной полоски (на схеме не представлены). Каудальнее (рис. 2, 1) отдельные аккумуляировавшие ПХ клетки располагались в вентральной части бледного шара. Множество таких клеток локализовалось в передней амигдалоидной области (*Aa*). На более низких уровнях, в базальных ганглиях, единичные меченные ПХ клетки располагались вблизи трека иглы микрошприца.

При введении фермента в латеральное ядро значительное число клеток обнаружено в орбито-фронтальной коре и в области передней эктосильвиевой борозды. В более каудальных областях аккумуляировавшие ПХ нейроны находились в задней базальной части эктосильвиевой извилины (рис. 2, 5). В островке окрашенные нейроны располагались двумя группами. Большая группа клеток — в базальной части, вблизи задней пириформной борозды, меньшая — в области, прилежащей к сильвиевой борозде (рис. 2, 2—4). В ростральных частях поясной и парасплениальной извилин были обнаружены аккумуляировавшие ПХ нейроны (рис. 2, 1—5). Так же, как и при введении фермента в медиальную часть МК, препириформная и периамигдалоидная кора содержали огромное количество окрашенных нейронов (на схеме не отмечены). В энторинальной коре таких клеток было существенно меньше (рис. 2, 6—9).

При боковых микроинъекциях ПХ через эктосильвиеву извилину трек иглы микрошприца проходил в МК, минуя базальные ганглии. В этих случаях места введения и диффузии фермента не ограничивались каким-либо одним ядром, а захватывали почти полностью базолатеральную часть МК и частично центральное ядро. В ростральных отделах мозга, на уровне передней комиссуры, меченные ПХ нейроны располагались в безымянной субстанции и ядре диагонального пучка Брока. Много таких клеток находилось в ядре латерального обонятельного тракта ипсилатеральной стороны. С контралатеральной стороны в этом ядре встречались единичные меченые нейроны. В хвостатом ядре и скорлупе окрашенных нейронов при боковых введениях ПХ мы не наблюдали. В вентральной части бледного шара отмечено небольшое число аккумуляировавших фермент клеток, так же как и по медиальной границе ограды.

Эктосильвиева извилина содержала окрашенные нейроны в областях, прилежащих к треку иглы микрошприца, отдельные такие клетки были в симметричных участках противоположного полушария. Ограниченное число меченных ПХ нейронов локализовалось в орбито-фронтальной коре.

Распределение окрашенных клеток в островке было аналогичным тому, которое представлено на рис. 2.

В поясной извилине аккумулировавшие ПХ пирамидные нейроны в небольшом количестве обнаружены на всем ее протяжении, в параспленальной извилине — преимущественно рострально. Так же как и при вертикальных инъекциях ПХ, препириформная и периамигдаловидная кора содержали множество меченых нейронов. В энторинальной коре число таких клеток было меньшим. Отдельные окрашенные пирамидные клетки обнаружены в субикулуме.

Проекция таламуса и гипоталамуса в миндалевидный комплекс. При всех микроинъекциях ПХ в МК максимальная концентрация меченых нейронов обнаружена в передних отделах таламуса на уровне зрительного перекреста в паравентрикулярном (PVA) и паратениальном (Pt) ядрах. Существенного различия в количестве и характере распределения таких клеток при латеральной и медиальной инъекциях фермента не обнаружено (см. рис. 1, 3).

Каудальнее меченые клетки в этих ядрах наблюдались в большом количестве только тогда, когда зона микроинъекции ПХ захватывала базальные ядра и кортикомедиальную часть МК. В интерантеромедиальном (IAM) ядре количество меченых клеток в срезах не превышало пяти во всех случаях вертикальных и боковых инъекций фермента. На рис. 1, 5, 6 можно видеть, что в ромбовидном (Rh) и объединяющем (RE) ядрах меченые нейроны располагались по обеим сторонам от средней линии с преобладанием количества таких клеток на стороне микроинъекции. При введении ПХ в латеральную часть МК (рис. 2, 5) количество меченых клеток в этих ядрах было существенно меньшим, причем не обнаружено меченых нейронов в парафасцикулярном (Pf) и латеральном заднем (LP) ядрах, тогда как при медиальном введении ПХ в этих ядрах наблюдались меченые клетки (рис. 2, 7, 8). В срединном центре (SM) обнаружены единичные окрашенные клетки только при медиальной микроинъекции ПХ. Большое число меченых нейронов обнаружено в субпарафасцикулярном ядре (sPf) во всех случаях введений ПХ, за исключением представленного на рис. 2.

Отдельные меченые нейроны отмечены в вентральном медиальном (VM) и дорсомедиальном (MD) ядрах как при вертикальных, так и боковых микроинъекциях фермента.

При введении фермента в медиальную часть МК небольшое число аккумулировавших фермент клеток обнаружено в латеральном коленчатом теле (GL), прилежащей к нему вентральной части ствола и заднем таламическом ядре, а также в вентропостеромедиальном ядре таламуса (VPM).

Во всех случаях микроинъекции ПХ в миндалевидный комплекс наибольшее количество окрашенных нейронов локализовалось в задней группе ядер таламуса (Po). В передних отделах этой группы (Poa) их было больше при медиальных введениях ПХ в МК (рис. 1). В медиальной части этой группы меченых нейронов было также много, и они располагались здесь довольно равномерно. В заднем отделе (Pcp) обнаружено небольшое количество окрашенных клеток (рис. 2, 9). Дорсальное ядро (d) медиального коленчатого тела (GM) содержало множество мелких аккумулировавших ПХ нейронов во всех случаях инъекций фермента в МК. В центральной (v) и крупноклеточной (mc) частях этого ядра их было значительно меньше (рис. 2, 7—9). При инъекциях ПХ в латеральные части МК наибольшее количество меченых нейронов локализовалось в каудальной (с) части медиального коленчатого тела.

Основным стволовым источником афферентных волокон во все части МК можно считать промежуточную зону, охватывающую широкую полоской с вентральной и медиальной сторон заднюю группу ядер таламуса. Меченые нейроны, посылающие свои аксоны в МК, обнаружены здесь в большом количестве в ядрах ручки нижнего двуххолмия (BCI) и околоножковом (PP) ядре (рис. 2, 7—9).

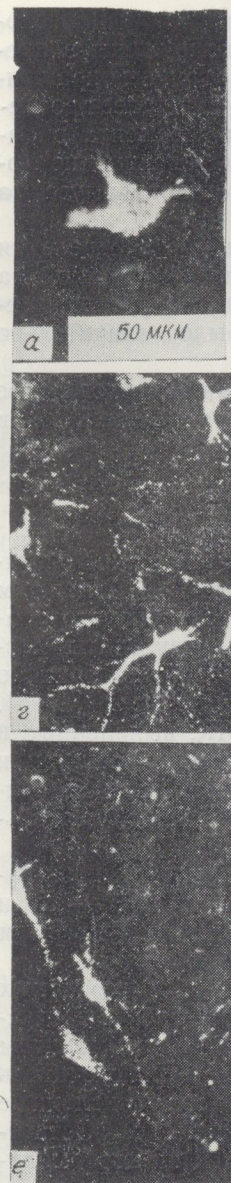


Рис. 3. Микрофотографии пероксидно-меткированных нейронов. а—в — нейроны в области зрительного перекреста; г—д — околоножковом ядре гипоталамуса; е — с

При микроинъекции фермента захватывались меченые нейроны гипоталамуса, локализованные в ядрах (Ha), гипсилатеральных клеток находилось со стороны введения фермента в ядрах также наблюдательно меньше.

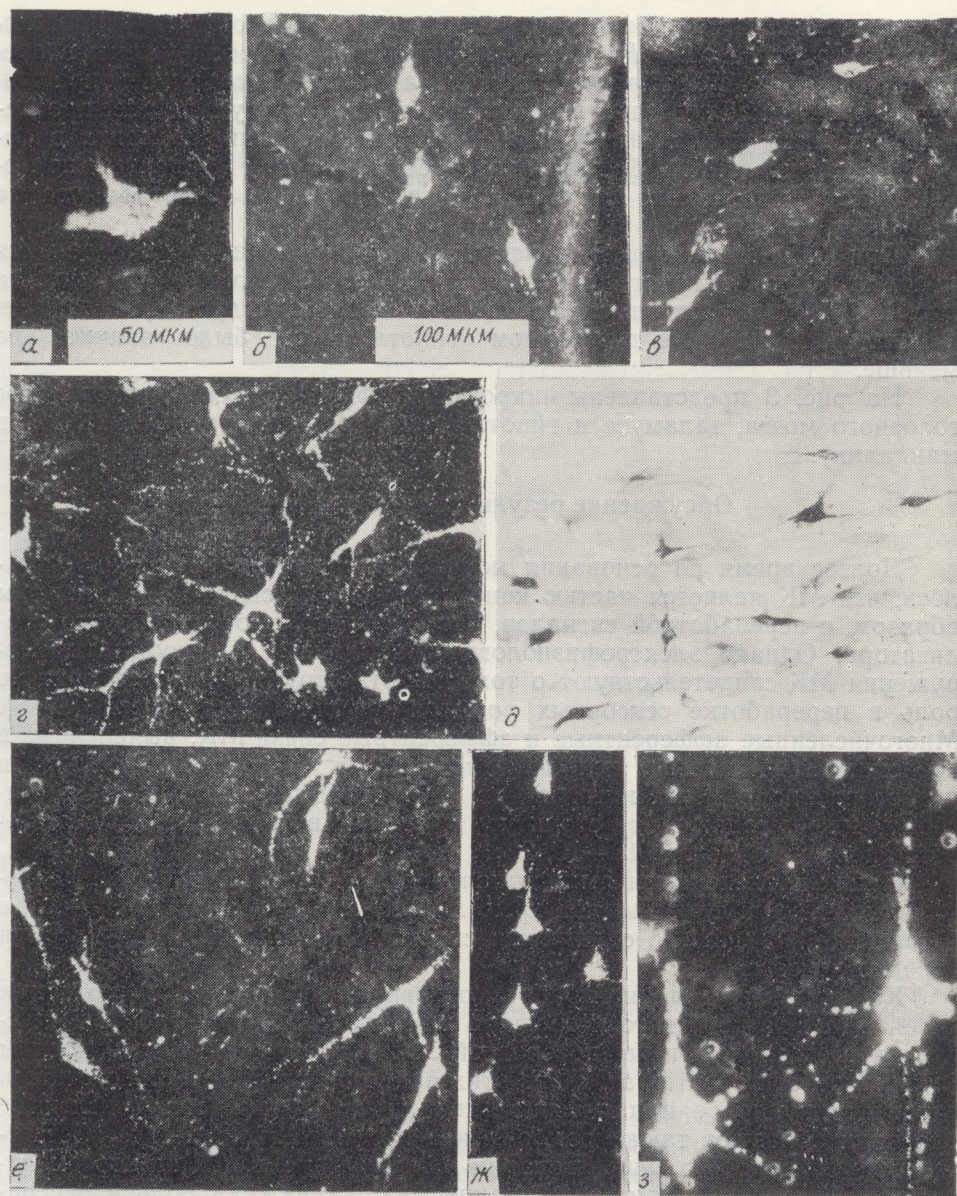


Рис. 3. Микрофотографии меченых нейронов головного мозга после микроинъекций пероксидазы хрена (ПХ) в миндалевидный комплекс (МК).

а—в — нейроны в объединяющем, паравентрикулярном и паратениальном ядрах таламуса соответственно; г—д — околоножковом ядре, в темном и светлом поле соответственно; е — вентромедиальном ядре гипоталамуса; ж, з — фронтальной коре. Стрелками указаны отходящие аксоны пирамидных нейронов; е — случай медиального введения ПХ; а—д, ж, з — введение в базолатеральную часть МК. Увеличения на а, з и б—ж — одинаковые.

При микроинъекциях ПХ в медиальную часть МК, когда диффузия фермента захватывала центральное, базальное или медиальное ядра, меченые нейроны в большом количестве обнаружены на всем протяжении гипоталамуса (рис. 1, 3—8). Наиболее рострально меченые нейроны локализовались в преоптической области и переднем гипоталамусе (На), ипсилатерально. Каудальнее множество аккумулировавших ПХ клеток находилось в вентромедиальном (*Hvm*) и дугообразном ядрах со стороны введения фермента. С контралатеральной стороны в этих ядрах также наблюдались меченые нейроны, однако их было значительно меньше. На этих уровнях окрашенные клетки локализовались

также в областях, прилежащих к паравентрикулярному ядру и нисходящему тракту свода (*F*). Ниже меченые нейроны обнаружены в премамиллярном и супрамамиллярном ядрах. Отдельные группы окрашенных нейронов наблюдались в латеральном гипоталамусе и далее прослеживались в неопределенной зоне (*ZI*). При введении фермента в латеральное ядро МК небольшое количество бледно окрашенных нейронов обнаружено только в вентромедиальном ядре гипоталамуса на стороне введения.

При боковых микроинъекциях фермента картина распределения меченых клеток в гипоталамусе была аналогична представленной на рис. 1. Однако в этом случае окрашенных нейронов в дугообразном, премамиллярном ядрах и дорсальном гипоталамусе было значительно меньше.

На рис. 3 представлены микрофотографии меченых нейронов в коре головного мозга, таламусе и гипоталамусе после микроинъекций ПХ в миндалину.

Обсуждение результатов исследований

Долгое время на основании морфологических исследований считалось, что МК является частью конечного мозга, связанной, главным образом, с переработкой сигналов, поступающих от обонятельного анализатора. Однако электрофизиологические данные и результаты разрушения МК свидетельствуют о том, что эта структура играет важную роль в переработке сенсорных посылок других модальностей [1, 5]. Многочисленные афферентные и эфферентные связи МК, выявленные в последние годы новыми нейроанатомическими методами, расширили представление о возможных путях поступления разномодальной сенсорной информации в эту структуру и ее роли в интегративной деятельности переднего мозга [12—16, 22].

Нашими экспериментами, выполненными на кошках, подтверждаются недавно полученные на крысах [13—15], кошках [18—19] и обезьянах [11] данные о широких связях МК с многими структурами переднего мозга.

Как показано в данной работе, основным источником афферентных путей в МК из переднего и среднего таламуса являются неспецифические ядра, расположенные по средней линии. Так, наиболее мощным источником афферентов в МК из этих отделов таламуса можно считать паравентрикулярное и паратениальное ядра. Менее многочисленные проекции образуют также ромбовидное и объединяющее ядра. Остается спорным вопрос о существовании прямых путей в МК из дорсомедиального ядра, хотя этому ядру приписывается важная роль в переработке обонятельных сигналов [5]. Однако, как можно видеть на таблице, большинство авторов указывают на существование только немногочисленных проекций из *MD* в МК. Нами также обнаружены единичные окрашенные нейроны в этом ядре после микроинъекции ПХ в МК (см. таблицу). Не получено доказательств наличия многочисленных проекций в МК из интерантеромедиального ядра, что уже описано у крыс [13]. Количество меченых клеток в этом ядре, по нашим данным, не превышало пяти на срез. Такие же результаты получены и в других исследованиях [19].

В настоящее время убедительно доказано, что основными подкорковыми источниками афферентных путей в МК являются структуры заднего таламуса (*Poa*, *Pot*, *Pop*), к которым относят надколенчатое, пограничное и частично латеральное заднее ядра таламуса [4], медиальное коленчатое тело, а также субпарафасцикулярное ядро. В дорсальном, вентральном и крупноклеточном ядрах медиального коленчатого тела, проецирующихся главным образом в первую и вторую зоны слуховой коры [23], также обнаружены источники волоконных путей в

МК. Однако найдены в МК, локализована таламическая структура, которая не

Сводные данные по полученным в эф-

Ядра

Паравентрикулярное (*PV*)
Ромбовидное (*Rh*)
Объединяющее (*RE*)
Паратениальное (*Pt*)
Интерантеромедиальное (*IAM*)
Дорсомедиальное (*MD*)
Срединный центр (*CM*)
Парафасцикулярное (*Pf*)
Субпарафасцикулярное (*sPf*)
Вентральное медиальное (*VM*)
Вентропостеромедиальное (*VPM*)
Латеральное заднее (*LP*)
Подушка (*Pul*)
Медиальное коленчатое тело (*GM*)
Надколенчатое

Примечание. «+» — окислительная реакция нейрона этим методом связи.

В промежуток обнаружено огромное количество нервных волокон. В эту зону можно провести двухолмную, а также узкую ленту в до- ламуса.

Хорошо известно, что в значительной мере эфферентные эффекты, вызываемые и влияющие на гипоталамус, являются источниками вентромедиального реципрокности св- мусе в наибольших проекциях ПХ. Присутствие фермента в части диффузной обширной афферентной всей вероятности, оказывает на него

МК. Однако наибольшее количество нейронов, посылающих свои аксоны в МК, локализируются в каудальной части медиального коленчатого тела, которая не дает проекций в слуховую кору.

Сводные данные по афферентным связям миндалевидного комплекса с ядрами таламуса, полученные в экспериментах с использованием метода ретроградного аксонного транспорта пероксидазы хрена

Ядра	Veening, 1978 (кры- сы)	Nitecka, 1979 (кры- сы)	Ottersen, 1980 (кры- сы, кошки)	Mehler 1980 (обезья- ны)	Леонто- вич, 1981 (кошки)	Russchen, 1982 (кошки)	Собствен- ные дан- ные (кош- ки)
Паравентрикулярное (PV)	+++	+++	+++	+++	++	+++	+++
Ромбовидное (Rh)	+	—	+	++	++	++	++
Объединяющее (RE)	—	+++	++	—	++	++	++
Паратениальное (Pt)	++	++	++	—	++	++	++
Интерантеромедиальное (IAM)	—	—	+++	+	++	++	++
Дорсомедиальное (MD)	—	+	+	—	+	+	+
Срединный центр (SM)	—	++	—	—	—	—	—
Парафасцикулярное (Pf)	++	++	++	—	++	++	++
Субпарафасцикулярное (sPf)	—	—	++	+++	+	+++	+++
Вентральное медиальное (VM)	—	—	—	—	—	+	+
Вентропостеромедиальное (VPM)	—	+	+	—	+	—	+
Латеральное заднее (LP)	—	—	—	—	+	+	+
Подушка (Pul)	—	++	—	—	—	—	+
Медиальное коленчатое тело (GM)	+++	++	+++	—	+++	+++	+++
Надколенчатое	+	+++	++	—	+++	+++	+++

Примечание. «+» — менее 5; «++» — 5—10; «+++» — более 10 меченных пероксидазой хрена нейронов в ядре на одном срезе. Прочерком указаны не выявленные этим методом связи.

В промежуточной зоне между задним таламусом и средним мозгом обнаружено огромное количество источников волоконных путей в МК. В эту зону можно включить околоножковое ядро, ядра ручки заднего двухолмия, а также неопределенную область ствола, расположенную узкой лентой вдоль вентрокаудальной границы задней группы ядер таламуса.

Хорошо известны прямые пути из МК в гипоталамус [16, 21]. Они в значительной мере могут объяснить многочисленные физиологические эффекты, вызываемые раздражением ядер МК. Однако обратные связи и влияния гипоталамуса на МК менее изучены. В нашей работе основными источниками афферентов в МК из гипоталамуса оказались вентромедиальное и дугообразное ядра. Это подтверждает мнение о реципрокности связей данных структур. Меченные нейроны в гипоталамусе в наибольшем количестве наблюдались при медиальных инъекциях ПХ. Присутствие же бледноокрашенных клеток в *Hvt* при введении фермента в латеральное ядро (рис. 2) объясняется, по-видимому, частичной диффузией ПХ в центральное ядро МК, которое получает обширную афферентацию из гипоталамуса. Латеральное же ядро, по всей вероятности, не имеет прямой связи с гипоталамусом, который оказывает на него воздействие с переключением в других ядрах МК.

Максимальное количество аксонов из гипоталамуса, по нашим данным, получает медиальное ядро. Это согласуется с результатами предыдущих исследований [14].

Наши данные по связям МК с подкорковыми структурами конечного мозга, в том числе и базальными ганглиями, совпадают с результатами исследований, выполненных раньше [3, 14]. Наличие окрашенных клеток в хвостатом ядре и скорлупе при медиальной микроинъекции ПХ (рис. 1), по-видимому, можно объяснить диффузией фермента по треку иглы микрошприца в бледный шар. При других инъекциях ПХ в МК меченые нейроны в этих структурах отсутствовали.

Наиболее тесные связи МК имеет с древней и старой корой головного мозга. Нами подтвержден факт наличия мощных путей в МК из всей коры пириформной доли. В субикулуме обнаружены окрашенные клетки при медиальных введениях фермента в МК. В полном соответствии с данными других исследователей [18], нами наблюдалось большое число клеток — источников афферентных путей в МК, в поясной и параспленальной извилинах. Окрашенные клетки были пирамидными и локализовались в глубоких слоях коры. Переходная зона коры островка также является мощным источником проекций в МК. У кошки структурами неокортекса, имеющими прямые связи с МК, являются задние сylvиева и эктосильвиева извилины, а также орбито-фронтальная кора [5, 21]. Таким образом, результаты наших исследований подтверждают данные об отсутствии прямых путей в МК из проекционных областей неокортекса [20].

Из анализа результатов нашей работы и обширного литературного материала можно видеть, что МК получает проекции от большого числа структур головного мозга. Такая обширная афферентация обеспечивает конвергенцию импульсов в МК висцеральной, сомато-сенсорной, слуховой, зрительной и др. модальностей. Это подтверждает важное значение МК как интегративного центра лимбической системы и объясняет его полифункциональную роль в деятельности мозга.

Yu. A. Gonchar, V. A. Maisky

TELENCEPHALIC AND DIENCEPHALIC PROJECTIONS TO THE CAT AMYGDALOID COMPLEX

Summary

Sources of projections to the cat brain amygdaloid complex were studied by the use of retrograde transport of horseradish peroxidase. It has been established that all parts of the amygdaloid complex receive fibres from the cortex. There exist heavy inputs from the entire pyriform lobe and insular cortex. Some projections were also found from cingulate and parasplenic gyri and orbitofrontal cortex. Nuclei of diagonal band of Broca and lateral olfactory tract, globus pallidus, substantia innominata are main sources of projections to the amygdaloid complex from the basal telencephalon. The ventromedial, arcuate and premammillary nuclei of the hypothalamus project to the medial part of the amygdala. The entire amygdaloid complex receives fibres from the paraventricular and parataenial nuclei of the thalamus. A great number of labelled neurons were found in the medial geniculate body, supragenicular and subparafascicular nuclei, in the peripeduncular nucleus and in the undetermined zone situated ventromedially to the posterior thalamic nuclei. The results are discussed and compared with previous studies concerned with the amygdaloid complex connections.

Department of Cerebral Cortex Physiology,
A. A. Bogomoletz Institute of Physiology, Academy of
Sciences, of the Ukrainian SSR, Kiev

1. Гамбарян Л. С., Ереван: Изд. АН Арм. ССР, 1978.
2. Ильюченко Р. Ю., лекс. — Новосибирск, 1978.
3. Леонтович Т. А., лекс. — В кн.: Аксоны, с. 11—21.
4. Серков Ф. Н., Кн. 1, 1980. — 260 с.
5. Чепурнов С. А., Моск. ун-та, 1981.
6. Adams J. S. Technical marker. — Neurosci. Lett., 1981, 1, p. 11—15.
7. Dell P. Correlation of the mesencephalic, diencephalic and telencephalic structures. — J. Comp. Neurol., 1978, 175, p. 471—557.
8. Graham R. C. Karate peroxidase in the brain: a new technique. — J. Comp. Neurol., 1978, 175, p. 471—557.
9. Jasper H. H., Ajmone-Delade C. — Ottawa: National Institute of Mental Health, 1978.
10. Jones B. E., Moore R. Y. Autoradiographic studies of the thalamus. — Comp. Neurol., 1978, 175, p. 471—557.
11. Mehler W. R. Subcortical structures. — Comp. Neurol., 1978, 175, p. 471—557.
12. Nitecka L., Amersbach A. — J. Comp. Neurol., 1978, 175, p. 471—557.
13. Ottersen O. P., Bjaaland A. — J. Comp. Neurol., 1978, 175, p. 471—557.
14. Ottersen O. P. Affected afferents from the thalamus. — J. Comp. Neurol., 1978, 175, p. 471—557.
15. Ottersen O. P. Connections of the intraamygdaloid complex. — J. Comp. Neurol., 1978, 175, p. 471—557.
16. Post St., Mai S. F. Quantitative autoradiography. — J. Comp. Neurol., 1978, 175, p. 471—557.
17. Reinoso-Suarez F., von E. Merck AG., 1978.
18. Russchen F. T. A study with retrograde transport of horseradish peroxidase. — J. Comp. Neurol., 1978, 175, p. 471—557.
19. Russchen F. T. A study with retrograde transport of horseradish peroxidase. — J. Comp. Neurol., 1978, 175, p. 471—557.
20. Turner B. H., Mishkin M. — J. Comp. Neurol., 1978, 175, p. 471—557.
21. Valverde F. Studies on the thalamus. — J. Comp. Neurol., 1978, 175, p. 471—557.
22. Veening J. G. Subcortical structures. — J. Comp. Neurol., 1978, 175, p. 471—557.
23. Winer J. A., Diamond J. — J. Comp. Neurol., 1978, 175, p. 471—557.

Отдел физиологии коры
Института физиологии
АН УССР, Киев

Список литературы

1. Гамбарян Л. С., Казарян Г. М., Гарибян А. А. Амигдала. Морфология и физиология.— Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1981.—147 с.
2. Ильющенок Р. Ю., Гилинский М. А., Лоскутова Л. В. и др. Миндалевидный комплекс.— Новосибирск: Наука, 1981.—227 с.
3. Леонтович Т. А., Мухина Ю. К. Афферентные связи базолатеральных ядер миндалевидного комплекса с межучковыми и базальными отделами конечного мозга кошки.— В кн.: Аксонный транспорт в системах мозга.— Киев: Наук. думка, 1981, с. 11—21.
4. Серков Ф. Н., Казаков В. Н. Нейрофизиология таламуса.— Киев: Наук. думка, 1980.—260 с.
5. Чепурнов С. А., Чепурнова Н. Е. Миндалевидный комплекс мозга.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1981.—256 с.
6. Adams J. S. Technical considerations on the use of horseradish peroxidase as a neuronal marker.— *Neuroscience*, 1977, 2, N 1, p. 141—145.
7. Dell P. Corrélations entre le système végétatif et le système de la vie de relation. Mesencéphale, diencéphale et cortex cérébral.— *J. Physiol.*, (Paris), 1952, 44, N 1, p. 471—557.
8. Graham R. C., Karnovsky M. T. The early stage of absorption of injected horseradish peroxidase in the proximal tubules of mouse kidney ultrastructural cytochemistry by a new technique.— *J. Histochem. and Cytochem.*, 1966, 14, N 2, p. 291—302.
9. Jasper H. H., Ajmone-Marsan C. A. A stereotaxic atlas of the diencephalon of the cat.— Ottawa: Nat. Res. Council of Canada, 1954.
10. Jones B. E., Moore R. Y. Ascending projections of the locus coeruleus in the rat. II. Autoradiographic study.— *Brain Res.*, 1977, 127, N 1, p. 23—53.
11. Mehler W. R. Subcortical afferent connections of the amygdala of the monkey.— *J. Comp. Neurol.*, 1980, 190, N 4, p. 733—762.
12. Nitecka L., Amerski L., Panek-Mikula J., Narkiewicz O. Thalamo-amygdaloid connections studied by the method of retrograde transport.— *Acta neurobiol. exp.*, 1979, 39, N 6, p. 585—601.
13. Otterson O. P., Ben-Ari Y. Afferent connections to the amygdaloid complex of the rat and cat. I. Projections from the thalamus.— *J. Comp. Neurol.*, 1979, 187, N 2, p. 401—424.
14. Otterson O. P. Afferent connections to the amygdaloid complex of the rat and cat. II. Afferents from the hypothalamus and basal telencephalon.— *Comp. Neurol.*, 1980, 194, N 1, p. 267—289.
15. Otterson O. P. Connections of the amygdala of the rat. IV. Corticoamygdaloid and intraamygdaloid connections as studied with axonal transport of horseradish peroxidase.— *J. Comp. Neurol.*, 1982, 205, N 1, p. 30—48.
16. Post St., Mai S. K. Contribution to the amygdaloid projection field in the rat. A quantitative autoradiographic study.— *J. Hirnforsch.*, 1980, Bd. 21, N 2, S. 199—225.
17. Reinoso-Suarez F. Topographischer hirnatlas der katze.— Darmstadt: Herausgegeben von E. Merck AG., 1961.
18. Russchen F. T. Amygdalopetal projections in the cat. I. Cortical afferent connections. A study with retrograde and anterograde tracing techniques.— *J. Comp. Neurol.*, 1982, 206, N 2, p. 159—179.
19. Russchen F. T. Amygdalopetal projections in the cat. II. Subcortical afferent connections. A study with retrograde and anterograde tracing techniques.— *Ibid*, 207, N 2, p. 157—176.
20. Turner B. H., Mishkin M., Knapp M. Organization of the amygdalopetal projections from modality-specific association cortical areas in the monkey.— *Ibid*, 1980, 191, N 4, p. 515—543.
21. Valverde F. Studies on the piriform lobe.— Boston; Mass: Harvard University Press, 1965.—131 p.
22. Veening J. G. Subcortical afferents of the amygdaloid complex in the rat.— *Neurosci. Lett.*, 1978, 8, N 2, p. 196—202.
23. Winer J. A., Diamond I. T., Raczkowski D. Subdivisions of the auditory cortex of the cat: the retrograde transport of horseradish peroxidase to the medial geniculate body and posterior thalamic nuclei.— *J. Comp. Neurol.*, 1977, 176, N 3, p. 387—418.

Отдел физиологии коры головного мозга
Института физиологии им. А. А. Богомольца
АН УССР, Киев

Поступила в редакцию
03.11.82