# А.И.Горбачевская

## Морфология. 2015

# ОРГАНИЗАЦИЯ ПРОЕКЦИЙ ЛАТЕРАЛЬНЫХ ЯДЕР ПОКРЫШКИ СРЕДНЕГО МОЗГА НА БАЗАЛЬНЫЕ ГАНГЛИИ МОЗГА СОБАКИ

Лаборатория физиологии высшей нервной деятельности (зав. — д-р биол. наук В.Т.Шуваев), Институт физиологии им. И.П.Павлова РАН, Санкт-Петербург

Организация проекций латеральных ядер покрышки среднего мозга (вокругножкового, околопетлевого, ядра ручки заднего холмика) на функционально различные ядра системы базальных ганглиев мозга собаки (n=34) была исследована методом, основанным на ретроградном аксонном транспорте пероксидазы хрена. Определено, что исследуемые ядра среднего мозга вовлечены в функционально различные цепи, компонентами которых являются базальные ганглии. Эти ядра иннервируют области скорлупы, бледного шара, клиновидного и подклиновидного ядра, которые на основании их преобладающих связей с моторными или лимбическими ядрами мозга являются моторными или лимбическими, а также области хвостатого и прилежащего ядер, внутриножкового ядра, компактную часть ножкомостового ядра, получающие проекции от функционально различных срезов, окрашенных по Нисслю, позволил уточнить анатомическую топографию отдельных латеральных ядер покрышки среднего мозга. На основании гистохимической реакции на NADPH-диафоразу определена холинергическая природа их нейронов.

Ключевые слова: базальные ганглии, стриатум, паллидум, вокругножковое ядро, собака

Латеральные ядра покрышки среднего мозга (вокругножковое — PPd, околопетлевое, ядро ручки заднего холмика) привлекают внимание неврологов [7], но сведения об их локализации в мозгу противоречивы [1, 4, 10]. В атласе мозга собаки [1] PPd обозначено дорсальнее основания ножки мозга и медиально от субталамического ядра, а в других атласах: мозга собаки [6], обезьяны [11], крысы [14] указано, что РРd располагается латерально от этого ядра, над основанием ножки мозга и вентральнее крупноклеточной части медиального коленчатого тела. Следует отметить, что уровни срезов мозга, на которых это ядро указано, не всегда совпадают у разных животных. Кроме PPd, на более каудальных уровнях протяжения медиального коленчатого ядра обозначены околопетлевое ядро и ядро ручки заднего холмика. В атласах мозга, в которых PPd не указано, именно последние ядра у кошки отмечены под медиальным коленчатым телом на всём его протяжении [5, 8]. К настоящему времени уже признано, что аналогом ядра ручки заднего холмика является PPd [4], к которому относят и самую каудальную область неопределённой зоны [16]. Исходя из этого, целесообразно рассматривать ядра, идентифицированные на разных уровнях срезов мозга, но в одной и той же области покрышки среднего мозга, как единый комплекс PPd.

PPd, наряду с базальными ганглиями, которые, как известно [18], все связаны с патогенезом неврологических заболеваний, привлекает внимание клиницистов как возможная мишень, высокочастотная стимуляция которой способствует облегчению патологических симптомов у больных [7]. Для понимания механизма функционирования базальных ганглиев в норме и при их патологии были предложены многочисленные модели [15, 18]. Существенно облегчила понимание путей проведения функционально различной информации и её интеграции в мозгу модель, в основу которой было положено «сетевое» устройство мозга [19]. Впоследствии «сетевыми» признали наблюдаемые функционально различные расстройства у неврологических больных [18]. Они возникают при дисфункции не одного, а нескольких, составляющих сеть функциональных цепей, в состав которых входят базальные ганглии. Очевидно, что для определения функциональной специфичности расстройств и уточнения в сети полей, воздействие на которые уменьшит патологические симптомы, необходимо знание связей всех ядер сети, в том числе и латеральных ядер покрышки среднего мозга. Связи этих ядер с базальными ганглиями мало исследованы у животных и вообще не рассматривались у собаки.

Цель настоящего исследования — уточнить анатомическую топографию ядер латеральной

#### Сведения об авторах:

Горбачевская Алла Ивановна (e-mail: aig@infran.ru), лаборатория физиологии высшей нервной деятельности, Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН, 199034, Санкт-Петербург, наб. Макарова, б

области покрышки среднего мозга и определить холинергическую природу их нейронов, а также изучить проекции этих ядер на функционально различные сегменты структур стриопаллидума, ножкомостового ядра и комплекса глубокого среднемозгового ядра мозга собаки.

Материал и методы. Работа выполнена на 34 взрослых беспородных собаках в соответствии с «Правилами проведения работ с использованием экспериментальных животных» (приложение к приказу № 755 от 12.08.1977 г. МЗ СССР). Операцию, как и перфузию, осуществляли под внутривенным наркозом — 2,5 мг/кг пропофола (Б.Браун Мельзунген АГ, Германия) после предварительного внутримышечного введения рометара (4 мг/кг). В качестве маркеров использовали 0,12-0,08 мкл 40% водного раствора пероксидазы хрена (ПХ) (Sigma, тип VI, США). В стерильных условиях по стереотаксическим координатам атласа [6] маркер вводили шприцем Гамильтона в функционально различные сегменты структур стриопаллидума — стриатум (хвостатое и прилежащее ядра, скорлупу) и паллидум (бледный шар, внутриножковое ядро, вентральный паллидум), а также в диффузную и компактную части ножкомостового ядра и подструктуры комплекса глубокого среднемозгового ядра. Спустя 48 ч после введения маркера, под глубоким наркозом производили перфузию головного мозга. Эту процедуру, а также последующую обработку мозга осуществляли по прописи [12], используя тетраметилбензидин для гистохимического выявления ПХ в телах нейронов.

У каждого животного клетки, маркированные ПХ, в исследуемых структурах подсчитывали на каждом срезе мозга всей фронтальной серии и регистрировали те срезы, на которых было их максимальное число. Для анализа были отобраны животные с четкой локализацией инъецированных маркеров в структурах базальных ганглиев.

Для уточнения анатомической топографии отдельных ядер латеральной покрышки среднего мозга был использован классический метод Ниссля с окраской крезиловым фиолетовым фронтальной серии целлоидиновых срезов мозга собаки.

Для идентификации NADPH-диафоразо- (NADPH-d-) содержащих нейронов [17] в качестве фиксатора использовали охлажденный (4 °C) 4% раствор параформальдегида на фосфатном буфере (pH 7,4), в котором после перфузии мозг оставляли на 1 сут. В течение следующих суток мозг отмывали от фиксатора в 15% растворе сахарозы (4 °C) на фосфатном буфере. Далее серию замороженных фронтальных срезов в течение 30 мин при 37 °C инкубировали в 0,1 М растворе Tris-HCl (pH 8,0), который содержал 1 ммоль  $\beta$ -NADPH-d, 15 ммоль натриевой соли яблочной кислоты, 0,2 ммоль нитросинего тетразолия (все использованные реактивы — фирмы Sigma, США). Затем срезы помещали на предметные стёкла, высушивали, проводили через этанол возрастающей концентрации, ксилол и заключали в канадский бальзам.

Результаты исследования. На основании анализа срезов мозга собаки из атласа и срезов мозга, окрашенных в настоящем исследовании по Нисслю, составлена схема локализации исследуемых ядер латеральной покрышки среднего мозга (*puc. 1*). Дорсально к основанию ножки мозга и вентральнее латерального и медиального коленчатого ядер на более ростральных уровнях (13.0–11.0) находится каудальный отдел неопределённой зоны, на средних уровнях (10.0–8.0) вентральнее крупноклеточной части медиального коленчатого ядра — PPd и на более каудальных уровнях (7.0–5.0) — околопетлевое ядро и ядро ручки заднего холмика.

Полученные данные о распределении меченых нейронов в латеральных ядрах покрышки среднего мозга при инъекции ретроградного маркера в структуры, входящие в морфофункциональную систему базальных ганглиев, представлены в *таблице*. У животных (см. таблицу, собаки  $\mathbb{N}$  1–6), которым вводили маркер в хвостатое ядро, меченые нейроны обнаруживались в PPd (*рис. 2, а*) и околопетлевом ядрах только при введении маркера в вентролатеральный сегмент этого ядра (см. таблицу, собака  $\mathbb{N}$  6). При инъекции маркера в дорсолатеральный, дорсомедиальный и вентральный сегменты хвостатого ядра меченых нейронов не было ни в одном исследуемом ядре.

В следующей группе животных (см. таблицу, собаки № 7–8), которым инъецировали маркер в вентральную скорлупу, меченые нейроны были отмечены в РРd и околопетлевом ядрах (см. рис. 2, б), а у собак № 9–10 (см. таблицу) при введении маркера в дорсальную скорлупу, кроме этих ядер, ещё и в каудальном отделе неопределённой зоны. При введении маркера в медиальный сегмент прилежащего ядра (см. таблицу, собаки № 11–12) маркированных нейронов не было выявлено ни в одной из рассматриваемых структур. Когда маркер инъецировали в латеральный сегмент прилежащего ядра (см. таблицу, собаки № 13–14), меченые нейроны были обнаружены в околопетлевом ядре.

У животных, которым вводили маркер в дорсальный сегмент бледного шара (см. таблицу, собаки № 15–16), а также в дорсальный и вентральный сегмент этого ядра (см. таблицу, собаки № 17–18), маркированные нейроны были выявлены в PPd и каудальном отделе неопределённой зоны. У собак № 19–20 (см. таблицу), которым маркер инъецировали во внутриножковое ядро, маркированные нейроны были обнаружены в каудальном отделе неопределённой зоны, в PPd, околопетлевом ядре и ядре ручки заднего холмика. При введении маркера в вентральный паллидум (см. таблицу, собаки № 21–22) в рассматриваемых среднемозговых ядрах меченых нейронов не было.

Инъекция маркера в разные части ножкомостового ядра и комплекса ядер глубокого среднемозгового ядра вызывала неоднозначное мечение нейронов. При введении маркера в диффузную часть ножкомостового ядра у собак № 23–24 (см.



Рис. 1. Схема локализации латеральных ядер покрышки среднего мозга собаки.

Структуры мозга: СІ — нижний холмик пластинки крыши среднего мозга; ядра таламуса и среднего мозга: СL — центральное латеральное; СМ — срединный центр; СS — центральное верхнее; Сun — клиновидное; IP — межножковое; GL — латеральное коленчатое; GM — медиальное коленчатое; LDT — латеральное дорсальное покрышки; Lld — дорсальное ядро латеральной петли; LD — латеральное дорсальное; n.pr.mes. — глубокое среднемозговое; Par — околопетлевое; Pb — околоручковое; Pbg — ядро ручки нижнего холмика; Pcn — парацентральное; PO — заднее; PPd — вокругножковое; PPN — ножкомостовое; Prt — паратениальное; RMT — ростромедиальное покрышки; R — красное ядро; SN — черное вещество; SubCun — подклиновидное ядро; Sub — субталамус; хscp — перекрест волокон передних ножек мозжечка; VL — вентральное заднее; VPM — вентромедиальное заднее ядра; ZI — неопределённая зона. Цифры — фронтальные уровни срезов мозга по атласу [6]

таблицу) маркированные клетки были выявлены в каудальном отделе неопределённой зоны и ядре ручки заднего холмика, а при инъекции в компактную часть ножкомостового ядра (см. таблицу, собаки № 25-26), кроме этих ядер, меченые нейроны были обнаружены в PPd и околопетлевом ядре. У собак № 27-28 (см. таблицу), которым маркер вводили в клиновидное ядро, мечение нейронов наблюдали в PPd, околопетлевом ядре и ядре ручки заднего холмика. Когда маркер инъецировали в подклиновидное ядро (см. таблицу, собаки № 29–30), меченые нейроны были обнаружены в каудальном отделе неопределённой зоны, в PPd и околопетлевом ядре. При введении маркера в глубокое среднемозговое ядро (см. таблицу, собаки № 31-32) меченые клетки были выявлены только в каудальном отделе неопределённой зоны.

Для выявления NADPH-d-позитивных нейронов в латеральных ядрах покрышки была применена гистохимическая обработка срезов. Собранные в группы и расположенные диффузно NADPH-d-позитивные нейроны были выявлены на всём протяжении PPd (см. рис. 2, в), в локализованных на более каудальных уровнях околопетлевом ядре и ядре ручки заднего холмика, а также в дорсолатеральной области каудального сектора неопределенной зоны.

NADPH-d-позитивные нейроны в исследуемых ядрах среднего мозга, как и маркированные ПХ при введении её в структуры базальных ганглиев, варьировали по форме и размеру — от большого до среднего. Были отмечены веретеновидные, треугольные и многоугольные тела нейронов со слабоветвящимися дендритами и аксоном с малочисленными коллатералями.

Обсуждение полученных данных. Анализируя полученные данные, можно видеть, что в стриатум идут в основном волокна от нейронов PPd и околопетлевого ядер. При этом они направлены во все сегменты скорлупы и лишь в отдельные сегменты других ядер стриатума. Так, лишь в вентролатеральный сегмент хвостатого ядра приходят волокна от нейронов PPd и околопетлевого ядер, в латеральный сегмент прилежащего ядра — волокна от нейронов околопетлевого ядра. Что касается паллидума, то в дорсальный и вентральный сегменты бледного шара направлены волокна от нейронов каудального отдела неопределённой зоны и PPd, а во внутриножковое ядро,

| Локализация зон инъекции<br>пероксидазы хрена | № животных | Локализация зон<br>инъекций пероксидазы хрена<br>в структурах стриопаллидума<br>и среднего мозга | Фронтальные          | Меченые нейроны в латеральных ядрах покрышки среднего мозга |     |     |     |
|---|------------|--|----------------------|---|-----|-----|-----|
|   |            |  | уровни по атласу [6] | ZIc   | PPd | Par | Pbg |
| Стриатум                                      | 1          | CDd-1  | 25.0-24.0            | 0   | 0   | 0   | 0   |
|   | 2          | CDd-m  | 26.5-24.0            | 0   | 0   | 0   | 0   |
|   | 3          | CDd-m  | 23.5-21.5            | 0   | 0   | 0   | 0   |
|   | 4          | CDv  | 29.0-28.0            | 0   | 0   | 0   | 0   |
|   | 5          | CDv  | 28.0-27.0            | 0   | 0   | 0   | 0   |
|   | 6          | CDv-l  | 290.0-27.5           | 0   | ++  | +   | 0   |
|   | 7          | PUTv   | 24.0-23.0            | 0   | +   | +   | 0   |
|   | 8          | PUTv   | 21.0-20.0            | 0   | ++  | +   | 0   |
|   | 9          | PUTd   | 23.5-22.5            | ++  | ++  | +   | 0   |
|   | 10         | PUTd   | 18.0–16.0            | +   | ++  | ++  | 0   |
|   | 11         | ACCm   | 28.0-26.5            | 0   | 0   | 0   | 0   |
|   | 12         | ACCm   | 26.5-26.0            | 0   | 0   | 0   | 0   |
|   | 13         | ACCI   | 29.5-28.0            | 0   | 0   | ++  | 0   |
|   | 14         | ACCl   | 29.0-26.5            | 0   | 0   | +   | 0   |
| Паллидум                                      | 15         | GPd  | 23.5-22.5            | ++  | +   | 0   | 0   |
|   | 16         | GPd  | 21.0-19.5            | ++  | ++  | 0   | 0   |
|   | 17         | GPd+v  | 25.0-24.0            | ++  | +   | 0   | 0   |
|   | 18         | GPd+v  | 22.5-20.5            | ++  | +++ | 0   | 0   |
|   | 19         | ENT  | 21.0-19.0            | ++  | ++  | +   | +   |
|   | 20         | ENT  | 19.5-18.0            | +   | +++ | ++  | +   |
|   | 21         | VP   | 24.5-23.5            | 0   | 0   | 0   | 0   |
|   | 22         | VP   | 24.5-23.5            | 0   | 0   | 0   | 0   |
| Ножкомостовое ядро                            | 23         | PPNdif   | 5,5–4,5              | +   | 0   | 0   | +   |
|   | 24         | PPNdif   | 5.5-3.5              | +   | 0   | 0   | +   |
|   | 25         | PPNcomp  | 4.5-3.5              | +   | +   | +   | +   |
|   | 26         | PPNcomp  | 3,5–2,5              | +   | ++  | ++  | ++  |
| Глубокое<br>мезенцефалическое ядро            | 27         | Cun  | 6.5–5.0              | 0   | ++  | ++  | ++  |
|   | 28         | Cun  | 5.0-3.5              | 0   | ++  | ++  | ++  |
|   | 29         | SubCun   | 8.5-7.0              | +   | +   | +   | 0   |
|   | 30         | SubCun   | 9.0-8.0              | ++  | +   | +   | 0   |
|   | 31         | n. pr. mes   | 8.0-7.0              | ++  | 0   | 0   | 0   |
|   | 32         | n. pr. mes   | 8.0-7.0              | +   | 0   | 0   | 0   |

### Распределение меченых нейронов в латеральных ядрах покрышки среднего мозга при инъекциях маркеров в структуры морфофункциональной системы базальных ганглиев мозга собаки

Примечание. н — число нейронов, меченных маркером на одном фронтальном срезе мозга: 0 — меченые нейроны отсутствовали; + — 1–3 н; ++ — 4–10 н; +++ — более 10 н; структуры базальных ганглиев и их сегменты: GP — бледный шар; VP — вентральный паллидум; ACC — прилежащее ядро; PUT — скорлупа; CD — хвостатое ядро; ENT — внутриножковое ядро; d — дорсальный; d-1 — дорсолатеральный; d-m — дорсомедиальный; m — медиальный; l — латеральный; v — вентральный; v-1 — вентролатеральный; comp — компактный; dif — диффузный. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

кроме этих ядер, и от нейронов ядра ручки заднего холмика. В вентральный паллидум волокна нейронов ни от одного из рассматриваемых ядер не приходят.

Волокна от нейронов всех рассматриваемых ядер покрышки среднего мозга достигают только компактной части ножкомостового ядра, а диффузной — только каудального отдела неопределённой зоны. В клиновидное ядро направлены волокна от нейронов PPd, околопетлевого ядра и ядра ручки заднего холмика, а в подклиновидное ядро — каудального отдела неопределённой зоны, PPd и околопетлевого ядра. В глубокое мезенцефалическое ядро поступают только волокна от нейронов каудального отдела неопределённой зоны.



Рис. 2. Нейроны, маркированные пероксидазой хрена в вокругножковом (а), околопетлевом (б) ядрах и NADPHd-содержащие нейроны (в) в вокругножковом ядре у собаки

Учитывая данные о функциональной неоднородности отдельных сегментов ядер базальных ганглиев [2, 3], можно сделать вывод, что исследуемые ядра среднего мозга вовлечены в функционально различные цепи. Они иннервируют моторные или лимбические области скорлупы, бледного шара, клиновидного и подклиновидного ядра, которые имеют преобладающие связи с моторными или лимбическими мозговыми ядрами, а также области хвостатого и прилежащего ядер, внутриножкового ядра, компактную часть ножкомостового ядра, получающие проекции от функционально различных структур. Установленные проекции исследованных среднемозговых ядер на базальные ганглии являются возвратными, посредством которых, как признано, осуществляются взаимодействие функционально различных кругов и селекция необходимого в данный момент поведенческого акта [15].

Проекции исследуемых ядер на базальные ганглии у собаки ранее лишь упоминались при изучении связей других ядер. В единственной работе [4], специально посвященной связям PPd у крысы, продемонстрированы проекции этого ядра на вентральную область каудатопутамена, бледный шар, клиновидное ядро и компактную часть ножкомостового ядра. Кроме проекций отдельных ядер комплекса PPd на перечисленные структуры у собаки в настоящем исследовании установлены проекции на прилежащее, внутриножковое, диффузную часть ножкомостового, подклиновидное ядра.

Рассмотрена также пространственная организация связей латеральных ядер покрышки с функционально различными областями базальных ганглиев, на важность изучения которой обращали внимание, поскольку это представляет интерес при создании сетевых моделей функционирования мозга [9]. Ранее существование сети было обосновано в одной из моделей функционирования мозга [19], согласно которой нейроны в мозгу разделяются на «глобальные» и «серийные», которые различаются по химическим, анатомическим и физиологическим характеристикам. Автор показал, что «глобальные» холинергические нейроны, взаимосвязанные реципрокно между собой, образуют непрерывную сеть, которая распространяется от базальных ганглиев до спинного мозга и

функционирует как единое целое, интегрируя сенсорную информацию, получаемую от «серийных» нейронов. К «глобальному» типу относятся нейроны базальных ганглиев, холинергическая природа которых известна [13]. Убедительным аргументом существования глобальной сети являются данные, полученные в результате настоящего исследования. Выявленные NADPH-d-позитивные нейроны в латеральных ядрах покрышки являются холинергическими, поскольку установлено, что NADPH-d является их селективным маркером [17]. Морфологическая характеристика нейронов этих ядер, продемонстрированная в настоящем исследовании, позволяет отнести их к «изодендритическим» [19]. Можно полагать, что они являются «глобальными» и, вместе с «глобальными» нейронами базальных ганглиев, на которые проецируются, образуют глобальную сеть, а идентифицированные в этих ядрах нейроны с треугольным и многоугольным телом со слабоветвящимися дендритами и аксоном с малочисленными коллатералями относятся к «серийным» нейронам.

Особый интерес представляет признание глобальной сети для неврологов, поскольку установлено, что преимущественно её нейроны ответственны за патологические симптомы, наблюдаемые при неврологических заболеваниях. К сожалению, пока не удалось получить четких клинических данных об улучшении состояния больных при стимуляции только одного PPd, но значительные улучшения наблюдали у людей с болезнью Паркинсона, когда одновременно с PPd стимулировали ядра базальных ганглиев [7].

Полученные данные могут помочь при выборе более адекватных мишеней для хирургического или электрофизиологического воздействия на них с целью получения лучших эффектов при лечении патологических симптомов.

## ЛИТЕРАТУРА

- 1. Адрианов О.С. Атлас мозга собаки. М.: Медгиз, 1959.
- Горбачевская А.И. Взаимосвязи паллидума, ножкомостового ядра, неопределённой зоны и глубокого мезенцефалического ядра — структур морфофункциональной системы базальных ганглиев // Морфология. 2011. Т. 139, вып.3. С. 19–24.
- 3. Горбачевская А.И., Чивилёва О.Г. Морфологический анализ путей проведения информации в базальных ганглиях

млекопитающих // Успехи физиол. наук. 2003. Т. 34, № 2. С. 46-63.

- 4. Arnault P., Roger M. The connections of the peripeduncular area studied by retrograde and anterograde transport in the rat // J. Comp. Neurol. 1987. Vol. 258, № 3. P. 463–476.
- Berman A. L., Jones E. G. The thalamus and basal telencephalon of the cat. A cytoarchitectonic atlas with stereotaxic coordinates. Madison: The University of Wisconsin Press, 1982.
- Dua-Sharma S., Sharma K.N., Jacobs H.L. The canine brain in stereotaxic coordinates. Cambridge, Massachusetts, London: MIT Press, 1970.
- Galati S., Scarnati E., Mazzone P., Stefani A. Deep brain stimulation promotes excitation and inhibition in subtalamic nucleus in Parkinson's disease // Neuroreport. 2008. Vol. 19, № 6. P. 661–666.
- Jasper H. H., Ajmone-Marsan C.A. Stereotaxic Atlas of the Diencephalon of the Cat. Ottawa: National research counsil of Canada, 1954.
- Jbabdi S., Sotiropoulos S.N., Behrens T.E. The topographic connectome // Curr. Opin. Neurobiol. 2013. Vol. 23, № 2. P. 207-215.
- Jones E. G., Burton H., Saper C. B., Swanson L. W. Midbrain, diencephalic and cortical relationships of the basal nucleus of Meynert and associated structures in primates // J. Comp. Neurol. 1976. Vol. 167, № 4. P. 385–419.
- Martin R.F., Bowden D.M. A stereotaxic template atlas of the macaque brain for digital imaging and quantitative neuroanatomy // Neuroimage. 1996. Vol. 4. P. 119–150.
- Mesulam M. M. Tetramethyl benzidine for horseradish peroxidase neurohistochemistry: 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.
- Mesulam M.M., Mufson E.F., Wainer B.H., Levey A.I. Central cholinergic pathways in the rat: An overviewbased on an alternative nomenclature (Ch1–Ch6) // Neuroscience. 1983. Vol. 10, № 4. P. 1185–1201.
- Paxinos G., Watson C. The rat brain in stereotaxic coordinates. San-Diego: Academic Press, 1986.
- Redgrave P., Vautrelle N., Reynolds J. N. J. Functional properties of the basal ganglia's re-entrant loop architecture: selection and reinforcement // Neuroscience. 2011. Vol. 198, № 1. P. 138–151.

- Sudhyadhom A. Image guidance methods in deep brain stimulation. PhD dissertation. Gainesville: University of Florida, 2010.
- Vincent S. R., Satoch K., Amstrong D. M. et al. NADPH-diaphorase: a selective histochemical marker for the cholinergic neurons of the pontine reticular formation // Neurosci. Letters. 1983. Vol. 43, № 1. P. 31–36.
- Wichman T., DeLong M. R. Deep-brain stimulation for basal ganglia disorders // Basal ganglia. 2011. Vol. 1, № 2. P. 65–77.
- Woolf N.J. Global and serial neurons form a hierarchically arranged interface proposed to underlie memory and cognition // Neuroscience. 1996. Vol. 74, № 3. P. 625–651.

Поступила в редакцию 28.04.2015 Получена после доработки 27.07.2015

## THE ORGANIZATION OF PROJECTIONS OF MIDBRAIN LATERAL TEGMENTAL NUCLEI THE TO BRAIN BASAL GANGLIA IN DOGS

#### A.I.Gorbachevskaya

The organization of the projections of midbrain lateral tegmental nuclei (peripeduncular nucleus, paralemniscal nucleus, nucleus of the brachium of inferior colliculus) to functionally diverse nuclei of the basal ganglia system was studied in dogs (n=34) by the method of retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. It was found that the midbrain nuclei studied were involved in functionally different circuits, containing the basal ganglia as their components. These nuclei innervate the regions of the putamen, globus pallidus, cuneate nucleus, subcuneate nucleus, which are the motor or the limbic structures on the basis of their predominant connections with the motor or the limbic brain nuclei, and also regions of the caudate nucleus, nucleus accumbens, entopeduncular nucleus, compact part of the pedunculopontine nucleus, which receive the projections from the functionally various structures. The analysis of Nissl-stained frontal sections allowed to refine the anatomical topography of the individual nuclei of the midbrain lateral tegmentum. The cholinergic nature of their neurons was demonstrated based on of the positive histochemical reaction to NADPH diaphorase.

**Key words:** *basal ganglia, striatum, pallidum, peripeduncular nucleus, dog* 

Laboratory of Physiology of Higher Nervous Activity, RAS I.P. Pavlov Institute of Physiology, St. Petersburg