

Федеральное агентство по образованию Российской Федерации
Государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования
«Южно-Уральский государственный университет»
Высшая медико-биологическая школа
Кафедра «Клиническая психология»

РАБОТА ПРОВЕРЕНА

Рецензент, (должность)

_____ (И.О. Ф.)
_____ 2016 г.

ДОПУСТИТЬ К ЗАЩИТЕ

Заведующий кафедрой

_____ Беребин М.А.
_____ 2016 г.

Передний и центральный кластеры таламических ядер: от нейрофизиологии
отдельных нейронов к нейропсихологическим симптомам

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА
К ВЫПУСКНОЙ КВАЛИФИКАЦИОННОЙ НИР
ЮУрГУ– 030401.2016.909. ПЗ ВК НИР

Консультант, (должность)

_____ (И.О. Ф.)
_____ 200_ г.

Руководитель НИР, заведующий
кафедрой клинической психологии, к.м.н.

_____ Беребин М.А.
_____ 2016 г.

Автор НИР

студент группы МБ-660

_____ Пашков А.А.
_____ 2016г.

Нормоконтролер, психолог кафедры
клинической психологии

_____ Сайтгалеева А.А.
_____ 2016 г.

Челябинск 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
ГЛАВА I ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ПРОБЛЕМЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОРАЖЕНИЙ ТАЛАМУСА.....	6
ГЛАВА II ПРОБЛЕМА ИЗУЧЕНИЯ ПЕРЕДНЕГО И ЦЕНТРАЛЬНОГО КЛАСТЕРОВ ТАЛАМИЧЕСКИХ ЯДЕР В НАУЧНОЙ ЛИТЕРАТУРЕ.....	13
ВЫВОДЫ.....	19
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	20
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	21

ВВЕДЕНИЕ

Крайне редкое упоминание в научной литературе симптомов дисфункции таламических областей, выражающихся в форме когнитивных, эмоциональных и поведенческих нарушений, делает задачу дифференцированного описания и квалификации таламической симптоматики при его локальных поражениях различной этиологии чрезвычайно актуальной.

Актуальность данной темы обусловлена следующими положениями: во-первых, на сегодняшний день проблема поражений таламуса остается одной из самых малоизученных, несмотря на его значимость и степень вовлечения в формирование высших психических функций (ВПФ); во-вторых, существует необходимость разработки научно обоснованной классификации нейропсихологических синдромов при поражении таламических ядер; симптоматика поражений на уровне отдельных ядер таламуса описана лишь в отдельных единичных несистематизированных работах в данной области, которые к тому же проведены на животных, что, в-третьих, обуславливает дополнительную потребность в проверке адекватности экстраполяции экспериментальных данных (полученных на животных) на человека.

При описании исследователями симптоматики при поражении таламических ядер обнаруживается отсутствие связи клинической картины с нозологической спецификой поражений. Поведенческий, эмоциональный и когнитивный дефицит связывается с топографически ограниченной пораженной областью мозга.

ГЛАВА I ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ ПО ПРОБЛЕМЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОРАЖЕНИЙ ТАЛАМУСА

Таламус является парной структурой диэнцефального уровня, его стратегическое центральное положение между подкорковыми структурами и корой позволяет считать таламус главным узлом (хабом) субкортикального коннектома.

Таламические ядра могут действовать как релейное образование, играть важную роль в осуществлении межцентральных связей в мозгу, принимать участие в регуляции активного состояния мозга, вовлекаясь в процессы сна и бодрствования, модулировать ритмические колебания в коре и т.д.

Таламус как целое также обладает анатомо-морфологической и функциональной гетерогенностью, т.к. отдельные группы его ядер имеют собственные специфические паттерны афферентных и эфферентных проекций, что предполагает их вовлеченность в осуществление разных функций

На сегодняшний день в нейропсихологии явно выражен неучет исследователями принципов функционирования отдельного нейрона и ограничение области интереса уровнем отдельных структур мозга или наиболее грубым и поверхностным разделением их на составляющие. С накоплением новых эмпирических данных становится все более очевидным, что дендриты играют ключевую роль в интеграции и обработке информации, а также способны генерировать потенциалы действия и влиять на возникновение потенциалов действия в аксонах, представляя как пластичные, активные механизмы со сложными вычислительными свойствами. Современные представления о работе нейрона рассматривают феномен обратного распространения потенциала действия как способствующий обучению, усиливающий или ослабляющий синаптическую пластичность [8].

Также наиболее заметными является неучет системного принципа, т.е. включения отдельного нейрона в самые различные функциональные системы, и отсутствие обоснования эмерджентности, которая требует объяснения новых свойств системы, присущих отдельным ее элементам.

L. Glenn и M. Steriade ключевой особенностью таламуса считают способность разряжаться в двух режимах: тоническая активность во время бодрствования и сна, сопровождающегося быстрыми движениями глаз (низкоамплитудная высокочастотная осцилляционная активность 30–50 Гц в гамма-диапазоне на ЭЭГ) и ритмические вспышки активности во время медленноволнового сна (высокоамплитудная низкочастотная активность с веретенами на ЭЭГ) [4].

Согласно R. Llinas и D. Pare, интраламинарные и срединные ядра служат генераторами внутреннего функционального режима, приводя организм в состояние бодрствования, и поддерживая его при наличии или отсутствии сенсорной стимуляции. Однако, более современный взгляд на этот вопрос предполагает «разделение труда» между базальными ганглиями и таламусом, а именно: стриопаллидарная система участвует в поддержании уровня бодрствования, в то время как таламус вовлечен в модально-специфическое наполнение или контент сознания [9].

Недавние исследования показывают, что таламус играет ключевую роль в поддержании реверберационных петель в неокортексе, которые, как считается, являются нейрофизиологическим субстратом рабочей памяти. K.Reinhold с коллегами продемонстрировали на примере зрительной коры, что самоподдерживающаяся рекуррентная активность в коре кратковременна в случае деафферентированного таламуса, такая активность не превышает нескольких десятков миллисекунд и после чего, не получая усиления, распадается [15].

Неокортекс посылает к таламусу обратные связи, точные функции которых остаются неизвестными. На некоторых нейронах вследствие дендритной

филтратии дистальные ВПСП оказывают меньшее влияние на ответ нейрона, чем проксимальные. Однако, обнаружено, что электрические свойства дендритов таламо-кортикальных нейронов осуществляют пассивную синаптическую нормализацию. Данный эффект означает, что все кортико-таламические синапсы, безотносительно локализации их входов на таламическом нейроне, имеют равное влияние на соматический мембранный потенциал. Асинхронные по времени кортико-таламические входы интегрируются линейно, а синхронные ВПСП усиливаются благодаря Т-типу кальциевых каналов и NMDA-рецепторов. Такой механизм позволяет кортико-таламической обратной связи быстро сигнализировать о релевантности входящей информации таламо-кортикальным нейронам и, деполяризуя их мембраны, усиливать эффективность их трансферной возможности [10].

Неоднократно исследователи таламуса выдвигали гипотезы относительно того, каким образом локальные поражения таламуса обуславливают появление нейропсихологической симптоматики. Nadeau и Crosson описали 4 потенциальных механизма [11], объясняющих возникновение тех или иных симптомов после таламических повреждений сосудистого генеза (ишемический или геморрагический инсульты) :

- Прямое влияние таламических поражений на протекание психических процессов указывает на то, что таламус обладает собственными функциями и является важным компонентом в структуре сетей, необходимых для выполнения отдельных задач.
- Поражение таламуса приводит к рассоединению кортикальных зон, вовлеченных в осуществление когнитивных функций.
- Функциональное снижение регионального метаболизма и кровотока в анатомически соединенных областях неокортекса (феномен диашиза).
- Оклюзия или стеноз больших церебральных сосудов, независимо обуславливающая таламическое поражение и кортикальную гипоперфузию.

Первое клиническое исследование таламических поражений опубликовали в 1906 году J. Dejerine и G. Roussy, которые сделали акцент на сенсомоторных расстройствах. Через 20 лет после этого P. Hillemand and J. Lhermitte описали когнитивный дефицит после левостороннего повреждения таламуса с симптомами атипичной афазии. Поведенческие нарушения после повреждений таламуса редко освещались в научной литературе, в то же время афазии, агнозии, амнезии, симптомы игнорирования описывались достаточно часто. Зрительно-пространственные функции нарушаются при переднем правостороннем синдроме. После левосторонних поражений переднего таламуса происходит таламо-кортикальная дезинтеграция с мнестическими нарушениями (ослабление автобиографической памяти и памяти на недавно приобретенную информацию, конфабуляции) [16].

Наиболее простая классификация предполагает деление ядер на специфические (реле-ядра) и неспецифические (имеющие диффузные проекции к неокортексу).

Существует и другой вариант классификации – в ней было предложено 2 типа таламических реле: ядра первого порядка (например, дорсальная часть латерального коленчатого тела), которые переключают и проводят сенсорную информацию от периферии к соответствующему региону коры и ядра высшего порядка (медидорсальное, пульвинарная область), реципрочно связаны с ассоциативной корой через кортико-таламо-кортикальные связи.

Одним из потенциальных преимуществ трансталамических путей может являться то, что информация, транслируемая через таламические ядра высшего порядка, получает модуляцию или усиливается, благодаря нейрональным вычлениниям, недоступным в коре. Каждая область коры, из числа изученных на настоящий момент, включая первичные сенсорные области, посылает проекции к подкорковым структурам, некоторые из которых являются моторными «центрами». В этом контексте различия между сенсорными, моторными и

другими областями неокортекса скорее количественные, чем качественные. Эфферентные копии — это сообщения, посылаемые из моторных областей (как корковых, так и подкорковых) обратно к соответствующим сенсорным зонам, чтобы предвидеть или ожидать предстоящее самостоятельно инициированное действие. Это абсолютно необходимое организму требование, чтобы отделить самоинициированные действия от внешних событий.

Вполне вероятно, что большинство или все сообщения, идущие к таламусу и далее к коре могут оказаться копиями сообщений, посланных к моторным «центрам» нижележащих структур головного мозга. Каждый вышерасположенный уровень обработки информации в коре мозга информирован о моторных командах, инициированных более низкими уровнями анализа и интеграции информации, и вероятнее всего, через активацию трансталамических путей. Существует несколько вариантов функций таких проводящих путей:

- трансталамические пути важны скорее для модулирования информационного трансфера между кортикальными зонами, а не для передачи собственно информации
- активация трансталамических путей приводит к возникновению общей осцилляторной активности между многими зонами коры
- трансталамические и прямые (кортико-кортикальные) пути могут действовать как детектор совпадений, поддерживая координацию между областями неокортекса [7].

Эти идеи не исключают друг друга: одна или несколько из них могут быть верными, но требуют тщательного исследования и подтверждения.

Кроме деления на специфические и неспецифические ядра, таламус может быть разделен на 3 анатомические/функциональные группы: реле-ядра, ассоциативные, интраламинарные ядра и ядра средней линии.

R. Vertes с коллегами предлагают альтернативную модель деления ядер — по континууму: от сенсомоторных до лимбических. Похожая на классическую

систему, эта классификация включает 3 группы таламических ядер: сенсомоторные ядра, лимбические и таламические ядра, «соединяющие» две эти группы. «Соединяющие» ядра могут включать субмедиальное ядро, центральную и латеральную части медиодорсального, латеродорсального, заднее латеральное ядро, парацентральное, центральное латеральное и парафасцикулярное ядро [1].

Наиболее удобной для дальнейшего рассмотрения выглядит классификация, представляющая таламические ядра, разделенные на 5 классов: ретикулярное и интраламинарные; сенсорные ядра, моторные ядра, ассоциативные и лимбические ядра. Следует заметить, что такая классификация ядер во многом условная: ассоциативные ядра как и лимбические участвуют в обработке эмоций, а ретикулярное ядро, не относящееся к числу ассоциативных, тем не менее, задействовано в реализацию функций внимания.

Не имея возможности подробно анализировать большинство известных на сегодняшний момент исследований таламуса в рамках данной работы, мы ограничимся кратким обзором современных работ, делающих акцент на сложную структурную и функциональную организацию таламуса.

Недавно были опубликованы экспериментальные данные в поддержку того, что таламус является далеко не только переключателем информации от периферии к коре. Они исследовали заднемедиальный комплекс у лабораторных мышей и крыс, обрабатывающий соматосенсорную афферентацию. Даже отдельная клетка этого комплекса авторами представляется как вычислительная единица, способная к выполнению базовых логических операций конъюнкции и дизъюнкции. В случае дизъюнкции выходная информация приравнивается к бинарной сумме входов, при конъюнкции — бинарному произведению входов. Таким образом, реализуя операцию «ИЛИ» нейрон пропускает избирательно какой-либо из входов, операцию «И» - сочетание двух входов. Важно отметить, что клетка способна менять режим функционирования с конъюнкции на дизъюнкцию и наоборот, изменяя порог генерации потенциалов действия.

Заднемедиальные нейроны получают массивные тормозные входы от неопределенной зоны. Степень торможения определяется влиянием на неопределенную зону первичной моторной коры. Таким образом, моторная кора способна контролировать трансферную функцию постеромедиальных нейронов и, соответственно, может менять режим их функционирования: усиление торможения способствует работе в режиме конъюнкции входов, при уменьшении — переключение нейрона на выполнение операций логического сложения. Режим конъюнкции входов позволяет нейрону детектировать временное (или фазовое) различие между двумя входами: чем больше разница, тем слабее ответ [5].

Как было обозначено выше, нейроны таламуса разряжаются в двух режимах. Переключение с тонического на burst-режим (пачечная активность) осуществляется благодаря активации тока кальция через низкопороговые кальциевые каналы. В обратном направлении переключение обеспечивается деполяризацией мембран нейронов, вследствие поступления активирующей холинергической импульсации от педункулопонтинного тегментального и околохолмикового ядер, а также обратных связей от неокортекса.

Применительно к функционированию зрительной системы каждый из режимов выполняет собственную роль. Считается, что пачечная активность связана с детектированием и поиском стимулов, а переключение на режим тонической активности способствует более детальной обработке информации о них.

Также несмотря на длительно декларировавшуюся незадействованность таламуса в анализе ольфакторной информации, сейчас появляется все больше данных в пользу такой обработки. Например, медиодорсальное ядро получает прямой вход от первичных обонятельных областей коры, включая пириформную кору, а также имеет реципрокные связи с орбитофронтальной корой [16, 17].

Важным замечанием является то, что на данный момент довольно сложно однозначно дифференцировать функции лимбического таламуса; ядра, которые

вовлекаются в эмоциональную обработку, также задействованы (возможно, более активно) в реализации когнитивных функций. Примерами такого подхода к исследованиям являются представления Л.С. Выготского о единстве «аффекта и интеллекта», единая теория сознания и эмоций Ю.И. Александрова, среди теорий зарубежных ученых — теория соматического маркера А. Damasio.

Ядра таламуса играют важную роль в координировании процессов между областями коры [52]. Можно выделить 3 нейрональных сети, характеризующихся собственной осцилляторной динамикой [6]:

- тета-ритм (4-8 Гц) зависит от гиппокампа, медиального септума и передних таламических ядер;
- бета-ритм (13-29 Гц) – от парагиппокампальной/ринальной коры и медиодорсального таламуса;
- альфа-осцилляции (8-12 Гц) – от затылочной и теменной коры, а также подушки таламуса.

ГЛАВА II ПРОБЛЕМА ИЗУЧЕНИЯ ПЕРЕДНЕГО И ЦЕНТРАЛЬНОГО КЛАСТЕРОВ ТАЛАМИЧЕСКИХ ЯДЕР В НАУЧНОЙ ЛИТЕРАТУРЕ

Сегодня идея о том, что целостность лимбического таламуса необходима для нормального функционирования памяти хорошо установлена. Исследования «таламических пациентов» делают акцент на передний и медиодорсальный таламус как критические таламические локусы, поддерживающие когнитивные функции. Передний таламус обеспечивает важную поддержку функций гиппокампа благодаря их расположению в круге Папеца, в то время как медиодорсальный таламус может сигнализировать о релевантной информации в сетях, охватывающих базолатеральную амигдалу и префронтальную кору. При дизэнцефальных патологиях происходит диссоциация функций медиальной височной коры и неокортекса.

Поражение ограниченных частей дизэнцефального уровня могут

продуцировать амнестический синдром, похожий, во многих аспектах на тот, что наблюдается у пациентов с поражением гиппокампа. Еще в конце 19 века С.С. Корсаков сообщал о тяжелых нарушениях текущей и памяти на недавние события у пациентов с хроническим алкоголизмом или без него. Позже было подтверждено, что у таких пациентов наблюдаются диффузные поражения диэнцефального уровня, в особенности маммилярных тел и таламуса, которые как полагалось, были ответственны за дефицит памяти.

Использование стереологических техник обеспечило убедительную поддержку взгляду, что поражение переднего таламуса ассоциировано с дефицитом памяти у пациентов с Корсаковским синдромом. Однако, диффузная природа большинства диэнцефальных поражений у этих пациентов оставляет место для альтернативных взглядов и возможно, что поражение одновременно на уровне маммилярных тел и переднего и медиодорзального таламуса могут только суммарно определять тяжесть нарушений. Также известны работы о влиянии лакунарных инфарктов в области антеромедиальной части таламуса на когнитивные функции. Мета-анализ 83 случаев поддерживает идею о том, что васкулярная таламическая амнезия может быть результатом поражения передних ядер таламуса [1].

Авторы признаются, что передние и медиодорзальное ядра таламуса могут опосредовать разные аспекты системы декларативной памяти и что дефицит, за которым стоит поражение передних ядер может быть детектирован легче с помощью нейропсихологических тестов, чем дефицит, возникший в результате поражения медиодорзального ядра. Билатеральные таламические инфаркты с селективным повреждением медиодорзальных ядер, но не передних, были недавно задокументированы с описанием типичного амнестического синдрома, который включает антероградную и ретроградную амнезии, в то время как имплицитная память была сохранна [12].

Ранней существенной экспериментальной попыткой идентифицировать функции переднего таламуса в познавательной сфере, возможно, была работа проведенная М. Gabriel в серии экспериментов с интактными кроликами, где была продемонстрирована корреляция между нейрональной активностью антеровентрального ядра таламуса и дискриминативным избегающим поведением. В последствии было подтверждено, что повреждения передних ядер не только нарушает этот тип поведения, но также редуцирует нейрональную активность с сети связанных структур, называемых передней цингулярной и ретроспленальной областями коры [3].

Это открытие было позже поддержано экспериментальными данными, выявившими специфическую роль передних ядер в интегративной расширенной системе, охватывающей маммилярные тела, гиппокамп и цингулярную (поясную) кору

Поражение передних таламических ядер, кажется, продуцируют более тяжелый дефицит и менее эффективные поисковые стратегии, чем при поражении свода, предполагая, что дефицит, выявляемый на уровне передних ядер не может быть полностью объяснен только уменьшением гиппокампальной афферентации.

Дефицит является более выраженным, когда унилатеральное нарушение таламо-гиппокампальных связей дополняется поражением ретроспленальной коры.

Переднее таламическое поражение вероятно является причиной широких дисфункции в расширенной системе, ставя под угрозы эффективную передачу информации из гиппокампа в кору, необходимую для системной консолидации контекстуальной эмоциональной памяти на страх (contextual fear memory).

Таким образом, то, что мы сегодня называем гиппокампальными функциями могут быть результатом ряда функций других отделов мозга [2].

Передний таламус может быть значимым хабом, тем местом, где интегрируется информация из гиппокампа и среднего мозга. Недавние

исследования показывают, что не-гиппокампальные входы к маммиллярным телам (из среднего мозга) способствуют вкладу в гиппокамп-зависимую пространственную память.

Кроме того, установлено, что передние таламические ядра играют значимую роль в аффективном познании (эмоциональное обучение итд). Важная роль переднего таламуса может заключаться в интеграции гиппокампальных и мезэнцефальных афферентации и распределение их к специфическим корковым областям.

Подавляющее большинство исследований функций медиодорзального ядра были под влиянием его позиции как главного «поставщика» афферентов к префронтальной коре. Ранние электрофизиологические исследования предположили, что медиодорзальное ядро играет роль в рабочей памяти, которое согласуется со специфическим вовлечением префронтальной коры в обеспечение постоянства следа памяти во время проб на отсроченный выбор у приматов.

В отличие от передних ядер связь медиодорзального с пространственной навигацией выглядит не столь убедительно. И ранние, и недавние исследования не смогли выявить дефицит пространственной памяти при поражениях медиодорзального ядра у крыс, тестируемых в водном лабиринте Морриса [13].

Медиодорзальное ядро, как и группа антериальных, получает входы от медиобазальных структур височной коры, но уже не от гиппокампа, а от базолатеральной амигдалы и отдает проекции к префронтальной коре (ПФК), тем самым медиодорзальное ядро включается в систему исполнительных функций и участвует в принятии решений.

Недавнее исследование показывает, что фармакогенетическая парциальная инактивация медиодорзального ядра (МД) вызывает нарушения пространственной рабочей памяти и изменяет синхронизацию между этим ядром и префронтальной корой [9].

Некоторые работы акцентируют внимание на схожести эффектов поражения МД и разъединения медиальной ПФК с МД в области исполнительных функций [7]. Одной из таких функций является поведенческая гибкость, которая в своих простых формах является способностью к обучению новым паттернам ответов и возможностью отказа от предыдущих или смену доминирующих. Действительно, текущие ключевые слова в МД-исследованиях, такие как «ригидный паттерн ответа» или персеверации ясно намекают на такие функции.

Была предложена модель, согласно которой проекции из МД в мПФК сигнализируют о необходимости сдвига (смещения) и позволяют животному отойти от прежде релевантной стратегии, в то время как проекции из МД в прилежащее ядро позволяют исследовать альтернативные стратегии и элиминировать неэффективные.

Также подчеркивается и роль МД в целенаправленном поведении. Формально, целенаправленное поведение отражает 2 базовых процесса: причинно-следственные связи и значение результата действия [5].

Центральный таламус получает многочисленные афференты от ствола и базального переднего мозга. Передние интраламинарные ядра (центральное латеральное, парацентральное) получают мощные восходящие холинергические импульсы от ствола мозга и базального переднего мозга, что наделяет их важной ролью поддержания и регуляции уровня бодрствования.

Входы от ствола и переднего мозга к ретикулярному ядру гиперполяризуют нейроны, его составляющие, действуя через мускариновые рецепторы.

Унилатеральные поражения центрального таламуса могут привести к геминеглекту (синдрому одностороннего игнорирования), а билатеральные поражения — к коме.

Современные исследования указывают на сохранность энграмм, недоступных для реализации в поведении, но активирующихся при оптогенетической стимуляции, при моделировании ретроградной амнезии у крыс.

Нейропсихологическое обследование, в свою очередь, на сегодняшний день, не имеет инструментария для оценки мнестических процессов на уровне состояния энграмм, являющегося более точным индикатором, ограничиваясь оценкой способности извлечения информации из памяти.

Однако, даже тщательная и подробная дифференциальная диагностика, и сам подход к выделению синдромов или симптомокомплексов на основе паттернов афферентных и эфферентных проекций лишь в первом приближении может стать решением проблемы. Во-первых, такой подход неизбежно приводит к многократному увеличению числа нейропсихологических синдромов, во-вторых, как справедливо замечает В.Б. Швырков в своей книге «Введение в объективную психологию»: «Наличие одинаково специализированных нейронов в различных областях мозга и различно специализированных в одной и той же структуре говорит о неадекватности «макроскопического» морфофункционального подхода к пониманию деятельности мозга и показывает, по крайней мере, что любая «функция» осуществляется распределенной системой, что совпадает также и с одним из положений теории функциональных систем... В поведении не существует зрительных процессов в зрительной коре и моторных в моторной, а существуют лишь единые общемозговые системные процессы».

В заключение следует отметить принципиальную возможность и необходимость более тесного взаимодействия нейропсихологии с дисциплинами химико-биологического и физико-математического профиля, что обусловлено накоплением огромного массива нейробиологических данных о функционировании центральной нервной системы на клеточном и молекулярно-генетическом уровнях, а также в связи с представлениями об организме как сложной системе, позволяющей описывать отдельные её параметры через понятия аттракторной динамики, т.е. изменения положений элементов системы в фазовом пространстве.

ВЫВОДЫ

1. Найдены, проанализированы и обобщены данные основных направлений исследования в области таламических поражений.
2. Обнаружено, что сложная структура связей внутри таламуса и связей с другими структурами мозга обуславливает тяжесть симптоматики при его поражениях.
3. Выявлена специфика поражений групп передних и центральных таламических ядер с учетом их латерализации. Каждая группа таламических ядер характеризуется собственным специфическим паттерном афферентных и эфферентных проекций, что позволяет предположить их участие в осуществлении разных высших психических функций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, изучение теоретических и эмпирических данных свидетельствует в пользу высокой степени значимости таламуса в обеспечении, поддержании функционирования всех без исключения высших психических функций. Его поражения избирательно вовлекают отдельные звенья, составляющие ВПФ; отдельные звенья как элементы функциональных систем. И выпадения различных звеньев, в зависимости от очага поражения внутри таламуса, будут отражаться в виде особых паттернов симптомов.

Проведение подобного исследования с выделением и верификацией симптомов поражения ядер таламуса может обеспечить важный вклад в понимание механизмов патогенеза отдельных нарушений высших психических функций, а также окажет необходимое подспорье в выявлении мишеней для дальнейшей терапии.

В перспективе комплексная оценка нейропсихологической симптоматики при таламических поражениях позволит приблизиться к пониманию особенностей работы мозга как единой системы, рассмотреть реорганизацию функциональных систем мозга, динамику изменений связей как реакцию на дефект.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Bogousslavsky, J. The thalamus and behavior: effects of anatomically distinct strokes/ J. Bogousslavsky, E. Carrera// *Neurology*. – 2006. – № 66 (12). – p. 1817–1823.
2. Bosch-Bouju, C. Motor thalamus integration of cortical, cerebellar and basal ganglia information: implications for normal and parkinsonian conditions/ C. Bosch-Bouju, B.I. Hyland, L.C. Parr-Brownlie// *Frontiers in Computational Neuroscience*. – 2013. – № 7. – p. 1–21.
3. Browning P.G., Evidence for Mediodorsal Thalamus and Prefrontal Cortex Interactions during Cognition in Macaques/ P.G. Browning, S. Chakraborty, A.S. Mitchell// *Cerebral Cortex*. - 2015. - № 25 (11). - p. 4519-4534.
4. Carlesimo G.A. Vascular thalamic amnesia: A reappraisal/ G.A. Carlesimo, M.A. Lombardi, C. Caltagirone// *Neuropsychologia*. – 2011. – № 49. – p. 777–789.
5. Cassel J.C., The reuniens and rhomboid nuclei: neuroanatomy, electrophysiological characteristics and behavioral implications/ J.C. Cassel, A.P. de Vasconcelos, M. Loureiro, T. Cholvin, J.C. Dalrymple-Alford, R.P. Vertes// *Progress in Neurobiology*. - 2013. - № 111. - p. 34-52.
6. Child, N.D. Anterior nucleus of the thalamus: functional organization and clinical implications/ N.D. Child, E.E. Benarroch// *Neurology*. – 2013. – № 81. – p. 1869–1876.
7. Connely W.M., Passive Synaptic Normalization and Input Synchrony-Dependent Amplification of Cortical Feedback in Thalamocortical Neuron Dendrites/ W.M. Connely, V. Crunelli, A.C. Errington// *Journal of Neuroscience*. - 2016. - № 36 (13). - p. 3735-3754.
8. Constantinople, C.M. Deep cortical layers are activated directly by thalamus/ C.M. Constantinople, R.M. Bruno// *Science*. – 2013. – № 340. – p. 1591–1594.
9. Courtiol E. Neural Representation of Odor-Guided Behavior in the Rat Olfactory Thalamus/ E. Courtiol, D.A. Wilson// *Journal of Neuroscience*. - 2016. - № 36 (22). - p. 5946-5960.

10. Courtiol E., The olfactory thalamus: unanswered questions about the role of the mediodorsal thalamic nucleus in olfaction/ E. Courtiol, D.A. Wilson// *Frontiers in Neural Circuits*. - 2015. - № 9 (49). - p. 1-8.
11. Fama, R. Thalamic structures and associated cognitive functions: Relations with age and aging/ R. Fama, E.V. Sullivan// *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. – 2015. – № 3. – p. 1–36.
12. Friston K., The free-energy principle: a unified brain theory?/ K. Friston// *Nature Reviews Neuroscience*. - 2010. - № 11 (2). - p. 127-138.
13. Funahashi, S. Thalamic mediodorsal nucleus and its participation in spatial working memory processes: comparison with the prefrontal cortex/ S. Funahashi// *Frontiers in systems neuroscience*. – 2013. – № 7. – p. 1–13.
14. Glimcher, P.W. Rethinking the thalamus/ P.W. Glimcher, B. Lau// *Nature Neuroscience*. – 2005. – № 8. – p. 983–984.
15. Griffin A.L., Role of the thalamic nucleus reuniens in mediating interactions between the hippocampus and medial prefrontal cortex during spatial working memory/ A.L. Griffin// *Frontiers in Systems Neuroscience*. - 2015. - № 10 (9). - p. 1-8.
16. Guillery, R.W. Structure and connections of the thalamic reticular nucleus: advancing views over half a century/ R.W. Guillery, J.K. Harting// *The journal of comparative neurology*. – 2003. – № 9. – p. 360–371.
17. Haber, S. The place of the thalamus in frontal cortical-basal ganglia circuits/ S. Haber, N.R. McFarland// *Neuroscientist*. – 2001. – № 7. – p. 315–324.