

2. Немсадзе Н. Д. Влияние депривации парадоксального сна на выработку теста активного избегания.— Изв. АН ГССР, 1980, 100, № 2, с. 443—448.
3. Ониани Т. Н. Роль сна в регуляции обучения и памяти.— Физиология человека, 1982, 8, № 6, с. 886—897.
4. Albert I., Cicla G. A., Siegel J. The behavioral effects of REM sleep deprivation in rats.— Psychophysiology, 1970, 6, N 5, p. 550—560.
5. Allen S., Oswald I., Lewis S., Tagnay I. The effect of distorted visual input on sleep.— Ibid., 1972, 9, N 1, p. 111—120.
6. Aserinsky E., Kleitman N. Regularly occurring period of eye motility and concomitant phenomena during sleep.— Science, 1953, 118, N 3062, p. 273—274.
7. Bloch V., Hennevin E., Leconte P. Interaction between posterior reticular stimulation and subsequent paradoxical sleep in memory consolidation processes.— In: Neurobiology of sleep and memory / Eds. Drucker-Colin R. R., McGaugh J. L. New York: Acad. press, 1977, p. 255—272.
8. Chu N. G., Bloom F. E. Norepinephrine containing neurons: Change in spontaneous discharge patterns during sleeping and waking.— Science, 1973, 179, N 4076, p. 908—910.
9. Dement W. The occurrence of low voltage fast electroencephalogram patterns during behavioral sleep in the cat.— Electroenceph. and Clin. Neurophysiol., 1958, 10, N 2, p. 281—296.
10. Dewan E. M. The programming (P) hypothesis for REM sleep.— In: Sleep and Dreaming / Ed. Hartman E. Boston: Little, Brown, 1970, p. 295—307.
11. Drucker-Colin R. R., Spanis C. W. Is there a sleep transmitter?— Prog. Neurobiol., 1976, 6, N 1, p. 1—22.
12. Drucker-Colin R. R., Spanis C. W., Cotman C. W., McGaugh J. L. Changes in protein levels in perisomes of freely moving cats.— Science, 1975, 187, N 4180, p. 963—965.
13. Fishbein W., Gutwein B. Paradoxical sleep and memory storage processes.— Behav. Biol., 1977, 19, N 5144, p. 425—464.
14. Hicks R. A., Moore G. D. REM sleep deprivation diminishes fear in rats.— Physiol. Behav., 1979, 22, N 4, p. 689—692.
15. Koridze M. G., Nemadze N. D., Maisuradze L. M. Effect of paradoxical sleep deprivation on active avoidance in rat.— In: Neural Plasticity and Memory Formation / Eds. Ajmone-Marsan C., Matthies N. New York: Raven press, 1982, p. 547—555.
16. Lucero M. A. Lengthening of REM sleep duration consolidative to learning in the rat.— Brain Res., 1970, 20, N 2, p. 318—322.
17. Morden B., Mitchell G., Dement W. Selective REM sleep deprivation phenomena in the rat.— Ibid., 1967, 5, N 3, p. 339—348.
18. Ogilvie R. D., Broughton K. J. Sleep deprivation and measures of emotionality in rats.— Psychophysiology, 1976, 13, N 3, p. 249—260.
19. Plumer S. I., Matthews L., Tucker M., Cook T. M. The water tank technique: Avoidance conditioning as a function of water level and pedestal size.— Physiol. Behav., 1974, 12, N 2, p. 285—287.
20. Siegel J. M. Unit activity in the reticular formation and REM sleep.— In: The function of sleep / Eds. Drucker-Colin R., Shkurovich M., Sterman M. B. New York: Acad. press, 1979, p. 31—71.
21. Stern W. C. Acquisition impairments following rapid eye movement sleep deprivation in rats.— Physiol. Behav., 1971, 7, N 3, p. 345—352.
22. Vogel G. W. A review of REM sleep deprivation. Arch. gen. psychiat., 1975, 32, N 6, p. 749—761.
23. Zimmerman I., Stoyva I., Metcalf D. Distorted visual feedback and augmented REM sleep.— Psychophysiology, 1971, 7, N 2, p. 298—318.

Ин-т физиологии им. И. С. Бериташвили
АН ГССР, Тбилиси

Поступила 09.11.83

УДК 612.821.2

Ю. Г. Кратин, Т. С. Сотниченко

ПАРАФАСЦИКУЛЯРНЫЙ КОМПЛЕКС ТАЛАМУСА

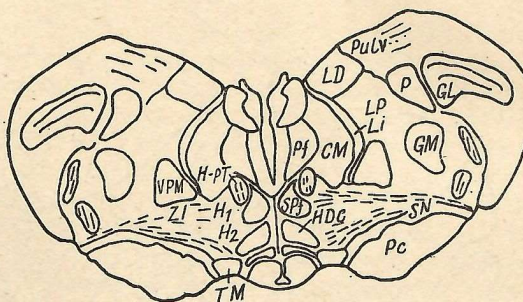
Среди ядер таламуса человека, описанных Луисом почти сто лет тому [39], было выделено крупное ядро, занимающее центральное положение, и потому названное им срединным центром (СМ). Эта структура привлекла особое внимание нейрофизиологов, так как вместе с интраламинарными, вентральным передним, ретикулярным и некоторыми другими ядрами она образует диффузную таламо-кортикальную проекционную систему, являющуюся частью общей неспецифи-

ческой ретикулярной системы ствола мозга [34, 50]. *СМ* является также важным передаточным пунктом различных влияний в кору, центром конвергенции многих афферентных путей. Он играет роль в поведенческих реакциях, в формировании чувства боли и ряде других функций мозга [9, 15, 36].

СМ наиболее обособлен в таламусе высших животных и максимально дифференцирован у человека. Он расположен в зоне перехода межоточного мозга в средний и вместе с парафасцикулярным ядром

Рис. 1. Схема фронтального среза мозга кошки.

Pulv — подушка, *LD* — латеральное дорсальное, *LP* — латеральное заднее, *P* — заднее, *Li* — отграничительное ядро таламуса; *GL* — наружное, *GM* — внутреннее коленчатые тела; *VPM* — вентральное заднемедиальное ядро, *СМ* — срединный центр, *Pf* — парафасцикулярное ядро, *SPf* — субпарафасцикулярное ядро, *H-PT* —habenulo-педункулярный тракт, *ZI* —неопределенная зона; *H₁*, *H₂* —поля Фореля; *ГМ* —туберомамиллярное, *HDc* —дорсокаудальное ядра гипоталамуса; *SN* —черное вещество, *Pc* —ножка мозга.



(*Pf*), к которому ранее его причисляли, образует единый комплекс *СМ-Pf*. *Pf* ядро является более древним и имеется у всех млекопитающих — от сумчатых до приматов; оно располагается вокруг habenulo-педункулярного тракта, волокна которого его пронизывают. В вентральных отделах этот тракт окружен группой нейронов (рис. 1), выделяемых как субпарафасцикулярное ядро (*SPf*).

Большинство исследователей причисляют *СМ* к интраламинарным ядрам, но имеются и другие точки зрения [1, 52].

1. Афферентная иннервация *СМ* и *Pf*. Нейрофизиологические и морфологические исследования показали, что в *СМ-Pf* по многим каналам поступает сигнализация от соматической, висцеральной, вестибулярной, слуховой и зрительной систем, что обеспечивается различными источниками афферентной иннервации (рис. 2). Однако лучше всего в *СМ* представлена соматическая чувствительность, что вообще характерно для ретикулярных образований [6, 7, 9, 18].

а. Восходящая афферентная иннервация *СМ* и *Pf*. Спиноталамический путь. Поступление соматической импульсации в *СМ-Pf* показано многими авторами. Мегун и МакКинли [41] зарегистрировали вызванные ответы (ВО) в *СМ* кошки на раздражение морды и конечностей, латентные периоды которых оказались более длительными, чем в вентральной группе таламических ядер; ВО в *СМ* отличались также формой, порогами их вызова, отсутствием соматотопического распределения. Позднее, однако, в *СМ* были найдены и коротколатентные ВО. Описано вхождение части соматического пути в диффузную проекционную систему таламуса [61]. Полагают, что спинальные импульсы в *СМ* поступают после переключения их в ретикулярных ядрах продолговатого мозга, главным образом в гигантоклеточном ядре [47, 57], но не исключается и прямой путь [20].

В последние годы методом ретроградного транспорта пероксидазы хрена (ПХр) установлено, что *Pf* получает проекции из ряда источников в спинном мозге: это нейроны в ипси- и контралатеральных пластинках VII и VIII по Рекседу на уровнях C1 и C2 (отсюда же идут проекции и к другим таламическим ядрам), а также небольшое число нейронов в пластинке I в C7 и пластинке VII в L7 [27]. Посредством антероградного метода в *СМ* выявлены окончания волокон, идущих от нейронов на уровнях C7, L2 и L3. Окончания этих нейронов обнаружены также во многих ядрах таламуса вентральной и латеральной групп, ядрах средней линии и интраламинарных ядрах [42].

Бульбо-таламические проекции. Установлено, что в *СМ* поступают импульсы из контралатерального ядра «Z» (бульбарное реле мышц задней конечности), расположенного в наружном отделе клиновидного ядра [33]. В нашем исследовании [11], выполненном методом ретроградного транспорта ПХр, у кошек выявлены источники проекций в *СМ-Pf* на всем протяжении контралатеральных нежного и клиновидного ядер.

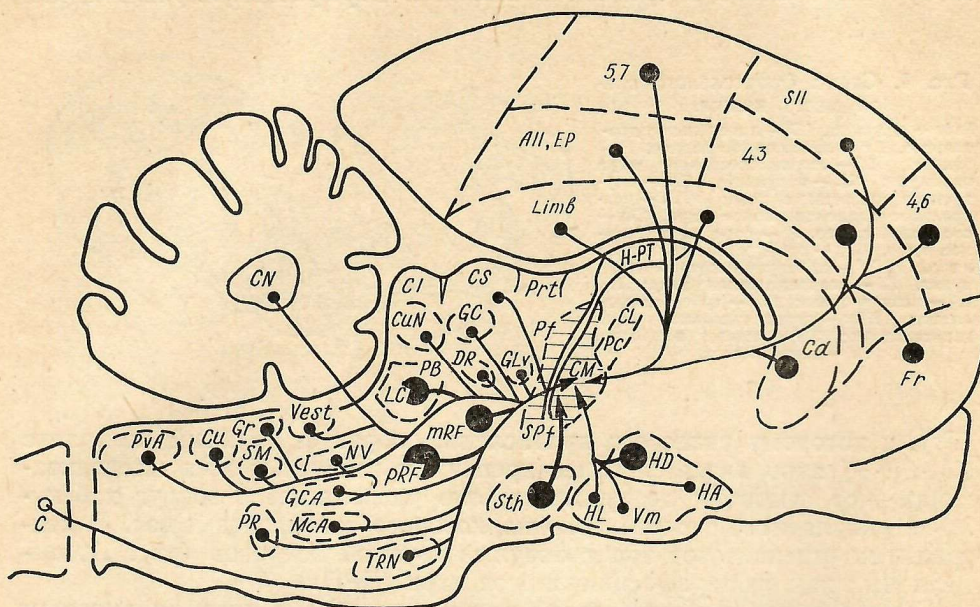


Рис. 2. Схема афферентных проекций к *СМ-Pf* (заштриховано) у кошки. Структуры спроецированы на внутреннюю поверхность мозга.

Кружками обозначена локализация нейронов, проецирующихся на *СМ-Pf*. Размеры кружков соответствуют интенсивности связей. *Fr* — лобная область, *4, 6* — двигательная область, *43* — орбитальное поле, *SII* — сомато-сенсорная зона, *Limb* — лимбическая область, *AII* — слуховая кора, *EP* — заднее эктосильвиево поле, *5, 7* — теменная область; *Cd* — хвостатое ядро; *HD* — дорсальный, *HA* — передний, *HL* — латеральный гипоталамус, *Vm* — вентромедиальное ядро гипоталамуса; *CL* — центральное латеральное, *PC* — парацентральное ядро таламуса, *CM* — срединный центр, *Pf* — парафасцикулярное ядро, *SPf* — субпарафасцикулярное ядро, *GLu* — вентральное ядро наружного коленчатого тела, *Prt* — претектум, *Sth* — субталамус, *SN* — черное вещество, *VTA* — вентральное тегментальное поле, *TRN* — ретикулярное тегментальное ядро, *CS* — верхний, *CI* — нижний холмы, *CC* — центральное серое вещество, *DR* — дорсальное ядро шва, *CuN* — кунцево-формное ядро, *LC* — голубое пятно, *PB* — парабрахиальная область, *mRF* — ретикулярная формация среднего мозга, *pRF* — ретикулярная формация моста, *I* — интеркалярное, *Vest* — вестибулярное, *NV* — тройничное ядро, *SM* — ядро одиночного, *Gr* — нежного, *Cu* — клиновидного пучков; *GcA* — гигантоклеточное, *MCA* — крупноклеточное, *PvA* — мелкоклеточное ретикулярные поля, *PR* — парамедианное ядро, *C* — спинной мозг.

Больше имеется сведений о путях в *СМ-Pf* от сенсорных ядер тройничного нерва. При болевом раздражении морды кошки и электрической стимуляции тройничного нерва записаны длиннотентные ВО в *СМ-Pf* [41]. При раздражении спинального ядра тройничного нерва у крыс в нейронах *Pf* изменяется частота разрядов, причем в части случаев с коротким скрытым периодом [44]. На крысах установлено, что почти все восходящие тригеминальные волокна перекрещиваются на уровне моста и формируют вентральный тригемино-таламический тракт, проецирующий в медиальные отделы *Pf* [31]. Методом ПХр у кошки выявлены проекции в *Pf* и *СМ* от нейронов сенсорных спинальных ядер тройничного нерва — как ипси-, так и контралатеральных [11, 27].

На *СМ-Pf* проецируются также другие ядра продолговатого мозга: интеркалярное, подъязычного нерва, много клеток в вестибулярных ядрах как на ипси-, так и на контралатеральной сторонах, небольшое число нейронов в комиссуральном отделе ядра одиночного пучка [11, 27, 45].

Проекция мозжечка на *СМ* изучались морфологами и нейрофизиологами. *СМ* у кошек, как и остальные интраламнарные ядра,

принимает проекции контралатеральных глубоких ядер мозжечка [2, 62].

Ретикуло-таламические пути, по классической схеме, опосредствуют через интраламинарные ядра значительную часть активирующих влияний на кору. Источниками проекций к *СМ-Рf* назывались гиганто- и мелкоклеточные поля ретикулярной формации (РФ) продолговатого мозга, кунейформное и субкунейформное ядра среднего мозга и моста. Важной инстанцией между спинным мозгом и *СМ-Рf* считалось гигантоклеточное поле. Однако Мелер [46] не обнаружил соответствующих терминальных связей в *СМ-Рf*.

Более известны связи *СМ-Рf* с РФ среднего мозга и моста. Коротколатентные ВО в *СМ* получены на раздражение мезенцефалической РФ (мРФ) Робертсоном и другими [56]. Обнаружены окончания волокон мРФ в *СМ* [25]. Методом транспорта ПХр показано, что на *СМ-Рf* проецируются многие нейроны из ядер РФ продолговатого мозга: латерального ретикулярного и парамедианного, мелко-, крупно- и гигантоклеточных полей. Эти нейроны имеют небольшие размеры даже в крупноклеточных полях, они вкраплены поодиночке среди других нервных клеток [11, 27, 45]. Очевидно, эти ядра не могут считаться релейными для связей с *СМ-Рf*. Основная масса ретикулярных проекций к *СМ-Рf* имеет источники в покрывке среднего мозга и моста. По характеру проецирования их можно разделить на две группы. К первой относятся центральное поле и ретикулярное ядро покрывки, паралемнисковое поле, кунейформное и субкунейформное ядра, где проецирующиеся нейроны многочисленны и занимают большие площади. Однако слабая окраска меченых нейронов свидетельствует о коллатеральной иннервации *СМ-Рf* со стороны перечисленных ядер. При введении меченых аминокислот в мРФ, в каудальное ядро моста и кунейформное ядро выявляется диффузный характер распределения волокон этих структур в *СМ-Рf*.

Ко второй группе относятся необычно сильные проекции голубого пятна, парабрахияльной области, ядер Гуддена на интраламинарные ядра таламуса. Это подтверждено нашими и другими данными при введении ПХр в *СМ-Рf* [11, 59]. Помимо норадренергической иннервации, приходящей из голубого пятна, в *СМ-Рf* представлена и серотонинергическая, идущая из ядер шва. Известно, что серотонин оказывает тонические тормозящие влияния на болевую импульсацию. Показано, что *Рf* комплекс является звеном болевой модулирующей системы переднего мозга и принимает проекции от дорсального ядра шва [19]. Установлены пути, приходящие в *СМ-Рf* также от центрального ядра шва моста и крупного ядра шва продолговатого мозга [23]. Дифаминергическая иннервация *СМ-Рх* со стороны РФ обеспечивается нейронами, расположенными в вентральном тегментальном поле Тсаи, имеющем прямое отношение к стрио-нигральной системе [28].

Средний мозг. В отличие от хорошо изученных связей верхнего холма с РФ ствола мозга, данных о текто-*Рf* путях значительно меньше [32]. Нами методом ретроградного транспорта ПХр установлено, что нейроны, проецирующиеся на *СМ* и *Рf*, локализованы в промежуточном и глубоком слоях верхнего холма, ядре задней комиссуры, медиальном поле и заднем ядре претектальной области. Их много также в центральном сером веществе, значительно меньше в наружном и центральном ядрах нижнего холма и ядре его ручки [11].

Проекция гипоталамуса на *СМ-Рf* выражены достаточно хорошо. Нами установлено, что главным источником являются дорсальные отделы гипоталамуса: дорсальное поле и дорсомедиальное ядро. Много клеток, проецирующихся на *СМ-Рf*, имеется также в преоптическом, переднем и латеральном отделах гипоталамуса, в поле серого бугра, в вентромедиальном и премамиллярном ядрах и ядре свода. В основных ядрах мамиллярного комплекса и «зрительных» ядрах гипоталамуса они отсутствовали [12].

Имеющиеся данные позволяют рассматривать *СМ-Рf* как звено в контроле двигательной активности и в этом плане оценивать его связи с черным веществом (ретикулярный отдел) и субталамической областью [27, 45, 58].

В таламических структурах нейронов, проецирующихся на *СМ-Рf*, не обнаружено, за исключением небольшого их числа в вентральном ядре наружного коленчатого тела [8].

б. Нисходящие проекции к СМ и Рf. Существуют два главных источника нисходящих проекций к *СМ* и *Рf*: базальные ганглии и кора больших полушарий.

Стриатум. *СМ* признается главным таламическим звеном стриарной системы, поскольку он обладает мощными путями, идущими в хвостатое ядро и скорлупу, однако нисходящие проекции от этих образований изучены слабо. Описаны [3] топографически организованные пути из хвостатого ядра в *СМ*, большинство которых возникает в его головке. Описаны также проекции из энтопедункулярного ядра [45].

Проекция коры на неспецифические ядра таламуса изучены хорошо, эти материалы обобщены нами ранее [7]. Здесь мы ограничимся сведениями, относящимися к *СМ-Рf*.

Вызванные ответы у кошек появляются при стимуляции лобной, сенсомоторной, теменной, поясной и орбитальной зон коры [43]. Морфологами выявлена обширная система нисходящих корковых путей в *СМ* и *Рf*, причем нервные волокна отличаются тонкостью по сравнению с идущими в специфические ядра. Кортикофугальные проекции в *СМ* и *Рf* различаются: так, от прореальной извилины (лобная область) у кошек и собак они идут в *СМ* [21], у обезьян из лобной же зоны — в *Рf* [37]. В отношении сенсомоторной области сведения противоречивы: по одним данным, с *СМ-Рf* связаны все ее отделы [21], по другим — проекции в *СМ* от зоны *СII* отсутствуют [29]. Имеются проекции в *Рf* от инсुлярного поля [63]. Связи *СМ-Рf* с лимбической, височной (*АII* и *Ер*) и зрительной зонами коры, по мнению большинства авторов, состоят из немногочисленных волокон, расположение их окончаний диффузное и в некоторых случаях — билатеральное [8, 10, 30, 37].

Большинство проецирующихся на *СМ-Рf* нейронов — это пирамиды V слоя коры, лишь одиночные встречаются в VI слое. Подчеркнем, что эти нейроны не образуют скоплений, а представляют собой вкрапления среди других клеток, не отличаясь от них. Только в поле 4 они формируют специализированную мелкоклеточную систему [8, 58]. На кошке выявлены также нейроны V—VI слоев, имеющие коллатеральные проекции к хвостатому ядру и к *СМ-Рf*.

Топическая организация корковых проекций в *СМ-Рf* не совсем еще выяснена. По нашим данным, 4 поле, зрительная кора и дорсальный отдел поля *Ер* проецируется на *СМ*, а вентральный участок *Ер* связан с *Рf* и *SPf* [10]. Методом транспорта ПХр установлено, что *СМ* лучше связан с ростральными отделами полушарий, тогда как только *Рf* получает аксоны от ретроспленальной коры [58]. У обезьян эти различия между *СМ* и *Рf* выражены сильнее. У макаки лобная кора проецируется на *Рf*, прецентральная на *СМ*, постцентральная и теменная — на каудальные отделы *СМ-Рf* [37], причем *Рf* принимает проекции от поля 6 прецентральной области, а *СМ* — от поля 4 [30]. У галаго проекции от моторной коры идут в *СМ* и *Рf*, а от соматосенсорной — только в *Рf* [26].

2. Эфферентные пути *СМ-Рf*. Устройство системы эфферентных путей *СМ-Рf* не менее сложно, чем афферентной, как это видно из рис. 3.

а. Восходящие проекции. Пути в базальные ганглии. Новыми методами показаны проекции *СМ* не только на скорлупу, но и на хвостатое ядро, бледный шар, энтопедункулярное ядро [3, 15, 35, 46]. По нашим автораддиографическим данным, *СМ-Рf* имеет интенсивные связи со всеми перечисленными образованиями [13]. Описаны [4] проекции *СМ* на каудальный отдел головки и тело хвостатого ядра. Нами установлено, что ростральный отдел *СМ* посылает массивные проек-

ции в латеральную часть головки этого ядра, а каудальные — преимущественно на его тело и на каудальный участок скорлупы. Эфферентные волокна от *СМ-Рf* идут также в дорсальные отделы латерального ядра миндалевидного комплекса [14].

Пути в кору больших полушарий. Вопрос о проекциях *СМ-Рf* в кору долгое время оставался спорным. Наута и Уитлок [51], а также другие авторы отрицали эти проекции, но Боушер [24], а за-

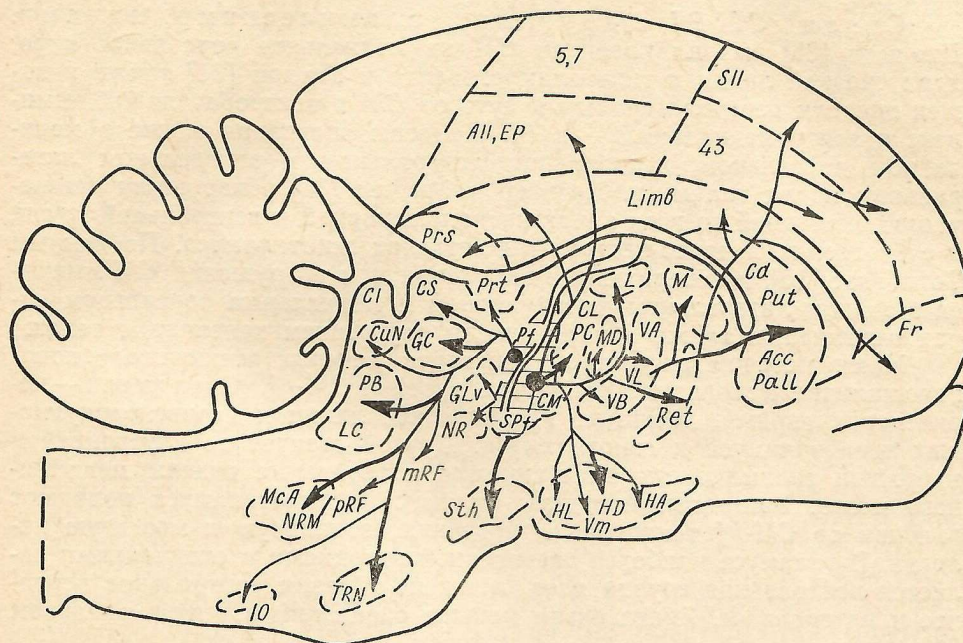


Рис. 3. Схема эфферентных путей *СМ-Рf* кошки.

Стрелками показана локализация окончаний аксонов *СМ-Рf*. Толщина стрелок соответствует интенсивности связей. Обозначения как на рис. 2. Дополнительные обозначения: *Put* — скорлупа, *Pall* — бледный шар, *Acc* — *nucleus accumbens*, *Ret* — ретикулярное, *L* — латеральное, *VA* — вентральное переднее, *VL* — вентральное латеральное ядра таламуса, *VB* — вентробазальный комплекс, *M* — ядра средней линии, *MD* — медиальное дорсальное ядро, *IO* — нижняя олива, *NRM* — крупное ядро шва.

тем Тотибадзе [16] обнаружили их. Окончательные доказательства были получены методом ретроградного транспорта ПХр. *СМ* у кошек связан с задней сигмовидной и коронарной извилинами (зона *CI*, поля 3а и 4). Имеются сведения о проекциях *СМ* в соматосенсорную область [40], орбитальную кору [54] и в теменное поле 5 [53]. В зрительную зону идут пути только от центрального латерального и парacentрального интраламнарных ядер [48].

Методом антероградного транспорта меченых аминокислот на кошках установлено, что аксоны *СМ-Рf* входят компактной массой во внутреннюю капсулу и, разделяясь на пучки, направляются в стриатум и белое вещество коры. Один из пучков перфорирует ограду и идет в латерально-базальный отдел полушария: в орбитальную (поле 43), переднюю эктосильвиеву (поле 2, зона *CII*), переднюю сильвиеву и вентральный отдел задней сильвиевой извилины. Другой путь отклоняется дорсо-медиально и входит в передний и задний отделы сигмовидной извилины, в глубину пресильвиевой и крестовидной борозд (поля 4 и 6). Небольшое число волокон идет в белое вещество полей 1, 2, 3 (зона *CI*), но где заканчивается — не ясно. Часть волокон, отклонившихся медиально, оканчивается в лимбической области (переднем, поясном и ретроспленальном полях и парасубикулуме). Большое число аксонов *СМ-Рf* оканчивается во всех отделах лобной коры. Все эти пути являются исключительно ипсилатеральными [13]. Наши представления о характере послойного распределения окончаний волокон от *СМ-Рf* со времен Лоренте-де-Но [38] весьма усложнились. По нашим

данным, имеется два типа распределений [13]. В лобной и лимбической областях терминали формируют две полосы: одну в слое I (ближе к поверхности), другую — в слоях V и VI. В двигательной и орбитальной коре имеется еще одна полоса в слоях III или IV или в обоих (трехполосный тип окончаний). Ныне считается, что лишь единичные нейроны интраламинарных ядер имеют коллатеральные проекции в разные поля коры — большинство их проецируется в одно какое-либо поле [22].

Связи *СМ-Pf* с другими таламическими ядрами. Джонсон [35] выявил проекции *СМ* на медиальное дорсальное ядро, ядра средней линии и гипоталамус. Наута и Уитлок [51] также у кошек описали вентролатеральный путь от *СМ* в вентробазальный комплекс и вентромедиальный — в *Pf*. Найдены окончания также в медиальном дорсальном, центральном латеральном и вентральном латеральном ядрах таламуса. Кельбер и Митчел [36] обнаружили дегенерацию окончаний во всех ядрах интраламинарной и вентральной групп, в субталамусе и дорсо-вентральных отделах гипоталамуса. По данным Тотибадзе [16], дегенеративные изменения при разрушении *СМ* имеются в заднем латеральном, ретикулярном и медиальном дорсальном ядрах таламуса, а также в наружном и внутреннем коленчатом телах.

Нами методом аксонного транспорта меченых аминокислот показано наличие нескольких восходящих путей от *СМ-Pf*. Один из них — перивентрикулярный, достигает ядер средней линии и перивентрикулярных ядер таламуса и гипоталамуса. Другой следует по внутренней и наружной таламическим пластинкам в латеральные отделы межоточного мозга. Ростральные отделы таламуса и гипоталамуса получают волокна от *СМ-Pf* также через конечную, зональную и мозговую полоски. В таламусе наиболее насыщенной волокнами и окончаниями является вентральная группа ядер, главным образом вентральное переднее и латеральное. Значительно меньше окончаний в вентробазальном комплексе.

Большое количество проекций от *СМ-Pf* принимают неспецифические ядра. Помимо упомянутых ядер средней линии, это интерантеро-медиальное, реунеальное, ромбовидное и центральное медиальное, а также интраламинарные и ретикулярное ядра. Кроме того, волокна и терминали от *СМ-Pf* нами наблюдались в задней группе ядер и вентральном ядре наружного коленчатого тела. Небольшое число волокон переходит по таламической комиссуре на противоположную сторону и оканчивается в контралатеральных ядрах средней линии и интраламинарных ядрах, включая *СМ-Pf* [14].

Связи с гипоталамусом. Большую часть волокон от *СМ-Pf* принимает дорсальный отдел гипоталамуса, много их поступает также в латеральный отдел и преоптическую область. В сером бугре асоны *СМ-Pf* оканчиваются в латеральном и перивентрикулярном отделах, а также у стенки III желудочка мозга. В заднем отделе гипоталамуса волокна и терминали локализуются в супрамамиллярном и медианном мамиллярном ядрах, а также в туберомамиллярном и дорсокаудальном ядрах. Немного волокон переходит на противоположную сторону и оканчивается в латеральном и дорсальном полях и супрамамиллярном ядре гипоталамуса [14].

Связи с субталамусом. Вся эта зона насыщена окончаниями аксонов из *СМ-Pf*. Больше всего их в неопределенной зоне и субталамическом ядре, много в полях Фореля H_1 и H_2 и черном веществе. Часть их переходит в контралатеральный субталамус [14].

6. *Нисходящие проекции.* Вопрос о нисходящих путях от *СМ-Pf* долго оставался дискуссионным, поскольку большинство таламических ядер обладают лишь вперед направленным аксоном. Однако М. и А. Шайбел [60] выявили рострально и каудально идущие ветви аксонов *СМ-Pf*. Келбер и Митчел [36] при разрушении каудального отдела *Pf* наблюдали дегенерацию путей, нисходящих в покрывку среднего мозга и моста.

По нашим данным, нисходящие проекции от каудальных отделов *Pf* идут к структурам среднего мозга, моста и продолговатого мозга. Они отмечаются в претектальной области — переднем и глубоком претектальных ядрах и медиальном поле, в промежуточном слое верхнего холма и РФ среднего мозга и моста: в центральном и паралемнисковом полях покрышки среднего мозга и моста, в центральном тегментальном и клиновидном ядрах моста. Волокна и окончания *Pf* принимают также верхнее центральное и дорсальное ядра шва. Однако наиболее мощные проекции принимает дорсальный отдел покрышки моста, содержащий ядра Гуддена, голубое пятно, парабрахияльную область. В продолговатом мозге проекции от *Pf* резко сужаются, ограничиваясь ядрами шва, крупноклеточным ретикулярным полем и нижней оливой.

Закключение. Полученные в последние годы новые нейрофизиологические и морфологические факты позволяют пересмотреть многие прежние представления о *СМ-Pf* комплексе. Наличие прямых путей из спинного мозга в *СМ-Pf* и от этого комплекса в кору заставляет считать причиной значительной величины скрытых периодов ВО не большое количество переключений, а, по-видимому, тонкость проводящих волокон. Морфологическое объяснение получает и существование коротколатентных ответов [17].

Существенное значение имеют данные о неоднородности *СМ-Pf* комплекса. Хотя для полной отдельной характеристики этих ядер сведений еще недостаточно, но их специфические черты выступают довольно четко. Так, глубокие ядра мозжечка у кошки проецируются контралатерально на *СМ*, но не на *Pf* [62], а пути от ядер шва проходят лишь в *Pf* [23]. *СМ* по сравнению с *Pf* преимущественно связан с хвостатым ядром [3, 4]. В коре поле 6, зона, СII и двигательная область у кошки проецируются на *СМ*, но не на *Pf* [55], волокна из ретроспленальной коры принимает *Pf* [58], а из вентрального височного отдела — *Pf* и *SPf* [10]. У обезьян на *СМ* проецируются моторное и соматосенсорное поля, на *Pf* — премоторное и префронтальное [30]. В то же время, в общем, пути от разных областей коры в *СМ-Pf* перекрываются.

Значительно более сложно дифференцированы эфферентные связи *СМ-Pf*. Если ростральный отдел *СМ-Pf* не имеет нисходящих путей в средний и продолговатый мозг, то каудальный отдел *Pf* и *SPf* не проецируется в кору и стриатум [14, 22]. Каудальный отдел *Pf* и *SPf* содержит большое число энкефалинсодержащих клеточных тел и опиатных рецепторов и принимает участие в анальгезии.

Установлено, что проецирование *СМ-Pf* в самые различные отделы мозга происходит не за счет коллатеральных ответвлений, как прежде считалось, а за счет разных нейронов и их аксонов. Объединение этих популяций нейронов в единое функциональное ядро происходит благодаря развитой внутриядерной системе связей. Мы наблюдали, что локальная инъекция аминокислот приводит к их транспорту во все отделы комплекса.

До сих пор проекции *СМ* в кору признаются не всеми. Классическая реакция рекрутирования в коре в ответ на стимуляцию *СМ* и других интраламинарных ядер [48] объяснялась проведением импульсации от *СМ* через посредство других таламических ядер. Современные сведения позволяют утверждать, что ответы в коре могут быть обусловлены и прямым проведением импульсов из *СМ*, и проведением по многим другим каналам. Блокада ответов в коре при разрушении вентрального переднего и ретикулярного ядер объясняется прохождением через эти ядра компактных путей из *СМ-Pf*.

Подтверждается взгляд на *СМ-Pf* как на главный источник таламических проекций на стриатум, причем *СМ* проецируется на стриатум, более сильно, чем на кору.

Наконец, не вызывает сомнений реципрокность связей между *СМ-Pf* и корой (рис. 2, 3). Различия имеются только в отношении

теменной области, которая посылает много аксонов в *СМ*, тогда как обратные пути проблематичны [8, 13].

Вопрос о функциональном значении *СМ-Рf* комплекса, как уже говорилось, связан с общей проблемой неспецифических ядер таламуса. Их функция связывалась с общим механизмом активации-деактивации мозга, с генерализацией медленных ритмов (альфа-ритм, веретенные вспышки) рекрутированными ответами Морисона и Демпси [26]. Джаспер [34] считал, вслед за упомянутыми авторами, что имеется особая диффузная система таламуса, действующая на кору [5]. Поэтому восходящие пути от *СМ-Рf* считались важным каналом проведения неспецифических кортикопетальных влияний.

Менее определенными были высказывания о роли кортикофугальных путей в *СМ-Рf*. В соответствии с развиваемой нами концепцией о ведущей роли коры в генерации и контроле активации мозга, кортикофугальные пути в неспецифические образования, в том числе в *СМ-Рf* комплекс, являются основной линией передачи возбуждающих и регулирующих процесс активации влияний коры в нижележащие неспецифические структуры.

Все вместе взятое, в особенности наличие обширных двусторонних связей *СМ-Рf* с разными отделами мозга, позволяет рассматривать этот комплекс как сложно организованный интегративный центр.

Yu. G. Kratin, T. S. Sotnichenko

PARAFASCICULAR COMPLEX OF THE THALAMUS

The paper presents a review of the authors' own data and those available in literature obtained due to the application of new methods which permit reviewing certain already formed opinions about the structure, links and functions of the thalamic nuclei complex consisting of a centrum medianum (*CM*), parafascicular (*Pf*) and subparafascicular (*SPf*) nuclei. Summation of facts permits distinguish a series of cerebral formations with the primary relations with *CM-Pf*. Based on the comparison of afferent and efferent pathways of the *CM-Pf* it is found that *CM-Pf* is reciprocally related with most of the centres connected with it and a series of structures are distinguished whose pathways towards *CM-Pf* and from it are only centropetal in the direction. Interrelations of *CM-Pf* with the cerebral cortex are described. A layer-by-layer distribution of specific and nonspecific fibre systems and the presence of specialized nonspecific neuronal organization in the motor cortex are described. Functional significance of the *CM-Pf* complex and reciprocal character of its relations with the cortex are considered in brief.

I. P. Pavlov Institute of Physiology,
Leningrad

Список литературы

1. Андрианов О. С. О принципах организации интегративной деятельности мозга.— М.: Медицина, 1976.—280 с.
2. Айрапетян А. А., Ваганян Л. Г. Влияние раздражения мозжечка на нейрональную активность неспецифической системы зрительных бугров. В кн.: Структурная и функциональная организация мозжечка: Материалы симпозиума. Ереван, 1968, с. 5—6.
3. Горбачевская А. И. Взаимные проекции различных отделов хвостатого ядра и некоторых ядер зрительного бугра.— В кн.: Стриопаллидарная система. Л.: Наука, 1973, с. 111—118.
4. Горбачевская А. И. Проекция некоторых интраламинарных ядер таламуса на хвостатое ядро у кошек.— Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1976, 70, № 5, с. 58—63.
5. Кратин Ю. Г. Электрические реакции мозга на тормозные сигналы.— Л.: Наука, 1967.—258 с.
6. Кратин Ю. Г. Анализ сигналов мозгом.— Л.: Наука, 1977.—239 с.
7. Кратин Ю. Г., Зубкова Н. А., Лавров В. В. и др. Зрительные пути и система активации мозга.— Л.: Наука, 1982.—156 с.
8. Кратин Ю. Г., Сотниченко Т. С., Истомина Л. А. Распределение по коре больших полушарий нейронов, дающих начало путям в срединный центр таламуса и рети-

кулярную формацию среднего мозга.— Докл. АН СССР, 1981, 256, № 3, с. 704—706.

9. Серков Ф. Н., Казаков В. Н. Нейрофизиология таламуса.— Киев: Наук. думка, 1980.—260 с.
10. Сотниченко Т. С. Нисходящие пути ассоциативных полей слуховой области коры головного мозга кошки и их роль в осуществлении эффекторной функции.— Докл. АН СССР, 1977, 233, № 3, с. 476—479.
11. Сотниченко Т. С. Источники восходящих афферентных проекций в центральное поле покрышки среднего мозга и срединный центр таламуса кошки.— Нейрофизиология, 1982, 14, № 2, с. 172—178.
12. Сотниченко Т. С., Истомина Л. А. Проекция гипоталамуса на ретикулярную формацию среднего мозга и парафасцикулярный комплекс у кошки, выявленные методом ретроградного транспорта пероксидазы хрена.— Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1980, 79, № 7, с. 21—27.
13. Сотниченко Т. С., Истомина Л. А. Прямые проекции срединного центра таламуса в коре полушарий большого мозга кошки (радиоавтографическое исследование).— Там же, 1983, 85, № 12, с. 35—41.
14. Сотниченко Т. С., Истомина Л. А. Эфферентные связи срединного центра таламуса кошки, выявленные с использованием метода автордиографии.— Нейрофизиология, 1984, 16, № 2, с. 224—230.
15. Суворов Н. Ф. Стриарная система и поведение.— Л.: Наука, 1980.—280 с.
16. Тотибадзе Н. К. О связях срединного ядра таламуса с корой больших полушарий.— Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии, 1969, 56, № 1, с. 7—14.
17. Albe-Fessard D., Kruger L. Duality of unit discharges from cat centrum medianum in response to natural and electrical stimulation.— J. Neurophysiol., 1962, 25, N 1, p. 3—20.
18. Albe-Fessard D., Rougeul A. Active d'origine somesthésique évoquées sur le cortex non-spécifique du chat anesthésié au chloralose: rôle du centre médian du thalamus.— EEG and Clin. Neurophysiol., 1958, 10, N 1, p. 131—152.
19. Andersen E., Dafny N. An ascending serotonergic pain modulation pathway from the dorsal raphe nucleus to the parafascicular nucleus of the thalamus.— Brain Res., 1983, 269, N 1, p. 57—67.
20. Anderson F. D., Berry J. Degeneration studies of long ascending fiber system in the cat brain stem.— J. Comp. Neurol., 1959, 111, N 2, p. 195—230.
21. Auer J. Terminal degeneration in the diencephalon after ablation of frontal cortex in the cat.— J. Anat., 1956, 90, N 1, p. 30—40.
22. Bentivoglio M., Molinari M. The striatal and medullary projections of the parafascicular nucleus as studied in rat with fluorescent retrograde double labelling.— Neurosci. Lett., 1982, suppl. 10, N 1, p. 71—72.
23. Bobillier P., Petitjean F., Salvetti D. et al. Differential projections of the nucleus raphe dorsalis and nucleus raphe centralis as revealed by autoradiography.— Brain Res., 1975, 85, N 2, p. 205—210.
24. Bowsher D. Some afferent and efferent connections of the parafascicular—centromedian complex.— In: The Thalamus. New York; London, 1966, p. 99—127.
25. Bowsher D. Diencephalic projection from the midbrain reticular formation.— Brain Res., 1975, 95, N 2/3, p. 211—220.
26. Campos-Ortega J. A., Cluver P. F. The cortico-thalamic projections from the sensory-motor cortex of galago-crassicaudatus.— J. Comp. Neurol., 1969, 136, N 4, p. 397—418.
27. Comans P. E., Snow P. J. Ascending projections to nucleus parafascicularis of the cat.— Brain Res., 1981, 230, N 12, p. 337—341.
28. Deniau J. M., Thierry A. M., Féger J. Electrophysiological identification of mesencephalic ventromedial frontal cortex, septum and nucleus accumbens.— Ibid., 1980, 189, N 2, p. 315—326.
29. DeVito J. L. Thalamic projection of the anterior ectosylvian gyrus (somata area II) in the cat.— J. Comp. Neurol., 1967, 131, N 1, p. 67—78.
30. DeVito J. L. Projections from the cerebral cortex to intralaminar nuclei in monkey.— J. Comp. Neurol., 1969, 136, N 2, p. 193—202.
31. Emmers R. Synaptic relationships between the ascending trigeminal fibers and the third order lingual relay neurons of the rat thalamus.— Exp. Neurol., 1975, 48, N 3, p. 586—594.
32. Graham J. An autoradiographic study of the efferent projections of the superior colliculus in the cat.— J. Comp. Neurol., 1977, 173, N 4, p. 629—654.
33. Grant G., Boivie J., Silfvenius H. Course and termination of fibers from the nucleus «z» of the medulla oblongata. An experimental light microscopical study in the cat.— Brain Res., 1973, 55, N 1, p. 55—70.
34. Jasper H. H. Diffuse projection system.— EEG and Clin. Neurophysiol., 1949, 1, N 4, p. 405—419.
35. Johnson T. N. Fiber connections between the dorsal thalamus and corpus striatum in the cat.— Exp. Neurol., 1961, 3, N 4, p. 556—569.
36. Kaelber W. W., Mitchell C. L. The centrum medianum—central tegmental fasciculus complex. A stimulation, lesion and degeneration study in the cat.— Brain, 1967, 90, N 1, p. 83—100.
37. Kuypers H. G., Lawrence D. C. Cortical projections to the brain stem in the rhesus monkey.— Brain Res., 1967, 4, N 2/3, p. 151—188.

38. Lorente de Nò R. Thalamocortical projections.— In: Physiology of the nervous system. New York; London, 1938, p. 275—321.
39. Luys J. Recherches sur le système Nerveux Cérébro-Spinal.— Paris, 1865.— 660 p.
40. Macchi G., Bentivoglio H., D'Atena C. et al. The cortical projections of the thalamic intralaminar nuclei restudied by means of the HRP retrograde axonal transport.— Neurosci. Lett., 1977, 4, N 3/4, p. 121—126.
41. Magoun H. W., McKinly W. A. The termination of ascending trigeminal and spinal tracts in the thalamus of the cat.— Amer. J. Physiol., 1942, 137, N 2, p. 409—416.
42. Manthylh P. W. The terminations of the spinothalamic tract in the cat.— Neurosci. Lett., 1983, 38, N 2, p. 119—124.
43. Marshall K. C., McLennan H. The cortical projection to the nucleus centrum medianum: an electrophysiological study.— Brain Res., 1971, 33, N 2, p. 468—470.
44. McClung R. F., Dafny N. The parafascicular nucleus of the thalamus exhibits convergence input from the dorsal raphe and spinal tract of the trigeminal nerve.— Ibid., 1980, 197, N 2, p. 525—531.
45. McGuinness C. M., Krauthamer G. M. The afferent projections to the centrum medianum of the cat as demonstrated by retrograde transport of horseradish peroxidase.— Ibid., 1984, N 2, p. 255—269.
46. Mehler W. R. Further notes on the center median nucleus of the Luys.— In: The Thalamus. New York; London, 1966, p. 109—127.
47. Mehler W. R., Feferman M. E., Nauta W. J. H. Ascending axon degeneration following anterolateral cordotomy. An experimental study in the monkey.— Brain, 1960, 83, N 4, p. 718—750.
48. Miller J. W., Benevento L. A. Demonstration of a direct projection from the intralaminar central lateral nucleus to the primary visual cortex.— Neurosci. Lett., 1979, 14, N 2/3, p. 229—234.
49. Morison R. S., Dempsey E. W. A study of thalamo-cortical relations.— Amer. J. Physiol., 1942, 135, N 2, p. 281—292.
50. Moruzzi G., Magoun H. W. Brain stem reticular formation and activation of the EEG.— EEG and Clin. Neurophysiol., 1949, 1, N 4, p. 455—473.
51. Nauta W. J., Whitlock D. G. An anatomical analysis of non-specific thalamic projection system.— In: Brain Mechanisms and Consciousness. Springfield, 1954, p. 81—116.
52. Niimi K., Kuwahara E. The dorsal thalamus of the cat and comparison with monkey and man.— J. f. Hirnforschung, 1973, 14, N 3, p. 303—325.
53. Niimi K., Matsuoka H., Matsumoto H. Thalamic afferents to the anterior part of the lateral gyrus in the cat studied by retrograde axonal transport of horseradish peroxidase.— Proc. Jap. Acad., 1979, 55, N 3, p. 357—361.
54. Nomura S., Itoh K., Mizuno N. Topographical arrangement of the thalamic neurons projecting to the orbital gyrus in the cat.— Exp. Neurol., 1980, 67, N 3, p. 601—610.
55. Rinovik E. The corticothalamic projection from second somatosensory cortical area in the cat. An experimental study with silver impregnation methods.— Exp. Brain Res., 1968, 5, N 2, p. 153—172.
56. Robertson R. T., Lynch G. S., Thompson R. T. Diencephalic distributions of ascending reticular systems.— Brain Res., 1973, 55, N 2, p. 309—322.
57. Rossi G. P., Brodal A. Terminal distribution of spinoreticular fibers in the cat.— Arch. Neurol. Psychiat., 1957, 78, N 5, p. 439—453.
58. Royce G. J. Cells of origin of corticothalamic projections upon the centromedian and parafascicular nuclei in the cat.— Brain Res., 1983, 258, N 1, p. 11—21.
59. Saper C. B., Loewy A. D. Efferent connections of the parabrachial nucleus in the rat.— Ibid., 1980, 197, N 2, p. 291—317.
60. Scheibel M. E., Scheibel A. B. Structural organization of nonspecific thalamic nuclei and their projection toward cortex.— Ibid., 1967, 6, N 1, p. 60—61.
62. Thomas D. M., Kaufman R. P., Sprague J. H., Chambers W. W. Experimental studies of the vermal cerebellar projections in the brain stem of the cat (fastigio-bulbar tract).— J. Anat., 1956, 90, N 3, p. 371—385.
63. Wirth F. P. Insular-diencephalic connections in the macaque.— J. Comp. Neurol., 1973, 150, N 4, p. 361—392.

Ин-т физиологии им. И. П. Павлова
АН СССР, Ленинград

Поступила 03.05.84