

# **НЕЙРОПСИХОЛОГИЯ ЛИМБИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ**



**Перегуда С.Н.**

**2024**

## Содержание:

<b>Глава 1. Анатомия, физиология, нейропсихология лимбической системы.....</b>	<b>3</b>
1.1. Общие представления о лимбической системе.....	3
1.2. Миндалины/ амигдала.....	4
1.3. Орбитофронтальная кора.....	11
1.4. Островковая кора/ островок/ инсула.....	17
1.5. Поясная/ цингулярная кора.....	25
1.6. Гиппокамп.....	30
1.7. Парагиппокампальная извилина.....	34
1.8. Гипоталамус.....	36
1.9. Сосцевидные тела.....	39
1.10. Энторинальная кора.....	45
1.11. Прозрачная перегородка.....	49
1.12. Обонятельные луковицы, треугольник, тракт.....	52
1.13. Переднее продырявленное вещество.....	57
<b>Глава 2. Упражнения и техники в работе с эмоциями, аффективной сферой.....</b>	<b>59</b>
2.1. Интенсивность и динамика.....	59
2.2. Идентификация и содержание.....	60
2.3. Выстраивание сенсорного базиса и кросс-модальности, акцент на образе Я.....	61
2.4. Обозначение и символизация.....	62
2.5. Мнестическая деятельность и эмоции.....	65
2.6. Смысловое выражение.....	66
<b>Список литературы.....</b>	<b>67</b>

*Уважаемые коллеги, данная методичка будет дополняться новыми материалами, в том числе техниками и методиками. Их буду присылать Вам по мере готовности! Ваш Перегуда С.Н.*

# Глава 1. Анатомия, физиология, нейропсихология лимбической системы

## 1.1. Общие представления о лимбической системе

Лимбическая система мозга - это область мозга, которая действует как сетевая система. Имея множество взаимосвязанных частей, она отвечает за контроль различных эмоциональных влечений, а также играет решающую роль в формировании памяти. Основные компоненты лимбической системы включают гиппокамп, миндалевидное тело, таламус и гипоталамус. Лимбическая система расположена под корой головного мозга (рис. №1, 2).

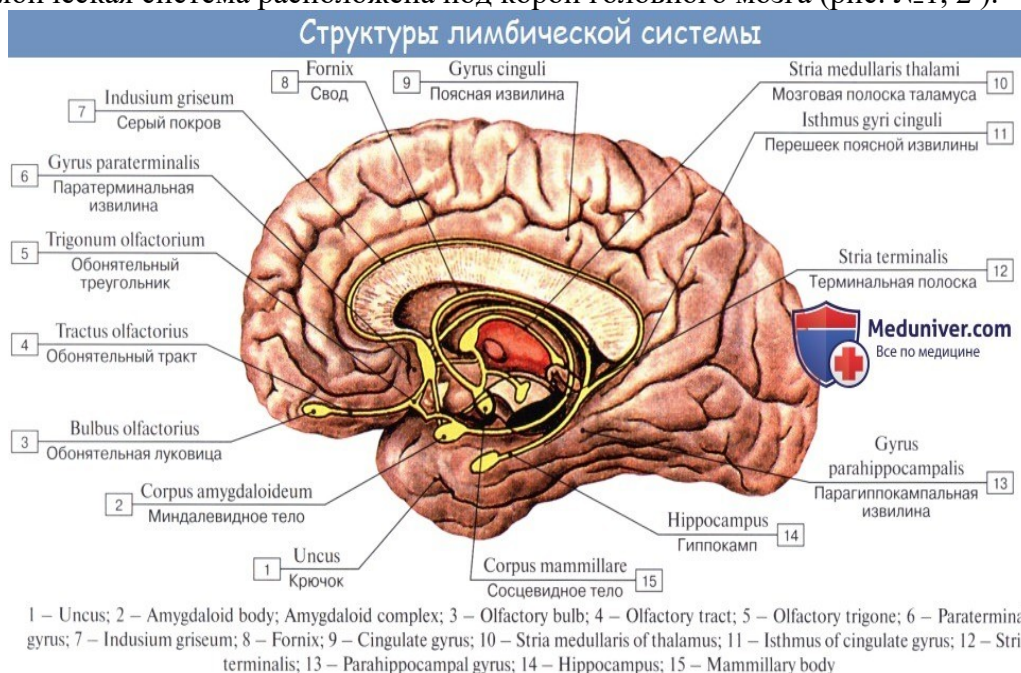


Рис. № 1. Саггитальный срез структур лимбического мозга (рисунок из интернета, Meduniver.com).

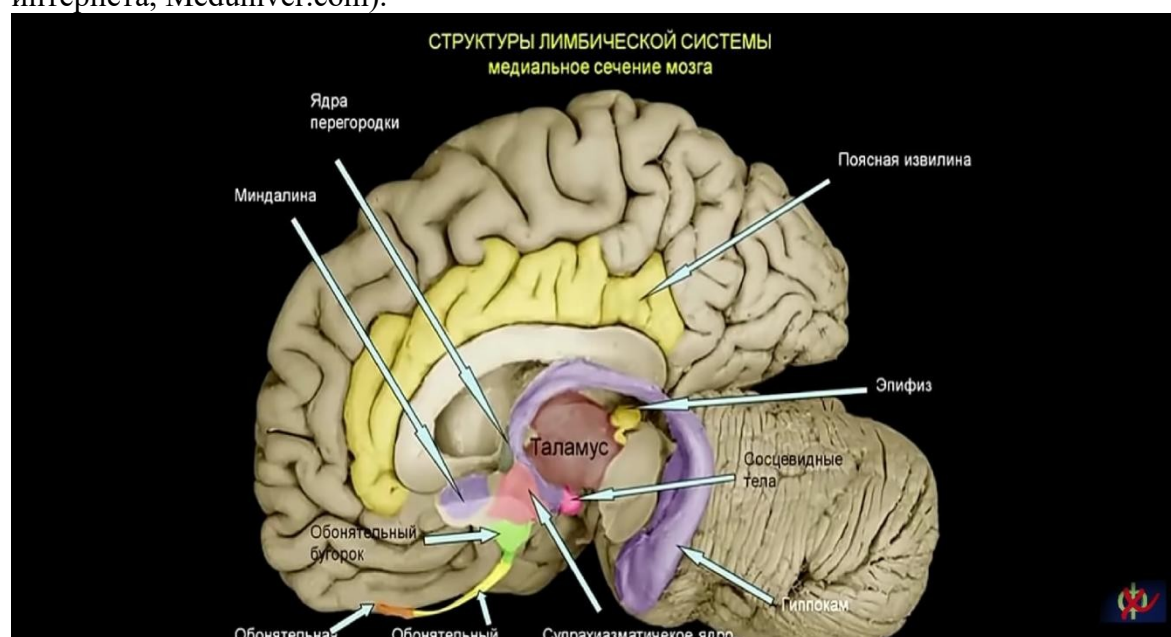


Рис. №2. Лимбический мозг. Медиальное сечение (рисунок из интернета).

Лимбическая система - группа структур в головном мозге, которая управляет эмоциями, мотивацией, обонянием и поведением. Лимбическая система также участвует в формировании долговременной памяти. Структуры лимбической системы находятся глубоко внутри мозга, непосредственно под височными долями и погребены под корой головного мозга, чуть выше ствола мозга. Лимбическая система состоит из нескольких взаимосвязанных компонентов, включая таламус, гипоталамус, базальные ганглии, поясную извилину, гиппокамп и миндалевидное тело.

Лимбическую систему первоначально называли *rhinencephalon* (сочетание греческих терминов, означающих «носовой мозг»), поскольку считалось, что она связана с обонянием. В 1878 году хирург Поль Брока описал то, что он назвал «большой лимбической долей», и применил термин «лимбическая», от латинского «лимб» («граница»), к изогнутому краю коры головного мозга. Со временем постепенно были открыты и другие функции лимбической системы. Роль лимбической системы в эмоциях изучали врач Джеймс Пэпес (James Papez) и нейроанатом Пол Яковлев (Paul Yakovlev), которые опубликовали свои результаты в 1937 и 1948 годах соответственно. **Пол Д. Маклин в статье 1952 года ввёл термин «лимбическая система»** для описания лимбической доли Брока и связанных с ней структур под корой. С эволюционной точки зрения лимбическая система считается одной из старейших частей человеческого мозга, поскольку она была обнаружена у рыб, амфибий и рептилий, а также у ранних млекопитающих (<https://www.britannica.com/science/brain> дата обращения 31.08.2023)

### **Развитие в онтогенезе лимбической системы:**

Примерно в 6 месяцев признаки того, что высшие лимбические структуры подключаются и начинают функционировать, видны в развитии эмоциональной осведомлённости младенцев и первоначальной привязанности к лицам, осуществляющим уход. С рождения до 6 месяцев нижняя лимбическая система является основной эмоциональной системой, которая работает. Поскольку лицевые мышцы и двигательные контуры новорожденных уже достаточно хорошо развиты, маленькие дети могут физически выражать целый ряд эмоций, которые могут быть истолкованы родителями. Они проявляют эмоции, которые можно распознать как страх, отвращение, интерес, удивление, гнев, радость, печаль и привязанность в течение первых месяцев их жизни. Извилистая складка, связанная с областью парагиппокампальной извилины в височной доле хорошо видна уже на сроке беременности 20 - 23 недели. Напротив, другие заметные извилины в коре головного мозга не появляются до 24 - 31 недели (Mark H. Johnson and Michelle de Haan., 2015).

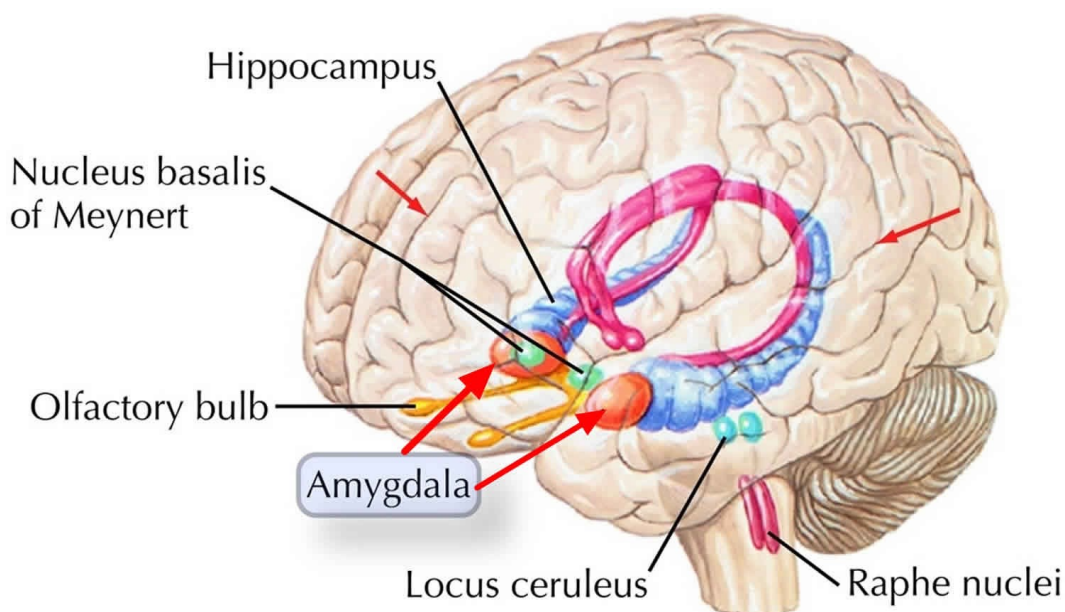
## **1.2. Миндалины/ амигдала**

### **Анатомия миндалин мозга:**

Амигдала (см. Рис. №3, 4) является одним из компонентов лимбической системы, которая отвечает за контроль эмоций и поведения, помимо формирования памяти. Анатомически миндалевидное тело расположено на передней границе гиппокампальной формации и передней поверхности нижнего рога бокового желудочка, где оно сливается с околоамигдалоидной корой,



которая образует часть поверхности ункуса (передний конец парагиппокампальной извилины) (Rajmohan V., 2007).



**Рис. № 3. Общая картинка локализации амигдалы (рисунок из интернета)**

Миндалевидные тела - это скопления нейронов, которые обычно составляют едва ли 0,3% от общего объёма мозга. Исследования показали, что размер миндалевидного тела в некоторой степени положительно коррелирует с социальной сетью человека и её сложностью (Yang Y, 2017).

Амигдала содержит по меньшей мере 13 ядер (скоплений нервных клеток), которые обычно делятся на три основные группы (Kim JE, 2012):

- \*Латеральное (боковое) ядро и базальное (нижнее) ядро, также известное как базолатеральное ядро;
- \*Центромедиальное ядро (центральная срединная линия);
- \*Кортикальное (наружный слой головного мозга);

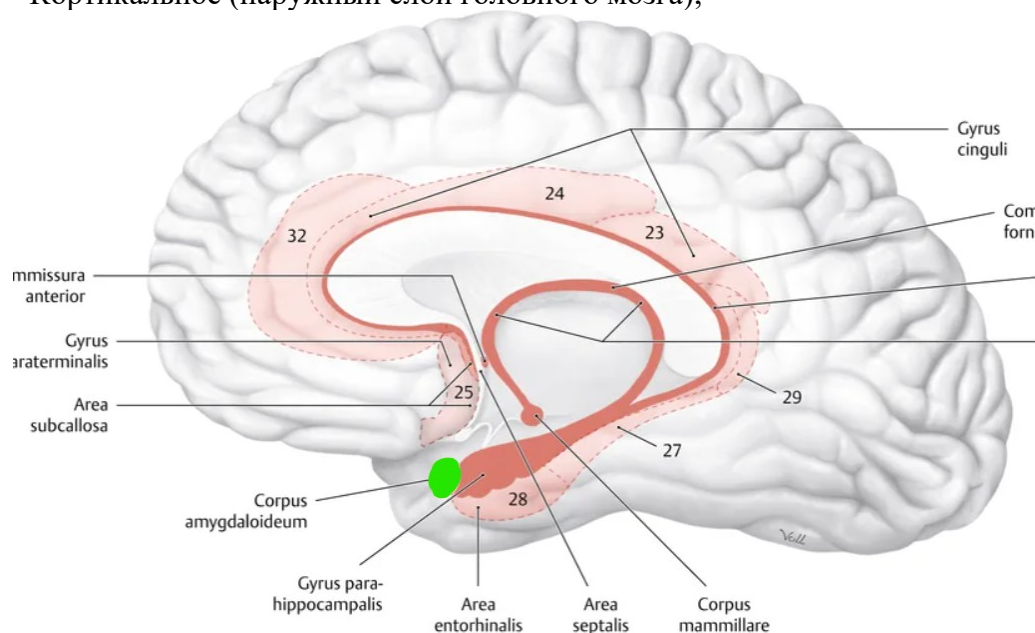


Рис. № 4. Латеральный срез мозга, зелёным отмечено миндалевидное тело (рисунок из интернета).

### **Физиология и функции, нейropsychология амигдалы:**

Миндалевидное тело управляет обработкой информации между префронтально-височной ассоциативной корой и гипоталамусом. Миндалевидное тело имеет нейронные цепи для выполнения своих различных функций с двумя основными выходными путями: дорсальным путём через терминальную полосу, которая проецируется в область перегородки и гипоталамус, и вентральным путём через вентральный **амигдалофугальный путь**, который заканчивается в области перегородки, гипоталамусе и медиальном дорсальном ядре таламуса. Миндалевидное тело также **имеет связи с цепью базальных ганглиев через свои проекции на вентральный бледный шар и вентральный стриатум**; эти проекции передаются обратно в кору головного мозга через дорсомедиальное ядро таламуса. Базолатеральный контур включает миндалевидное тело (особенно базолатеральную миндалину), орбитофронтальную и переднюю височную кору, а в таламусе - магноцеллюлярный отдел дорсомедиального ядра (фронтоталамический путь), который служит ретранслятором обратно в орбитофронтальную кору. Эта схема была предложена в качестве основы для **человеческой способности определять намерения других людей по их языку, взглядам и жестам** (Теория разума и социального познания) и **помогает в социальных взаимодействиях** (Deakin J.F., 1989; Frith C., 1996; Rajmohan V., 2007).

Миндалевидное тело играет решающую роль в **обнаружении и обработке эмоционально нагруженных положительных и отрицательных стимулов**, а также в запуске множества рефлексивных реакций.

У пациентов с двусторонним поражением миндалевидного тела также наблюдаются трудности в **обучении ассоциациям между зрительными стимулами и запахами**.

Недавние исследования показали, что, хотя миндалевидное тело реагирует как на положительную, так и на отрицательную валентность, существуют индивидуальные различия в относительной чувствительности к положительным и отрицательным стимулам (Baeken et al., 2009; Haas et al., 2009; Кейтли, Чью, Винокур и Грейди, 2007).

Winston и соавт. продемонстрировали чувствительность миндалевидного тела к интенсивности обонятельных стимулов с экстремальной валентностью, но не к интенсивности стимулов средней валентности. Можно предположить, что чувствительность миндалевидного тела к колебаниям эмоциональной интенсивности может зависеть от валентности. Это объясняет, почему некоторые авторы указывали, что **миндалевидное тело может быть детектором эмоциональной валентности** (Winston J. S., 2005; Anders S., 2004, 2008).

В одном исследовании электрическая стимуляция **правой амигдалы вызывала негативные эмоции, особенно страх и печаль**. Она играет определённую роль в выражении страха и в обработке вызывающих страх стимулов. Формирование страха, которое возникает, когда нейтральный стимул приобретает свойства отвращения, происходит в правом полушарии. Когда индивид сталкивается с условным, вызывающим отвращение стимулом, он обрабатывается в правой миндалине, вызывая неприятную реакцию или страх. Эта эмоциональная реакция заставляет индивида избегать стимулов,

вызывающих страх, и, что более важно, оценивать угрозы в окружающей среде. Напротив, стимуляция **левой амигдалы была способна вызывать либо приятные (счастье), либо неприятные (страх, беспокойство, печаль) эмоции**. Другие данные свидетельствуют о том, что левая миндалина играет определённую роль в системе вознаграждения мозга (Lanteaume L, 2007; Berntson GG, 2007; Murray E.A, 2009). Правое миндалевидное тело играет важную роль в ассоциации времени и мест с эмоциональными свойствами, а то есть в эпизодической памяти (Markowitsc H., 1998).

Миндалевидное тело **участвует в регуляции тревоги, агрессии, обусловливания страха, эмоциональной памяти и социального познания**. Электрическая стимуляция миндалевидного тела вызывает у людей реакции страха и тревожности, в то время как повреждения блокируют определённые типы безусловного страха. Например, у крыс с поражениями миндалевидного тела наблюдается снижение реакции замирания на кошек или кошачью шерсть, ослабление обезболивания, учащение сердцебиения при громком шуме и снижение **вкусовой неофобии (страх нового)** (Rajmohan V., 2007).

Миндалевидное тело также необходимо для **обучения с помощью страха**, повреждения миндалевидного тела нарушают приобретение как активного избегания (бегство от страха), так и пассивного избегания условных реакций, но не влияют на удержание. Миндалевидное тело обрабатывает не только эмоции страха и отвращающие стимулы, но также **участвует в формировании аппетита с помощью стимулов, таких как еда, секс и наркотики**. Что касается его роли в памяти, **активация миндалевидного тела оказывает модулирующее воздействие на приобретение и закрепление воспоминаний, которые вызывают эмоциональный отклик** (Sah P., 2003).

Миндалевидное тело **модулирует функционирование тазобедренного сустава, способствуя возникновению эпизодических воспоминаний, имеющих эмоционально значимое содержание** (Frank & Tomaz, 2000; Gasbarri et al., 2005). Считается, что эта улучшенная эпизодическая память (которая зависит от системы гиппокампа) является результатом повышенной активации в перцептивных областях коры (опосредованной миндалевидным телом), которая влияет на восприятие эмоционально значимых стимулов и изменяет приоритет, с которым гиппокамп кодирует эпизодические события (Фелпс, 2004)..

Считается, что миндалевидное тело играет важную роль в последующем закреплении воспоминаний. Было также показано, что активация миндалевидной железы коррелирует с извлечением эмоционально значимой информации. А воздействие эмоционально значимых стимулов приводит к сужению сферы внимания, так что стимулы, периферийные по отношению к эмоциональному содержанию, не воспринимаются и не запоминаются.

Базолатеральное ядро (BLA) представляет собой кортикоподобную структуру в дорсальной миндалине, и оно регулирует поведенческие и физиологические реакции на стресс.

Центральная миндалина (CeA) играет решающую роль в физиологических реакциях на стрессоры, такие как стимулы страха, стрессовые раздражители и некоторые стимулы, связанные с наркотиками.

Между тем, расширенная миндалина, называемая ядрами ложа терминальной полоски (BNST), участвует в возникновении тревоги и стресса.

Также есть многочисленные данные, что, во-первых, миндалевидное тело (в частности, базолатеральная миндалина) получает афференты практически с каждого этапа сенсорной обработки, включая таламус, первичные и вторичные

сенсорные области, ассоциативную кору, а также гиппокамп (Davis & Whalen, 2001). Этот широкий диапазон восприимчивости позволяет миндалевидному телу получать информацию на любом уровне обработки. В дополнение к соответствующим органам чувств, существует множество проекций (исходящих из центрального ядра миндалевидного тела) на гипоталамус, который контролирует выброс гормонов, и на ряд ядер ствола мозга, которые управляют двигательными действиями, характерными для конкретного вида (например, агрессивной позой, защитным замиранием) и висцеромоторные реакции (например, изменение частоты сердечных сокращений и кровяного давления).

Миндалевидное тело (1) необходимо и достаточно для выявления аффективных аспектов стимулов, (2) необходимо для запуска аффективных физиологических и двигательных реакций и (3) способно выявлять ассоциации между аффективными результатами и нейтральными стимулами. Биполярное повреждение миндалевидного тела свидетельствует о нарушенной обработке эмоциональных аспектов мимики и вербальных выражений (Adolphs, Baron-Cohen, & Tranel, 2002; Адольф, Рассел и Транель, 1999; Адольф и Транель, 2003, 2004; Адольфс, Транель и др., 1999; Андерсон и Фелпс, 2000; Грэм, Девински и Лабар, 2007; Сато и др., 2002; Зиберт, Маркович и Бартель, 2003), а также эмоциональные аспекты музыки (Госселин, Перец, Йонсен и Адольф, 2007). В совокупности эти результаты показывают, что миндалевидное тело (1) необходимо для обнаружения эмоционального содержания стимулов и (2) достаточно для обнаружения эмоциональных стимулов, учитывая, что оно становится активным даже тогда, когда стимулы предъявляются подсознательно.

Следует отметить, что роль миндалевидного тела в формировании страха не ограничивается личным опытом взаимодействия с эмоционально значимыми стимулами; скорее, она также включает социальное обучение или обучение на собственном примере. Другими словами, миндалевидное тело реагирует на эксперименты по обусловливанию, проводимые на других людях, а также на словесные объяснения взаимосвязей между внешне эмоционально нейтральными стимулами и потенциальными опасностями (Phelps et al., 2006).

Именно это опосредованное обучение позволяет нам испытывать соответствующую эмоциональную реакцию, скажем, на направленный на нас пистолет, не прибегая к прошлому опыту, когда в нас действительно стреляли. Таким образом, в то время как миндалевидное тело чувствительно к отдельным эмоционально значимым стимулам, гиппокамп чувствителен к эмоционально значимым контекстам (Ito et al., 2006; Maren & Hobin, 2007; Phelps, 2004). Так, например, у животных с поражениями миндалевидного тела не вырабатывается нормальная реакция страха на отдельные раздражители, такие как звук звонка, но вырабатывается нормальная условная реакция на клетку или даже комнату, в которой проводились эксперименты. Противоположная картина наблюдается у животных с поражениями гиппокампа - другими словами, животные обычно реагируют на отдельные предупреждающие звуки, но на них не влияет более широкий контекст, такой как клетка или комната.

В этом же ключе утверждалось, что миндалина опосредует фобические реакции на определённые стимулы, тогда как тазобедренный сустав опосредует упреждающую и обусловленную контекстом генерализованную тревогу (Эткин, Вейгер, 2007; Хаслер и др., 2007; Штраубе, Ментцель, и Милтнер, 2006).

В миндалевидном теле есть нейроны, которые реагируют на первичные подкрепления, такие как вкус, аромат и запах пищи, прикосновения и



раздражители, вызывающие отвращение. В миндалевидном теле также есть нейроны, которые запоминают ассоциации между зрительными и слуховыми раздражителями и первичными подкреплениями.

Миндалевидное тело менее эффективно справляется с быстрым обучением, связанным с эмоциями, чем орбитофронтальная кора. Миндалевидное тело приматов также содержит популяцию нейронов, специализирующихся на восприятии лиц, и повреждение миндалевидного тела человека может изменить способность различать различные выражения лица, хотя это может быть связано с тем, как фиксируются лица.

Классические условные реакции, такие как вегетативные реакции, реакция замирания и испуга на слуховые раздражители, могут зависеть от сигналов, поступающих из миндалевидного тела в такие структуры, как гипоталамус и вентральное полосатое тело. Двустороннее повреждение миндалевидного тела может привести к нарушению способности ассоциировать визуальные и другие стимулы с первичной (т.е. неосознанной) наградой или наказанием. Например, обезьяны с повреждением миндалевидного тела, когда им показывают пищевые и непищевые продукты, берут и то, и другое и кладут в рот. Когда такое обучение визуальному или слуховому различению было проверено более формально, было обнаружено, что приматы, включая людей с повреждением миндалевидного тела, испытывают трудности с ассоциацией вида или звука стимула с тем, приносит ли он вознаграждение или является вредным и его следует избегать. Сенсорное насыщение (ограниченный выбор пищи, обесценивающийся при насыщении до отвала) нарушается из-за повреждения миндалевидного тела (как и в случае с орбитофронтальной корой).

**Обработка страха и печали была связана с активацией миндалевидного тела и поясной коры, соответственно, в то время как радость и отвращение были связаны с повышенной метаболической активностью в базальных ганглиях. Страх связан с активацией миндалевидного тела и островка, гнев - с орбитофронтальной корой, отвращение - с передней островковой частью, вентральной префронтальной корой и миндалевидным телом, счастье - с активацией ростральной передней поясной коры, а печаль - с медиальной префронтальной корой и каудальной передней поясной корой. (Alessia Celeghin et al., 2017).**

### ***Развитие миндаливидного тела в онтогенезе:***

Примерно на третьей неделе беременности хорда индуцирует нейруляцию, процесс, посредством которого эктодерма над хордой превращается в нервную эктодерму, которая позже сформирует нервную трубку и гребень. *Noggin*, *chordin*, *BMP4* и *FGF8* - вот некоторые из задействованных генов. Нервная трубка закрывается к шестой неделе. Ростральным концом будет конечная пластинка. В дополнение к спинному мозгу нервная трубка дифференцируется на три первичных пузыря для переднего мозга, среднего мозга и заднего мозга. Передний мозг далее дифференцируется на теленцефалон и промежуточный мозг; средний мозг продолжает оставаться мезенцефалоном, а задний мозг становится метенцефалоном и миеленцефалоном. Эти структуры продолжают дифференцироваться во взрослые мозговые структуры. Происхождение миндалевидного тела или комплекса, называемого миндалевидным телом, прослеживается до популяций диэнцефальных и теленцефальных клеток, которые формируют дно бокового желудочка примерно через три недели после зачатия. **Теленцефалон даёт начало миндалевидному телу, в то время как**

**нейроны из промежуточного мозга мигрируют для его дальнейшего развития** (Müller F., 2006; López-Mascaraque L., 2010) .

Выявлен нелинейный рост функциональной связности миндалины в течение первых 2 лет жизни, характеризующийся резкой синхронизацией в течение первого года, за которой следовал умеренный рост или тонкая настройка в течение второго года. Важно отметить, что рост функциональной связности в течение второго года имел значительные поведенческие последствия, проиллюстрированные многочисленными значительными прогнозами результатов 4-летнего эмоционального и когнитивного развития. Модели связей миндалевидного тела у двухлетних детей качественно были такими же, как у годовалых детей, но статистически обнаруживаемые изменения выявили обратное направление роста в течение второго года по сравнению с первым годом. **Миндалевидное тело является одной из самых ранних областей мозга, которая развивается и становится структурно и цитоархитектурно похожей на взрослую ещё до рождения.** В отличие от взрослых, выявлены прямые функциональные связи миндалевидного тела с первичными сенсомоторными корами (т. е. средней височной и прецентральной или постцентральной извилинами), которые были уникальными для новорожденных; эти связи исчезали к 1 году жизни и не присутствовали у 2-летних детей. Положительные связи с медиальными префронтальными областями и отрицательные связи с латеральными префронтальными и теменными областями, которые обычно наблюдаются у взрослых, отсутствовали у новорожденных, но появились у детей в возрасте 1 и 2 лет. В совокупности результаты могут свидетельствовать о том, что при отсутствии нисходящих связей эмоциональной регуляции (например, отрицательных связей с латеральными префронтальными и теменными областями) новорожденные могли полагаться на положительные связи с сенсомоторными областями для прямого моторного выхода (например, плача, пинков) после первоначальной эмоциональной оценки валентности, обеспечиваемой миндалевидно-подкорково-лимбической схемой. Это в полной мере соответствует поведенческим выводам, подчёркивающим эмоциональную импульсивность и отсутствие саморегуляции как отличительные поведения новорожденных (Andrew P. Salzwedel и др., 2018).

### **1.3. Орбитофронтальная кора головного мозга**

#### ***Анатомия орбитофронтальной коры (ОФК):***

Это участок префронтальной коры в лобных долях головного мозга (см. Рисунок №5 ). У людей эта кора представлена полями 11, 10 и 47 по Бродману. ОФК разделен на несколько обширных областей, отличающихся цитоархитектурой, включая зону Бродмана 47/12, зону Бродмана 11, зону Бродмана 14, зону Бродмана 13 и зону Бродмана 10. Четыре извилины разделены комплексом борозд, которые чаще всего напоминают узор в виде буквы «Н». Проходящие вдоль росто-каудальной оси две борозды, латеральная и глазничная, обычно соединяются поперечной глазничной бороздой, которая проходит вдоль медиально-латеральной оси. Наиболее медиально медиальная орбитальная извилина отделена от прямой мышцы носа обонятельной бороздой. Спереди как прямая мышца, так и медиальная часть медиальной орбитальной извилины состоят из области 11(m), а сзади - из области 14. Задняя орбитальная извилина состоит в основном из области 13 и граничит медиально и латерально

с передними концами медиальной и латеральной орбитальных борозд. Область 11 составляет большую часть ОФК, включая как боковые части медиальной глазничной извилины, так и переднюю глазничную извилину. Латеральная орбитальная извилина состоит в основном из области 47/12. Большая часть ОФК является зернистой, хотя каудальные части области 13 и области 14 являются агранулярными. Эти хвостовые области, которые иногда включают в себя части островковой коры, реагируют в первую очередь на необработанные сенсорные сигналы.

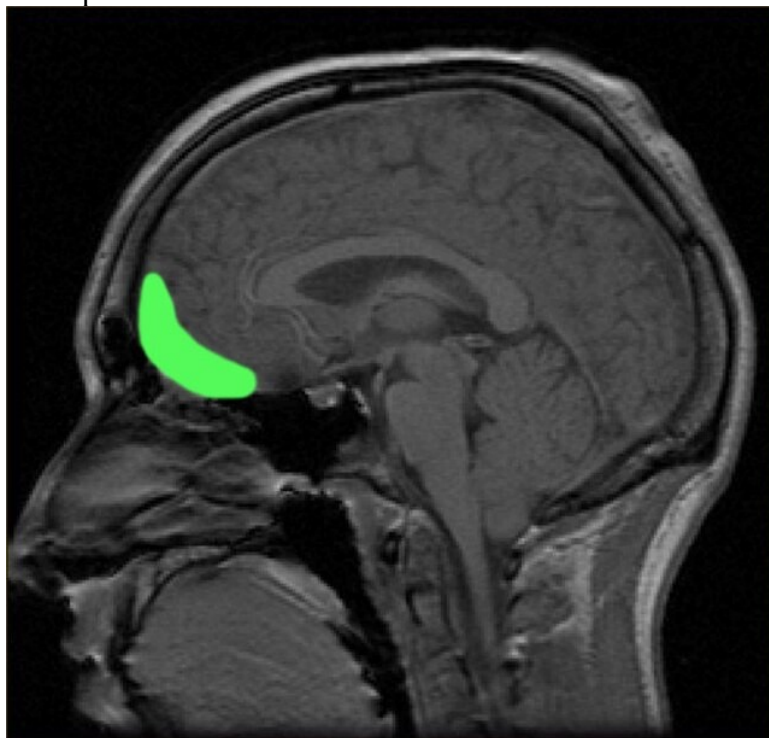


Рисунок №5 . Орбитофронтальная кора: боковой срез (рисунок из интернета)

ОФК является частью префронтальной коры, которая получает сигналы от магноклеточных нейронов, медиальных ядер таламуса, и принимает участие в представлении эмоций и поощрений во время принятия решений.

Орбитофронтальная кора анатомически связана с прилежащим ядром (*nucleus accumbens*) - структурой, играющей роль в механизме, формирующем зависимость от наркотических веществ. ОФК получает информацию от прилежащего ядра. Лимбические структуры, такие как миндалевидное тело, гиппокамп и цингулярная извилина передают информацию в ОФК через посредственные и непосредственные пути.

Связность ОФК (см. Рис. №6, 7) несколько варьируется вдоль роstralно-каудальной оси. Каудальная ОФК более тесно связана с сенсорными областями, в частности, получая прямые сигналы от грушевидной коры (*piriform cortex*) головного мозга. Хвостовой отдел ОФК также наиболее тесно связан с миндалевидным телом. Роstralно ОФК получает меньше прямых сенсорных проекций и в меньшей степени связана с миндалевидным телом, но она взаимосвязана с латеральной префронтальной корой и парагиппокампом. Связность ОФК также была концептуализирована как состоящая из двух сетей: **орбитальной сети**, состоящей из большинства центральных частей ОФК, включая большинство областей 47/12, 13 и 11; **медиальной сети**, состоящей из самой медиальной и каудолатеральной областей ОФК и областей 24, 25 и 32

медиальной префронтальной коры. Медиальную и орбитальную сети иногда называют «висцеромоторной сетью» и «сенсорной сетью» соответственно (Edmund T. Rolls, 2019).

Обычно к медиальной орбитофронтальной коре относятся области 13 и 11, а латеральной орбитофронтальной коре относятся области 12 (12/47 у человека). Соединительная сеть, состоящая главным образом из поясных областей, была названа медиальной префронтальной сетью; а соединительная сеть, включающая в себя главным образом орбитофронтальную кору головного мозга, была названа орбитальной префронтальной сетью и, конечно же, является боковой по отношению к «медиальной префронтальной сети».

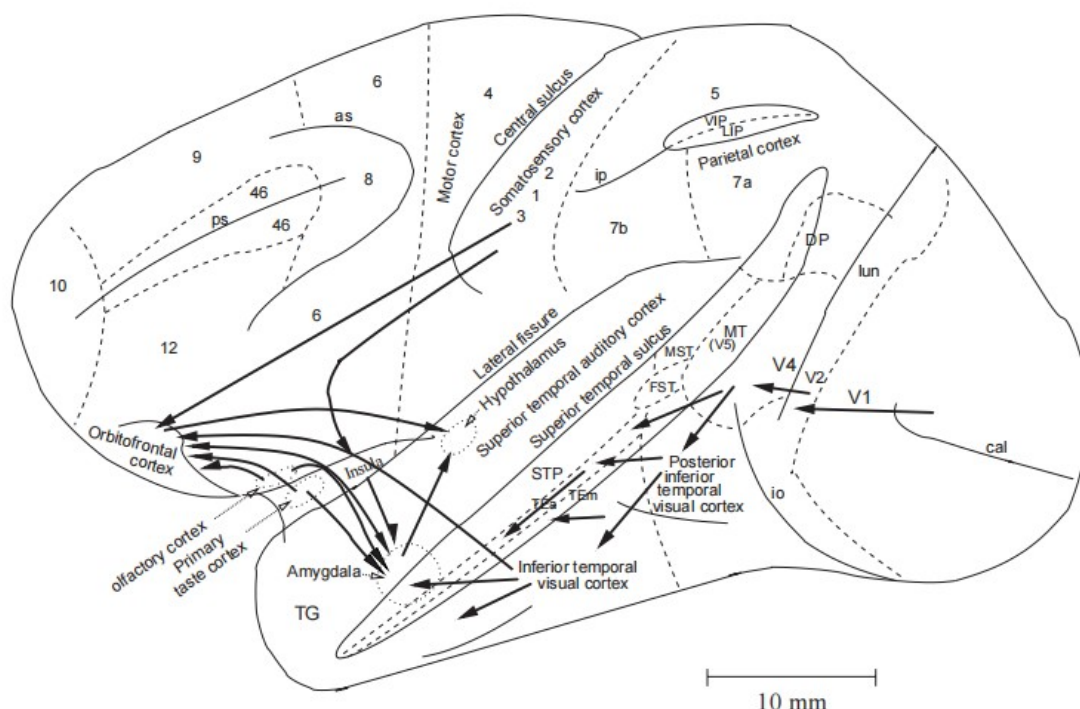


Рис. №6 . Связи орбитофронтальной коры приматов (рисунок из книги Edmund T. Rolls. The Orbitofrontal Cortex // Oxford University Press., 2019).

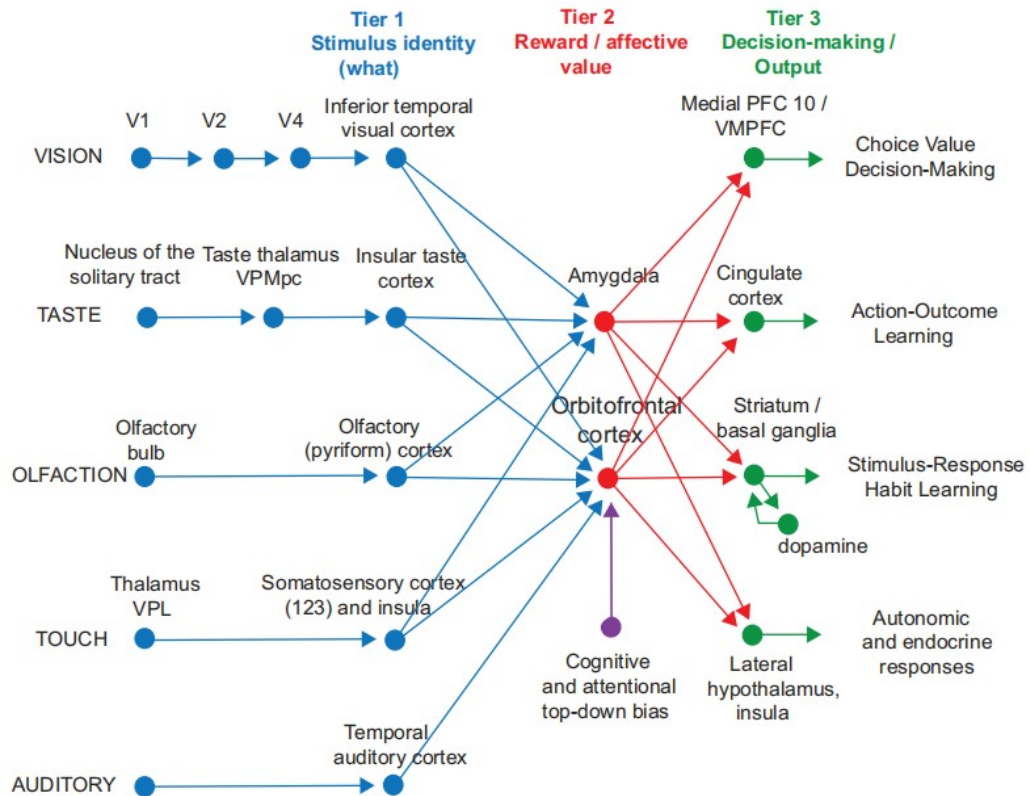


Рис. №7. Показаны графически связи и функциональный вклад тех и иных структур мозга приматов, в том числе орбитофронтальная кора. Синим обозначен первый уровень, где происходит идентификация стимула; красный - реакция на него и его эмоциональная оценка; зелёным - принятие решения и т.д. (рисунок из книги Edmund T. Rolls. *The Orbitofrontal Cortex* // Oxford University Press., 2019).

Также можно обобщить касаясь **строения орбитофронтальной коры следующим**. Орбитально-лобная кора головного мозга у обезьян и человека состоит из трёх основных подразделений:

- Медиальная орбитально-префронтальная кора головного мозга (гранулярные участки области 14);
- Центральная орбитальная зона коры головного мозга (область 11 и зернистые участки области 13);
- Латеральная орбитальная зона коры головного мозга (орбитальные участки области 47/12).

**Основные связи орбитальной коры** головного мозга можно резюмировать следующим образом:

**\*Агранулярная островковая кора, основная часть агранулярной орбитальной коры головного мозга, получает относительно прямые сигналы от вкусовой коры и грушевидной (обонятельной) коры** (Carmichael & Price, 1995b). Она также получает визуальные сигналы, передаваемые от ствола мозга и таламуса (Ray & Price, 1992). Эти входные данные передают ощущения, отражающие метаболическое состояние человека, такие как гипоксия или гипогликемия, а также ощущения, возникающие в лёгких, сердце, барорецепторах и пищеварительном тракте (Craig, 2002). Эти данные указывают на то, что передний островок способствует анализу запаха, вкуса и ароматизации пищевых продуктов, а также последствий их употребления.



Например, в переднем островке происходит активация, когда люди испытывают отвращение в результате неприятных вкусов или запахов (Craig, 2002).

**\*Через агранулярную орбитальную кору головного мозга обонятельная, вкусовая и висцеральная информация также может поступать в гранулярную орбитальную кору головного мозга.** Соматосенсорная информация из первичной соматосенсорной области (S1) также поступает в гранулярную орбитальную кору головного мозга, включая область 13. Боковые части S1, которые представляют рот, губы и язык, обеспечивают большую часть этой информации, но дополнительные данные поступают от изображения руки S1 (Кармайкл и Прайс, 1994). Эти связи позволяют как гранулярной, так и агранулярной орбитальной коре головного мозга обрабатывать обонятельную, вкусовую, соматосенсорную и висцеральную информацию о продуктах питания и жидкостях.

**\*В отличие от медиальной коры головного мозга, гранулярная орбитальная кора головного мозга также получает достоверную визуальную информацию об объектах.** Эти проекции возникают в основном из периренальной коры (Kondo et al., 2005) и нижней височной области (Webster et al., 1994), два компонента вентрального зрительного потока. Существуют также визуальные проекции из этих областей в латеральный сектор орбитальной коры, часть области 47/12 (Webster et al., 1991; Kondo et al., 2005). Проекции из периферической коры обеспечивают орбитальную кору головного мозга визуальной информацией об объектах, включая продукты питания (Murray et al., 2007). Проекции из нижней височной области коры головного мозга (Ungerleider et al., 2008) передают информацию о простых объектах и других визуальных модальностях, таких как цвет (Huxlin & Merigan, 1998), форма (Wang et al., 1998), визуальная текстура, глянец и прозрачность. У антропоидов эта информация поступает благодаря фовеальному зрению (Baizer et al., 1991), но у стрепсциринов, таких как лемуры и детёныши кустарников, ямка отсутствует.

**\*В отличие от устойчивых зрительных сигналов, орбитальная область коры головного мозга имеет ограниченный объём слуховых сигналов** (Kondo et al., 2003). Причина в том, что различные виды пищи сильно различаются по внешнему виду, но не по звучанию.

**\*Как гранулярная, так и агранулярная орбитальная кора головного мозга, а также области агранулярного островка тесно связаны с базолатеральным ядром миндалевидного тела. Однако область 11 имеет меньше связей с миндалевидным телом** (Carmichael & Price, 1995a; Aggleton et al., 2015). Кроме того, миндалевидное тело связано с латеральным сектором орбитальной коры головного мозга (Amaral & Price, 1984). Связи с миндалевидным телом обеспечивают доступ к информации о ценности продуктов питания, основанной на текущем состоянии человека. Хотя большая часть литературы о миндалевидном теле, особенно у грызунов, подчёркивает его роль в формировании чувства страха (LeDoux, 2003), исследования на обезьянах показывают, что миндалевидное тело способствует узнаванию как положительных, так и отрицательных результатов (Бакстер & Мюррей, 2002).

**\*Латеральный сектор орбитальной коры головного мозга имеет выходы в роstralную часть дорсальной и вентральной премоторной коры** (Petrides & Pandya, 2002). Однако центральный сектор орбитальной коры головного мозга не имеет таких выходов (Morecraft et al., 1992; Richard E. Passingham, 2021).

### **Физиология и функция, нейropsychология орбитофронтальной коры:**

Есть предположение, что с большим развитием орбитофронтальной коры у приматов, включая человека, орбитофронтальная кора становится гораздо более важной для эмоций и связанных с ними функций у людей, чем миндалевидное тело. У людей и других приматов миндалевидное тело, по-видимому, не играет такой важной роли в эмоциональном и социальном поведении, как орбитофронтальная кора, и изменения эмоций после повреждения миндалевидного тела гораздо более незаметны. Кроме того, нарушения, описанные после повреждения миндалевидного тела, связаны с формированием страха (классическое формирование, например, вегетативных реакций и особенно изученных эффектов испуга), а также с некоторыми тонкими аспектами обработки выражения лица. В ходе эволюции баланс, возможно, переместился в орбитофронтальную кору, которая развивается гораздо позже и может позволить выполнять более мощные вычисления, такие как те, которые участвуют в быстром обратном обучении и быстрой коррекции поведения (Edmund T. Rolls, 2019).

Действительно, некоторые коллеги предполагают, что миндалевидное тело может иметь мало общего с субъективными ощущениями эмоций. Напротив, **орбитофронтальная кора может быть гораздо более тесно связана с эмоциональными ощущениями**, поскольку активация в ней линейно связана с субъективными оценками приятности, а повреждение орбитофронтальной коры ухудшает субъективные эмоциональные ощущения (Edmund T. Rolls, 2019).

Орбитофронтальная кора **способствует эмоциональному обучению**. Фактически, аффективное обусловливание нарушается в популяциях, характеризующихся повреждением орбитофронтальной области (Hoefler et al., 2008; Mitchell et al., 2006), и как миндалина, так и орбитофронтальная кора метаболически активируются при предъявлении условных стимулов (Готфрид, О'Доэрти, & Долан, 2003; Табберт и др., 2005). В частности, **орбитофронтальная кора участвует в обновлении текущего значения подкрепления данного стимула** (Кокс, Андраде, Джонсруд, 2005; Готфрид и Долан, 2004; Зальцман и др., 2007), а также в распределении ресурсов внимания на основе стимула. о его текущей стоимости усиления (Grossberg, Bullock, & Dranias, 2008).

Орбитофронтальная кора - важная область мозга, **участвующая в обработке вознаграждений и наказаний**. Она получает и интегрирует информацию от всех сенсорных систем: вкусовой, обонятельной, соматосенсорной, слуховой и зрительной, а также информацию от висцеральных органов чувств и висцеральной моторики. Также ОФК опосредует мотивационное, эмоциональное и социальное поведение (Kringelbach M. L., 2005).

Орбитофронтальная кора содержит вторичную вкусовую кору, в которой представлена **оценка «полезности и ценности» вкуса**. Она также содержит вторичную и третичную обонятельные области коры, в которых представлена информация об идентичности, а также о полезности запахов. Орбитофронтальная кора также получает информацию о виде объектов из зрительных областей коры височной доли, и нейроны в ней запоминают и изменяют визуальный стимул, на который они реагируют, когда связь визуального стимула с первичным подкрепляющим стимулом (таким как вкус)

меняется на противоположную. Это пример обучения ассоциациям с подкреплением стимула и является одним из видов обучения ассоциациям между стимулами. В более общем плане стимулом может быть визуальный или обонятельный стимул, а первичным (неосознанным) положительным или отрицательным подкреплением может быть вкус или прикосновение. Соматосенсорные сигналы поступают от нейронов, которые реагируют на текстуру пищи во рту, включая группу, которая реагирует на ощущение жира во рту. В ходе дополнительных исследований нейровизуализации на людях было обнаружено, что области орбитофронтальной коры активируются при приятном прикосновении, при болезненном прикосновении, при ощущении вкуса, запаха и при более абстрактных подкреплениях, таких как выигрыш или потеря денег. Повреждение орбитофронтальной коры головного мозга может ухудшить процесс обучения и изменение ассоциаций между стимулом и подкреплением и, следовательно, коррекция поведенческих реакций, когда они больше не являются уместными из-за изменения предыдущих условий подкрепления. Информация, которая поступает в орбитофронтальную кору для выполнения этих функций, включает в себя информацию о лицах, а повреждение орбитофронтальной коры может ухудшить распознавание выражения лица (и голоса). Таким образом, эти данные показывают, что орбитофронтальная кора **участвует в расшифровке и представлении некоторых первичных подкреплений такие, как вкус и осязание; в изучении и изменении ассоциаций визуальных и других стимулов с этими первичными подкреплениями; а также в контроле и коррекции поведения, связанного с вознаграждением и наказанием, и, следовательно, с эмоциями** (Edmund T. Rolls, 2004).

Одно из предложений, объясняющих разнообразие функций ОФК, заключается в том, что ОФК **кодирует пространства состояний или дискретную конфигурацию внутренних и внешних характеристик, связанных с ситуацией и её непредвиденными обстоятельствами**. Например, предположение о том, что ОФК кодирует экономическую ценность, может быть отражением значения состояния задачи кодирования ОФК. Представление состояний задачи могло бы также объяснить предположение о том, что ОФК действует как гибкая карта непредвиденных обстоятельств, поскольку переключение в состоянии задачи позволило бы кодировать новые непредвиденные обстоятельства в одном состоянии, с сохранением старых непредвиденных ситуаций в отдельном состоянии, позволяющем переключать непредвиденные ситуации, когда старое состояние задачи снова становится актуальным (Stalnaker T. A., Cooch N. K., Schoenbaum G., 2015).

В зависимости от региона ОФК было предложено, что **латеральная ОФК отражает потенциальную ценность выбора, позволяя фиктивным (контрфактическим) ошибкам прогнозирования потенциально влиять на выбор при изменении курса во время разворота, исчезновения или девальвации**. Оптогенетическая активация латеральной ОФК усиливает **целенаправленность** по сравнению с привычным поведением, возможно, отражая повышенную чувствительность к потенциальному выбору и, следовательно, повышенное переключение. С другой стороны, было предложено, что **медиальная ОФК отражает относительную субъективную ценность**. Также было предложено, что **латеральная ОФК кодирует ассоциации между стимулами и результатами, которые затем сравниваются по значению в медиальной ОФК**. Мета-анализ исследований

нейровизуализации у людей показывает, что существует медиально-латеральный градиент валентности, при этом **медиальная ОФК чаще всего реагирует на вознаграждение, и латеральная ОФК чаще всего реагирует на наказание**. Также был обнаружен задне-передний градиент абстрактности, при котором **задняя ОФК реагирует на более простые вознаграждения, а передняя ОФК больше реагирует на абстрактные награды** (Kringelbach M. L, Rolls E. T., 2004; Rudebeck P. H., Murray E. A., 2011; Tobia M. J., Guo R., Schwarze U., Boehmer W., Gläscher J., Finckh B., Marschner A., Büchel C., Obermayer K., Sommer T., 2014).

**Задняя орбитофронтальная кора соединена с миндалевидным телом несколькими путями, которые способны как усиливать, так и ослаблять активность вегетативной нервной системы.** Предварительные данные свидетельствуют о том, что нейромодулятор дофамин играет важную роль в поддержании баланса между тормозными и возбуждающими путями, а высокий уровень дофамина стимулирует вегетативную активность (Barbas H., 2007; Zikopoulos B., Höistad M., John Y., Barbas H., 2017).

Дополнительно можно выделить следующие функции ОФК: участие в адаптивном обучении, где ОФК является ключевой структурой, ответственной за этот процесс; удержание и манипулирование серией информации онлайн - ОФК обладает функцией «рабочей памяти» (Полунина А. Г., Брюн Е. А., 2011).

#### ***Развитие орбитофронтальной коры в онтогенезе:***

Развитие орбитофронтальной коры в онтогенезе происходит позже остальных регионов коры головного мозга. ОФК формируется на основе генетически запрограммированных процессов созревания. Они включают:

- \*удаление «лишних» синапсов и нейронов, участие которых оказалось невостребованным на предыдущем этапе развития;

- \*увеличение количества глиальных клеток, поддерживающих жизнедеятельность и функциональную активность действующих нейронов;

- \*развитие миелинизированных связей с релевантными близлежащими и отдалёнными регионами мозга, то есть формирование стабильных функциональных нейросетей.

Созревание структур ОФК начинается в подростковом возрасте и, по-видимому, завершается к 30-35 годам жизни человека (Полунина А. Г., Брюн Е. А., 2011).

### **1.4. Островковая кора/ островок/ инсула**

#### ***Анатомия островковой коры:***

Островковая кора (также *insula* и островковая доля) - это часть коры головного мозга, расположенная глубоко внутри боковой борозды (щели, отделяющей височную долю от теменной и лобной долей) в каждом полушарии головного мозга млекопитающих (см. Рис. №8, 9).

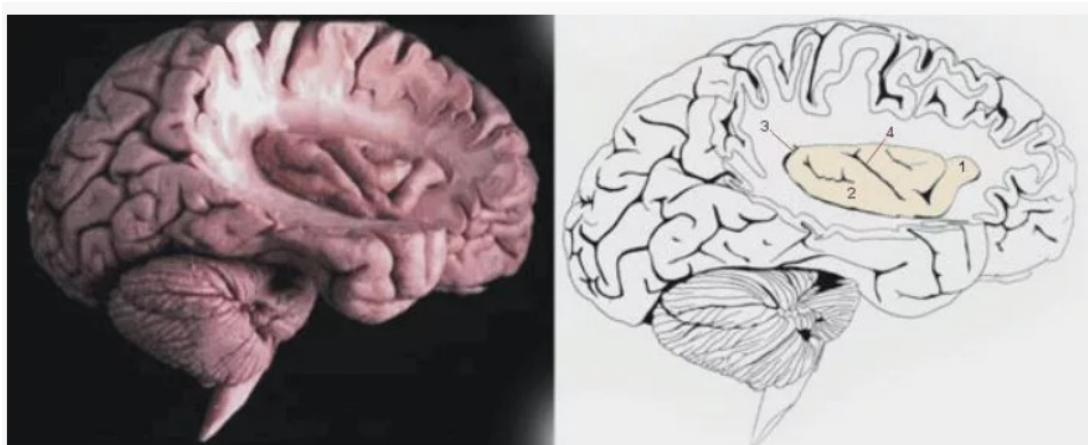


Рис. №8. Расположение островка (рисунок из интернета).

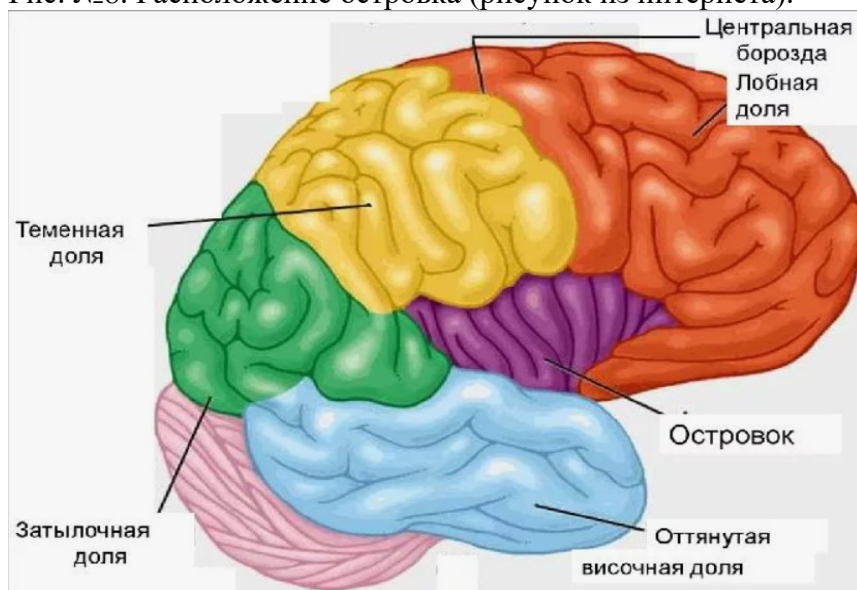


Рис. №9. Расположение островковой коры (рисунок из интернета).

Островковая кора делится на две части: переднюю и заднюю, в которых выделено более десятка областей. Область коры, расположенная над островком по направлению к боковой поверхности мозга, называется крышечкой (opercula) (что означает «крышка»). Opercula образуется из частей, окружающих лобную, височную и теменную доли.

Островковая кора имеет вид неправильной пирамиды с трапециевидным основанием, обращённым медиально. Основание ограничено круговой бороздой, а точнее, четырьмя периинсулярными бороздами: передними, нижними, верхними и задними. Инсула, расположена глубоко на боковой поверхности головного мозга и полностью покрыта лобной, теменной и височной оболочками. На её долю приходится примерно 2% поверхности коры (<https://radiopaedia.org/articles/insular-cortex> (дата обращения: 20.10.2024)).

Передняя часть островка разделена неглубокими бороздками на три или четыре короткие извилины. Передний островок получает прямую проекцию от базальной части вентрального медиального ядра таламуса и особенно большое влияние от центрального ядра миндалевидного тела. Кроме того, сам передний островок проецируется на миндалевидное тело. По некоторым данным имеются широко распространенные реципрокные связи между островковой корой и почти всеми субъядрами миндалевидного комплекса. Задняя островковая часть выступает преимущественно в дорсальной части латеральных и центральных



миндалевидных ядер. Напротив, передний островок выступает в переднюю миндалевидную область, а также в медиальное, кортикальное, дополнительное базальное крупноклеточное, медиальное базальное и латеральное миндалевидные ядра.

Задняя часть островка образована длинной извилиной. Задняя островковая кора взаимно соединяется со вторичной соматосенсорной корой и получает информацию от активированных вентральных задних нижних ядер таламуса. Также было показано, что эта область получает сигналы от вентромедиального ядра (задней части) таламуса, которые являются высокоспециализированными для передачи гомеостатической информации, такой как боль, температура, зуд, местный уровень кислорода и чувственные прикосновения.

Исследование нейровизуализации человека с использованием диффузионно-тензорной томографии показало, что передний островок связан с областями височной и затылочной долей, оперкулярной и орбитофронтальной корой, треугольной и оперкулярной частями нижней лобной извилины. Это же исследование выявило различия в анатомических связях между левым и правым полушариями.

Круглая борозда островка (или борозда Рейля) - это полукруглая борозда или трещина, которая отделяет островок от соседних извилин крышечки (opercula) спереди, сверху и сзади. Дополнительно, Крейг показал, что существует важный, но малоизученный анатомический путь, исходящий из области I пластинки спинного мозга и соединяющийся с широким спектром ядер ствола головного мозга и, что уникально у приматов, проецирующийся на ядра VMpro и VMb таламуса. **Эти ядра таламуса, в свою очередь, проецируются в дорсально-заднюю островковую область коры. В островке, по-видимому, происходит интеграция сигналов из разных источников.** У большинства субприматов сигналы пластинки I высоко интегрированы в ствол мозга и проецируются на медиальные ядра таламуса, а затем на орбитофронтальную кору и переднюю поясную извилину. У приматов также есть этот путь, но, кроме того, у них есть путь к дорсально-заднему островку через ядра VM. (Craig A. D., Chen K., Bandy D., Reiman E. M., 2004; Jakab A, Molnar P, Bogner P, Beres M, Berenyi E., 2011).

Островковая кора имеет участки с изменяющейся клеточной структурой или citoархитектурой, которые изменяются от зернистых в задней части до агранулярных в передней. Островковая кора также получает различную информацию от коры и таламуса по всей своей длине. Передняя островковая кора содержит популяцию веретенообразных нейронов (также называемых нейронами фон Экономо), которые, как было определено, характеризуют особый регион, называемый агранулярным передним островком (Bauernfeind A. et al., 2013).

### ***Физиология и функции, нейropsychология инсулы:***

Инсула выполняет разнообразные функции у людей: от сенсорной и аффективной обработки до высокого уровня познания. Островок участвует в различных когнитивных, аффективных и регуляторных функциях, включая интероцептивное осознание, эмоциональные реакции и эмпатические процессы. Инсула играет ключевую роль в интеграции функциональных систем, участвующих в обработке аффекта, сенсорно-моторной обработке и общем познании (Vinod Menon & Lucina Q. Uddin, 2010; Lucina Q. Uddin, Jason S.

Nomi, Benjamin Hébert-Seropian, Jimmy Ghaziri, Olivier Boucher, 2013; Luke J. Chang, Tal Yarkoni, Mel Win Khaw, Alan G. Sanfey, 2013).

Многие исследования приписывают следующие функции островковой коры:

**\*Интероцептивная осведомлённость.** Это подтверждается результатами функциональной визуализации, показывающими, что структура и функция правого переднего островка коррелируют со способностью чувствовать собственное сердцебиение или сопереживать боли других людей. Считается, что эти функции не отличаются от функций островка более низкого уровня, а скорее возникают как следствие роли островка в передаче гомеостатической информации сознанию. **Правый передний островок отвечает за interoцептивное восприятие гомеостатических эмоций, таких как жажда, боль и усталость, а также за способность определять время собственного сердцебиения.** Более того, больший объём серого вещества правого переднего островка коррелирует с повышенной точностью в этом субъективном ощущении внутреннего тела и с негативным эмоциональным опытом. Островковая кора также участвует в контроле артериального давления, в частности, во время и после физической нагрузки, и его активность зависит от количества усилий, которые, по мнению человека, он прилагает. Островковая часть коры головного мозга также отвечает **за оценку степени ощущения боли.** Поражение островковой части мозга связано с резкой потерей восприятия боли, а изолированный инфаркт островковой части мозга может привести к контралатеральной потере восприятия «булавочного укола». Кроме того, островок - это место, где человек представляет себе боль, когда смотрит на изображения болезненных событий и думает о том, что они происходят с его собственным телом. У людей с синдромом раздраженного кишечника наблюдается аномальная обработка висцеральной боли в островковой коре головного мозга, связанная с дисфункциональным подавлением боли в головном мозге.

**\*Интероцепция и моторный контроль.** Островок, кора interoцепции, объединяет внутренние чувства, такие как голод, жажда и эмоции. С помощью сигналов от мозжечка и проприоцептивных сигналов он создаёт обширную сенсомоторную сеть, необходимую для статической позы и динамичного движения. Поскольку люди являются двуногими, чтобы обеспечить лучшую подвижность и использование энергии, требуется больший нейромоторный контроль для эффективной стабилизации и контроля четырёх постуральных зон массы (т. е. головы, туловища, таза и нижних конечностей) над основанием опоры. В динамическом состоянии этот нейромоторный контроль, который поддерживает вертикальность, имеет решающее значение, усложняя управление энергией для соматического моторного контроля, а также висцеральных и вегетативных функций (Steven P. Weiniger, Nathan D. Schilaty, 2024).

Нервные пути передачи сигналов от внутренних органов к головному мозгу можно в широком смысле разделить на **путь спинной мозг–ствол мозга–таламус и путь блуждающего нерва** (Chen et al., 2021). Хеморецепторы, гуморальные рецепторы, механорецепторы, осморецепторы и другие в различных частях тела передают информацию о состоянии органов, кровеносных сосудов, мышц и кожи этим двум нервным путям (Berntson and Khalsa, 2021). Интероцепция по пути спинной мозг–ствол головного мозга–таламус сначала проходит к дорсальному столбу спинного мозга через ганглий дорсального корешка. Через спинальные афференты, иногда называемые

«симпатическими афферентами», интероцепция затем перемещается в ростральный вентролатеральный продолговатый мозг и паравентрикулярное ядро в стволе мозга и таламусе. Затем нервный путь простирается от таламуса к заднему островку, передней поясной извилине, миндалине и полосатому телу. И наоборот, интероцепция по пути блуждающего нерва сначала проходит к одиночному ядру в стволе мозга через узловатый и яремный ганглии, которые иногда называют «парасимпатическими афферентами». Сигнал этого пути поступает в островок, АСС (передняя поясная кора), миндалину и полосатое тело через таламус, как в пути спинной мозг–ствол головного мозга–таламус. Существует также путь, который следует по путям спинной мозг–ствол мозга–таламус и блуждающий нерв (т.е. от тела к мозгу, афферентный/восходящий нервный путь) в обратном направлении, от мозга к телу (эфферентный/нисходящий нервный путь) (Chen et al., 2021).

Мозг воспринимает и интегрирует сигналы от внутреннего тела, предоставляя карту внутреннего ландшафта, чтобы вызвать внутреннее ощущение. При определенных условиях такой перекрестный разговор вызывает импульсивность, сенсорное влечение и эмоциональный опыт, подчёркивая важность внутренних ощущений для поддержания гомеостаза, регуляции организма и выживания (Халса и Лapidус, 2016). Как указывалось в предыдущем исследовании, важным аспектом внутренних ощущений является способность поддерживать гомеостаз и оптимизировать удовольствие, направляя будущие решения о поведении (Фурман и др., 2013). Островковая и поясная кора контролируют области ствола мозга, связанные с гомеостазом, такие как периакведуктальное серое вещество, и участвуют в регуляции физических состояний (Craig, 2002). Задняя островковая кора посылает интегрированные интероцептивные сигналы в переднюю островковую кору, которая, в свою очередь, влияет на сознательное восприятие телесных ощущений, включая время сердцебиения.

Исследования интероцепции также изучали субъективное осознание ощущений сердцебиения и обнаружили, что интероцептивное осознание опосредуется не только висцеральными афферентами, передающимися в островок, но и кожными афферентами, передающимися в соматосенсорную кору (Khalsa et al., 2009b). Интероцепция как ощущение времени сердцебиения (называемое «интероцептивной точностью») обычно измеряется с помощью электрокардиографии (ЭКГ) или электроэнцефалографии, и, таким образом, большая часть информации поступает из исследований интероцепции сердца. Для измерения интероцептивной точности обычно используются три метода: задача подсчета сердцебиения (Schandry, 1981), задача обнаружения сердцебиения (Brener and Jones, 1974) и вызванный сердцебиением потенциал. В задании на подсчет сердцебиения участников просят подсчитать количество ударов сердца в течение определенных интервалов, в то время как в задании на определение сердцебиения их просят различать сигналы (слуховые или тактильные стимулы), которые либо синхронизированы, либо несинхронизированы с R-волной на ЭКГ. Вызванный сердцебиением потенциал - это кортикальная реакция головного мозга на сердцебиение, которая возникает через 200-600 мс после R-волны сигнала ЭКГ (Schandry et al., 1986). Многие исследования показали, что вызванный сердцебиением потенциал сильно коррелирует с интероцептивной точностью (Schandry et al., 1986; Fukushima et al., 2011; Weiyi Sun et al., 2022).

**\*Я и самосознание.** Островок был идентифицирован как играющий важную роль в телесном самосознании, чувстве свободы воли, и чувстве владения телом. В 2006 году Питер Брюггер и его коллеги описали случай с мужчиной, у которого пять раз двоилось в глазах в результате опухоли в островковой области левой височной доли. Аутоскопия - это опыт, при котором индивид воспринимает окружающую среду с другой точки зрения, с позиции вне своего собственного тела. Хеавтоскопия - это термин, используемый в психиатрии и неврологии для обозначения повторяющейся галлюцинации «видения собственного тела на расстоянии». Это может проявляться как симптом при шизофрении и эпилепсии. Хеавтоскопия считается возможным объяснением феномена двойника. Термин полиопическая хеавтоскопия относится к случаям, когда воспринимается более одного двойника (Francesca Anzellotti, Valeria Onofrj et all., 2011).

**\*Гомеостаз.** Инсула играет важную роль в различных гомеостатических функциях, связанных с основными потребностями выживания, таких как вкус, внутренние ощущения и вегетативный контроль. Островок контролирует вегетативные функции посредством регуляции симпатической и парасимпатической систем. Он играет важную роль в регулировании иммунной системы.

**\*Мультимодальная сенсорная обработка, сенсорная привязка.** Например, исследования функциональной визуализации показывают активацию островка во время задач аудиовизуальной интеграции.

**\*Вкус.** Передний островок является частью первичной вкусовой коры. Исследования на макаках-резусах также показали, что помимо многочисленных нейронов, чувствительных к вкусу, островковая кора также реагирует на невкусные свойства оральных стимулов, связанные с текстурой (вязкостью, зернистостью) или температурой пищи.

**\*Речь.** Сенсорная речевая область, область Вернике, и моторная речевая область, область Брока, соединены между собой большой системой аксональных волокон, известной как дугообразный пучок, который проходит непосредственно под островковой корой головного мозга. Из-за такой анатомической структуры ишемические инсульты в островковой области могут привести к нарушению дугообразного пучка. Исследования функциональной визуализации мозговых коррелятов речевой деятельности также позволяют предположить, что передняя островковая область является частью мозговой сети, отвечающей за речевую моторику. Кроме того, электрическая стимуляция заднего островка может вызывать нарушения речи, такие как остановка речи и снижение интенсивности голоса. А поражение предцентральной извилины островка также может вызвать «апраксию чистой речи» (т.е. неспособность говорить без видимых афазических или орофациальных двигательных нарушений). Это демонстрирует, что островковая кора головного мозга является частью критического контура для координации сложных артикуляционных движений до и во время выполнения двигательных речевых планов. Важно отметить, что этот специфический кортикальный контур отличается от тех, которые связаны с когнитивными аспектами языковой деятельности (например, область Брока в нижней лобной извилине). Также было показано, что субвокальная, или беззвучная, речь активирует правую островковую кору головного мозга, что ещё раз подтверждает теорию о том, что моторный контроль над речью также исходит от островка. **Левая островковая доля играет важную роль в аудиовизуальной интеграции эмоциональной**

речи. Прожекторный анализ всего мозга, анализ сочетания модальностей и сверхаддитивный анализ вместе показали, что двусторонняя средняя височная извилина (MTG), правая нижняя теменная доля и двустороннее предклинье могут быть вовлечены в аудиовизуальную интеграцию эмоциональной речи из других аспектов (Haibin Dong et al., 2022).

**\*Сенсорная интеграция.** Обработка тактильных ощущений, температурных изменений и реакций на боль.

**\*Социальное поведение и эмоции.** Передний островок обрабатывает чувство отвращения человека как к запахам, так и к виду загрязнения и увечий - даже когда он просто представляет себе этот опыт. Это связано с подобной зеркальным нейронам связью между внешним и внутренним опытом. В социальном опыте островок участвует в обработке нарушений норм, эмоциональной обработке, эмпатии, оргазмах. Островок активен во время принятия социальных решений. **Островковая кора, в частности её передняя часть, считается корой, связанной с лимбической системой.** Островковая кора все чаще оказывается в центре внимания из-за ее роли в репрезентации тела и субъективных эмоциональных переживаниях. В частности, Антонио Дамасио предположил, что эта область играет определённую роль в отображении висцеральных состояний, связанных с эмоциональными переживаниями, порождающими осознанные чувства. Считается, что с точки зрения функционирования островок обрабатывает сходящуюся информацию для создания эмоционально релевантного контекста для сенсорного восприятия. Если быть точным, то передний островок больше связан с обонятельной, вкусовой, висцерально-вегетативной и лимбической функциями, в то время как задний островок больше связан со слуховой, соматической и скелетомоторной функциями. Эксперименты с функциональной визуализацией показали, что островковая часть мозга играет важную роль в переживании боли и ряде основных эмоций, включая гнев, страх, отвращение, счастье и печаль. Считается, что передняя островковая кора отвечает за эмоциональные переживания, включая материнскую и романтическую любовь, гнев, страх, грусть, счастье, сексуальное возбуждение, отвращение, неприязнь к несправедливости, возмущение, неуверенность, неверие, социальную изоляцию, доверие, эмпатию, скульптурную красоту, «состояние единения с Богом» и галлюциногенные состояния. Исследования функциональной визуализации также показали, что островок отвечает за осознанные желания, такие как тяга к еде и наркотикам. Общим для всех этих эмоциональных состояний является то, что каждое из них определённым образом изменяет организм и связано с весьма заметными субъективными качествами. Островок хорошо расположен для интеграции информации, относящейся к состоянию организма, в когнитивные и эмоциональные процессы более высокого порядка. **Островок получает информацию от «гомеостатических афферентных» сенсорных путей через таламус и отправляет её в ряд других структур, связанных с лимбической системой, таких как миндалевидное тело, вентральное полосатое тело и орбитофронтальная кора, а также в двигательные отделы коры головного мозга.**

Исследования касаются вклада островка в эмоции всегда обновляются. Например, недавнее исследование выявило опосредованное глюкокортикоидами функциональное изменение проекций переднего островка (AI) - прелимбической коры (PrL) как основную причину дефицита



распознавания социальной новизны у испытывающих стресс (Owen Leitzel et al., 2024).

В итоге, островковая кора расположена глубоко в боковой борозде головного мозга и по структуре и функциям может быть разделена на АІС (переднюю) и РІС (заднюю). Считается, что островок **отвечает за интеграцию мультимодальной информации ощущений и эмоций, особенно за формирование индивидуального сознания в состоянии внутреннего восприятия.** В последние десятилетия исследования роли островка в регуляции зуда ограничивались визуализационными исследованиями. Исследования функциональной визуализации показали, что передняя и задняя части островковой коры пациента активируются во время стимуляции зуда; **островковая кора более чувствительна к раздражителям, вызывающим зуд, чем к болевым раздражителям,** и активируется не только при химическом зуде, но и при визуальном воздействии (контаминированный зуд) и даже воображаемом зуде; **а АІС получает внутреннюю сенсорную информацию главным образом через РІС и демонстрирует более сильную двустороннюю активацию во время стимуляции зуда.** Предполагалось, что возбуждение островковых нейронов опосредует ощущение зуда, негативные эмоции, связанные с зудом, когнитивные способности, и удовольствие, доставляемое чесыванием (Jieyan Zheng, Xiao Min Zhang, Wenting Tang et al., 2024).

### ***Развитие инсулы в онтогенезе:***

Периинсулярные борозды и центральные (островковые и мозговые) борозды были первыми макроскопическими структурами, выявленными на боковой поверхности полушария головного мозга плода человека с более ранним развитием правого полушария. Можно описать пять стадий развития островковой извилины и борозды, тесно связанных с гестационным возрастом: стадия 1: появление первой борозды в возрасте 13-17 гестационных недель, стадия 2: развитие периинсулярных борозд в возрасте 18-19 гестационных недель, стадия 3: центральные борозды и оперкуляризация островка в возрасте 20-22 гестационных недель, стадия 4: покрытие островковой оболочки, задний островок на 24-26 гестационных недель, этап 5: закрытие силвиевой щели на 27-28 гестационных недель. Созревание коры (образование борозд и извилин) и васкуляризация боковой поверхности мозга начинаются с островковой области, что позволяет предположить, что эта область является центральной областью развития коры (А. Afif, R. Bouvier, A. Buenerd, J. Trouillas, P. Mertens, 2007).

У взрослых молодого и среднего возраста активировалась передняя островковая доля больше, чем у пожилых людей к болевым раздражителям, а у взрослых среднего возраста также активировался задний островок. Считается, что реакция этих регионов отражает более сильную эмпатическую реакцию у взрослых молодого и среднего возраста, чем у пожилых людей (Angela Gutches, Gregory R. Samanez-Larkin, 2019).

Внутриутробно островок растёт на порядок медленнее, чем другие доли, и демонстрирует более мелкие бороздки, меньшую кривизну и меньшую сложность поверхности как у взрослых, так и постепенно на протяжении всего внутриутробного развития. Анализ сферической проекции показывает, что линзовидные ядра перекрывают от 60 до 70% радиальных путей из желудочковой (вентрикулярной) зоны (VZ) к островку, вызывая криволинейную

миграцию к островку в отличие от прямого радиального пути (Arka N. Mallela и др., 2023).

### **1.5. Поясная/ цингулярная кора**

#### ***Анатомия поясной коры:***

Поясная кора (см. Рис. 10, 11)(лат. cortex cingularis) - часть головного мозга, расположенная в медиобазальной части коры больших полушарий. Поясная извилина является частью поясной коры и расположена непосредственно над мозолистым телом. По цитоархитектонике выделяют следующие поля по Бродману: 23, 24, 26, 29, 30, 31, 32 и 33.



Рис. №10. Поясная кора (рисунок из интернета).

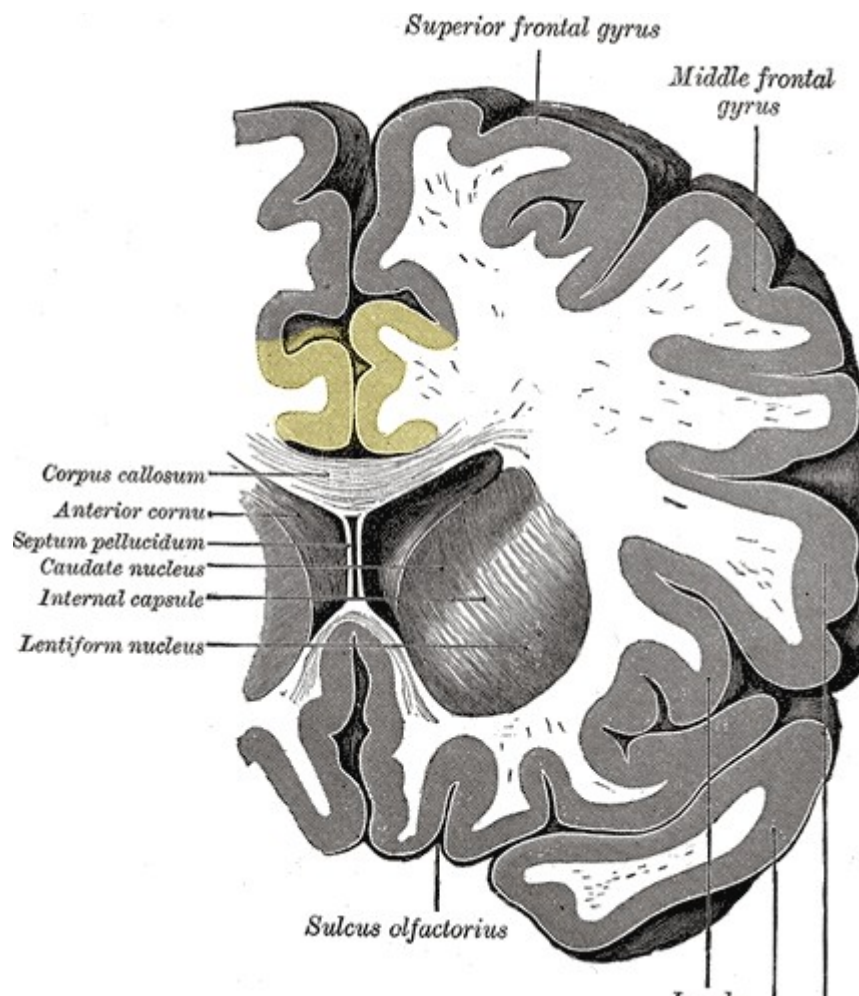
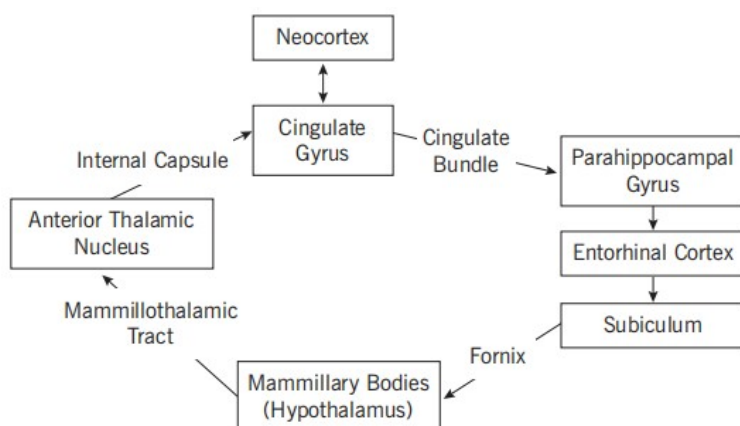


Рис. №11. Поясная кора (обозначена жёлтым цветом) (рисунок из интернета).

Поясную кору делят на переднюю и заднюю. Передняя соответствует зонам 24, 32 и 33 Бродманна. Она продолжается спереди субродуальной областью (зона Бродмана 25), расположенной ниже колена мозолистого тела. Является агранулярной. Имеет извилистую и бороздчатую части. Передняя поясная кора также может быть разделена на перигенальную переднюю поясную кору (около колена) и среднюю поясную кору. Передняя поясная извилина коры головного мозга получает в первую очередь свои афферентные аксоны от интраламинарных и срединных ядер таламуса. Переднее ядро получает мамилло-таламические афференции. Мамиллярные нейроны получают аксоны от субикулума. Все это образует нейронный контур в лимбической системе, известный как контур Пэйпеца (см. Рис. №12). Передняя поясная извилина посылает аксоны к переднему ядру и участвует в процессах обнаружения ошибок и конфликтов (Edmund T. Rolls, 2019; Brent A. Vogt., 2019).



**FIGURE 2.1.** The Papez circuit.

Рис. №12. Круг Пэйпеца (рисунок из книги Suchy, Yana. Clinical neuropsychology of emotion // The Guilford Press, 2011).

Задней поясной коре (см. Рис. №13) соответствуют зоны по Бродману: 23 и 31. Она гранулирована. За ней кзади следует ретропленальная кора (область 29). Дорсально находится зернистая область 31. Задняя поясная извилина коры головного мозга получает большую часть своих афферентных аксонов от поверхностного ядра таламуса, которое само получает аксоны от субикулума. Также задняя поясная кора получает прямые афференты от субикулума гиппокампа. Гипометаболизм задней поясной извилины коры головного мозга был определён при болезни Альцгеймера (Wyass J. M., Van Groen T., 1992; Edmund T. Rolls, 2019; Brent A. Vogt., 2019).

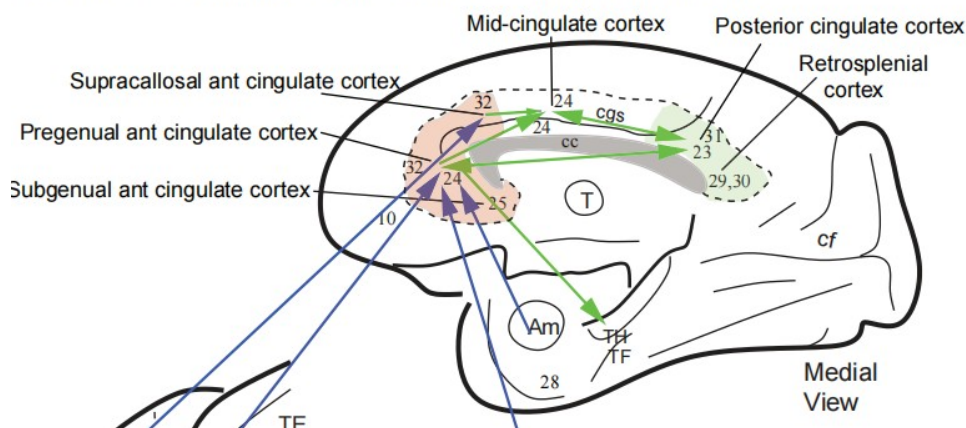


Рис. №13. Связи поясной коры с другими отделами мозга (из книги: Edmund T. Rolls. The Orbitofrontal Cortex // Oxford University Press., 2019).

### **Физиология и функции, нейropsychология поясной коры:**

В литературе описаны следующие функции поясной коры.

**\*Самооценка субъекта, самосознание.** Роstralная передняя поясная кора (ППК) является важным звеном системы самооценки субъекта. При депрессивных расстройствах различного генеза функционирование этой системы нарушается, одним из проявлений нарушения является гиперактивность ППК (Абрамец И. И., Евдокимов Д. В., Зайка Т. О., 2016). Существует два различных пути: путь «самосознания» и путь «внешнего внимания» (Ванхауденхейз и др., 2011). Путь самосознания охватывает

медиальную префронтальную кору (MPFC), преклинье и заднюю поясную кору (PCC) и участвует в самореферентной (относиться что-то к себе) обработке (Demertzi et al., 2013; Davey et al., 2016). Путь внешнего внимания охватывает вентральную лобную кору (VFC), височно-теменное соединение (TPJ) и латеральную затылочную кору (LOC) и участвует в процессе внешнего обнаружения (Corbetta et al., 2008; Meiling Yin, Eun-Ju Lee., 2023).

**\*Детекция ошибок, оценка, принятие решения, социальная оценка.** Передняя поясная кора (ППК) является главным звеном мозгового обеспечения **механизма детекции ошибок**. Функциональная активность ППК повышается при совершении ошибки и в условиях когнитивного конфликта, когда за ограниченное время требуется сделать выбор между разными видами деятельности (например, совершить действие или подавить действие). Также поясная извилина коры головного мозга участвует в **обработке социальной информации и информации, связанной с вознаграждением, которая определяет процесс принятия решений**. В частности, средняя поясная извилина (MCCg) участвует в прогнозировании и мониторинге результатов решений во время социальных взаимодействий (Matthew A. J. Apps et al., 2013, Н. С. Медведева, Р. С. Машарипов и др., 2019). Передняя поясная кора, **повышает внимание, гибкость мышления, способствует легко переключаться между альтернативными объектами или планами действий, и своего рода улучшает перспективу, которая приводит к просоциальному поведению, такому как сотрудничество, великодушие, социальная ответственность, а также совершенствование правил переговоров.**

**\*Роль в эмоциональных процессах, действиях и памяти.** Передняя цингулярная кора (ACC) играет роль в эмоциональном осознании и распознавании собственных эмоций. Она также участвует в социальном распознавании и исследовании. ACC имеет связи с другими регионами мозга, вовлечёнными в эмоции и познание, такими как орбитофронтальная кора (OFC). Кроме того, ACC содержит зеркальные нейроны, которые кодируют боль других людей в коде, общем с болью в себе. Дисфункция в ACC связана с негативными симптомами и уменьшенной активацией на приятные изображения у людей с шизофренией, что, в свою очередь, связано с социальной дисфункцией. В целом, ACC участвует в эмоциональной обработке, социальном познании и интеграции эмоциональной и когнитивной информации. Передняя поясная кора получает от орбитофронтальной коры **информацию о ценности стимулов, то есть о целях, включая ценность результатов (полученного вознаграждения) и ожидаемую ценность. Передняя поясная кора в сочетании со средней поясной моторной областью, которая содержит представления о действиях, связывает действия с результатами (полученным вознаграждением или наказанием) с помощью обучения на основе действий и результатов, а также учитывает цену действий для достижения цели при выборе действий.** Таким образом, передняя и средняя части поясной извилины коры головного мозга **связаны с эмоциями, поскольку они отвечают за инструментальные действия, направленные на достижение цели, которые вызывают инструментальные подкрепления, связанные с эмоциями.** В контексте «представлений о ценности» повреждение передней части поясной извилины влияет на эмоции (Edmund T. Rolls, 2019).

В исследованиях фМРТ (например, Schwartenbeck et al., 2016) сообщалось, что лобные области коры головного мозга (включая **дорсальную поясную**



извилину) модулируют активность, связанную с теоретико-информационным (шенноновским) удивлением. Задняя теменная кора (O'Reilly et al., 2013) и нижняя лобная извилина предлагаются в качестве двух областей, которые коррелируют как с удивлением Шеннона, так и с байесовским удивлением (Visalli et al., 2019). Наши наблюдения за данными, собранными с кожи головы датчиками MEG, согласуются с этими исследованиями на основе фМРТ.

Передняя поясная кора работает как система, направленная на достижение целей, и принимает во внимание результаты, полученные после действий, поскольку **она чувствительна к обесцениванию цели и не выберет действие, если цель обесценилась**. Это отличается от базальных ганглиев, которые реализуют соотношение стимул - моторная реакция, которое становится автоматизированным в качестве привычки после длительного обучения и не чувствительно к обесцениванию цели (Edmund T. Rolls, 2019).

**Задняя поясная кора** выполняет другие функции, поскольку она **не** активируется так же, как передняя поясная кора, при вознаграждении и наказании. Она участвует в пространственно-топографических и связанных с памятью функциях благодаря своим связям с теменными структурами, такими как предклинье, и с гиппокампом, которые участвуют в этих функциях (Vogt 2009, Каванна и Тримбл, 2006, Роллс, 2015d, Роллс, 2018a, Роллс и Вирт, 2018, Роллс, 2019d, Роллс, 2019a). Однако задняя поясная кора имеет связь с орбитофронтальной корой. Более того, **при депрессии функциональная связь между латеральной орбитофронтальной корой и задней поясной корой усиливается, и это может способствовать усилению негативных размышлений при депрессии** (Edmund T. Rolls, 2019).

Конвергенция информации о вознаграждении или результатах, поступающей из передней поясной извилины, и информации о действиях, поступающей из задней поясной извилины, происходит в поясной извилине, что приводит к выходам через среднюю поясную моторную область, которая проецируется на премоторные области, в том числе на премоторную область 6 и дополнительную моторную область. Это обеспечивает связь для обучения на основе действий и результатов. Передняя поясная извилина получает информацию о вознаграждении и наказании от орбитофронтальной коры (ОФК). Задняя поясная извилина получает информацию о действиях от теменной коры. Затем эти два типа информации объединяются в средней части поясной извилины, в поясной моторной области, которая благодаря своим связям с премоторными областями может выбрать наиболее вероятное действие, учитывая обучение «действие-результат», выполняемое в этой поясной системе, для достижения цели, желаемого результата. Кроме того, теменные доли проецируются на медиальные лобные доли, связанные с дорсальными частями передней поясной извилины, и эти проекции могут также обеспечивать передачу информации, связанной с действиями, в поясную извилину, **отвечающую за обучение действиям и их результатам** (Edmund T. Rolls, 2019).

Можно кратко подытожить относительно функций поясной коры:

\*Передняя поясная кора (АСС) участвует в таких функциях, как обнаружение ошибок, антиципация, внимание и мотивация;

\*Средняя поясная кора (МСС). Играет роль в моторном контроле и выборе ответа;

\*Задняя поясная кора (РСС). Связана с процессами, связанными с памятью и обработкой визуальной информации;

\*Ретроспленальная кора. Критична для пространственной навигации и памяти.

### ***Развитие поясной коры в онтогенезе:***

Исследования показывают, что связи поясной коры развиваются от младенчества до позднего детства. Например, в одном из исследований с участием детей 5-16 лет была найдена корреляция между объёмом области правой поясной коры и способностью выполнять задачу «go/no-go». Существенное развитие этой способности произошло в возрасте от 2 до 5 лет (George Bush, Phan Luu and Michael I. Posner, 2004).

Примерно через 8-10 недель после рождения, начинается «протоконверсия» (то есть воркование), которая обычно приводит к разговору по очереди с отзывчивым родителем. В этот период происходит созревание передней поясной извилины, и эта область играет важную роль в способности младенцев проявлять эмоциональную вокализацию. Извилистая складка, связанная с областью поясной извилины заметна уже на 16 - 19 неделе гестационного периода у человека. Напротив, другие заметные извилины в коре головного мозга не появляются до 24 - 31 недели (Mark H. Johnson and Michelle de Haan., 2015). Поясная извилина достигает продвинутой стадии зрелости в течение первого года, но продолжает развиваться в течение следующих нескольких лет. Было предложено, что обширное развитие связей поясной коры от младенчества до позднего детства коррелирует с поведенческим развитием. Например, взаимные отношения между когнитивными и эмоциональными подразделениями поясной извилины, которые продолжают развиваться в раннем младенчестве, могут лежать в основе наблюдения у младенцев, что признаки дистресса (включая плач) могут быть временно заблокированы путём ориентации внимания на интересный объект. Более того, данные показывают, что ненормальное развитие поясной коры и орбитофронтальной коры участвует в возникновении серьёзных депрессивных расстройств настроения (Katharina Braun, 2011).

## **1.6. Гиппокамп**

### ***Анатомия гиппокампа:***

Гиппокамп (см. Рис. №14) имеет трехслойное строение, присущее аллокортексу в отличие от шестислойного изокортекса. Это филогенетически более старая структура, чем изокортекс. В середине аллокортекса имеется скопление нейронов, образующих нейронный слой гиппокампа (синоним - аммонов рог). Это преимущественно пирамидные клетки. Наиболее важный афферентный проводящий путь в гиппокамп - «прободающий путь» (отмечен синими линиями), который связывает энторинальную область (пирамидные клетки 28-го поля по Бродману) с гиппокампом (где он оканчивается синапсами). Нейроны 28-го поля получают афферентную информацию от многих зон мозга. Таким образом, энторинальная область рассматривается как «ворота в гиппокамп». а) Архикортекс. Филогенетически старые структуры коры больших полушарий; не имеет шестислойной цитоархитектоники. б) Гиппокамп (ретрокоммиссуральный). Аммонов рог (собственно гиппокамп), зубчатая извилина (зубчатая фасция), субикулум (некоторые авторы считают его частью гиппокампальной формации, нежели собственно гиппокампа). в) Гиппокампальная формация. Гиппокамп вместе с энторинальной зоной

парагиппокампальной извилины. г) Периаархикортекс. Широкая переходная зона вокруг гиппокампа, состоящая из поясной извилины, перешейка поясной извилины и парагиппокампальной извилины. Гиппокамп, связанный с лимбической системой и другими мозговыми структурами, многофункционален. Нейроны гиппокампа способны реагировать на различные виды раздражений (звуковые, световые, тактильные, болевые и др.). Гиппокамп участвует в осуществлении эмоциональных реакций, ориентировочных рефлексов, в обучении и обработке новой информации. Повреждение гиппокампа приводит к снижению эмоциональных реакций, уменьшению инициативности, нарушению памяти и внимания ([https://meduniver.com/Medical/Anatom/anatomia\\_gippokampa.html](https://meduniver.com/Medical/Anatom/anatomia_gippokampa.html) (дата обращения: 21.10.2024).

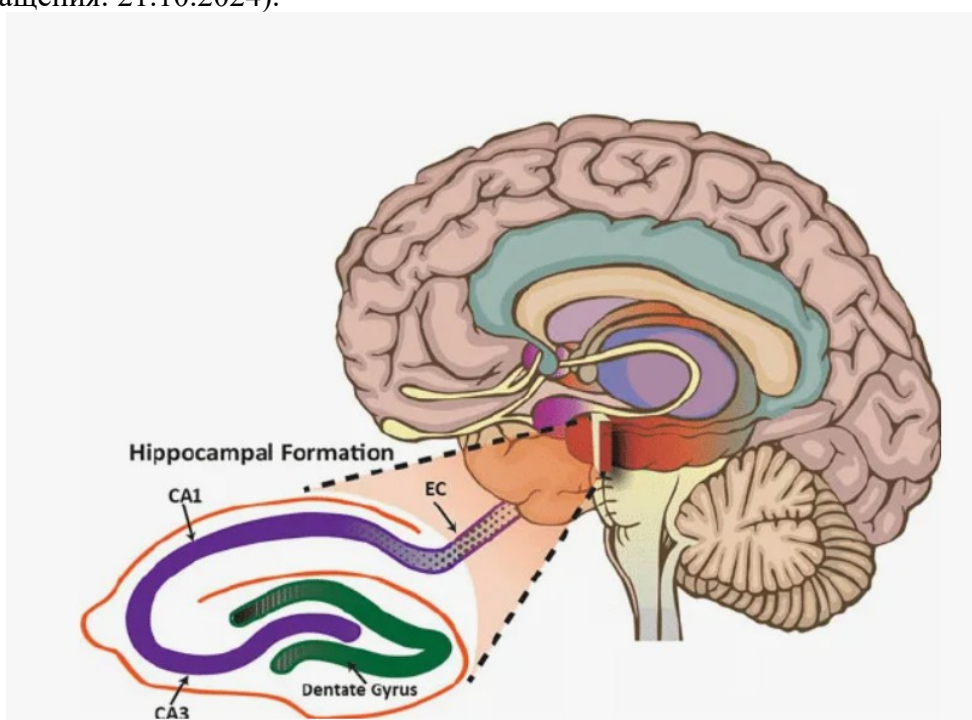


Рис. №14. Расположение гиппокампа (рисунок из интернета).

Гиппокамп можно рассматривать как выступ серого вещества, поднимающийся от дна каждого бокового желудочка в области нижнего или височного рога. Гиппокамп можно увидеть только при вскрытии, поскольку он скрыт парагиппокампальной извилиной. На поперечном срезе гиппокампа (см. Рис. №15), включая зубчатую извилину, будет показано несколько слоёв. Зубчатая извилина состоит из трёх слоёв клеток (или четырёх, если речь идёт о воротах). Эти слои находятся внутри – молекулярный слой, внутренний молекулярный слой, гранулярный слой и бугорок. CA3 в самом гиппокампе состоит из следующих клеточных слоев, известных как страты: лакунарно-молекулярный, лучевой, световой, пирамидальный и ориентальный. CA2 и CA1 также имеют эти слои, за исключением светового слоя (Murakami G, Tsurugizawa T, Hatanaka Y, Komatsuzaki Y, Tanabe N, Mukai H. et al., 2006; Rissman R. A., Nocera R., Fuller L. M., Kordower J. H., Armstrong D. M., 2006).

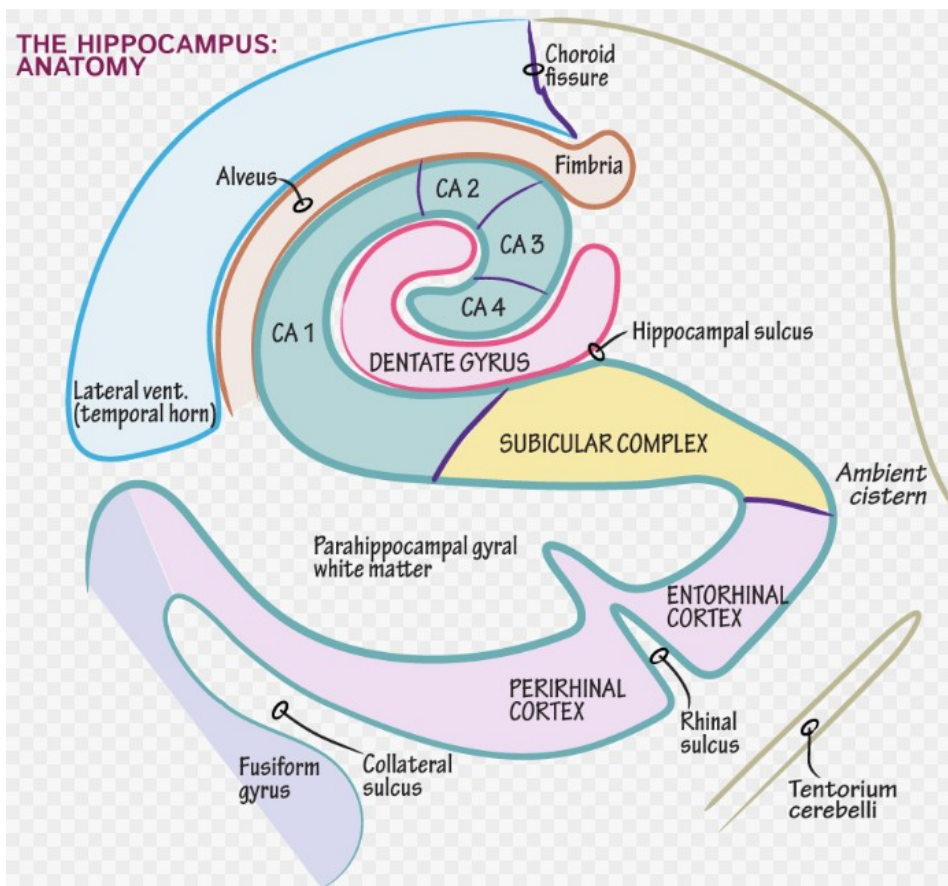


Рис. №15. Поперечный срез гиппокампа, видны зубчатая извилина и фракции гиппокампа (рисунок из интернета).

Основной вход в гиппокамп осуществляется через энторинальную кору головного мозга, тогда как его основной выход осуществляется через СА1 в субикулум. Информация достигает СА1 двумя основными путями, прямым и косвенным. Аксоны из энторинальной коры, которые берут начало в слое III, являются источником прямого перфорантного пути и образуют синапсы на самых дистальных апикальных дендритах нейронов СА1. И наоборот, аксоны, происходящие из слоя II, являются источником непрямого пути, и информация достигает СА1 по трисинаптической цепи. В начальной части этого пути аксоны проходят через перфорантный путь к гранулярным клеткам зубчатой извилины (первый синапс). С этого момента информация следует по мшистым волокнам к СА3 (второму синапсу). Оттуда аксоны СА3, называемые коллатералиями Шаффера, покидают глубокую часть тела клетки и петляют до апикальных дендритов, а затем распространяются на СА1 (третий синапс). Аксоны из СА1 затем проецируются обратно в энторинальную кору головного мозга, замыкая цепь.

### **Физиология и функции, нейropsychология гиппокампа:**

Области гиппокампа функционально и анатомически различны. Дорсальный гиппокамп, вентральный гиппокамп и промежуточный гиппокамп выполняют разные функции, проецируются разными путями и имеют различную степень расположения клеток.

**Дорсальный гиппокамп отвечает за пространственную память, вербальную память и усвоение концептуальной информации.** При повреждениях дорсального гиппокампа вызывают нарушение пространственной

памяти, в то время как повреждения вентрального гиппокампа - нет. Его пути проецирования включают ядро медиальной перегородки и супрамамиллярное ядро. В дорсальном гиппокампе также больше клеток, чем в вентральном и промежуточном отделах гиппокампа (Jung M. W., Wiener S. I., McNaughton B. L., 1994; Fanselow M. S., Dong H. W., 2010).

К функциям гиппокампа можно отнести:

**\*Формирование и консолидация памяти.** Гиппокамп переводит кратковременную память в долговременную;

**\*Запоминание и кодирование окружающего пространства.** Гиппокамп активируется, когда необходимо удержать в фокусе внимания внешние ориентиры, определяющие вектор поведения;

**\*Управление эмоциями.** Передняя часть гиппокампа активно участвует в управлении эмоциями;

**\*Забывание информации.** Гиппокамп фильтрует информацию и выбирает, что нужно сохранить, а что можно забыть;

**\*Обучаемость и удержание информации.** Гиппокамп - одна из немногих областей мозга, способных к нейрогенезу на протяжении всей жизни. Этот процесс увеличивает открытость сетей памяти для нового обучения (Shawn F. Sorrells, Mercedes F. Paredes, Arantxa Cebrian-Silla, Kadellyn Sandoval, Dashi Qi., 2018; Кудиева Э. С., 2021).

Гиппокамп играет важную роль в формировании эмоций. Он включён в лимбическую систему головного мозга, которая отвечает за эмоции и мотивацию. **Гиппокамп помогает человеку отделить важные эмоциональные события от второстепенных. Он оценивает значимость эмоции для помещения её в архив памяти.** Также гиппокамп участвует в когнитивной оценке ситуаций. **В сочетании с дорсолатеральной префронтальной корой он сообщает миндалевидному телу, когда нужно увеличивать или уменьшать эмоциональную реакцию.** Когда событие расценивается как негативное, гиппокамп следит за тем, чтобы память о нём сохранилась для дальнейшего использования. Гиппокамп принимает активное участие в формировании эмоционально-мотивационного возбуждения, в основном реализуя тревожность и страх (Григорчук О. С., 2013).

Гиппокампу принадлежит **важная роль в процессе отбора и закрепления эмоционально значимых событий, регуляции двигательной и исследовательской активности, в контроле состояния гипоталамо-гипофизарно-надпочечникового механизма адаптации к стрессогенным воздействиям.** Гиппокамп занимает центральное значение в механизмах таких функций как **обучение, пространственное ориентирование, эпизодическая память и нейроиммуномодуляция.** При иммунном ответе нейромедиаторные изменения в гиппокампе имеют существенное значение для развертывания гуморального иммунного ответа. При повреждении дорсального гиппокампа выявлено транзиторное повышение числа спленоцитов и тимоцитов, а также усиленный ответ иммунных клеток на Т-клеточные митогены. Выявлены различные изменения активности гуморального звена иммунитета при повреждении различных отделов гиппокампа. Электрическая стимуляция гиппокампа приводила к увеличению числа нейтрофилов и росту фагоцитарного индекса, хотя сопровождалась снижением числа лимфоцитов и уровня кортикостерона в крови у крыс. Вызванное каиновой кислотой повреждение гиппокампа вызывало повышение уровня иммуноглобулинов, в частности IgM и IgG классов (Умрюхин А. Е., 2013).

### ***Развитие гиппокампа в онтогенезе:***

У новорождённых детей наружный слой коры гиппокампа представлен мало окрашенными овальными округлыми и полигональными клетками различных размеров. Клетки располагаются беспорядочно, образуя разных размеров клеточные скопления. У детей первого года жизни отмечается интенсивный рост и развитие коры и увеличение всех параметров нейронов. Наружный слой расширяется, клетки более интенсивно окрашены, их размеры увеличены. В периоде раннего детства (1–3 года) отмечается дальнейший рост и развитие коры и её отдельных слоёв, а также увеличение размеров нервных клеток. На наружном слое располагаются треугольные и многоугольные клетки, появляются единичные звёздчатые клетки. У детей первого детства (4–7 лет) кора гиппокампа обладает признаками, которые характерны для взрослых людей. Размеры клеток продолжают увеличиваться, они интенсивно и равномерно окрашены по всей цитоплазме. Во втором периоде детства (8–12 лет) в наружном слое располагаются разной формы клетки: многоугольные, овальные и звёздчатые. Нейроны интенсивно окрашены. Средний слой отличается разрежением и увеличением размеров клеток, они интенсивно окрашены, имеют пирамидную, многоугольную форму. В подростковом возрасте (13–16 лет) толщина наружного слоя в постнатальном онтогенезе равняется в левом полушарии  $174,5 \pm 10,6$  мкм, в правом  $171,7 \pm 13,3$  мкм. Остальные показатели слоя мало отличаются от предыдущего возраста. В юношеском возрасте во всех слоях параметры коры и нейронов гиппокампа мозга человека достигают наибольшего показателя. Нервные клетки имеют различные формы, интенсивно окрашены. Также известно, что на 24-й неделе внутриутробного периода гиппокамп выглядит как во взрослом мозге (Пулатов М. Д., 2018).

## **1.7. Парагиппокампальная извилина**

### ***Анатомия парагиппокампальной извилины:***

Парагиппокампальная извилина - основная область, в которой происходит соединение новой коры (неокортекса) и аллокортекса гиппокампального комплекса [https://meduniver.com/Medical/Neurology/limbicheskaia\\_sistema.html](https://meduniver.com/Medical/Neurology/limbicheskaia_sistema.html) (дата обращения: 21.10.2024);

Парагиппокампальная извилина (см. Рис. №16) (или гиппокампальная извилина) - это область коры серого вещества головного мозга, которая окружает гиппокамп и является частью лимбической системы (McDonald B., Highley J.R., Walker M.A. et al., 2000).



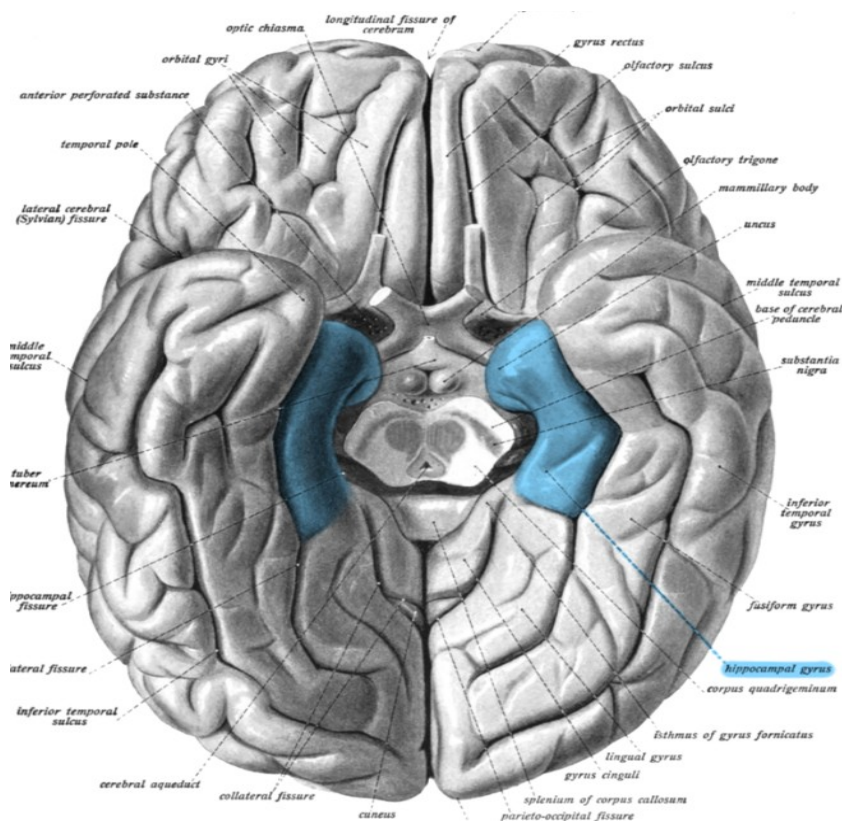


Рис. №16. Локализация гиппокампальной извилины (рисунок из интернета).

### ***Физиология и функции, нейропсихология парагиппокампальной извилины:***

Гиппокампальной извилина играет важную роль в кодировании и извлечении информации из памяти.

Область парагиппокампа (the parahippocampal place area - PPA) - это подобласть парагиппокампальной коры, которая находится медиально в нижней височно-затылочной коре. PPA играет важную роль в кодировании и распознавании сцен окружающей среды (а не лиц). Исследования ФМРТ показывают, что эта область мозга становится очень активной, когда испытуемые рассматривают топографические стимулы, такие как изображения пейзажей, городских пейзажей или комнат (то есть изображения «мест»). Повреждение PPA (например, в результате инсульта) часто приводит к синдрому, при котором пациенты не могут визуально распознавать сцены, даже если они могут распознавать отдельные объекты в сценах (например, людей, мебель и т.д.). (Mégevand P, Groppe D. M., Goldfinger M. S. et al., 2014).

Также указывается, что правая парагиппокампальная извилина, в частности, выполняет функции, выходящие за рамки контекстуализации визуального фона. Она также может играть решающую роль в определении социального контекста, включая паралингвистические элементы вербального общения, например, правая парагиппокампальная извилина позволяет людям распознавать сарказм (Hurley Dan, 2009).

Парагиппокампальная извилина (parahippocampal gyrus) участвует в эмоциональной памяти. Она связана с воспоминанием автобиографических воспоминаний, в частности с извлечением эмоциональных воспоминаний, а также с эмоциональным фоном. Кроме того, парагиппокампальная извилина активируется при воспоминании о конфликтном содержании памяти, а во

время свободных ассоциаций с конфликтными темами она меньше активирована. Например, Дамасио и его коллеги показали, что парагиппокампальная извилина **участвует в индукции эмоций путём преднамеренного извлечения автобиографической эмоциональной памяти** (Damasio et al., 2000). Кроме того, парагиппокампальная извилина также **участвует в поиске эмоциональных фоновых контекстов во время активного вспоминания заученных нейтральных стимулов** (Moritz de Greck и др., 2013).

#### ***Развитие парагиппокампальной извилины в онтогенезе:***

На снимках МРТ и препарированных образцах парагиппокампальная извилина, включая субикулум, выступает более медиально (16 неделя гестации). 18 неделя: парагиппокампальная извилина, включая субикулум, больше, а гиппокамп находится глубже в височной доле. У 24-недельного экземпляра гиппокамп относительно меньше по размеру по сравнению с парагиппокампальной извилиной (Kier E. L , J H Kim и др., 1997). Извилистая складка, связанная с областью парагиппокампальной извилины в височной доле хорошо видна уже на сроке беременности 20 - 23 недели. Напротив, другие заметные извилины в коре головного мозга не появляются до 24 - 31 недели (Mark H. Johnson and Michelle de Haan., 2015).

### **1.8. Гипоталамус**

#### ***Анатомия гипоталамуса:***

Гипоталамус (см. Рис. №17) - это небольшая часть головного мозга позвоночных, которая содержит ряд ядер с различными функциями. Одна из важнейших функций - связь нервной системы с эндокринной системой через гипофиз. Гипоталамус расположен под таламусом и является частью лимбической системы. Он образует базальную часть диэнцефальной области. Гипоталамус есть у всех позвоночных (Voeree C. G., 2016).

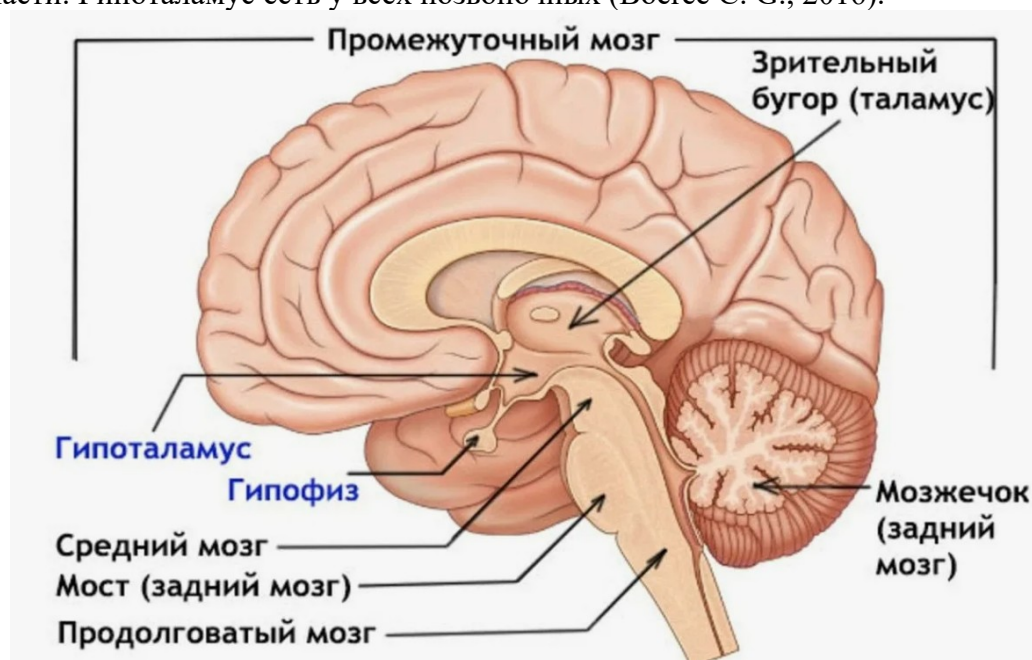


Рис. №17. Расположение гипоталамуса (рисунок из интернета).

Гипоталамус разделён на четыре области (преоптическую, супраоптическую, туберальную, мамиллярную) (см. Рис. №18) в парасагитальной плоскости, что указывает на переднезаднее расположение; и три зоны (перивентрикулярную, промежуточную, латеральную) в коронарной плоскости, что указывает на медиально-латеральное расположение. Ядра гипоталамуса расположены в пределах этих определённых областей и зон. Он обнаружен в нервной системе всех позвоночных. У млекопитающих многоклеточные нейросекреторные клетки в паравентрикулярном ядре и супраоптическом ядре гипоталамуса вырабатывают нейрогипофизарные гормоны окситоцин и вазопрессин. Эти гормоны выделяются в кровь в задней доле гипофиза. Гораздо меньшие парвоцеллюлярные нейросекреторные клетки, нейроны паравентрикулярного ядра, выделяют кортикотропин-рилизинг-гормон и другие гормоны в портальную систему гипофиза, откуда эти гормоны диффундируют в переднюю долю гипофиза (Melmed S., Polonsky K. S., Larsen P. R., Kronenberg H. M., 2011).

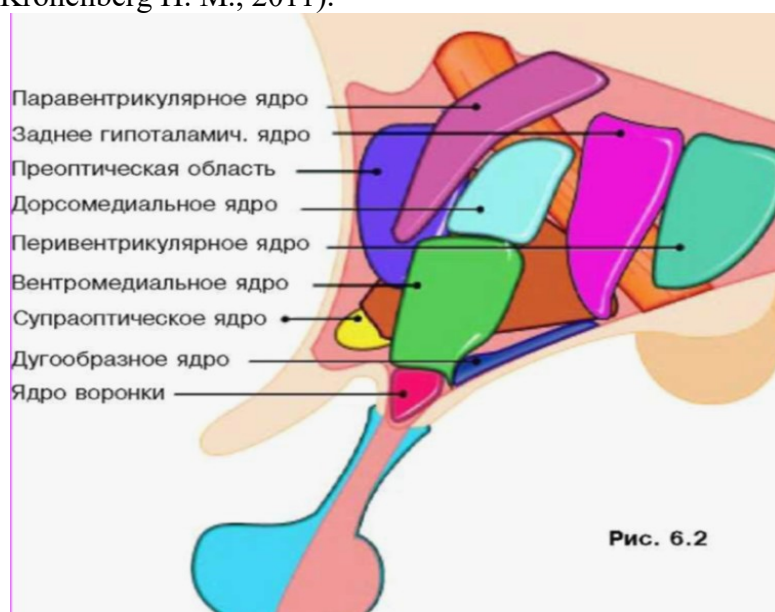


Рис. №18. Ядра гипоталамуса (рисунок из интернета).

### **Физиология и функции, нейропсихология:**

Гипоталамусу приписывают следующие функции:

**\*Гипоталамус выполняет центральную нейроэндокринную функцию**, в первую очередь благодаря контролю над передней долей гипофиза, который, в свою очередь, регулирует различные эндокринные железы и органы. Рилизинг-гормоны (также называемые рилизинг-факторами) вырабатываются в ядрах гипоталамуса, затем транспортируются по аксонам либо к срединному возвышению, либо к задней доле гипофиза, где они накапливаются и высвобождаются по мере необходимости;

**\*Гипоталамус координирует многие гормональные и поведенческие циркадные ритмы**, сложные паттерны нейроэндокринной деятельности, сложные гомеостатические механизмы и важные формы поведения (Canteras N.S., 2002);

**\*Крайняя латеральная часть вентромедиального ядра гипоталамуса отвечает за контроль потребления пищи.** Стимуляция этой области вызывает увеличение потребления пищи. Двустороннее поражение этой области приводит

к полному прекращению приёма пищи. Медиальные части ядра оказывают контролирующее влияние на латеральную часть. Двустороннее поражение медиальной части вентромедиального ядра вызывает гиперфагию и ожирение животного. Дальнейшее поражение латеральной части вентромедиального ядра у того же животного приводит к полному прекращению приёма пищи (Theologides A., 1976);

**\*Медиальная зона гипоталамуса является частью схемы, управляющей мотивированным поведением, таким как защитное поведение (Swanson L. W., 2000);**

Если подытожить, то в функции гипоталамуса приписывают контроль режимов сна и бодрствования, регулировка теплообмена, поддержание нормальной работы организма, контроль работы репродуктивной системы, отвечает за удовольствие, контроль чувство жажды и голода, управление эмоциями. Гипоталамус участвует не только **в регуляции эмоций и высших функций, но и в сознательно инициированных усилиях сочувствия** (Вартанов А. В., Нерозникова Ю. М., 2020).

Камерер и др. (2004) обнаружили, что поведение, связанное с неприятием риска, вызванное страхом, в значительной степени связано с миндалевидным телом. С другой стороны, в головном мозге наблюдается соответствующая мозговая активность до и после выполнения поведения. Например, перед тем, как индивиды принимают рискованные решения, активируется прилежащее ядро, когда индивиды **склонны к консервативному поведению, гипоталамус становится более активным** (Kuhnen and Knutson, 2005).

Также третье интерстициальное ядро переднего гипоталамуса (INAH3) является одним из основных ядер сексуально диморфных областей, связанных с развитием **гендерной идентичности**.

Развитие гипоталамуса происходит вместе с лимбической системой, функция которой - сохранение индивидуума и всего вида. Из этого следует, что гипоталамус должен осуществлять значительное влияние на базовые стратегии выживания, включая воспроизведение потомства, рост и метаболизм, прием пищи и воды, реакцию «борьбы или бегства», терморегуляцию, цикл сон-бодрствование и некоторые аспекты памяти [https://meduniver.com/Medical/Neurology/anatomia\\_gipotalamusa.html](https://meduniver.com/Medical/Neurology/anatomia_gipotalamusa.html) (дата обращения: 21.10.2024).

### ***Развитие гипоталамуса в онтогенеза:***

Гипоталамус развивается из субталамической базальной пластинки и основания промежуточного мозга (в лучшем случае, также задействованы некоторые части атрофирующейся базальной пластинки). Из него образуется область гипоталамического ядра, включающая мамиллярные тела и нейрогипофиз. Эта область отвечает за управление вегетативными функциями (эмоциональное состояние, пищевое поведение, сон, температуру тела, баланс жидкости и т.д.) (<https://embryology.ch> (дата обращения: 12.07.2024)). У раннего эмбриона нейроэктодерма первичного мозгового пузырька переднего мозга (прозенецефалон) делится с образованием двух вторичных мозговых пузырьков: телэнцефалона (конечного мозга, коры) и промежуточного мозга. Историческое описание состоит в том, что пролиферация вентро-латеральной стенки промежуточного мозга и промежуточной зоны генерирует первичный гипоталамус. Недавняя «прозомерная модель», основанная на экспрессии генов у мышей, предполагает совершенно иное происхождение гипоталамуса,



возникающего из вторичного переднего мозга (телэнцефалона) и состоящего из крыльевой и базальной областей. Далее подразделяются на туберальные и мамиллярные области, каждая из которых имеет отдельные субрегионы. Развитие гипоталамуса также происходит по-разному у эмбрионов мужского и женского пола, что описывается как часть нейронного «полового диморфизма» (Hill M.A. Embryology Endocrine - Hypothalamus Development // Retrieved from <https://embryology.med.unsw.edu.au>, дата обращения: 20.07.2024). Половой диморфизм ядер (SDN (половозрелое диморфное ядро), промежуточное ядро, INAH-1 (интерстициальные ядра переднего гипоталамуса человека)) у молодых взрослых мужчин в два раза больше, чем у молодых женщин. На момент рождения присутствует только 20% числа клеток SDN. От рождения до двух-четырёх лет количество клеток увеличивается одинаково быстро в обоих случаях. После этого возраста количество клеток у девочек начинает уменьшаться, создавая половые различия. Размер половозрелого диморфного ядра не показывает никакой связи с сексуальной ориентацией мужчин. Крупные нейросекреторные клетки супраоптического (SON) и паравентрикулярного ядра (PVN) проецируются в нейрогипофиз, где выделяют в кровообращение вазопрессин и окситоцин. У плода эти гормоны играют активную роль в процессе родов. Окситоцин плода может инициировать или ускорить течение родов. Фетальный вазопрессин играет роль в адаптации к стрессу, вызванному процессом рождения, путём перераспределения кровотока плода. Нейроны, вырабатывающие кортикотропин-рилизинг-гормон (CRH), играют центральную роль в реакции на стресс. Таким образом, CRH-нейроны плода могут влиять на выбор времени рождения. Недавно были описаны изменения в пептидергических, аминергических и холинергических трансмиссерах в гипоталамусе при синдроме внезапной детской смерти (Swaab D. F., 1995).

## **1.9. Сосцевидные тела/мамиллярные тела**

### ***Анатомия сосцевидных тел:***

Мамиллярные тела (см. Рис. №19, 20, 21) представляют собой пару маленьких круглых ядер ствола мозга. Они расположены на нижней поверхности головного мозга, которые, как часть промежуточного мозга, образуют часть лимбической системы. Они расположены на концах передних дуг свода. Они состоят из двух групп ядер, медиальных мамиллярных ядер и латеральных мамиллярных ядер. Нейроанатомы часто классифицируют мамиллярные тела как часть задней части гипоталамуса.

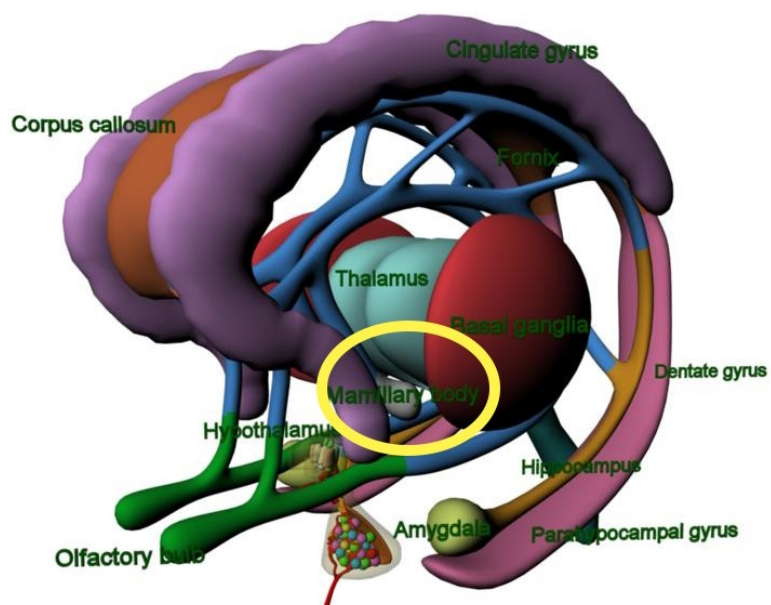


Рис. №19. Локализация сосцевидного тела (выделено жёлтым эллипсом) (рисунок из интернета)

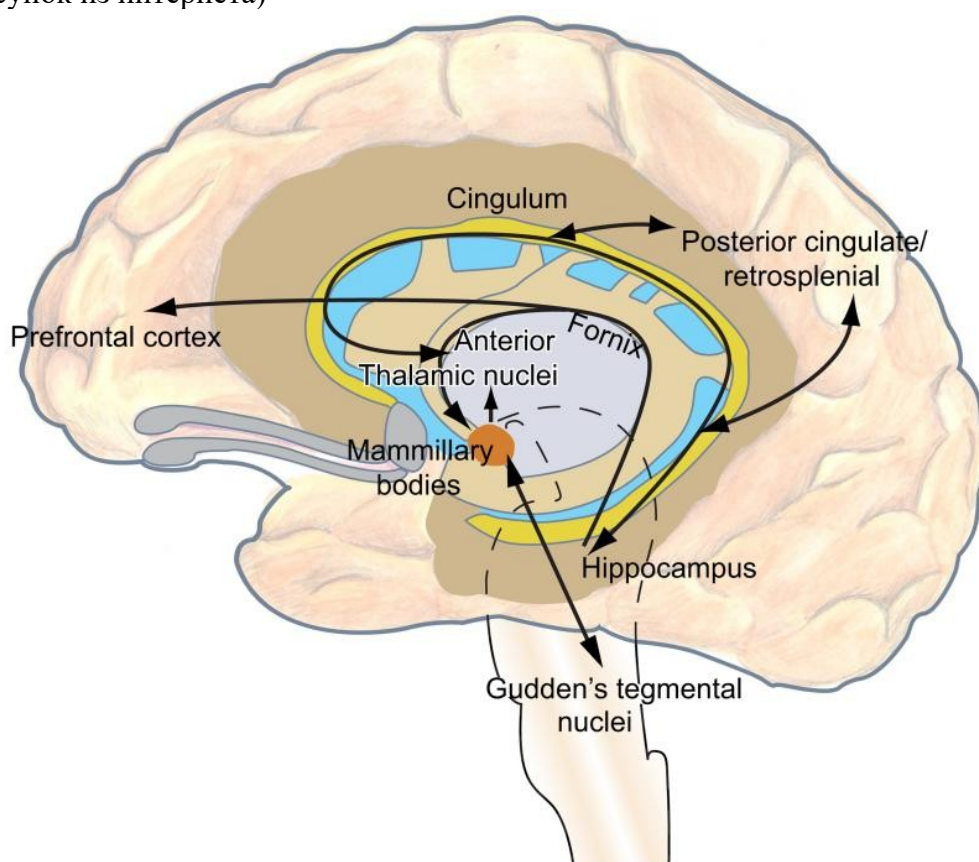


Рис. №20. Расположение маммилярных тел, отмечены оранжевым (рисунок из интернета).



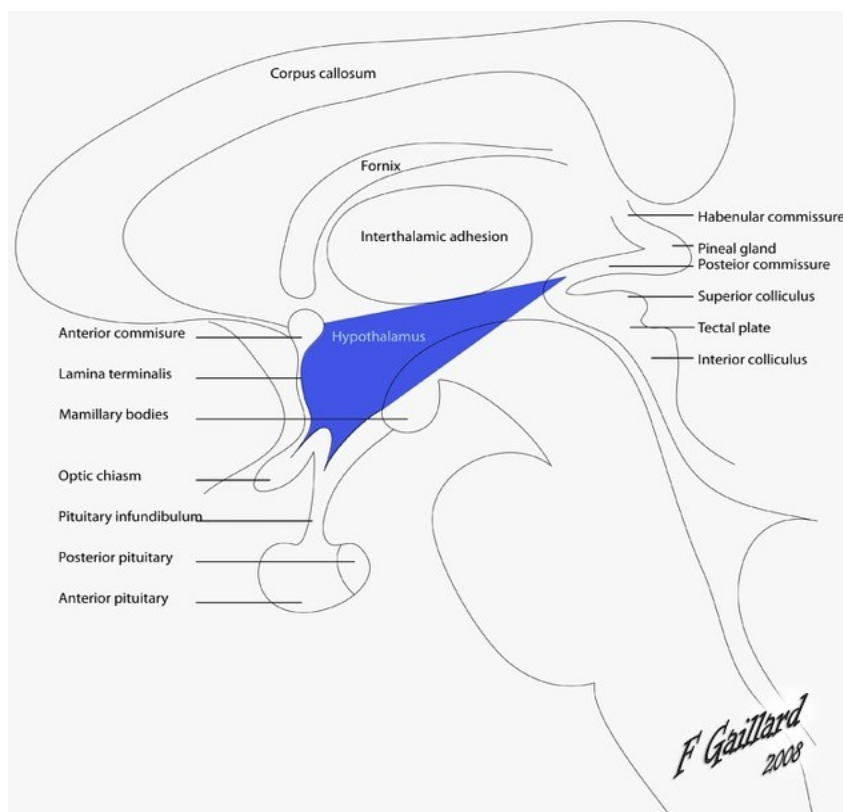


Рис. №21. Расположение сосцевидных тел (рисунок от <https://radiopaedia.org/articles/mamillary-bodies>).

Мамиллярные ядра связаны с пирамидальными клетками гиппокампа, ядрами покрышки, ядрами ретикулярной формации среднего мозга, ядрами спинного мозга (через медиальную петлю), VIII и X парами ядер черепно-мозговых нервов, базальными ганглиями. Через тела проходит промежуточный пучок обонятельного пути. Также мамиллярные ядра формируют эфферентные пути гипоталамуса: мамиллярный пучок выходит из медиального ядра и в субталамической области разделяется на **пучок Вик д'Азира (мамилло-таламический тракт)** и **пучок Гуддена (мамилло-теgmentальный тракт)**. Сосцевидные тела являются подкорковыми центрами обоняния, участвуют в процессах памяти, регуляции эмоциональных реакций и полового поведения совместно с ядрами передней и средней зон гипоталамуса (Торсунова Ю. П., Афанасьева Н. В., 2023).

В сосцевидных телах нет интернейронов. Обработка информации в сосцевидных телах происходит от проекционных нейронов других областей мозга. Они получают как дофаминергические, так и ацетилхолиновые реципрокные проекции от тегмента (крыши среднего мозга), которые помогают регулировать, какую информацию сосцевидные тела посылают вперед в переднее таламическое ядро и мозжечок. Поскольку тегментальные связи являются реципрокными (двунаправленными), сосцевидная активность также влияет на тегментум и другие соединения тегмента (например, миндалевидное тело, префронтальную кору, гиппокамп и прилежащее ядро). Активация ацетилхолиновых и дофаминовых контуров активирует норадреналиновую и серотониновую системы ниже по течению. Каждая из этих нейротрансмиттерных систем помогает опосредовать хранение памяти в коре. Они также помогают облегчить другие лимбические функции (например, внимание, обучение, память, двигательные системы, принятие решений,

планирование и эмоции) (Diana C. Peterson; Vamsi Reddy; Debra A. Mayes., 2024).

### **Физиология и функции, нейропсихология маммиллярных тел:**

Маммиллярные тела представляют собой небольшие парные структуры, расположенные в задней части гипоталамуса головного мозга. Несмотря на свои относительно небольшие размеры, эти структуры играют **решающую роль в памяти, эмоциях и координации различных нервных путей** (Moore K. L., Agur A. M. R., Dalley A. F., 2015).

В экспериментах на животных показано, что эффекты, связанные с разрушением или раздражением маммиллярных тел, разнообразны и противоречивы. По данным разных авторов, раздражение маммиллярных тел вызывает поведенческие реакции или **отдельные элементы эмоционального поведения: ориентировочную реакцию (настораживание), поисковое поведение и т. д.** У животных слабое раздражение маммиллярных тел сопровождается успокоением или фиксацией взгляда с ориентировочными движениями; усиление стимуляции - двигательным беспокойством, качанием, лизаньем, царапаньем, глотанием, мурлыканьем, рычанием. Описаны вегетативные эффекты раздражения маммиллярных тел: тахипноэ, повышение артериального давления, торможение всасывания и моторики желудка, кишечника, повышение желудочной секреции, выделение семенной жидкости, слюноотделение, пилоэрекция, расширение зрачков, дефекация, мочеиспускание. Раздражение маммиллярных тел влияет на гормональную секрецию и систему крови: повышается секреция АКТГ, лимфопения, эозинопения, снижается уровень альбумина плазмы крови. Разрушение маммиллярных тел сопровождается снижением секреции АКТГ, предотвращением падения содержания аскорбиновой кислоты в надпочечниках в условиях эмоционального стресса, устранением тех или иных реакций организма на хронический стресс, появлением анемии. Необходимо отметить, что ряд авторов никаких эффектов при раздражении или разрушении маммиллярных тел не обнаружили (Беллер Н. Н., 1977; <https://бмэ.опр/index.php/МАМИЛЛЯРНЫЕ ТЕЛА> (дата обращения: 22.10.2024)).

Маммиллярные тела являются **подкорковыми центрами обоняния, участвуют в процессах памяти, регуляции эмоциональных реакций и полового поведения совместно с ядрами передней и средней зон гипоталамуса** (Торсунова Ю. П., Афанасьева Н. В., 2023).

Можно обобщить функции маммиллярных тел следующим образом:

**\*Формирование памяти:** тела сосцевидных тел, особенно **медиальное ядро сосцевидных тел**, тесно связаны с процессами памяти. Они участвуют в формировании и извлечении декларативной памяти, которая относится к сознательной, эксплицитной памяти о фактах, событиях и переживаниях. Повреждение сосцевидных тел может привести к нарушению памяти, особенно пространственной;

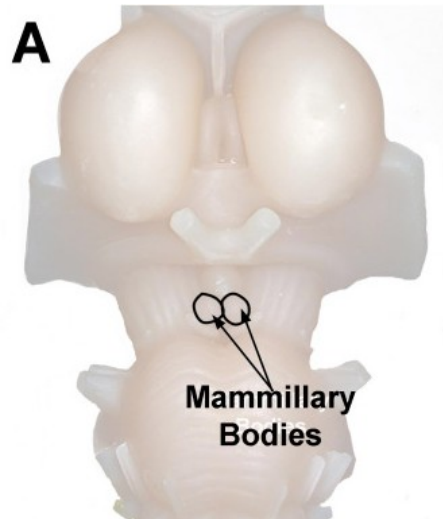
**\*Пространственная навигация:** Сосцевидные тела, наряду с другими структурами лимбической системы, такими как гиппокамп, имеют **решающее значение для пространственной навигации и ориентирования**. Они способствуют формированию когнитивных карт и интеграции пространственной информации. Повреждения или дисфункция сосцевидных тел могут привести к нарушению пространственного обучения и ориентации;

**\*Эмоциональная и вегетативная регуляция:** Сосцевидные тела участвуют в обработке эмоций и вегетативной регуляции. Они получают информацию от миндалины, ключевой структуры в эмоциональных реакциях, и взаимосвязаны с областями, участвующими в регуляции вегетативных функций, такими как гипоталамус. Дисфункция сосцевидных тел может влиять на эмоциональные состояния и вегетативные реакции;

**\*Проводящие пути и связь:** сосцевидные тела связаны с различными областями мозга посредством нервных путей. Маммиллоталамический тракт соединяет мамиллярные тела с передними ядрами таламуса, образуя часть цепи Папеза (Пэйпеца), которая связана с памятью и эмоциями. Другие соединения включают свод, который связывает сосцевидные тела с гиппокампом, и маммиллотегментарный тракт, соединяющий их со структурами ствола мозга, участвующими в вегетативной регуляции.

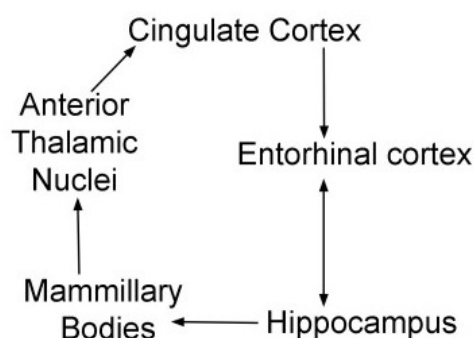
Между левым и правым сосцевидным телом есть некоторые тонкие различия. Хотя в целом они выполняют схожие функции, некоторые исследования показывают, что **правое мамиллярное может быть несколько активнее задействовано в пространственной памяти**, в то время как левое может играть более важную роль в вербальной памяти (Peterson D.C., Reddy V. and Mayes D. A., 2022; <https://www.dovemed.com/health-topics/focused-health-topics/understanding-mammillary-bodies-key-structures-brain> (дата обращения: 22.10.2024)).

**Основная функция сосцевидных тел - это запоминание информации (см. Рис. №22).** Информация, получаемая в процессе запоминания, поступает в гиппокамп. Тета-волны активируют нейроны СА3 в гиппокампе. Информация о памяти передаётся через свод к мамиллярным телам (оранжевая линия, рис. ). Мамиллярные тела проецируются на передние ядра таламуса через маммиллоталамический тракт. Передние ядра таламуса проецируются на поясную кору, а поясная кора - на энторинальную кору. Затем между гиппокампом и энторинальной корой образуется двунаправленная проекция, которая замыкает цепь Папеза (путь Пэйпеца) (Diana C. Peterson, Vamsi Reddy,



**B**

*Papez Circuit*



**C**

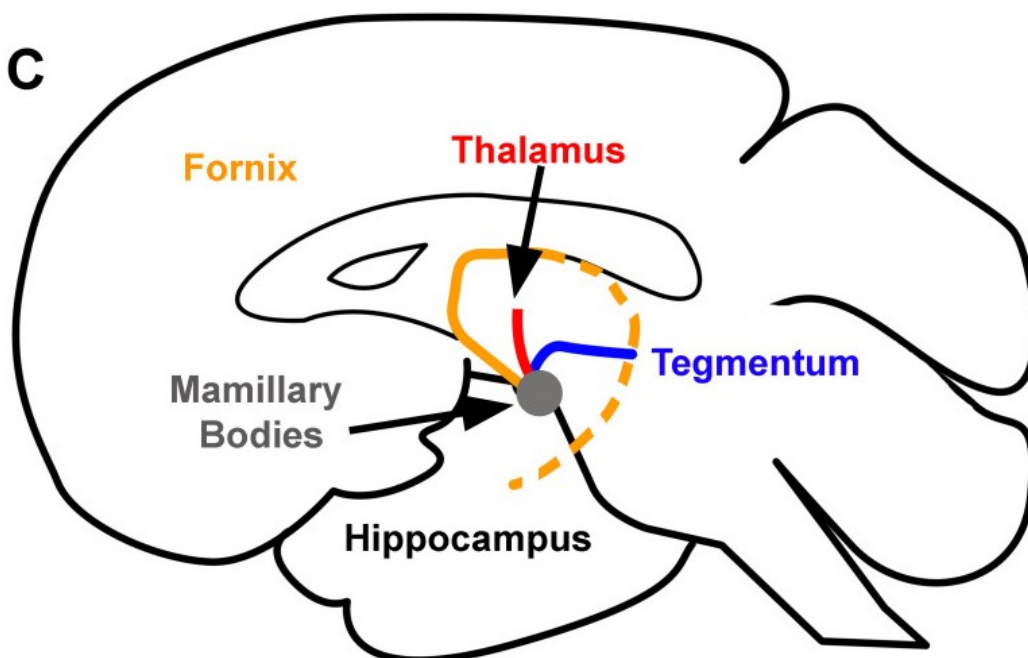


Рис. №22. Маммилярные тела и память (из статьи Diana C. Peterson, Vamsi Reddy, Debra A. Mayes, 2024).

Помимо передачи информации из памяти, маммилярные тела способствуют созданию соответствующих поведенческих реакций посредством взаимных связей с покрывкой мозга. Дорсальные тегментальные соединения с латеральным ядром сосцевидных тел функционируют для обработки целенаправленных движений. Дорсальное тегментальное ядро расположено между вертельными ядрами в среднем мозге. Нейроны в дорсальном тегментальном ядре специфически реагируют на скорость движения, повороты и усвоенное целенаправленное поведение. Сосцевидные тела также имеют прямые связи с вентральным тегментальным ядром. Эти связи помогают направлять процессинг в системе вознаграждения, способствуя улучшению целенаправленного поведения (Diana C. Peterson, Vamsi Reddy, Debra A. Mayes., 2024).

Повреждение маммилярных тел из-за дефицита тиамина приводит к синдрому Вернике-Корсакова. Симптомы включают нарушение памяти, также

называемое антероградной амнезией, что позволяет предположить, что сосцевидные тела могут иметь важное значение для памяти. Поражения медиальных дорсальных и передних ядер таламуса и поражения маммиллярных тел обычно связаны с амнестическими синдромами у людей. Основная черта синдрома поражения маммиллярных тел - нарушение шкалы времени (хронотараксис), т. е. невозможность приурочивания того или иного события к определённому времени (Ojemann G. A., 1971; Виноградова О. С., 1975; Беллер Н. Н., 1977; Duprez T. P., Serieh B. A., Raftopoulos C., 2005).

#### ***Развитие маммиллярных тел в онтогенезе:***

В процессе развития маммиллярные тела формируются из слоя эктодермы. Слой эктодермы образует нервную трубку, которая закрывается на шестой неделе беременности. Нервная трубка дифференцируется в передний мозг, средний мозг, задний мозг и спинной мозг. Отдел переднего мозга развивается в нижний и промежуточный мозг. Гипоталамус, маммиллярные тела и задняя доля гипофиза образуются из промежуточного мозга. В онтогенезе маммиллярные тела человека закладываются на первых месяцах эмбрионального развития; формирование их заканчивается к 2 годам жизни. Мамилло-таламический тракт миелинизируется одним из последних, мамилло-покрышковый - одним из первых (Беллер Н. Н., 1977; Diana C. Peterson, Vamsi Reddy, Debra A. Mayes, 2024).

### **1.10. Энториальная кора**

#### ***Анатомия энториальной коры:***

Энториальная кора головного мозга (см. Рис. №23) - это часть роstralной парагиппокампальной извилины. Обычно она делится на медиальную и латеральную области с тремя полосами с различными свойствами и связностью, проходящими перпендикулярно по всей площади. Энториальная кора расположена между гиппокампом и неокортексом, откуда она отправляет информацию - например, формирует память - в гиппокамп (Canto C. B., Wouterlood F. G., Witter M. P., 2008).



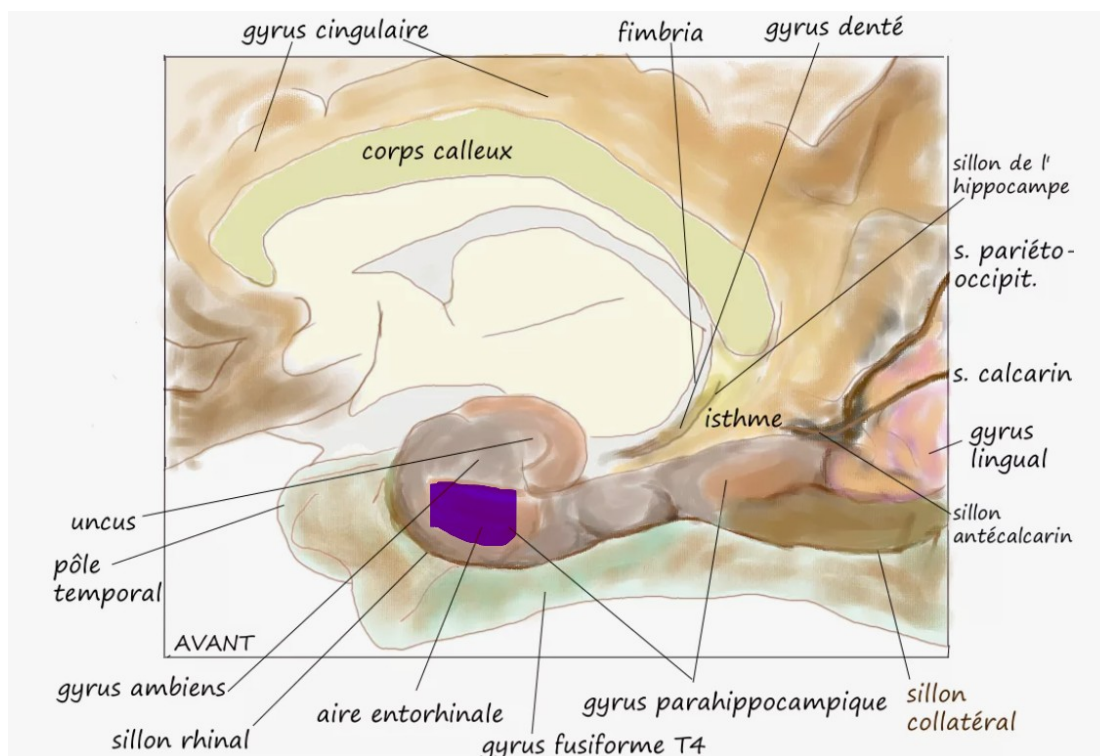


Рис. №23. Синим отмечена примерная локализация энторинальной коры (рисунок из интернета).

Энторинальная кора (также известная как область Бродмана 28) расположена в медиальной височной доле и действует как интерфейс между гиппокампом и неокортексом. Он считался частью образования гиппокампа (наряду с Аммониевым рогом, субикулумом и пресубикулумом), но его трудно точно локализовать анатомически, поэтому описаны многочисленные определения. Энторинальная кора занимает среднюю часть медиальной височной области и включает в себя часть парагиппокампальной извилины и внешней извилины (gyrus ambiens). Однако все чаще это определяется её связью с гиппокампом (Canto C. B., Wouterlood F. G., Witter M. P., 2008).

Самой задней областью грушевидной коры является энторинальная кора. Энторинальная кора простирается рострально, до переднего края миндалины. Каудально он перекрывает часть полей гиппокампа. Волокна от обонятельной луковицы и периамигдалоидного и грушевидного отделов коры достигают боковых областей. Дополнительные каудальные области обычно не получают первичных обонятельных сигналов. Существуют взаимные связи между энторинальной корой и гиппокампом и неокортикальными областями. **Энторинальная кора является ретрансляционным центром, получающим афференты от ассоциативной коры.** Он передает информацию обратно в гиппокамп (Jahangir Moini, Pirouz Piran, 2020).

Существуют следующие анатомические границы, хотя и несколько нечётко определённые: передняя часть: ринальная борозда, отделяющая её от обонятельной коры; дорсомедиальное расположение: сливается с остальной частью гиппокампальной формации, ниже гиппокампа и миндалины; кзади примыкает к пре- и пара-субикуляр; латеральное отношение: коллатеральная борозда; заднее (каудальное) отношение: сливается с более задними отделами парагиппокампальной коры (Krimer L. S., Hyde T. M., Herman M. M. et al., 1997).

Поверхностные слои – слои II и III – энторинальной коры проецируются на зубчатую извилину и гиппокамп: слой II проецируется в первую очередь на



зубчатую извилину и область СА3 гиппокампа; слой III проецируется в первую очередь на область СА1 гиппокампа и субикулум. Эти слои получают информацию от других областей коры, особенно ассоциативной, периринальной и парагиппокампальной коры, а также префронтальной коры. Таким образом, энторинальная кора в целом получает высоко обработанную информацию от каждой сенсорной модальности, а также информацию, относящуюся к текущим когнитивным процессам, хотя следует подчеркнуть, что внутри энторинальной коры эта информация остаётся, по крайней мере частично, изолированной. Глубокие слои, особенно слой V, получают один из трёх основных выходов гиппокампа и, в свою очередь, обмениваются связями из других областей коры, которые проецируются на поверхность энторинальной коры (Martin John D., 2020).

### ***Физиология и функции, нейropsychология энторинальной коры:***

Энторинальная кора несёт роль широко распространённого сетевого узла, **отвечающего за память, навигацию и восприятие времени**. Энторинальная кора является основным интерфейсом между гиппокампом и неокортексом. Энторинальная кора поддерживает обширные связи с различными областями мозга, что подчеркивает её **интегративную роль в сложных когнитивных функциях**. С гиппокампом действует как важный процессор ввода-вывода, облегчая обмен информацией для консолидации и извлечения информации из памяти. Префронтальная кора сотрудничает с этой областью, влияя на принятие решений, планирование и исполнительные функции. Кора парагиппокампа: участвует в контекстуальном и пространственном распознавании, помогая процессам идентификации сцен и формирования памяти (Albert Tsao, Jørgen Sugar, Li Lu, Cheng Wang, James J. Knierim, May-Britt Moser & Edvard I. Moser., 2018).

В области **памяти и навигации энторинальная кора облегчает кодирование, извлечение и организацию пространственных воспоминаний**. Эта роль достигается за счёт поддержки специфических нейронных структур, таких как ячейки сетки (grid cells) (нейроны в энторинальной коре, которые создают сетчатый паттерн срабатывания в ответ на пространственное расположение, поддерживая навигацию и пространственную память). Ячейки сетки позволяют людям понимать своё пространственное окружение путём формирования когнитивной карты, ключевой части навигационного инструментария организма. Эта возможность отображения обеспечивает эффективную пространственную ориентацию и помогает определить местоположение в пределах определённого пространства (Hafting T., Fyhn M., Molden S., Moser M., Moser E., 2005).

Энторинальная кора головного мозга специализируется на выполнении нескольких важнейших функций, поддерживающих навигацию и память (Hafting T., Fyhn M., Molden S., Moser M., Moser E., 2005; Zhang S. J., Ye J., Couey J. J., Witter M., Moser E. I., Moser M. B., 2013):

**\*Отображение пространства:** размещая ячейки сетки, энторинальная кора позволяет организмам создавать когнитивную карту окружающей среды, необходимую для навигации. **Пространственное познание** - обеспечивает пространственный контекст и координирует с нейронными входами движение и позиционирование.

**\*Кодирование памяти:** помогает преобразовать кратковременную память в долговременную, предоставляя структурированную информацию гиппокампу.

**\*Контекстуальная память:** обрабатывает сигналы окружающей среды, позволяя извлекать прошлые события на основе контекста.

**\*Эпизодическая память.** Взаимодействуя с гиппокампом, кора помогает формировать и извлекать личные переживания и события.

**\*Сенсорная обработка.** Интегрирует потоки мультисенсорной информации, обеспечивая целостное восприятие окружающей среды.

Данные функциональной визуализации предполагают, что навигация по запаху у людей вызывает аналогичную активность сетчатых клеток в энторинальной коре, вентромедиальной префронтальной коре и передней грушевидной коре, трёх областях мозга, тесно связанных с лимбической и обонятельной системами. Важно отметить, что исследователи обнаружили, что участники с более сильной сетчатой активностью в **энторинальной коре более успешно переходили от первого запаха ко второму** (Xiaojun Bao, Eva Gjorgieva, Laura K. Shanahan, James D. Howard, Thorsten Kahnt, Jay A. Gottfried, 2019).

Энторинальная кора является важным узлом в сети, **опосредующей обучение и память**. Однако уникальный вклад энторинальной коры в кортикальную обработку данных более высокого порядка пока понятен лишь частично. Энторинальная кора головного мозга в сочетании с формированием гиппокампа, по-видимому, специально **занимается трансляцией экстероцептивной информации неокортикальной коры в сложные репрезентации более высокого порядка, которые в сочетании с мотивационными и interoцептивными репрезентациями будут обслуживать когнитивные функции, в частности сознательную память**. Общие различия в кортикальных связях между латеральной и медиальной энторинальной корой отражены в недавних открытиях о том, что **медиальная энторинальная кора, но не латеральная, является основным узлом в схемах пространственной навигации мозга**. Ключевым компонентом этой сети является ячейка сетки (grid cells). Когда крысы бегают в двумерной среде, ячейки сетки отображают специфический паттерн, который покрывает всю среду, покрытую животным, почти как точки пересечения миллиметровой бумаги, но с равносторонним треугольником в качестве единицы сетки, а не квадратом. Было высказано предположение, что это универсальное пространственное представление может быть перекодировано в контекстно-зависимый код в сетях гиппокампа, и что это взаимодействие может иметь решающее значение для **успешного хранения эпизодических воспоминаний**. Это согласуется с выводами о том, что в энторинальной коре клетки реагируют **как на объектные, так и на пространственные стимулы**, и что поражения энторинальной коры не приводят, например, к нарушениям в распознавании объектов, но **ухудшают относительную организацию памяти** (Fyhn M., Molden S., Witter M. P., Moser E. I., Moser M. B., 2004).

Серьёзные изменения энторинальной коры связаны с несколькими заболеваниями человеческого мозга, особенно с болезнью Альцгеймера, височной эпилепсией и шизофренией. В случае болезни Альцгеймера, как сообщается, начальные патологические изменения происходят во втором слое энторинальной коры, и уменьшение объёма энторинальной коры в настоящее время считается актуальной и надёжной мерой для выявления лиц, подверженных риску развития болезни Альцгеймера. Энторинальная атрофия связана с лёгкой потерей памяти, наблюдаемой у лиц с умеренными когнитивными нарушениями, и она предшествует уменьшению объёма

гиппокампа, наблюдаемому у пациентов с болезнью Альцгеймера. Эпилепсия височной доли связана с выраженной дегенерацией слоя III, а в случае шизофрении в качестве возможного способствующего фактора было предложено общее нарушение проводимости энторинальной коры или уменьшение объёма (Du F. и др., 1993; Arnold, 2000; Baiano et al., 2008).

### ***Развитие энторинальной коры в онтогенезе:***

Энторинальная кора играет ключевую роль в когнитивных процессах. Она вносит свой вклад в обработку информации, которую остальная часть коры головного мозга, особенно префронтальные области, посылает ей для передачи в гиппокамп и миндалевидное тело, что является частью процесса приобретения, восстановления или прекращения многих форм обучения. Кроме того, энторинальная кора также обрабатывает информацию, генерируемую гиппокампом, и отправляет её в неокортекс, а также соединяет гиппокамп с его основным комплексом регуляторных ядер - миндалевидным телом. Таким образом, энторинальная кора головного мозга играет решающую роль во всех аспектах обучения. В течение многих лет было известно, что нормальное старение сопровождается уменьшением количества нейронов и синапсов во многих областях коры головного мозга, особенно в энторинальной коре, а затем в гиппокампе (Lia R. M. Bevilacqua и др., 2008). Во всех исследованных слоях энторинальной коры наблюдалось небольшое (11-20%), хотя и значительное, снижение до 35 лет, но с 35 до 75 лет снижение было незначительным. После 75 лет потеря нейронов незначительно увеличилась. Ядерная зона уменьшалась до возраста 40-45 лет (на 10-18%) и увеличивалась с этого возраста до 75 лет (на 10-14%). В течение последнего периода жизни ядерная зона не изменялась. Начиная с 30-60 лет, в пирамидальном слое наблюдалась значительная потеря нейронов (30%), после чего уменьшение количества нейронов было меньшим. В ранние годы площадь ядра уменьшалась незначительно (на 15%), а с 35 лет и до самого пожилого изученного возраста она значительно увеличивалась (на 13%) (Trillo L., L. M. Gonzalo, 1992).

## **1.11. Прозрачная перегородка**

### ***Анатомия прозрачной перегородки:***

**Прозрачная перегородка (Septum pellucidum)** представляет собой тонкую, треугольную, вертикальную двойную мембрану, разделяющую передние рога левых и правых боковых желудочков головного мозга (Рис. №24). Она выглядит как листок, натянутый от мозолистого тела до свода мозга. Область перегородки также является местом расположения ядер перегородки. Она прикреплена сверху к нижней части мозолистого тела, большому скоплению нервных волокон, соединяющих два полушария головного мозга. Снизу она прикрепляется к передней части свода. Боковые желудочки располагаются по обе стороны от перегородки. Прозрачная перегородка состоит из двух слоёв или прослоек белого и серого вещества. Во время внутриутробного развития между этими двумя пластинками есть пространство, называемое полостью прозрачной перегородки, которая в девяносто процентах случаев исчезает в младенчестве (Lennart Heimer, Gary W. Van Hoesen, 2008).

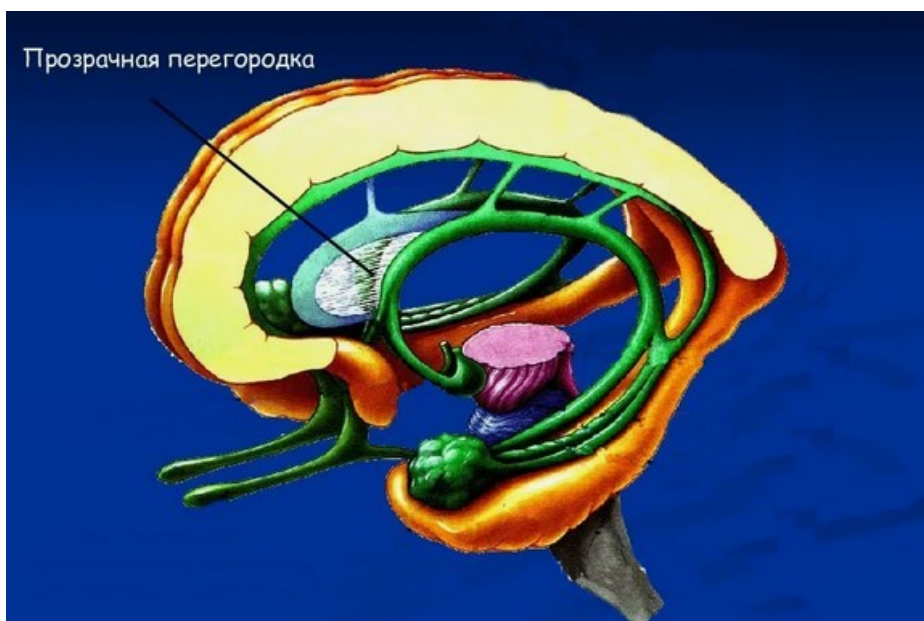


Рис. №24. Расположение прозрачной перегородки мозга (рисунок из интернета).

Прозрачная перегородка (см. Рис. №25) представляет собой тонкую прозрачную мембрану, расположенную в головном мозге между телом и передними рогами боковых желудочков. Прозрачная перегородка выстлана клетками эпендимы со стороны желудочка, в то время как мягкая оболочка выстилает полость. Она также содержит рассеянные глиальные клетки, нервные волокна и вены. Она разделяет передние рога боковых желудочков и имеет два слоя (пластинки), которые прилегают друг к другу. Функция прозрачной перегородки до конца не изучена. Прозрачная перегородка имеет толщину 1,5-3,0 мм (Sarwar M., 1989).

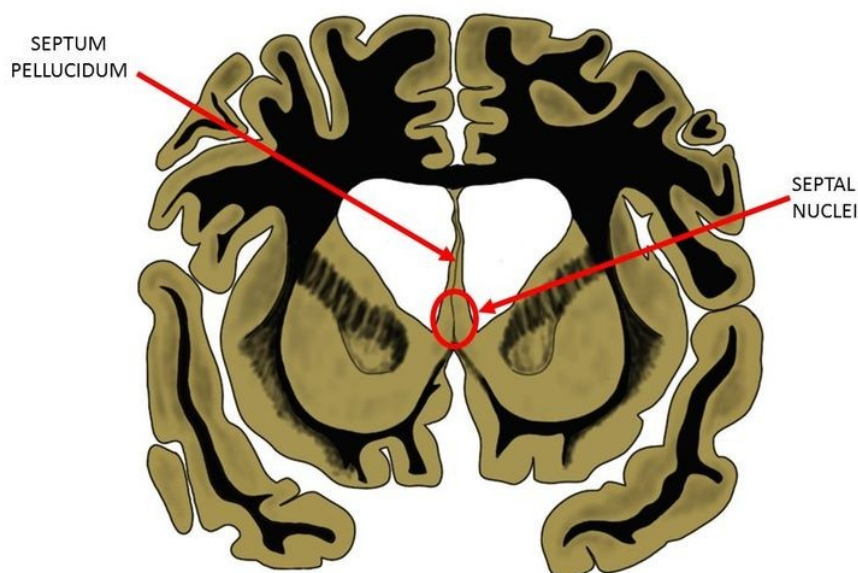


Рис. №25. Поперечный срез мозга: обозначены прозрачная перегородка и её ядра (рисунок из интернета).

Перед отверстием Монро прозрачная перегородка прикрепляется снизу к ростру мозолистого тела, тогда как кзади от отверстия Монро прозрачная перегородка прикрепляется к своду (Kaisorn Chaichana and Alfredo Quiñones-Hinojosa, 2019).

## **Функции, физиология и нейропсихология прозрачной перегородки**

Электростимуляция отдельных структур прозрачной перегородки вызывает характерные изменения биоэлектрической активности в различных отделах головного мозга. Так, при раздражении медиального ядра меняется биоэлектрическая активность симметричной зоны перегородки, дорсального гиппокампа, и в них появляется медленная тета-подобная активность (так называемая септальная реакция). Активация ядра диагонального пучка вызывает синхронизацию ритма в новой коре, что сопровождается снижением реактивности, адинамией, засыпанием. Предполагают, что в этом ядре начинается тормозная система волокон, идущих к неокортексу. Однако при развитии септальной реакции напряжения биоэлектрическая активность изменяется и наблюдается эффект длительной десинхронизации, что свидетельствует о большей степени возбуждения активирующей системы мозга. Медиальное ядро прозрачной перегородки является пейсмекером тета-ритма гиппокампа. При анодической поляризации прозрачной перегородки происходит уменьшение амплитуды и латентного периода гипертензии, вызванной стимуляцией вентромедиального ядра гипоталамуса. Следовательно, перегородка активирует гипертензивную реакцию, вызванную возбуждением, возникшим первично в эмоциогенном центре гипоталамуса ([https://бмэ.oprf/index.php/СЕПТАЛЬНАЯ\\_ОБЛАСТЬ](https://бмэ.oprf/index.php/СЕПТАЛЬНАЯ_ОБЛАСТЬ) (дата обращения: 04.11.2024)).

Прозрачная перегородка участвует в организации различных видов мотивационно-эмоционального поведения и процессов обучения. Важную роль играет в пищевом и питьевом поведении. Показано, в частности, что разрушение дорсолатеральных отделов перегородки вызывает гиперфагию, а повреждение её вентральных областей - афагию с последующей гибелью животных. В отношении питьевого поведения наблюдаются противоположные эффекты: раздражение вызывает уменьшение питья воды, повреждение - полидипсию. По-видимому, прозрачная перегородка определяет также нюансы аппетита. Сложный механизм участия прозрачной перегородки в организации мотивационного пищевого поведения ещё недостаточно изучен. Большое число экспериментальных данных указывает на **роль ядер перегородки в половой мотивации**. Билатеральное повреждение перегородки тормозит половое поведение у самок, а у самцов при этом наблюдаются извращения - возникает женская форма полового поведения. У самок исчезает инстинкт материнства и гнездования, появляется склонность к каннибализму. Введение эстрадиола и прогестерона в латеральное септальное ядро активирует биоэлектрическую активность, регистрируемую в этой области. Стимуляция прозрачной перегородки изменяет также гонадотропную функцию гипофиза. **У человека раздражение прозрачной перегородки сопровождалось эротическими переживаниями.** У больных эпилепсией прямое введение в эту область ацетилхолина с лечебной целью вызывало **переход от подавленного настроения к чувству удовлетворённости и эйфории**. Установлена роль прозрачной перегородки в механизмах мотивационно-эмоциональных реакций оборонительного типа. После повреждения прозрачной перегородки у крыс и мышей развивается свирепость, а у кошек - гиперэмоциональность; у обезьян подобный эффект не был обнаружен. То есть, этот так называемый септальный синдром характерен только для низших млекопитающих



([https://бмэ.орг/index.php/СЕПТАЛЬНАЯ\\_ОБЛАСТЬ](https://бмэ.орг/index.php/СЕПТАЛЬНАЯ_ОБЛАСТЬ) (дата обращения: 04.11.2024)).

**Прозрачная перегородка играет также важную роль в процессах обучения.** Повреждение приводит к ухудшению обучения. Повреждение перегородки значительно замедляет угасание условных рефлексов. Кроме того, она участвует в механизмах нервной регуляции мышечного тонуса, вегетативных и эндокринных функций ([https://бмэ.орг/index.php/СЕПТАЛЬНАЯ\\_ОБЛАСТЬ](https://бмэ.орг/index.php/СЕПТАЛЬНАЯ_ОБЛАСТЬ) (дата обращения: 04.11.2024)).

В биохимическом смысле прозрачная перегородка - это сложное гетерогенное образование. Через неё в гиппокамп проходят восходящие моноаминергические пути от соответствующих систем нейронов моста и среднего мозга (голубого пятна, ядер шва, покрышки среднего мозга). Через неё в составе медиального переднемозгового пучка проходят восходящие и нисходящие холинергические пути, а также серотонин-, дофамин- и норадренергические волокна. При повреждении прозрачной перегородки в гиппокампе падают уровни серотонина и норадреналина. Часть септальных афферентных структур образует холинергический нейропиль и терминальные синапсы в гиппокампе. Источником холинергической системы гиппокампа являются медиальное и диагональное ядра прозрачной перегородки ([https://бмэ.орг/index.php/СЕПТАЛЬНАЯ\\_ОБЛАСТЬ](https://бмэ.орг/index.php/СЕПТАЛЬНАЯ_ОБЛАСТЬ) (дата обращения: 04.11.2024)).

### ***Развитие прозрачной перегородки в онтогенезе***

Прозрачная перегородка развивается на 10-12 неделе беременности из примитивной конечной пластинки или спаечной пластинки. Его развитие тесно связано с развитием мозолистого тела и завершается к 17 неделям беременности (Sarwar M., 1989).

Во время нормального развития плода два листка перегородки разделяются и образуют полость, называемую прозрачной перегородкой, которая снова срастается примерно на 36 неделе беременности (Mott S. H., Bodensteiner J. B., Allan W. C., 1992).

## **1.12. Обонятельные луковица, треугольник, тракт**

### ***Анатомия обонятельной луковицы, треугольника и тракта***

**Обонятельная луковица** (лат. bulbus olfactorius) - это нервная структура переднего мозга позвоночных, отвечающая за обоняние. Она посылает обонятельную информацию для дальнейшей обработки в миндалевидное тело, орбитофронтальную кору (ОФК) и гиппокамп, где она играет важную роль в эмоциях, памяти и обучении (см. Рис. № ) (Ache B. W., Young J. M., 2005).

**Луковица разделена на две отдельные структуры: основную обонятельную луковицу и вспомогательную обонятельную луковицу.** Главная обонятельная луковица соединяется с миндалиной через грушевидную кору первичной обонятельной коры и непосредственно проецируется из главной обонятельной луковицы в определённые области миндалины. Дополнительная обонятельная луковица расположена в дорсально-задней области основной обонятельной луковицы и образует параллельный путь (Scott J. W., Wellis D. P., Riggott M. J., Buonviso N., 1993).



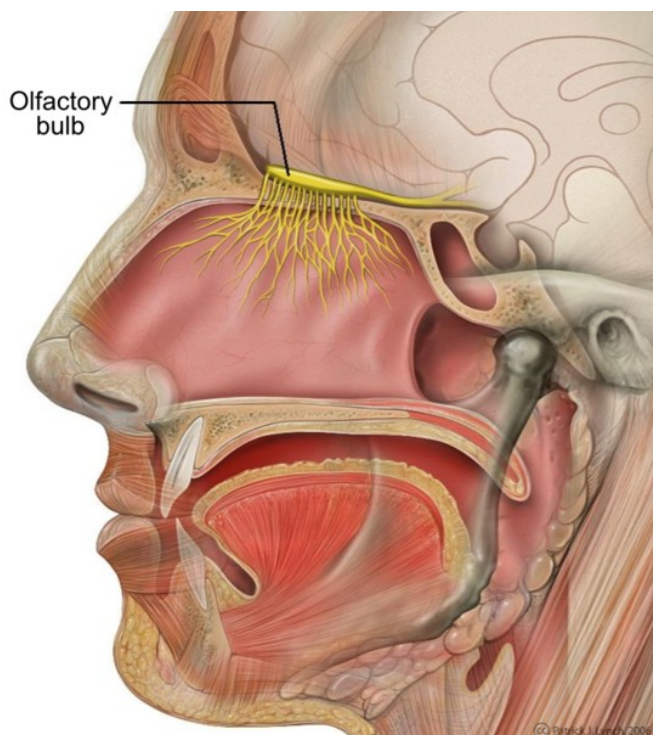


Рис. №26. Обонятельная луковица: вид сбоку (рисунок из интернета).

Обонятельная луковица поддерживается и защищена решётчатой пластинкой решётчатой кости, которая у млекопитающих отделяет её от обонятельного эпителия и которая перфорирована аксонами обонятельных нервов (Scott J. W., Wellis D. P., Riggott M. J., Buonviso N., 1993).

Обонятельная луковица является частью обонятельной системы (см. Рис. №26, 27, 28). Обонятельная система передаёт запах от обнаружения одорантов в обонятельном эпителии в полости носа к первичной обонятельной коре головного мозга. Это филогенетически самый древний сенсорный тракт, который заканчивается на примитивных участках коры головного мозга. Первичные обонятельные нейроны биполярны: дистальные отростки воспринимают переносимые по воздуху химические вещества, вступающие в контакт со слизистой оболочкой обоняния, а проксимальные отростки выступают к обонятельной луковице. Эти проксимальные отростки проходят через решётчатую пластинку решётчатой кости на своём пути к синапсу с обонятельной луковицей. Обонятельный нерв (CN I) относится к сенсорным волокнам (образованным из первичных обонятельных нейронов), проходящим между слизистой оболочкой обоняния и обонятельной луковицей. Обонятельные нервы - самые короткие черепно-мозговые нервы в организме. Следует отметить, что обонятельная луковица и тракт сами по себе являются проекцией центральной нервной системы и часто ошибочно считаются частью обонятельного нерва. Обонятельная луковица и дыхательный тракт проходят в обонятельной борозде на орбитальной поверхности лобной доли. Эти пути соединяются синапсами в первичной обонятельной коре, которая включает переднее обонятельное ядро, миндалину, обонятельный бугорок, грушевидную кору и роstralную энторинальную кору. Грушевидная кора, безусловно, самая крупная из них и расположена на конце парагиппокампальной извилины. Считается, что она проецируется через медиальное дорсальное ядро таламуса в орбитофронтальную кору, где может

происходить сознательное распознавание запаха (Susan Standring, 2008; Martin John D., 2020).

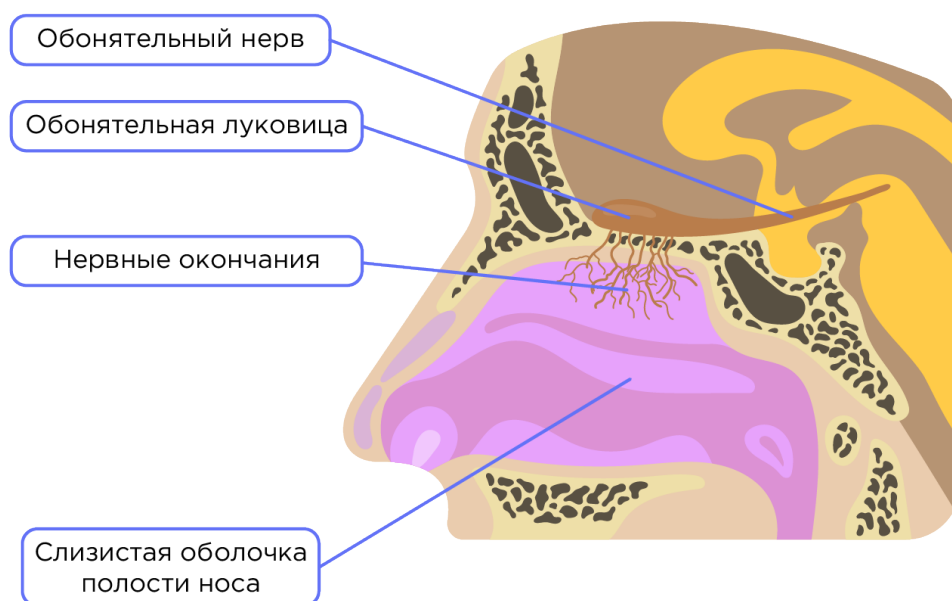


Рис. №27. Схематичное примерное расположение обонятельной системы (рисунок из интернета).

Основная обонятельная луковица имеет многослойную клеточную архитектуру. Слоями от поверхности к центру являются:

- \*Клубочковый слой;
- \*Внешний плексиформный слой;
- \*Слой митральных клеток;
- \*Внутренний плексиформный слой;
- \*Гранулярно-клеточный слой;

Обонятельная луковица передаёт информацию о запахе из носа в мозг и, таким образом, необходима для правильного обоняния. Как нервная цепь, клубочковый слой получает прямой сигнал от афферентных нервов, состоящих из аксонов примерно десяти миллионов нейронов-обонятельных рецепторов в обонятельной слизистой оболочке, области полости носа. Концы аксонов объединяются в сферические структуры, известные как клубочки, таким образом, что каждый клубочек получает информацию в основном от нейронов обонятельного рецептора, которые экспрессируют один и тот же обонятельный рецептор. Слой клубочков обонятельной луковицы - это первый уровень синаптической обработки (Hamilton K. A., Heinbockel T., Ennis M., Szabó G., Erdélyi F., Nayar A., 2005).

**Обонятельный треугольник** представляет собой небольшую треугольную область перед передней частью продырявленного вещества. Его вершина, направленная вперёд, занимает заднюю часть обонятельной борозды и видна благодаря отведению назад обонятельного тракта. Это часть обонятельного пути (см. Рис. № ) (Samudralwar D. L. и др., 1995).

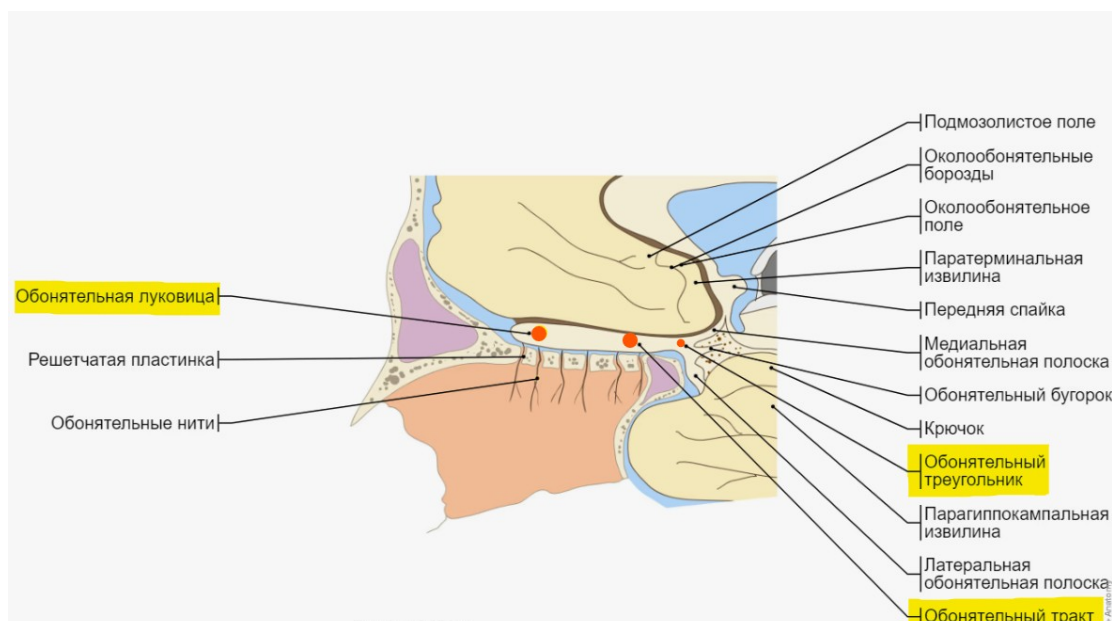


Рис. №28. Расположение обонятельной луковицы, обонятельного тракта, обонятельного треугольника (рисунок из интернета).

**Обонятельный тракт (обонятельный стебель, обонятельная ножка)** - это двусторонний пучок афферентных нервных волокон из митральных и пучковидных клеток обонятельной луковицы, который соединяется с несколькими целевыми областями головного мозга, включая грушевидную кору, миндалевидное тело и энторинальную кору. Это узкая белая полоса, треугольная в коронарном сечении, вершина которой направлена вверх. Термин "обонятельный тракт" является неправильным, поскольку обонятельная ножка на самом деле состоит из сочетания двух трактов: медиального обонятельного тракта (образующего медиальную и промежуточную обонятельные полоски) и латерального обонятельного тракта (образующего латеральную и промежуточную обонятельные полоски). Обонятельная ножка и обонятельная луковица лежат в обонятельной борозде, образованной медиальной орбитальной извилиной на нижней поверхности каждой лобной доли. Обонятельные ножки расположены в бороздках, которые проходят близко параллельно средней линии. Волокна обонятельной ножки, по-видимому, заканчиваются в переднебоковой части обонятельного бугорка, дорсальной и наружной частях переднего обонятельного ядра, лобной и височной частях перипириформной области, кортико-медиальной группе ядер миндалины и ядре конечной полоски (De Cannière, Gilles, 2024).

Обонятельная ножка делится кзади на три основные ветви: медиальную, промежуточную и латеральную бороздки. Таким образом, обонятельная ножка заканчивается треугольной структурой, называемой обонятельным треугольником. Каудальнее этих элементов находится переднее продырявленное вещество, передняя часть которого отмечена рельефом обонятельного бугорка. Наконец, выступы от обонятельной ножки к переднему обонятельному ядру иногда группируются вместе под названием верхняя обонятельная полоска (De Cannière, Gilles, 2024).

**Функции, физиология и нейропсихология обонятельной луковицы, обонятельных треугольника и тракта**

Как нервная цепь, обонятельная луковица имеет один источник сенсорного ввода (аксоны нейронов обонятельных рецепторов обонятельного эпителия) и один выход (аксоны митральных клеток). В результате обычно предполагается, что он функционирует как фильтр, в отличие от ассоциативной схемы, которая имеет много входов и много выходов. Однако обонятельная луковица также получает информацию «сверху вниз» от таких областей мозга, как обонятельная кора, миндалевидное тело, неокортекс, гиппокамп, голубое пятно и чёрная субстанция. Его потенциальные функции можно разделить на четыре неисключительные категории (Leon Zurawicki, 2010):

- \*различение запахов ;
- \*повышение чувствительности распознавания запахов;
- \*отфильтровывание многих фоновых запахов для улучшения передачи нескольких избранных запахов;
- \*позволяет высшим областям мозга, отвечающим за возбуждение и внимание, изменять распознавание запахов;

Также обонятельная луковица **участвует не только в обработке запахов, но и контролем над эмоциями на основе обработки запахов**. Наше окружение наполнено молекулами пахучих веществ, и наши эмоции, настроение и даже поведение могут контролироваться обонятельными стимулами. В обонятельной луковице множество типов нейронов образуют сложные сети для обработки информации, прежде чем передать её дальше в обонятельную кору (Shin Nagayama, Ryota Homma, Fumiaki Imamura, 2014).

Разрушение **обонятельной ножки** приводит к ипсилатеральной аносмии (потере способности обоняния). Полная или частичная аносмия является симптомом синдрома Кальмана - генетического заболевания, которое приводит к нарушению развития обонятельной ножки. Глубина обонятельной борозды является показателем такой врождённой аносмии.

### ***Развитие обонятельных луковицы, тракта и треугольника в онтогенезе***

Обонятельная луковица формируется на ранних стадиях развития и функционирует с рождения. Однако обонятельная система продолжает созревать и изменяться на протяжении всей жизни как объект конститутивного нейрогенеза у взрослых.

Обонятельная плакода, производное передней эктодермы, формируется впервые во время развития обонятельной системы примерно на 9-й день эмбрионального развития. На ранних стадиях необходим баланс фактора роста фибробластов (Fgf) и костного морфогенетического белка (Bmp), передающих сигналы для генерации плакодальных клеток-предшественников (Candida Tufo и др., 2022).

Описаны четыре стадии развития обонятельной луковицы. Все функциональные слои обонятельной луковицы созревают на 22-недельной стадии. Дальнейшая дифференцировка нейробластов обонятельной луковицы, включая формирование пластинки внутреннего гранулярного слоя, развитие клубочкового слоя, рост обонятельной луковицы, продолжается после стадии 20-22 недель до 38-40 недель развития плода. Паттерны иммунореактивности с антителами к SNAP-25, синапсину-I и синаптофизину полностью соответствуют паттернам обонятельной луковицы взрослого человека на 38-40 неделе внутриутробного развития. Полная зрелость обонятельной луковицы человека достигается на 38-40 неделе внутриутробного развития (A. S. Kharlamova, V. M. Barabanov, S. V. Saveliev, 2015).

### 1.13. Переднее продырявленное вещество

#### *Анатомия переднего продырявленного вещества*

**Переднее продырявленное вещество (рис. №29)** (substantia perforata anterior) - участок нижней поверхности полушария большого мозга, расположенный кзади от обонятельного треугольника, пронизанный отверстиями, через которые проходят кровеносные сосуды (<https://www.elsevier.com/resources/anatomy/nervous-system/central-nervous-system/anterior-perforated-substance/24301> (дата обращения 05.11.2024)).

Переднее продырявленное вещество (см. Рис. № ) (также известное как ростральное продырявленное вещество) представляет собой треугольную область серого вещества, ограниченную медиальным и латеральным корешками обонятельного тракта и диагональной полосой Брока. Отверстия обеспечивают прохождение сосудистой сети через переднее продырявленное вещество (<https://www.elsevier.com/resources/anatomy/nervous-system/central-nervous-system/anterior-perforated-substance/24301> (дата обращения 05.11.2024)).

Переднее продырявленное вещество (ППВ) имеет неоднородную клеточную структуру, представляющую собой ядерную-слоистую организацию, в виде трёх пластин, выраженных в некоторых случаях неотчетливо. Первая пластинка была выявлена практически по всей длине ППВ и находилась наиболее близко к поверхностной глиальной мембране. Строение данной зоны представлено мелкими, редко лежащими нейронами неправильной или овальной формы, цитоплазма которых интенсивно окрашена с нечёткими ядрами. Вторая пластинка преимущественно состояла из нейроцитов средней величины, овальной или неправильной веретеновидной формы, их цитоплазма которых была слабо окрашена. Плотность субстанции Ниссля в этих клетках была невысока, ядро мелкое и плотное, смещено к периферии клетки. На протяжении данного слоя отмечались особенности: периодически пластинка прерывалась, формируя безнейрональные области. Начало пластинки определялось, как правило чётко, но ближе срединной линии обонятельного треугольника, границы с третьей пластиной стирались. Третья пластинка, расположенная глубже и медиальнее, (ближе к обонятельному бугорку) представлена множеством крупных, полиморфных нейронов, с хорошо видимой субстанцией Ниссля. Клетки местами образовывали вихревые скопления, либо структуру тяжей. Несколько глубже третьей пластинки обнаружены небольшие ядерные образования, состоящие из относительно мелких нейронов (Гончар М. С., Ершов А. А., 2020).



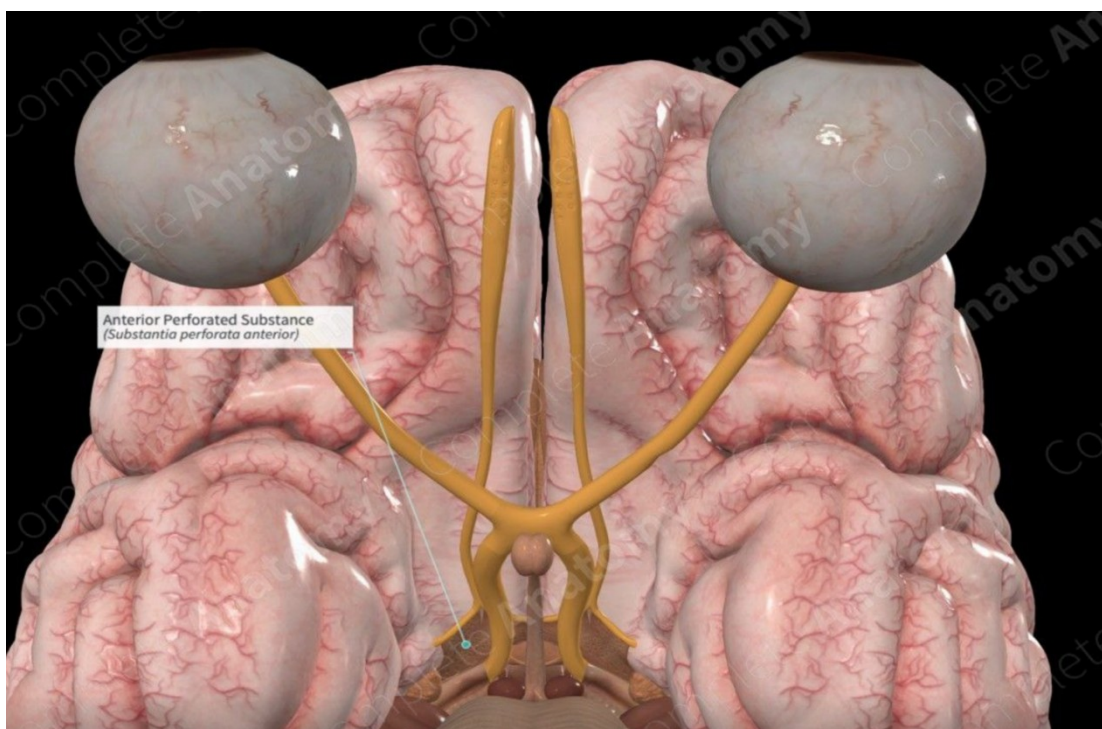


Рис. №29. Расположение переднего продырявленного тела (рисунок взят из <https://www.elsevier.com/resources/anatomy/nervous-system/central-nervous-system/anterior-perforated-substance/24301> (дата обращения 05.11.2024))

Переднее перфорированное вещество является частью головного мозга. Оно двустороннее. Оно неправильной формы и четырехугольное. Оно расположено перед зрительным трактом и позади обонятельного треугольника. Находится позади обонятельного треугольника. С боков ограничено боковой полосой обонятельного тракта и продолжается до самого ункуса. Его серое вещество сверху сливается с полосатым телом и спереди пронизано многочисленными мелкими кровеносными сосудами, которые питают такие области, как внутренняя капсула. Передняя мозговая артерия берет начало чуть ниже переднего продырявленного вещества. Средняя мозговая артерия проходит через две трети его боковых стенок (Doty Richard L., Bromley Steven M., Moberg Paul J., Hummel Thomas, 1997).

### ***Функция, физиология и нейропсихология переднего продырявленного вещества***

Переднее продырявленное вещество является важной частью обонятельного центра. В нём обонятельный тракт разделяется на три пучка: медиальный, промежуточный и латеральный (Торсунова Ю. П., Афанасьева Н. В., 2023).



## **Глава 2. Упражнения и техники в работе с эмоциями, аффективной сферой**

### **2.1. Интенсивность и динамика**

**Упражнение «меняй свои эмоции на слух».** Включаем разные записанные звуки смеха, плача, злости и т.д. И сами меняем под них мимику. Регулируем интенсивность звука и своей реакции, нужно, чтобы вы показывали эмоцию такой же по интенсивности, какая исходит от звука. В этом упражнении регулируем интенсивность звукового признака той или иной эмоции и пытаемся научить ребёнка ориентироваться на этот источник и подстраиваться под него.

**Упражнение «меняй свои эмоции на слух и найди где эмоция».** Как и ранее регулируем интенсивность. Но теперь также ищем источник звука. Например, используем переносную звуковую колонку, прячем её в рамках комнаты. И включаем, ищем. Здесь отработываем, помимо фиксации интенсивности и реакции на неё, умение ориентироваться в пространстве комнаты, во внешнем пространстве, находить источник звука, связанного с эмоциями.

**Упражнение «эмоции по телу».** Нужны 4 фигурки или игрушки. Одна добрая и весёлая, вторая злая и агрессивная, третья плачет и грустная, четвёртая боится и напугана. Играем с ребёнком - берём игрушку и говорим: «злой волк, сердитый, на твой нос что делает?...лежит?...кусает?...» и показываем злость и др., просим/ стимулируем ребёнка показать злость и т.д. Также делаем с другими игрушками, обыгрывая на разных частях тела. Регулируем интенсивность воздействия и ответа. Например, если ребёнок не реагирует, может сами показать злость сильнее, а фигуркой волка прикоснуться к части тела интенсивнее. Здесь суть в том, что ребёнок телесно ощущал интенсивность той или иной эмоции.

**Упражнение «моё тело как эмоция».** Например, ребёнок лежит и Вы берёте его руки и делаете тряску, говоря: «смотри, как твои руки смеются сильно» - сильно трясёте. «Смотри, как твои руки плачут и грустные» - медленно трясёте, с грустным лицом. Далее даёте возможно самому ребёнку делать разные движения и показывать, как они радуются, боятся, плачут и др. Но обязательно отражаем мимикой те или иные реакции. Здесь очень важно, чтобы в плане образов Я Вы были с ребёнком на одной волне. И «эмоциональный контекст» был одинаковым. Также здесь важнее всего не идентификация эмоции, а именно смена её интенсивности. Прodelывайте это для рук, ног и всего тела - например качая ребёнка всего ритмически и т.п.

**Упражнение «эмоции под музыку».** Необходимо подготовить разную музыку (страшную, весёлую и т.д.) и быть готовым её включать, регулировать. Легче всего регулировать, когда Вы сами играете, например, на гитаре. Но здесь ищем индивидуально. Получается, включаете на фоне страшную музыку и ребёнку нужно делать что-то, как-то реагировать. Например показывать соответствующую эмоцию на ту или иную музыку. Если страх - то ребёнок пугается, убегает и др. Но, важно, чтобы ребёнок реагировал по настоящему, не наигранно. Поэтому не просим «показать эмоцию», а говорим: «делай то, что

хочешь». Основной инструмент здесь - это делаете музыку и Вашу мимику более интенсивными, громкими, вычурными и т.д. чтобы ребёнок отреагировал.

**Упражнение «динамический тонус и эмоции».** Как и описано выше используем музыку, но теперь меняем интенсивность так, чтобы ребёнок ощущал это, а после не ощущал и отдыхал. Здесь полезно использовать домик или пуфик, где как бы «безопасное место». Включаете музыку сильно и словно идёт медведь на охоту, ребёнок убегает и т.д., а после делаете музыку слабой, тихой, более спокойной - и ребёнок уходит в домик и отдыхает, лежит, Вы можете ему сделать расслабляющий массаж, дыхательные техники и т.д. В целом такие воздействия ориентированы физиологически на смену реагирования симпатки и парасимпатки, «вегетативного тона». То есть мы работаем на эмоциональной сфере через тело, вегетативную систему, глубокую чувствительность, телесный образ Я и т.п. Суть данного упражнения уже не в акценте на интенсивности, а именно на её смене. Чтобы ребёнок прочувствовал изменение интенсивности и что она, в том числе, зависит от него.

## 2.2. Идентификация и содержание

**Упражнение «где опасность? (обычный вариант, без обозначения)».** По комнате колонки расставлены, где звуки больше именно природного происхождения и различны по интенсивности больше, неприятны или приятны. Например, звук волка сильный или резкий звук сирены и просто звук птиц спокойный, звук леса и т.п. Нужно ребёнку показать или указать пальцем, где это находится и т.п.

**Упражнение «где эмоция?».** В рамках комнаты расставить звуковые колонки и т.п. с записанным звуком конкретных эмоций. И включать, ребёнок нужно сориентироваться откуда этот звук и определить, какая это эмоция. Если, например, эмоция страха (где звук напуганного ребёнка и т.д.), тревога - то нужно кинуть в ту сторону «копье» и т.п., будто защититься от угрозы. Если весёлая (смех кого-то и т.п.) - то потанцевать и т.п. рядом. Здесь важно отработать то, чтобы ребёнок понимал где радость, где грусть и т.д.

**Упражнение «эмоциональный дубль».** Делаем карточки, по аналогии с игрой дубль (Dobble), только где представлены эмоциональные химеры. И с ребёнком ищем одинаковые пары. Полезно на развитие «визуального сличения» и зрительного внимания.

**Упражнение «Корректурная проба с эмоциями»** (см. Рис. №30). Оптимально для развития внимания и зрительного восприятия эмоциональных признаков.

Найди и отметь квадратиком все весёлые смайлики.

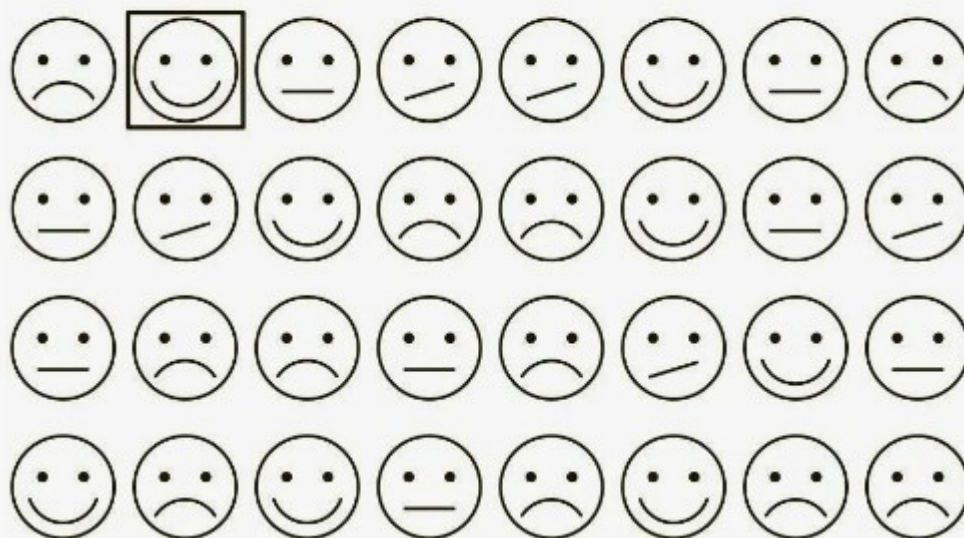


Рис. №30. Пример корректурной пробы с эмоциями (рисунок из интернета).

### 2.3. Выстраивание сенсорного базиса и кросс-модальности, акцент на образе Я

**Упражнение «тактильно-двигательный акцент».** Берём несколько средовых стимулов. Например, что-то колючее (не болевое, но не приятное), или холодное и т.д. и что-то приятное (например, гладить и др.). При взаимодействии с ребёнком, например его рукой, воздействуем неприятным стимулом и реагируем плачем, мимикой недовольства, движения избегания или и т.д. Делаем это интенсивно, стимулируем ребёнка повторить это. Можно позволить, чтобы он сделал это на Вас. Также проделываем с другими стимулами.

**Упражнение «вестибулярно-вибрационно-двигательный акцент».** Необходима платформа, или фитбол, или надувной матрас, Вы сами и т.п. инструмент для акцентирования на вестибулярных ощущениях и вибрации. Например, когда сильно раскачиваетесь - то смеётесь, веселитесь, радуетесь и т.д. А когда делаете это медленно или остановились, то плачете, грустите и т.д. Как идеальный *вариант - включение кривых/ обычных зеркал*, чтобы ребёнок видел себя во многих ракурсах при выполнении подобных упражнений.

**Упражнение «обонятельно-вкусовой и двигательный акцент».** Необходимы несколько фруктов (банан, апельсин, лимон) и др.еда. Обязательно смотрим на наличие аллергии и других противопоказаний. У ребёнка закрыты глаза, даём понюхать, спрашиваем что это, фиксируем ответы. Далее даём попробовать. И показываем эмоцию свою. Например реакция на кислый лимон и т.д. Реакция должна быть активной, то есть с жестами и т.д. Просим ребёнка показать реакцию.

## 2.4. Обозначение, символизация

**Упражнение «где опасность? (вариант с обозначением).** Также колонки со звуком, например, с природным или антропогенным происхождением. К примеру, смех или звук воя волка и др. И ребёнку не только нужно показать и сориентироваться где и что, но дополнительно обозначить через что-то (помимо указательного жеста). Например, картинкой или игрушкой, которые располагаются там, откуда источник. Или обозначить словом или звуком. Например, если звук волка - то показываем, например, эмоцию страха мимикой и говорим: «волк» или «ууууу», «аааа», «рррр» и т.п.

**Упражнение «Опредмеченные эмоции».** Необходимы картинки с разными образами предметов, явлений и т.д. Можно видеофрагменты. Например, картинка дождя и грозы и т.д. спрашиваем, какая эмоция? Показываем эмоцию, обыгрываем. А ребёнок выбирает ту или иную картинку. Выбор связи между картинкой и эмоцией может быть совершенно разным. К примеру, ребёнок выбрал грусть и связал её с картинкой дождя, т.к. когда дождь, он «не может выйти на детскую площадку».

Для усиления погружения можно применять музыку, звуки. Цель данного упражнения научить ребёнка связывать эмоцию и контекст/ образ и т.д. А также применять ту или иную картинку, образ и др. для обозначения эмоции.

**Упражнение «классификация эмоций».** В данном упражнении задача - чтобы ребёнок верно соотнёс признаки той или иной эмоции с содержанием эмоции. Вариант данного упражнения представлен на рис. №31, где на ведрах приклеены те или иные эмоциональные химеры, а на шариках эти признаки нарисованы. Цвет, в данном случае, несёт не вспомогательную функцию, он в роли интерференции.



Рис. №31. Вариант упражнения «классификация эмоций».

**Упражнение «Цветовой символизм».** Важно понимать социокультурные аспекты того контекста или клиента, в которых ведётся работа. Суть в том, что



делаем акцент на цветовой или жестовой гамме эмоциональных проявлений. Например, в европейской культуре красный цвет больше соответствует злости, так как есть ассоциации с кровью, что концентрирует внимания, делает контекст более опасным и др. Зелёный - как отравление, отвращение и т.д. Жёлтый - свет радости, Солнца и др. Жест «ок» когда большой палец вверх - есть признак благополучия, сопровождается обычно радостной эмоцией и др.

В данном упражнении можно использовать разные картинки с подобными жестами, на фоне тех или иных цветов. Что даёт возможность «символически» ребёнку концентрировать собственное внимание и фиксировать данные ключевые признаки той или иной эмоции в долговременную память.

**Упражнение «Мой эмоциональный мир».** Цель данного упражнения - помочь через построение игрового мира ребёнку обозначить/ проявить те или иные эмоции. А через предметный мир построить специфическое для них соотношение. Например, как в варианте (рис. №33). Посередине граница между двумя мирами, которые ребёнок обозначил как «злость» и «радость». Далее он расположил разные предметы и игрушки в этих мирах. Также обозначил их функции в этом мире и что они делают. Получается, что эти два мира «враждуют друг с другом, но никто не уступает».



Рис. №33.

Наподобие можно попросить ребёнка изобразить мир, который обозначен Вами как «радость» и т.д. если ребёнку сложно самому выйти на обозначение той или иной эмоции.



Полезными методами работы в данном направлении являются игровая терапия, песочная терапия и т.д.

**Упражнение «обозначение через движение».** На практике часто замечаем, что некоторым детям трудно выразить ту или иную эмоции через движение, жест и т.д. Некоторые из них это делают слишком сильно, выраженно, вычурно, некоторые практически не делают и т.д. Отрабатывать это можно за счёт действий с предметами. Например, брать мячики, на которых нарисованы те или иные эмоции. Если мячик «грустный», то бросаем его медленно, слегка и т.д. Если мячик «злой», то бросаем его резво, с большим импульсом в начале и т.д. Если мячик «весёлый», то бросаем веселясь, бодро и т.д. Аналогичное можно делать с другими предметами. В некоторых случаях применяем «символизм» предмета, основанный на его физических свойствах. Например, эмоцию обиды можно обыграть как «несу тяжёлые бутылки с водой». А грусть - «я такой текущий (ассоциация со слезами) словно песок в руке, сквозь пальцы». Я такой злой - «словно эти листы бумаги, которые я рву» и т.д. Цель упражнения - научить ребёнка обозначать эмоцию через действие и предметы.

**Упражнение «Нарисуй эмоцию».** Отображение эмоции через рисунок можно также понимать как обозначение и некий символизм. Часто дети рисуют себя или рисунок человека и т.д. Можно организовать соответствующий контекст для усиления процесса (например, включаем музыку, или рисуем пеной с красками и т.п.). Или часто полезно попросить рисовать какую-то историю, чтобы выйти на нарратив и т.д. На рис. №34. ребёнок нарисовал себя «злого».

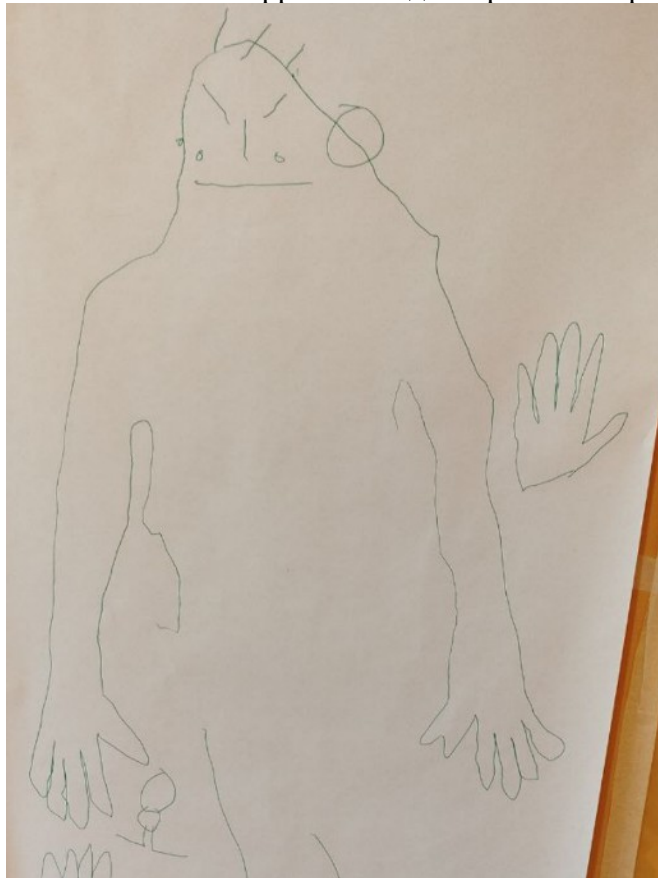


Рис. №34.

**Упражнение «Эмоциональная пятница».** Хорошо играть в группе от 3 человек. Делаем стикеры с рисунком, надписью, или шапочки, специалист фиксирует их на детей, чтобы они не видели эмоции заранее. Далее каждый участник делает догадку о себе (какую эмоцию он представляет) через задавание вопросов по типу: «я часто/ (человек часто?) испытываю такую эмоцию / я чувствую себя таким когда играю? И т.д. Упражнение полезно для развития категоризации, словарного запаса и дефинитивного строя речи.

**Упражнение «Эмоциональный крокодил».** Оптимально играть в группе от 3-4 человек. Заранее ведущий говорит ребёнку какую эмоцию необходимо показать. При этом градация по баллам зависит от того, насколько ребёнок это покажет креативнее и «замороженнее». По правилам - показать эмоцию напрямую (например, если грустный - то ребёнок показывает, что он плачет и у него расстроенная мимика и т.д.) можно в крайнем случае, когда нет возможности показать эмоцию иначе. В этом случае команда или участник получает 1 балл. Если ребёнок покажет ситуацию (например, девочка идёт по дороге и машина, наехав на лужу, облила девочку, она промокла и т.п.), то 2 балла. Если ребёнок покажет более завуалированные и абстрактные ситуации, то 2 балла и выше. К примеру, два мальчика пришли в магазин, один может купить еду, а у второго нет денег и т.п. Упражнение полезно для развития категоризации, невербальной коммуникации, ингибирования (торможения) и контроля в целом.

## **2.5. Мнестическая деятельность и эмоции**

**Упражнение «Запоминание эмоциональных химер через образ и восприятие».** Необходимы картинки эмоциональных химер и/ или рисуем с ребёнком необходимые для запоминания эмоции. Например, радость, грусть, стыд, удивление, злость. Ребёнок выбирает те или иные стимулы, выстраиваем последовательность, запоминаем. Просим сразу воспроизвести. Далее воспроизводим через 5 минут, после через 20 минут, через час. При трудностях воспроизведения можно включить элементы опосредования - попросить ребёнка нарисовать рисунки или что-то связанное с вспоминаемой эмоцией. Или показать её жестом и т.д. Постепенно увеличиваем объём запоминаемого материала. Для акцента на рабочей памяти и введения интерференции запоминаем по 3 эмоции //интерференция // 3 эмоции и т.д.

**Упражнение «Запоминание звуковых стимулов, связанных с той или иной эмоцией».** Включаем плач, или смех, или другие звуки, указывающие на ту или иную эмоцию. Ребёнок запоминает непосредственно или опосредовано (через рисунок, движение и т.д.). Далее воспроизводит сразу, через определённое время. Постепенно увеличиваем объём запоминаемого материала. Для акцента на рабочей памяти и введения интерференции запоминаем по 3 эмоции //интерференция // 3 эмоции и т.д.

**Упражнение «Запоминание запахов с привязкой того или иного эмоционального отношения к ним».** Используем несколько хорошо различимых запахов. Даём нюхать первый запах, спрашиваем какие ассоциации возникают у ребёнка с ним, на основе этого спрашиваем какие эмоции он испытывает. При необходимости даём рисунок с соответствующей эмоцией. И

так далее запоминаем 6 - 7 запахов. Воспроизводим сразу, после через некоторое время. Упражнение полезно тем, что мы активно работаем, в данном случае, над «лимбическими структурами», пытаемся проработать связку «запах - эмоция».

## 2.6. Смысловое выражение

**Упражнение «Я - артист, всё по Станиславскому».** Для выражения смыслов потребуется предварительная работа. Необходимо поработать с ребёнком, чтобы понять, какие смыслы требуются выражать на данный момент. Если выявили, что необходим смысл опоры, к примеру, то делаем так, чтобы ребёнок выразил данный смысл через эмоции и наполнил эмоциональным отношением данный смысл. Например, создаём с ребёнком нарратив/историю, где он как герой, который проходит через препятствия и возвращается в свой безопасный, уютный дом. Важно делать так, организовывать контекст таким образом, чтобы ребёнок ощущал эти эмоции, воплощался и выражался через них. Можно использовать видеокамеру, засняв всё представление и после разобрать это на записи, узнав, например, на каком моменте видео ребёнок ощущал опору в себе, какая эмоция сопровождала это и/или какая эмоция этому способствовала. Упражнение полезно для смыслопорождения, для углубленного погружения в собственный мир, смысловую сферу.

**Упражнение «Зона безопасности и зона опасности, зона страха и зона отвлечения».** Главное условие, чтобы ребёнок был сам героем, действовал активно от собственного лица, а не сугубо через предметы. Делим комнату на несколько зон, где «господствует» та или иная эмоция. Очень полезным включать музыку, когда ребёнок находится в той или иной зоне. Как бы «акцентировать контекст». Ребёнку даётся время и предметы, он организует, украшает и т.д. ту и иную зону необходимыми по его мнению атрибутами. Задача - пройти все эти зоны, побывать в них и найти в них то, что для ребёнка является «наиболее важным». Например, предмет или звук, ощущение и др. Когда ребёнок организует пространство необязательно просить его данное пространство обозначить (то есть какие это предметы и т.д.). Когда ребёнок проходит тот или иной этап узнаём, какая зона понравилась больше, почему эта зона для него радостная, а это грустная, где бы он хотел больше побыть, а куда бы не хотел никогда возвращаться и т.д. Данное упражнение полезно для смыслопорождения и работы со смыслами.

**Упражнение «Глубинный танец».** Необходима разная музыка (весёлая, грустная и т.д.). Ребёнку необходимо (желательно закрыв глаза) танцевать и двигаться под музыку, стараясь показать эмоции данной музыки и раскрыть свои переживания. Например, один ребёнок танцует под «Турецкий марш» Моцарта периодически говорил «я как солдат... весело и страшно....хочу летать...», а после во время обсуждения говорил, что «я чувствовал себя так хорошо...хочу к маме...дома тепло...».

## Список литературы:

- Sah P., Faber E.S, Lopez De Armentia M, Power J. The amygdaloid complex: anatomy and physiology // *Physiological reviews*, 2003;
- Deakin J.F, Slater P, Simpson M.D, Gilchrist A.C, Skan W.J, Royston M.C, Reynolds G.P, Cross A.J. Frontal cortical and left temporal glutamatergic dysfunction in schizophrenia // *Journal of neurochemistry*, 1989;
- Frith C. Brain mechanisms for «having a theory of mind» // *Journal of psychopharmacology* (Oxford, England), 1996;
- Winston J. S., Gottfried, J. A., Kilner, J. M., and Dolan, R. J. Integrated neural representations of odor intensity and affective valence in human amygdala, 2005;
- Anders S., Lotze, M., Erb, M., Grodd, W., and Birbaumer, N. Brain activity underlying emotional valence and arousal: a response-related fMRI study, 2004;
- Anders, S., Eippert, F., Weiskopf, N., and Veit, R. The human amygdala is sensitive to the valence of pictures and sounds irrespective of arousal: an fMRI study // *Soc. Cogn. Affect. Neurosci.*, 2008;
- García-Moreno F., Pedraza M, Di Giovannantonio LG, Di Salvio M, López-Mascaraque L., Simeone A, De Carlos J.A. A neuronal migratory pathway crossing from diencephalon to telencephalon populates amygdala nuclei // *Nature neuroscience*, 2010;
- Müller F., O'Rahilly R. The amygdaloid complex and the medial and lateral ventricular eminences in staged human embryos // *Journal of anatomy*, 2006;
- Yang Y, Wang JZ. From structure to behavior in basolateral amygdala-hippocampus circuits // *Front Neural Circuits*, 2017;
- Kim JE, Dager SR, Lyoo IK. The role of the amygdala in the pathophysiology of panic disorder: evidence from neuroimaging studies // *Biol Mood Anxiety Disord*, 2012;
- Murray E.A, Izquierdo A, Malkova L. Amygdala function in positive reinforcement. *The Human Amygdala* // Guilford Press., 2009;
- Lanteaume L, Khalfa S, Régis J, Marquis P, Chauvel P, Bartolomei F. Emotion induction after direct intracerebral stimulations of human amygdala // *Cerebral Cortex*, 2007;
- Berntson GG, Bechara A, Damasio H, Tranel D, Cacioppo JT. Amygdala contribution to selective dimensions of emotion // *Social Cognitive and Affective Neuroscience*, 2007;
- Markowitsc H. Differential contribution of right and left amygdala to affective information processing. *IOS Press*. 11(4) // 1998;
- Rajmohan V., Mohandas E. The limbic system // *Indian journal of psychiatry*, 2007;
- Suchy Yana. *Clinical neuropsychology of emotion* // The Guilford Press, 2011;
- Siddiqui S. V. et al. Neuropsychology of prefrontal cortex // *Indian Journal of Psychiatry*, 2008;
- Haber S. N., Behrens T. E. The neural network underlying incentive-based learning: implications for interpreting circuit disruptions in psychiatric disorders // *Neuron*, 2014;
- Barbas Helen, Zikopoulos Basilis. Chapter 4: Sequential and parallel circuits for emotional processing in the primate orbitofrontal cortex / In Rauch, Scott L.; Zald, David H. (eds.). *The Orbitofrontal Cortex* // New York: Oxford University Press., 2006;

Price Joseph L. Chapter 3: Connections of the orbital cortex / In Rauch, Scott L.; Zald, David H. (eds.). *The Orbitofrontal Cortex* // New York: Oxford University Press., 2006;

Rudebeck P. H., Murray E. A. Balkanizing the primate orbitofrontal cortex: distinct subregions for comparing and contrasting values // *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2011;

Edmund T. Rolls. *The Orbitofrontal Cortex* // Oxford University Press., 2019;

Richard E. Passingham. *Understanding the prefrontal cortex* // Oxford University Press, 2021;

Kringelbach M. L. The human orbitofrontal cortex: linking reward to hedonic experience // *Nature reviews neuroscience*, 2005;

Edmund T. Rolls. The functions of the orbitofrontal cortex // *Brain and Cognition*, 2004;

Stalnaker T. A., Cooch N. K., Schoenbaum G. What the orbitofrontal cortex does not do // *Nature Neuroscience*, 2015;

Tobia M. J., Guo R., Schwarze U., Boehmer W., Gläscher J., Finckh B., Marschner A., Büchel C., Obermayer K., Sommer T. Neural systems for choice and valuation with counterfactual learning signals // *NeuroImage*, 2014;

Rudebeck P. H., Murray E. A. Balkanizing the primate orbitofrontal cortex: distinct subregions for comparing and contrasting values // *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2011;

Kringelbach M. L., Rolls E. T. The functional neuroanatomy of the human orbitofrontal cortex: evidence from neuroimaging and neuropsychology // *Progress in Neurobiology*, 2004;

Barbas H. Flow of information for emotions through temporal and orbitofrontal pathways // *Journal of Anatomy*, 2007;

Zikopoulos B., Höistad M., John Y., Barbas H. Posterior Orbitofrontal and Anterior Cingulate Pathways to the Amygdala Target Inhibitory and Excitatory Systems with Opposite Functions // *The Journal of Neuroscience*, 2017;

Полунина А. Г., Брюн Е. А. Роль структурно-функциональных перестроек орбитофронтальной коры в развитии наркомании // *ЖУРНАЛ НЕВРОЛОГИИ И ПСИХИАТРИИ*, 2011;

<https://radiopaedia.org/articles/insular-cortex> (дата обращения: 20.10.2024);

Craig A. D., Chen K., Bandy D., Reiman E. M. Thermosensory activation of insular cortex // *Nat. Neurosci.*, 2004;

Jakab A, Molnar P, Bogner P, Beres M, Berenyi E. Connectivity-based parcellation reveals interhemispheric differences in the insula // *Brain Topography*, 2011;

Bauernfeind A. et al. A volumetric comparison of the insular cortex and its subregions in primates // *Human Evolution*, 2013;

Lucina Q. Uddin, Jason S. Nomi, Benjamin Hébert-Seropian, Jimmy Ghaziri, Olivier Boucher. Structure and Function of the Human Insula // *J Clin Neurophysiol*, 2017;

Vinod Menon & Lucina Q. Uddin. Saliency, switching, attention and control: a network model of insula function // *Brain Structure and Function*, 2010;

Luke J. Chang, Tal Yarkoni, Mel Win Khaw, Alan G. Sanfey. Decoding the Role of the Insula in Human Cognition: Functional Parcellation and Large-Scale Reverse Inference // *Cerebral Cortex*, 2013;

A. Afif, R. Bouvier, A. Buenerd, J. Trouillas, P. Mertens. Development of the human fetal insular cortex: study of the gyration from 13 to 28 gestational weeks // *Brain Struct Funct.*, 2007;



Jieyan Zheng, Xiao Min Zhang, Wenting Tang et al. An insular cortical circuit required for itch sensation and aversion // *Curr Biol.* 2024;

Owen Leitzel et al. Adolescent stress accelerates postpartum novelty recognition impairment in 5xFAD mice // *Front. Neurosci.*, 2024;

Steven P. Weiniger, Nathan D. Schilaty. Interoceptive posture awareness and accuracy: a novel photographic strategy towards making posture actionable // *Front. Neurosci.*, 2024;

Angela Gutchess, Gregory R. Samanez-Larkin. Social Function and Motivation in the Aging Brain // Washington DC: American Psychological Association, 2019;

Alessia Celeghin et al. Basic Emotions in Human Neuroscience: Neuroimaging and Beyond // *Front. Psychol.*, 2017;

Francesca Anzellotti, Valeria Onofri et al. Autoscopic phenomena: case report and review of literature // *Behavioral and Brain Functions*, 2011;

Haibin Dong et al. Integrative interaction of emotional speech in audio-visual modality // *Front. Neurosci.*, 2022;

Weiyi Sun et al. Brain Neural Underpinnings of Interoception and Decision-Making in Alzheimer's Disease: A Narrative Review // *Frontiers in Neuroscience*, 2022;

Wager Tor. Functional Neuroanatomy of Emotion: A Meta-Analysis of Emotion Activation Studies in PET and fMRI // *NeuroImage*, 2002;

Karnath H.O., Baier B., Nägele T. Awareness of the functioning of one's own limbs mediated by the insular cortex? // *J. Neurosci.*, 2005;

Wyass J. M., Van Groen T. Connections between the retrosplenial cortex and the hippocampal formation in the rat: A review // *Hippocampus*, 1992;

Brent A. Vogt. Cingulate cortex // Elsevier, Handbook of Clinical Neurology, 2019;

Абрамец И. И., Евдокимов Д. В., Зайка Т. О. Изменения нейрофизиологических параметров передней поясной коры крыс при экспериментальном депрессивном синдроме различного генеза // *Российский медико-биологический вестник имени академика И. П. Павлова*, 2016;

Н. С. Медведева, Р. С. Машарипов и др. Динамика активности передней поясной коры при развитии обсессивно-компульсивного расстройства: сочетанное пЭТ-фМРТ исследование // *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, 2019;

Matthew A. J. Apps et al. The role of the midcingulate cortex in monitoring others' decisions // *Front. Neurosci.*, 2013;

Edmund T. Rolls. The cingulate cortex and limbic systems for emotion, action, and memory // *Brain Structure and Function*, 2019;

Meiling Yin, Eun-Ju Lee. Planet earth calling: unveiling the brain's response to awe and driving eco-friendly consumption // *Front. Neurosci.*, 2023;

George Bush, Phan Luu and Michael I. Posner. Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex // *Trends in Cognitive Sciences*, 2004;

Andrew P. Salzwedel, Rebecca L. Stephens, Barbara D. Goldman, Weili Lin, John H. Gilmore, and Wei Gao. Development of Amygdala Functional Connectivity During Infancy and Its Relationship With 4-Year Behavioral Outcomes // *Biological Psychiatry: Cognitive Neuroscience and Neuroimaging*, 2018;  
[https://meduniver.com/Medical/Anatom/anatomia\\_gippokampa.html](https://meduniver.com/Medical/Anatom/anatomia_gippokampa.html) (дата обращения: 21.10.2024);

Murakami G, Tsurugizawa T, Hatanaka Y, Komatsuzaki Y, Tanabe N, Mukai H. et al. Comparison between basal and apical dendritic spines in estrogen-induced rapid spinogenesis of CA1 principal neurons in the adult hippocampus // *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2006;

Rissman R. A., Nocera R., Fuller L. M., Kordower J. H., Armstrong D. M. Age-related alterations in GABA(A) receptor subunits in the nonhuman primate hippocampus // *Brain Research*, 2006;

Fanselow M. S., Dong H. W. Are the dorsal and ventral hippocampus functionally distinct structures? // *Neuron*, 2010;

Jung M. W., Wiener S. I., McNaughton B. L. Comparison of spatial firing characteristics of units in dorsal and ventral hippocampus of the rat // *The Journal of Neuroscience*, 1994;

Кудиева Э. С. Склероз гиппокампа с фармакорезистентной эпилепсией: клиника, диагностика, хирургическое лечение // Диссертация на соискание ученой степени кандидата медицинских наук / Москва, 2021;

Shawn F. Sorrells, Mercedes F. Paredes, Arantxa Cebrian-Silla, Kadellyn Sandoval, Dashi Qi. Human hippocampal neurogenesis drops sharply in children to undetectable levels in adults (англ.) // *Nature*, 2018;

Григорчук О. С. Роль нейронов дорсального гиппокампа в механизмах формирования различных эмоционально-мотивационных состояний у крыс: эффекты пептида дельта-сна // Диссертация, 2013;

Mark H. Johnson and Michelle de Haan. *Developmental Cognitive Neuroscience* // John Wiley & Sons, Ltd, 2015;

Умрюхин А. Е. Нейромедиаторные гиппокампальные механизмы стрессорного поведения и реакций избегания // *Вестник новых медицинских технологий. Электронное издание*, 2013;

Пулатов, М. Д. Морфологические и морфометрические изменения корковых структур гиппокампа в онтогенезе / М. Д. Пулатов, Р. Л. Убайдуллаев, Г. Ж. Улутбекова, Г. Д. Байбекова. Текст: непосредственный // *Молодой ученый.*, 2018;  
[https://meduniver.com/Medical/Neurology/limbicheskaia\\_sistema.html](https://meduniver.com/Medical/Neurology/limbicheskaia_sistema.html) (дата обращения: 21.10.2024);

McDonald B., Highley J.R., Walker M.A. et al. Anomalous asymmetry of fusiform and parahippocampal gyrus gray matter in schizophrenia: A postmortem study // *Am J Psychiatry*, 2000;

Mégevand P, Groppe D. M., Goldfinger M. S. et al. Seeing Scenes: Topographic Visual Hallucinations Evoked by Direct Electrical Stimulation of the Parahippocampal Place Area // *Journal of Neuroscience*, 2014;

Hurley Dan. Katherine P. Rankin, a Neuropsychologist, *Studies Sarcasm* - NYTimes.com // *The New York Times*, 2009;

Moritz de Greck и др. Changes in brain activity of somatoform disorder patients during emotional empathy after multimodal psychodynamic psychotherapy // *Front. Hum. Neurosci.*, 2013;

- [https://meduniver.com/Medical/Neurology/anatomia\\_gipotalamusa.html](https://meduniver.com/Medical/Neurology/anatomia_gipotalamusa.html) (дата обращения: 21.10.2024);
- Boeree C. G. The Emotional Nervous System // General Psychology, 2016;
- Melmed S., Polonsky K. S., Larsen P. R., Kronenberg H. M. Williams Textbook of Endocrinology // 2011;
- Swanson L. W. Cerebral hemisphere regulation of motivated behavior // Brain Research, 2000;
- Theologides A. Anorexia-producing intermediary metabolites // The American Journal of Clinical Nutrition, 1976;
- Canteras N.S. The medial hypothalamic defensive system: Nodological organization and functional implications // Pharmacology Biochemistry and Behavior, 2002;
- Вартанов А. В., Нерозникова Ю. М. Роль гипоталамуса в механизмах эмпатии // Первый Национальный конгресс по когнитивным исследованиям, искусственному интеллекту и нейроинформатике. Девятая международная конференция по когнитивной науке: Сборник научных трудов. В двух частях / 2020;
- Торсунова Ю. П., Афанасьева Н. В. Морфология и функционирование лимбической системы: обзор литературы // Пермский медицинский журнал, 2023;
- Diana C. Peterson, Vamsi Reddy, Debra A. Mayes. Neuroanatomy, Mammillary Bodies // Treasure Island (FL): StatPearls Publishing, 2024;
- <https://www.dovemed.com/health-topics/focused-health-topics/understanding-mammillary-bodies-key-structures-brain> (дата обращения: 22.10.2024);
- Peterson D.C., Reddy V. and Mayes D. A. Neuroanatomy, mammillary bodies. In StatPearls // StatPearls Publishing, 2022;
- Moore K. L., Agur A. M. R., Dalley A. F. Essential Clinical Anatomy // 5th Edition, Wolters Kluwer, 2015;
- Duprez T. P., Serieh B. A., Raftopoulos C. Absence of memory dysfunction after bilateral mammillary body and mammillothalamic tract electrode implantation: preliminary experience in three patients // AJNR. American Journal of Neuroradiology, 2005;
- Беллер Н. Н. Висцеральное поле лимбической коры // Л., 1977;
- Виноградова О. С. Гиппокамп и память // М., 1975;
- Ojemann G. A. Alternation in nonverbal short term memory with stimulation in the region of the mammillothalamic tract in man // Neuropsychologia, 1971;
- [https://бмэ.орг/index.php/МАМИЛЛЯРНЫЕ\\_ТЕЛА](https://бмэ.орг/index.php/МАМИЛЛЯРНЫЕ_ТЕЛА) (дата обращения: 22.10.2024);
- Krimer L. S., Hyde T. M., Herman M. M. et al. The entorhinal cortex: an examination of cyto- and myeloarchitectonic organization in humans // Cereb. Cortex., 1997;
- Canto C. B., Wouterlood F. G., Witter M. P. What does the anatomical organization of the entorhinal cortex tell us? // Neural Plast., 2008;
- Martin John D. Neuroanatomy: Text and Atlas (5th ed.) // New York: McGraw Hill., 2020;
- Zhang S. J., Ye J., Couey J. J., Witter M., Moser E. I., Moser M. B. Functional connectivity of the entorhinal-hippocampal space circuit // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences // 2013;
- Hafting T., Fyhn M., Molden S., Moser M., Moser E. Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex // Nature, 2005;

Albert Tsao, Jørgen Sugar, Li Lu, Cheng Wang, James J. Knierim, May-Britt Moser & Edvard I. Moser. Integrating time from experience in the lateral entorhinal cortex // Nature volume, 2018;

Xiaojun Bao, Eva Gjorgieva, Laura K. Shanahan, James D. Howard, Thorsten Kahnt, Jay A. Gottfried. Grid-like Neural Representations Support Olfactory Navigation of a Two-Dimensional Odor Space // Neuron, 2019;

Jahangir Moini, Pirouz Piran. Limbic, olfactory, and gustatory systems // Functional and Clinical Neuroanatomy, 2020;

Suchy, Yana. Clinical neuropsychology of emotion // The Guilford Press, 2011;

Du F., Whetsell W. O., Abou-Khalil B., Blumenkopf B., Lothman E. W., Schwarcz R. Preferential neuronal loss in layer III of the entorhinal cortex in patients with temporal lobe epilepsy // Epilepsy Res., 1993;

Fyhn M., Molden S., Witter M. P., Moser E. I., Moser M. B. Spatial representation in the entorhinal cortex // Science, 2004;

Lia R. M. Bevilaqua, Janine I. Rossato, Juliana S. Bonini, Jociane C. Myskiw, Julia R. Clarke, Siomara Monteiro, Ramón H. Lima, Jorge H. Medina, Martín Cammarota, Iván Izquierdo. The Role of the Entorhinal Cortex in Extinction: Influences of Aging // Neural plasticity, 2008;

Trillo L., L. M. Gonzalo. Ageing of the human entorhinal cortex and subicular complex // Histol Histopathol, 1992;

Lennart Heimer, Gary W. Van Hoesen. Anatomy of neuropsychiatry: the new anatomy of the basal forebrain and its implications for neuropsychiatric illness. // Amsterdam: Academic Press/Elsevier, 2008;

Sarwar M. The septum pellucidum: normal and abnormal // AJNR. American journal of neuroradiology, 1989;

Kaisorn Chaichana and Alfredo Quiñones-Hinojosa. Comprehensive Overview of Modern Surgical Approaches to Intrinsic Brain Tumors, 2019;

Mott S. H., Bodensteiner J. B., Allan W. C. The cavum septi pellucidi in term and preterm newborn infants // J Child Neurol., 1992;

[https://бмэ.орг/index.php/СЕПТАЛЬНАЯ\\_ОБЛАСТЬ](https://бмэ.орг/index.php/СЕПТАЛЬНАЯ_ОБЛАСТЬ) (дата обращения: 04.11.2024);

Susan Standring. Gray's Anatomy // E-Book, 2008;

Scott J. W., Wellis D. P., Riggott M. J., Buonviso N. Functional organization of the main olfactory bulb // Microsc., 1993;

Ache B. W., Young J. M. Olfaction: Diverse species, conserved principles // Neuron., 2005;

Hamilton K. A., Heinbockel T., Ennis M., Szabó G., Erdélyi F., Hayer A. Properties of external plexiform layer interneurons in mouse olfactory bulb slices // Neuroscience., 2005;

Leon Zurawicki. Neuromarketing: Exploring the Brain of the Consumer // Springer Science & Business Media, 2010;

Shin Nagayama, Ryota Homma, Fumiaki Imamura. Neuronal organization of olfactory bulb circuits // Front. Neural Circuits, 2014;

Candida Tufo и др. Development of the mammalian main olfactory bulb // The Company of Biologists Ltd / Development, 2022;

A. S. Kharlamova, V. M. Barabanov, S. V. Saveliev. Development of the Human Olfactory Bulbs in the Prenatal Ontogenesis: an Immunohistochemical Study with Markers of Presynaptic Terminals (anti-SNAP-25, -Synapsin-I, -Synaptophysin) // Ontogenez, 2015;

Samudralwar D. L., Diprete C. C., Ni B. F., Ehmann W. D., Markesbery W. R. Elemental imbalances in the olfactory pathway in Alzheimer's disease // J. Neurol. Sci., 1995;

De Cannière, Gilles. The olfactory striae: A historical perspective on the inconsistent anatomy of the bulbar projections // Journal of Anatomy, 2024;

Гончар М. С., Ершов А. А. Цитоархитектоника переднего продырявленного вещества головного мозга человека // Forcipe, 2020;

<https://www.elsevier.com/resources/anatomy/nervous-system/central-nervous-system/anterior-perforated-substance/24301> (дата обращения 05.11.2024);

Doty Richard L., Bromley Steven M., Moberg Paul J., Hummel Thomas. Laterality in Human Nasal Chemoreception // Advances in Psychology. Vol. 123. Elsevier., 1997;

Торсунова Ю. П., Афанасьева Н. В. Морфология и функционирование лимбической системы: обзор литературы // Пермский государственный медицинский университет имени академика Е.А. Вагнера, 2023;