

М. Г. БЕЛЕХОВА

**КОРТИКО-ТАЛАМИЧЕСКИЕ ПРОЕКЦИИ У ЧЕРЕПАХ**  
**(ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ)**

(Представлено академиком Е. М. Крепом 20 XII 1971)

Характерной чертой таламо-кортикальных взаимоотношений у млекопитающих является их двусторонний характер, хотя он не доказан абсолютно для всех таламо-кортикальных систем (<sup>1-9</sup>). Воздействие коры через прямые проекции осуществляется как на специфические релейные ядра из соответствующих проекционных зон, так и на неспецифические, интра-ламнарные ядра таламуса (<sup>1, 2, 7</sup>). Возможны кортико-фугальные влияния на оба вида ядер таламуса через системы полисинаптических связей, включающие нижележащие уровни ствола мозга (<sup>3, 4, 10</sup>). У домлекопитающих позвоночных изучались кортико-фугальные влияния на крышу среднего мозга (к.с.м.). Был показан их неспецифический, преимущественно тормозный тонический характер (<sup>11-13</sup>). Кортико-таламические взаимоотно-

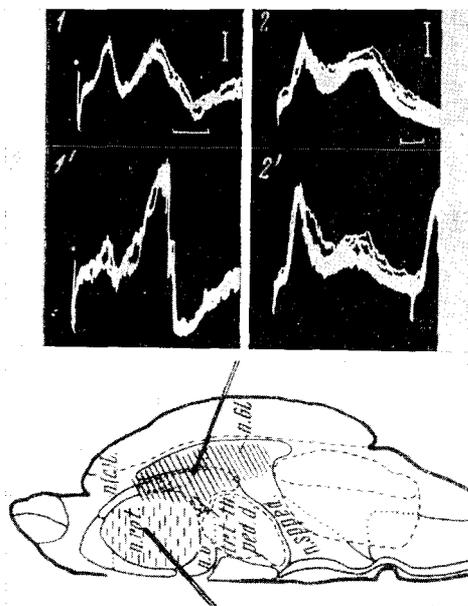


Рис. 1. В.п. на раздражение обшей коры в медно-центральной (слева) и латеральной (справа) отделах таламуса черепахи. 1, 2 — на одиночные стимулы; 1' — после 5-секундного раздражения в ритме 6/сек, 2' — на раздражение в ритме 6/сек. Суперпозиция нескольких ответов. Негативность — отклонение луча вверх. Калибровка на всех рисунках: 20 мсек., 100 мв. Внизу — схема половины фронтального среза таламуса. Обозначения: *n.rot.* — *n.rotundus*, *n.(c).l.* — *n.(centralis) lateralis*, *n.v.* — *n.ventralis*, *n.gl.* — *n.geniculatus, lateralis*, *tr.t.-th.* — *tr. tecto-thalamicus*, *ped.d.* — *pedunculus dorsalis*, *n.spped.* — *n.suprapeduncularis*

ношения у домлекопитающих позвоночных систематически не изучались, хотя важность таких исследований для понимания формирования таламо-кортикальных систем интеграции очевидна. Настоящая работа имеет целью установить у черепах наличие или отсутствие нисходящих кортико-таламических связей.

**Методика.** Опыты проведены на 16 черепахах (*Emis orbicularis*) под слабым нембуталовым (10 мг/кг) или хлоралозно-нембуталовым (по 5 мг/кг) наркозом. Раздражение поверхности переднего мозга производили через биполярные электроды с расстоянием между кончиками 0,5 мм прямоугольными импульсами тока (2—20 в, длительность импульса 0,1—1,0 мсек.). Отведение фокальных вызванных потенциалов (в.п.) и экстра-

клеточной спайковой активности осуществлялось с помощью стеклянных микроэлектродов, заполненных 3*M* раствором KCl с добавлением желтой кровяной соли для маркировки положения кончика микроэлектрода.

**Результаты.** В ответ на раздражение коры переднего мозга одиночными стимулами в ипсилатеральном дорсальном таламусе регистрировался в.п., состоящий из двух или более негативных или негативно-позитивных компонентов, сопровождавшихся спайковой активностью (рис. 1 и 3). Более поздние компоненты были менее постоянными. Эффективным оказалось только раздражение в пределах общей коры, куда конвергируют проекции всех видов необонятельной чувствительности и проецируются ядра дорсального таламуса (<sup>12, 14, 15</sup>). Раздражение обонятельной луковицы,

широкоформной и гиппокампальной, а также контра-латеральной общей коры не вызывало изменений активности дорсального таламуса (рис. 2). Поскольку не только «эффективные», но и «неэффективные» точки в полушариях переднего мозга располагались над дорсальным вентрикулярным краем (стриатум), вряд ли можно считать, что вызванные таламические реакции при стимуляции общей коры связаны с его сопутствующим раздражением. Латентный период (л.п.) первого (I) компонента составлял  $8 \pm 0,7$  мсек. (пределы 5—11 мсек.), второго (II) компонента  $36 \pm 1,0$  мсек. (пределы 27—48 мсек.). Хотя

в.п. из двух компонентов регистрировался в дорсальном таламусе широко, фокусом II компонента было круглое ядро (*n. rotundus*) медиоцентрального отдела таламуса. I, более коротко-латентный, компонент также регистрировался в круглом ядре, но амплитуда его возрастала при переходе в латеральный отдел таламуса в область наружного коленчатого тела (*н.к.т.*). Из 27 клеток дорсального таламуса 23 отвечали на корковые стимулы возбуждающими или возбуждительно-тормозными реакциями, реже торможением фоновой активности. Как правило эти же клетки отвечали и на вспышки света, и на раздражение к.с.м. В.п. и нейрональные реакции кортикального происхождения были отчетливо выражены у черепах, у которых за 1,5—2 мес. до опыта производилось частичное или полное удаление к.с.м. (4 черепахи). Это позволяет говорить о независимости от к.с.м. кортико-фугальных влияний на дорсальный таламус. Л.п. нейрональных реакций варьировал в пределах 14—104 мсек. Два максимума распределения л.п. совпадают с двумя компонентами в.п. (рис. 3*а*). Для круглого ядра были характерны реакции, состоящие из раннего и позднего или только позднего нейрональных разрядов (рис. 3*б, в*), для области латерального таламуса — в основном ранние нейрональные реакции. По своим характеристикам (конфигурации, временным параметрам, поведению при ритмической стимуляции коры) два компонента кортико-фугального в.п. таламуса имеют большое сходство с двумя типами корковых ответов на раздражение тех областей таламуса, где каждый из компонентов имеет фокус: I компонент — с корковым в.п. на раздражение области *н.к.т.*

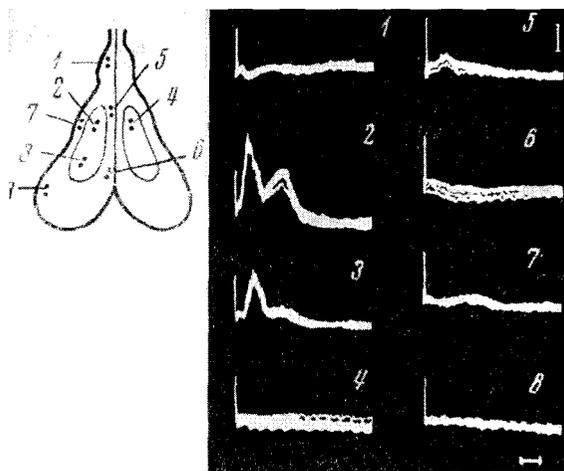


Рис. 2. В.п. в латеральной области таламуса черепахи при раздражении различных отделов поверхности переднего мозга

(л.п.  $11 \pm 0,4$  мсек.), II — с в.п. на раздражение круглого ядра (л.п.  $27 \pm 1,4$  мсек.) (<sup>15</sup>). При редкой ритмической (1—10 сек.) стимуляции коры изменения претерпевали оба компонента таламических кортико-фугальных в.п. (рис. 1). I компонент был хорошо выражен уже на одиночные стимулы, при ритмическом раздражении он незначительно (на 10—50%) возрастал уже на 2—5 стимул и далее не увеличивался и постепенно истощался. Изменения его амплитуды не сопровождалось заметными сдвигами в л.п. В отличие от первого, II компонент был слабее выражен при действии одиночных стимулов. В ходе ритмического раздражения амплитуда его значительно возрастала (до 300%), при этом укорачивался и л.п. (максимум в 2 раза). После низко- (3—10/сек.) и высокочастотного (30—100/сек.) раздражения коры в течение 5—10 сек. I и II компоненты в.п.

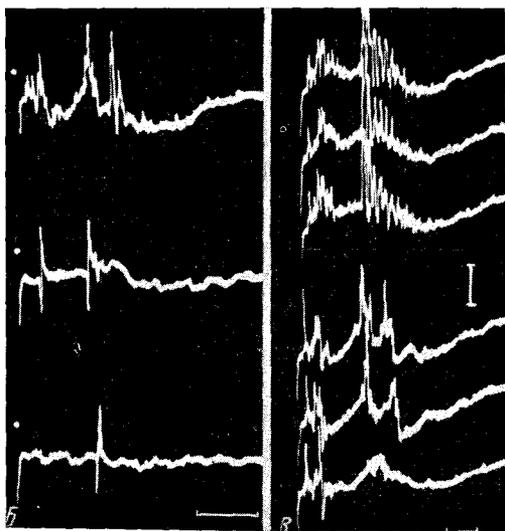
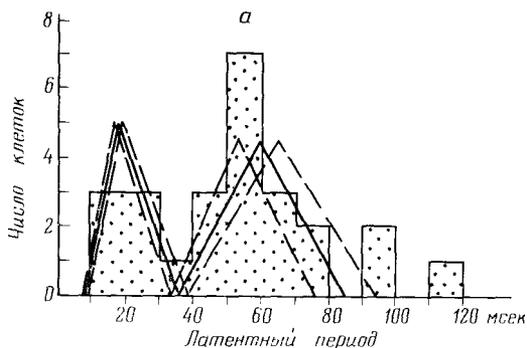


Рис. 3. Кортико-фугальные в.п. и нейрональные реакции в дорсальном таламусе черепахи. *a* — гистограмма распределения латентных периодов нейрональных реакций с наложенным схематическим изображением в.п. Штриховые линии — пределы стандартных отклонений временных параметров в.п. *б* — типы нейрональных реакций в круглом ядре. *в* — изменения ранних и поздних нейрональных разрядов в ходе ритмического (3/сек) раздражения общей коры; три нижние кривые — реакции на 1, 2 и 3 стимулы, три верхние — на 7, 8 и 9 (снизу вверх)

в ответ на одиночные стимулы облегчались (рис. 1). Облегчение II компонента намного превосходило облегчение I (максимум 100 и 500% соответственно). Ранние и поздние нейрональные реакции изменялись параллельно соответствующим компонентам в.п. Облегчение ранних нейрональных разрядов проявлялось обычно в небольшом укорочении (на несколько мсек.) л.п., поздние же реакции часто возникали лишь в процессе ритмической стимуляции или после ее прекращения. Их облегчение выражалось в возрастании числа спайков и более значительном укорочении л.п. (на 5—20 мсек.) (рис. 3в).

Не все попытки морфологов найти прямые проекции коры к дорсальному таламусу у рептилий оказались успешными. Г. Норткэйт (<sup>16</sup>) отрицает наличие прямых нисходящих связей дорсо-латеральной коры с таламусом у черепах. Нахождение их у рептилий другими авторами он связывает с сопутствующим повреждением стриатума. Напротив, А. А. Косарева (<sup>12</sup>) показала у черепах наличие прямых проекций, хотя и скудных, от общей коры и к в.к.т. и к круглому ядру. Вряд ли обнаруженные ею после удаления общей коры дегенерированные волокна и терминали в этих ядрах таламуса можно отнести к ретроградным изменениям, так как последние не были выявлены

у рептилий после обширной декорткации и в специальных исследованиях (17).

Данные, полученные в настоящей работе, также свидетельствуют о существовании прямых или олигосинаптических проекций от общей коры не только к н.к.т., но и круглому ядру. Величина л.п. кортико-фугального таламического в.п. (8 мсек.) не противоречит этому, так как у черепах проведение по внутрицентральному путю гораздо медленнее, чем у млекопитающих. Н.к.т. является сенсорным реле таламуса для проведения зрительной импульсации в общую кору черепах. Наличие двусторонних связей н.к.т. с корой переднего мозга — это еще одно доказательство в пользу сходства их взаимоотношений, хотя и в самых общих чертах, с взаимоотношениями н.к.т. и зрительной коры у млекопитающих. Круглое ядро у черепах является таламическим звеном текто-таламо-телэнцефальной интегративной системы. Подобно некоторым структурам неспецифического таламуса млекопитающих, оно не имеет прямых восходящих связей с корой, но, так же как они, получает от общей коры прямые или олигосинаптические проекции. Помимо этого круглое ядро и общая кора у черепах имеют двусторонние полисинаптические связи, опосредующие сходные формы реакций в одной из структур на раздражение другой.

Таким образом, таламо-кортикальные связи являются двусторонними уже у рептилий — на ранних стадиях формирования неокортекса в процессе эволюции позвоночных.

Институт эволюционной физиологии  
и биохимии им. И. М. Сеченова  
Академии наук СССР  
Ленинград

Поступило  
8 XII 1971

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> H. H. Jasper, C. Ajmone-Marsan, J. Stoll, Arch. Neurol. Psychiatr., 67, № 1, 155 (1952). <sup>2</sup> L. C. Widen, C. Ajmone-Marsan, Exp. Neurol., 2, № 5, 468 (1960). <sup>3</sup> С. П. Нарикашвили, Э. С. Мониава, С. М. Бутхузи, Физiol. журн. СССР, 57, № 7, 862 (1961). <sup>4</sup> С. П. Нарикашвили, Журн. высш. нервн. деят., 17, в. 5, 925 (1967). <sup>5</sup> E. G. Jones, T. P. S. Powell, Brain Res., 10, № 3, 369 (1968). <sup>6</sup> A. Brodal, Neurological Anatomy in Relation to Clinical Medicine, 1969. <sup>7</sup> J. T. de Vito, J. Comp. Neurol., 136, № 2, 193 (1969). <sup>8</sup> J. A. Campos-Ortega, W. R. Hayhow, P. F. de Clüver, Brain Behav. Evol., 3, № 5—6 (1970). <sup>9</sup> J. K. Harting, Ch. R. Noback, Brain Res., 25, № 1, 21 (1971). <sup>10</sup> А. М. Масс, Г. Д. Смирнов, Физиол. журн. СССР, 56, № 12, 1673 (1970). <sup>11</sup> Т. М. Загорулько, Журн. эвол. биохим. и физиол., 3, № 4, 342 (1967). <sup>12</sup> А. И. Карамян, Т. М. Загорулько и др., Кортикальная регуляция подкорковых образований головного мозга, Тбилиси, 1968, стр. 96. <sup>13</sup> С. Б. Исабекова, V научн. совещ., посвящ. памяти акад. Л. А. Орбели, Л., 1968, стр. 111. <sup>14</sup> W. C. Hall, F. F. Ebner, J. Comp. Neurol., 140, № 1, 101 (1970). <sup>15</sup> M. G. Belekova, A. A. Kosareva, Brain, Behav. Evol., 4, № 5, 337 (1971). <sup>16</sup> R. G. Northcutt, The Telencephalon of the Western Painted Turtle (*Chrysemys picta belli*), 1970. <sup>17</sup> T. P. S. Powell, L. Kruger, J. Anat., 94, № 4, 528 (1960).