

Обзорная статья

УДК 611.813.19

doi:10.18499/2225-7357-2024-13-2-79-92

3.3.1 – анатомия человека

1.5.22 – клеточная биология



Современные данные о структурно-функциональной организации островковой доли больших полушарий головного мозга

Н. Т. Алексеева¹✉, С. В. Ключкова², Д. А. Соколов¹, Д. Б. Никитюк^{3, 4}¹Воронежский государственный медицинский университет им. Н.Н. Бурденко, Воронеж, Россия²Российский университет дружбы народов им. Патриса Лумумбы, Москва, Россия³Федеральный исследовательский центр питания, биотехнологии и безопасности пищи, Москва, Россия⁴Первый Московский государственный медицинский университет им. И.М. Сеченова (Сеченовский Университет), Москва, Россия

Аннотация. В статье представлен анализ данных современной литературы, посвященных структурно-функциональной организации островковой доли больших полушарий головного мозга. У взрослого человека островковая доля расположена в глубине латеральной борозды под лобно-теменной и височной покрышками и разделена центральной бороздой островка на две доли – переднюю и заднюю. Рельеф борозд и извилин островка обладает индивидуальной вариабельностью. Островок получает кровоснабжение из сегмента М2 средней мозговой артерии. Описание цитоархитектоники коры островка по данным разных авторов имеет существенные различия. Считается, что инсулярная кора является переходной областью от палеокортекса к неокортексу. В отечественной литературе описаны два основных цитоархитектонических поля – 13, соответствующее задним отделам островка и 14, занимающее переднюю центральную извилину островка, его короткие извилины, а также ряд подполей. В зарубежной литературе выделяют семь цитоархитектонических зон – Ia1, Ig3, Id2, Id3, Id4, Id5, Id6. Островковая доля получает афферентные проекции от ядер таламуса и ряда отделов коры головного мозга, ответственных за восприятие сенсорных стимулов. Имеются связи с миндалевидным телом и некоторыми структурами лимбической системы, ассоциативной коры. Афферентные проекции коры островка расходятся как к структурам ствола мозга, так и к подкорковым образованиям – латеральному гипоталамусу, миндалине, ядрам моста, ядрам ложа конечной полоски, ядру одиночного пути и ряду других образований, связанных с контролем вегетативных функций. В функциональном плане в островке выделяют четыре отдела: сенсомоторный, социоэмоциональный, когнитивный, хемосенсорный. Сенсомоторный отдел обеспечивает ряд висцеральных реакций, что указывает на его участие в регуляции вегетативных функций организма. Он обеспечивает восприятие соматически чувствительных импульсов с области лица и верхних конечностей. Описана роль островка в термо- и ноцицепции. Известно об участии коры островка в работе слухового анализатора, обработке вкусовых ощущений, вестибулярных сигналов, обоняния. Считается, что передне-вентральный отдел островка играет ключевую роль в формировании эмоций и субъективных ощущений, а также принятии решений, сопряженных с риском. Передне-дорсальный отдел ответственен за интеграцию сенсорных стимулов из внешней среды с внутренними данными о состоянии организма и эмоциональным состоянием с целью координировать работу сетей головного мозга и инициировать переключение между сетью пассивного режима работы мозга и сетью оперативного решения задач.

Ключевые слова: головной мозг; островковая доля; инсулярная кора; цитоархитектоника; висцерорецепция; интегративные центры головного мозга

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Алексеева Н.Т., Ключкова С.В., Соколов Д.А., Никитюк Д.Б. Современные данные о структурно-функциональной организации островковой доли больших полушарий головного мозга // Журнал анатомии и гистопатологии. 2024. Т. 13, №2. С. 79–92. <https://doi.org/10.18499/2225-7357-2024-13-2-79-92>

REVIEW ARTICLES

Review article

Contemporary Data on the Structural and Functional Organization of the Insular Lobe of Cerebral Hemispheres

N. T. Alexeeva¹✉, S. V. Klochkova², D. A. Sokolov¹, D. B. Nikityuk^{3, 4}¹N.N. Burdenko Voronezh State Medical University, Voronezh, Russia²Patrice Lumumba Peoples' Friendship University of Russia, Moscow, Russia³The Federal Research Centre of Biotechnology and Food Safety, Moscow, Russia⁴I.M. Sechenov First Moscow State Medical University (Sechenov University), Moscow, Russia

Abstract. The article presents an analysis of contemporary literature data on the structural and functional organization of the insular lobe of cerebral hemispheres. In adults, the insular lobe is located deep in the lateral sulcus under the frontoparietal and temporal opercula and is divided by the central sulcus of insula into two lobes – anterior and posterior. The relief of the sulci and gyri of the insula has individual variability. The insula receives blood supply from the M2 segment of the middle cerebral artery. The description of the cytoarchitectonics of the insular cortex according to different authors has significant differences. It is believed that the insular cortex is a transitional area from the paleocortex to the neocortex. In the domestic literature, two main cytoarchitectonic fields are described – 13, corresponding to the posterior parts of the insula and 14, occupying the anterior central gyrus of the insula, its short gyri, as well as a number of subregions. In foreign literature, seven cytoarchitectonic zones are distinguished: Ia1, Ig3, Id2, Id3, Id4, Id5, Id6. The insular lobe receives afferent projections from the thalamic nuclei and a number of parts of the cerebral cortex responsible for the perception of sensory stimuli. There are connections with the amygdala and some structures of the limbic system, the associative cortex. Efferent projections of the insular cortex diverge both to the structures of the brainstem and to the subcortical formations: the lateral hypothalamus, amygdala, pontine nuclei, bed nuclei of the stria terminalis, the nucleus of the solitary tract and a number of other formations associated with the control of autonomic functions. In functional terms, four sections are distinguished in the insula: sensorimotor, socioemotional, cognitive, chemosensory. The sensorimotor department ensures a number of visceral reactions, which indicates its participation in the regulation of the autonomic functions of the body. It ensures the perception of somatically sensitive impulses from the face and upper limbs. The role of the insula in thermo- and nociception is described. It is known about the participation of the insular cortex in functioning of the auditory analyzer, processing of taste sensations, vestibular signals, and olfaction. It is believed that the anterior-ventral part of the insula plays a key role in the formation of emotions and subjective sensations, as well as in making decisions associated with risk. The anterior-dorsal department is responsible for the integration of sensory stimuli from the external environment with internal data on the state of the body and the emotional state in order to coordinate the work of brain networks and initiate switching between the network of the passive mode of brain operation and the network of operational problem solving.

Keywords: brain; insular lobe; insular cortex; cytoarchitecture; visceroreception; integrative centers of brain

Conflict of interests: the authors declare no conflict of interests.

For citation: Alexeeva N.T., Klochkova S.V., Sokolov D.A., Nikityuk D.B. Contemporary data on the structural and functional organization of the insular lobe of cerebral hemispheres. Journal of Anatomy and Histopathology. 2024. V. 13, №2. P. 79–92. <https://doi.org/10.18499/2225-7357-2024-13-2-79-92>

Введение

Островковая доля (островок) является пятой долей полушарий головного мозга. Эта структура впервые была описана J.C. Reil в 1809 г. [50]. У взрослого человека островок скрыт в глубине латеральной борозды под лобно-теменной и височной покрывками [3]. Островковая доля является единственной долей мозга, не имеющей выхода на его поверхность. Традиционно островок считается паралимбическим или лимбическим интеграционным центром коры головного мозга [37]. Макроанатомия островка, особенности его цитоархитектоники, связей и функциональное назначение остаются предметом многочисленных исследований в области нейронаук, продолжающихся в настоящее время.

В филогенезе возникновение островковой доли произошло в относительно недавнем прошлом. Строение островковой доли отличается по форме, размерам, характеристикам борозд и извилин, цитоархитектоническим особенностям у различных видов животных [15], причем данные различия начинают проявляться еще на ранней стадии развития. Как и у человека, у животных отмечается разделение островка центральной бороздой на передний и задний сегменты, однако у гоминид отмечается значительное увеличение переднего сегмента [9]. М. Mesulam et al, однако, указывают на отсутствие центральной борозды в островковой доле макака [49]. Н.С. Evvard описывает макроскопическое строение островка макаки как доли с гладкой поверхностью и одной вентральной извилиной [30]. Это ставит под сомнение возможность экстраполя-

ции данных, полученных при исследовании островковой доли животных, на человека.

Эмбриогенез островковой доли

Развитие островковой доли начинается на 6-й неделе эмбриой жизни. Кора островка является первой из корковых структур, развивающихся у зародыша. Процесс начинается в нижнем корковом регионе, который в дальнейшем преобразуется в порог островка, тесно связанный с ростом конечного мозга. Неокортекс конечного мозга развивается непропорционально, что приводит к повороту полушария головного мозга кзади, книзу и кнаружи, спиралеобразному скручиванию, наиболее выступающей частью при этом становится теменная доля. Дно промежутка между частями этой «спиралеобразной структуры» выполнено островком. В будущем из этого промежутка сформируется латеральная борозда [40].

Процессы роста и поворота конечного мозга происходят между 14-й и 16-й неделями гестации, образование же латеральной борозды – на 3–4-м месяцах гестации. В период с 16-й по 22-ю недели происходит формирование борозд островка. В процессе дальнейшего развития коры, продолжающийся поворот и уплотнение нервной ткани приводят к полному погружению островка под лобную, теменную и височную доли, при этом нейронные связи островка, сформировавшиеся еще на этапе нервной трубки, сохраняются. Это объясняет наличие обширных связей островка как с близлежащими, так и с отдаленными центрами мозга [25]. На 13–17-й неделе начинают формироваться борозды, отделяющие островковую долю от прочих отделов головного мозга. К моменту рождения борозды и извилины практически полностью сформированы и соответствуют таковым у взрослого человека [23].

Формирование борозд и извилин островковой доли происходит в разные периоды эмбрионального развития, вследствие чего А. Afif et al. разделили данный процесс на пять этапов: 1-й – связанный с появлением первой борозды (на 13–17-й неделях эмбриогенеза); 2-й – характеризующийся развитием перинсулярных борозд (на 18–19-й неделях эмбриогенеза); 3-й – ознаменованный появлением центральной борозды и формированием покрывки (на 20–22-й неделях внутриутробного развития); 4-й – сопровождающийся погружением заднего отдела островка под покрывку (на 24–26-й неделях эмбрионального развития); 5-й – связанный с формированием латеральной борозды полушарий головного мозга (на 27–28-й неделях внутриутробного периода) [4].

До появления первой борозды поверхность островка полностью гладкая, вследствие чего макроскопически невозможно диффе-

ренцировать кору островка от прочих корковых структур. На 13-й неделе эмбрионального развития на уровне птериона на латеральной поверхности головного мозга появляется неглубокая борозда, которая отграничивает височную долю, лежащую книзу от нее, от лобной, теменной и островковой долей. В дальнейшем, на 15-й неделе, эта борозда отклоняется кзади, что связано с развитием передне-верхних отделов полушарий головного мозга. В дальнейшем, эта борозда становится задне-нижней перинсулярной бороздой. На 16–17-й неделях эмбрионального развития становятся макроскопически различимыми нижний и задне-верхний края островковой доли и латеральной ямки мозга. В период 18–19-й недели эмбрионального развития становится возможным идентифицировать островковую долю макроскопически, что связано с развитием окружающих ее структур, приводящих к образованию перинсулярных борозд. В это же время на поверхности островковой доли появляется небольшая выемка, являющаяся предшественницей центральной борозды островка, и располагающаяся между передним и задним отделами островка. Эта выемка, как и центральная борозда головного мозга, лучше выражена справа. В период с 20-й по 22-ю недели происходит формирование теменной и височной покрывок, вследствие чего перинсулярные борозды и большая часть заднего островка скрываются под покрывкой. Становится макроскопически различим нижний отдел передней перинсулярной борозды, появляются углубления на месте борозд переднего и заднего островка (20-я и 22-я недели, соответственно). На протяжении 24–26-й недель задний островок полностью скрывается под покрывкой. Верхние отделы переднего островка также начинают опускаться вглубь, что связано с развитием лобной покрывки. Извилины островка становятся макроскопически различимы. В течение 27-й недели эмбрионального развития островок целиком скрывается под покрывкой. В левом полушарии погружение происходит медленнее, и передний край переднего островка скрывается под лобной покрывкой только на 28-й неделе. К этому же моменту становятся полностью различимы все борозды и извилины островковой доли, она принимает трапециевидную форму, близкую к той, что наблюдается у взрослого человека [40].

Следует отметить, что развитие островка в левом и правом полушариях происходит с разной скоростью: так, первые борозды островковой доли в правом полушарии становятся различимыми на 1–2 недели раньше по сравнению с аналогичными бороздами в левой гемисфере [4].

Несмотря на раннее развитие связей островка с другими отделами головного мозга у зародыша, окончательная их «зрелость» достигается достаточно поздно. С возрастом

происходит уменьшение абсолютного количества волокон, образующих связи островка. Причиной этого может быть синаптический прунинг или продолжающаяся миелинизация. Следует отметить, что количество связей с лобной и теменной корой с возрастом также уменьшается, в то время как количество связей с височной корой – возрастает [25].

Макроанатомия островковой доли

Вся островковая доля проецируется на латеральную поверхность мозга в области от горизонтальной ветви латеральной борозды до передних отделов надкраевой извилины сзади [37]. После удаления лобно-теменной и височной покрышек, становится возможным провести осмотр островковой доли.

Форму островка можно сравнить с трехгранной пирамидой, вершина которой направлена кнаружи и несколько кпереди и книзу [3]. По данным D. Cunha-Cabral et al., островок имел форму трехгранной пирамиды лишь в 75% наблюдений, в других же случаях доля имела трапециевидную форму [22].

Поверхность островка разделена центральной бороздой островка, на две доли – переднюю (большую) и заднюю (меньшую) [3]. Центральная бороздой островка является наиболее глубокой бороздой островковой доли [2]. Как правило, центральная борозда островка простирается от верхней периинсулярной борозды до порога островка [2]. По своему расположению центральная борозда островка приблизительно соответствует роландовой борозде, составляя ее линейное продолжение [3]. В редких случаях она может брать начало в ином месте. В работе D. Cunha-Cabral упоминается случай начала центральной борозды островка от задней периинсулярной борозды [22]. По данным U. Türe et al., данная борозда оказывается хорошо различимой приблизительно в 90% наблюдений; в 10% наблюдений она выражена слабо, может прерываться, вследствие чего борозда оказывается разделена на отдельные части [66].

Борозды передней доли островка имеют веерообразное направление снизу вверх. Борозда, лежащая кпереди от центральной борозды островка – предцентральная борозда островка, относится к числу постоянных борозд, хотя нередко бывает короткой и поверхностной. Извилины, находящаяся между центральной и предцентральной бороздами островка, обозначается как передняя центральная извилина. Остальные борозды передней доли носят общее название – короткие борозды. Это поверхностные борозды, число которых непостоянно. Извилины, ограничиваемые этими бороздами, также называются короткими [3]. M. Guenot et al. различают переднюю, среднюю и заднюю короткие извилины [37]. Здесь же можно обнаружить добавочную и поперечную извилины, которые

в ряде случаев отсутствуют. По данным А.Е. Быканова с соавт. вдоль нижней периинсулярной борозды располагались дополнительные извилины, не имеющие номенклатурных обозначений [2].

В задней доле островка обычно различают постцентральную борозду, расположенную параллельно центральной борозде островка. Она делит заднюю долю на две извилины – I заднюю центральную и II заднюю центральную [3]. По данным [2], в задней доле выделяют переднюю и заднюю длинные извилины, которые, по-видимому, являются аналогами упомянутых выше образований.

Нижний свободный край передней поверхности островка образован краевой извилиной, соединяющейся с глазничным краем лобной доли. Ретциус обозначает как поперечную извилину островка только передний отдел этой извилины, задний же отдел, который иногда загибается в глубину и представляет переходную извилину к орбитальному отделу мозга, обозначается как задняя обонятельно-глазничная извилина и относится к латеральной обонятельной извилине, т. е. к обонятельному мозгу. Место соединения передней центральной извилины с короткими извилинами образует вершину или так называемый полюс островка. Иногда в области полюса располагается небольшая бороздка, полюсная борозда. Загибающаяся книзу поверхность полюса островка образует четвертую поверхность пирамиды островка, соответствующую приблизительно порогу островка [3].

Порог островка представлен тонкой полусферической обонятельной коры, и образует передне-базальную часть доли, соединяя височный полюс с базальными отделами лобной доли [2]. Несколько медиальнее порога находится переднее продырявленное вещество.

Традиционно принято считать, что от прочих отделов коры головного мозга островковая доля отграничена тремя отделами периинсулярной (круговой) борозды: передним, отделяющим островок от орбитальной поверхности нижней лобной извилины, верхним – отделяющим ее от лобно-теменной поверхности, и задним – являющимся границей с височной покрышкой [3]. A. Afif et al. описывают четыре отдела: передний, верхний, задний, нижний [5]. Нижняя периинсулярная борозда (нижний отдел круговой борозды) имеет изогнутую форму и соединяет заднюю инсулярную точку с порогом островка, отделяя островковую долю от височной покрышки.

На поверхности островковой доли также выделяют вершину – наиболее близкорасположенный к поверхности коры участок, расположенный обычно в области средней короткой извилины [2].

Белое вещество островковой доли представлено, главным образом, короткими

ассоциативными волокнами, соединяющими участки одной борозды или нескольких близлежащих борозд друг с другом. Более глубоко залегают длинные ассоциативные пучки – крючковидный, дугообразный, верхний и нижний продольные [37].

На островковую долю проецируются все отделы бокового желудочка: на переднюю периинсулярную борозду проецируются передние отделы переднего рога, на верхнюю периинсулярную борозду – центральная часть желудочка и частично задние отделы переднего рога, на нижнюю периинсулярную борозду – нижний рог и преддверие желудочка [2].

Кровоснабжение островковой доли

Вследствие своего расположения в глубине головного мозга, под покрывной, и из-за большого количества артериальных и венозных сосудов, расположенных поблизости, крайне сложным является обеспечение доступа к островку во время оперативных вмешательств [19, 24, 29]. Островок кровоснабжается прободающими ветвями сегмента М2 средней мозговой артерии. Эти сосуды отходят от основного ствола артерии в проекции нижней части островка и следуютсонаправленно его бороздам [24], за исключением верхней периинсулярной борозды – она пересекается под прямым углом [2]. Верхний ствол М2 кровоснабжает переднюю, среднюю и заднюю короткие борозды, задний ствол М2 – заднюю длинную извилину [56]. Передняя длинная извилина может кровоснабжаться как изолированно задним стволом, так и передним и задним стволами совместно [54]. Имеются данные о возможности ее кровоснабжения средним стволом М2 [19]. По данным А.Е. Быканова с соавт., в 27% наблюдений в верхней части задней доли обнаруживались перфорирующие артерии большего диаметра [2]. Подобные сосуды также описаны в работах G. Varnavas et al., N. Tangiover et al., U. Türe et al., при этом все авторы указывают на то, что перфоранты большего диаметра встречаются преимущественно в задней доле островка [64, 66, 68]. U. Türe et al также указывают, что около 85–90% артерий, кровоснабжающих островок – короткие, и участвуют в кровоснабжении непосредственно островковой доли и самой наружной капсулы, 10% артерий имеют среднюю длину и достигают наружной капсулы и ограда, 3–5% артерий – длинные, и достигают лучистого венца [66]. Венозный отток происходит главным образом в глубокую среднюю мозговую вену, однако имеются данные о наличии оттока также и в поверхностную среднюю мозговую вену [37].

Цито- и миелоархитектоника коры островковой доли

Характер архитектурного строения коры различных отделов инсулярной области

вызывал глубокие разногласия в литературе [3]. Выявление особенностей цитоархитектоники островка было одним из основных направлений работы морфологов на протяжении длительного времени. Предлагалось больше количество схем разделения островковой доли на зоны, число которых, по данным разных авторов варьировало от 2 [14] до 31 [57].

Изначально К. Бродман считал передний отдел инсулярной области агранулярным, а задний – гранулярным. Дальнейшие работы по изучению инсулярной области не подтвердили данных Бродмана [3]. К. Экономо считал, что постцентральная область островка и предцентральная область островка являются гомотипической, глазничная область островка – гетеротипической и грушевидная область островка – аллогенетической корой. Работами И.Н. Филимонова установлено, переходная инсулярная зона представляет истинную переходную область от палеокортекса к неокортексу. В соответствии с этим ряд полей инсулярной области включен им в состав перипалеокортикальной зоны коры большого мозга [3].

Среди отечественных исследователей подробное описание цитоархитектоники островка дал И.А. Станкевич. Он полагал, что из двух неокортикальных областей поле 13 близко по структуре к нижней теменной и отчасти к височной области, а поле 14 сходно по строению с корой лобной области [3]. Своеобразное строение перипалеокортикальной зоны дает возможность разделить ее на ряд отдельных полей.

Поле 13 и поле 14 отличаются относительной шириной коры (до 3 мм у взрослого человека), сравнительно высокой плотностью расположения клеток, хорошо выраженной радиарностью слоя III. В поле 13 слой IV четко контурируется на общем фоне коры, принимает участие в радиарной исчерченности, чем напоминает формации нижней теменной, а еще более – височной области. В поле 14 горизонтальная исчерченность выражена значительно слабее, слой IV узок, не имеет четких границ, но все же образует непрерывный слой. Ширина нижнего этажа коры в поле 14 преобладает над шириной верхнего этажа. В V слое клетки имеют более крупные размеры и располагаются более плотно в верхнем отделе (V1), чем в нижнем (V2). Клетки слоев VI–VII заходят вглубь белого вещества, достигая оград, однако их морфология существенно отличается от ее типичных вытянутых клеток, лежащих в поперечном направлении [3].

В перипалеокортикальной зоне поле ii° характеризуется слабо выраженной стратификацией, наличием рыхло расположенных крупных клеточных элементов, значительной шириной слоя I. Более сложно по структуре поле ii. В нем отсутствует слой IV, слабо

развит слой II, по ширине поперечника коры это поле не уступает ширине неокортикальных полей. Поле ia отграничивает препириформную кору от неокортекса (поле 47), отличается большей плотностью расположения клеток в нижнем этаже и тесно связано с клетками ограда [3].

Постцентральная область островка, поле 13, характеризуется сравнительно высокой плотностью расположения нейронов коры, отчетливой стратификацией, выраженными слоями IV и II, хорошо выраженной радиарностью, заходящей и в слой IV. Слой V разделен на два крупноклеточных подслоя – с меньшим (V1) и большим (V2) содержанием клеток [3].

И.А. Станкевич описывает в поле 13 подполе 13i, территориально близкое к коре височной области и сходное с ней по строению. В подполе 13i отмечается расщепленность слоя IV на отдельные колонки, разреженность в слоях III и V, большая ширина верхнего этажа коры по сравнению с нижним. Участок поля 13 на границе с полем 40, подполе 13/40, имеет глубинный характер, в основном строение его сходно с полем 40 нижней теменной области по равномерности клеточных элементов в поперечнике коры и значительной ширине слоев IV и II [3].

Предцентральная область островка, поле 14. Перпендикулярное расположение клеточных колонок без правильной радиарной исчерченности, слабая выраженность горизонтальной исчерченности, преобладание ширины нижнего этажа над верхним, отчетливое выявление подслоя V1 с его крупными клетками, слабая выраженность слоев IV и II являются основными признаками поля 14. Поле 14, как и поле 13, существенно отличается по структуре в переднем, среднем и заднем отделах, что дает возможность выделить ряд подполей (14a, 14m, 14p) [3].

Перипалеокортикальная зона включает целый ряд полей и осуществляет последовательный и в то же время прерывистый переход от палеокортекса (препириформной области) к неокортексу. Поле ii, граничащее с неокортексом, не отличается по ширине от неокортикальных полей, многоклеточно, агранулярно, в нем отсутствует слой IV и весьма слабо выражен слой II. Поле ii° характеризуют слабо выраженная стратификация, наличие рыхло расположенных крупных элементов, в основном треугольной формы, размер которых увеличивается по направлению книзу, а также весьма значительная ширина слоя I, превышающая в 2 раза ширину laminae zonalis неокортикальных полей. Поле ia, отграничивающее препириформную область от поля 47 лобной области, отличается своим близким расположением относительно клеток ограда, компактностью нижнего этажа коры, весьма значительной шириной слоя I, все же более узкого, чем lamina zonalis поля ii° и осо-

бенно чем lamina zonalis соседней препириформной коры [3].

Поле 13 выстилает задние извилины, слегка заходит кпереди за центральную борозду и занимает небольшой участок верхнего отдела передней центральной извилины островка. В нижнем отделе граница с полем 14 проходит по центральной борозде островка. Подполе 13i располагается в задне-нижних отделах задних центральных извилин и граничит с полями височной коры. Подполе 13/40 занимает область дна верхней циркулярной борозды [3].

Поле 14 занимает переднюю центральную извилину островка, его короткие извилины и сменяется ближе к базальному отделу перипалеокортикальным полем ii [3].

Перипалеокортикальная зона занимает инсулярный полюс, поперечную извилину островка, граничит с палеокортексом и с корой собственно инсулярной области. Поле ii° покрывает узкую полосу у самого передне-нижнего отдела задних извилин островка, глубину латеральной борозды и, спускаясь на базальную поверхность, выстилает небольшой участок, граничащий с препириформной корой [3].

Величина поверхности всей инсулярной области (ее неокортикального отдела) составляет в среднем 1,8% всей поверхности коры большого мозга, поля 13 – 26,6%, поля 14 – 73,4% всей инсулярной области; величина поверхности перипалеокортикальной зоны – 0,3% всей поверхности коры большого мозга [3].

Наиболее популярным подходом в зарубежной литературе на протяжении долгого времени оставалась схема деления островка, предложенная М. Mesulam et al. в 1985 г. [49]. Она предполагала деление на гранулярный, дисгранулярный и агранулярный пояса, расположенные радиально вокруг аллокортикального участка островка. Ими же была выдвинута концепция гранулярного сдвига, согласно которой цитоархитектоника в этих зонах меняется постепенно и в определенном направлении: например, плотность клеток IV слоя уменьшается в направлении от верхне-задних участков к нижним [49]. Эти данные были в дальнейшем подтверждены и при исследовании островковой доли человека [10]. J. Quabs et al. было установлено наличие еще двух микроструктурных градиентов – уменьшение плотности клеток в супрагранулярных слоях коры головного мозга и увеличение плотности в инфрагранулярных слоях в направлении от верхне-заднего к нижнему отделу островка, а также уменьшение плотности клеток в инфрагранулярных слоях в направлении от заднего к передне-дорсальному отделу [55].

В ближайшие два десятилетия были описаны новые цитоархитектонические зоны островковой коры как у людей [50], так и у

обезьян [30, 31, 34], однако строение этих зон подчиняется концепции гранулярного сдвига. В дополнение к этому ряд работ [48, 58] указывают на различия в строении передней и задней долей островка, их связей с другими участками головного мозга.

В соответствии с этим было выдвинуто предположение о том, что передняя и задняя доли, как и различающиеся по цитоархитектоническому строению зоны островка связаны с выполнением различных функций [71]. J. Qubas et al. указывают, что в различных исследованиях, посвященных изучению функций островковой доли и ее связям с прочими отделами головного мозга, островок разделяются как на три (передне-вентральный, передне-дорсальный и задний), так и на четыре (вентральный, передне-дорсальный, срединный, срединно-задний) отдела [55]. Передняя часть островка вовлечена в ряд высших когнитивных и эмоциональных процессов, таких, как внимание, социо-эмоциональные функции. Задняя же доля ассоциируется с ответом на соматосенсорные стимулы (боль, термическое воздействие, чувство прикосновения) и с интерорецепцией [55]. Следует отметить, что концепция М. Mesulam et al. не отражает связи между функцией и особенностями цитоархитектоники коры островка [47].

В 2010 г. F. Kurth et al. описали три цитоархитектонические зоны в заднем островке – Id1, Ig1, Ig2 (название зон сформировано исходя из ранее упомянутого деления островковой коры на три зоны – гранулярную “g”, дисгранулярную “d”, агранулярную “a”; “I” обозначает принадлежность зоны к островковой коре; порядковый номер обозначает нумерацию зон в дорсо-фронтальном направлении). Зона Ig1 характеризуется большей толщиной супрагранулярных слоев в сравнении с инфрагранулярными, широким II слоем коры и нечеткой границей между II и III слоями, а также малой плотностью клеток в V и VI слоях, выраженной границей между серым и белым веществом. В зоне Ig2 отмечается наличие большого количества плотно расположенных клеток во II слое, преимущественным расположением пирамидальных клеток в нижней трети III зоны, большей плотностью расположения клеток в V и VI слоях по сравнению с супрагранулярными слоями, размытой границей между серым и белым веществом. Слой Id1 отличает общая малая плотность клеток с преимущественным нахождением их в инфрагранулярных слоях, а также нечеткость границ между II и III слоями, аналогично зоне Ig1 [43].

J. Quabs et al. были описаны семь зон островка, отличающихся друг от друга степенью выраженности гранулярного слоя. Одна из зон (Ig3) являлась гранулярной (IV слой коры присутствовал во всех частях зоны), пять (Id2, Id3, Id4, Id5, Id6) – дисгранулярными (IV слой коры не формировал единого слоя на

всем протяжении зон); зона Ia1 была описана как агранулярная, то есть не имеющая IV слоя клеток коры. Различие между дисгранулярными зонами устанавливалось на основании цитоархитектонических характеристик прочих слоев: так, зона Id2 обозначается как зона с широким II слоем, с постепенно увеличивающимся в направлении от II к IV слою размером пирамидных клеток III слоя и гомогенно распределенными V и VI слоями. Сходные характеристики имеет зона Id4; ее отличительными чертами являются меньшая ширина II слоя и более широкий VI слой с нечетко выраженным переходом в белое вещество (в сравнении с зоной Id2), крупные пирамидные клетки в V слое. Зона Id3 характеризуется широким III слоем с однородным распределением пирамидных клеток, выраженным и плотным V слоем, тонким VI слоем, четко отграниченным от белого вещества. Зона Id5 имеет плотный II слой клеток, относительно тонкие V и VI слои в совокупности с широким II слоем; во всех слоях отмечается малая плотность клеток, их равномерное распределение. В зоне Id6 широкий III слой с однородным распределением клеток, тонкий VI слой, четко отделенный от белого вещества, крупные, плотно расположенные пирамидные клетки в Va слое, что, в совокупности с меньшими и более редкими клетками Vb слоя приводит к формированию микроскопически наблюдаемой лентовидной структуры [55].

Вышеописанные зоны расположены следующим образом: Ia1 – в нижней части передней длинной извилины; Id1 – в задней части нижней перинсулярной борозды; Id2 – в средней части передней длинной извилины; Id3 – в средней части задней длинной извилины; Ig1 – в дорсальном отделе задней длинной извилины; Ig2 – в дорсальной части постцентральной борозды островка, частично – в задней центральной извилине; Ig3 – в верхней части передней длинной извилины; Id4 – в верхней части задней длинной извилины; Id5 – в центральной борозде островка; Id6 – в средней короткой извилине, также частично в передней и задней коротких извилинах, Id7 – на латеро-дорсальной поверхности передней короткой борозды. Наибольший объем занимает зона Id6 – $1268,9 \pm 255,6$ мм³, наименьший – зона Ia1 ($150,6 \pm 52,6$ мм³) [55]. Статистически значимых различий в объеме в зависимости от пола или полушария обнаружено не было. Эти данные косвенно подтверждает A. Morel, указывая, что наибольшую площадь поверхности островка занимает дисгранулярная кора [50].

Y. Grodzinsky et al. была описана зона Id7. Основными морфологическими особенностями, отличающими ее от соседних зон, являются меньшая плотность клеток в нижней отделах III и VI слоев в сравнении с зоной Op7 (покрышечной зоной 7) и большая плотность расположения нейронов в III и V слоях

по сравнению с зоной АОІ (орбито-инсулярной зоной) [36].

J. Quabs et al. был предложен вариант объединения вышеобозначенных зон в три кластера: 1-й – гранулярно-дисгранулярный верхне-задний кластер (ГДВЗК), расположенный в верхне-заднем отделе островка; 2-й – дисгранулярно-агранулярный нижне-задний кластер (ДАНЗК), расположенный в средне-заднем и нижнем отделах островка; 3-й – дисгранулярный, передне-дорсальный кластер (ДПДК), расположенный в передней, средней и задней коротких извилинах. Центральная борозда островка была установлена границей, разделяющей передние и задние кластеры. Поскольку расположенная в борозде зона Id5 преимущественно локализуется в дне борозды, было принято решение отнести ее к зонам заднего островка. ГДВЗК состоит из зон Ig1, Ig2, Ig3, Id2, при этом внутри кластера выделены два подкластера: первый, образованный Ig1 и Ig2, характеризующийся более широкими II и III слоями коры, а также более выраженным IV слоем, и второй, состоящий из Id2 и Ig3. Данный подкластер характеризуется сходством в строении инфрагранулярных слоев. В состав ДАНЗК входят зоны Ia1, Id1, Id3, Id5. Данные зоны характеризуются низкой плотностью распределения клеток в супрагранулярных слоях и высокой плотностью – в инфрагранулярных (по сравнению с прочими кластерами). Зоны Ia1 и Id5 сходны по своей структуре, но агранулярная зона, помимо отсутствия IV слоя клеток, отличается особой структурой по типу «двойной ленты». Зоны Id1 и Id3 располагаются в периинсулярных бороздах островка, характеризуются относительно гомогенным распределением клеток во всех слоях. ДПДК образован зонами Id4, Id6, Id7. От ГДВЗК его отличает менее компактные V и VI слои клеток; основным отличием от ДАНЗК является меньшая плотность распределения клеток в инфрагранулярных слоях и большая плотность – в супрагранулярных [55].

Особого внимания заслуживают веретенообразные нейроны. Этот тип нейронов представлен исключительно во фронтоинсулярной, передней поясной и дорсолатеральной префронтальной коре головного мозга [32], то есть расположен, главным образом, в агранулярной коре и в меньших количествах – в дисгранулярной коре [50]. Наличие подобных клеток отмечено исключительно у гоминид [32]. Веретенообразные нейроны гораздо крупнее близлежащих пирамидальных нейронов, и имеют симметричные длинные узкие дендриты на апикальной и базальной частях клетки [59]. Исходя из размера нейронов, предполагается, что они обеспечивают быструю связь островка с другими участками мозга. Веретенообразные нейроны главным образом экспрессируют факторы транскрипции, связанные с интероцептивными функ-

циями и подкорковыми образованиями (полосатым телом, верхним двухолмием, вентральной частью моста), при этом наблюдается и коэкспрессия других факторов транскрипции, что может указывать на наличие дополнительных связей с другими структурами головного мозга [63].

Первые исследования миелоархитектоники островковой доли выполнялись С. Vogt в 1911 г. [68]. Он разделил кору островка на две области: вентральную аллокортикальную и дорсальную изокортикальную. Внутри последней было выделено шесть зон, расположенных в росто-каудальном направлении и обозначенные как i1–i6 [68]. Интересной особенностью наблюдения стало то, что границы между зонами практически полностью совпадали с бороздами, разделяющими извилины островка.

В дальнейшем, работу по изучению миелоархитектоники проводил Н. Brockhaus [13]. В его исследовании важной особенностью строения островка было названо наличие тонкой полоски серого вещества между островковой корой и скорлупой – оградой головного мозга. Вследствие этой особенности, кора, расположенная над оградой была обозначена как клаустрокортекс. В данной работе Н. Brockhaus также выделил три области, расположенные в местах соприкосновения областей, ранее описанных С. Vogt. Эти области были обозначены как allocortex claustralis (Acl), mesocortex claustralis (Mcl), isocortex claustralis (Icl). Н. Brockhaus также разделил зоны i4–i6 на более мелкие (i4a, i4b, i5a–i5d, i6a, i6b, i6li) [13]. Последующие исследования показали, что зоны, описанные Н. Brockhaus, более корректно считать суб-зонами [42, 53].

Сравнительно недавнее описание миелоархитектоники островковой доли было проведено А. Morel et al. в 2013 г. Исследователи отмечали постепенный переход от плотно расположенных интракортикальных миелинизированных волокон в дорсальных и задних отделах островка к более редко расположенным, особенно в поверхностных слоях, волокнам передне-вентральных отделов. В зонах Id2 и Id3 отмечалось наличие четко выраженной наружной полоски Байярже, в отличие от зоны Id1 и агранулярных зон, которые также характеризовались малым количеством миелинизированных волокон и преимущественным их расположением в глубоких слоях [50].

Вследствие большого количества имеющихся схем деления островка на зоны, и, как следствие, затруднений с установлением соответствий между различными схемами, К. Amunts et al. были разработаны количественные критерии, позволяющие однозначно установить, являются ли два отдела островка различными по строению [6]. Использование этих критериев также позволяет избежать субъективности при описании строения коры,

не допустить возможных ошибок, связанных с индивидуальными особенностями строения.

Нейронные связи коры островковой доли

Островковая доля получает афферентные волокна от ядер таламуса (VPS, VPI, VMPO, VPMpc) и ряда отделов коры головного мозга, ответственных за восприятие сенсорных стимулов. Имеются реципрокные связи с миндалевидным телом и некоторыми структурами лимбической системы, ассоциативной коры [52]. Следует отметить, что ядра VPS и VPI таламуса получают афферентные волокна от вестибулярных ядер и отдают эфферентные волокна к ряду корковых полей, включая верхнее-заднюю часть островка и прилегающую к нему покрывку, образующих парието-инсулярную вестибулярную кору [7]. В.Г. Александров с соавт. указывают, что наличие связей с медиальным дорсальным ядром таламуса дает основания для включения агранулярных полей коры островка в состав префронтальной коры [1]. Дисгранулярные поля островка образуют реципрокные связи с мелкоклеточными частями вентропостеромедиального и вентропостеролатерального ядер таламуса. Основные проекции в эти ядра начинаются от парабрахияльных ядер моста, которые служат коллектором висцеральной и вкусовой чувствительности [1]. Имеются данные о висцеротопической организации коры островка [1].

Эфферентные проекции коры островка расходятся как к структурам ствола мозга, так и к подкорковым образованиям – латеральному гипоталамусу, миндалине, ядрам моста, ядрам ложа конечной полоски, ядру одиночного пути и ряду других образований, связанных с контролем вегетативных функций [8].

На сегодняшний день, большинство имеющихся данных, касающихся связи островковой доли с прочими структурами нервной системы, получено при изучении строения островка у макака [15, 31]. Стимуляция коры островка приводила к сокращению мускулатуры лица, туловища и хвоста макака, а также к изменению частоты сердечных сокращений, дыхательных движений, артериального давления, объема выделяемой слюны. При абляции участков коры островка наблюдалась структурная дегенерация белого вещества наружной и самой наружной капсул, лучистого венца, мозолистого тела, передней спайки, верхнего и нижнего продольных пучков, что указывает на связь островка с лобной, теменной, височной долями, поясной извилиной, обонятельной корой, а также подкорковыми образованиями – гиппокампом и миндалевидным телом [30]. М. Mesulam et al. показали, что передние отделы островка главным образом связаны с лобными долями, в то время как задние отделы – с теменными долями

и поясными извилинами [49]. Также было установлено, что только передние отделы островка имеют связь с обонятельной корой.

Сходные данные были получены при прижизненном изучении островковой доли у людей: передние отделы островка связаны с передними отделами поясных извилин, лобными, орбитофронтальными и передними височными зонами, задние отделы – с задними височными, теменными и сенсомоторными зонами [27, 51, 69]. Ряд исследований также указывает на наличие «переходной зоны», расположенной в среднем отделе островка и связанной с теми же участками головного мозга [10].

Исследования функциональных связей указывают на наличие в островке как минимум трех областей – дорсальной передней (dAI), связанной с лобными долями, передними отделами поясной извилины, теменными долями и участвующей в контроле когнитивных функций; вентральной передней (vAI), связанной с лимбическими структурами и вовлеченной в аффективные процессы и задней (PI), связанной с участками головного мозга, ответственными за сенсомоторные процессы [18]. А. Afif et al. указывают, что связи dAI наиболее вариабельны, что свидетельствует о разнообразии выполняемых островком функций [5]. По данным L.Q. Uddin et al., несмотря на то, что все три части островка имеют собственные уникальные паттерны, соответствующие описанию островка как когнитивно-аффективно-интероцептивного участка головного мозга, существуют и условия, приводящие к активацию всех трех частей, указывая на наличие т.н. «функционального перекреста» [67].

Функциональные особенности островковой доли

Изучение функции островковой доли крайне сложно, что связано с особенностями ее анатомической локализации и редкой встречаемостью изолированных поражений [2, 37]. Одни из первых работ, посвященных изучению роли островка, опирались на данные, полученные при изучении его у лиц, которым было выполнено удаление височной доли с целью лечения эпилепсии, резистентной к лекарственной терапии. Удаление височной доли открывало доступ к нижним отделам островка, стимуляция которых вызывала разнообразные висцеросенсорные и висцеромоторные ответы. Возникали также и соматосенсорные реакции, главным образом в области лица, языка, верхних конечностей [67].

Проведенный F. Kurth et al. мета-анализ позволил выделить четыре функционально различных отдела в островковой доле: сенсомоторный, социоэмоциональный, когнитивный, хемосенсорный [43].

Сенсомоторный отдел преимущественно расположен в задней области островка [47]. При его электростимуляции возникает большое количество висцеральных реакций, вследствие чего островок нередко обозначается как «висцеральный мозг» [67]. На сегодняшний день эти данные подтверждаются работами, которые показали, что островок получает афферентные импульсы, ответственные за интерорецепцию [65]. Висцеросенсорные импульсы, возникающие при стимуляции островковой доли, носят разнообразный характер: от слабо выраженного чувства нехватки воздуха до болезненных парестезий и моторных реакций, в том числе выраженных борборигм и рвоты [67]. A.D. Craig et al. указывают, что большая вовлеченность островка в восприятие висцеральных ощущений может указывать также на его участие в регуляции вегетативных функций организма [20]. Они выдвинули предположение, согласно которому основные interoцептивные сигналы изначально поступают и обрабатываются в задних отделах островка, после чего передаются в средние и передние отделы, в которых более развита висцеротопическая организация [20]. Исследование Н.О. Karnath et al. подтверждают эту гипотезу, указывая на изменение частоты сердечных сокращений и артериального давления в ответ на электростимуляцию островка [41].

Соматосенсорные реакции, возникающие при стимуляции островка, проявляются парестезиями, ощущениями тепла, холода, дрожи, электрического тока, сжатия [67]. Возникающие ощущения могут носить и болезненный характер (чувство укола, жжения). Главным образом подобные реакции возникали в контралатеральных участках лица и конечностях, хотя отмечались также и ипсилатеральные, и билатеральные реакции [8].

Особое внимание уделяется роли островка в термо- и ноцицепции. Так, A.D. Craig et al. установили, что интенсивность охлаждения правой конечности напрямую коррелировала с активностью дорсального края контралатерального средне-заднего отдела островковой доли, что может указывать на наличие в этом участке островка термосенсорного центра [20]. Эти данные подтверждаются L. Garcia-Larrea et al., указывающими на возникновение изолированного дефицита терморецепции при повреждении заднего отдела островка [35].

Островок также играет значительную роль в рецепции болевых ощущений. По данным исследований О. Boucher et al., при проведении фМРТ отмечалась неизменная активация островка в ответ на болевой стимул, вне зависимости от характера боли или места ее возникновения [12]. Инсульты или оперативные вмешательства, затрагивающие кору заднего островка и внутренние части теменной покрышки приводят к возникновению син-

дрома центральной боли с диссоциированной контралатеральной потерей термоальгезивной чувствительности, что может указывать на тесную связь между терморецепторной и ноцицептивной функциями островка [12].

Имеются сведения о вовлеченности островка в работу слухового анализатора. J.R. Augustine указывает на наличие связей островка с проекционным и ассоциативным центрами слуха [7]. При электростимуляции задне-нижних отделов островка отмечались слуховые галлюцинации [21]. Активация островковой доли также отмечается при проведении фМРТ в ответ на звуковые стимулы [67]. Соответственно, при изолированном поражении островка отмечается поражение слуха центрального характера [61]. Имеются данные о возникновении гиперacusии у пациентов, перенесших изолированный инсульт в области островка с последующей хирургической резекцией поврежденной зоны, унилатерального нарушения восприятия речи, невербальной аудиторной агнозии [26].

Предполагается, что островок участвует в обработке вкусовых ощущений. Определение точной локализации участка коры, ответственного за эти функции, затруднительно, поскольку поблизости от него также располагается центр, ответственный за обработку соматосенсорной информации, поступающей от органов полости рта [67]. Указывается, что электростимуляция коротких борозд островка или коры его среднего отдела может вызывать вкусовые галлюцинации, такие как ощущение металлического или горького вкуса [21, 67].

Островок также предположительно участвует в процессе обоняния, однако однозначная его функция пока не ясна. По данным фМРТ, отмечается устойчивая активация островковой доли в ответ на обонятельные стимулы, наряду с орбитофронтальной корой, крючком гиппокампа, миндалевидным телом и вентральным отделом скорлупы. Имеются данные, согласно которым у пациентов с повреждением островка отмечается повышение чувствительности к запахам, в особенности, к субъективно неприятным. Это указывает на возможную роль островка в регулировании интенсивности стимулов, поступающих от обонятельных рецепторов [67].

Ряд исследований указывает на вовлечение островка в обработку вестибулярных сигналов. В. Baier et al. продемонстрировали, что стимуляция задних отделов островка приводила к вестибулярным реакциям [8]. Имеется описание повреждения переднего отдела островковой коры, сопровождавшегося вестибулярной симптоматикой (головокружением, неустойчивостью) [45]. Исходя из имеющихся данных, маловероятно, что островок играет значительную роль в обеспечении вестибулярных функций.

Так как островок является корковым центром обработки информации, поступаю-

щей от внутренних органов и interoцепции, предполагается, что, в соответствии с теорией эмоций Джеймса–Ланге, передне-вентральный отдел островка играет ключевую роль в формировании эмоций и субъективных ощущений [39, 45]. При проведении фМРТ, под воздействием стимулов, влекущих за собой эмоциональный отклик, отмечается устойчивая активность островковой коры [67]. Описаны случаи нарушения восприятия эмоций [17], снижения интенсивности эмоционального ответа [11], апатии [44], тревожности [60] при повреждении коры островка. Данными фМРТ подтверждается участие островковой доли в процессе эмпатии, при этом Y. Fan et al. указывают, что островковая доля в правом полушарии определяет, главным образом, аффективный вид эмпатии, в то время как в левом полушарии – как аффективный, так и когнитивный виды [33]. При поражении островка отмечаются нарушения, связанные с распознаванием позитивных и негативных эмоций, выражений лиц, демонстрирующих радость, страх, удивление, отвращение [67].

Исходя из гипотезы соматических маркеров, согласно которой на процесс принятия решений оказывают влияние эмоциональные процессы, и учитывая важную роль островковой доли в формировании эмоций, а также ее связь с орбитофронтальной корой, являющейся ключевым центром принятия решений К.М. Harle et al. делают вывод об участии островка в принятии решений, сопряженных с риском [38]. Эта теория подтверждается данными фМРТ, указывающими на выраженную активизацию островковой коры в ходе совершения выбора с неочевидными последствиями (в ходе азартных игр). В эксперименте, проведенном S. Markett et al., показано, что передние отделы островковой доли опосредуют взаимосвязь между эмоциями и формируемым ими настроением и возникающими когнитивными искажениями [46].

Согласно имеющимся данным, передне-дорсальный отдел островковой доли ответствен за интеграцию сенсорных стимулов из внешней среды с внутренними данными о состоянии организма и эмоциональным состоянием с целью координировать работу сетей головного мозга и инициировать переключение между сетью пассивного режима работы мозга и сетью оперативного решения задач. Согласно исследованиям D. Sridharan et al., W. Cai et al., передний дорсальный отдел островка, передняя дорсальная часть поясной извилины, миндалевидное тело и прочие подкорковые структуры образуют так называемую «сеть определения значимости», задачей которой является определение наиболее гомеостатически значимых внутренних и внешних стимулов [16, 62, 67].

Наряду с центром Брока, островок также задействован в регуляции речеобразования [70]. В работе N.F. Dronkers сообщается,

что у всех наблюдаемых пациентов, страдающих речевой апраксией, имеется поражение левой предцентральной извилины островка [28]. Следует отметить, что несмотря на повреждение данной извилины в ходе инсульта, пациенты демонстрировали полное восстановление нормальной функции в течение нескольких недель, что ставит под сомнение важность островка в речеобразовании [26, 67]. Также, маловероятна связь возникающих нарушений исключительно с повреждением левой предцентральной извилины островка, так как имеются работы, указывающие на развитие дизартрии при поражении аналогичной извилины справа [70]. Однако, следует отметить, что согласно B. Baier et al., у пациентов с левосторонним повреждением островка в остром периоде инсульта формировалась афазия, в то время как при правостороннем – дизартрия [8]. В ходе изучения состояния пациентов, перенесших одностороннюю инсультэктомию, было отмечено, что единственным показателем, демонстрирующим статистически значимое продолжительное (более 6 месяцев) ухудшение, было слововыраженное замедление скорости речи.

Заключение

Сложная, хорошо развитая архитектура инсулярной коры, наличие обширных связей с корковыми, субкортикальными и стволовыми образованиями, разнообразие функций, позволяют считать островковую долю одним из важных интегративных центров головного мозга, вовлеченных в регуляцию ряда соматических и вегетативных функций организма, а также принимающих участие в организации функциональных систем, реализующих механизмы высшей нервной деятельности.

Список источников / References

1. Александров В.Г., Кокурина Т.Н., Рыбакова Г.И., Туманова Т.С. Автономные функции префронтальной коры. Физиология человека. 2021;47 (5): 110–117. Aleksandrov V.G., Kokurina T.N., Rybakova G.I., Tumanova T.S. Autonomic functions of the prefrontal cortex. Human Physiology. 2021;47 (5): 571–578 (In Russ.).
2. Быканов А.Е., Пицхелаури Д.И., Добровольский Г.Ф., Шкарубо М.А. Хирургическая анатомия островковой области. Вопросы нейрохирургии им. Н.Н. Бурденко. 2015; 79(4): 48–60. Bykanov A.E., Pitskhelauri D.I., Dobrovolskiy G.F., Shkarubo M.A. Surgical anatomy of the insular cortex. Zhurnal voprosy neirokhirurgii imeni N. N. Burdenko. 2015; 79(4): 48–60 (In Russ.).
3. Станкевич И.А. Инсулярная область. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека ; ред.: С.А. Саркисов, И.Н. Филимонов, Н.С. Преображенская. М.: Медгиз, 1949: 381–389. Stankevich I.A. Insulyarnaya oblast'. Tsi-toarkhitektonika kory bol'shogo mozga cheloveka ;

- eds.: S.A. Sarkisov, I.N. Filimonov, N.S. Preobrazhenskaya. M.: Medgiz, 1949: 381–389 (In Russ.).
4. Afif A, Bouvier R, Buenerd A, Trouillas J, Mertens P. Development of the human fetal insular cortex: study of the gyration from 13 to 28 gestational weeks. *Brain Struct Funct*. 2007;212(3-4):335-346. doi:10.1007/s00429-007-0161-1
5. Afif A, Mertens P. Description of sulcal organization of the insular cortex. Surgical and radiologic anatomy. 2010;32:491-498. doi:10.1007/s00276-009-0598-4
6. Amunts K, Zilles K. Architectonic Mapping of the Human Brain beyond Brodmann. *Neuron*. 2015;88(6):1086-1107. doi:10.1016/j.neuron.2015.12.001
7. Augustine JR. Circuitry and functional aspects of the insular lobe in primates including humans. *Brain Res Brain Res Rev*. 1996;22(3):229-244. doi:10.1016/S0165-0173(96)00011-2
8. Baier B, zu Eulenburg P, Geber C, et al. Insula and sensory insular cortex and somatosensory control in patients with insular stroke. *Eur J Pain*. 2014;18:1385–1393.
9. Bauernfeind AL, de Sousa AA, Avasthi T, et al. A volumetric comparison of the insular cortex and its subregions in primates. *J Hum Evol*. 2013;64(4):263-279. doi:10.1016/j.jhevol.2012.12.003
10. Bonthius DJ, Solodkin A, Van Hoesen GW. Pathology of the insular cortex in Alzheimer disease depends on cortical architecture. *J Neuropathol Exp Neurol*. 2005;64(10):910-922. doi:10.1097/01.jnen.0000182983.87106.d1
11. Borg C, Bedoin N, Peyron R, Bogey S, Laurent B, Thomas-Antérion C. Impaired emotional processing in a patient with a left posterior insula-SII lesion. *Neurocase*. 2013;19:592–603.
12. Boucher O, Turgeon C, Champoux S, et al. Hyperacusis following unilateral damage to the insular cortex: a three-case report. *Brain Res*. 2015;1606:102–112.
13. Brockhaus H. Die Cyto-und Myeloarchitektonik des Cortex claustralis und des Claustrum beim Menschen // *J Psychol Neurol*. – 1940. – Т. 49. – №. 4-6. – С. 249-348.
14. Brodmann, K., 1909. Vergleichende Lokalisationstheorie der Großhirnrinde. Leipz. Barth 343
15. Butti C, Hof PR. The insular cortex: a comparative perspective. *Brain Struct Funct*. 2010;214(5-6):477-493. doi:10.1007/s00429-010-0264-y
16. Cai W, Chen T, Ryali S, Kochalka J, Li CS, Menon V. Causal Interactions Within a Frontal-Cingulate-Parietal Network During Cognitive Control: Convergent Evidence from a Multisite-Multitask Investigation. *Cereb Cortex*. 2016;26(5):2140–2153.
17. Calder AJ, Keane J, Manes F, Antoun N, Young AW. Impaired recognition and experience of disgust following brain injury. *Nat Neurosci*. 2000;3:1077–1078.
18. Cauda F, D'Agata F, Sacco K, Duca S, Geminiani G, Vercelli A. Functional connectivity of the insula in the resting brain. *Neuroimage*. 2011;55(1):8-23. doi:10.1016/j.neuroimage.2010.11.049
19. Christoforidis GA, Mohammad Y, Kehagias D, et al. Angiographic assessment of pial collaterals as a prognostic indicator following intra-arterial thrombolysis for acute ischemic stroke. *AJNR Am J Neuroradiol* 2005;26:1789–97
20. Craig A.D. An interoceptive neuroanatomical perspective on feelings, energy, and effort. *The Behavioral and brain sciences*. 2013;36:685-686; discussion 707-626.
21. Craig AD. How do you feel — now? The anterior insula and human awareness. *Nat Rev Neurosci*. 2009;10:59–70.
22. Cunha-Cabral D, Silva SM, Alves H, Vaz RP, Pereira PA, Andrade JP. Neurosurgical anatomy of the insular cortex. *Clin Neurol Neurosurg*. 2019;186:105530. doi:10.1016/j.clineuro.2019.105530
23. Cunningham DJ. Development of the Gyri and Sulci on the Surface of the Island of Reil of the Human Brain. *J Anat Physiol*. 1891;25(Pt 3):338-348.
24. Demirtaş OK, Güngör A, Çeltikçi P, et al. Microsurgical anatomy and insular connectivity of the cerebral opercula. *J Neurosurg*. 2022;137(5):1509-1523. Published 2022 Mar 18. doi:10.3171/2021.12.JNS212297
25. Dennis EL, Jahanshad N, McMahon KL, et al. Development of insula connectivity between ages 12 and 30 revealed by high angular resolution diffusion imaging. *Hum Brain Mapp*. 2014;35(4):1790-1800. doi:10.1002/hbm.22292
26. Di Stefano V, De Angelis MV, Montemitro C, et al. Clinical presentation of strokes confined to the insula: a systematic review of literature [published correction appears in *Neurol Sci*. 2023 Feb;44(2):785. doi: 10.1007/s10072-022-06418-9]. *Neurol Sci*. 2021;42(5):1697-1704. doi:10.1007/s10072-021-05109-1
27. Dionisio S, Mayoglou L, Cho SM, et al. Connectivity of the human insula: A cortico-cortical evoked potential (CCEP) study. *Cortex*. 2019;120:419-442. doi:10.1016/j.cortex.2019.05.019
28. Dronkers NF. A new brain region for coordinating speech articulation. *Nature*. 1996;384:159–61.
29. Duffau H, Capelle L, Lopes M, Faillot T, Sichez JP, Fohanno D. The insular lobe: physiopathological and surgical considerations. *Neurosurgery*. 2000;47:801-810; discussion 810-801.
30. Evrard HC. The Organization of the Primate Insular Cortex. *Front Neuroanat*. 2019;13:43. Published 2019 May 8. doi:10.3389/fnana.2019.00043
31. Evrard HC, Logothetis NK, Craig AD. Modular architectonic organization of the insula in the macaque monkey. *J Comp Neurol*. 2014;522(1):64-97. doi:10.1002/cne.23436
32. Fajardo C, Escobar MI, Buriticá E, et al. Von Economo neurons are present in the dorsolateral (dysgranular) prefrontal cortex of humans. *Neurosci Lett*. 2008;435(3):215-218. doi:10.1016/j.neulet.2008.02.048
33. Fan Y, Duncan NW, de Greck M, Northoff G. Is there a core neural network in empathy? An fMRI based quantitative meta-analysis. *Neurosci Biobehav Rev*. 2011;35:903–911.
34. Gallay MN, Jeanmonod D, Liu J, Morel A. Human pallidothalamic and cerebellothalamic tracts: anatomical basis for functional stereotactic neurosurgery. *Brain Struct Funct*. 2008;212(6):443-463. doi:10.1007/s00429-007-0170-0
35. Garcia-Larrea L, Mauguie`re F. Pain syndroms and the parietal lobe. In: Vallar G, Coslett HB, editors. *Handbook of Clinical Neurology, The Parietal Lobe*, Vol. 151. 2018. p. 207–23 [3rd series].
36. Grodzinsky Y, Deschamps I, Pieperhoff P, et al.

- Struct Funct. 2020;225(1):19-31. doi:10.1007/s00429-019-01975-w
37. Guenot M, Isnard J, Sindou M. Surgical anatomy of the insula. *Adv Tech Stand Neurosurg.* 2004;29:265-288. doi:10.1007/978-3-7091-0558-0_7
38. Harlé KM, Chang LJ, van 't Wout M, Sanfey AG. The neural mechanisms of affect infusion in social economic decision-making: a mediating role of the anterior insula. *Neuroimage.* 2012;61:32–40.
39. James W. Physical basis of emotion. *Psychol Rev.* 1894;1:516–529. reprinted in *Psychol Rev.* 1994; 101: 205–210.
40. Kalani MY, Kalani MA, Gwinn R, Keogh B, Tse VC. Embryological development of the human insula and its implications for the spread and resection of insular gliomas. *Neurosurg Focus.* 2009;27(2):E2. doi:10.3171/2009.5.FOCUS0997
41. Karnath HO, Baier B. Right insula for our sense of limb ownership and self-awareness of actions. *Brain Struct Funct.* 2010;214(5-6):411-417. doi:10.1007/s00429-010-0250-4
42. Klabunde M, Weems CF, Raman M, Carrion VG. The moderating effects of sex on insula subdivision structure in youth with posttraumatic stress symptoms. *Depress Anxiety.* 2017;34(1):51-58. doi:10.1002/da.22577
43. Kurth F., Zilles K., Fox P.T., Laird A.R., Eickhoff S.B. A link between the systems: functional differentiation and integration within the human insula revealed by meta-analysis. *Brain Struct Funct.* 2010; 214(5-6): 519-534. doi:10.1007/s00429-010-0255-z
44. Lamm C, Singer T. The role of anterior insular cortex in social emotions. *Brain Struct Funct.* 2010;214:579–591.
45. Lange CG. The mechanism of emotions. In: Rand B, editor. *The Classical Psychologist.* Boston: Houghton Mifflin; 1885. pp. 672–685.
46. Markett S, Heeren G, Montag C, Weber B, Reuter M. Loss aversion is associated with bilateral insula volume. A voxel based morphometry study. *Neurosci Lett.* 619:172–176.
47. Mazzola L, Mauguière F, Isnard J. Functional mapping of the human insula: Data from electrical stimulations. *Rev Neurol (Paris).* 2019;175(3):150-156. doi:10.1016/j.neurol.2018.12.003
48. Menon V, Gallardo G, Pinsk MA, et al. Microstructural organization of human insula is linked to its macrofunctional circuitry and predicts cognitive control. *Elife.* 2020;9:e53470. Published 2020 Jun 4. doi:10.7554/eLife.53470
49. Mesulam, M.M., Mufson, E.J., Peters, A., Jones, E.G., 1985. The insula of reil in man and monkey. In: *Association and Auditory Cortices.* Springer US, Boston, MA, pp. 179–226. doi: 10.1007/978-1-4757-9619-3_5.
50. Morel A., Gallay M.N., Baechler A., Wyss M., Gallay D.S. The human insula: Architectonic organization and postmortem MRI. registration. *Neuroscience.* 2013; 236: 117-135. doi:10.1016/j.neuroscience.2012.12.076
51. Mutschler I, Wieckhorst B, Kowalewski S, et al. Functional organization of the human anterior insular cortex [published correction appears in *Neurosci Lett.* 2009 Oct 2;463(2):166]. *Neurosci Lett.* 2009;457(2):66-70. doi:10.1016/j.neulet.2009.03.101
52. Nieuwenhuys R. The insular cortex: a review. *Prog Brain Res.* 2012;195:123-163. doi:10.1016/B978-0-444-53860-4.00007-6
53. Nieuwenhuys R. The myeloarchitectonic studies on the human cerebral cortex of the Vogt-Vogt school, and their significance for the interpretation of functional neuroimaging data. *Brain Struct Funct.* 2013;218(2):303-352. doi:10.1007/s00429-012-0460-z
54. Payabvash S, Souza LCS, Wang Y, et al. Regional ischemic vulnerability of the brain to hypoperfusion: the need for location specific computed tomography perfusion thresholds in acute stroke patients. *Stroke* 2011;42:1255–60.
55. Quabs J, Caspers S, Schöne C, et al. Cytoarchitecture, probability maps and segregation of the human insula. *Neuroimage.* 2022;260:119453. doi:10.1016/j.neuroimage.2022.119453
56. Raghu ALB, Parker T, van Wyk A, Green AL. Insula stroke: the weird and the worrisome. *Postgrad Med J.* 2019;95(1127):497-504. doi:10.1136/postgradmedj-2019-136732
57. Rose, M., 1928. Die Inselrinde des menschen und der tiere. *J. Psychol. Neurol.* 37, 467–624
58. Royer J, Paquola C, Larivière S, et al. Myeloarchitecture gradients in the human insula: Histological underpinnings and association to intrinsic functional connectivity. *Neuroimage.* 2020;216:116859. doi:10.1016/j.neuroimage.2020.116859
59. Shura RD, Hurley RA, Taber KH. Insular cortex: structural and functional neuroanatomy. *J Neuropsychiatry Clin Neurosci.* 2014;26(4):276-282. doi:10.1176/appi.neuropsych.260401
60. Singer T, Critchley HD, Preuschoff K. A common role of insula in feelings, empathy and uncertainty. *Trends Cogn Sci.* 2009;13:334–340.
61. Spreen O, Benton AL, Fincham RW. Auditory agnosia without aphasia. *Arch Neurol.* 1965;13:84–92
62. Sridharan D, Levitin DJ, Menon V. A critical role for the right fronto-insular cortex in switching between central-executive and default-mode networks. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2008;105(34):12569–12574.
63. Stimpson CD, Tetreault NA, Allman JM, et al: Biochemical specificity of von Economo neurons in hominoids. *Am J Hum Biol* 2011; 23:22–28
64. Tanriover N, Rhoton ALJr, Kawashima M, Ulm AJ, Yasuda A. Microsurgical anatomy of the insula and the sylvian fissure. *Journal of neurosurgery.* 2004;100:891-922
65. Tayah T, Savard M, Desbiens R, Nguyen DK. Ictal bradycardia and asystole in an adult with a focal left insular lesion. *Clin Neurol Neurosurg.* 2013;115:1885–1887.
66. Türe U, Yaşargil DC, Al-Mefty O, Yaşargil MG. Topographic anatomy of the insular region. *J Neurosurg.* 1999;90(4):720-733. doi:10.3171/jns.1999.90.4.0720
67. Uddin LQ, Nomi JS, Hébert-Seropian B, Ghaziri J, Boucher O. Structure and Function of the Human Insula. *J Clin Neurophysiol.* 2017;34(4):300-306. doi:10.1097/WNP.0000000000000377
68. Varnavas GG, Grand W. The insular cortex: morphological and vascular anatomic characteristics. *Neurosurgery.* 1999;44:127-136; discussion 136-128.
69. Wager TD, Barrett LF. From affect to control: Functional specialization of the insula in motivation and regulation. 2017. doi:10.1101/102368.
70. Woolnough O, Forseth KJ, Rollo PS, Tandon N. Uncovering the functional anatomy of the human

insula during speech. Elife. 2019;8:e53086. Published 2019 Dec 19. doi:10.7554/eLife.53086

71. Zilles K, Amunts K. Centenary of Brodmann's map--conception and fate. Nat Rev Neurosci. 2010;11(2):139-145. doi:10.1038/nrn2776

Информация об авторах

✉Алексеева Наталья Тимофеевна – д-р мед. наук, профессор, зав. кафедрой нормальной анатомии человека Воронежского государственного медицинского университета им. Н.Н. Бурденко; alexeevant@list.ru
<https://orcid.org/0000-0003-1510-8543>
SPIN 4846-3772

Клочкова Светлана Валерьевна – д-р мед. наук, профессор кафедры анатомии человека Российского университета дружбы народов им. Патриса Лумумбы; swetlana.chava@yandex.ru;
<https://orcid.org/0000-0003-2041-7607>
SPIN 1528-6250

Соколов Дмитрий Александрович – канд. мед. наук, доцент кафедры нормальной анатомии человека Воронежского государственного медицинского университета им. Н.Н. Бурденко; cingulum@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0001-9542-8701>
SPIN 5413-1361

Никитюк Дмитрий Борисович – д-р мед. наук, профессор, акад. РАН, директор ФИЦ питания, биотехнологии и безопасности пищи; dimitrynik@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-2259-1222>
SPIN 1236-8210

Information about the authors

✉Nataliya T. Alexeeva – Doct. Sci. (Med.), Prof.; head of human anatomy department of N.N. Burdenko Voronezh State Medical University;
alexeevant@list.ru
<https://orcid.org/0000-0003-1510-8543>
SPIN 4846-3772

Svetlana V. Klochkova – Doct. Sci. (Med.), Professor of human anatomy department of Patrice Lumumba Peoples' Friendship University of Russia;
swetlana.chava@yandex.ru;
<https://orcid.org/0000-0003-2041-7607>
SPIN 1528-6250

Dmitrii A. Sokolov – Cand. Sci. (Med.), Assoc. Prof. of Human Anatomy Department of N.N. Burdenko Voronezh State Medical University;
cingulum@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0001-9542-8701>
SPIN 5413-1361

Dmitrii B. Nikityuk – Doct. Sci. (Med.), Professor, Acad. of RAS, head of Federal Research Center for Nutrition, Biotechnology and Food Safety; dimitrynik@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-2259-1222>
SPIN 1236-8210

Статья поступила в редакцию 11.03.2024; одобрена после рецензирования 23.05.2024; принята к публикации 1.06.2024.
Submitted 11.03.2024; Revised 23.05.2024; Accepted 1.06.2024.