

DOI: 10.18499/2225-7357-2019-8-3-96-107

УДК 611.813.1.061-053

03.03.04 – клеточная биология, цитология, гистология

© Д. К. Обухов, Т. А. Цехмистренко, Е. В. Пущина, 2019

Современные представления об эволюционном развитии и строении новой коры млекопитающих

Д. К. Обухов^{1*}, Т. А. Цехмистренко^{2, 3}, Е. В. Пущина⁴

¹ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет», Санкт-Петербург, Россия

²ФГАОУ ВО «Российский университет дружбы народов», Москва, Россия

³ФГБНУ «Институт возрастной физиологии Российской академии образования», Москва, Россия

⁴ФГБУН «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток, Россия

Представлен краткий обзор современных представлений об эволюционном развитии и строении новой коры (неокортекса) конечного мозга млекопитающих животных и человека. Обсуждаются различные принципы структурно-функциональной организации корковых формаций большого мозга, рассматриваются основные направления и особенности их развития в онто- и филогенезе. Анализируется проблема дифференцированного подхода к интерпретации данных о видовых и индивидуальных особенностях морфофункциональной организации неокортекса у млекопитающих.

Ключевые слова: новая кора (неокортекс), млекопитающие, морфофункциональная организация неокортекса, теории эволюции неокортекса, онтогенез.

Current Views on the Evolutionary Development and Structure of the Mammal Neocortex

© D.K.Obukhov^{1*}, T.A.Tsekhmistrenko^{2, 3}, E.V. Pushchina⁴, 2019

¹St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

²Peoples' Friendship University of Russia, Moscow, Russia

³Institute of Developmental Physiology of the Russian Academy of Education, Moscow, Russia

⁴A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology far Eastern branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

The article presents a brief review of current ideas about the evolutionary development and structure of the new cortex (neocortex) of the endbrain in mammalian animals and humans. It discusses various principles of structural and functional organization of the cerebral cortical formations, the main directions and features of their development in ontogenesis and phylogenesis. The authors analyze the problem of a differentiated approach to the interpretation of data on specific and individual characteristics of the morphofunctional organization of the neocortex in mammals.

Key words: neocortex, mammals, the morphofunctional organization of the neocortex, a theory of the neocortex evolution, ontogenesis.

*Автор для переписки:

Обухов Дмитрий Константинович
ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет», Университетская наб., 7-9, Санкт-Петербург, 199034, Россия
Email: dkobukhov@yandex.ru

*Corresponding author:

Dmitrii Obukhov
St. Petersburg State University, Universitetskaya nab., 7-9,
St. Petersburg, 199034, Russia
Email: dkobukhov@yandex.ru

Введение

По современным представлениям, в процессе эволюции позвоночных новая кора (неокортекс, NC) млекопитающих развилась на основе определенных структур конечного мозга их рептилийных предков. Базовая схема строения NC, по-видимому, сложилась уже у примитивных мезозойских млекопитающих более чем 200 млн лет назад [19, 31, 32, 35, 39]. Несмотря на сходство общего плана строения NC млекопитающих, его дальнейшее

развитие в филогенезе проходило в нескольких направлениях и, возможно, независимо друг от друга.

Пути эволюционного развития новой коры млекопитающих

В соответствии с имеющимися нейростологическими и физиологическими данными у млекопитающих в процессе их дивергентной эволюции сформировалось несколько типов строения NC [19, 40, 57, 54, 70] (рис. 1).

Первый тип неокортекса встречается у современных представителей таких отрядов млекопитающих, как: однопроходные, сумчатые, насекомоядные, рукокрылые, грызуны, зайцеобразные и ряда других. NC у этих животных занимает от 30 до 60% поверхности полушария. Большую часть новой коры составляют первичные сенсорные поля, тогда как ассоциативные области развиты очень слабо (рис. 1, б). Извилины коры не сформированы, практически отсутствуют борозды, за исключением обонятельной (sulcus rhinalis,

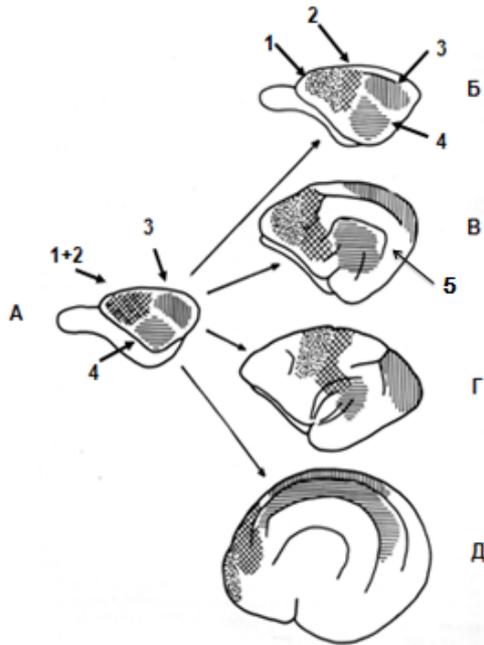


Рис. 1. Основные направления развития конечного мозга и неокортекса в эволюции млекопитающих (схема по данным [19, 57] с изменениями). Обозначения: А – исходный гипотетический тип конечного мозга млекопитающих; В–Д – основные направления развития мозга: грызуны (В), хищные (С), приматы (Д), китообразные (Е).

или srh) и гиппокампальной (sulcus hippocampalis, или sh) борозд, встречающихся у всех млекопитающих. Для цитоархитектоники коры характерно преимущественное развитие молекулярной пластинки (слой I) и нижнего этажа коры, включающего внутреннюю пирамидную пластинку (слой V) и мультиформную пластинку (слой VI). При этом внутренняя зернистая пластинка (слой IV) практически отсутствует.

Вариации толщины коры в пределах одного отряда и даже семейства могут быть очень значительными. Например, у насекомых ее величина может колебаться от 0.4 мм у белозубки малютки (*Suncus etruscus*) до 1.8 мм у выдровой землеройки (*Patomogale velox*). Интересно, что вариабельность площади NC также может достигать больших величин. Так, у ежового тенрека (*Setifer setosus*) из семейства Тенрековые (полуводные насекомоядные) NC занимает 18.5% площади всей коры, а у выдровой землеройки – 36.7%; у европейского ежа (*Erinaceus europaeus*) из сем. Кротовых – 30.9%, а у пиренейской вухухи (*Galemys rupeaicus*) того же семейства – 41.4%.

При этом уровень нейронной дифференцировки в новой коре первого типа остается достаточно низким. Пирамидные нейроны наружной зернистой пластинки (слой II) имеют систему веерообразных дендритов, направляющихся в слой I. Такая система ветвления дендритов характерна для примитивных низкокодифференцированных изодендрит-

ных нейронов лододендритного класса (по классификации Э. Рамон-Молинера) [65] и является атипичной для пирамидных нейронов высших млекопитающих. Пирамидные нейроны нижележащих слоев отличаются большой вариабельностью по размерам и форме дендритных арборизаций. Кроме типичных нейронов часто встречаются так называемые «перевернутые пирамиды». К признакам низкого уровня организации NC относятся и присутствие в II–III слоях многочисленных крупных радиальных аллодендритных нейронов и множества переходных, недифференцированных форм. В то же время в верхнем и нижнем этажах коры встречается очень мало звездчатых короткоаксонных высококодифференцированных нейронов идиодендритного типа, наличие которых является показателем высокого уровня морфофункциональной организации коры [10]. Ультраструктурное исследование показало присутствие в описываемом типе коры большого числа «касательных» (en passage) аксо-дендритных и аксо-шиповых синапсов. Синапсы с уплощенными синаптическими пузырьками, для которых в ряде случаев подтверждена тормозная ГАМК-эргическая природа контакта, встречаются очень редко. Также редки и аксо-аксональные контакты. Все это свидетельствует о низком уровне дифференцировки коры [24].

На структуру мозга низших млекопитающих сильное влияние оказывают адаптивные процессы, связанные с развитием ряда сенсорных систем животных. Так у европейского ежа (*Erinaceus europaeus*) обнаружена полисенсорная область коры, которая имеет сложный, дифференцированный нейронный состав и сравнима с ассоциативными областями коры высших млекопитающих. В качестве второго примера можно привести данные о структуре зрительной коры мозга белки (*Sciurus vulgaris*), в составе которой сильно развиты слои II–III, а также хорошо выражен слой IV. Он подразделяется на несколько подслоев, содержащих большое количество высококодифференцированных звездчатых нейронов разного типа. В целом уровни развития зрительной коры белки и высших млекопитающих вполне сопоставимы. Следствием адаптивной специализации является и феномен интенсивного развития слуховых зон NC у животных, использующих эхолокацию, например, у летучих мышей. Неравномерность эволюционных процессов проявляется даже на макроанатомическом уровне. Так, у однопроходных млекопитающих ехидны и утконоса наблюдаются существенные различия по степени гирификации коры больших полушарий. У утконоса (*Ornithorhynchus anatinus*) извилины практически отсутствуют, тогда как у ехидны (*Tachyglossus aculeatus*) степень их развития сравнима с высшими плацентарны-

ми млекопитающими [40]. С функциональной точки зрения, для большинства представителей описанных выше отрядов млекопитающих в целом характерен низкий уровень высшей нервной деятельности и практически полное отсутствие сложных форм условно-рефлекторной деятельности [13].

Второй тип неокортекса сформировался в ходе эволюции таких отрядов млекопитающих как: хищные, ластоногие, копытные, хоботные. Несмотря на имеющиеся различия в организации большого мозга у представителей этих групп современных млекопитающих, их объединяет ряд общих черт в строении NC. Большие полушария имеют хорошо развитую систему крупных дуговых извилин и борозд, существенно отличающихся по расположению в конечном мозгу других млекопитающих. Поэтому рельеф извилин создает определенные трудности для составления цитоархитектонических карт коры мозга животных с NC второго типа, а также для их сопоставления с аналогичными картами мозга млекопитающих, имеющих иной тип NC. Характерно, что рельеф коры более сложен у крупных видов по сравнению с мелкими. Также у большинства видов с NC второго типа отсутствует истинный островок Рейли. Цитоархитектонические поля островковой доли у хищных располагаются практически на поверхности полушария. Для сравнения у приматов разрастающийся NC отодвигает островок вглубь латеральной ямки большого мозга. С отсутствием оформленного островка связано и почти полное отсутствие выраженной височной доли полушария.

У животных рассматриваемых групп NC занимает от 80 до 95% площади большого мозга и имеет большую толщину, варьирующую от 2.5 до 3.5 мм. Для нейроархитектоники коры, наиболее полно изученной у таких представителей хищных млекопитающих, как кошка и собака, характерно значительное увеличение разнообразия и полиморфизма нейронов по сравнению с насекомоядными млекопитающими. У хищных интенсивно развиваются слои III и IV, увеличивается число звездчатых короткоаксонных нейронов, уменьшается количество переходных форм (звездо-пирамид, пирамидо-веретен и т. д.), отсутствуют радиальные аллодендритные нейроны и атипичные формы пирамидных нейронов, заметно усложняется система их дендритных и аксонных ветвлений, особенно в слоях III и V. В NC намечается разделение на агранулярную и гранулярную кору. Помимо многочисленных первичных и вторичных проекционных и проекционно-ассоциативных полей развивается сложная система ассоциативных корковых зон, существенно увеличивается их площадь (рис. 1, в).

Было бы естественно ожидать, что в обширной группе млекопитающих со вторым

типом NC имеются различные уровни развития коры. Изучение зрительных полей 17 и 18 затылочной области коры большого мозга коровы и овцы показало, что в структуре их NC сохраняются многие черты, характерные для низших млекопитающих. К ним относятся относительно слабая стратификация коры, отсутствие четких границ между цитоархитектоническими слоями (особенно между III и IV), большое количество «нетипичных» пирамидных нейронов, слабая дифференцировка звездчатых нейронов. Таким образом, в рамках описываемого типа NC встречается несколько его разновидностей, определяемых филогенетическими связями между разными отрядами млекопитающих. Индивидуальная и межгрупповая изменчивость в этой группе отрядов млекопитающих очень велика, но наиболее высокий уровень нейроморфологической организации характерен для NC хищных.

Третий тип неокортекса сформировался у приматов. Это один из древнейших отрядов млекопитающих, и не удивительно, что именно в пределах этого отряда уровень межвидовой и межсемейственной изменчивости очень велик. Так, коэффициент энцефализации у полуобезьян составляет 0.13–1.30; у низших узконосых обезьян Старого Света – 0.56–2.22; у широконосых обезьян Нового Света – 0.54–8.40; у человекообразных обезьян – 2.03–7.35; наконец, у человека – 32 [35, 39, 41]. Новая кора занимает при этом от 85 до 96% площади поверхности большого мозга (рис. 1, г). У приматов формируется особый рисунок борозд и извилин, основу которых составляют крупные первичные извилины, идущие в поперечном направлении. Примером может служить центральная (Роландова) борозда. У приматов отсутствует система дуговых извилин, за исключением латеральной борозды и борозды мозолистого тела, но хорошо развиты височная и островковая доли. Это в определенной степени затрудняет гомологизацию рельефа борозд, извилин, а также корковых зон NC приматов и других млекопитающих [76]. Особенно это касается хищных, которых широко используют в качестве лабораторных животных.

У приматов интенсивно развиваются ассоциативные зоны коры, особенно в лобной, теменной и височной долях полушарий большого мозга (см. рис. 1, г). Максимального развития они достигают у человека. Для цитоархитектоники новой коры приматов характерно интенсивное развитие III и IV слоев, а также наиболее четкое разделение корковых зон на гранулярные и агранулярные поля. Для приматов также характерно наибольшее среди других млекопитающих разнообразие типов нейронов и их разновидностей. По одной из классификаций, разработанной Г.И. Поляковым, в новой коре человека удается обна-

ружить более 50 структурных разновидностей нейронов [20]. У высших приматов и человека очень велики вариации размеров нейронов, однако их характерной чертой можно считать присутствие большой фракции мелких звездчатых нейронов в слоях коры III–IV. Этим обусловлен термин, часто применяемый при описании NC приматов: кониокортекс (пылевидная кора). Степень вариабельности в одноименных полях коры у разных представителей приматов очень высока. Так, объем затылочной области коры мозга человека колебался от 9072 до 11748 мм³, у орангутана – от 4036 до 5350 мм³, у низших древних обезьян (церкопитеков) – от 1842 до 2594 мм³ [16, 26, 41].

Четвертый тип неокортекса представлен у китообразных. Свообразие данного отряда млекопитающих состоит в том, что они освоили водную среду вторично, возникнув от наземных форм древних млекопитающих, входящих в одну или несколько ветвей древних копытных. Конечный мозг китообразных по общему рисунку борозд и извилин отчасти напоминает мозг копытных и хищных, но значительно отличается сильным развитием мелких борозд и извилин (микрогирия), резким теменным изгибом (курватурой) и практическим отсутствием височной доли. Индекс энцефализации у китообразных очень высок и составляет 96%. NC занимает до 97–98% всей площади поверхности большого мозга – больше, чем у высших приматов и человека. Кроме того, у китообразных, в частности, у дельфинов, совершенно особым образом распределены первичные моторные и сенсорные зоны в коре полушарий [47, 69, 76] (см. рис. 1, д).

Анализ микроструктуры коры показал, что общий уровень организации такого NC довольно низок. Несмотря на большую площадь, NC китообразных за счет небольшой толщины (1.5–2.2 мм) обладает очень малым относительным объемом – меньшим, чем даже у насекомоядных и грызунов. Для цитоархитектонического строения новой коры характерны большая толщина слоев I и II, четкая стратификация слоя III на подслои (в зрительной коре дельфинов *Stenella coeruleoalba* и *Tursiops truncatus* в его составе выделено три подслоя), практически полное отсутствие слоя IV, а также интенсивное развитие филогенетически древних слоев V–VI. Отмечается слабая вариабельность цитоархитектоники разных зон NC, практически отсутствует разделение на гранулярную и агранулярную кору. Мелкие размеры клеток и нечеткие границы слоев придают коре мозга китообразных «монотонный» вид.

Для нейронного состава NC китообразных также характерен ряд специфических особенностей строения. Слои II и III содержат большое число пирамидных нейронов нети-

пичной, переходной формы: «перевернутые пирамиды», пирамидные нейроны с веерообразными апикальными дендритами, «пирамидо-веретена» и т.д. Они посылают свои аксоны в белое вещество, но по ходу образуют многочисленные возвратные восходящие коллатерали, контактирующие с дендритами нейронов II–III слоев. Подобные пирамидные нейроны встречаются в NC низших млекопитающих. В численном отношении пирамидные нейроны преобладают. Помимо пирамидных нейронов в NC китообразных обнаружено большое число крупных радиальных звездчатых нейронов изодендритного типа. Их длинные, слабоветвящиеся дендриты охватывают большую площадь, а аксонные ветвления оканчиваются на телах и дендритах нейронов нескольких слоев. Клетки такого типа относятся к разновидностям ретикулоподобных нейронов, являющихся консервативно древними формами корковых нейронов, характерными для начальных этапов эволюции NC млекопитающих. Высокодифференцированных звездчатых нейронов различного типа в NC китообразных практически нет. Таламические и субкортикальные афферентные волокна, входя в кору, ветвятся дихотомически и оканчиваются практически во всех слоях коры, образуя многочисленные аксо-соматические и аксо-дендритные синапсы. Наибольшая плотность контактов наблюдается в верхнем этаже коры (слои II–III), причем большая часть синаптических контактов относится к простым, недифференцированным формам. В частности, наблюдается очень много касательных контактов типа «en passage». Это резко отличает китообразных от других млекопитающих, у которых таламокортикальные волокна преимущественно оканчиваются в районе IV слоя. При этом в мозгу дельфинов обнаружена система длинных ассоциативных внутрикоровых связей и проекционных корково-спинномозговых связей, что также характерно и для коры приматов и человека. Дельфины имеют высокий уровень рефлекторной деятельности, сложные формы поведения и коммуникации. Все это свидетельствует о весьма своеобразном пути эволюции конечного мозга китообразных, реализуемом независимо от эволюционных процессов, сформировавших мозг других млекопитающих [19, 36, 47, 56, 57, 59].

Таким образом, исследование структуры новой коры у большого числа видов плацентарных млекопитающих практически из всех основных отрядов позволили сделать ряд важных выводов относительно направлений ее эволюционного развития: 1) общий, базовый шестислойный план строения NC един для всех млекопитающих; 2) NC приматов (и человека в том числе) является только одним (хотя и самым сложным) из возможных и реализованных в эволюции типов развития

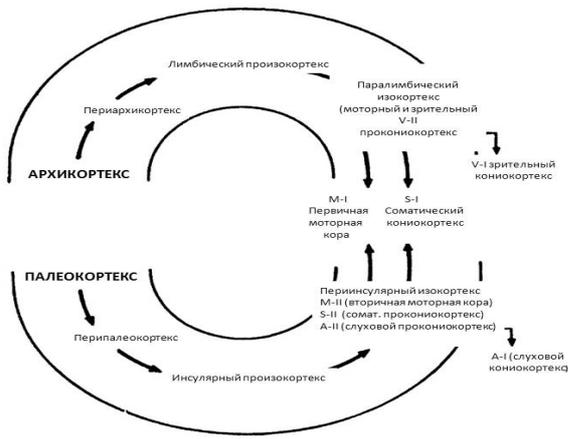


Рис. 2. Схема развития неокортекса млекопитающих по теории Ф. Занидеса [66]. Объяснения в тексте.

НС; 3) в каждом отряде млекопитающих встречаются виды, уровень развития НС которых не соответствует типу строения коры, наиболее характерного для данной группы; это связано с параллельным, независимым характером эволюционного развития отрядов млекопитающих и значительной адаптивной пластичностью мозговых структур; 4) существенные морфологические и функциональные различия в организации НС разных групп млекопитающих свидетельствуют о необходимости корректировки данных, получаемых на разных представителях млекопитающих, особенно при переносе этих данных на человека.

Формирование представлений о структурно-функциональной организации неокортекса

Конечный мозг млекопитающих обладает наиболее сложными корковыми формациями. Основы понимания организации коры большого мозга были заложены в классических работах С-Р. Кахаля и К. Бродмана в первой половине XX века. С-Р. Кахаль исследовал нейронную организацию коры [37]. К. Бродман изучая цитоархитектонику коры, выделил два основных ее типа: гомогенетическую кору, для которой характерно шестислойное строение, и гетерогенетическую, где такое строение отсутствует. Гомогенетическая кора включает две разновидности: гомотипическую кору, шестислойное строение которой формируется в процессе внутриутробного развития и сохраняется на протяжении всего онтогенеза, а также гетеротипическую кору, для которой характерно изменение числа слоев в процессе эмбриогенеза. Каждый из этих отделов коры разделяется на области, а области на поля, различающиеся по строению, связям, функциональной значимости. Так, у приматов К. Brodmann изначально выделил 11 областей, включающих 52 поля [33].

В 30–70-е годы в работах сотрудников Института мозга АМН СССР (Москва) были существенно уточнены цитоархитектонические карты полушарий большого мозга человека и ряда представителей других групп позвоночных животных [9, 14, 22, 26, 27]. По классификации И.Н. Филимонова основная область коры приматов и человека, обозначенная им как новая кора (неокортекс, изокортекс) соответствует гомогенетической коре по К. Бродман. Области старой (архикортекс) и древней (палеокортекс) коры гомологичны только части гетерогенетической коры. Остальную часть коры занимает так называемая межзубчатая кора (мезокортекс), состоящая из периахикортекса, отделяющего новую кору от старой, и перипалеококтекса, отделяющего новую кору от древней [26, 27].

В 60–70-е годы, развивая идеи И.Н. Филимонова и других исследователей, швейцарский нейроморфолог Ф. Занидес [66, 67] сформулировал теорию четырех последовательных стадий развития коры полушарий в онтогенезе млекопитающих. Согласно этой теории НС имеет сложное происхождение (рис. 2). Он развивается из двух зачатков: архикортекса и палеокортекса. Архикортикальная «половина» – это предшественник неокортикальных формаций дорсальной и медиальной поверхностей полушария, палеокортикальная «половина» – вентральной и латеральной. Формирование НС («изокортекса» в терминологии И.Н. Филимонова и Ф. Занидеса) в онтогенезе происходит в несколько стадий. На первой стадии образуется двуслойная межзубчатая кора (мезокортекс), состоящая из участков периахикортекса на медиальной поверхности полушария и перипалеококтекса – на его латеральной поверхности. Далее на этой основе формируются собственно отделы шестислойного изокортекса.

Он включает в себя две зоны: переходную (произокортекс, проконикококтекс), состоящей из коры лимбической доли (лимбический произокортекс) и коры островка (инсулярный произокортекс), а также основную зону, представленную структурами собственно новой коры – кониококтекса (пылевидной коры) (см. рис. 2). На последнем этапе формирования новой коры из структур переходных областей формируются первичные и вторичные сенсорные корковые зоны. В их пределах развиваются и все остальные поля и зоны новой коры. Таким образом, новая кора млекопитающих имеет двойное происхождение, и каждому ее участку присущи определенные структурно-функциональные особенности в зависимости от источника развития и удаления от первичных зон формирования данной области коры [1].

Представления о структурно-

функциональной организации корковых формаций мозга постоянно развиваются и их можно свести к трем основным позициям: концепции экранных нервных центров, модульной концепции и концепции распределенных нейронных сетей.

Концепция экранных нервных центров

Исследования цитоархитектоники коры большого мозга в первой половине XX века и формирование представления о ее слоистом строении привело к созданию академиком А.А. Заварзиным теории центров экранного и ядерного типа в нервной системе. Основным признаком экранных центров является плоскостное расположение нейронов, имеющих комплекс проекционных и ассоциативных связей. С этой точки зрения большая часть коры полушарий большого мозга – неокортекс – представляет собой шестислойный массив, осуществляющий послойный прием, обработку и передачу информации. В свое время концепция экранных нервных центров была прогрессивной и способствовала интенсификации исследований коры головного мозга [4, 11, 12, 13, 18, 43].

До настоящего времени изучение особенностей компонентов микроструктуры коры в различных цитоархитектонических слоях представляет значительный интерес и является одним из базовых представлений о ее морфофункциональной организации [8, 28]. С возникновением и внедрением методик прижизненного исследования мозга (ЯМРТ, ПЭТ) для анализа и детализации процессов, протекающих в тех или иных участках коры, сейчас широко применяются понятия «массив нейронов» (двумерная нейронная сеть) и «нейронная карта» (массив нейронов, соответствующий пространственной организации того или иного участка коры).

Массивы нейронов и нейронные карты являются наиболее удобной формой пространственного кодирования информации при анализе той или иной зоны коры в экспериментальных и клинических исследованиях с применением магнитно-резонансной томографии (МРТ) и позитронно-эмиссионной томографии (ПЭТ) [7]. Цитоархитектонические слои рассматриваются в качестве слоистых компонентов нейронных массивов, а цитоархитектонические поля – областями «привязки» функционально выделяемых нейронных карт [5]. При этом специфику передачи информации в массивах нейронов составляет ее единое смысловое содержание и двусторонняя направленность (от низших слоев к высшим слоям и наоборот). Это предполагает иерархический характер передачи информации, а также наличие горизонтальных связей в двумерной сети. Как правило, связи имеют не просто двусторонний, но реципрокный (взаимный) характер. Иерархичность слоистых

массивов предполагает также более простые способы обработки информации низшими слоями и более сложные – высшими.

Стратификационный подход к анализу функций коры, несмотря на удобство и кажущуюся простоту, тем не менее, имеет серьезные ограничения для понимания избирательного вовлечения тех или иных участков коры в сложноорганизованные информационные потоки, отличающиеся не только по содержанию информации, но и по способам ее индентификации и обработки. Теория «экранных нервных центров», в которых предполагается послойное горизонтальное распределение информации и также послойная ее обработка, в настоящее время практически утратила свое научное значение и рассматривается только как исторический этап в исследованиях мозга.

Модульная концепция

Идея о том, что нервные центры состоят не из отдельных цепочек нейронов, работающих независимо друг от друга, а организованы в блоки или модули, объединяющие от нескольких клеток до нескольких тысяч нейронов, функционирующие как единое целое, была выдвинута S.R. Cajal (1909) еще в начале XX в. [37]. Представление о том, что вертикальные колонки нейронов являются морфофункциональными субъединицами коры, было в дальнейшем оформлено V.V. Mountcastle и другими исследователями в общую теорию модульного строения нервных центров в ЦНС позвоночных животных и человека [3, 6, 15, 17, 23, 46, 51, 58, 61, 73, 74, 75]. В соответствии с ней были разработаны достаточно четкие представления о структуре внутрикорковых модулей, базирующихся на следующих концептуальных положениях.

1. Кортикальные структуры представляют собой сложную систему морфофункциональных нейронных объединений (модулей), формирующих вертикально ориентированные колончатые образования на протяжении всего поперечника коры.

2. В состав модуля входят три группы клеток: нейроны, принимающие афферентные воздействия, эфферентные клетки, а также нейроны, осуществляющие локальные связи.

3. Нейроны конкретной колонки (модуля) отвечают на стимулы одного и того же типа (например, одного цвета).

4. Независимо от конкретного вида модуля, он представляет собой популяцию нейронов, способных к синхронному возбуждению или торможению, протекающим относительно независимо от подобных процессов в нейронах соседних модулей. Активация одного нейронного модуля может сопровождаться торможением соседних. Нейронные модули, отвечающие на разные стимулы, в коре пространственно разнесены.

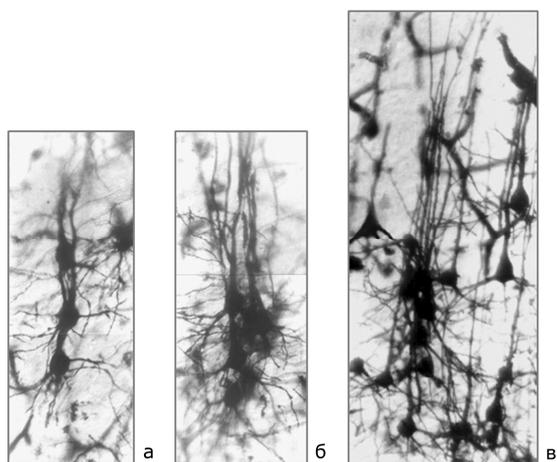


Рис. 3. Вертикальные группировки нейронов в коре подростка 13 лет [28]. Обозначения: а – VI подслоя, поле 32/10; б – III2 подслоя, поле 32/10; в – III2 подслоя, поле 37ас. Видны вертикальные пучки апикальных дендритов и горизонтально ориентированные пучки базальных дендритов. Импрегнация нитратом серебра по Гольджи. Ув. 200.

5. Элементарные микромодули (микромодули) могут объединяться в более сложные комплексы (макромодули), диаметром от 500 до 1000 мкм, содержащие до нескольких десятков микромодулей. Морфологической основой такого рода объединения могут служить аксонные коллатерали нейронов в составе модуля, распространяющиеся на большие расстояния (в новой коре от 3 до 8 мм).

6. Размеры и количество модулей в разных отделах ЦНС и у разных животных колеблются в широких пределах. Так, в новой коре млекопитающих (мышь, крыса, кошка, собака) насчитывается от 0.6 до 2–3 млн объединений нейронов, в составе которых находится от 3 до 10 тыс. нейронов. У человека новая кора обладает поверхностью в среднем до 4000 см², и в ней может содержаться до 600 млн микромодулей (мини-колонок). Размеры элементарного модуля определяются зоной ветвления таламических афферентов, входящих в данный модуль. Основная масса таламических афферентов ветвится на уровне IV слоя.

7. Пространственная организация модулей может быть различной: от плоских дисков, характерных для нейропилия спинного мозга, до сложнейших пространственных комплексов типа «бочонков – bartels» в новой коре или «стриосом» в базальных ядрах конечного мозга.

8. За счет системы горизонтальных межмодульных связей в коре вертикальная колончатая организация НС совместима с принципом горизонтального распространения информации по коре.

9. Основной предпосылкой формирования нейронных объединений являются дендритные пучки, образованные апикальными

дендритами групп пирамидных нейронов. Они были описаны в разных областях коры крысы, кролика, кошки, обезьяны, человека, а также у представителей низших отрядов млекопитающих: летучих мышей, ежей, сумчатых (рис. 3). В дендритных пучках создаются благоприятные условия как для дивергенции импульсов, когда одно эфферентное волокно образует несколько контактов с разными дендритами пучка, так и для конвергенции импульсов, когда на одном дендрите оканчиваются аксоны из разных источников. Число дендритов в пучках колеблется от 2–3 до 20 в зависимости от вида животного и зоны мозга. Между телами и дендритами пирамидных нейронов обнаружены множественные дендро-дендритные и аксо-дендритные контакты (в том числе и электротонические), создающие основу для координированной работы нейронов.

10. Авторадиографические исследования пространственно-временной последовательности образования нейронов и их объединений в разных отделах головного мозга (мозжечок, средний мозг, неокортекс), показали, что формирование модулей происходит строго упорядоченно во времени и пространстве. Каждый модуль формируется из определенного, очень небольшого участка (локуса) в камбиальной (матричной) зоне стенки мозга. Эти участки, называемые пролиферативными единицами, трансформируются благодаря миграции нейробластов по отросткам глиальных клеток (радиальная глия) в растущий поперечник коры в виде «онтогенетических колонок», конечное число которых для каждой области коры определяется путем взаимодействия с афферентными волокнами. Полагают, что в продуцировании нейронов модуля одновременно участвует не более 10 клеток матричного слоя. В результате пролиферации и дифференцировки клеток пролиферативной единицы формируется определенное число нейронов (примерно 110 клеток) качественный и количественный состав которых соответствует элементарному микромодулю мозга [21, 30, 52, 62, 63, 64]. Таким образом, корковые модули имеют по-существу клональное происхождение. Модель «пролиферативной единицы», трансформирующейся в корковые колонки, получила признание и, по мнению ряда исследователей, обеспечила основу для понимания эволюции мозга и патогенеза ряда нарушений в работе мозга у человека [55, 60, 77].

11. Разнообразие модулей в корковых структурах мозга млекопитающих довольно ограничено. Так, в первичной зрительной коре (поле 17) обнаружено три типа морфофункциональных модулей: «колонок глазо-доминантности», которые активируются либо правым, либо левым глазом; «ориентационные колонки», нейроны которых реагируют

на определенное положение предметов в пространстве и так называемые «цитохромоксидазные колонки», где отсутствует предпочтение нейронов к определенной ориентации стимула, но отдается предпочтение цвету. В первичной соматосенсорной коре макаки (поле 3b) и кошек выделяется не более двух типов модулей: один связан с быстрой реакцией на кожную стимуляцию, другой – с медленной. Возможно, развитие методической базы исследований позволит в ряде случаев доказать наличие большего разнообразия модулей в той или иной зоне коры, однако значительного увеличения их разнообразия, по всей видимости, не произойдет. Причины такого эволюционного ограничения пока не ясны [68].

Концепция модульной организации коры, в центре внимания которой находилась вертикальная колонка нейронов, а вся кора представлялась сформированной по радиарно-ячеистому принципу, дала серьезный толчок для развития исследований структуры и функций корковых формаций мозга. Благодаря этой концепции сформировались обширные представления о «функциональной архитектуре» коры, о пластичности коры и роли ее микроструктурных компонентов, о формировании коры в пренатальном онтогенезе и о критических периодах во время развития. Однако оказалось, что размеры и форма модулей в одном и том же корковом локусе сильно различаются, поэтому не могут служить аргументом в пользу единообразной колончатой организации коры. Полосы глазодоминантности в зрительной коре хищных млекопитающих и приматов, так же, как и баррелы в соматосенсорной коре грызунов, имеют сильно изменчивую структуру, прослеживаются не во всех слоях коры и присутствуют не у всех видов. У людей полосы глазодоминантности варьируют по своим размерам в два и более раз даже в одном полушарии. Кроме того, диаметр классической колонки нейронов на препаратах, окрашенных по Нисслию, составляет не более 25–30 мкм, тогда как на препаратах, окрашенных по Гольджи, отчетливо видно, что дендритные и аксонные арборизации большинства клеток распределяются в разных направлениях на гораздо большие расстояния [48, 50, 62, 72]. Более того, в последнее время появились работы, в которых было показано, что вопреки общепринятой модели, в первичной зрительной коре головного мозга макаки большинство (более 90%) цветочувствительных нейронов также были чувствительны и к форме, и к расположению наблюдаемых макаками на экране статичных изображений (точек и полос) [38]. Таким образом, наблюдения за нейронной активностью показали, что и цвет, и ориентация, и форма предметов могут обрабатываться од-

ними и теми же группировками (модулями) нейронов.

К середине 90-х годов стало очевидным, что концепция, постулирующая колончатое строение коры, как единый, универсальный принцип строения коры, не выдержала испытания временем и большинство нейробиологов (даже те, которые ее обосновывали ранее) в настоящее время критически ее оценивают как имеющую существенные ограничения.

Концепция распределенных нейронных сетей

Изменение представлений о структурно-функциональной организации коры потребовало сформировать новые концептуальные подходы к пониманию структуры коры и создать сопоставимый понятийный аппарат [28, 42].

В соответствии с теорией функциональных систем П.К. Анохина (1939) осуществление сложных форм поведения невозможно без формирования представления о будущем результате того или иного действия или поведения в целом [25]. Модель будущего, создаваемая мозгом, стимулирует память, мотивацию (желание достичь результата), анализ и синтез информации из внешней среды, в результате чего принимается решение. На основе решения формируется определенная программа целенаправленных действий. Ее выполнение сопровождается оценкой (прогнозом) результативности совершаемого действия, которая П.К. Анохиным названа акцептором результата действия [2]. Только после этого мозг инициирует и контролирует последовательное выполнение конкретных действий. Представление об акцепторе действия фактически проложило путь к пониманию того, что регуляторные процессы в нервной системе протекают путем дифференциации, конвергирования и реверберации, что требует сетевого (распределенного) принципа организации нервной системы, в том числе и коры больших полушарий.

Развитие представлений о распределенных нейронных сетях базируется на двух гипотезах. Первая из них была предложена D. Hebb, сформулировавшим постулат «Neurons that fire together, wire together», то есть активирующиеся одновременно нейроны образуют соединения между собой. В основе этого постулата лежит представление о пластичности синапсов, известное как «синапс Хебба» и «правило обучения Хебба». Этот постулат способствовал развитию теории обучения в нервной системе и разработке самообучающихся искусственных нейронных сетей, и с тех пор оба направления – нейробиологическое и кибернетическое – взаимно обогащают друг друга [34, 49].

Визуализация активного мозга с помощью прижизненных методик изучения дала

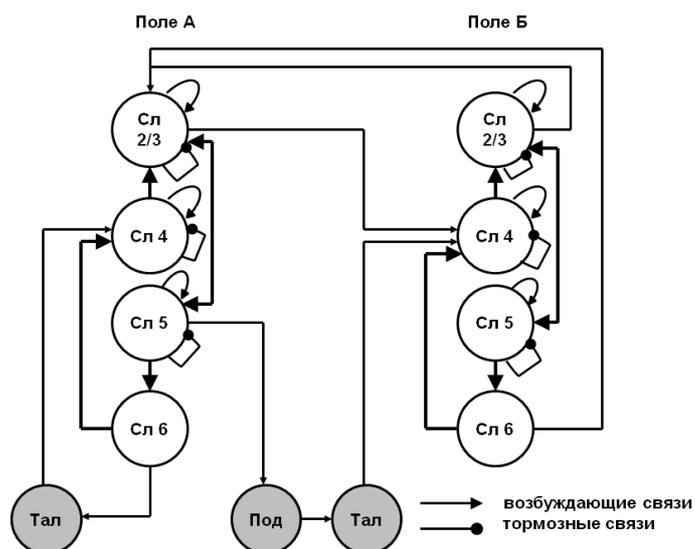


Рис. 4. Теоретическая схема взаимодействия нейронных кластеров в системе корково-таламической локальной нейронной сети. Обозначения: Сл – слои (пластинки) коры, кружки – группы нейронов (нейронные кластеры), Тал – таламус, Под – подкорковые структуры, поля А и Б – условные обозначения функционально связанных полей (по данным [44]).

возможность проследить распределение функций в коре на новом, системном, уровне. Была продемонстрирована тесная связь коры и подкорковых образований в реализации мозговой деятельности, тем самым окончательно размыты представления о локализации функций в определенной области коры. Изучение нейросетей достигло такого уровня, что одной из целей нейронауки стала структурно-функциональная модель организации нервной системы, которая позволила бы связать мозг, сознание и поведение. Необходимой основой для этого стало формирование представления о коннектоме – полной матрице структурных связей между центрами нервной системы. Проект создания коннектома предполагает описание их соединений на нескольких иерархических уровнях: макроуровне (связи между разными отделами коры и подкорковыми центрами), мезоуровне (между нейронами разных типов и между разными группами нейронов) и на уровне синаптических соединений [71].

Вторая гипотеза принадлежит G. Edelman и известна как «нейральный дарвинизм» [45]. В соответствии с нею во время развития коры больших полушарий проходят адаптационные процессы, связанные с селекционным отбором наиболее адаптированных соединений между нейронами. Такой отбор должен закономерно приводить к образованию устойчивых групп нейронов, участвующих в интегративной деятельности, связанной с восприятием, обучением и хранением информации.

Дальнейшие нейрофизиологические исследования и моделирование компьютерных искусственных нейросетей показало, что при обработке информации важную роль играют устойчивые группы нейронов – нейронные группировки или кластеры (cluster, CL). По формирующимся в настоящее время представлениям CL обладают рядом свойств и признаков, в числе которых – относительно

плотное взаиморасположение пирамидных нейронов, наличие общих источников афферентных волокон и сходных обратных связей, общее трофическое обеспечение, тесное взаимодействие между нейронами внутри CL [29].

Анализ пространственной геометрии самоорганизующихся рекуррентных нейросетей (сетей с самоконтролем на основе обратных циркуляционных связей) показал базовую организующую роль функциональных узлов сети и расстояний между ними. В качестве таких узлов могут рассматриваться отдельные нейроны, но намного целесообразнее рассматривать их группы, локализованные в пространстве [53, 78, 79]. Пример построения локальной распределенной сети с участием нейронных CL коры представлен на рис. 4. Приведенная схема основана на анализе соединений между различными типами кортикальных нейронов и их физиологии. Подавляющее большинство этих соединений являются внутрикорковыми и отражают связи между различными типами клеток (независимо от их числа и композиции в CL), которые позволяют выполнять возвратное возбуждение и торможение, усиление слабых входов из таламуса или других областей коры, а также контролировать баланс между возбуждением и торможением. По нашим данным наиболее часто в III подслое и слое IV в составе CL встречаются шипиковые звездчатые клетки, на которых образуют контакты таламокортикальные волокна.

Эти интернейроны оказывают возбуждающее действие на пирамидные нейроны вышележащих слоев коры, образуя контакты преимущественно на шипиках их апикальных дендритов. В V1 подслое и слое IV располагаются крупные корзинчатые нейроны – звездчатые клетки тормозного типа, образующие контакты на телах пирамидных нейронов. Кроме того, в составе CL могут быть тормозные звездчатые клетки разных типов – короткоаксонные нейроны, контактирующие с про-

ксимальными отделами дендритов пирамидных нейронов и обеспечивающих латеральное торможение между CL [28].

В настоящее время накопилось достаточно экспериментальных данных, свидетельствующих о том, что в центрах коркового типа нейроны проявляют большей частью групповую импульсную активность и редко проводят возбуждение в одиночку. Именно группы нейронов (нейронные CL) проходят адаптационный отбор и сохраняют групповую активность благодаря пластичности синаптических связей. CL участвуют в формировании функционально специализированных и иерархически организованных нейронных сетей, лежащих в основе интеллектуальной деятельности мозга и формирования его функциональных систем. По нашему мнению, само понятие «нейронный кластер» позволяет в некоторой степени объединить два подхода к изучению корковых формаций мозга: с позиций модульной организации и с позиций распределенных нейронных сетей. Нейронная группировка (нейронный кластер) может быть осмыслен в качестве упорядоченной дискретной морфофункциональной единицы коры, локализация которых может быть связана с конкретным цитоархитектоническим слоем (или его подслоем). Появление новых инструментов и подходов к исследованию мозга (МРТ, ПЭТ, иммуногисто- и цитохимия, конфокальная микроскопия, моделирование нейронных сетей и др.) позволяют более детально исследовать структурно-функциональную организацию коры головного мозга животных и человека и использовать эти данные для решения задач фундаментальной и практической медицины.

Исследования выполнены при поддержке программы РУДН «5–100».

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы / References

1. Адрианов О.С. О принципах структурно-функциональной организации мозга. Избранные труды. М.-Л.: Наука, 1999. 280 [Adrianov OS. On the principles of structural and functional organization of the brain. Selected works. Moscow-Leningrad: Nauka, 1999. 280] (in Russian).
2. Анохин П.К. Системогенез как общая закономерность эволюционного процесса. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 1948; 26(2): 81–97 [Anokhin PK. Sistemogenez kak obshchaya zakonomernost' evolyutsionnogo protsesssa. Bulletin of Experimental Biology and Medicine. 1948; 26(2):81–97] (in Russian).
3. Антонова А.М. Ансамблевая организация двигательной коры мозга человека. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1977; 11: 22–30 [Antonova AM. Ansamblevaya organizatsiya dvigatel'noi kory mozga cheloveka. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1977; 11:22–30] (in Russian).
4. Ахмадеев А.В., Калимуллина Л.Б. Ядерные и экранные центры – базисные конструкции нервной системы. Современные наукоемкие технологии. 2007; 7: 11–4 [Akhmadeev AV, Kalimullina LB. Nuclear and screen-type centers – basic constructions of nervous system. Modern high technologies. 2007; 7: 11–4] (in Russian).
5. Баарс Б., Гейдж Н. Массивы и карты. В кн: Мозг, познание, разум. М.: Лаборатория знаний, 2016. 124–9 [Baars B, Geidzh N. Massivy i karty. In: Mozg, poznanie, razum. Moscow: Laboratoriya znaniy, 2016. 124–9] (in Russian).
6. Бабминдра В.П., Брагина Т.А., Ионов И.П., Нуртдинов Н.Р. Структура и модели нейронных комплексов головного мозга. Л.: Наука, 1988. 96 [Babmindra VP, Bragina TA, Ionov IP, Nurtidinov NR. Struktura i modeli neironnykh kompleksov golovnoogo mozga. Leningrad: Nauka, 1988. 96] (in Russian).
7. Боголепова И.Н., Кротенкова М.В., Малофеева Л.И., Коновалов Р.Н., Агапов П.А. Архитектоника коры мозга человека: МРТ-атлас. М.: Издательский холдинг "Атмосфера", 2010. 216 [Bogolepova IN, Krotenkova MV, Malofeeva LI, Konovalov RN, Agapov PA. Arkhitektonika kory mozga cheloveka: MRT-atlas. Moscow: Atmosfera, 2010. 216] (in Russian).
8. Боголепова И.Н., Малофеева Л.И. Мозг мужчины, мозг женщины. М.: НЦН РАМН, 2014. 131–321 [Bogolepova IN, Malofeeva LI. Mozg muzhchiny, mozg zhenshchiny. Moscow: NTsN RAMN, 2014. 131–321] (in Russian).
9. Боголепова И.Н., Малофеева Л.И., Иллариошкин С.Н. Развитие идей акад. С.А. Саркисова в учении о строении и функции мозга человека. Асимметрия. 2019; 13(1): 5–12 [Bogolepova IN, Malofeeva LI, Illarioshkin SN. Razvitie idei akad. S.A. Sarkisova v uchenii o stroenii i funktsii mozga cheloveka. Journal of Asymmetry . 2019; 13(1): 5–12] (in Russian).
10. Богословская Л.С., Поляков Г.И. Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных. М.: Наука, 1981. 181 [Bogoslovskaya LS, Polyakov GI. Puti morfologicheskogo progressa nervnykh tsentrov u vysshikh pozvonochnykh. Moscow: Nauka, 1981. 181] (in Russian).
11. Заварзин А.А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. Избранные труды. М.-Л.: Медгиз, 1950; 3: 356 [Zavarzin AA. Ocherki po evolyutsionnoi gistologii nervnoi sistemy. Izbrannye trudy. Moscow-Leningrad: Medgiz, 1950; 3: 356] (in Russian).
12. Заварзин А.А. (мл). Труды по теории параллелизма и эволюционной динамики тканей. Л.: Наука; 1986. 194 [Zavarzin AA. (ml). Trudy po teorii parallelizma i evolyutsionnoi dinamiki tkanei. Leningrad: Nauka; 1986. 194] (in Russian).
13. Карамян А.И. Эволюция конечного мозга позвоночных. Л.: Наука, 1976. 253 [Karamyan AI. Evolyutsiya konechnogo mozga pozvonochnykh. Leningrad: Nauka. 1976. 253] (in Russian).
14. Кесарев В.С. Количественная архитектура мозга человека. Вестник АМН СССР. 1978; 12: 29–36 [Kesarev VS. Kolichestvennaya arkhitektonika mozga cheloveka. Vestnik AMN SSSR. 1978; 12: 29–36] (in Russian).

15. Краснощекова Е.И. Модульная организация нервных центров. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2007. 170 [Krasnoshchekova EI. Modul'naya organizatsiya nervnykh tsevtrov. Saint-Petersburg: Izd-vo SPbGU, 2007. 170] (in Russian).
16. Никитенко М.Ф. Эволюция и мозг. Минск: Наука и техника, 1969. 256 [Nikitenko MF. Evolyutsiya i mozg. Minsk: Nauka i tekhnika, 1969. 256] (in Russian).
17. Новожилова А.П., Бабминдра В.П. Кора полушарий большого мозга. В кн.: Руководство по гистологии. Под ред. Р.К. Данилова. СПб.: СпецЛит, 2001. 2: 542–52 [Novozhilova AP, Babmindra VP. Kora polusharii bol'shogo mozga. In: Rukovodstvo po gistologii. Pod red. RK. Danilova. Saint-Petersburg: SpetsLit, 2001. 2:542–52] (in Russian).
18. Обухов Д.К. Развитие идей А.А.Заварзина о строении и эволюции экранных центров ЦНС позвоночных и человека на современном этапе. Вестник ЛГУ. 2005; 3(3): 52–60 [Obukhov DK. Development of A.A. Zavarzin's ideas of structure and evolution about tissue systems of vertebrate and human CNS in modern situation. Vestnik LGU. 2005; 3(3):52–60] (in Russian).
19. Обухов Д.К., Андреева Н.Г. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных. М.: Юрайт, 2017. 384 [Obukhov DK, Andreeva NG. Evolyutsionnaya morfologiya nervnoi sistemy pozvonochnykh. Moscow: Yurait, 2017. 384] (in Russian).
20. Поляков Г.И. Основы систематики нейронов новой коры большого мозга человека. М.: Наука, 1973. 309 [Polyakov GI. Osnovy sistematiki neuronov novoi kory bol'shogo mozga cheloveka. Moscow: Nauka, 1973. 309] (in Russian).
21. Резников К.Ю. Пролiferация клеток мозга позвоночных в условиях нормального развития мозга и при его травме. М.: Наука, 1981. 150 [Reznikov KYu. Proliferatsiya kletok mozga pozvonochnykh v usloviyakh normal'nogo razvitiya mozga i pri ego travme. Moscow: Nauka, 1981. 150] (in Russian).
22. Саркисов С.А., Филлимонов И.Н., Кононова Е.П., Преображенская И.С. и др. Атлас цитоархитектоники коры большого мозга человека. М.: Медгиз, 1955. 280 [Sarkisov SA, Filimonov IN, Kononova EP, Preobrazhenskaya IS. i dr. Atlas tsitoarkhitektoniki kory bol'shogo mozga cheloveka. Moscow: Medgiz, 1955. 280] (in Russian).
23. Семенова Л.К., Васильева В.А., Цехмистренко Т.А., Шумейко Н.С. Особенности ансамблевой организации коры большого мозга человека от рождения до 20 лет. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1989; 97(12): 15–24 [Semenova LK, Vasil'eva VA, Tsekhmistrenko TA, Shumeiko NS. Osobennosti ansamblevoi organizatsii kory bol'shogo mozga cheloveka ot rozhdeniya do 20 let. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1989; 97(12):15–24] (in Russian).
24. Семченко В.В., Степанов С.С., Боголепов Н.Н. Синаптическая пластичность головного мозга (фундаментальные и прикладные аспекты). Омск: Омская обл. тип., 2008. 408 [Semchenko VV, Stepanov SS, Bogolepov NN. Sinapticheskaya plastichnost' golovnogogo mozga (fundamental'nye i prikladnye aspekty). Omsk: Omskaya obl. tip., 2008. 408] (in Russian).
25. Судаков К.В. Функциональные системы. М.: Изд-во РАМН, 2011. 320 [Sudakov KV. Funktsional'nye sistemy. Moscow: Izd-vo RAMN, 2011. 320] (in Russian).
26. Филлимонов И.Н. Избранные труды. М.: Медицина, 1974. 340 [Filimonov IN. Izbrannye trudy. Moscow: Meditsina, 1974. 340] (in Russian).
27. Филлимонов И.Н. Общие закономерности развития коры больших полушарий. Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1953; 2: 7–18 [Filimonov IN. Obshchie zakonomernosti razvitiya kory bol'shikh polusharii. Arkhiv anatomii, gistologii i embriologii. 1953; 2:7–18] (in Russian).
28. Цехмистренко Т.А., Васильева В.А., Обухов Д.К., Шумейко Н.С. Строение и развитие коры большого мозга. М.: Спутник Плюс, 2019. 538 [Tsekhmistrenko TA, Vasil'eva VA, Obukhov DK, Shumeiko NS. Stroenie i razvitie kory bol'shogo mozga. Moscow: Sputnik Plyus, 2019. 538] (in Russian).
29. Цехмистренко Т.А., Васильева В.А., Шумейко Н.С. Особенности модульной нейроархитектоники коры большого мозга человека от рождения до 7 лет. Естественные и технические науки. 2015; 6(84): 188–93 [Tsekhmistrenko TA, Vasil'eva VA, Shumeiko NS. Features modular neuroarchitecture of the cerebral cortex from birth to 7 years. Natural and technical sciences. 2015; 6(84): 188–93] (in Russian).
30. Abdel-Mannan O, Cheung A, Zolt'an Molnar FP. Evolution of cortical neurogenesis. Brain Res Bull. 2008; 75:398–404.
31. Aboitiz F, Montiel J, Lopez J. An hypothesis on the early evolution of the development of the isocortex. Brain Res. Bull. 2002; 57 (3/4):481–3.
32. Aboitiz F, Montiel J. Origin and Evolution of the Vertebrate Telencephalon, with Special Reference to the Mammalian Neocortex. Adv. Anat. Embryol. Cell Biology. 2007; 193:115.
33. Brodmann K. Brodmann's Localisation in the Cerebral Cortex. Translated from German by Laurence J Garey. London: Imperial College Press, 1909/1999.
34. Brown RE, Milner PM. The legacy of Donald O. Hebb: more than the Hebb synapse. Nat Rev Neurosci. 2003; 4(12):1013–9. doi: 10.1038/nrn1257.
35. Butler AB, Hodos W. Comparative vertebrate neuroanatomy: evolution and adaptation. N-Y.: Wiley-Liss Inc.; 2005. 380.
36. Butti C, Janeway CM, Townshend C, Wicinski BA, Reidenberg JS, Ridgway SH, Sherwood CC, Hof PR, Jacobs B. The neocortex of cetartiodactyls: A comparative Golgi analysis of neuronal morphology in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*), the minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*), and the humpback whale (*Megaptera novaeangliae*). Brain Struct Funct. 2015; 220: 3339–68. doi: 10.1007/s00429-014-0860-3.
37. Cajal SR. Histologie due Systeme Nerveux de l'Homme et des Vertebres. Paris: Maloine; 1909.
38. Callaway EM, Garg AK, Li P, Rashid MS. Color and orientation are jointly coded and spatially organized in primate primary visual cortex. Science. 2019; 364(6447):1275–9. doi: 10.1126/science.aaw5868.
39. Cerebral cortex. Comparative structure and evolution of cerebral cortex. Jones EG, Peters A. (eds), part II, 8B. New York.: Plenum Press, 1990. 560.
40. Da Costa NM, Martin KAC. Whose Cortical Column Would that Be? Front Neuroanat. 2010;

- 4(16):1–10. doi:10.3389/fnana.2010.00016.
41. *Dayan P, Abbott LF.* Theoretical Neuroscience Computational and Mathematical Modeling of Neural Systems. Cambridge-London: The MIT Press; 2001. 460.
 42. *Douglas RJ, Martin KA.* Neuronal circuits of the neocortex. Annual Review of Neuroscience. 2004 Jul 21;27(1):419–51.
 43. *Ebbesson SOE.* Comparative neurology of the telencephalon. New York: Plenum Press, Cop; 1980.
 44. *Edelman GM.* Neural Darwinism: Selection and reentrant signaling in higher brain function. Neuron. 1993 Feb;10(2):115–25.
 45. *Fairén A.* Cajal and Lorente de Nó on cortical interneurons: coincidences and progress. Brain Res Rev. 2007; 55(2):430–44.
 46. *Gleser II, Jacobs MS, Morgane PJ.* Implication of the initial brain concept for brain evolution in cetacea. Behav. Brain Sci. 1988; 11:75–116.
 47. *Haueis P.* The life of the cortical column: opening the domain of functional architecture of the cortex (1955–1981). Hist Philos Life Sci. 2016; 38(3):1–27. doi: 10.1007/s40656-016-0103-4.
 48. *Hebb DO.* The Organization of Behavior: A Neuropsychological Theory. New York: Wiley Publ. Corp; 1949. 335.
 49. *Horton JC, Adams DL.* The cortical column: a structure without a function. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. 2005 Apr 29;360(1456):837–62.
 50. *Hubel DH, Wiesel TN.* Anatomical demonstration of columns in the monkey striate cortex. Nature. 1969; 22:747–50. doi: 10.1038/221747a0.
 51. *Inan M, Crair MC.* Development of Cortical Maps: Perspectives From the Barrel Cortex. The Neuroscientist. 2007 Feb;13(1):49–61.
 52. *Kamimura R.* Cooperation-controlled learning for explicit class structure in self-organizing maps. The Scientific World Journal 2014; 1-24.
 53. *Manger PR.* Establishing order at the systems level in mammalian brain evolution. Brain Research Bulletin. 2005 Sep;66(4–6):282–9.
 54. *Molnar Z, Blakemore C.* How do thalamic axons find their way to the cortex? Trends Neurosci. 1995; 18:389–97.
 55. *Morgane PJ, Jacobs MS.* Comparative anatomy of the cetacean nervous system. In: Harrison R.J. (Ed.) Functional Anatomy of Marine Mammals. London – New York: Academic Press; 1972.
 56. *Morgane PJ, Jacobs VS, Galaburda A.* Conservative features of neocortical evolution in dolphin brain. Brain Behav. Evolut. 1985; 26: 176–84.
 57. *Mountcastle VB.* The columnar organization of the neocortex. Brain. 1997; 120(4):701–22.
 58. *Oelschläger H.* The dolphin brain – a challenge for synthetic neurobiology. Brain Res. Bulletin. 2008; 75:450–9.
 59. *O’Leary DD, Chou SJ, Sahara S.* Area patterning of the mammalian cortex. Neuron. 2007; 56(2):252–69.
 60. *Petersen C.* The functional organization of the barrel cortex. Neuron. 2007; 56:339–55. doi: 10.1016/j.neuron.2007.09.
 61. *Rakic P.* Confusing cortical columns. PNAS. 2008; 105(34):12099–100. doi: 10.1073/pnas.0807271105.
 62. *Rakic P.* Specification of cerebral cortical areas. Science. 1988; 241(4862):170–6.
 63. *Rakic P, Ayoub AE, Breunig JJ, Dominguez MH.* Decision by division: making cortical maps. Trends Neurosci. 2009; 32(5):291–301. doi: 10.1016/j.tins.2009.01.
 64. *Ramon-Moliner E.* Specialized and generalized dendritic patterns. In: Golgi Centennial symposium. N-Y.: Raven Press; 1975.
 65. *Sanides F.* Die Architektonik des Menschlichen Stirnhirns: Zugleich eine Darstellung der Prinzipien Seiner Gestaltung als Spiegel der Stammesgeschichtlichen Differenzierung der Grosshirnrinde. Berlin-N-Y.: Springer; 1976.
 66. *Sanides F.* The cyto-myeloarchitecture of the human frontal lobe and its relation to phylogenetic differentiation of the cerebral cortex. J. Hirnforsch. 1964; 6:269–82.
 67. *Sawaguchi T, Kubota K.* A hypothesis on the primate neocortex evolution- columns-multiplication hypothesis. Int. J. Neurosci. 1986; 30(1–3):57–64.
 68. *Sokolov VE, Ladygina TF, Supin AY.* Location of sensory zones in cerebral cortex of dolphin. Dokl. Biol. Sci. 1972; 202:1–6.
 69. *Striedter G.F.* Principles of brain evolution. Irvine: University of California; 2005.
 70. *Swanson LW, Lichtman JW.* From Cajal to Connectome and Beyond. Annual Review of Neuroscience. 2016 Jul 8;39(1):197–216. doi: 10.1146/annurev-neuro-071714-033954.
 71. *Swindale NV.* Is the cerebral cortex modular? Trends Neurosci. 1990; 13(12):487–92.
 72. *Swindler DR, Steklis HD, Dukelow R, Erwin J, Mitchell G.* Comparative primate biology. Vol. 4?: Neurosciences. N-Y.: A.R.Liss; 1988.
 73. *Szentagothai J.* The modular architectonic principle of neural centers. Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol. 1983; 98:11–61.
 74. *Szentagothai J.* The neuronal architectonic principle of the neocortex. Ann. Acad. Bras. Cienc. 1985; 57(2):249–59.
 75. *Szentagothai J, Arbib MA.* Conceptual models of neural organization: a report based on an NRP Work Session held Oct. 1-3, 1972 and updated by participants. Boston: Mass. Inst; 1974.
 76. *Tartarelli G, Bisconti M.* Trajectories and Constraints in Brain Evolution in Primates and Cetaceans. Human Evolution. 2006 Aug;21(3–4):275–87. doi: 10.1007/s11598-006-9027-007
 77. *Ten HJ, Akira Hori, Lammens M, Ten HJ.* Clinical neuroembryology: development and developmental disorders of the human central nervous system. Berlin: Springer; 2006. 518.
 78. *Ts’o DY, Zarella M, Burkitt G.* Whither the hypercolumn? The Journal of Physiology. 2009 Jun 12;587(12):2791–805. doi: 10.1113/jphysiol.2009.171082.
 79. *Yang H, Liu G.* Self-organized topology of recurrence-based complex networks. Chaos. 2013; 23(4). 043116. doi: 10.1063/1.4829877.

Поступила в редакцию 9.06.2019

Принята в печать 6.09.2019

Received 9.06.2019

Accepted 6.09.2019

Для цитирования: Обухов Д.К., Цехмистренко Т.А., Пуцина Е.В. Современные представления об эволюционном развитии и строении новой коры млекопитающих. Журнал анатомии и гистопатологии. 2019; 8(3): 96–107. doi: 10.18499/2225-7357-2019-8-3-96-107

For citation: Obukhov D.K., Tsekhmistrenko T.A., Pushchina E.V. Current views on the evolutionary development and structure of the mammal neocortex. Journal of Anatomy and Histopathology. 2019; 8(3): 96–107. doi: 10.18499/2225-7357-2019-8-3-96-107