

Н. М. Ипекчян, С. А. Бадалян

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КОРКОВО-ТАЛАМИЧЕСКИХ ПРОЕКЦИЙ РАЗЛИЧНЫХ СОМАТОТОПИЧЕСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЬСТВ ПЕРВИЧНОЙ МОТОРНОЙ И СЕНСОРНОЙ КОРЫ

Лаборатория физиологии вегетативной нервной системы (зав. — д-р биол. наук Л. Б. Нерсисян), лаборатория сенсомоторной интеграции (зав. — д-р биол. наук В. А. Саргсян), Институт физиологии им. Л. А. Орбели НАН РА, г. Ереван, Армения

Изучены особенности локализации и распределения корково-таламических проекций различных соматотопических представительств первичной моторной (MI) и сенсорной (SI) коры мозга кошки. Показано преимущественное окончание эфферентных волокон нейронов MI (поля 4y, 6ab) в вентральном заднелатеральном и медиальном (VPL, VPM), вентральном латеральном (VL) и ретикулярном (R) ядрах, расположенных в ростральной части таламуса (Т), в отличие от SI (поля 1, 2, 3a, 3b), проецирующейся преимущественно на каудальную часть Т, в ядра VPL, VPM и R. Показана латеромедиальная организация корково-таламических связей с преимущественной локализацией коркового представительства задних конечностей в латеральной части VPL-ядра, передних — в его медиальной части, лица и головы, помимо VPL-ядра, также в VM- и VPM-ядрах. Количественное сопоставление распределения корково-таламических эфферентных волокон разных соматотопических представительств MI показало, что наиболее обширными, массивными связями с ядрами Т (VPL, VL, R) отличается моторное представительство передних конечностей, за которым следует таковое задних конечностей, туловища, и, наконец, минимальное — лица и головы. При этом, в отличие от моторного представительства передних конечностей, а также лица и головы с равномерным распределением волокон в VPL-, VL- и R-ядрах, количество эфферентных волокон моторного представительства задних конечностей, идущих в VL-ядро, почти в 2,5 раза уступает их числу в VPL- и R-ядрах, тогда как представительство туловища имеет преимущественную проекцию на VL. Доминирующая корково-таламическая связь свидетельствует о большей задействованности исследованных ядер Т в осуществлении функциональной специализации определенных соматотопических представительств MI.

Ключевые слова: корково-таламические связи, первичная моторная и сенсорная кора, кошка

Концепция отдельной моторной и сенсорной коры, основанная на различиях цитоархитектонической и нейронной организации первичной моторной (MI) и сенсорной (SI) коры, многочисленные электрофизиологические исследования [25], клинические наблюдения [3], а также морфологические данные об отсутствии реципрокных связей между MI и SI [1] явились предпосылкой настоящего исследования.

На основе анатомических и физиологических закономерностей, создавших представление о единых таламокорковых системах, важно сопоставить локализацию нисходящих проекций MI и SI на таламус (Т) для определения возможного взаимодействия сигналов, поступающих из них в случае их перекрытия или при дивергентном распределении в отсутствие такового. Предполагается, что высокоинтегрированное, последовательное взаимодействие Т и коры большого мозга осуществляется системой нисходящих и восходящих связей, играющих важную роль в синхронизации

активности таламических и корковых нейронов [11]. Данные исследований нисходящих связей MI и SI, выполненных различными, а порой одними и теми же методами, довольно противоречивы. Так, показано отсутствие различий корково-таламической проекции MI и SI как у кошки [24], так и обезьяны [4]. При этом в других исследованиях отмечена преимущественная проекция MI на вентробазальный (VB) комплекс и вентролатеральное (VL) ядро Т в отличие от SI, проецирующейся исключительно на VB-комплекс [12, 16]. Более детально корково-таламические связи отдельных соматотопических представительств SI изучены у обезьян [14, 16]. Показана соматотопически организованная проекция различных корковых центров SI на каудальную часть Т, преимущественно на VB-комплекс [16]. Цель настоящего исследования — определение топографической организации корково-таламических эфферентных моторных представительств различных частей тела, сопоставление количественных характери-

Сведения об авторах:

Ипекчян Нинель Мнацакановна (e-mail: nipekchyan@gmail.com), Бадалян Сусанна Акоповна (e-mail: biosuso@mail.ru), Институт физиологии им. Л. А. Орбели НАН РА, Армения, 0028, г. Ереван, ул. Бр. Орбели, 22

стик нисходящих проекций, определяющих основные реципиенты каждого моторного представительства MI в ядрах T, а также выявление слоев коры и плотности расположения в них клеток, дающих начало корково-таламическим волокнам, источникам афферентации VL-ядра T.

Материал и методы. Эксперименты проведены на 20 кошках, которым электролитически разрушали небольшие участки различных соматотопических представительств MI и S1. Для гистологического анализа использован архивный материал, хранившийся в виде препаратов, окрашенных по методу Наута—Гигакса [20]. Кроме того, на 6 кошках проведена дополнительная серия экспериментов с микроинтелефоретическим введением пероксидазы хрена (ПХ) в VL-ядра T для определения ретроградно маркированных клеток коры, дающих начало корково-таламическим волокнам по методу М.М. Mesulam [18]. На основании полученных препаратов был создан оцифрованный банк срезов. Поля сенсомоторной коры определяли по атласу [9]. Соматотопические представительства разных частей тела в MI определяли согласно карте [21]. Ядра таламуса идентифицировали по Н.Н. Jasper и G.A. Ajmone-Marsan [10] в сопоставлении с анализом наших препаратов, поскольку стереотаксические координаты не могут быть критериями цитоархитектонических границ [23]. На препаратах, окрашенных по методу Наута—Гигакса [20], подсчитывали количество дегенерирующих волокон (ДВ) на сетке размером 1,5 мм² (об. 40, ок. 7). При этом выбирали участки с максимальной их плотностью расположения. В каждом ядре проводили 10 подсчетов. Определяли среднее значение и 95% доверительный интервал.

Результаты исследования. При локальном разрушении поля 4y — моторного представительства передних конечностей в латеральной сигмовидной извилине близко к латеральному краю крестовидной борозды (рисунки, K14) — ДВ направлялись от очага разрушения в составе внутренней сумки в T. Количество ДВ в ростральной части T в ретикулярном (R) ядре на уровне фронтальной Fr 12,5 составляло 130–190 (167±6). В вентральном переднем (VA) ядре ДВ обнаружено не было. Каудальнее на уровне Fr 11,5 количество ДВ в R-ядре составляло 190–260 (228±7). Обильная дегенерация волокон наблюдалась в медиальной части вентрального задне-латерального (VPLm) ядра, где количество ДВ достигало 400–450 (428±5). Значительное число ДВ наблюдалось также в вентромедиальной части VL-ядра, где их количество составляло 320–420 (360±10). Единичные ДВ были обнаружены в центральном латеральном (CL) ядре 25–50 (36,9±2,8). На уровне Fr 11 количество ДВ в отмеченных выше ядрах T совпадало с тем же на уровне Fr 11,5. Каудальнее на уровне Fr 10,5 количество ДВ резко убывало и составляло в VPLm-ядре 30–90 (64±6) и в VL-ядрах 30–85 (61±6). На уровне Fr 10,0 и каудальнее ДВ не наблюдалось. Кроме ядер R, VPL, VL и частично ядра CL, в остальных ядрах T ДВ также обнаружено не было.

При локальном разрушении поля 4y — моторного представительства задних конечностей в медиальной части задней сигмовидной извилины (см. рисунок, K12) ДВ в составе внутренней сумки спускались в T. В ростральной части последнего на уровне Fr 12,5 ДВ переходили из внутренней сумки в R-ядро, где их количество составляло 200–320 (272±11). В вентральном переднем ядре (VA) ДВ не прослеживались. Каудальнее на уровне Fr 11,5 основная часть ДВ переходили из R-ядра в латеральный край ядра VPL. На этом уровне количество ДВ в R-ядре составляло 270–350 (307±8), в VPL-ядре, соответственно, 270–350 (308±9). Небольшое число ДВ 50–110 (81±6) наблюдалось также в VL-ядре. Единичные ДВ были в ядре CL. В VPLm-ядре и вентромедиальном (VM) ядре ДВ обнаружены не были. Не было ДВ также в остальных ядрах T.

При локализации очага разрушения в медиальной части передней сигмовидной извилины (поле bab, погранично с полем 4y) — моторном представительстве туловища, шеи и отчасти плеча (см. рисунок, K13) ДВ проходили в составе внутренней сумки в ядро R на уровне Fr 12,5. В этом ядре количество ДВ составляло 160–200 (181±4). На уровне Fr 11,5 ДВ переходили из R-ядра в ядра VPL и VL и далее следовали в ядро VM. Количество ДВ в R-ядре составляло 110–165 (142±6), в ядре VPL 30–120 (78±30), в VL 80–210 (135±42) и, наконец, в ядре VM 80–167 (116±30). Несколько каудальнее, на уровне Fr 11 количество ДВ в R-ядре составляло 180–240 (198±32), в ядрах VPL 90–167 (116±30), в VL 80–210 (139±52) и в VM 80–167 (116±30). Каудальнее (Fr 10,5) ДВ в T не наблюдались.

При локальном разрушении поля bab — моторном представительстве головы и лица в нижней части передней сигмовидной извилины над пре-сильвиевой бороздой K15 небольшое количество ДВ направлялись к ростральной части T и оканчивались в R-ядре на уровне Fr 12,5. Количество ДВ в этом ядре составляло 30–90 (60±6). Каудальнее на уровне Fr 11,5 ДВ переходили из R-ядра в часть VPLm и VL-ядер. Количество ДВ составляло в части VPLm и в ядрах 35–100 (68±7), в VL 16–50 (37±4) и в VM 35–100 (68±7). Количество ДВ на уровне Fr 11,0 совпадало с таковым на уровне Fr 11,5. Каудальнее, на уровне Fr 10,5 количество ДВ в R-ядре составляло 90–167 (116±30), в части VPLm 120–170 (142±6), ядрах VL 20–60 (37±4) и VM 110–150 (142±6) и были единичными в ядре CL. ДВ прослеживались на уровне Fr 10, эти волокна оканчивались в вентральном заднемедиальном (VPM) ядре, количество их составляло 70–100 (88±5). Следует указать на незначительное

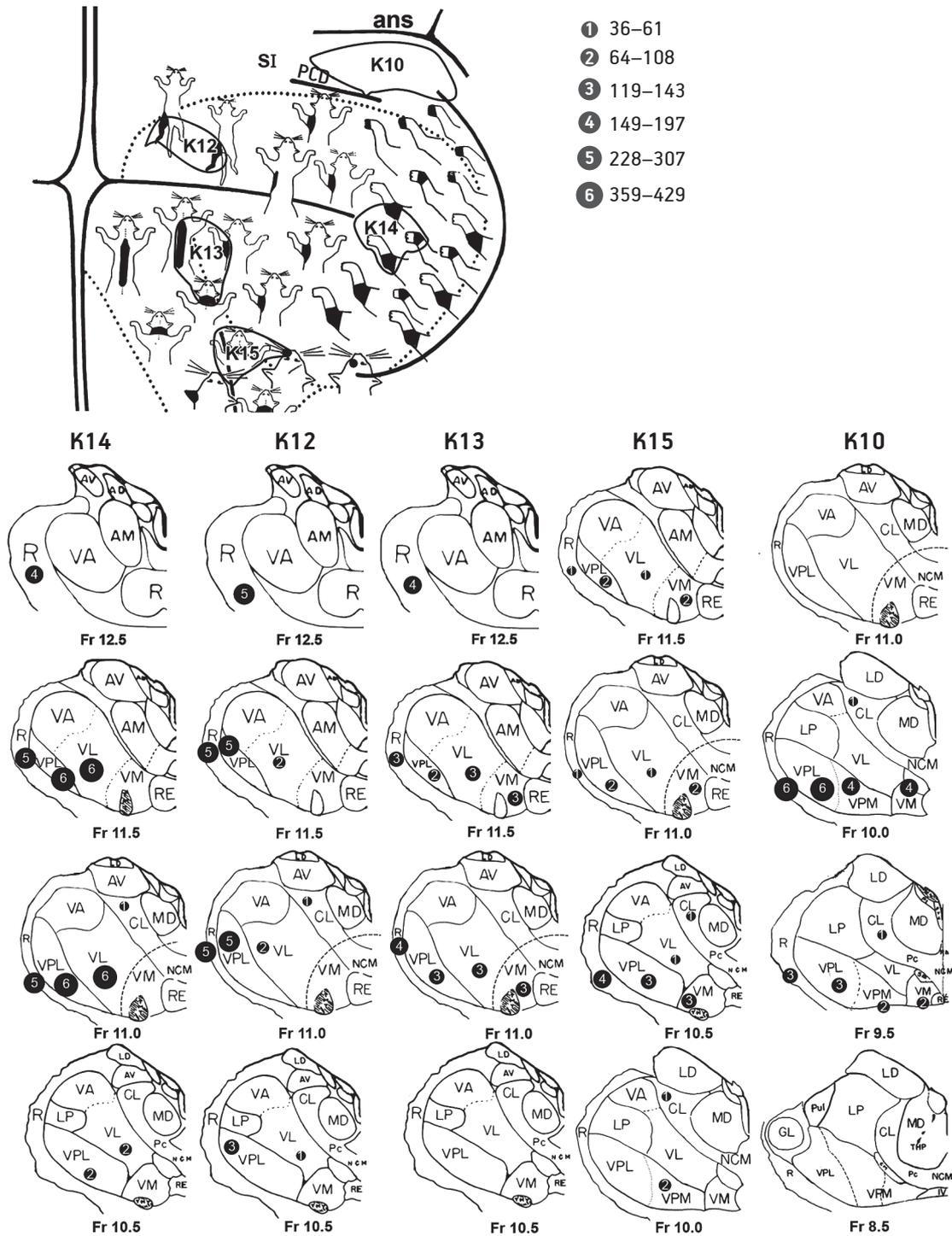


Схема моторных представлений частей тела кошки при разрушениях разной локализации отделов первичной моторной и сенсорной коры мозга.

Сверху слева замкнутые линии с номерами кошек (K12, K13, K14, K15 и K10) соответствуют очагам разрушения в коре. Справа сверху кружки разной величины с цифрами (1, 2, 3, 4, 5, 6) — минимальное и максимальное количество корково-таламических волокон. Ниже — фронтальные срезы оперированных кошек с определением ядер таламуса согласно атласу [10], темные кружки с цифрами соответствуют среднееарифметическим показателям количества корково-таламических волокон; пунктирная линия — граница MI, снаружи от которой располагается SI; ans — анзатная борозда; AD, AM, AV — переднедорсальное, переднемедиальное и переднеventральное, CL — центральное латеральное ядра, GL — латеральное коленчатое тело, LP — латеральное заднее, MD — медиодорсальное, NCM — центральное медиальное, R — ретикулярное ядра, PSD — закрестовидное возвышение, RE — реунальное, VL, VM — вентральное латеральное и вентральное медиальное, VPL, VPM — вентральное заднелатеральное и вентральное заднемедиальное ядра таламуса

число эфферентных волокон, направляющихся из моторного представительства головы и лица в ядра Т, и на то, что они тонкие, выявляющиеся лишь при 400-кратном увеличении.

При локализации очага разрушения в полях 3а, 3б, 2, 1 — сенсорном представительстве передних конечностей, туловища, лица и проксимальных частей задних конечностей в верхнелатеральном крае латеральной сигмовидной извилины кзади от закрестовидного возвышения (PCD) ДВ, в отличие от предыдущих случаев, не прослеживались в ростральной части Т на уровне Fr 12, 11,5 и 11. ДВ появлялись на уровне Fr 10,0, при этом их количество в R-ядре составляло 300–405 (380 ± 11), в VPLm и VPLl частях 350–450 (408 ± 28) и в ядре VPM 120–200 (149 ± 26). На уровне Fr 9,5 количество ДВ и R- в VPL-ядрах составляло 115–160 (131 ± 4), а в VPM — 70–110 (88 ± 5). Каудальнее ДВ в Т обнаружены не были.

Таким образом, как следует из изложенного, наиболее обширными, массивными корково-таламическими связями отличается моторное представительство передних конечностей. Эфферентные волокна отмеченного представительства почти равномерно распределялись в VPL-, VL- и R-ядрах на уровне Fr 12,5 — 11 (см. рисунок, K14). Количество эфферентных волокон представительства задних конечностей несколько уступало таковому представительства передних конечностей. Эфферентные волокна коркового центра задних конечностей оканчивались в тех же ядрах Т (VPL, VL, R) на уровне Fr 12,5 — 11,0 (см. рисунок, K12). Количество корково-таламических волокон моторного представительства туловища и шеи было значительно меньше. Эти волокна оканчивались в ядрах VPL, VL, R и VM на уровне Fr 12,5 — 11,0 (см. рисунок, K13). Минимальное число эфферентных волокон в Т наблюдалось при разрушении моторного представительства лица и головы. Эти волокна оканчивались в ядрах VPL, VL, R, VM и VPM на уровне Fr 11,5 — 10,0 (см. рисунок, K15). При разрушении SI кзади от PSD с вовлечением в очаг разрушения сенсорного представительства задних, передних конечностей и лица массивная проекция ДВ наблюдалась в каудальном крае Т в ядрах VPL, R и VPM на уровне Fr 10,0 — 9,5 (см. рисунок, K10).

Обсуждение полученных данных. Результаты настоящего исследования свидетельствуют о локальном, дискретном распределении корково-таламических эфферентных волокон нейронов MI и SI в ядрах Т. Эти различия касаются как ростокаудальной ориентации эфферентных волокон нейронов MI и SI, так и ядер Т,

являющихся основными реципиентами полей 4у и 6аb MI. Так, согласно полученным данным, основными реципиентами полей 4у и 6аb являются ядра VPL, VL, R и VPM, расположенные, преимущественно, в ростральной части Т на уровне Fr 11,5 и 11,0 в отличие от SI (поля 1, 2, 3а, 3б), проецирующейся на каудальный край Т (Fr 10,0 и 9,5) на ядра VPL, VPM и R. Иначе говоря, наблюдается более обширная проекция MI с эффективным вовлечением, помимо VB-комплекса и R-ядер, также VL-ядра, в отличие от SI с локальным распределением эфферентных волокон, не выходящих за пределы VB-комплекса и ядра R. Результаты настоящего исследования относительно ориентации и окончания эфферентных волокон MI, помимо VB-комплекса ядер также в VL-ядре, а SI исключительно в VB-комплексе, согласуются с данными, полученными на кошках [12] и обезьянах [16, 25] и совпадают со сведениями об аналогичных реципрокных связях ростральной части (VPL, VL с MI и каудальной части VPL с SI) [25]. Следует отметить, что, несмотря на локальность распределения корково-таламических эфферентных волокон нейронов MI в ростральной части VPL (Fr 11,0) и SI — соответственно в каудальной (Fr 10,0), незначительная разница в их ориентации во фронтальной плоскости (не более 1 мм) свидетельствует о возможном перекрытии моторных и сенсорных эфферентных проекций на Т у кошки. Об этом свидетельствует общность citoархитектонической организации искусственно разделенных, отмеченных частей VPL-ядра у кошки [23] и обезьяны [13], вероятно, обеспечивающая взаимодействие клеток VPL-ядра в проведении корковых импульсов, исходящих как от MI, так и от SI. При этом, важная роль в целостной работе VPL-ядра принадлежит рассеянным ретикулярным клеткам с их длинными, иногда доходящими до 2 мм дендритами, собирающими импульсацию в широком бассейне клеток и сложными аксонными системами, с многочисленными коллатеральными, влияющими на соседние нейроны [2]. Вероятно, этим объясняются клинические наблюдения у больных с очагами повреждения в Т, проявляющимися гемиплегией и гемипарезами, в отличие от нарушений исключительно двигательных функций при локальных корковых разрушениях MI и чувствительных — SI [3].

Помимо особенностей проекции и ростокаудальной ориентации корково-таламических эфферентных волокон из MI и SI, выявлены существенные различия в локализации проекционных волокон разных соматотопических представительства MI в ядрах Т. Так, показана преимущественная проекция моторного представительства

передних конечностей, а также лица и головы на медиальную часть VPL-ядра, представительства задних конечностей — на латеральную часть этого ядра, и, наконец, представительства туловища, лица и головы, помимо VPL- на VM-, а представительства лица и головы и на VPM-ядро. Таким образом, локальность организации эфферентных проекций корковых представительств разных частей тела на ядра Т, именно моторного представительства задних конечностей на латеральную часть VPL-ядра, передних конечностей на его медиальную часть, туловища и шеи, помимо VPL-ядра на VM-ядро, головы и лица также на VPM-ядро, свидетельствует о гомункулярной организации Т у кошки, аналогичной корковой. Полученные результаты в общих чертах совпадают с литературными данными распределения корковых эфферентных проекций у кошек [25] и обезьян [16].

Как следует из результатов настоящего исследования, почти равномерное распределение корково-таламических волокон моторного представительства передних конечностей в ядрах Т (VPL, VL, R), превышающее число нисходящих эфферентных волокон из остальных моторных представительств МI, свидетельствует о максимальном вовлечении отмеченных ядер Т в двигательные реакции, исходящие из коркового центра передних конечностей. Этим, вероятно, обусловлено у людей с разрушением VL-ядра при болезни Паркинсона уменьшение амплитуды тремора пальцев рук [5].

При сопоставлении распределения количества эфферентных волокон от нейронов МI в ядрах VPL и R было обнаружено почти одинаковое их число, что подтверждает данные E.G.Jones [1] об окончании всех коллатералей эфферентных волокон коры, идущих в эти ядра. Как следует из результатов настоящего исследования, равное количество волокон в ядрах VPL и R, зависящее от локализации очага разрушения, свидетельствует о том, что в реализацию двигательных команд, исходящих от различных соматотопических представительств, вовлекается почти одинаковое количество клеток этих ядер. E.G.Jones [11] предполагает, что наличие коллатералей того же корково-таламического волокна, идущих к ГАМК-ергическим клеткам R-ядра, делает возможным для коры оказывать более глубокое дисинаптическое тормозное действие на релейные клетки Т. При этом, несмотря на почти одинаковое число кортико-фугальных волокон, оканчивающихся в R- и VPL-ядрах, результаты P.Golshani и соавт. [6] о значительном превышении числа корково-таламических рецепторов глутамата в

R, чем в VPL-ядре, свидетельствуют о более эффективном кортико-фугальном влиянии коры на R- чем на VPL-ядро.

Сопоставление количества волокон в VPL- и VL-ядрах показало, что в отличие от моторного представительства передних конечностей с аналогичным числом равномерно проецирующихся на VPL- и VL-ядра, количество эфферентных волокон моторного представительства задних конечностей в VL-ядре почти в 2,5 раза уступает числу волокон в VPL-ядре. Менее значительное различие соотношения количества эфферентных волокон в VPL- и VL-ядрах наблюдается при разрушении моторного представительства лица и головы. В отличие от предыдущих случаев небольшое превышение числа эфферентных волокон в VL-ядре над таковым в VPL-ядре наблюдалось при локализации очага разрушения в моторном представительстве туловища и шеи на уровне Fr 11,5 и 11,0 у K13, что подтверждает данные E.Rinvik [24] о преимущественной проекции передней сигмовидной извилины на VL-ядро. Однако, как следует из настоящего исследования, только верхняя часть передней сигмовидной извилины, прилежащая к крестовидной борозде (моторное представительство туловища и шеи), более массивно проецируется на VL-ядро. Таким образом, в отличие от аналогичного билатерального распределения количества эфферентных волокон нейронов МI в VPL- и R-ядрах, выявлены различия этих показателей моторных представительств в VPL- и VL-ядрах. Массивное вовлечение VL-ядра в организацию корково-таламических проекций моторных представительств передних конечностей, туловища и шеи, вероятно, обеспечивает более эффективное его участие в механизмах корковых импульсных потоков, исходящих из отмеченных выше центров МI. Кроме того, в реализации нисходящих корковых команд выявленные нами массивные проекции моторных представительств передних конечностей, а также туловища и шеи на VL-ядро, являющиеся основным местом приложения импульсов, поступающих из центральных ядер мозжечка, могут иметь определенное значение для понимания деятельности корково-таламо-мозжечковой системы влияний. Результаты настоящего исследования о значительной конвергенции проекции моторных представительств передних конечностей, туловища и шеи на VL-ядро совпадают с аналогичными данными, полученными нами при введении ретроградного маркера ПХ в VL-ядро Т. При этом меченые нейроны в большом количестве локально распределялись в моторном представительстве передних конечностей — в поле 4у (латеральной сигмовидной извилине), туловища

и шеи — в поле 6ab (верхний край передней сигмовидной извилины). Небольшое число меченых нейронов наблюдались в моторном представительстве задних конечностей, головы и лица. Что касается послойного распределения, ретроградно маркированные нейроны при введении ПХ в VL-ядро были локализованы преимущественно в VI и нижней части V слоев полей 4u и 6ab, что совпадает с аналогичными данными, полученными на кошках [19], мышах [17, 22] и обезьянах [15].

Таким образом, распределение корково-таламических волокон далеко не случайно, оно специфично для каждого моторного представительства как в отношении локализации, так их количества, определяющего степень вовлечения и эффективность участия каждого ядра Т в проведении импульсных потоков, исходящих из определенного моторного представительства коры. При этом доминирующая корково-таламическая проекция свидетельствует о большей задействованности таких ядер Т в осуществлении функциональной специализации определенных соматотопических представительств МI. Результаты настоящего исследования локального распределения эфферентных волокон разных соматотопических представительств коры в Т совпадают с аналогичным распределением афферентных волокон кожной и мышечно-суставной чувствительности, восходящих от тех же частей тела в VB-комплекс [13, 17]. Микроэлектродными исследованиями [27] подтверждена концепция четырех соматотопически организованных релейных ядер в VB-комплексе, в каждом из которых доминирует субмодальный вход от определенной части тела, а именно, представительства лица и головы в медиальном крае VB-комплекса, латеральнее — представительства передних конечностей, затем задних, медиолатерально — туловища и в самом латеральном крае — представительство хвоста. Иначе говоря, корковый эфферентный выход МI, пространственно организованный по соматотопическому принципу, взаимодействует в VB-комплексе с восходящими афферентными волокнами, несущими чувствительную информацию от аналогичных частей тела. Известно, что имеются различия структурной организации корково-таламических эфферентных и восходящих афферентных волокон, которые, соответственно, являются вероятностными и доминантными [2]. Последние обеспечивают надежность проведения информации. Незначительная таламокорковая проекция восходящих волокон [11] предполагает более эффективное участие именно релейных клеток таламуса в организации двигательного поведения. Исходя из изложенного, можно согласиться с предпо-

ложением R.W.Guillery и S.M.Sherman [8] о том, что таламокорковые проекции обеспечивают кору информацией с более низкого уровня на следующий, более высокий уровень. Как следует из результатов настоящего исследования, топическая организация корково-таламических связей, особенности количественных характеристик, обеспечивающих степень вовлечения каждого из исследованных ядер Т в контроль двигательной активности, исходящей из локального коркового центра, свидетельствует о задействовании исследованных ядер в осуществлении функциональной специализации определенных соматотопических представительств МI.

Т и кора мозга представляют собой высокоинтегрированную единицу, которая динамически регулирует таламическую афферентацию периферических данных, трансформируя интегративную активность обратно к коре [7].

ЛИТЕРАТУРА

1. Ипекчян Н.М., Бадалян С.А. Первичная моторная и первичная сенсорная кора — два локальных корковых центра сенсомоторного представительства тела // *Морфология*. 2013. Т. 143, вып. 2. С. 7–12.
2. Леонтович Т.А. Нейронная организация подкорковых образований переднего мозга. М.: Медицина, 1978.
3. Скоромец А.А., Скоромец А.П., Скоромец Т.А. Топическая диагностика очаговых поражений нервной системы // *Нервные болезни*. М.: МЕД прессинформ, 2008. С. 197–220.
4. Castman-Berrevoets C.E., Kuypers H.G.J.M. Differential laminar distribution of corticothalamic neurons projecting to the VL and center median. An HRP study in the cynomolgus monkey // *Brain Res*. 1978. Vol. 154, № 2. P. 359–365.
5. Duval C., Panisset M., Strafelia A.P., Sadiket A.F. The impact of ventrolateral thalamotomy on tremor and voluntary motor behavior in patients with Parkinson's disease // *Exp. Brain Res*. 2006. Vol. 170, № 2. P. 160–171.
6. Golshani P., Liu X-B., Jones E.G. Differences in quantal amplitude reflect GLUR₁-subunit number at corticothalamic synapses on two populations of thalamic neurons // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2001. Vol. 98. P. 4172–4177.
7. Groh A., Hajnalka B., Rebecca A.M. et al. Convergence of cortical and sensory driver inputs on single thalamocortical cells // *Cereb. Cortex*. 2014. Vol. 24, № 12. P. 3167–3179.
8. Guillery R.W., Sherman S.M. Branched the thalamic afferents: What are the messages that they relay to the cortex? // *Brain Res. Rev*. 2011. Vol. 66. P. 205–219.
9. Hassler R., Muhs-Clement K. Architectonischer Aufbau des sensorischen und parietalen Cortex der Katze // *J. Hirnforsch.* 1964. Bd. 6, № 4. S. 377–420.
10. Jasper H.H., Ajmone-Marsan G.A. A stereotaxic atlas of the diencephalon of the cat. Ottawa: National. Res. Council. 1954.
11. Jones E.G. Thalamic circuitry and thalamocortical synchrony // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 2002. Vol. 357. P. 1659–1973.
12. Jones E.G., Burton H. Cytoarchitecture and somatic sensory connectivity of thalamic nuclei other than the ventrobasal complex in the cat // *J. Comp. Neurol.* 1974. Vol. 154, № 4. P. 395–432.

13. Jones E. G., Friedman D. P. Projection pattern of functional components of thalamic ventrobasal complex on monkey somatosensory cortex // *J. Neurophysiol.* 1982. Vol. 48, № 2. P. 521–544.
14. Jones E. G., Friedman D. P., Hendry S. H. C. Thalamic basis of place and modality-specific columns in monkey somatosensory cortex: a correlative anatomical and physiological study // *J. Neurophysiol.* 1982. Vol. 48, № 2. P. 545–568.
15. Jones E. G., Wise S. P. Size, laminar and columnar distribution of efferent cells in the sensory-motor cortex of monkeys // *J. Comp. Neurol.* 1977. Vol. 175, № 4. P. 391–438.
16. Jones E. G., Wise S. P., Goulter J. D. Differential thalamic relationships of sensory-motor and parietal cortical fields in monkeys // *J. Comp. Neurol.* 1979. Vol. 183, № 4. P. 833–882.
17. Kaas J. H., Nelson R. J., Sur M. et al. The somatotopic organization of the ventroposterior thalamus of the squirrel monkey, *saimiri sciureus* // *J. Comp. Neurol.* 1984. Vol. 226, № 1. P. 111–140.
18. Mesulam M. M. Tetramethylbenzidine for horseroad peroxidase neurochemistry: a non-carcinogenic blue reaction product with superior sensitivity for visualizing neural afferents and efferents // *J. Histochem. Cytochem.* 1978. Vol. 26, № 2. P. 106–117.
19. Na J., Kakei S., Shinoda Y. Cerebellar input to corticothalamic neurons in layers V and VI in the motor cortex // *Neurosci. Res.* 1997. Vol. 28, № 1. P. 77–91.
20. Nauta W. J. H., Gyax P. A. A silver impregnation of degenerating axons in the central nervous system: a modified technic // *Stain Technol.* 1954. Vol. 29, № 1. P. 91–93.
21. Nieoullon A., Respal-Padel L. Somatotopic localization in cat motor cortex // *Brain Res.* 1976. Vol. 105, № 3. P. 405–422.
22. Petrof I., Viaene A. N., Sherman S. M. Two populations of corticothalamic and interareal corticocortical cells in the subgranular layers of the mouse primary sensory cortices // *J. Comp. Neurol.* 2012. Vol. 520, № 8. P. 1678–1686.
23. Rinvik E. A re-evaluation of the cytoarchitecture of the ventral nuclear complex of the cat's thalamus on the basis of corticothalamic connections // *Brain Res.* 1968. Vol. 8, № 2. P. 237–254.
24. Rinvik E. The corticothalamic projection from the pericruciate and coronal gyri in the cat. An experimental study with silver impregnation methods // *Brain Res.* 1968. Vol. 10, № 2. P. 79–119.
25. Rosen I., Asanuma C. Peripheral afferent input to the forelimb area of the monkey motor cortex: input – output relationship // *Exp. Brain Res.* 1972. Vol. 14. P. 257–273.
26. Tracey D. J., Asanuma C., Jones E. G., Porter R. Thalamic relay to motor cortex: Afferent pathways from brain stem, cerebellum and spinal cord in monkeys // *J. Neurophysiol.* 1980. Vol. 44, № 3. P. 532–554.

Поступила в редакцию 03.12.2014
Получена после доработки 01.10.2015

THE DISTRIBUTION OF CORTICO-THALAMIC PROJECTIONS OF DIFFERENT OF DIFFERENT SOMATOTOPIC REPRESENTATIONS OF PRIMARY MOTOR AND SENSORY CORTEX

N. M. Ipekchyan, S. A. Badalyan

The peculiarities of localization and distribution of corticothalamic efferents of different somatotopic representations of primary motor (MI) and sensory (SI) cortex were studied in cat brain. MI efferent fibers (4y, 6ab areas) preferentially projected to ventral posterolateral and medial (VPL, VPM), ventrolateral (VL), and reticular (R) nuclei, localized in rostral part of the thalamus (T), as opposed to SI (areas 1, 2, 3a, 3b), which projected preferentially to caudal part of T, VPL, VPM and R nuclei. Latero-medial organization of cortico-thalamic connections was demonstrated, with predominant localization of cortical representation of hindlimbs in the lateral part of VPL, of forelimbs — in the medial part of VPL, of face and head — also in VM and VPM. Quantitative analysis of the distribution of corticothalamic efferents of different somatotopic representations of MI has demonstrated the most extensive, massive connections with T nuclei (VPL, VL, R) of the motor representation of forelimb, followed by the representation of hindlimb, trunk and, finally, the minimal projection of the representation of face and head. As opposed to motor representation of the forelimb and also of the face and head, with uniform distribution of fibers in VPL, VL and R, the number of efferents of motor representation of hindlimb, passing in VL, was almost 2.5 time lower than in VPL and R, whereas the representation of trunk had the predominant projection to VL. Dominant cortico-thalamic connection suggests greater involvement of T nuclei studied in the realization of functional specialization of certain somatotopic representations of MI.

Key words: *cortico-thalamic connections, primary motor and sensory cortex, cat*

Laboratory of Physiology of the Autonomic Nervous System, Laboratory of Sensorimotor Integration, L.A.Orbeli Institute of Physiology NAS RA, Yerevan, Republic of Armenia