

Н.М. Ипекчян

ОСОБЕННОСТИ КОРКОВО-КОРКОВЫХ ИПСИЛАТЕРАЛЬНЫХ СВЯЗЕЙ ПЕРВИЧНОЙ, ВТОРИЧНОЙ И ТРЕТИЧНОЙ СЕНСОМОТОРНЫХ ЗОН КОРЫ МОЗГА КОШКИ

Лаборатория физиологии вегетативной нервной системы (зав. — д-р биол. наук Л.Б. Нерсисян),
Институт физиологии им. Л.А. Орбели НАН Республики Армении, г. Ереван, e-mail: nipekchyan@gmail.com

На 30 кошках с использованием метода Науты—Гигакса проведено исследование сравнительного распределения ассоциативных волокон первичной моторной — МI (поле 4у), вторичной СМII (2ргi) и третичной сенсомоторной — СМIII (поле 5) зон коры мозга. Показана проекция незначительного числа ассоциативных волокон на первичную сенсорную зону коры — СI (поля 1, 2, 3а, 3б). Выявлены массивные двусторонние связи МI с СМII (2ргi) и СМIII (поле 5). Предполагается, что восстановление двигательных функций при локальных разрушениях СMI, СMII и СMIII происходит за счет выявленных множественных горизонтальных ассоциативных связей между функциональными кругами отмеченных сенсомоторных центров.

Ключевые слова: *головной мозг, сенсомоторная кора, ассоциативные связи, кошка*

Функциональная организация сенсомоторной коры, осуществляющей корковый контроль двигательных реакций, зависит как от структурной организации, так и внешних эфферентных связей. Наличие множественных сенсомоторных центров в коре головного мозга животных и человека [11, 12, 20] предполагает специализированную роль каждого из этих центров в двигательном поведении.

В отличие от подробного описания цитоархитектоники и соматотопической организации сенсомоторных центров [12, 13, 19, 20] морфологические данные, касающиеся связей первичной (СMI), вторичной (СMII) и третичной (СMIII) сенсомоторных зон коры, противоречивы. Отсутствуют количественные характеристики ассоциативных проекций, определяющие степень вовлечения каждой из отмеченных зон в организацию сенсомоторной активности. Между тем, на основании сопоставления количества эфферентных связей СMI, СMII, СMIII, представляется возможным определить функциональную значимость каждого из этих центров, что и явилось целью данной работы.

Материал и методы. Эксперименты проведены на 30 кошках. Под нембуталовым наркозом (45 мг/кг) небольшим шариковым электродом (диаметром 1,5–2 мм) производили точечную коагуляцию коры латеральной сигмовидной извилины, соответствующей полю 4у СMI. В следующей серии экспериментов коагулировали кору в области передней супрасильвиевой извилины, соответствующую полю 5 — СMIII. Сроки послеоперационной жизни — 3–7 сут.

Прооперированных животных под нембуталовым наркозом подвергали перфузии 10% нейтральным формалином на изотоническом растворе натрия хлорида. Все исследования проведены в соответствии с «Правилами проведения работ с использованием экспериментальных животных» (приказ № 755 от 12.08.1977 г. МЗ СССР).

Мозг резали на замораживающем микротоме, срезы обрабатывали по методу Науты – Гигакса. На схемах срезов головного мозга отмечали ход и окончание дегенерирующих волокон. Визуально сравнивали количество дегенерирующих волокон в сенсомоторных зонах коры. Границы СMI, СMII определяли согласно рекомендациям С.N. Woolsey [20], а СMIII — по I. Darian-Smith и соавт. [12], поля этих зон классифицировали согласно цитоархитектоническим картам [13]. Топографическое распределение дегенерирующих волокон наносили на схемы латеральной и медиальной поверхностей полушарий мозга кошки с обозначением полей сенсомоторной коры по R. Hassler и K. Muhs-Clement [13].

Результаты исследования. При разрушении первичной моторной (МI) коры поля 4у в области латеральной сигмовидной извилины (моторное представительство передних конечностей) основная масса дегенерирующих волокон направлялась через подкорковое белое вещество каудально и вентрально, оканчиваясь в коре передней супрасильвиевой и эктосильвиевой извилин (рис. 1). Место окончания дегенерирующих волокон в передней супрасильвиевой извилине соответствует СMIII, или полю 5. Область окончания дегенерирующих волокон в передней эктосильвиевой извилине соответствует СMII, или полю 2ргi. В отличие от большого количества дегенерирующих волокон в поле 5 и 2ргi в

СМІ наблюдались единичные дегенерирующие волокна. Эти волокна оканчивались в коре задней сигмовидной извилины, соответствующей первичной сенсорной зоне коры (СІ): полям 1, 2, 3а, 3б. Дегенерирующие волокна не прослеживались в части полей 1, 2, 3а, 3б, расположенных на коронарной извилине. Не обнаружено дегенерирующих волокон и в интактных частях поля 4у (МІ) в задней сигмовидной извилине (моторное представительство задних конечностей), а также в передней сигмовидной извилине — поля 4у, 6 (см. рис. 1).

При разрушении СМІІ (представительство передних конечностей) в области передней супрасильвиевой извилины, соответствующей полю 5 (поля 5а и 5б), основная масса дегенерирующих волокон направлялась через подкорковое белое вещество рострально (рис. 2, а). Эти волокна следовали ко дну крестовидной борозды, оканчиваясь преимущественно в коре, окружающей заднелатеральную часть крестовидной борозды (см. рис. 2, а). Область окончания дегенерирующих волокон соответствовала фундальным мелкоклеточным полям МІ — полю 4fu (см. рис. 2, а; 3, а) и, частично, 6ifu (см. рис. 2, а, б). Несколько меньше волокон оканчивалось в части поля 4у, расположенной на поверхности латеральной сигмовидной извилины (см. рис. 1, а; 3, б). Единичные дегенерирующие волокна наблюдались в поверхностных слоях задней сигмовидной извилины, соответствующей СІ-полям 1, 2, 3а, 3б (см. рис. 2, а). Небольшое количество дегенерирующих волокон прослеживалось также в интактных частях поля 5 в передней части латеральной и сплениальной извилин (представительство задних конечностей)

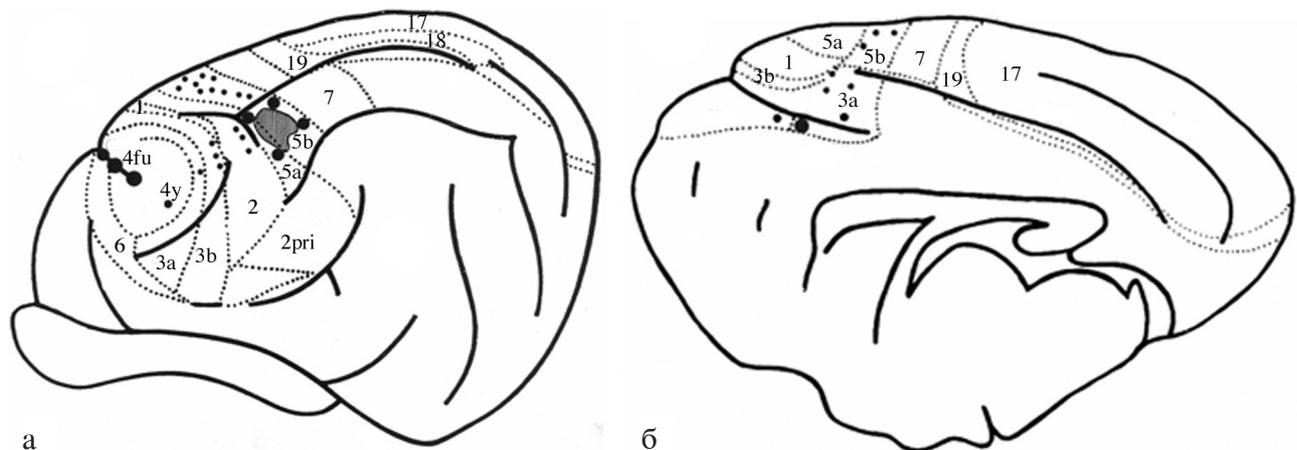


Рис. 1. Топографическое распределение дегенерирующих волокон в коре латеральной поверхности полушария мозга кошки при разрушении коры поля 4у в латеральной сигмовидной извилине (моторное представительство передних конечностей по С.Н. Woolsey [21]). Заштрихованный участок — поле 4у; кружки разной величины соответствуют количеству дегенерирующих волокон (крупные — массивная дегенерация, средние — значительная, мелкие — единичные дегенерирующие волокна); 1, 2, 3а, 3б — поля первичной соматосенсорной зоны коры (СІ); 4у, 6 — поля первичной моторной зоны коры (МІ); 2pri — вторичная сенсомоторная зона; 5а, 5б — третичная сенсомоторная зона; 7, 17–19 — цитоархитектонические поля.

(см. рис. 2, а, б). В СМІІ в области передней эктосильвиевой извилины дегенерирующих волокон не обнаружено (см. рис. 2, а). Наибольшая плотность дегенерирующих волокон наблюдалась в III–VI слоях сенсомоторных зон коры полушарий большого мозга.

Рис. 2. Топографическое распределение дегенерирующих волокон на латеральной (а) и медиальной (б) поверхностях мозга кошки при разрушении коры поля 5 в передней супрасильвиевой извилине (сенсомоторное представительство передних конечностей по I. Darian-Smith и соавт. [11]).

Заштрихованный участок — очаг разрушения в поле 5; 4fu — поле первичной моторной зоны коры. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

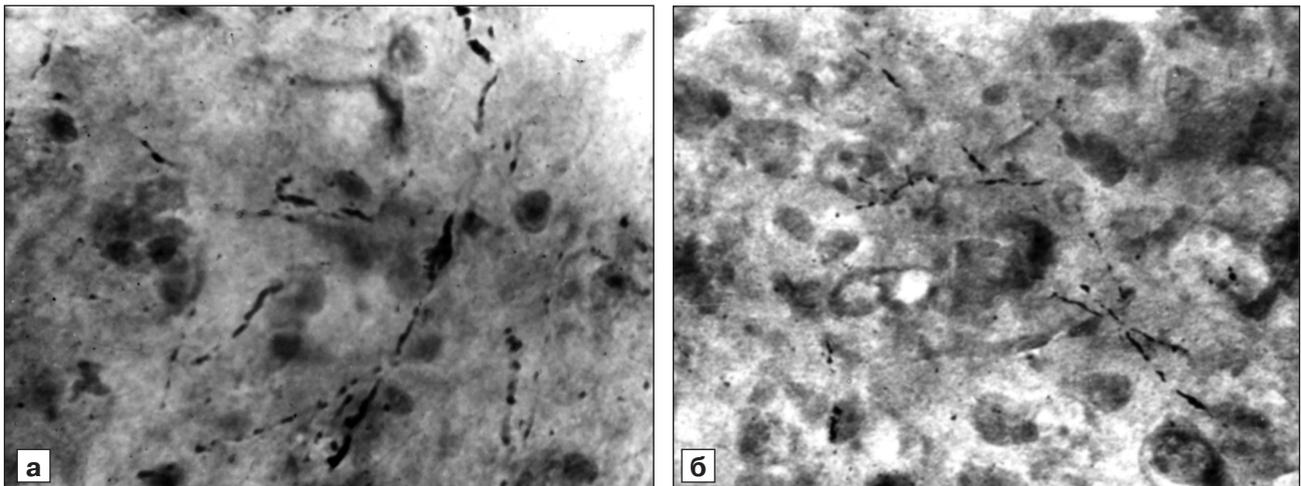


Рис. 3. Дегенерирующие волокна в поле 4fu (а) и в поле 4у (б) при разрушении поля 5.
Метод Науты—Гигакса. Ув. 600.

Обсуждение полученных данных. Проведенное исследование сравнительного распределения ассоциативных проекций МI, СМII и СМIII позволило определить степень участия каждого из отмеченных центров в двигательном поведении.

Было показано, что МI (поле 4у) первичной сенсомоторной зоны (СМI), как и СМIII (поле 5), дают начало небольшому числу ассоциативных волокон, оканчивающихся в СI (поля 1, 2, 3а, 3б). Полученные результаты подтверждают данные литературы о незначительной проекции МI и СМIII на СI [4, 5, 9, 14, 16], а также и СМII на СI [17, 21]. Отсутствие или небольшое количество ассоциативных волокон, связывающих МI, СМII и СМIII с СI, свидетельствуют, вероятно, о незначительном вовлечении СI в двигательные реакции, осуществляемые вышеотмеченными сенсомоторными центрами. В отличие от незначительных сенсорных проекций МI связано мощной системой ассоциативных волокон с СМII и СМIII. Полученные результаты подтверждают данные литературы, полученные на кошках [18] и обезьянах [14], и свидетельствуют о преимущественном вовлечении МI, СМII и СМIII в контроль двигательных реакций. Можно предположить, что восстановление двигательных функций при локальных разрушениях СМI, СМII и СМIII может осуществляться благодаря активации и нейропластической реорганизации отмеченных сенсомоторных центров, связанных мощной системой двусторонних ассоциативных связей. Факторами, обеспечивающими реорганизацию моторной коры, являются множественные горизонтальные связи между функциональными кругами моторных представительств [2, 22]. Поскольку функциональные различия корковых

зон определяются различиями внутренней структуры и внешних связей [6], представлялось интересным определить, являются ли СМII и СМIII самостоятельными сенсомоторными центрами, дублирующими СМI, или они выполняют также другие — ассоциативные, мнестические функции, подобные таковым полей 18, 19 зрительной коры [8]. Согласно цитоархитектоническим исследованиям коры мозга хищных [13], обезьян и человека [11], в отличие от существенных различий структурной организации агранулярного прецентрального (МI) и гранулярного постцентрального (СI) полей, четко разграниченной крестовидной или роландовой бороздой, СII и СМIII являются переходными, гранулярными полями, содержащими в V слое крупные или гигантские пирамидные нейроны. Далее для СМII и СМIII характерна также аналогичная локализация сенсорного и моторного представительств как у кошки [17], так и у обезьяны [20]. Кроме того, как следует из результатов настоящего исследования и данных литературы [4, 5, 15, 16], в отличие от СМI с локальным распределением ассоциативных проекций, не выходящих за пределы топографического представительства, ассоциативные волокна СМII и СМIII, диффузно распределяясь, объединяют топографические представительства разных частей тела, обеспечивая, тем самым, высокую степень интеграции отмеченных представительств в СМII и СМIII. Наконец, в отличие от СМI, формирующей кортико-спинальный тракт, СМII и СМIII не посылают свои волокна в пирамидный тракт [3, 6, 10]. Отмеченные особенности цитоархитектоники и связей СМI, с одной стороны, и СМII, СМIII — с другой, вероятно, исключают возможность считать СМII и СМIII двигатель-

ными центрами, дублирующими СМІ. Вероятно, двигательные реакции, вызываемые стимуляцией СМШ [18] и СМІ [17], опосредуются массивной системой двусторонних ассоциативных связей СМІ и СМШ с МІ. Более того, предполагаемое участие СМШ в программировании, инициации, тормозном контроле произвольных движений осуществляется той же системой ассоциативных связей с МІ, с преимущественным вовлечением, согласно нашим результатам, фундальных мелкоклеточных полей (поля 4fu, 6ifu) и, в меньшей степени, гигантопирамидного поля 4у, т.е. в отмеченных выше двигательных реакциях предполагается взаимодействие быстро и медленно проводящих систем волокон с преимущественным вовлечением последней.

Наконец, мощная система ассоциативных связей с максимальным развитием ассоциативных центров у приматов и, особенно, у человека [1] обеспечивает, вероятно, специализацию и усложнение именно этих ассоциативных, мнестических вторичных (поле 2rgi кошки — инсулярная кора человека) и третичных (поле 5 кошки и человека) сенсомоторных центров к наилучшему выполнению сенсомоторных функций, связанных с синтезом сенсорных раздражителей разной модальности и формированием двигательных умений. Этим, вероятно, обусловлены дефекты речи, гнозиса и праксиса, вызванные инсультами в СМІ и СМШ у человека [6]. Наконец, диффузным распределением и перекрытием разных топографических представительства тела в СМШ можно объяснить участие теменной коры в обобщенном восприятии разных частей тела, клинически проявляющихся нарушениями схемы тела при инсультах в области теменной коры у человека [7].

ЛИТЕРАТУРА

1. Батуев А.С. Высшие интегративные системы мозга. Л., Наука, 1981.
2. Бушенева С.Н., Кадыков А.С. и Кротенкова М.В. Современные возможности исследования функционирования и реорганизации мозговых структур (обзор). *Нейронауки и клиническая неврология*, 2007, № 3, с. 37–41.
3. Ипекчян Н.М. Эфферентные связи поля 5 теменной коры кошки со стволом мозга и спинным мозгом. *Биол. журн. Армении*, 1980, № 2, с. 193–198.
4. Ипекчян Н.М. Количественные характеристики ассоциативных проекций поля 4у на подполя сенсорной и теменной коры мозга кошки. *Морфология*, 2005, т. 125, вып. 1, с. 10–13.
5. Ипекчян Н.М. и Баклаваджян О.Г. Проекция полей 5 и 7 в подразделения сенсорной области коры мозга кошки. *Нейрофизиология*, 1988, т. 20, № 3, с. 319–326.

6. Маунткэстл В. Организующий принцип функции мозга — элементарный модуль и распределительная система. В кн.: *Разумный мозг*. М., Мир, 1981, с. 15–67.
7. Трауготт Н.Н., Кайданова С.И. и Меерсон Я.А. Синдромы поражения теменных долей мозга. В кн.: *Эволюция теменных долей мозга*. Л., Наука, 1973, с. 118–125.
8. Школьник-Яррос Е.Г. Нейроны и межнейронные связи. *Зрительный анализатор*. Л., Медицина, 1965.
9. Avendano C., Rausell E., Pares-Aguilar O. and Isorna S. Organization of the association cortical afferent connections of area 5: A retrograde tracer study in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 1988, v. 278, № 1, p. 1–33.
10. Biedenbach M.A. and De Vito J.L. Origin of the pyramidal tract determined with horseradish peroxidase. *Brain Res.*, 1980, v. 193, № 1, p. 1–17.
11. Brodmann K. *Vergleichende Lokalisationslehre der Groshirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues*. Leipzig, J.A. Barth, 1925.
12. Darian Smith I., Ispister J., Mok H. and Yokota T. Somatic sensory cortical projection areas excited by tactile stimulation of the cat: a triple representation. *J. Physiol.*, 1966, v. 182, p. 671–689.
13. Hassler R. and Muhs-Clement K. *Architektonischer Aufbau des sensomotorischen und parietalen Cortex der Katze*. *J. Hirnforsch.*, 1964, v. 6, № 4, p. 377–420.
14. Jones E.G., Coulter I.D. and Hendry S.H.C. Intracortical connectivity of architectonic fields in the somatic sensory, motor and parietal cortex of monkeys. *J. Comp. Neurol.*, 1978, v. 181, № 2, p. 291–341.
15. Jones E.G. and Powell T.P.S. The ipsilateral cortical connexions of the somatic sensory areas in the cat. *Brain Res.*, 1968, v. 9, № 1, p. 71–94.
16. Kawamura K. and Otani K. Corticocortical fiber connections in the cat cerebrum: the frontal region. *J. Comp. Neurol.*, 1970, v. 139, № 4, p. 423–448.
17. Mori A., Waters R.S. and Asanuma H. Physiological properties and patterns of projection in the cortico-cortical connections from the second somatosensory cortex to the motor cortex, area 4y in the cat. *Brain Res.*, 1989, v. 504, № 2, p. 206–209.
18. Waters R.S. and Asanuma H. Movement of facial muscles following intracortical microstimulation (IIMS) along the lateral branch of the posterior bank of the ansate sulcus, areas 5a, 5b, in the cat. *Exp. Brain Res.*, 1983, v. 50, № 2–3, p. 459–463.
19. Welker W.I., Benjamin R.M., Miles R.C. and Woolsey C.N. Motor effects of stimulation of cerebral cortex of squirrel monkey (*Saimiri sciurens*). *J. Neurophysiol.*, 1957, v. 20, № 4, p. 347–364.
20. Woolsey C.N. Organization of somatic sensory and motor areas of the cerebral cortex. In *Biological and Biochemical Bases of Behavior*. Madison Univ. Wisconsin Press, 1958, p. 63–81.
21. Yumiya H. and Chez C. Specialized subregion in the cat motor cortex: anatomical demonstration of differential projections to the rostral and caudal sectors. *Exp. Brain Res.*, 1984, v. 53, № 2, p. 259–276.
22. Zemke A., Heagerty P., Lee C. and Cramer S. Motor reorganization after stroke is related to side of stroke and level of recovery. *Stroke*, 2003, v. 34, p. e23–e26.

Поступила в редакцию 14.01.10
Получена после доработки 15.10.10

PECULIARITIES OF CORTICO-CORTICAL IPSI LATERAL CONNECTIONS OF THE PRIMA- RY, SECONDARY AND TERTIARY SENSOMO- TOR ZONES OF CAT CEREBRAL CORTEX

N.M. Ipekchyan

Relative distribution of the efferent association fibers of the primary motor — MI (area 4y), secondary — SMII (2pri) and tertiary — SMIII (area 5) sensorimotor zones of cerebral cortex were studied in 30 cats using Nauta-Gigax method. The projection of insignificant number of associative fibers to the primary

cortical sensory zone — CI (area 1, 2, 3a, 3b) was demonstrated. Massive bilateral connections of MI with SMII (2pri) and SMIII (area 5) were shown. It was suggested that the restoration of the motor functions after local destruction of CMI, CMII and CMIII is due to the demonstrated multiple horizontal associative connections between the functional units of the mentioned sensorimotor centers.

Key words: *brain, sensorimotor cortex, association connections, cat*

Laboratory of Physiology of the Autonomic Nervous System, L.A. Orbeli Institute of Physiology, Armenian National Academy of Sciences, Yerevan

© Е.В. Пуцина, 2010
УДК 611.811:612.823.5:597.554.3

Е.В. Пуцина

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И ХОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОСХОДЯЩЕЙ ДОФАМИНЕРГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ГОРЧАКА (КАРПООБРАЗНЫЕ)

Лаборатория цитофизиологии (зав. — канд. биол. наук М.А. Ващенко), Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, г. Владивосток

Методами иммунофлуоресцентного маркирования тирозингидроксилазы (ТГ) в сочетании с мечением волокон карбоцианиновым красителем DiI (1,1'-диоктадецил-3,3,3',3'-тетраметилиндокарбоцианин перхлорат) исследованы распределение катехоламинергических (КЕ) нейронов и их восходящие проекции на головной мозг Амурского обыкновенного горчака *Rhodeus sericeus*. Выявлен высокоспециализированный комплекс КЕ-клеток в промежуточном мозгу. Шесть популяций ТГ-иммунопозитивных нейронов обнаружены в области заднего бугорка, в двух из них найдено двойное маркирование, свидетельствующее о наличии дофаминергических проекций на вентральную часть конечного мозга (полосатое тело). В заднетуберальной области идентифицированы две популяции КЕ-клеток (мелкие округлые и крупные грушеобразные), возможно, соответствующие популяциям сенсорных и лимбических клеток млекопитающих.

Ключевые слова: *головной мозг, nigro-стриатная система, тирозингидроксилаза, карпообразные*

Дофаминергическая иннервация дорсального и вентрального компонентов полосатого тела (ПТ) является одной из наиболее существенных черт организации базальных ганглиев (БГ) тетрапод [12]. Дофаминергические нейроны вентральной области покрывки среднего мозга (ВОП) и компактной зоны черного вещества (ЧВ) амниот участвуют в регуляции двигательных и мотивацион-

ных аспектов поведения, а также имеют широкий спектр регуляторных влияний при нейрофизиологических расстройствах. Вопрос о том, гомологична ли дофаминергическая иннервация базальной части конечного мозга амниот и анамний, долгое время оставался неразрешенным. Недавно была предложена гипотеза, согласно которой у предков тетрапод уже существовали группы дофаминер-