

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧЕРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
«СТАВРОПОЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи

ШУЛУНОВА АНГЕЛИНА НИКОЛАЕВНА

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ПОЯСНОЙ КОРЫ ПРАВОГО И ЛЕВОГО ПОЛУШАРИЙ ГОЛОВНОГО
МОЗГА ОВЕЦ**

06.02.01 - диагностика болезней и терапия животных,
патология, онкология и морфология животных

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук,
профессор
Мещеряков Федор Александрович

Ставрополь - 2014

СОДЕРЖАНИЕ

	стр.
ВВЕДЕНИЕ.....	3
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	9
1.1. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИМБИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА.....	9
1.2. МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ.....	14
1.3. СТЕРЕОТАКСИЧЕСКИЙ МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА.....	24
1.4. ЦИТОАРХИТЕКТОНИКА ПОЯСНОЙ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ.....	27
2. СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	33
2.1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	33
2.2. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ АНАЛИЗ.....	39
2.2.1 Структурные особенности поясной коры правого и левого полушарий головного мозга овец.....	39
2.2.2 Морфометрические данные мозгового отдела черепа и полушарий головного мозга овец.....	46
2.2.3 Морфометрические данные поясной коры овец.....	50
2.2.4 Морфометрические данные поясной коры овец на разных стереотаксических уровнях.....	53
2.2.5 Морфометрическая асимметрия поясной коры овец правого и левого полушарий.....	58
2.2.6 Микроскопическая структура поясной коры головного мозга овец.....	68
2.2.7 Микроморфометрические параметры поясной коры овец.....	79
3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	87
4. ВЫВОДЫ.....	90
5. ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ.....	92
6. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	93

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Изучение морфологии и функций центральной нервной системы животных и человека является актуальным направлением отечественной науки.

Исследование лимбической системы головного мозга у продуктивных животных представляет особый интерес, так как эта структура является высшей инстанцией ауторегуляции обменных процессов организма (Ф. А. Мещеряков, 1971; Г. В. Курбанова, 2000).

Ставрополье является центром тонкорунного овцеводства (В. А. Мороз, 2005), поэтому исследование головного мозга у овец имеет практическое значение при различных формах патологии центральной нервной системы. Кроме того, изучение структур головного мозга имеет теоретическое значение в сравнительной морфологии и физиологии. Овцы, относящиеся к классу млекопитающие, обладают высоким развитием нервной системы, в частности коры больших полушарий, что позволяет им быстро приспосабливаться к меняющимся условиям внешней среды (М. А. Воронин, И. И. Некрасова, 2005).

Известно, что головной мозг функционирует как единое целое, однако большой интерес представляет исследование морфофункциональных особенностей отдельных структур в правом и левом полушарии (В. В. Абрамов, Т. Я. Абрамова, 1996; В. Ф. Фокин, Н. В. Пономарева, 2004; Т. А. Цехмистренко, В. А. Васильева, Н. С. Шумейко, 2012; И. Н. Боголепова, Л. И. Малофеева, 2003, 2004, 2013; П. А. Агапов, И. Н. Боголепова, 2013; П. А. Агапов, А. Д. Антюхов, И. Н. Боголепова, 2014). А одним из перспективных направлений анатомии центральной нервной системы является изучение индивидуальной variability симметричных образований мозга (И. Н. Боголепова, 2000, 2002; И. Н. Боголепова, Л. И. Малофеева, 2003, 2007; С. Е. Байбаков, 2005, 2011; I. N. Bogolepova, L. I. Malofeeva, 2004, 2008).

Изучение морфологии лимбической системы полушарий головного мозга в половом, возрастном и индивидуальном аспектах позволит рассматривать

асимметрию как динамический процесс, отражающий внутривидовые особенности животных.

Для понимания механизмов функциональной асимметрии мозга большое значение имеет исследование особенностей структурной организации коры правого и левого полушарий (И. Н. Боголепова, 2002).

Выявление и изучение специализации полушарий мозга у животных позволит понять происхождение и роль церебральной асимметрии у человека с эволюционной точки зрения, а с экспериментальной - даст возможность более глубокого исследования механизмов этой важнейшей особенности головного мозга (В. Л. Бианки, 1985).

Анализ цитоархитектоники поясной коры дает возможность исследования особенностей функций нейронов и нейронных ансамблей. А благодаря изучению структур на различных стереотаксических уровнях становится возможным установить координаты отдельных образований поясной коры.

Исследование головного мозга с применением стереотаксической методики даст новую возможность изучить структуры в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, что позволит глубже понять анатомо-топографические особенности лимбической коры.

Изучение корреляционных связей между размерами черепа и морфометрическими данными отдельных структур головного мозга и представляется в значительной степени актуальным, поскольку, полученные регрессионные зависимости могут быть использованы для стереотаксических расчетов в нейрохирургии и дальнейших стереотаксических исследованиях.

Степень разработанности. В современной морфологии практически отсутствуют данные о количественных характеристиках головного мозга (С. Е. Байбаков, 2011). Имеются сведения о размерах полушарий и отдельных структур мозга парнокопытных животных (М. Ф. Никитенко, 1970). В работах, посвященных изучению лимбической системы, акцент сделан на физиологическую и биохимическую характеристику структур (Ф. А. Мещеряков, 1971; А. В. Червяков, В. Ф. Фокин, 2007; Е. С. Петросиенко, И. И.

Черемушникова, С. В. Нотова, 2011; С. А. Козловский и т. д., 2012). Описаны функциональные изменения в поясной извилине у человека при алкоголизме, наркозависимости, шизофрении, болезни Альцгеймера (Н. В. Евсюкова, 2008). Морфология лимбической коры исследована на микроскопическом уровне у человека и разных видов животных (И. Н. Боголепова, 2006, 2007; И. Н. Боголепова, Л. И. Малофеева, 2007). Макро- и микроскопические параметры лимбической коры у овец не изучены. Сравнение морфометрических данных правого и левого полушарий у животных разных возрастов обоих полов даст возможность проследить изменения параметров лимбической коры в процессе онтогенеза и выявить гендерные различия у овец.

Цель и задачи исследования. Целью наших исследований явилось изучение морфологических особенностей поясной коры правого и левого полушарий головного мозга овец.

В соответствии с целью исследования перед нами были поставлены следующие задачи:

1. Изучить морфологические особенности поясной коры правого и левого полушарий головного мозга овец с учетом пола и возраста.
2. Определить морфометрические данные поясной извилины, борозды мозолистого тела, поясной, генуальной и эктогенуальной борозд правого и левого полушарий на разных стереотаксических уровнях.
3. Установить наличие морфологической межполушарной асимметрии.
4. Изучить микроскопические особенности поясной коры головного мозга овец на разных стереотаксических уровнях.

Научная новизна. Впервые описаны структурные и морфометрические особенности поясной коры правого и левого полушарий головного мозга овец на различных стереотаксических уровнях. Представлены морфометрические данные размеров поясной извилины, поясной борозды, борозды мозолистого тела, генуальной и эктогенуальной борозд на различных стереотаксических уровнях у овец. Выявлены индивидуальные, половые и возрастные изменения структур поясной коры у овец и доказано наличие межполушарной асимметрии по

морфологическим и морфометрическим параметрам. Впервые у овец описан клеточный состав поясной коры и определена толщина цитоархитектонических слоев.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты исследования расширяют и дополняют сведения о макро- и микроморфологии лимбической системы овец. Представленные данные свидетельствуют о вариабельности структур поясной коры у овец в зависимости от пола, возраста и их топографии, что имеет важное практическое значение для нейропатологии и нейрохирургии. Сведения о морфологических особенностях структур головного мозга овец могут быть использованы в научных целях при изучении ауторегуляции вегетативных процессов, адаптации пищеварительной системы, поведенческих пищевых реакций, а также при составлении учебных и справочных пособий, чтении лекций и проведении занятий по анатомии, гистологии, нормальной и патологической физиологии и ветеринарной хирургии в учебных заведениях биологического профиля.

Результаты научных исследований вошли в отчеты по научно-исследовательской работе ФГБОУ ВПО «Ставропольский государственный аграрный университет» за 2010-2014 гг. Материалы исследований используются в учебном процессе и научных исследованиях в ФГБОУ ВПО «Ставропольский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВПО «Воронежский государственный аграрный университет имени Императора Петра I», ФГБОУ ВПО «Ивановская государственная сельскохозяйственная академия имени академика Д.К. Беляева», ФГБОУ ВПО «Горский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВПО «Башкирский государственный аграрный университет», в УО «Витебская ордена «Знак Почёта» государственная академия ветеринарной медицины», ФГБОУ ВПО «Саратовский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВПО «Омский государственный аграрный университет имени П. А. Столыпина», ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный аграрный университет», ФГБОУ ВПО «Новосибирский государственный аграрный университет». Приняты к внедрению в научно-исследовательскую работу в ГНУ

«Северо-Кавказский зональный научно-исследовательский ветеринарный институт РАСХН» и практическую деятельность ветеринарных специалистов ГБУ «Арзгирская районная СББЖ» Ставропольского края, БУ «Целинная районная СББЖ» Республики Калмыкия.

Методология и методы исследования. Методологической основой нашего исследования является изучение структурных и морфометрических особенностей поясной коры правого и левого полушарий на макро- и микроскопическом уровне с применением статистического анализа. Особенностью нашей работы является применение стереотаксической методики для изучения морфологических особенностей головного мозга овец.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Морфометрические параметры поясной коры головного мозга овец изменяются в зависимости от пола и возраста.
2. Различия конфигурации и морфометрических параметров структур поясной коры правого и левого полушарий у овец обусловлены индивидуальными особенностями.
3. Цитоархитектоника поясной коры овец вариабельна и обусловлена возрастом и топографией структур.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность результатов исследований основана на том, что морфометрические данные получены с использованием современных методов исследования и статистически обработаны. Результаты исследования опубликованы в рецензированных источниках и апробированы на специализированных научных конференциях.

Основные положения диссертации доложены, обсуждены и получили положительную оценку на Международной научно-практической интернет-конференции, посвященной 80-летию кафедры физиологии Ставропольского государственного аграрного университета "Управление функциональными системами организма" (г. Ставрополь, 2010), на 75-й научно-практической конференции "Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных" (г. Ставрополь, 2011), на I Международной

научно-практической интернет-конференции "Современные направления в диагностике, профилактике и терапии заболеваний животных" (г. Ставрополь, 2011), на 76-й научно-практической конференции "Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных" (г. Ставрополь, 2012), на Международной научно-практической интернет-конференции "Научный поиск - животноводству России" (г. Ставрополь, 2013), на X Международной научно-практической конференции "Настоящие исследования и развитие - 2014" (г. София, 2014), на 78-й научно-практической конференции "Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных" (г. Ставрополь, 2014).

Личный вклад соискателя. Все макро- и микроморфологические исследования, а также статистическая обработка полученных результатов произведены непосредственно автором в течение четырех лет.

Доля участия соискателя при выполнении работы составляет 90 %.

Публикации результатов исследований. По материалам исследований опубликовано девять печатных работ, в которых отражены основные положения и выводы по теме диссертации, в том числе пять работ в изданиях, включенных в Перечень российских рецензируемых научных журналов и изданий для опубликования основных научных результатов диссертаций («Вестник ветеринарии», «Вестник Саратовского ГАУ», «Вестник АПК Ставрополя», «Известия Оренбургского ГАУ»).

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 113 страницах и состоит из введения, обзора литературы, собственных исследований, заключения, выводов, практических предложений и списка литературы. Работа иллюстрирована 15 таблицами и 30 рисунками. Список литературы содержит 194 источника, в том числе 64 зарубежных.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛИМБИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Впервые область головного мозга, расположенная вокруг ствола мозга и названная позднее McLean лимбической системой, была упомянута анатомом Полем Брока [77, 166]. Позже появилось более подробное описание этой области. В настоящее время идет активное изучение лимбической системы учеными в области анатомии, гистологии, физиологии. Проявленный интерес обусловлен значением функций, выполняемых данной структурой, для человека и животных.

На данный момент нет полного морфологического описания лимбической системы, как и нет четких границ, но уже ясно, что структуры этой области представляют собой единую систему с многочисленными связями.

Лимбическая система - это комплекс структур конечного, промежуточного и среднего мозга, включающий в себя филогенетически древние образования, такие как гиппокамп, обонятельные луковицы и более молодые, расположенные на медиальной поверхности головного мозга: лимбическая кора (поясная извилина, извилина гиппокампа, зубчатая извилина). Кроме того авторы Ф. А. Мещеряков, Г. В. Курбанова, И. Н. Боголепова, Л. И. Малофеева, Л. Р. Муталова, Н. В. Евсюкова, К. С. Арбаев, Н. К. Хайтметова и многие другие, сюда относят миндалевидный комплекс, сосцевидные тела, свод, передние ядра таламуса [73, 70, 62, 27, 23, 24, 77, 50, 61, 63]. По словам И. Н. Филимонова, лимбическая кора является переходом от старой коре к новой [108].

Структуры лимбической системы создают связи с корой больших полушарий, промежуточным (круг Пейпеца) и средним мозгом [36]. Нисходящие пути так называемого "эмоционального круга Пейпеца" связывают корковые структуры лимбической системы с ретикулярной формацией и гипоталамусом. Таким образом, лимбическая система участвует в поддержании гомеостаза и регуляции цикла "сон-бодрствование" [103, 77, 169].

Гиппокамп образует анатомические и функциональные связи с поясной извилиной, стриопаллидарной системой, преоптической областью, таламусом, гипоталамусом, островком, в связи с чем является центральным звеном лимбической системы, принимающей участие в регуляции деятельности пищеварительной системы, тогда как поясная извилина - проекционной зоной коры больших полушарий. Благодаря связям гиппокампа с основными структурами лимбической системы возникают те или иные эмоции, а вследствие эфферентных взаимодействий осуществляются соматические и вегетативные реакции эмоционального поведения [50, 70].

Формирование борозд и извилин начинается в эмбриональный период и продолжается после рождения. Вначале образуются первичные, а затем вторичные и третичные борозды и извилины коры. В процессе формирования наблюдаются значительные различия в рисунке борозд и извилин на уровне отрядов, семейств, родов, видов и даже индивидуальном уровне [11].

Поясная кора головного мозга, входящая в состав лимбической системы, имеет общность морфологии у разных видов млекопитающих, однако имеются и видовые особенности. Так у крыс и зайцев очень узкое мозолистое тело. У кошек отсутствует гениальная борозда, сплениальная борозда лежит параллельно мозолистому телу, крестовидная борозда глубокая, располагается на медиальной поверхности полушарий, идет косо, со сплениальной не сливается. У собак гениальная борозда постоянная, форма изменчива, крестовидная борозда глубокая, располагается на внутренней и наружной поверхности полушарий, также имеются переднекрестовидная (непостоянная) и заднекрестовидная (постоянная) борозды [44, 64, 62, 10, 57].

Медиальная поверхность полушарий сельскохозяйственных животных также имеет видовые особенности. Так у свиней гениальная борозда состоит из двух отрезков, постсплениальная борозда короткая, поверхностная, пререзает поясную извилину, в некоторых случаях может выходить на заднюю поверхность полушарий, крестовидная борозда глубокая, располагается вдоль медиального края, петлевая борозда также глубокая, начинается на медиальной и выходит на

дорсальную поверхность полушарий. У крупного рогатого скота поясная извилина пререзается вертикальными неглубокими третичными и отростками основных борозд, петлевая борозда короткая, глубокая, расположена на медиальной поверхности. У лошади петлевая и крестовидная борозды глубокие, начинаются на внутренней поверхности полушарий и выходят на наружную [44, 64, 62, 10, 57].

Основным компонентом лимбической коры является поясная извилина, расположенная на медиальной поверхности полушарий. Поясная извилина огибает мозолистое тело и отделяется неглубокой постоянной бороздой мозолистого тела. Дорсально ее отграничивает постоянная глубокая поясная борозда, которая начинается в каудальной части полушария, идет рострально и поднимается на дорсальную поверхность головного мозга в составе крестовидной борозды. Поясная борозда разделяется на каудальную и ростральную. Ростральная часть, именуемая генуальной бороздой, делит поясную извилину на дорсальную и вентральную части и огибает колена мозолистого тела. Над генуальной располагается эктогенуальная борозда, идущая параллельно [11, 73, 64, 62, 57].

Перпендикулярно поясной борозде располагаются неглубокие, непостоянные борозды. Маргинальная борозда нижней частью сливается с поясной в большинстве случаев, а верхняя устремляется дорсально, не всегда достигая поверхности полушарий. Петлевая борозда спускается с дорсальной поверхности не доходя до поясной борозды [11, 73, 64, 62, 57].

Каудальная часть поясной извилины пререзается неглубокой постоянной энтосплениальной бороздой, идущей параллельно поясной борозде [11, 73, 64, 62, 57].

Лимбическую систему рассматривают как центр интеграции вегетативных и соматических компонентов реакций иерархически более высокого уровня - эмоциональных и мотивационных состояний, сна, ориентировочно-исследовательской активности. С лимбической системой связано проявление таких реакций организма как голод, жажда, страх, ярость, половое возбуждение

[115]. Поясная кора относится к "подкрепляющей" системе мозга и является одной из ключевых структур лимбической системы, ответственной за формирование эмоциональной окраски поведения человека [106].

Исследование цингулярной коры (кора поясной извилины) вызывает пристальный интерес ученых в области нейрокогнитивной психологии. По данным С. А. Козловского и соавторов, эта область лимбической системы получает афферентные сигналы от передней группы ядер таламуса, а эфферентные импульсы направляются в парагиппокампальную извилину, а затем в гиппокамп. Также цингулярная кора имеет многочисленные двусторонние связи с лобной, теменной и затылочной корой больших полушарий. Однако, не смотря на большое количество публикаций, функциональная роль поясной коры до сих пор остается спорной [96, 183].

Многочисленные работы по изучению функциональной активности цингулярной коры у человека показали, что разные ее отделы дают неравнозначные когнитивные эффекты. Так роль переднего отдела коры состоит в выполнении действий, требующих произвольного контроля и подавлении и отвержении не существенной информации, извлечении эмоциональной памяти. Поражение этой области приводят к трудности в процессах запоминания [96, 184, 141, 135, 163, 149, 144].

Предполагается, что передняя поясная кора играет роль в разнообразных автономных функциях организма человека (регуляция кровяного давления и сердечного ритма), а также в таких процессах, как принятие решения, эмпатии, управление импульсивностью и эмоциями [152, 153, 168].

Активность задней цингулярной коры наблюдается при автобиографических воспоминаниях, узнавании знакомых слов, предметов, мест, в момент выбора рискованного варианта и выделения полезной информации [96, 164, 165, 148].

Функциональная роль ретроспективной области коры поясной извилины заключается в участии в эмоциональных процессах, пространственной ориентации и ориентировке в знакомых местах [171, 155, 172, 154].

Экспериментально, путем электрической стимуляции, А. Ф. Мещеряковым и К. В. Судаковым доказано участие переднемедиальных отделов поясной коры крыс в формировании оборонительного поведения [68].

В исследованиях Ф. А. Мещерякова показано, что в лимбической системе головного мозга овец локализованы центры различных вегетативных рефлексов (усиление и торможение моторики преджелудков, жвачный процесс, дефекация, мочеиспускание, прием корма в гиппокампе; поисковая реакция, прием корма, глотание, жвачный процесс, возбуждение, беспокойство, урежение сокращений преджелудков, сердечных сокращений, урежение или учащение дыхания, активация деятельности толстого кишечника - в лимбической коре) и т. д. [73].

Структуры лимбической системы у овец осуществляют высшую ауторегуляцию моторной деятельности пищеварительного тракта, а именно, усиление или торможение моторики преджелудков, а также проявление различных вегетативных и пищевых реакций [73].

Ростральная и затылочная области поясной извилины вызывают такие пищевые реакции как поиск и прием корма, глотание с усилением моторики всех отделов многокамерного желудка. В центральной области находятся центры, способствующие появлению жвачного процесса. Дорсальная зона этой области обеспечивает торможение моторной деятельности преджелудков и усиление сердечной и дыхательной деятельности [73].

Лимбическая кора вместе с гипоталамусом является наиболее насыщенной структурой по проявлению различных вегетативных реакций [73].

Исследования Т. Ф. Соколовой, Д. Е. Турок, С. С. Степановой показали, что при разрушении структур лимбической системы нарушается координация между вегетативными и соматическими компонентами поведенческого акта. В раннем онтогенезе нарушения более глубокие и длительные, что может свидетельствовать о более раннем формировании лимбической коры, необходимом для обеспечения адаптационных процессов [105].

Таким образом, лимбическая система головного мозга человека и животных, являясь центром различных вегетативных и психических реакций,

несомненно, представляется интересным объектом изучения для нейроморфологов и нейрофизиологов. В настоящее время отсутствуют исследования макро- и микроструктуры поясной коры у сельскохозяйственных животных, тогда как именно эта область головного мозга является местом функциональной локализации обменных процессов.

1.2. МЕЖПОЛУШАРНАЯ АСИММЕТРИЯ

Изучение крайне актуального вопроса, касающегося «симметрии-асимметрии» это, прежде всего, философское осмысление присутствия этого феномена в живой природе, который проявляет себя как фундаментальная основа адаптации организма животных и человека [122].

Симметрия в биологии представляется как некая гармония, при которой отмечается пропорциональность, уравновешенность, согласованность. Она заключается в том, что сходные части тела организма повторяются вокруг оси симметрии. Существует множество форм проявления: билатеральная, радиальная, шаровая и т. д. [104].

Вместе с идеей симметричности живых объектов появилось понятие об отклонении, свойственном различным структурам организма - асимметрии. Выделяют физиологическую, встречающуюся во всех живых системах и вырабатываемую в процессе онтогенеза, и патологическую формы асимметрии. В живой природе одни виды асимметрии превосходят другие [104].

Асимметрия, наряду с основными свойствами, является характерной особенностью живого организма и проявляется на всех уровнях биологической организации [8].

В процессе эволюции наблюдается увеличение форм асимметричной организации, тогда как разнообразие симметрии прогрессивно уменьшается [18, 112]. Функциональные различия симметричных органов в живом организме имеют определенные преимущества за счет односторонней специализации на

одной функции и возможности контролировать несколько функций одной парной структурой [18, 84].

Головной мозг животных и человека симметричен по наличию структур, морфология и размеры которых имеют межполушарные различия. Для решения сложных задач мозг приобрел свойство функциональной асимметрии [104].

Структурная и функциональная межполушарная асимметрия выявлена у человека [21, 26, 121, 4, 5, 180] и животных [73, 18].

Вопрос, отражаются ли морфологические различия коры больших полушарий головного мозга, которые даже могут служить их материальной основой, на функциональных проявлениях, остается крайне актуальным [100, 125]. В. Л. Бианки полагает, что функциональная асимметрия вовсе не обязательно должна сопровождаться морфологической [18], тогда как Е. Ю. Крысова утверждает, что структурные различия полушарий являются основой функциональных [59].

В некоторых случаях при выраженной морфологической асимметрии не обнаружено асимметрии в поведении животных [147], в других выявлены значительные различия функций правого и левого полушарий при отсутствии структурной асимметрии [137]. Эволюционно различия морфологии структур головного мозга несколько опережают функциональную асимметрию [104].

Проблема межполушарной асимметрии привлекает внимание ученых различных направлений еще с XIX века. Впервые о функциональной неравнозначности правого и левого полушарий стало известно из исследований организации речевой деятельности. После поражения отдельных областей левого полушария были выявлены нарушения моторной речи и её понимания. В результате этих и других клинических наблюдений левое полушарие стало рассматриваться как доминантное, правое - как субдоминантное [142].

Позже эти сведения были опровергнуты в исследованиях на пациентах с расщепленным мозгом и разработана концепция парциального доминирования, или теория комплементарности полушарий [95]. Согласно теории, левое полушарие человека специализируется на вербально-символических функциях, а

правое - на пространственно-синтетических. Считается, что у животных левое полушарие связано с восприятием и передачей коммуникации, правое - с пространственными и эмоциональными аспектами поведения [151].

Долгое время полагали, что межполушарная асимметрия характерна только для человека, и существование у животных этого феномена подвергалось сомнению. Считалось, что функциональная межполушарная асимметрия является "прежде всего, достоянием эволюции гоминид, особенно человека, и возникла в результате становления социального характера его деятельности и поведения" [6]. Но позже в экспериментальных исследованиях многократно доказано наличие функциональных и структурных различий правого и левого полушарий и у различных видов животных [18, 42, 43, 91, 92, 48, 86, 35, 66, 74, 75, 174].

В настоящее время у человека структурные различия полушарий головного мозга выявлены только в корковых полях, ответственных за речь и ориентацию в пространстве. Асимметрия заключается в неодинаковом строении борозд и извилин, площади корковых полей, плотности и размере нейронов отдельных цитоархитектонических слоев [24, 32]. По словам С. В. Алексеенко, эти различия полей по базовым морфологическим показателям могут служить доказательством особой биологической значимости межполушарной асимметрии на корковом уровне [9].

Доказано, что у взрослых людей левое полушарие преобладает в размерах над правым по ряду показателей: длина и ширина полушарий, ширина затылочной области, плотность серого вещества, а также отмечено, что поясная извилина в левом полушарии двойная, в правом - одинарная [104].

На сегодняшний день накоплено большое количество сведений о наличии структурных различий правого и левого полушарий мозга у животных, а именно, асимметричное расположение борозд в височной области у кошек и обезьян, превосходство по размеру и весу правого полушария у мышей, крыс, кроликов, кошек, большая толщина коры правого полушария у крыс [18], неодинаковое количество нейронов в первичных корковых полях у крыс [174].

Ф. А. Мещеряковым и А. Ф. Мещеряковым отмечена асимметричная конфигурация борозд и извилин дорсо-латеральной поверхности правого и левого полушарий, а именно сильвиевой борозды у крупного рогатого скота. Авторы предполагают сопровождение морфологической асимметрии функциональными различиями полушарий [69].

Имеется множество фактов наличия и функциональной межполушарной асимметрии у животных, стоящих на разных ступенях эволюционной лестницы. Но эти асимметрии рассматриваются в качестве предшественников асимметрии мозга человека [59]. С эволюционной точки зрения отмечено прогрессивное уменьшение разнообразия форм симметрии, тогда как асимметричная организация, напротив, усложняется по мере увеличения уровня организации животных [104].

Помимо структурных и функциональных асимметрий, имеются данные о наличии биохимических различий в правом и левом полушарии у животных [18, 104].

При исследовании феномена асимметрии полушарий головного мозга отмечены критерии индивидуальной вариабельности. Для характеристики различных морфологических критериев корковых и подкорковых образований необходимо учитывать выраженность индивидуальных особенностей разных полушарий мозга. И. Н. Боголепова и соавторы предполагают, что различный уровень структурной асимметрии цитоархитектонических формаций мозга человека определяет его индивидуальную вариабельность и когнитивные способности [117].

У человека факт наличия морфологической асимметрии, специфичной для вида, считают установленным, в отношении животных однозначного ответа нет, что может быть связано с изучением данного феномена на ограниченном видовом составе (лабораторные животные) [18].

На молекулярном уровне асимметрия проявляется в так называемой лево- и правовращающейся форме белков и аминокислот, различающихся по физико-

химическим свойствам. Причем все белки животных и человека построены только из левовращающихся форм аминокислот [114, 79].

Известно проявление асимметрии на уровне отдельных клеток, так имеются данные о спиралевидном росте отростков нейронов в культуре ткани сетчатки правого и левого глаз золотой рыбки [158].

Также асимметрия имеет место быть и в отдельных органах живого организма, таких как почки, легкие, яичники, семенники и, конечно же, головной мозг. Считается, что все парные органы человека и животных функционально симметричны и выполняют идентичные функции, полушария мозга в этом отношении исключение [44, 190].

В исследованиях Ф. А. Мещерякова по изучению функционального значения различных нервных структур было отмечено, что анатомическое строение гипоталамуса и лимбической системы имеет различную конфигурацию симметричных образований и электростимуляция структур справа и слева не всегда дает одни и те же реакции. Выделено несколько вариантов функционирования симметричных отделов гипоталамуса, таламуса, гиппокампа и лимбической коры: 1 - полное соответствие реакций справа и слева; 2 - проявление реакций одного и того же комплекса; 3 - абсолютное несоответствие реакций противоположной стороны головного мозга. Наиболее часто наблюдались реакции, отражающие один процесс в правом и левом полушариях головного мозга. Автор обуславливает такое проявление ответных вегетативных реакций анатомическим и функциональным сближением структур, ответственных за выполнение разнородных функций организма [73, 70].

В литературе имеются сведения о функциональной асимметрии некоторых структур, относящихся к лимбической системе у человека: гиппокампа, миндалина и гипоталамуса. Активация правой части гиппокампа и миндалина происходит при восприятии и запоминании наглядно-образного материала, а также при состоянии эмоционального напряжения. В левом гипоталамусе наблюдается активность при пищевых и оборонительных реакциях [101].

Помимо морфофункциональной асимметрии головного мозга имеются данные о биохимических различиях правого и левого полушарий, которые, по мнению некоторых авторов, относятся к числу материальных основ межполушарной асимметрии. Существуют исследования, согласно которым содержание норадреналина, дофамина, холинацетилтрансферазы, а также жирных кислот в левом полушарии достоверно больше, чем в правом. Приведенные данные в некоторой степени объясняют преобладание объема левого полушария над правым у взрослых людей, так как исследуемые соединения являются медиаторами нервной системы, а свободные жирные кислоты субстратом - для них [44, 55].

Измерение биохимических показателей в конкретных областях коры продемонстрировано на примере Н-ацетиласпартата, креатина и инозитола в лобной и теменной долях. Для лобной доли характерно повышение содержание Н-ацетиласпартата и креатина в правом полушарии, а для теменной доли преобладание этих веществ и инозитола в левом полушарии головного мозга [160].

В исследованиях содержания тиреотропного релизинг-гормона в разных долях гипоталамуса выявлено, что во всех трех ядрах (вентромедиальном, дорсальном и паравентрикулярном) содержание гормона преобладает в левой доле железы. Ряд авторов отметили связь деятельности эндокринной системы с межполушарной асимметрией [186].

Индийскими учеными проведен опыт по сопоставлению биохимических показателей крови и доминирующего полушария. В результате выявлено, что содержание ГМГ-КоА-редуктазы, долихола, холиновой кислоты и никотина увеличено у всех правополушарных и у 50% левополушарных. Содержание сывороточного магния, убихинона и активность эритроцитарной Na-K-АТФазы, тирозина, норадреналина и морфина крови напротив снижено у всех правополушарных и у 50% левополушарных. Как отмечают сами авторы, результаты нельзя назвать абсолютно достоверными [162].

Установлено, что функциональная межполушарная асимметрия может влиять не только на психические процессы, но и на различные биохимические показатели крови [121].

Одним из перспективных направлений в изучении проблемы межполушарной асимметрии являются исследования, посвященные ее становлению в процессе онтогенеза человека. Они позволяют проанализировать механизмы формирования и динамики асимметрии на протяжении всей жизни, начиная с самых ранних этапов развития. В настоящее время не существует единой теории онтогенеза функциональной асимметрии полушарий, несмотря на многочисленные попытки создать ее. В последние десятилетия произошла смена теории тотального доминирования левого полушария. Исследователи перешли к гипотезе парциальной доминантности и взаимодействия полушарий [95, 88].

И. В. Соболева и соавторы определяют профиль функциональной межполушарной асимметрии сочетанием моторных, сенсорных и психических асимметрий, называемым латеральным фенотипом, который определяет индивидуальные особенности мыслительной деятельности человека [54].

Однако принято выделять отдельно доминантность по речи, слуху, зрению, мануальному предпочтению у детей, которая создает множество вариантов асимметрии, тогда как крайние типы латерализации отрицательно влияют на психическое развитие. В процессе онтогенеза проявляется направление и степень выраженности асимметрии, в то же время происходит задержка латерализации функций, нарушающая эмоциональное и когнитивное развитие. К зрелому возрасту специализация функций полушарий достигает максимума, после чего степень проявления снижается с возрастом [7, 49, 52, 47, 93, 94, 98, 133, 138, 193].

В процессе онтогенетического развития происходит становление индивидуального профиля функциональной межполушарной асимметрии, изменяющегося в зависимости от пола и возраста. Однако существует и обратное мнение о неизменности основных параметров асимметрии в разных возрастных группах [133, 161, 188].

В. М. Поляков и Л. И. Колесникова утверждают, что у человека в процессе индивидуального развития происходит постоянное изменение функциональной асимметрии от более простых проявлений в начале жизни к более сложным, однако единства объяснений механизмов нарастания асимметрии полушарий головного мозга на начальных этапах онтогенеза не существует до сих пор [88].

Сроки возникновения межполушарной асимметрии в виде анатомических, физиологических и функциональных проявлений К. А. Семенова и Т. Г. Шамарин связывают с периодом внутриутробного развития человека [99]. Исследования R. Hering-Nanit и соавторов показали, что уже на 20-22 неделе беременности у эмбрионов объем левого полушария преобладает над правым [136]. По данным D. L. Molfese, R. B. Freeman, D. S. Palermo у новорожденных признаки асимметрии, заключающиеся в морфологии коры больших полушарий и моторных функциях (коленный, хватательный рефлекс, рефлекс Моро), проявляются уже с первых дней жизни [99, 167]. У детей двухлетнего возраста доминирование объема полушарий изменяется в пользу правого [177, 100], тогда как у взрослых возобновляется преобладание левого полушария [193].

По мнению многих авторов, процессы формирования межполушарной асимметрии у детей в период до двух лет связаны с созреванием мозолистого тела, после десяти лет доминирующую роль играет формирование биполушарной организации головного мозга [88, 157].

Имеются ряд исследований, доказывающих зависимость функциональной асимметрии от размеров мозолистого тела. А. Dorion и соавторы отмечают снижение выраженности межполушарной асимметрии при увеличении мозолистого тела у мужчин [159]. У собак, по данным А. А. Aydinlioglu и соавторов, предпочтение правой грудной конечности сопровождается большими размерами мозолистого тела [185]. Аналогичные результаты получены S. Schmidt и соавторами в исследованиях на мышах с недоразвитием мозолистого тела [176].

На формирование функциональной асимметрии также оказывают влияние социальные факторы [88].

Завершение процесса становления латерализации полушарий заканчивается в возрасте семи лет [60, 102]. Ряд авторов полагают, что в период полового созревания человек утрачивает способность освоить новый язык и изъясняться без акцента [65].

Однако исследования И. Н. Боголеповой показали, что не правильно считать одно из полушарий доминирующим в целом, точнее предположить, что отдельные цитоархитектонические формации каждого полушария являются ведущими в тех или иных функциях головного мозга [33].

Одну из актуальных позиций в изучении межполушарной асимметрии занимает вопрос гендерных различий [22]. Из исследований R. C. Gur и соавторов известно, что у мужчин толщина серого вещества больше в левом полушарии, у женщин отмечена симметричная толщина коры [178]. Исследования D. Waber подтверждают, что мозг женщин более симметричен и связывает это с половыми различиями созревания структур [187].

И. Н. Боголепова и П. А. Агапов в исследованиях коры поля 7 верхней теменной области мозга человека установили, что у женщин ширина коры правого полушария преобладает над шириной коры левого, у мужчин наблюдается обратная тенденция, которую авторы связывают со способностью женщин выполнять одновременно несколько действий [25].

Авторы Н. П. Абаскалова, Н. Н. Пыжьянова выявили, что у девочек правый профиль асимметрии проявляется чаще, а смешанный профиль асимметрии - у мальчиков [1].

Среди животных выраженную асимметрию отметили D. A. Dowling и соавторы у крыс. Так, у самцов, толщина коры больше в правом полушарии, у самок - в левом [130]. В. Л. Бианки в экспериментальных исследованиях доказал влияние половых гормонов у крыс на доминирование одного из полушарий [18].

Совпадение гендерных особенностей межполушарной асимметрии у человека и животных имеет большое значение в эволюционном аспекте. Асимметрия оказывается в прямой зависимости от пола, она же и определяет различия в адаптивных процессах мужских и женских особей [8].

По данным В. Ф. Фокина и Н. В. Пономаревой, фактором, влияющим на динамические свойства асимметрии, является изменение функционального состояния организма, а именно, определенный уровень бодрствования, зависящий от активности ретикулярной формации, интенсивность нагрузки и биоритмические процессы. То есть, то или иное состояние организма оказывает воздействие на активацию правого или левого полушария. Таким образом, управление межполушарными отношениями определяется функциональным состоянием организма [113, 110, 109, 111, 107].

Ряд авторов утверждают, что функциональная межполушарная асимметрия находится под воздействием генетических факторов и факторов окружающей среды [74, 75, 55, 112, 125].

М. Annett обнаружен ген, названный фактором "правого сдвига", наличие которого обуславливает преобладание правой руки у человека [132, 134].

Наиболее часто встречающейся причиной перестройки функциональной межполушарной асимметрии является состояние стресса, которое приводит к снижению полушарного доминирования вплоть до инверсии. Это подтверждено многочисленными исследованиями В. В. Аршавского [13], Е. В. Ениколоповой, И. С. Гориной [51], Н. В. Вольф, О.М. Разумниковой [40].

Общее влияние стресса, как защитного механизма адаптации, на физиологическое состояние организма является общепризнанным и достаточно широко изучено [78, 81, 80, 83].

В процессе онтогенеза, наряду с изменениями функциональной межполушарной асимметрии отмечены изменения морфометрических параметров мозга у детей, страдающих дефицитом внимания с гиперактивностью. При данном психологическом расстройстве наблюдается снижение размеров серого и белого вещества мозга только в правом полушарии, тогда как для больных аутизмом, наоборот, характерно увеличение данного полушария [121].

Таким образом, несмотря на то, что не существует единой теории о возникновении и изменении асимметрии у человека в процессе онтогенеза, однозначно можно сказать, что функциональная асимметрия является

динамическим процессом, реализующимся в течение всей жизни и определяющимся особенностями психического развития.

1.3. СТЕРЕОТАКСИЧЕСКИЙ МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Впервые разработка методики определения топографии мозговых структур и выявление зависимости между глубокими и поверхностными образованиями головного мозга была сделана французским анатомом Полем Брока (1861). Попытку к решению проблемы прижизненной ориентации в мозговых структурах человека предпринял Th. Bischoff (1869), определяя корреляцию между различными черепными образованиями и расположением основных борозд и извилин головного мозга. Д. Н. Зернов (1889), V. Horsley, R. H. Clarke (1906), впервые применили принцип трехплоскостной системы координат у человека и некоторых видов животных и предложили прибор - энцефалометр для экспериментального определения в нейрохирургических целях пространственного расположения основных образований коры [37].

В результате был разработан стереотаксический способ расчетов координат для оперативного подхода к структурам головного мозга. В основу метода положено применение математического принципа и использование трех взаимно перпендикулярных плоскостей: сагиттальная, фронтальная, горизонтальная, проведенных через костные ориентиры на черепе, что позволяет осуществлять трехмерное определение локализации конкретной структуры мозга [37].

В связи с различной формой черепа животных появляется необходимость разрабатывать костные ориентиры для каждого вида.

По методу Хорсли-Кларка, нулевая сагиттальная плоскость совпадает со срединным швом черепа, нулевая фронтальная плоскость идет через середину наружных слуховых проходов, а нулевая горизонтальная плоскость проходит через нижний край орбит и середину наружных слуховых проходов. Согласно метода Сентаготай-Ковача, нулевая горизонтальная плоскость проходит через

середины наружных слуховых проходов и нижнюю поверхность верхней челюсти. Все плоскости взаимно перпендикулярны. Нулевой точкой отсчета является точка пересечения трех нулевых плоскостей [37].

Сложность в соблюдении взаимной перпендикулярности нулевых стереотаксических плоскостей представляется в несимметричности костей черепа, а именно, костных краев орбит и наружных слуховых проходов. Симметричность костных образований наблюдается как исключение [37].

Для отражения расположения структур головного мозга относительно трех плоскостей были разработаны стереотаксические карты кошки и обезьяны V. Horsley, R. H. Clarke (1908), собаки и человека Н. И. Ваколюк (1974, 1979), кролика и крысы E. Fifkova, J. Marsala (1960), морской свинки T. J. Luparell, M. Stein, C. D. Park (1964). Стереотаксические атласы представляют собой фотографии сериальных срезов мозга, с помощью которых становится возможным определить координаты отдельных корковых и подкорковых структур [38, 37].

Непосредственно перед стереотаксической операцией на головном мозге человека, проводят идентификацию необходимых структур при помощи атласов и строят систему координат мозга пациента по аналогии со среднестатистическими координатами, представленными в атласе. Затем устанавливают индивидуальные координаты на компьютерных томограммах, которые решают проблему индивидуальной вариабельности расположения оперируемых структур [87]. На сегодняшний день широко используют компьютерные стереотаксические атласы головного мозга человека [194].

Ф. А. Мещеряковым и М. Михайловым разработана система координат у крупного рогатого скота. Так, за нулевую горизонтальную принята плоскость параллельная площадке лобных костей, ростральная нулевая плоскость проходит по аборальному краю глазниц перпендикулярно к горизонтальной, фронтальная нулевая плоскость проходит через середину сагиттальной линии от ростральной плоскости до точки лобно-теменного шва [72].

Стереотаксический метод исследования у овец заключается в морфологическом исследовании головного мозга в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Сагиттальная нулевая плоскость проходит по продольной щели между правым и левым полушариями и соответствует сагиттальному шву черепа. Фронтальная нулевая плоскость проходит перпендикулярно сагиттальной плоскости, что соответствует костному ориентиру брегма - точка пересечения сагиттального и венечного швов. Плоскости, расположенные роstralнее фронтальной нулевой, обозначаются знаком "-", аборальнее - знаком "+". Горизонтальная плоскость проходит по основанию мозга над гипофизом, касательно моста и лобной доли головного мозга, перпендикулярно фронтальной и сагиттальной плоскостям, что соответствует сечению, проходящему через середину глазницы и нижнему краю наружного слухового прохода [73, 71, 69, 72, 128, 127].

При выполнении хирургического вмешательства с лечебной или экспериментальной целью могут возникнуть затруднения, заключающиеся в различиях формы и размеров головного мозга отдельных особей. Сложности в определении структур так же связаны с наличием межполушарной асимметрии. Исходя из этого, важным моментом в разработке стереотаксической методики для отдельного вида животного является необходимость учета возраста, пола животного и структурных особенностей правого и левого полушарий.

Несомненно, что для точного определения координат мозговых структур необходим правильный выбор костных ориентиров, которые должны находиться в жесткой корреляции с искомыми структурами. Также имеет большое значение вариабельность расположения мозговых образований у отдельных особей животных и человека.

В связи с этим, изучение корреляционных связей между размерами черепа и структурами головного мозга является актуальным, особенно в случае отсутствия компьютерного томографа или невозможности проведения данного исследования у пациентов (наличие кардиостимулятора, клаустрофобии и др.) [14, 16].

По данным Ф. А. Мещерякова, индивидуальные отклонения мозга по длине у овец находятся в прямой зависимости от расстояния между брегмой и затылочным швом. Средняя величина составляет 33 мм. Ширина черепной коробки, измеряемая за рогами, составляет в среднем 72 мм. Эти два параметра легко измерить перед операцией, что дает возможность откорректировать координаты при индивидуальных отклонениях размеров черепа животных [73].

Отсутствие коэффициентов, необходимых для внесения индивидуальных поправок в соответствии с параметрами оперируемого мозга, является стимулом к исследованию головного мозга отдельных особей разных видов животных.

Таким образом, при наличии разработанных костных ориентиров, стереотаксического атласа мозга, морфометрических параметров оперируемых структур, установленной зависимости локализации образований мозга от костных ориентиров, показателей индивидуальных особенностей головного мозга и оборудования представляется возможным проведение экспериментальных операций с целью электро-физиологических исследований функциональной локализации процессов организма животных.

1.4. ЦИТОАРХИТЕКТОНИКА ПОЯСНОЙ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

Кора головного мозга млекопитающих имеет послойное расположение нейронов - это впервые было установлено В. А. Бецом. Различия строения касаются не только клеток, но и волокон [17].

Для млекопитающих характерна шестислойная кора. По классификации М. Rose, большая часть лимбической области коры дифференцируется на пять слоев: I – молекулярный слой, II – наружный зернистый слой, III – слой малых пирамидальных клеток, V – слой больших пирамид, VI – полиморфный [173].

Согласно описанию Н. Г. Андреевой, слой I - молекулярный - начинает формироваться в самом начале онтогенеза, как краевая зона коры головного мозга. Основным объемом занимают апикальные дендриты клеток нижележащих

слоев. Слой II - наружный зернистый - состоит из мелких и средних нейронов звездчатой и пирамидной формы. Ширина и густота клеток слоя различаются в зависимости от поля коры. Слой III - пирамидный - представлен мелкими и средними пирамидными и звездчатыми нейронами, морфология которых варьирует в разных полях. Слой IV - внутренний зернистый - состоит из клеток звездчатой и пирамидной формы. По степени выраженности кору подразделяют на гомотипическую, с хорошо выраженным слоем и гетеротипическую, где морфология слоя сильно варьирует. Слой V - ганглиозный - содержит клетки крупных и гигантских пирамид Беца размером до 120 мкм. Слой IV - полиморфный - состоит из мелких нейронов различной формы и специальных клеток нейронов Мартинноти [11].

Цитоархитектоника новой коры у млекопитающих обладает внутривидовыми особенностями, так же как и макроморфология борозд и извилин. Н. Г. Андреевой отмечена высокая изменчивость полей в пределах одного вида (15%). Межвидовые различия, при оценке цитоархитектонической структуры по ряду параметров (толщина коры, плотность, размеры нейронов), еще более значительны [11].

Лимбическая область взрослого человека подразделяется на переднюю (агранулярную) и заднюю подобласти. В агранулярной, занимающей передний отдел поясной извилины, отсутствует внутренний зернистый слой у всех млекопитающих и человека. Задняя подобласть занимает каудальный отдел поясной извилины, характеризуется хорошо выраженным внутренним зернистым слоем [20].

У коз [62], насекомоядных [46] и грызунов [45] лимбическая кора не подразделяется на поля и подполя, в отличие от собак [53]. У человека кора поясной извилины подразделяется на семь полей по классификации К. Бродмана. В связи со сложностью дифференцировки, в последнее время выделяют три отдела: передняя, задняя и ретроспленальная цингулярная кора [96].

У козы, кролика, дельфина, ежа слои передней подобласти коры слабо дифференцированы, представляя собой единую массу клеток [108, 62]. Напротив,

для собак, лемурув, обезьян характерно четкое расположение слоев, а также расслоение на подслои [124, 123].

У человека и других высших приматов, китообразных и слонов, в передней поясной коре обнаружено большое количество веретенообразных нейронов, которые признаны эволюционно новым образованием [144, 145]. Присутствие этих нейронов связано с патологиями данной структуры лимбической коры [182].

Е. П. Кононова в исследованиях микроструктурной организации поля 31/10, расположенного вблизи поясной извилины, отмечена ярко выраженная упорядоченность цитоархитектонических слоев. Толщина коры в этой области достигает 22 мм у взрослого человека. Увеличение происходит в основном за счет III слоя - малых пирамид [58].

У человека, по мнению А. С. Вологирова, толщина коры и отдельных клеточных слоев в области поясной извилины изменяется с возрастом. Величина поперечника коры наиболее интенсивно растет в течение первого года жизни и завершается к семи годам. Главным образом увеличение идет за счет III и V слоев. Площадь профильного поля пирамидных нейронов интенсивно увеличивается до пяти лет, заканчивается рост к семи годам. Формирование и дифференцировка непиримидных нейронов происходит неравномерно от рождения до 20 лет [39].

Передняя поясная кора анатомически подразделяется на дорсальную (когнитивную), связанную с префронтальной и теменной корой, и ростральную (эмоциональную), связанную с миндалевидным телом, гипоталамусом и передней островковой корой [170, 143]. По данным J. M. Allman и соавторов, активность передней поясной коры проявляется при решении задач, требующих мысленного усилия и концентрации [182].

В задней лимбической подобласти у козы, китообразных, насекомоядных, грызунов, собак имеется четкая дифференцировка клеточных слоев [53, 56, 62].

Меньшие по размеру нейроны располагаются более компактно, чем крупные, что по предположению Г. В. Курбановой является закономерностью коры головного мозга [62].

Толщина II - наружного зернистого слоя и III - слоя малых пирамид у коз одинаковая. Верхний этаж коры (I, II, III слои) уступает по толщине нижнему (V, VI слои). Аналогичное соотношение наблюдается у китообразных, тогда как у приматов и человека происходит обратное распределение толщины слоев. Общая толщина коры в лимбической области головного мозга коз составляет 1,25 мм [56, 62, 28].

Существуют различные классификации клеточного состава коры больших полушарий человека и животных. Одна из них - классификация по Г. И. Полякову. Автор выделяет три группы нейронов: пирамидные, непиримидные и переходные [89].

Пирамидные нейроны характерны для всех слоев коры, за исключением молекулярного. Эта группа нейронов отличается большим разнообразием форм и размеров. Типичным пирамидам свойственно тело конусовидной формы, размеры которого 15 - 120 мкм. От периферии в глубину коры пирамидные нейроны становятся крупнее. Дендрит, отходящий от апикального полюса нейрона достигает молекулярного слоя, где он дихотомически ветвится. От базальной части тела отходит система базальных дендритов. Аксон направляется вниз за пределы коры. Во всех слоях коры пирамидные нейроны располагаются группами по 5–8 клеток [89].

Непиримидные нейроны наиболее полиморфная группа нейронов, которая разделяются на две большие подгруппы: шипиковые звездчатые, аксоны которых достигают соседних областей полушария, а также нейроны, чьи аксоны распространяются в пределах одного слоя и бесшипиковые звездчатые нейроны, представляющие собой клетки с короткими аксонами [11, 150, 192, 131].

Переходные формы нейронов коры больших полушарий сочетают в себе признаки основных групп нейронов, и имеют такие формы, как пирамидо-звезды, звездообразные пирамиды, пирамидо-веретена и т. д. Л. Л. Богословская и Г. И. Поляков полагают, что присутствие в коре переходных форм нейронов говорит о проявлении принципов полиморфизма и структурной переходности в строении нервной системы позвоночных [89, 34].

Нейроны взаимодействуют друг с другом посредством аксодендритических синапсов, которые в коре больших полушарий составляют 98%, в результате чего клетки образуют нейронные ансамбли, формирующие нервную ткань. Такой вид взаимодействия необходим для согласованного функционирования клеток [118, 119, 120]. Ансамблевая организация нервных центров в последнее время стала активно привлекать внимание ученых. В ее структуру входят нейроны, их отростки, окончания и нейроглия [12].

В последние десятилетия значительно возрос интерес к нейроглии и ее функциональному значению в нервной ткани [12]. Интерес обусловлен, в частности, ролью нейроглии в психопатологии [19]. Нейро – астроцитарные взаимосвязи играют ведущую роль в развивающемся и зрелом мозге [12]. Глиальные клетки участвуют в программировании нейробластов, контролируют их миграцию и рост отростков, способствуя росту нейритов [156]. У взрослых млекопитающих и человека макроглия тормозит формирование и рост нервных отростков, одновременно обеспечивая жизнеспособность и регенерацию нейронов [146, 179]. Астроциты играют важную роль в процессах регенерации. Одним из важнейших регулирующих факторов, выделяемых астроцитами, является группа веществ, называемых факторами роста фибробластов. Основной и кислый факторы роста фибробластов выявляются в развивающейся и зрелой центральной нервной системе кур, мышей, крыс, обезьян и человека [191]. Культивирование фибробластов является активно развивающейся областью современной биотехнологии [67, 82].

Большинство авторов рассматривают переднюю и заднюю подобласти поясной извилины как разные отделы неокортекса [189, 108, 181, 175]. Лимбическая кора представляет собой переход от старой коры (архикортекс) к новой (неокортекс), в связи с тем, что передняя подобласть поясной извилины имеет четырехслойное строение коры, из-за отсутствия внутреннего зернистого слоя, а задняя - пятислойное. Слабая дифференцировка слоев передней подобласти предполагает отнесение данной зоны к старой коре [123, 108].

Определение толщины коры, по мнению И. Н. Боголеповой, Л. И. Малофеевой, Т. А. Цехмистренко, В. А. Васильевой, Н. С. Шумейко, является одним из информативных показателей структурной организации головного мозга [29, 116].

Цитоархитектоника поясной коры больших полушарий животных остается малоизученной областью морфологии головного мозга, в связи с чем вопрос о микроструктуре данной области лимбической системы остается крайне актуальным.

2. СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проведены в 2010 - 2013 гг. на кафедре физиологии, хирургии и акушерства, научно-диагностическом и лечебном ветеринарном центре ФГБОУ ВПО "Ставропольский государственный аграрный университет" и частных фермерских хозяйствах Ставропольского края и республики Калмыкия.

Объектом исследований служил головной мозг клинически здоровых овец ставропольской породы обоих полов (n=30) в возрасте 1 год, 2 года и 4 года. Материал отбирали в течение трех часов в условиях убойного пункта.

Головной мозг фиксировали в 10%-ном водном растворе нейтрального формалина в черепной коробке для предотвращения изменения его объема в течение 10-15 дней при температуре не выше 4⁰С.

Для стереотаксических исследований в точку пересечения сагиттального и венечного швов (брегма) (рисунок 1) вводили стальную иглу перпендикулярно к своду черепа с целью проекции этого ориентира на головной мозг .

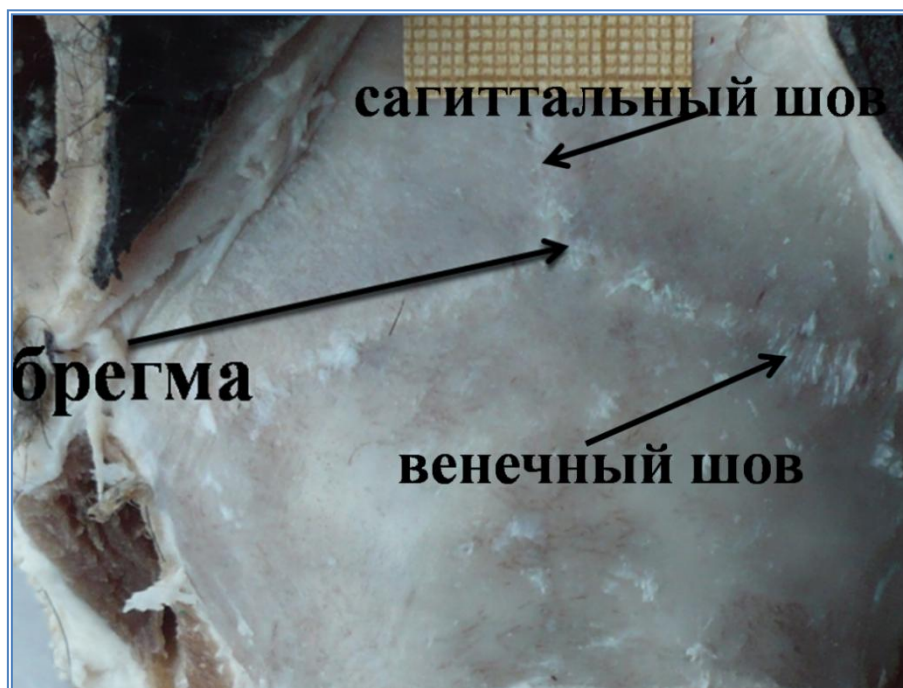


Рисунок 1. Костные ориентиры свода черепа овцы

По истечении времени фиксации, извлекали головной мозг путем удаления костей черепа. Далее снимали мозговые оболочки и разделяли мозг на правое и левое полушарие по продольной борозде.

С каждого полушария выполняли цифровые фотоснимки медиальной и дорсальной поверхности с миллиметровой маркировкой для последующей калибровки в ходе морфометрических исследований при помощи цифровой фотокамеры Panasonic DMC-LS60.

В ходе морфометрических исследований на медиальной поверхности каждого полушария измеряли длину поясной извилины от основания до разделения, длину поясной борозды, борозды мозолистого тела, генуальной и эктогенуальной борозд. Также измеряли высоту поясной извилины перпендикулярно борозде мозолистого тела на различных стереотаксических уровнях (А. Н. Шулунова, 2010, 2012). На фронтальных срезах определяли глубину поясной борозды и толщину серого вещества на поверхности поясной извилины и в глубине поясной борозды.

В ходе стереотаксических исследований головного мозга проводили замеры костных ориентиров. Для этого измеряли расстояние от брегмы до затылочного шва (рисунок 2), ширину черепа на уровне нулевой фронтальной плоскости (рисунок 3) с учетом пола и возраста животного.

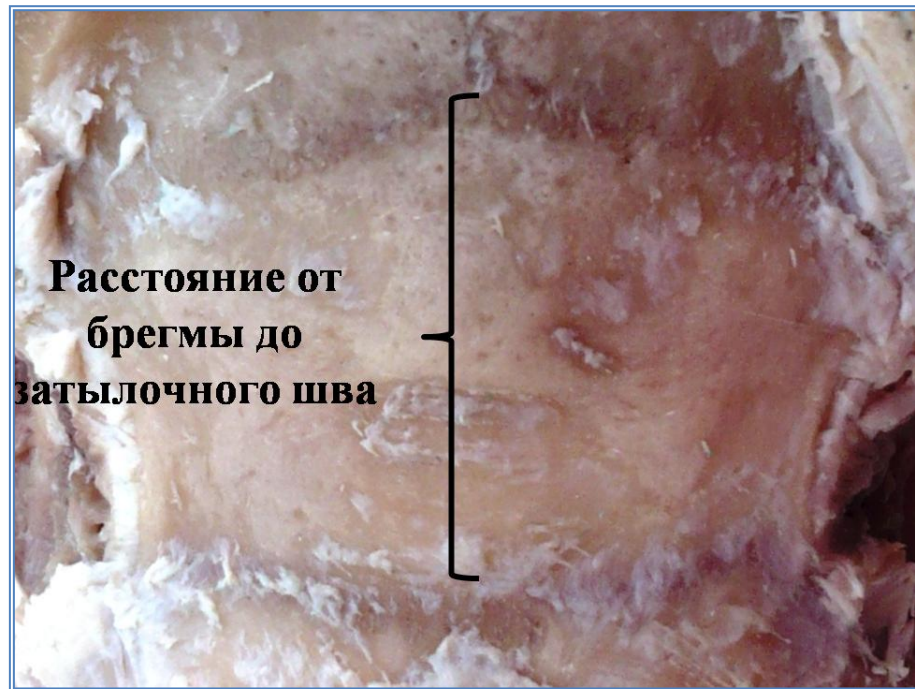


Рисунок 2. Расстояние от брегмы до затылочного шва



Рисунок 3. Ширина черепа на уровне фронтальной нулевой плоскости

Все измерения проводили при помощи мерного циркуля и линейки согласно рекомендациям Автандилова Г. Г. (1990) непосредственно на препарате головного мозга, а также на фотографиях.

С каждого полушария делали параллельные фронтальные срезы толщиной 10 мм. Получено 300 серийных срезов. Каждый срез также фотографировали с миллиметровой маркировкой.

Изучение головного мозга проводили в трех взаимно перпендикулярных плоскостях (сагиттальная, фронтальная и горизонтальная) (рисунок 4, 5).

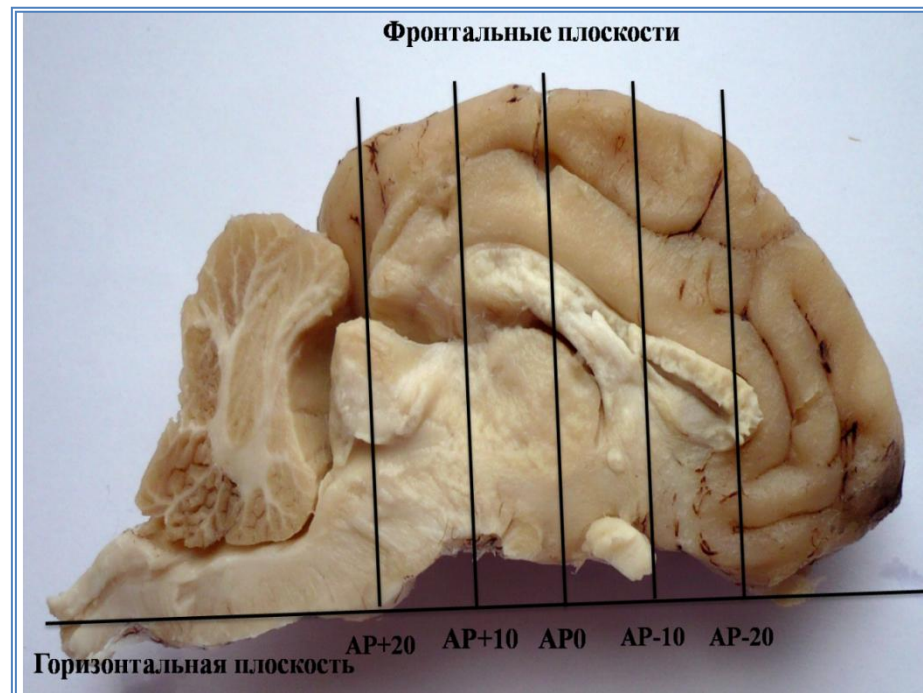


Рисунок 4. Фронтальные и горизонтальная плоскости головного мозга овец

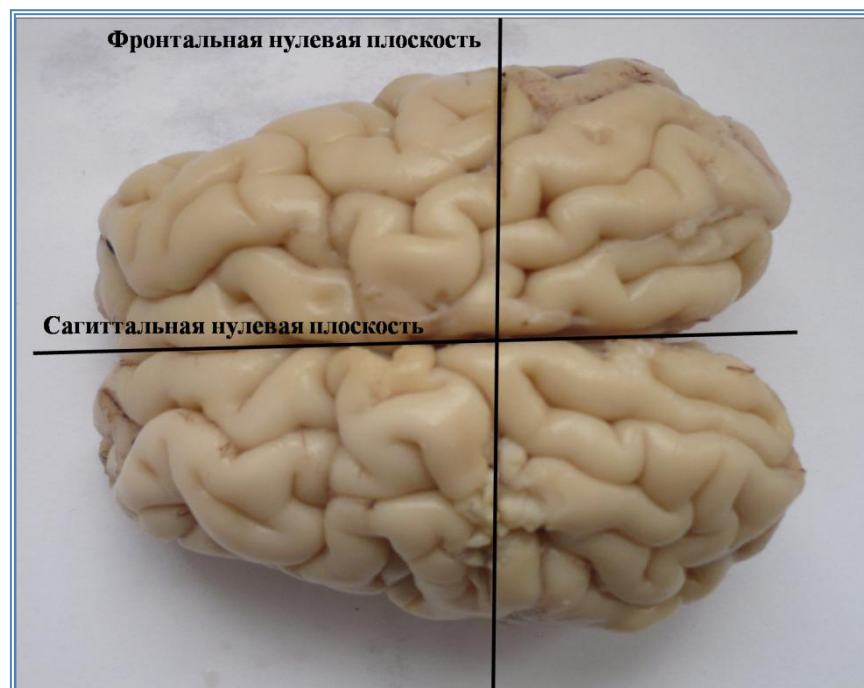


Рисунок 5. Фронтальная и сагиттальная нулевые плоскости головного мозга овец

Для гистологических исследований в передней (от AP-20 до AP-10) и задней (от AP+10 до AP+20) подобласти лимбической коры вырезали кусочки размером 10x10x5 мм. Был отобран материал у животных (n=20) 1 года и 4 лет фиксированный в 10%-ном водном растворе нейтрального формалина. Импрегнацию тканей мозга проводили нитратом серебра с помощью метода Гольджи в модификации Блиновой (Д. С. Саркисов, Ю. Л. Перов, 1996). Данный метод был использован нами с внесением изменений. Кусочки мозга после импрегнации проводили через спирты возрастающей крепости и ксилол с использованием гистологического процессора замкнутого типа Tissue-TekVIP™ 5 Jr. с последующей заливкой в парафин при помощи системы заливки тканей Tissue-Tek TEC™ 5 производства Sakura (Япония) (А. Н. Шулунова, В. В. Михайленко, 2013; А. Н. Шулунова, В. В. Михайленко, Ф. А. Мещеряков, 2014).

После заливки кусочки мозга фиксировали на стандартные гистологические кассеты. Гистосрезы толщиной 50 мкм делали на ротационном микротоме Асси-

Cut SRM™ 200 производства Sakura (Япония). Далее срезы монтировали на предметное стекло и проводили через ксилол и спирты возрастающей концентрации.

С каждого препарата мозга делали по 3 микрофотографии: на поверхности поясной извилины, в средней части поясной борозды и на дне поясной борозды в формате .jpg, размером 3136×2352 пикселей в палитре 24 бит, при увеличении 10, 20, 40, 100.

На микрофотографиях изучали гистологическое строение лимбической коры, измеряли толщину цитоархитектонических слоев. Измерения выполняли на поверхности поясной извилины и в средней части поясной борозды, в области четкой дифференцировки слоев.

Морфометрические исследования проводили при помощи программы Видео Тест - Мастер 4.0 для Windows.

Степень межполушарной асимметрии морфометрических данных выявляли путем вычисления коэффициента асимметрии (С. Е. Байбаков, 2008):

$$K_{ac} = X - Y / X * 100,$$

где K_{ac} - коэффициент асимметрии морфометрических данных,

X - большее значение,

Y - меньшее значение.

Числовые данные обрабатывали при помощи однофакторного дисперсионного анализа и множественного сравнения Ньюмена – Кейлса, зависимость выявляли в ходе корреляционного анализа путем вычисления линейного коэффициента Пирсона в программе Primer of Biostatistics 4.03.

2.2 РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ АНАЛИЗ

2.2.1 Структурные особенности поясной коры правого и левого полушарий головного мозга овец

Овцы по строению плаща больших полушарий относятся к гирэнцефалам, т. е. поверхность покрыта бороздами и извилинами, благодаря которым увеличивается площадь коры головного мозга.

Морфология поясной коры овец имеет сложную конфигурацию и видовые особенности. Конфигурация структур имеет общность строения с другими млекопитающими, однако нами выявлены некоторые морфологические отличия.

Основным компонентом лимбической коры является поясная извилина, которая расположена на медиальной поверхности полушарий и отграничена сверху поясной бороздой, снизу бороздой мозолистого тела. У овец поверхность извилины гладкая, четко обособленная. В роstralной и каудальной части пререзается продольными генуальной и энтосплениальной бороздами (рисунок 6).

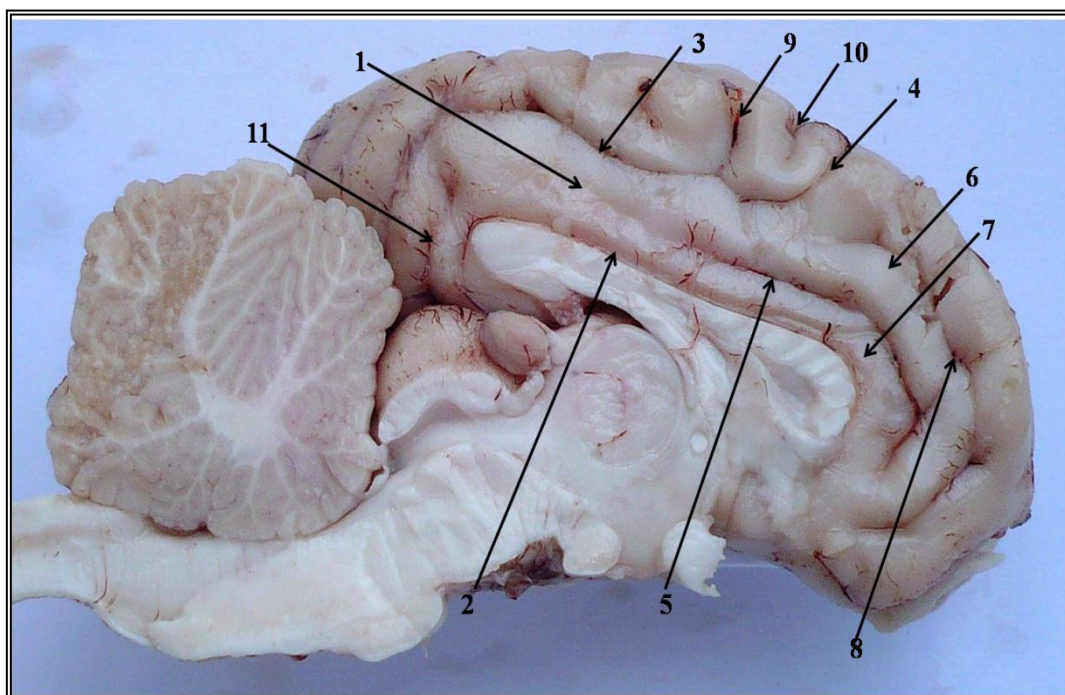


Рисунок 6. Медиальная поверхность головного мозга овец

1 - поясная извилина; 2 - борозда мозолистого тела; 3 - поясная борозда; 4 - крестовидная борозда; 5 - генуальная борозда; 6 - дорсальная часть поясной извилины; 7 - вентральная часть поясной извилины; 8 - эктогенуальная борозда; 9 - маргинальная борозда; 10 - петлевая борозда; 11 - энтосплениальная борозда

Каудальная часть поясной извилины имеет идентичное строение в правом и в левом полушариях. Структура роstralной части наиболее вариабельна, как в разных полушариях, так и у разных животных. Асимметрия заключается в различном расположении маргинальной и петлевидной, а в особенности генуальной борозды.

Нами было отмечено несколько вариантов расположения генуальной борозды. В первом случае роstralная часть поясной борозды огибает коллено мозолистого тела, не разветвляясь (рисунок 7), во втором же случае генуальная борозда разделяется неглубокой непостоянной бороздой: одна ветвь идет вентрально, огибая мозолистое тело, как в первом случае, другая поднимается вертикально, не выходя на дорсальную поверхность полушария (рисунок 8). Установлено, что асимметричная конфигурация не зависит от пола и возраста животного.

Среди исследуемых объектов первый вариант в обоих полушариях встречается в большем количестве случаев (86%), из которых 67% в головном мозге баранов разных возрастов, второй реже (14%), из которых 100% - головной мозг баранов возраста одного года.

Асимметричное расположение генуальной борозды отметили у 36% животных из которых 62% бараны возраста одного года.

В правом полушарии первый вариант расположения генуальной борозды наблюдается у 73% животных из которых 56% бараны возраста одного года и двух лет, в левом полушарии - также у 73% животных из которых 75% бараны в большинстве случаев возраста одного года.

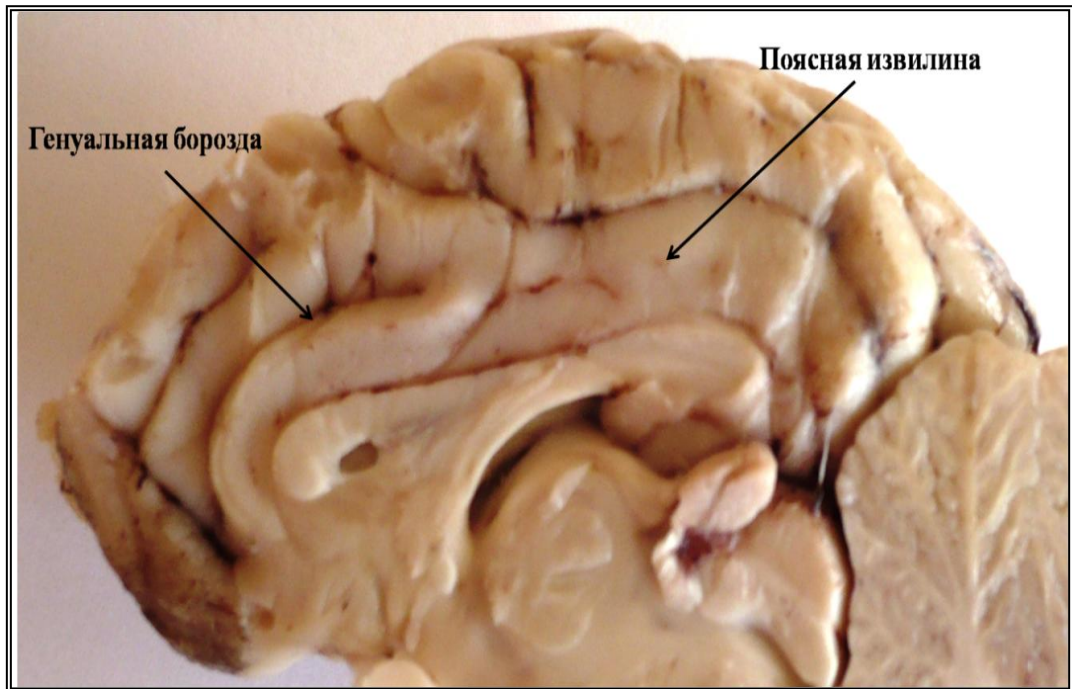


Рисунок 7. Правое полушарие головного мозга ярки двух лет

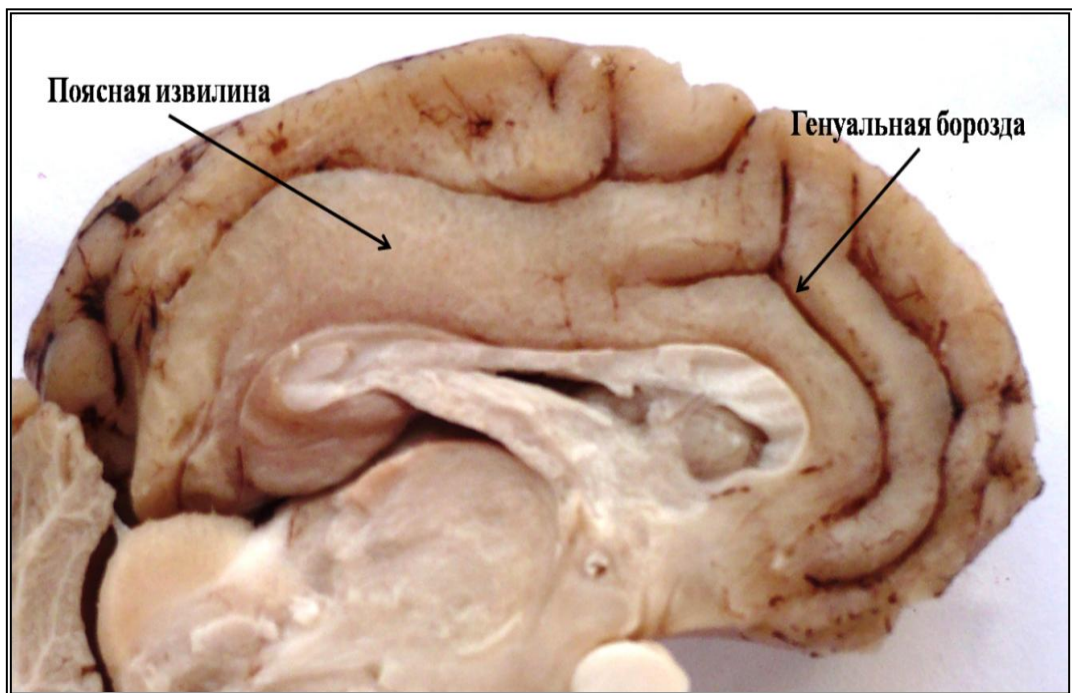


Рисунок 8. Левое полушарие головного мозга ярки двух лет

Поясная борозда головного мозга овец на серийных фронтальных срезах имеет относительно симметричное строение в правом и левом полушарии. Конфигурация изменяется в зависимости от стереотаксического уровня (рисунок 9, 10, 11, 12). Граница между серым и белым веществом мозга четкая. Толщина

коры не зависит от половой, возрастной принадлежности животного и области поясной извилины.

На уровне АР0 поясная борозда глубокая, начинается с медиальной поверхности и идет в глубь полушария в вентральном направлении под острым углом к поверхности поясной извилины (рисунок 9).

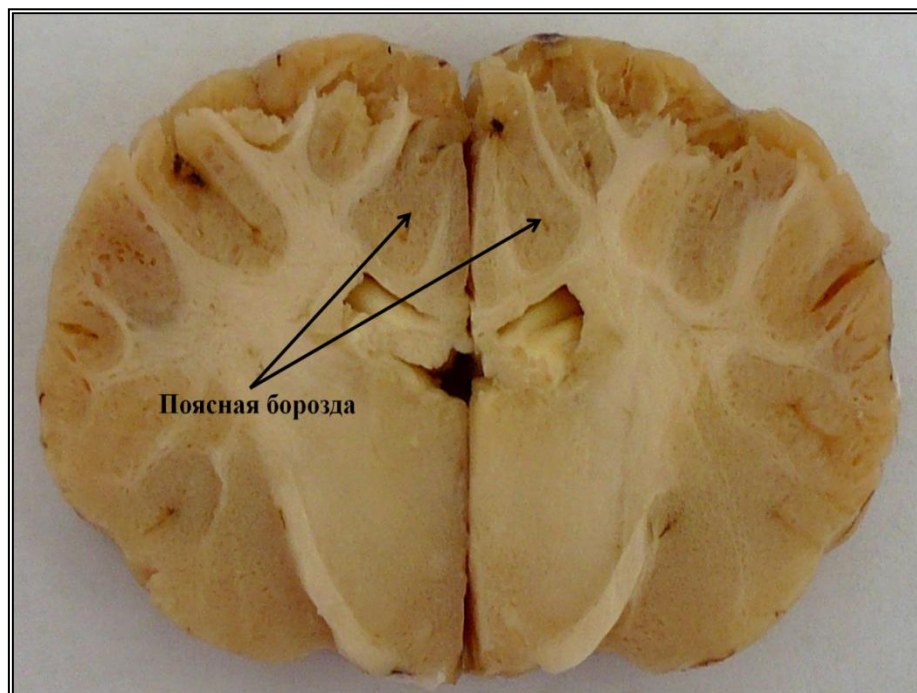


Рисунок 9. Фронтальный срез на уровне АР0

На фронтальном уровне АР-10 поясная борозда также выходит с медиальной поверхности полушарий и направляется вентрально к мозолистому телу (рисунок 10).

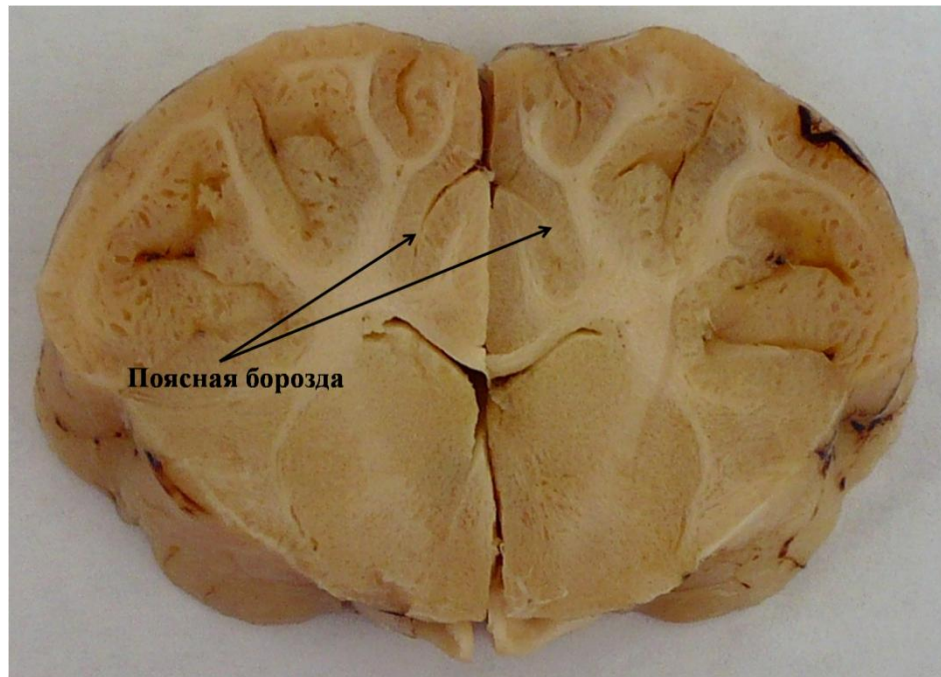


Рисунок 10. Фронтальный срез на уровне AP-10

Ростральнее на уровне AP-20 поясная борозда имеет аналогичную конфигурацию, но увеличивается угол с поверхностью поясной извилины (рисунок 11).

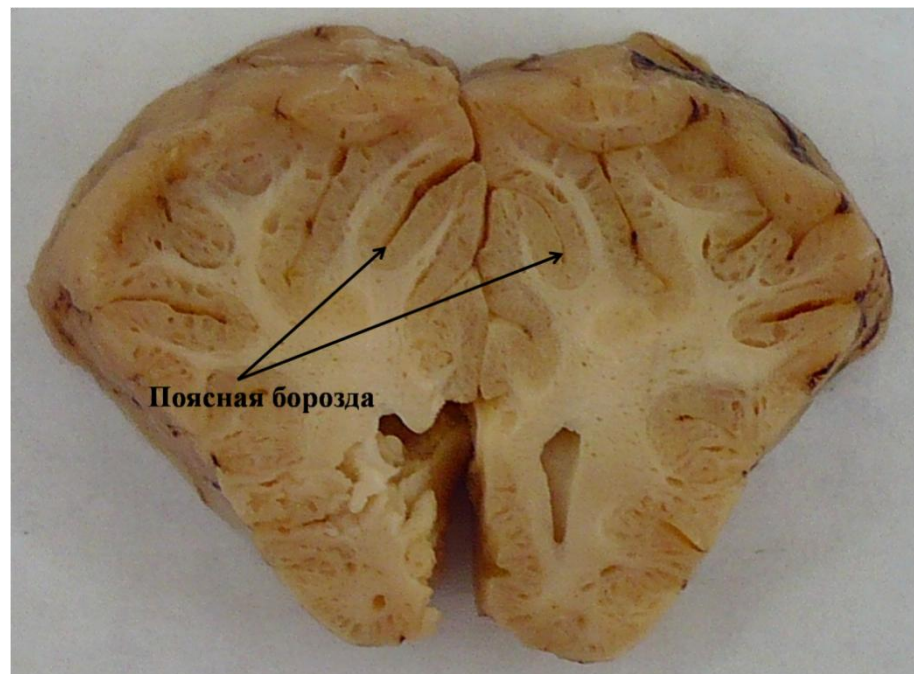


Рисунок 11. Фронтальный срез на уровне AP-20

На уровне AP+10 поясная борозда также начинается на медиальной поверхности и углубляется в полушария (рисунок 12).

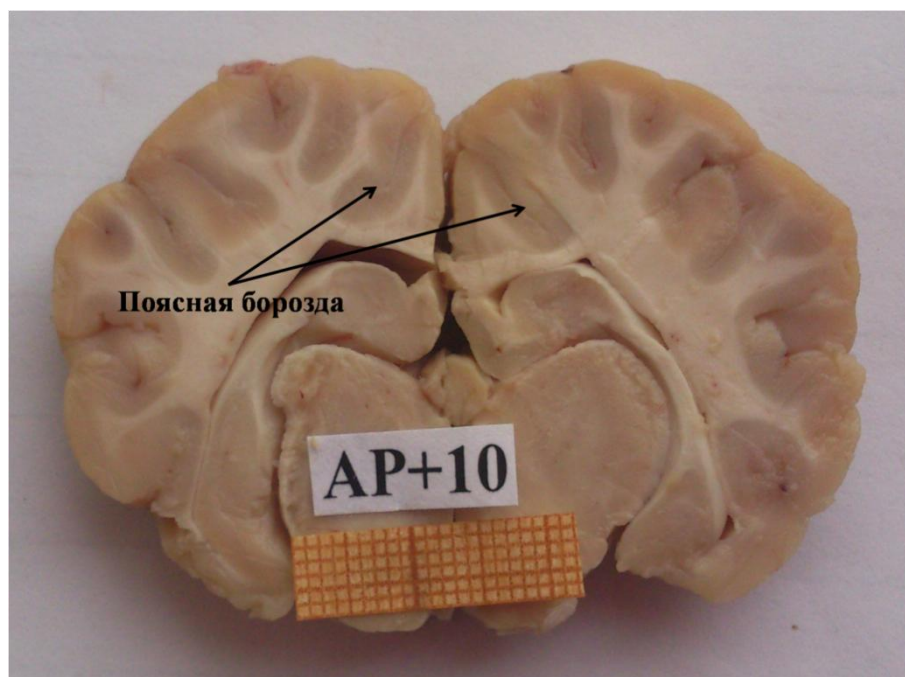


Рисунок 12. Фронтальный срез на уровне AP+10

Нами выявлено, что конфигурация поясной борозды у овец имеет морфологические особенности в правом и левом полушарии. Так в отдельных случаях поясная борозда может разделяться (рисунок 13) или изгибаться (рисунок 14, 15). В ходе исследования отмечено, что морфологическая асимметрия не зависит от пола и возраста животного.



Рисунок 13. Фронтальный срез головного мозга ярки двух лет

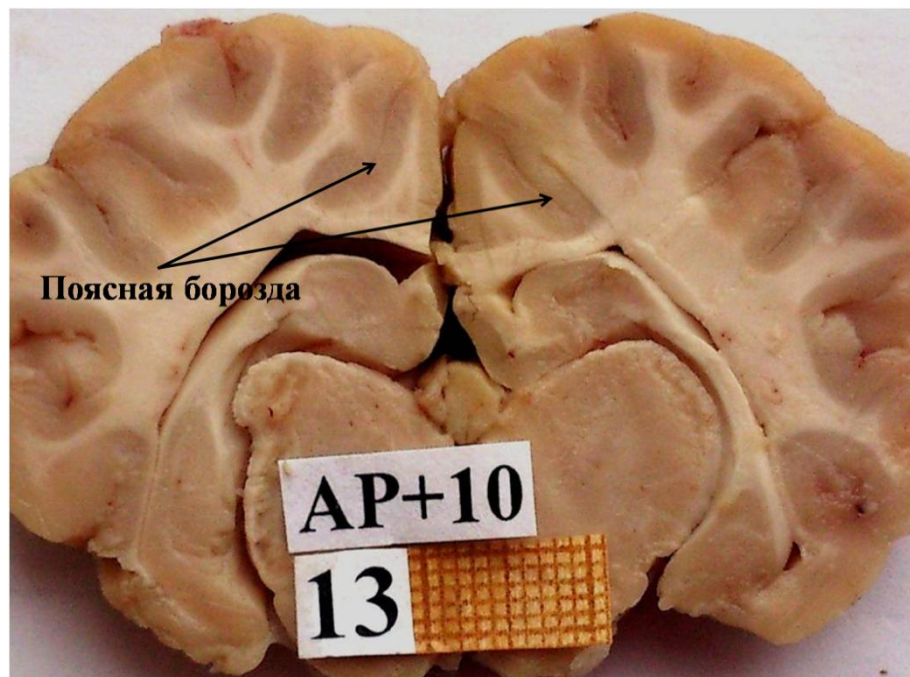


Рисунок 14. Фронтальный срез головного мозга барана одного года

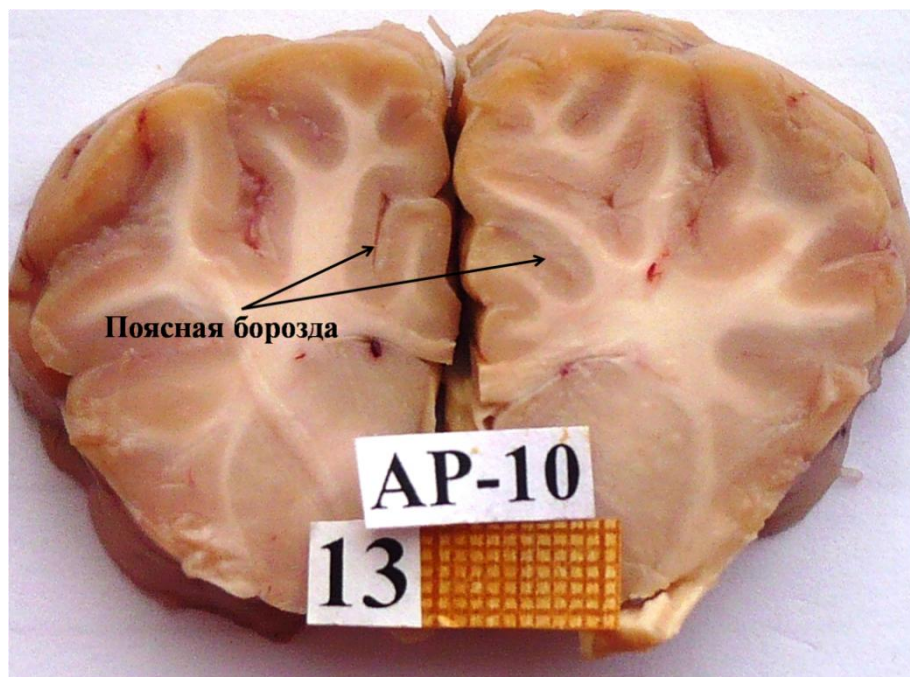


Рисунок 15. Фронтальный срез головного мозга барана одного года

2.2.2. Морфометрические данные мозгового отдела черепа и полушарий головного мозга овец

В результате морфометрического анализа костных ориентиров выявлено, что расстояние от брегмы до затылочного шва достоверно больше у животных двух лет, чем одного года (у ярок на 11%, у баранов на 12,4%). Незначительные половые различия имеются у животных одного и двух лет, так показатель больше у баранов, чем у овцематок на 8,15 и 9,63% (таблица 1).

Ширина черепа достоверно больше у животных двух лет, чем одного года (у ярок на 7%, у баранов на 66,3%). Данные у баранов преобладают над показателями у ярко и овцематок во всех возрастных группах на 14,6; 14,3 и 8,7% (таблица 1).

Таблица 1 - Размеры костных ориентиров черепа овец (n=30)

Пол животного	Расстояние от брегмы до затылочного шва, мм M±m	Ширина черепа, мм M±m
1 год		
Ярки	29,5±0,5	66,0±1,0
Бараны	32,12±0,79#	77,31±0,42#
2 года		
Ярки	33,14±0,63*	70,93±1,18*
Бараны	36,67±0,33#*	82,8±3,0#*
4 года		
Овцематки	36,17±0,46*	76,42±0,58*
Бараны	37,75±0,14	83,72±1,61#

Примечание: статистическая значимость различий между правым и левым полушариями особи одного пола и возраста: & – $p < 0,05$; между одноименными полушариями ярок/овцематок и баранов одного возраста: # – $p < 0,05$; между одноименными полушариями разных возрастных групп: * – $p < 0,05$.

В результате исследований выявлено что, длина полушарий достоверно больше у баранов, чем у ярок и овцематок: в первой возрастной группе (один год) на 15,0% в правом и 13,4% в левом полушарии, во второй группе (два года) на 17,1 и 13,7%, в третьей группе (четыре года) на 12,9 и 7,6% соответственно.

Длина правого полушария у баранов двух лет достоверно больше, чем одного года на 8,8%, и у животных четырех лет больше, чем у одного года на 9,9%. У овцематок длина полушарий достоверно больше в возрасте четырех лет, чем у ярок одного года на 12 и 9,8% в обоих полушариях, и двух лет в правом полушарии на 5,9%, в левом на 6,1% (таблица 2, рисунок 16).

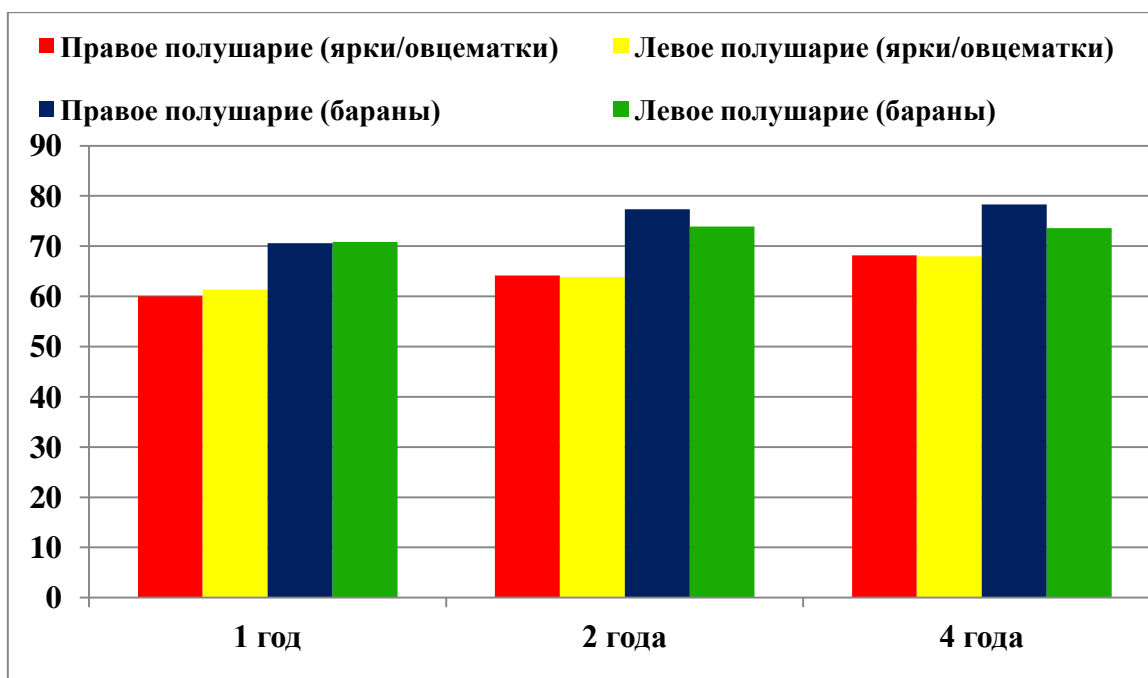


Рисунок 16. Возрастные и половые различия длины (мм) полушарий овец

Также имеется незначительное достоверное различие правого и левого полушарий у баранов четырех лет: длина правого больше на 6,0%.

Ширина полушарий у баранов больше, чем у ярок и овцематок во всех возрастных группах: в первой группе на 23,4% в правом и на 22,1% в левом полушарии, во второй группе на 14,5 и 15,4%, в третьей на 20,8 и 25,1%.

Ширина правого и левого полушарий у ярок достоверно больше в возрасте двух лет на 15,6 и 15,5%, и у овцематок четырех лет на 13,9 и 13,8%, чем в один год. У баранов левое полушарие достоверно больше в возрасте четыре года, чем в один год на 17,1% (таблица 2, рисунок 17).

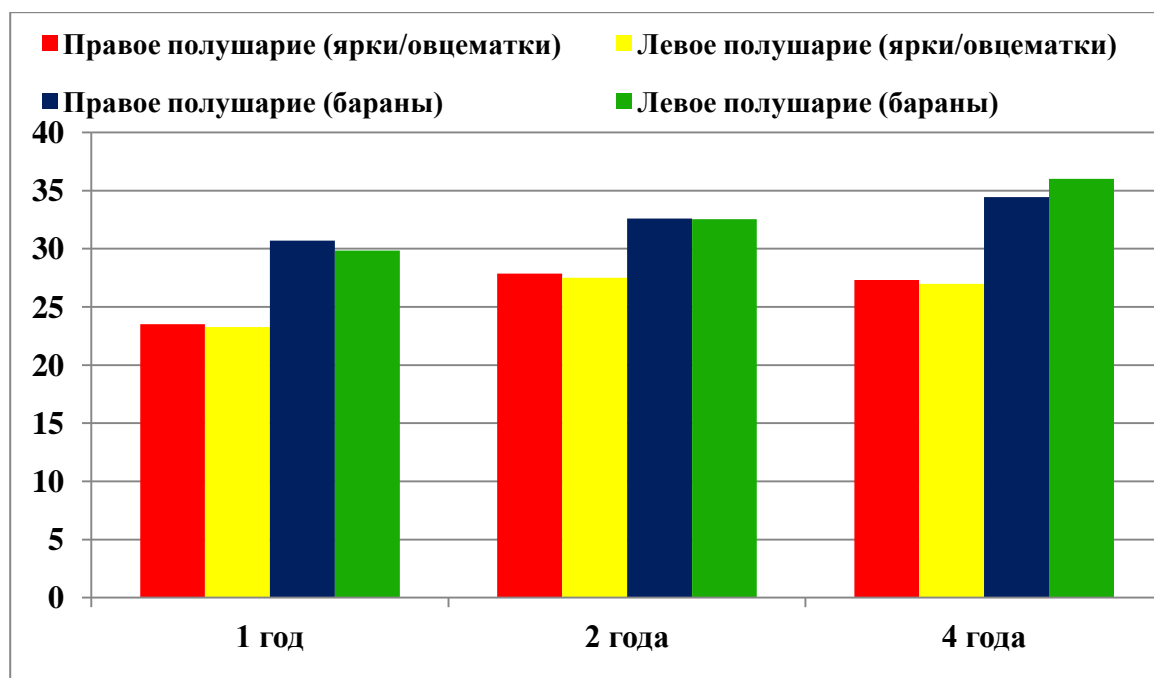


Рисунок 17. Возрастные и половые различия ширины (мм) полушарий овец

Достоверных различий ширины правого и левого полушарий не выявлено.

Таблица 2 - Морфометрические данные головного мозга овец (n=30)

Пол животного	Полушарие	Длина полушария, мм M±m	Ширина полушария, мм M±m
1 год			
Ярки	Правое	60,0±0	23,5±0,5
	Левое	61,35±0,65	23,25±0,25
Бараны	Правое	70,56±1,43#	30,69±0,93#
	Левое	70,85±1,36#	29,84±0,97#
2 года			
Ярки	Правое	64,16±0,65	27,86±0,41*
	Левое	63,83±0,62	27,51±0,75*
Бараны	Правое	77,37±0,63#*	32,6±2,32#
	Левое	73,93±3,48#	32,53±2,37#
4 года			
Овцематки	Правое	68,17±1,37*	27,3±0,18*
	Левое	67,98±1,29*	26,98±0,33*
Бараны	Правое	78,28±0,2#*	34,45±1,38#
	Левое	73,6±1,74#	36,0±1,23#*

Примечание: статистическая значимость различий между правым и левым полушариями особи одного пола и возраста: & – $p < 0,05$; между одноименными полушариями ярок/овцематок и баранов одного возраста: # – $p < 0,05$; между одноименными полушариями разных возрастных групп: * – $p < 0,05$.

Таким образом, к четырем годам длина правого и левого полушарий увеличивается у овцематок на 11,98 и 9,75 % соответственно, на 9,86 и 3,74% у баранов; ширина правого и левого полушарий увеличилась у овцематок на 13,92 и 13,83% соответственно, на 10,91 и 17,11% у баранов.

2.2.3. Морфометрические данные поясной коры овец

В результате анализа морфометрических данных лимбической коры установлено, что у ярок двух лет длина поясной извилины правого полушария достоверно больше, чем одного года на 18,5%, длина в левом полушарии у животных двух и четырех лет достоверно больше, чем одного года на 24,8 и 18,5% соответственно (таблица 3, рисунок 18).

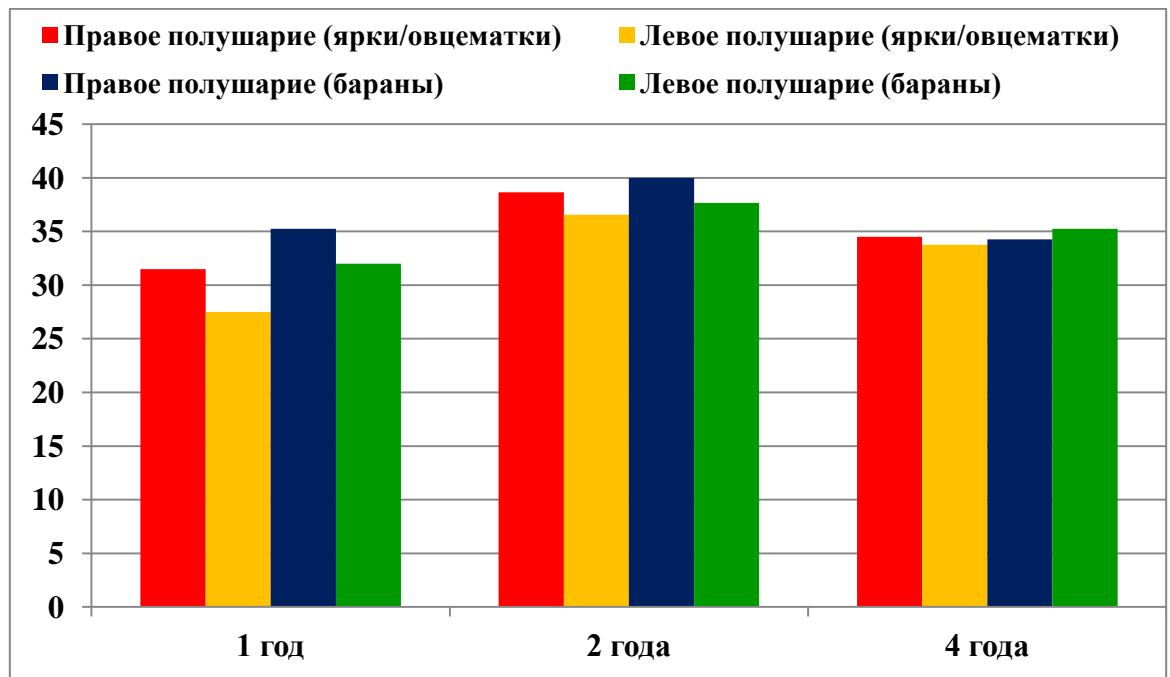


Рисунок 18. Возрастные и половые различия длины (мм) поясной извилины овец

Достоверных различий между длиной борозды мозолистого тела овцематок и баранов разных возрастных групп выявлено не было. Отмечено только, что у овцематок четырех лет данные левого полушария больше, чем правого на 3,3%.

Достоверных различий между длиной генуальной борозды овцематок и баранов не выявлено. Установлены различия между данными разных возрастных групп: длина генуальной борозды у ярок в левом полушарии больше в возрасте один год, чем двух и четырех лет на 20,5 и 15,0% соответственно; у баранов в левом полушарии длина достоверно больше в возрасте один и четыре года, чем в два на 30,5 и 23,7%. У баранов одного года данный параметр больше в левом полушарии на 12,5% (таблица 3, рисунок 19).

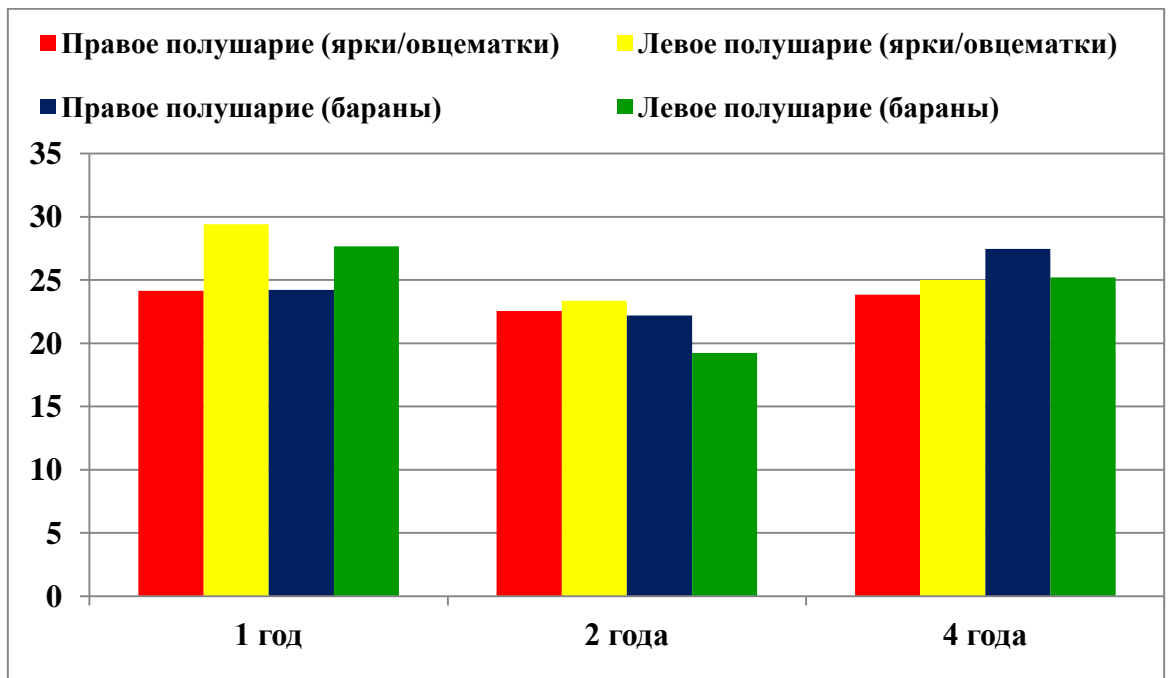


Рисунок 19. Возрастные и половые различия длины (мм) генуальной борозды овец

Достоверных различий длины поясной борозды овцематок и баранов разных возрастов не выявлено.

У ярок двух лет отмечено, что длина эктогенуальной борозды левого полушария достоверно больше, чем одного года и четырех лет на 20,7 и 12,1% соответственно, также данные в левом полушарии больше, чем в правом на

15,3%. У баранов этой же группы длина эктогенуальной борозды правого полушария достоверно больше, чем у ярок на 19,4% (таблица 3, рисунок 20).

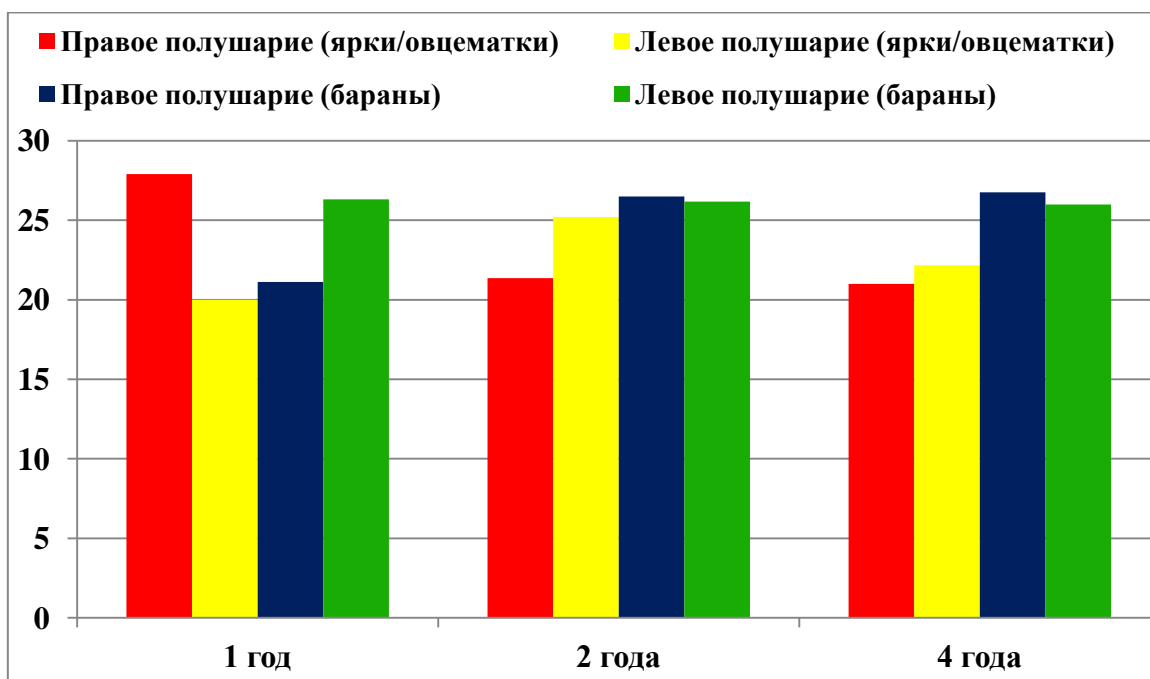


Рисунок 20. Возрастные и половые различия длины (мм) эктогенуальной борозды овец

Таблица 3 - Морфометрические данные поясной коры головного мозга овец
(n=30)

Пол животного	Полушарие	Длина поясной извилины, мм M±m	Длина борозды мозолистого тела, мм M±m	Длина генуальной борозды, мм M±m	Длина поясной борозды, мм M±m	Длина эктогенуальной борозды, мм M±m
1 год						
Ярки	П	31,5±2,5	41,15±9,15	24,15±1,85	54,15±3,15	22,9±2,4
	Л	27,5±2,5	41,95±6,05	29,4±1,2	57,0±0,6	20,0±0
Бараны	П	35,25±1,22	45,14±1,27	24,21±0,86	60,58±1,3	21,12±1,3
	Л	32,0±1,88	44,04±1,35	27,67±1,1&	60,33±0,85	26,31±1,52
2 года						
Ярки	П	38,64±1,48*	50,31±2,66	22,54±0,79	54,34±3,02	21,36±0,37
	Л	36,57±1,29*	52,3±3,8	23,37±1,14*	55,37±2,68	25,21±0,41&*
Бараны	П	40,0±2,52	52,83±4,92	22,2±1,07	61,63±2,67	26,5±1,76#
	Л	37,67±3,33	55,2±7,16	19,23±1,96*	63,87±3,67	26,17±2,42
4 года						
Овцематки	П	34,5±2,5	46,75±0,61	23,83±0,69	51,55±1,37	21,0±2,16
	Л	33,75±0,77*	48,33±0,4&	25,0±0,7*	52,92±0,82	22,17±1,44*
Бараны	П	34,25±6,29	45,75±0,43	27,45±5,39	55,4±2,08	26,75±2,29
	Л	35,25±2,29	45,25±2,3	25,2±1,47*	54,85±4,62	26,0±1,78

Примечание: статистическая значимость различий между правым и левым полушариями особи одного пола и возраста: & – $p < 0,05$; между одноименными полушариями ярок/овцематок и баранов одного возраста: # – $p < 0,05$; между одноименными полушариями разных возрастных групп: * – $p < 0,05$.

2.2.4. Морфометрические данные поясной коры овец на разных стереотаксических уровнях

В ходе анализа морфометрических данных поясной извилины на различных стереотаксических уровнях выявлены достоверные различия между животными разных возрастов. На уровне AP-10 высота поясной извилины у баранов четырех лет в правом полушарии больше, чем одного года на 27,8%, а в левом полушарии больше, чем одного года и двух лет на 24,2 и 22,7% соответственно (таблица 4, рисунок 21). На уровне AP0 данные у баранов двух лет в правом полушарии больше, чем одного года на 30,2% (таблица 4, рисунок 22).

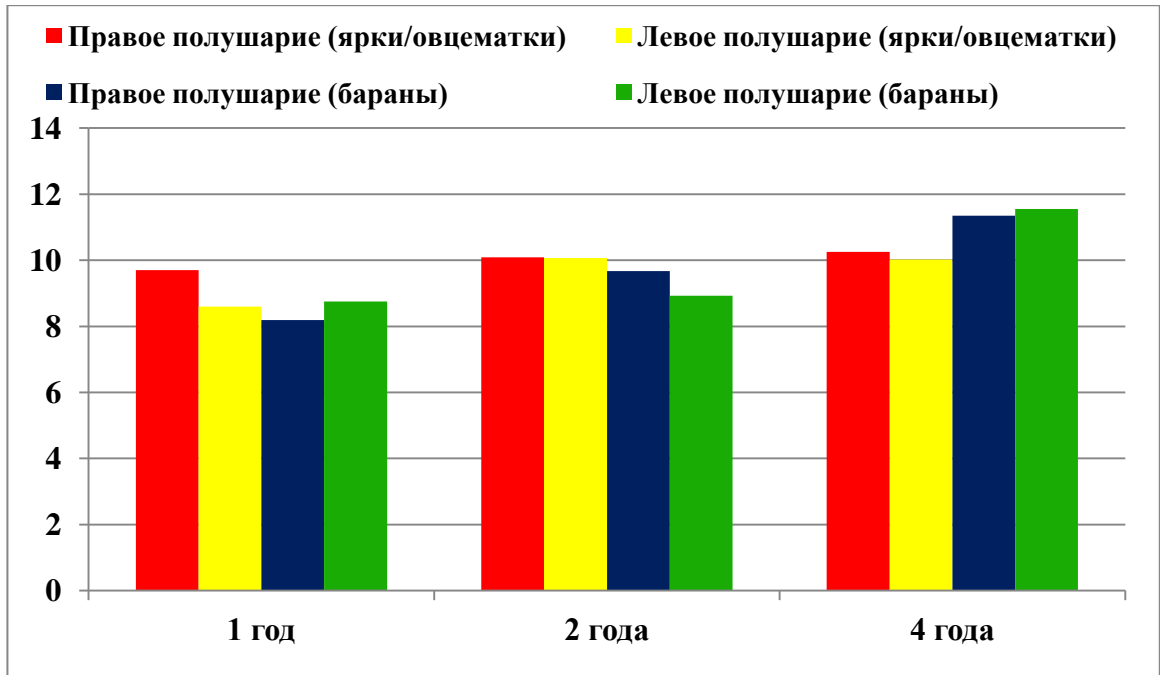


Рисунок 21. Возрастные и половые различия высоты (мм) поясной извилины овец на уровне AP-10

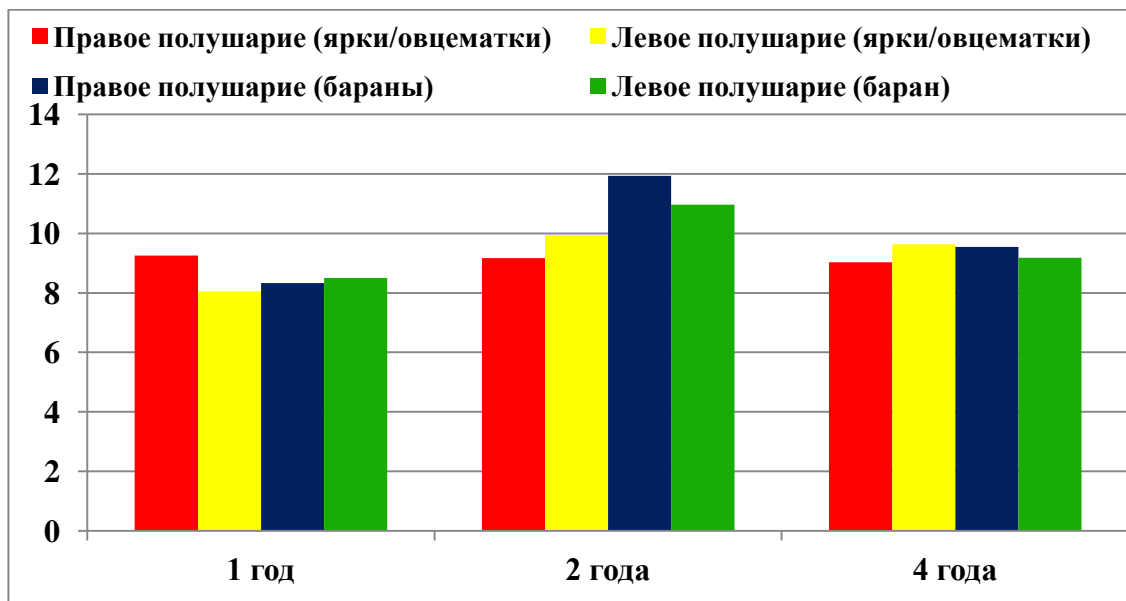


Рисунок 22. Возрастные и половые различия высоты поясной извилины овец на уровне AP0

Достоверных различий между правым и левым полушариями не выявлено, так же не обнаружено различий между овцематками и баранами (таблица 4).

Таблица 4 - Высота поясной извилины овец на разных стереотаксических уровнях (n=30)

Пол животного	Полушарие	AP-20, мм M±m	AP-10, мм M±m	AP0, мм M±m	AP+10, мм M±m
1 год					
Ярки	П	14,75±1,45	9,7±1,1	9,25±1,05	9,3±0,7
	Л	11,05±1,25	8,6±0,9	8,05±0,65	9,25±0,55
Бараны	П	12,25±0,84	8,19±0,46	8,33±0,39	8,61±0,36
	Л	12,62±0,59	8,75±0,28	8,5±0,32	8,93±0,44
2 года					
Ярки	П	13,4±0,51	10,09±0,38	9,17±0,51	10,13±0,89
	Л	14,36±0,8	10,07±0,4	9,94±0,65	10,16±0,75
Бараны	П	14,37±3,21	9,67±0,58	11,93±1,93*	10,33±1,35
	Л	13,77±3,57	8,93±0,63*	10,97±2,05	9,47±1,52
4 года					
Овцематки	П	13,5±0,22	10,25±0,3	9,03±0,18	9,03±0,41
	Л	13,85±0,28	10,02±0,15	9,63±0,17	9,63±0,21
Бараны	П	14,15±0,49	11,35±0,62*	10,12±0,72	9,55±0,12
	Л	14,0±0,41	11,55±0,78*	9,88±0,74	9,18±0,42

Примечание: статистическая значимость различий между правым и левым полушариями особи одного пола и возраста: & – $p < 0,05$; между одноименными полушариями ярок/овцематок и баранов одного возраста: # – $p < 0,05$; между одноименными полушариями разных возрастных групп: * – $p < 0,05$.

В результате статистического анализа глубины поясной извилины на различных стереотаксических уровнях выявлены достоверные различия морфометрических данных, так на уровне AP-20 поясная борозда глубже у ярок двух лет, чем у баранов того же возраста в правом и левом полушариях на 10,8 и 12,2% соответственно.

На уровне AP-10 данные у баранов четырех лет в правом полушарии достоверно больше, чем одного года на 24,5% (таблица 5, рисунок 23). На уровне AP0 у ярок в возрасте двух лет глубина поясной борозды правого полушария достоверно больше, чем одного года на 13,7% (таблица 5, рисунок 24). На уровне AP+10 у баранов одного года в левом полушарии данные достоверно больше, чем четырех лет на 9,6% (таблица 5).

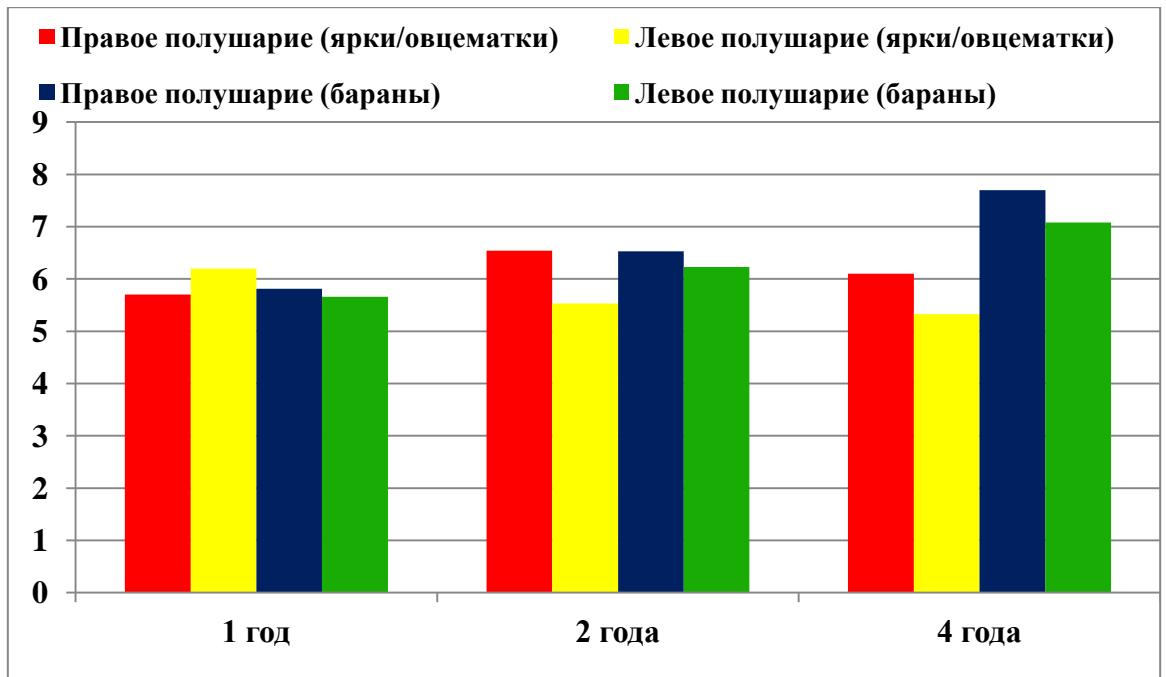


Рисунок 23. Возрастные и половые различия глубины поясной борозды овец на уровне AP-10

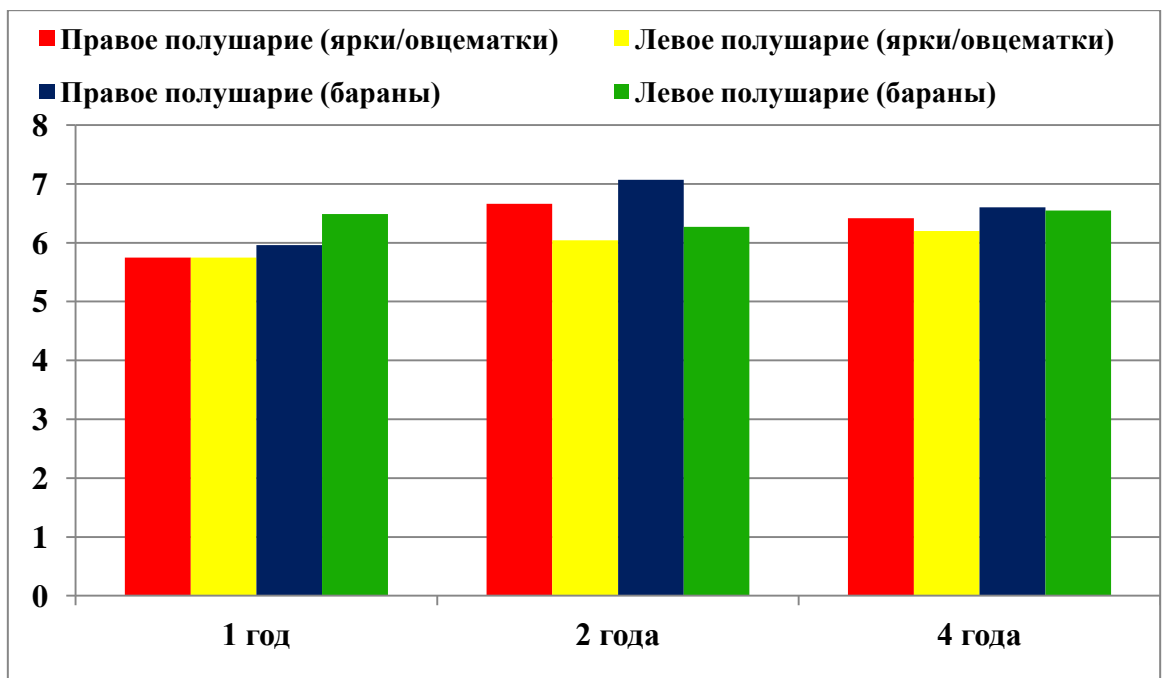


Рисунок 24. Возрастные и половые различия глубины поясной борозды овец на уровне AP0

Таблица 5 - Глубина поясной борозды овец на разных стереотаксических уровнях (n=30)

Пол животного	Полушарие	AP-20, мм M±m	AP-10, мм M±m	AP0, мм M±m	AP+10, мм M±m
1 год					
Ярки	П	8,2±2,0	5,7±1,3	5,75±0,15	7,8±0,2
	Л	7,8±2,6	6,2±0,2	5,75±0,55	7,55±0,15
Бараны	П	6,18±0,61	5,81±0,18	5,96±0,2	8,01±0,33
	Л	5,9±0,65	5,66±0,3	6,49±0,24	8,35±0,1
2 года					
Ярки	П	6,84±0,04	6,54±0,19	6,66±0,15*	7,23±0,17
	Л	7,03±0,15	5,53±0,43	6,04±0,33	7,7±0,24
Бараны	П	6,1±0,06#	6,53±0,03	7,07±0,87	7,93±0,07
	Л	6,17±0,15#	6,23±0,03	6,27±0,23	8,0±0,12
4 года					
Овцематки	П	6,48±0,56	6,1±0,05	6,42±0,17	7,52±0,23
	Л	6,97±0,34	5,33±0,07	6,2±0,14	7,87±0,08
Бараны	П	6,3±0,29	7,7±0,93*	6,6±0,67	7,88±0,31
	Л	6,35±0,58	7,08±1,01	6,55±0,53	7,55±0,28*

Примечание: статистическая значимость различий между правым и левым полушариями особи одного пола и возраста: & – $p < 0,05$; между одноименными полушариями ярок/овцематок и баранов одного возраста: # – $p < 0,05$; между одноименными полушариями разных возрастных групп: * – $p < 0,05$.

В результате анализа толщины коры на поверхности поясной извилины выявлены достоверные различия, так на уровне AP-20 морфометрические данные у ярок одного года в правом полушарии больше, чем двух и четырех лет на 16,4 и 16,8% соответственно (таблица 6).

Достоверных различий между данными правого и левого полушарий отмечено не было, так же, как и между овцематками и баранами.

Таблица 6 - Толщина коры поясной извилины овец на разных стереотаксических уровнях (n=30)

Пол животного	Полушарие	AP-20, мм M±m	AP-10, мм M±m	AP0, мм M±m	AP+10, мм M±m
1 год					
Ярки	П	2,2±0,2	1,7±0,3	1,4±0,2	2,0±0,1
	Л	1,65±0,25	2,05±0,05	1,7±0,1	1,85±0,05
Бараны	П	2,34±0,13	1,89±0,12	1,7±0,11	2,14±0,04
	Л	2,18±0,14	1,96±0,16	2,03±0,12	1,9±0,13
2 года					
Ярки	П	1,84±0,05*	1,81±0,04	1,59±0,11	2,07±1,16
	Л	2,0±0,07	1,97±0,04	1,84±0,04	1,86±0,06
Бараны	П	2,07±0,19	1,87±0,09	1,97±0,27	2,07±0,03
	Л	2,1±0,06	1,9±0,06	2,0±0,06	1,83±0,07
4 года					
Овцематки	П	1,83±0,05*	1,72±0,05	1,9±0,2	1,98±0,06
	Л	2,07±0,15	1,9±0,09	2,02±0,08	1,88±0,03
Бараны	П	2,05±0,15	1,93±0,06	1,55±0,1	1,98±0,13
	Л	2,15±0,13	1,88±0,13	1,82±0,09	1,8±0,11

Примечание: статистическая значимость различий между правым и левым полушариями особи одного пола и возраста: & – $p < 0,05$; между одноименными полушариями ярок/овцематок и баранов одного возраста: # – $p < 0,05$; между одноименными полушариями разных возрастных групп: * – $p < 0,05$.

Анализируя толщину коры в глубине поясной борозды, достоверные различия морфометрических данных между животными разных возрастов не установлены. Отмечено, что на уровне AP-20 данные у баранов второй возрастной группы преобладают над показателями у ярок на 17,5 и 22,7% в правом и левом полушариях. На уровне AP0 у животных второй группы толщина серого вещества поясной борозды в правом полушарии у баранов достоверно больше, чем у ярок на 27,3%. На уровне AP+10 у животных второй группы отмечено преобладание данных правого полушария над левым у ярок на 19,7% (таблица 7).

Таблица 7 - Толщина коры поясной борозды на стереотаксических уровнях
(n=30)

Пол животного	Полушарие	AP-20, мм M±m	AP-10, мм M±m	AP0, мм M±m	AP+10, мм M±m
1 год					
Ярки	П	2,35±0,45	2,1±0,5	2,05±0,55	2,25±0,05
	Л	1,95±0,15	2,05±0,45	2,25±0,15	2,05±0,15
Бараны	П	2,41±0,09	2,46±0,1	2,6±0,08	2,31±0,06
	Л	2,26±0,12	1,99±0,13	2,08±0,1	2,25±0,13
2 года					
Ярки	П	1,84±0,09	1,86±0,09	1,84±0,06	2,33±0,12
	Л	1,7±0,05	2,03±0,13	2,19±0,1	1,87±0,06&
Бараны	П	2,23±0,12#	2,33±0,07	2,53±0,15#	2,23±0,03
	Л	2,2±0,06#	2,0±0,06	2,2±0,25	2,07±0,03
4 года					
Овцематки	П	1,97±0,01	1,62±0,15	1,82±0,05	2,05±0,07
	Л	1,85±0,08	1,9±0,13	2,08±0,1	1,77±0,1
Бараны	П	1,95±0,2	2,1±0,32	2,13±0,22	2,15±0,12
	Л	1,98±0,17	1,85±0,09	1,65±0,24	1,78±0,27

Примечание: статистическая значимость различий между правым и левым полушариями особи одного пола и возраста: & – $p < 0,05$; между одноименными полушариями ярок/овцематок и баранов одного возраста: # – $p < 0,05$; между одноименными полушариями разных возрастных групп: * – $p < 0,05$.

Толщина коры на поверхности поясной извилины и в глубине поясной борозды не имеет достоверных различий.

2.2.5. Морфометрическая асимметрия поясной коры овец правого и левого полушарий

Для установления факта морфометрической асимметрии данных правого и левого полушария нами рассчитан коэффициент асимметрии, позволяющий оценить степень преобладания одного из полушарий головного мозга овец. Коэффициент асимметрии характеризует различия морфометрических параметров в половозрастных группах животных, но не дает возможность выявить индивидуальную вариабельность структур головного мозга.

В результате анализа выявлены различия коэффициента асимметрии длины правого и левого полушарий, так морфометрическая асимметрия достоверно больше у баранов, чем у овцематок четырех лет на 91,5%; также коэффициент асимметрии у ярок одного года достоверно больше, чем у животных двух и четырех лет на 60,7 и 76,7% соответственно (таблица 8).

Достоверных различий коэффициента асимметрии ширины полушарий в половозрастных группах животных не выявлено.

В ходе анализа асимметрии отмечено, что у ярок и баранов первой возрастной группы длина полушарий больше слева в 100 и 62,5% случаях соответственно. У животных второй группы равное преобладание длины полушарий. У овцематок и баранов третьей группы длина полушарий больше справа в 70 и 100% случаях соответственно.

Преобладание ширины полушарий равнозначно у ярок первой группы, а у баранов этого возраста в 62,5% случаев данный показатель больше в правом полушарии. У ярок второй группы длина полушарий больше справа в 71,4% случаев, а у баранов равное преобладание полушарий. У овцематок третьей группы длина полушарий больше с права, а у баранов слева в 60 и 75% случаев соответственно.

Таблица 8 - Коэффициент асимметрии морфометрических данных
головного мозга овец (n=30)

Пол животного	Коэффициент асимметрии длины полушарий M±m	Коэффициент асимметрии ширины полушарий M±m
1 год		
Ярки	2,19±1,04	2,85±1,32
Бараны	1,83±0,46	5,05±0,98
2 года		
Ярки	0,86±0,26*	3,49±1,1
Бараны	5,01±4,56	1,87±0,97
4 года		
Овцематки	0,51±0,16*	3,28±0,71
Бараны	5,98±2,14#	5,1±1,48

Примечание: статистическая значимость различий между коэффициентом асимметрии ярок/овцематок и баранов одного возраста: # – p<0,05; между коэффициентом асимметрии овец разных возрастов: * – p<0,05.

В ходе корреляционного анализа установлена обратная зависимость коэффициента асимметрии длины полушарий от расстояния от брегмы до затылочного шва у ярок одного года и у баранов двух лет; обратная зависимость от ширины черепа у ярок одного года. Выявлена обратная зависимость коэффициента асимметрии ширины полушарий от расстояния от брегмы до затылочного шва у ярок одного года и баранов четырех лет, прямая - у баранов двух лет; обратная зависимость от ширины черепа у ярок одного года.

Так же отмечено, что коэффициент асимметрии длины полушарий абсолютно не зависит от ширины черепа у ярок двух лет.

Таким образом, морфометрическая асимметрия длины и ширины правого и левого полушарий остается стабильной у баранов разных возрастов, тогда как у ярок и овцематок длина полушарий имеет возрастные различия. Асимметрия ширины полушарий у ярок и овцематок остается стабильной в разных возрастных группах.

В результате анализа коэффициента асимметрии морфометрических данных поясной коры правого и левого полушарий выявлены следующие различия: морфометрическая асимметрия длины поясной извилины достоверно больше у баранов, чем у овцематок в третьей группе на 75,9%; также коэффициент асимметрии длины поясной извилины у ярок достоверно больше в первой группе, чем во второй и третьей на 36,1 и 79,0% соответственно; у ярок второй группы коэффициент асимметрии длины эктогенуальной борозды достоверно больше, чем у баранов этой же группы на 75,2% (таблица 9).

Достоверных различий между коэффициентом асимметрии длины борозды мозолистого тела, генуальной и поясной борозд правого и левого полушарий не выявлено.

Преобладание длины поясной извилины у всех животных наблюдается в правом полушарии в среднем в 82,7% случаев. Длина борозды мозолистого тела у животных первой группы в правом полушарии больше в 53,4% случаев; у животных второй группы в левом полушарии в 67,9%. Длина генуальной борозды

у животных первой группы наблюдается преобладание в левом полушарии в 92,9% случаев; у ярок второй группы данный показатель преобладает в левом полушарии, а у баранов в правом в 66,7 и 100% случаев соответственно; у животных третьей группы длина генуальной борозды больше в правом полушарии в 75%. Длина поясной борозды у животных первой группы в равной степени преобладает в обоих полушариях; у животных второй группы данный показатель больше в 67% случаев в левом полушарии. Длина эктогенуальной борозды у животных первой группы преобладает в правом полушарии у всех ярок и овцематок, в левом у баранов в 87,5% случаев; у ярок второй группы наблюдается преобладание левого полушария в 91,7%, а у баранов правого в 70,9% случаев.

Таблица 9 - Коэффициент асимметрии морфометрических данных поясной коры головного мозга овец (n=30)

Пол животного	Коэффициент асимметрии длины поясной извилины M±m	Коэффициент асимметрии длины борозды мозолисто го тела M±m	Коэффициент асимметрии длины генуальной борозды M±m	Коэффициент асимметрии длины поясной борозды M±m	Коэффициент асимметрии длины эктогенуальной борозды M±m
1 год					
Ярки	12,78±1,01*	7,72±3,15	16,97±9,17	6,52±4,94	27,78±6,21
Бараны	14,1±2,68	5,63±1,71	14,55±3,3	5,94±1,37	29,41±6,82
2 года					
Ярки	8,17±0,98*	6,69±1,57	10,06±2,6	3,04±0,97	15,15±2,05#
Бараны	6,15±2,72	6,37±1,91	13,77±4,82	3,64±1,9	3,76±1,17
4 года					
Овцематки	2,68±1,38	3,57±1,17	7,05±2,5	2,97±1,24	11,06±4,97
Бараны	11,1±2,97#	6,96±1,81	11,85±4,35	9,25±3,37	4,67±0,89

Примечание: статистическая значимость различий между коэффициентом асимметрии ярок/овцематок и баранов одного возраста: # – p<0,05; между коэффициентом асимметрии овец разных возрастов: * – p<0,05.

Выявлена зависимость коэффициента асимметрии морфометрических данных лимбической коры от размеров черепа, так отмечена обратная зависимость коэффициента асимметрии длины поясной извилины от размеров черепа у ярок одного года; у баранов второй группы - высокий отрицательный коэффициент корреляции от расстояния от брегмы до затылочного шва. Межполушарная асимметрия длины борозды мозолистого тела, генуальной борозды, поясной борозды, эктогенуальной борозды у ярок одного года обратно зависит от размеров черепа.

Морфометрическая межполушарная асимметрия длины поясной борозды абсолютно не зависит от размеров черепа у баранов двух и овцематок четырех лет; длины эктогенуальной борозд - у овцематок четырех лет.

Таким образом, различия морфометрических данных длины борозды мозолистого тела, генуальной и поясной борозд правого и левого полушарий имеют стабильные показатели у животных разных половозрастных групп. Асимметрия длины поясной извилины у овцематок имеет возрастные различия, тогда как у баранов этот показатель остается стабильным. Так же данный параметр имеет особенности у животных разного пола в возрасте четырех лет. Значительные половые различия длины эктогенуальной борозды правого и левого полушарий имеются только у животных двух лет.

Анализируя коэффициент асимметрии высоты поясной извилины на различных стереотаксических уровнях отмечено, что межполушарная асимметрия у баранов второй группы достоверно больше на 67,9%, чем у ярок на уровне AP-10; на уровне AP-20 и AP-10 у ярок коэффициент асимметрии достоверно больше в первой группе, чем во второй на 64,2 и 78,3% и третьей на 87,2 и 62,7% соответственно (таблица 10).

Достоверных различий коэффициента асимметрии на уровнях AP0 и AP+10 не выявлено.

У ярок первой группы высота поясной извилины преобладает в правом полушарии в 87,5%, у второй в левом в 76,2% случаев. У баранов наоборот, в

первой группе наблюдается преобладание левого полушария в 56,5%, а во второй правого в 78,1% случаев.

Таблица 10 - Коэффициент асимметрии морфометрических данных поясной извилины овец на разных стереотаксических уровнях (n=30)

Пол животного	AP-20 M±m	AP-10 M±m	AP0 M±m	AP+10 M±m
1 год				
Ярки	25,19±1,12*	11,25±0,79*	12,65±2,89	1,58±0,43
Бараны	14,74±3,41	10,56±3,54	10,45±3,38	11,9±3,85
2 года				
Ярки	9,03±4,22*	2,44±0,84*	7,95±1,64	12,01±4,69
Бараны	8,57±4,08	7,6±2,97#	8,52±3,93	9,01±2,93
4 года				
Овцематки	3,23±0,4	4,2±1,21	6,88±1,13	6,47±2,48
Бараны	2,82±1,0	2,46±0,96	7,23±4,27	5,98±2,96

Примечание: статистическая значимость различий между коэффициентом асимметрии ярок/овцематок и баранов одного возраста: # – $p < 0,05$; между коэффициентом асимметрии овец разных возрастов: * – $p < 0,05$.

Выявлена зависимость коэффициента асимметрии морфометрических данных поясной извилины от размеров черепа, так отмечена обратная зависимость коэффициента асимметрии высоты поясной извилины на уровнях AP-20 и AP+10 от размеров черепа у ярок одного года, и прямая зависимость на уровнях AP-10 и AP0. У баранов двух лет наблюдается обратная корреляция асимметрии от расстояния от брегмы до затылочного шва.

Так же отмечено, что асимметрия высоты поясной извилины на уровне AP-10 абсолютно не зависит от ширины черепа у баранов одного года.

Таким образом, асимметрия высоты поясной извилины у баранов разных возрастов остается стабильной, тогда как у овцематок имеются возрастные особенности. Половые различия незначительны.

В результате статистического анализа коэффициента асимметрии глубины поясной борозды выявлено, что межполушарная асимметрия выражена

достоверно больше у ярок второй группы на уровне AP-20, чем у баранов на 35,7% (таблица 11).

Достоверных различий коэффициента асимметрии глубины поясной борозды в половозрастных группах на уровнях AP-10, AP0, AP+10 выявлено не было.

На уровне AP-20 и AP-10 у ярок первой группы не выявлено преобладания полушарий, тогда как на уровне AP0 и AP+10 наблюдается абсолютное преобладание глубины борозды справа. У баранов этой же возрастной группы на уровне AP-20 и AP-10 глубина борозды больше в правом полушарии в 62,5%, на уровне AP0 и AP+10 наоборот в левом в 73,2% случаев. У ярок второй и овцематок третьей групп на уровнях AP-20 и AP+10 показатель преобладает в левом полушарии в 77,4%, а на уровнях AP-10 и AP0 в правом в 92,3% случаев. На уровнях AP-20, AP0, AP+10 у баранов второй группы глубина поясной борозды больше в левом полушарии в 66,7%, а на уровне AP-10 в правом в 100% случаев, тогда как у баранов третьей группы глубина на всем протяжении борозды больше в правом полушарии в 75% случаев.

Таблица 11 - Коэффициент асимметрии глубины поясной борозды овец на разных стереотаксических уровнях (n=30)

Пол животного	AP-20 M±m	AP-10 M±m	AP0 M±m	AP+10 M±m
1 год				
Ярки	9,03±7,1	22,77±8,48	6,75±0,4	3,91±0,56
Бараны	14,46±4,51	12,35±3,47	12,36±2,0	7,47±2,66
2 года				
Ярки	4,99±0,45#	14,95±6,77	11,22±3,32	8,57±3,41
Бараны	3,21±0,05	4,58±0,86	14,44±9,99	2,48±0,02
4 года				
Овцематки	10,48±3,4	12,58±0,59	6,42±1,19	6,52±0,86
Бараны	14,15±4,42	8,67±3,1	4,25±1,54	6,57±1,68

Примечание: статистическая значимость различий между коэффициентом асимметрии ярок/овцематок и баранов одного возраста: # – $p < 0,05$; между коэффициентом асимметрии овец разных возрастов: * – $p < 0,05$.

В результате корреляционного анализа выявлена зависимость коэффициента асимметрии глубины поясной борозды от размеров черепа у овцематок одного года на уровнях AP-20 и AP+10 - прямая, на уровнях AP-10 и AP0 - обратная. У баранов двух лет на уровне AP0 и четырех лет на уровне AP-20 имеется обратная корреляция асимметрии от расстояния от брегмы до затылочного шва. На уровне AP+10 у баранов двух лет также наблюдается обратная зависимость коэффициента асимметрии от ширины черепа.

Также отмечено, что межполушарная асимметрия глубины поясной борозды абсолютно не зависит от ширины черепа у ярок двух лет на уровне AP-20 и ярок четырех лет на уровне AP+10; у баранов двух лет на уровне AP-10 коэффициент асимметрии не зависит от расстояния от брегмы до затылочного шва.

Анализируя коэффициент асимметрии толщины коры поясной извилины и поясной борозды достоверных различий по полу и возрасту не отмечено (таблица 12, 13).

Толщина коры поясной извилины у ярок и овцематок на уровнях AP-20, AP-10 и AP0 больше в левом полушарии в 85,4%, на уровне AP+10 в правом в 88,6% случаев. У баранов данный показатель преобладает в правом полушарии на уровнях AP-20 и AP+10 в 79,9%, а в левом на уровнях AP-10 и AP0 в 68,3% случаях.

Таблица 12 - Коэффициент асимметрии толщины коры поясной извилины овец на разных стереотаксических уровнях (n=30)

Пол животного	AP-20 M±m	AP-10 M±m	AP0 M±m	AP+10 M±m
1 год				
Ярки	25,42±4,58	15,0±15,0	18,06±6,95	7,39±2,13
Бараны	18,93±3,81	19,58±5,84	19,5±4,61	16,2±3,37
2 года				
Ярки	7,62±2,33	10,55±2,17	17,13±4,26	13,72±2,78
Бараны	13,44±5,25	8,33±4,41	13,84±1,68	11,35±1,83
4 года				
Овцематки	13,4±5,29	11,04±2,13	10,93±2,34	8,0±2,52
Бараны	8,95±2,97	10,2±3,81	15,24±1,75	18,05±4,07

Примечание: статистическая значимость различий между коэффициентом асимметрии ярок/овцематок и баранов одного возраста: # – $p < 0,05$; между коэффициентом асимметрии овец разных возрастов: * – $p < 0,05$.

В ходе корреляционного анализа установлена зависимость коэффициента асимметрии толщины коры поясной извилины от размеров черепа у ярок одного года на уровнях AP-20, AP-10, AP0 - обратная, на уровне AP+10 - прямая. У баранов двух лет имеется обратная зависимость только от расстояния от брегмы до затылочного шва, а на уровнях AP-10 и AP0 - от ширины черепа.

Так же отмечено, что коэффициент асимметрии толщины коры поясной извилины абсолютно не зависит от ширины черепа у баранов двух лет на уровне AP-10 и овцематок четырех лет на уровне AP0; у баранов одного года на уровне AP-20 асимметрия не зависит от расстояния от брегмы до затылочного шва.

Толщина коры поясной борозды у ярок и овцематок на уровнях AP-20 и AP+10 больше в правом полушарии в 80%, на уровнях AP-10 и AP0 в левом в 86% случаях. У баранов данный показатель преобладает в правом полушарии в 79,3% случаев на всем протяжении поясной борозды.

Таблица 13 - Коэффициент асимметрии толщины коры поясной борозды овец на разных стереотаксических уровнях (n=30)

Пол животного	AP-20 M±m	AP-10 M±m	AP0 M±m	AP+10 M±m
1 год				
Ярки	22,62±13,1	1,92±1,92	28,37±9,13	8,99±4,64
Бараны	8,44±1,72	13,86±5,12	20,67±4,25	9,61±3,59
2 года				
Ярки	8,53±2,53	11,96±2,18	15,1±3,51	18,72±3,86
Бараны	4,43±0,18	14,27±1,24	13,65±5,1	7,44±1,45
4 года				
Овцематки	10,77±2,25	15,56±3,75	13,38±4,17	16,87±2,69
Бараны	9,22±3,16	16,32±6,31	26,58±7,79	18,72±9,67

Примечание: статистическая значимость различий между коэффициентом асимметрии ярок/овцематок и баранов одного возраста: # – $p < 0,05$; между коэффициентом асимметрии овец разных возрастов: * – $p < 0,05$.

В результате корреляционного анализа выявлена зависимость коэффициента асимметрии толщины коры поясной борозды от размеров черепа у

ярок одного года на уровнях AP-20, AP0, AP+10 - обратная, на уровне AP-10 - прямая. У баранов двух лет имеется прямая зависимость от расстояния от брегмы до затылочного шва на уровне AP0 и AP+10. У баранов четырех лет наблюдается отрицательный коэффициент корреляции от расстояния от брегмы до затылочного шва на уровне AP0.

Так же асимметрия толщины коры поясной борозды абсолютно не зависит от расстояния от брегмы до затылочного шва у баранов одного года на уровне AP+10, ярок двух лет на уровне AP0 и овцематок четырех лет на уровне AP-20; у баранов одного года на уровне AP+10 коэффициент асимметрии не зависит от ширины черепа.

Таким образом, асимметрия глубины поясной борозды и толщины поясной коры в правом и левом полушарии имеет стабильные показатели в разных половозрастных группах.

Различия морфометрических данных поясной коры правого и левого полушарий головного мозга овец наблюдались у каждой особи в каждом из изучаемых параметров. В результате статистического анализа параметров поясной коры не выявлено общих закономерностей изменения степени межполушарной асимметрии у животных разных возрастов обоего пола. Данный факт свидетельствует об индивидуальной изменчивости отдельных структур лимбической системы головного мозга овец.

2.2.6. Микроскопическая структура поясной коры головного мозга овец

В результате проведенных микроскопических исследований нами было установлено, что структура поясной коры головного мозга овец имеет общий план строения, характерный для большинства млекопитающих. Так лимбическая область коры головного мозга овец представлена горизонтально расположенными слоями клеток. Выявлено пять слоев: I – молекулярный слой, II – наружный зернистый слой, III – слой малых пирамидных клеток, V – слой больших пирамидных клеток, VI – полиморфный слой (рисунок 12).

Морфологической особенностью микроструктуры поясной коры овец является отсутствие IV - внутреннего зернистого слоя на всем протяжении поясной извилины.

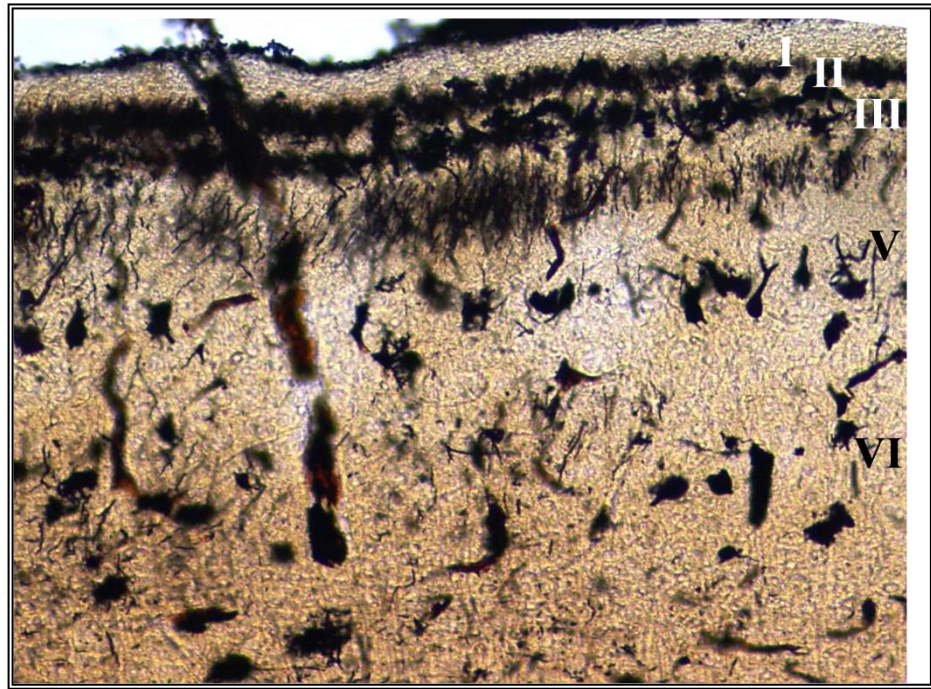


Рисунок 12. Лимбическая кора головного мозга овец.

Импregnация серебром методом Гольджи в модификации Блиновой. Об. 20,
ок. 10.

I - молекулярный слой; II - наружный зернистый слой; III - слой малых пирамид; V - слой больших пирамид; VI - полиморфный слой

Однако, четко выраженные слои визуализированы только на поверхности поясной извилины и в средней части поясной борозды. На дне борозды первые три слоя не обнаружены (рисунок 13, 14).

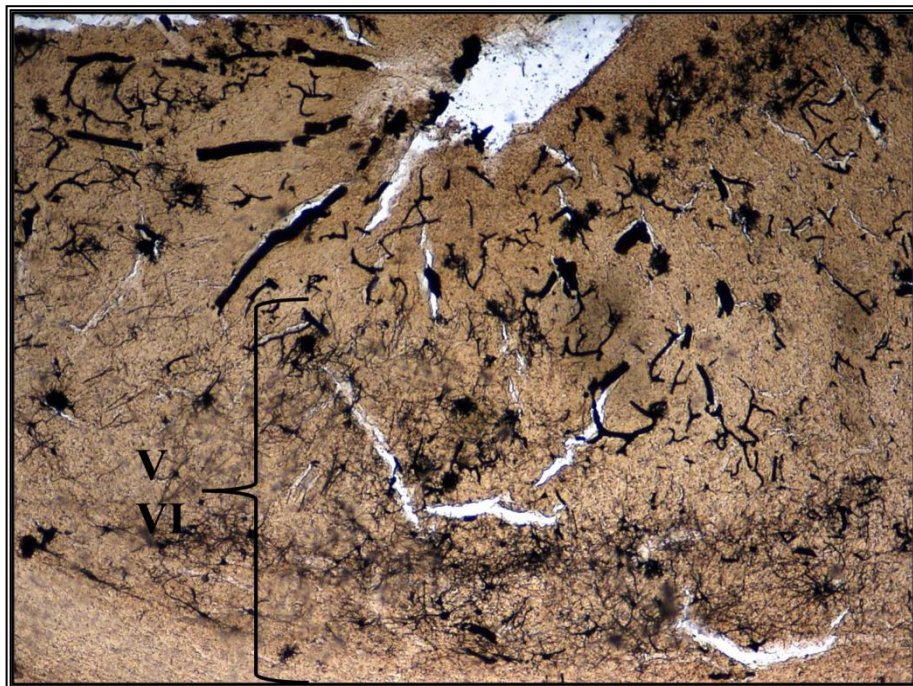


Рисунок 13. Дно поясной борозды.

Импрегнация серебром методом Гольджи в модификации Блиновой. Об. 20,
ок. 10.

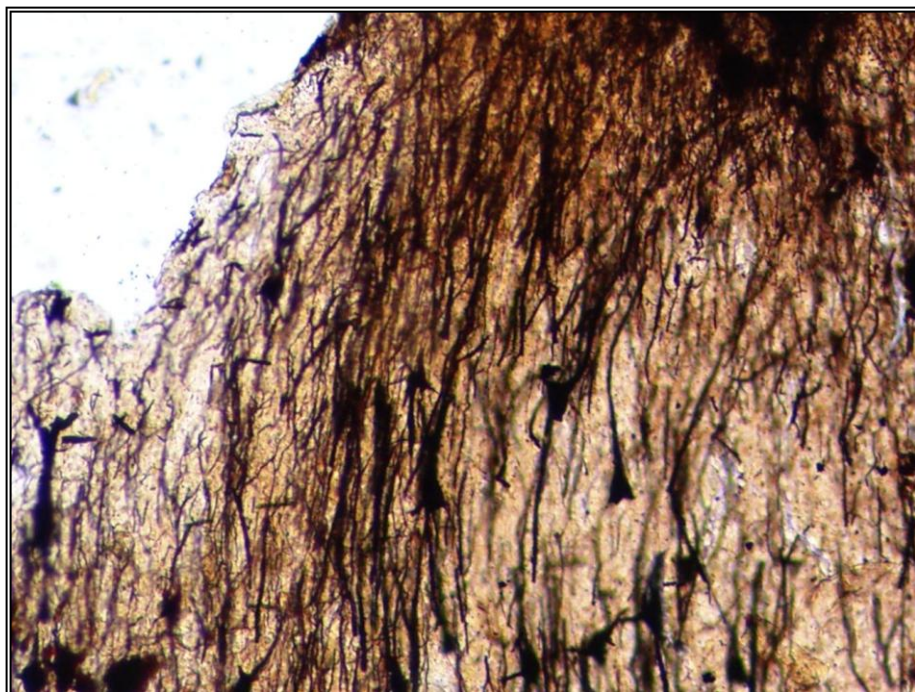


Рисунок 14. Дно поясной борозды.

Импрегнация серебром методом Гольджи в модификации Блиновой. Об. 40,
ок. 10.

I - молекулярный слой четко отграничен от II - наружного зернистого и представлен отростками клеток нижележащих слоев.

У всех групп овец наблюдается четко выраженный II - наружный зернистый слой, состоящий из клеток преимущественно пирамидной и единичных веретеновидной формы. Клетки расположены компактно в два - три ряда. Отмечена особенность, что ближе ко дну борозды II - наружный зернистый слой постепенно истончается (рисунок 15).



Рисунок 15. II - наружный зернистый и III - слой малых пирамидных клеток. Импрегнация серебром методом Гольджи в модификации Блиновой. Об. 10, ок. 10.

В III - слое малых пирамид клетки пирамидной формы и единичные звездчатые, расположены в два - три, местами в четыре ряда (рисунок 16.).

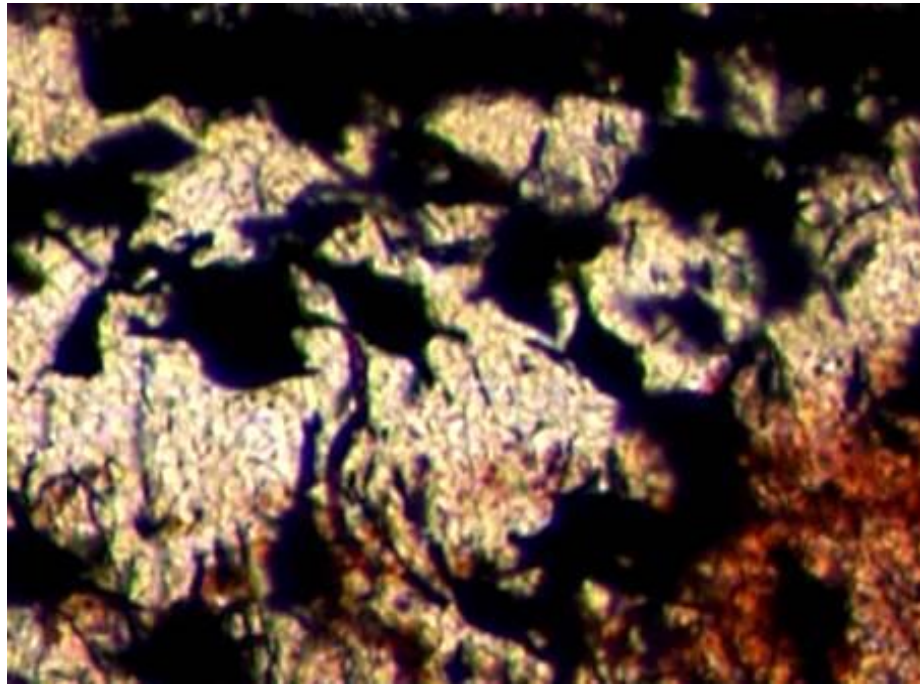


Рисунок 16. III - слой малых пирамидных клеток.

Импregnация серебром методом Гольджи в модификации Блиновой. Об.
100, ок. 10.

Слой V - больших пирамидных клеток хорошо выражен у всех групп животных. Состоит из крупных нейроцитов пирамидной формы (рисунок 17, 18, 19, 20, 21) среди которых встречаются единичные веретеновидные (рисунок 22). Пирамидные клетки расположены группами, без четко выраженных рядов.

В клетках V слоя - больших пирамид визуализировано большое количество отростков. От вершины пирамидного нейроцита отходит хорошо выраженный верхушечный дендрит направленный к поверхности коры. Из середины основания выходит нейрит, направленный в белое вещество мозга. Кроме того отмечены множественные боковые дендриты, ответвляющиеся от верхушечного дендрита и от тела нейроцита (рисунок 17).

В V - слое больших пирамид отростки нейроцитов пирамидной формы утолщены и не сильно ветвятся. Боковые дендриты отходят от тела клетки и дихотомически делятся (рисунок 17).

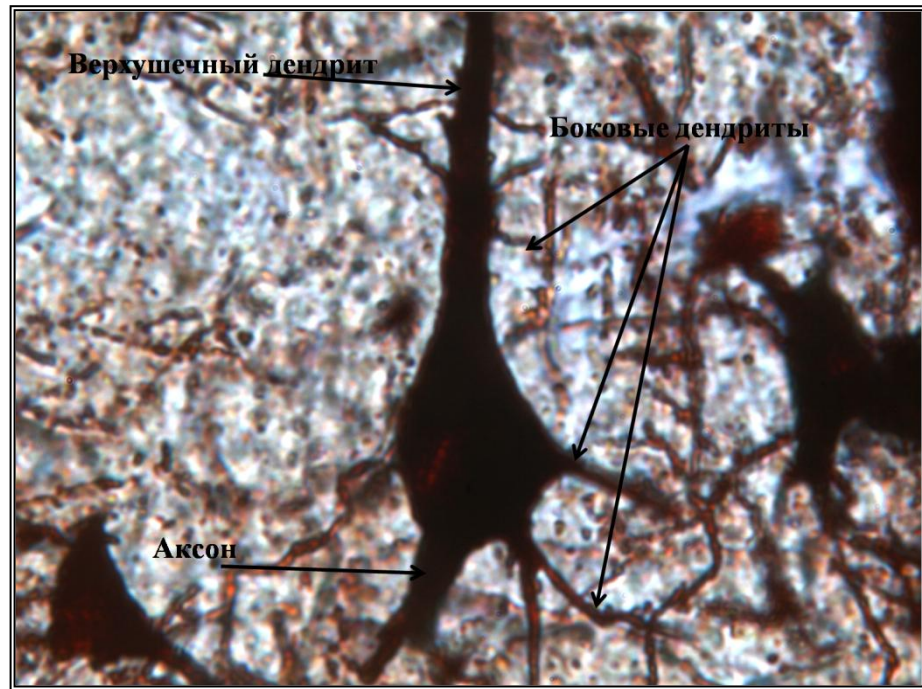


Рисунок 17. Пирамидный нейрон V - слоя больших пирамид.
Импрегнация серебром методом Гольджи в модификации Блиновой. Об.
100, ок. 30.

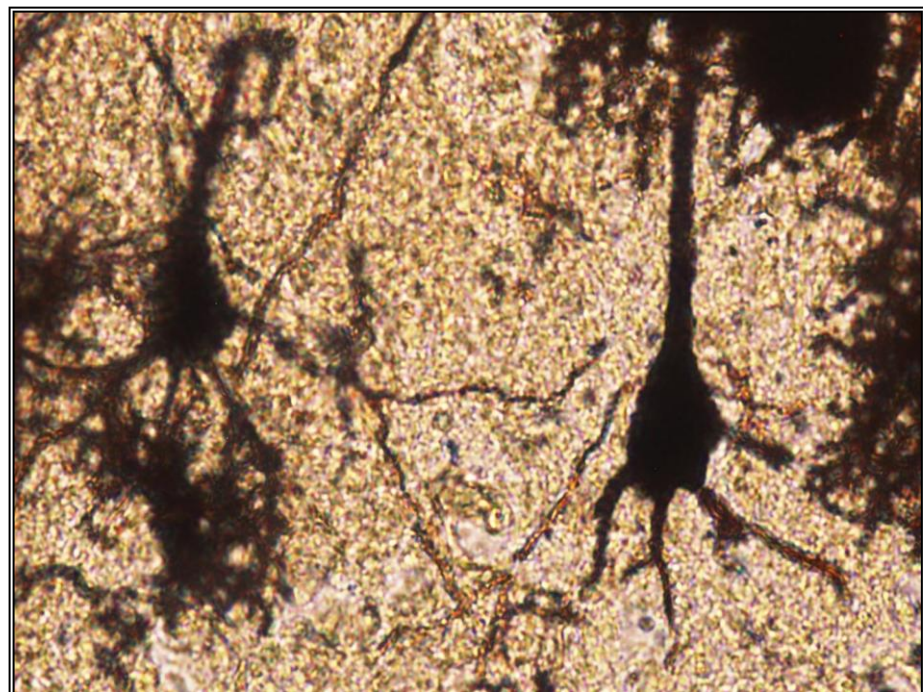


Рисунок 18. Пирамидные нейрон V - слоя больших пирамид.
Импрегнация серебром методом Гольджи в модификации Блиновой. Об.
100, ок. 30.

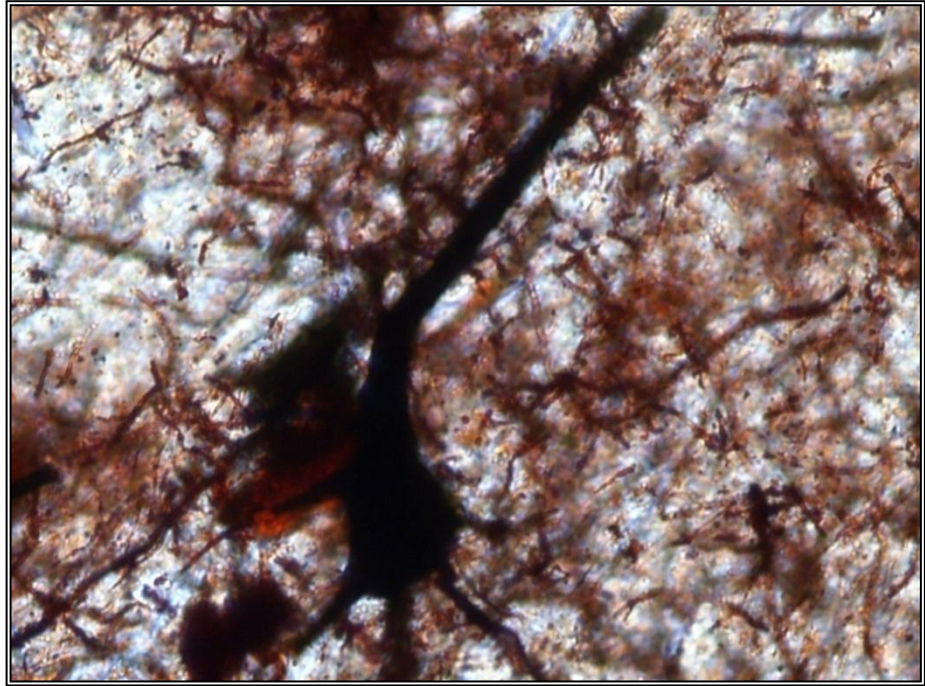


Рисунок 19. Пирамидный нейрон V - слоя больших пирамид.
Импрегнация серебром методом Гольджи в модификации Блиновой. Об.
100, ок. 30.

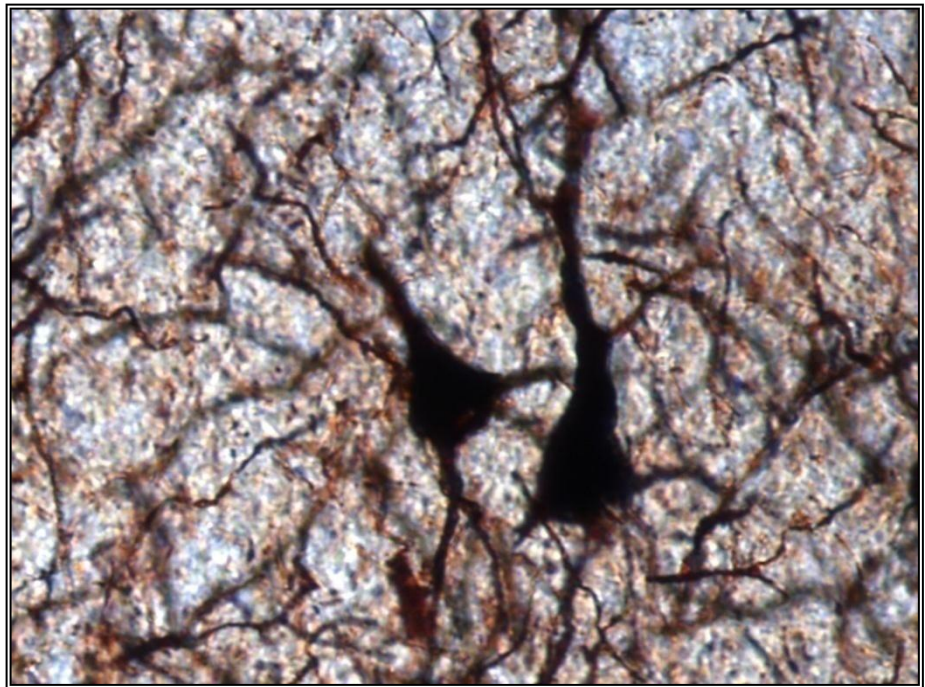


Рисунок 20. Пирамидные нейроны V - слоя больших пирамид.
Импрегнация серебром методом Гольджи в модификации Блиновой. Об.
100, ок. 30.

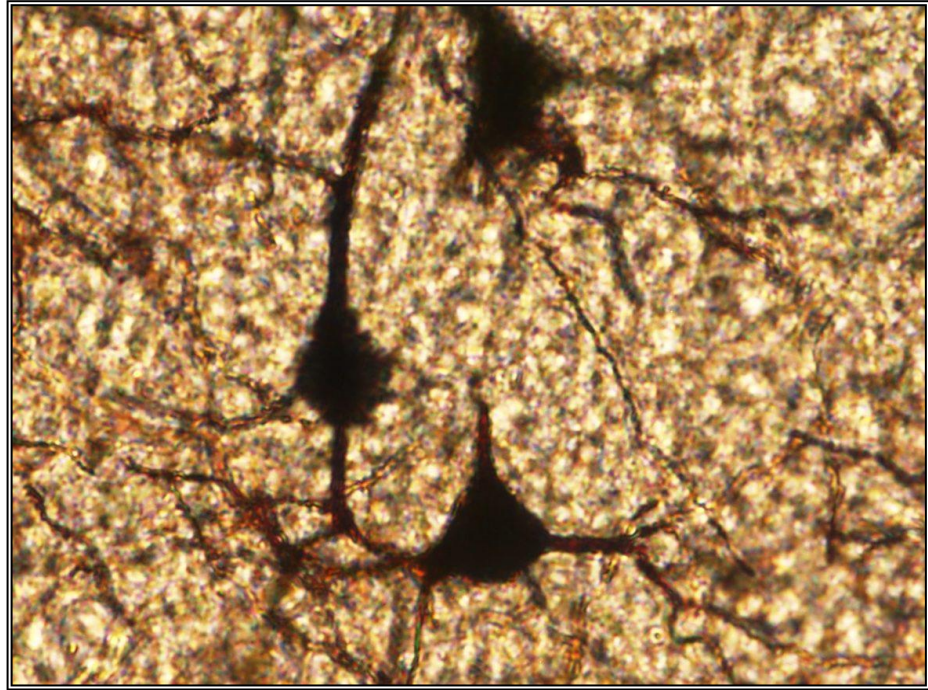


Рисунок 21. Пирамидные нейроны V - слоя больших пирамид.
Импрегнация серебром методом Гольджи в модификации Блиновой. Об.
100, ок. 30.

В веретеновидном нейроне отростки отходят из четырех сторон тела клетки. Отростки, идущие к поверхности коры и в глубь белого вещества мозга, дихотомически разделяются на выходе из тела клетки (рисунок 21.).

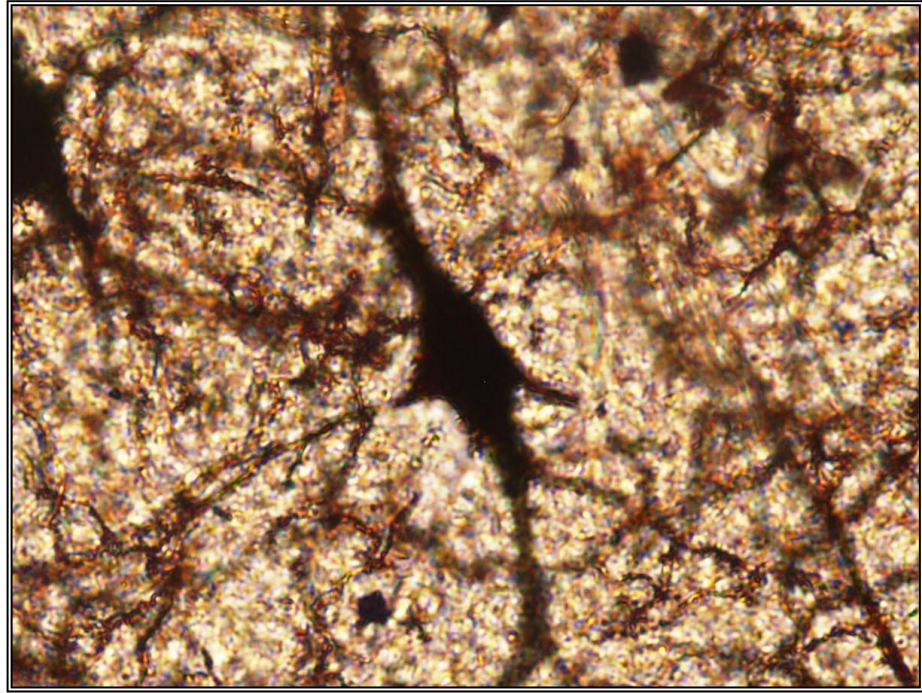


Рисунок 22. Нейроцит веретеновидной формы V - слоя больших пирамид. Импрегнация серебром методом Гольджи в модификации Блиновой. Об. 100, ок. 30.

Нами было отмечено, что у животных четырех лет количество клеток V - слоя больших пирамид в поле зрения визуально меньше, чем у животных одного года.

Слой V - больших пирамид без четкой границы переходит в VI - полиморфный слой. В нем встречаются нейроны пирамидной и звездчатой формы, которые расположены одиночно. Также имеются единичные астроциты (рисунок 23).

За VI - полиморфным слоем расположено белое вещество. Граница четкая (рисунок 23).

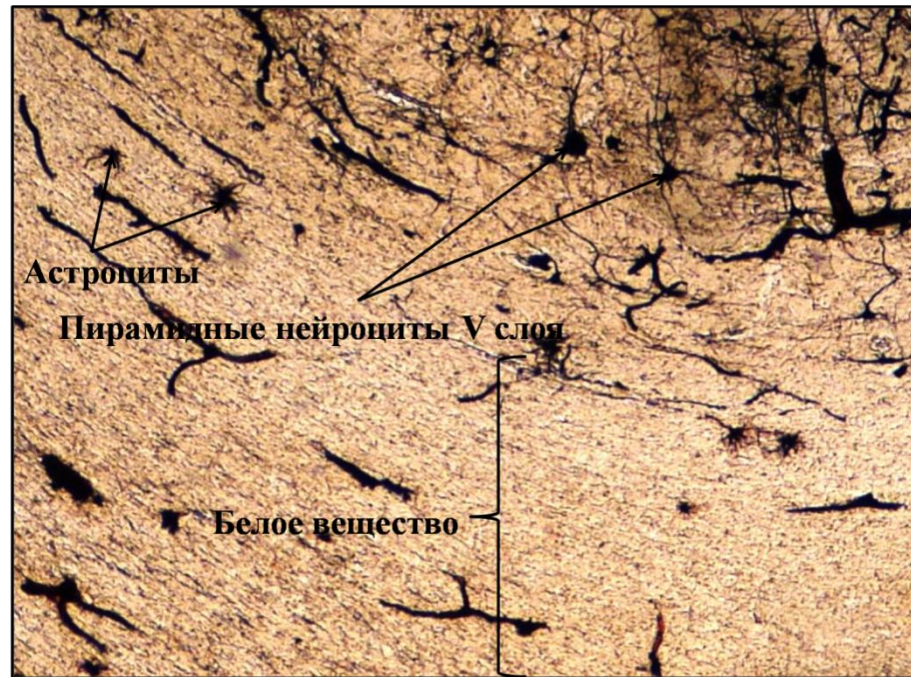


Рисунок 23. Граница серого и белого вещества мозга.

Импрегнация серебром методом Гольджи в модификации Блиновой. Об. 40,
ок. 10.

Клетки астроцитной глии располагаются в месте перехода серого вещества мозга в белое, но также имеются и единичные, предположительно волокнистые астроциты в белом веществе (рисунок 24).

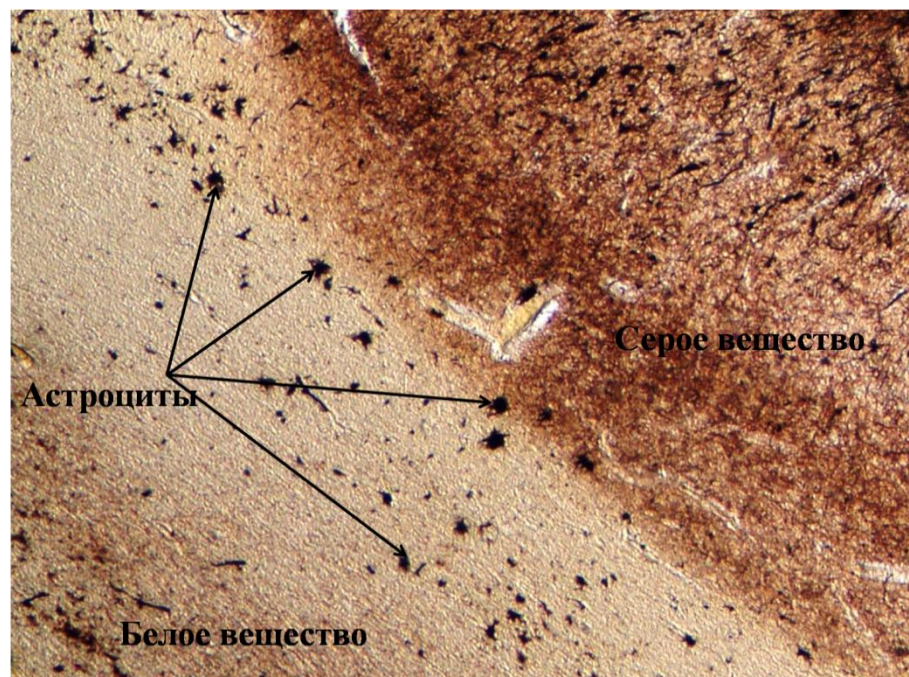


Рисунок 24. Астроциты белого вещества мозга.

Импрегнация серебром методом Гольджи в модификации Блиновой. Об. 20,
ок. 10.

В области дна борозды визуализированы только нейроны V - слоя больших пирамид и VI - полиморфного слоев. В отдельных участках отмечено групповое скопление преимущественно крупных клеток пирамидной формы и единичных веретеновидной. Местами клетки полностью отсутствовали или обнаруживались одиночные нейроны (рисунок 25).

На дне борозды нами были обнаружены нейроглиальные клетки - протоплазматические астроциты. Форма клеток округлая, от тела отходят извитые короткие отростки по всей периферии. Астроциты разного размера, расположены группами по 15 - 20 клеток (рисунок 25).

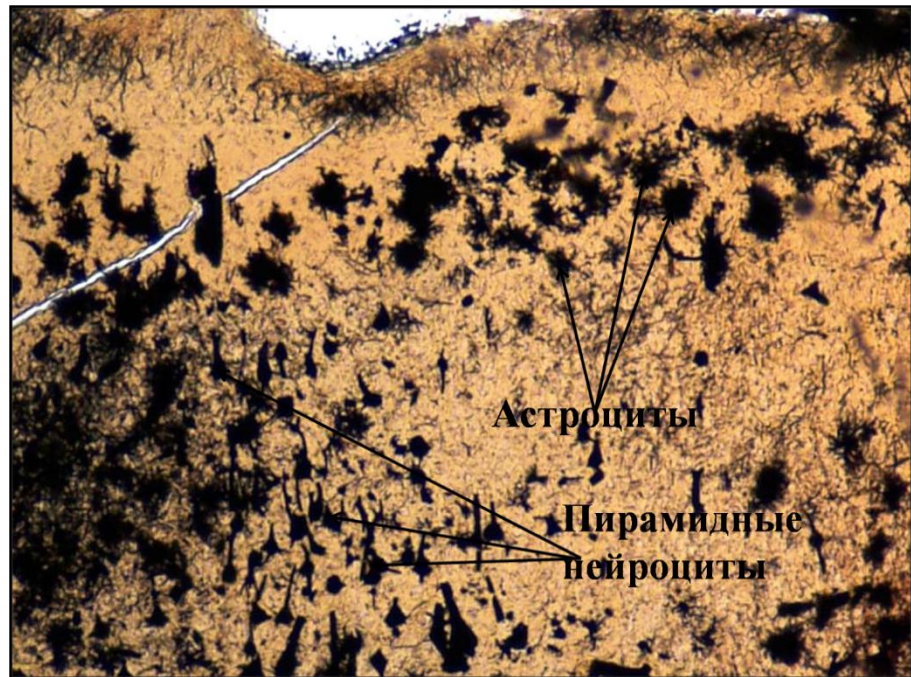


Рисунок 25. Дно поясной борозды.

Импрегнация серебром методом Гольджи в модификации Блиновой. Об. 40, ок. 10.

2.2.7. Микроморфометрические параметры поясной коры овец

В результате анализа полученных морфометрических данных передней лимбической подобласти нами было выявлено, что толщина II - наружного зернистого слоя у животных четырех лет больше в среднем на 66,6%, чем у животных одного года как на поверхности извилины, так и в средней части борозды в правом и левом полушарии. Также отмечено, что толщина II слоя в обоих полушариях у баранов одного года больше на 17,9% в средней части поясной борозды, чем на поверхности поясной извилины (таблица 14, рисунок 25).

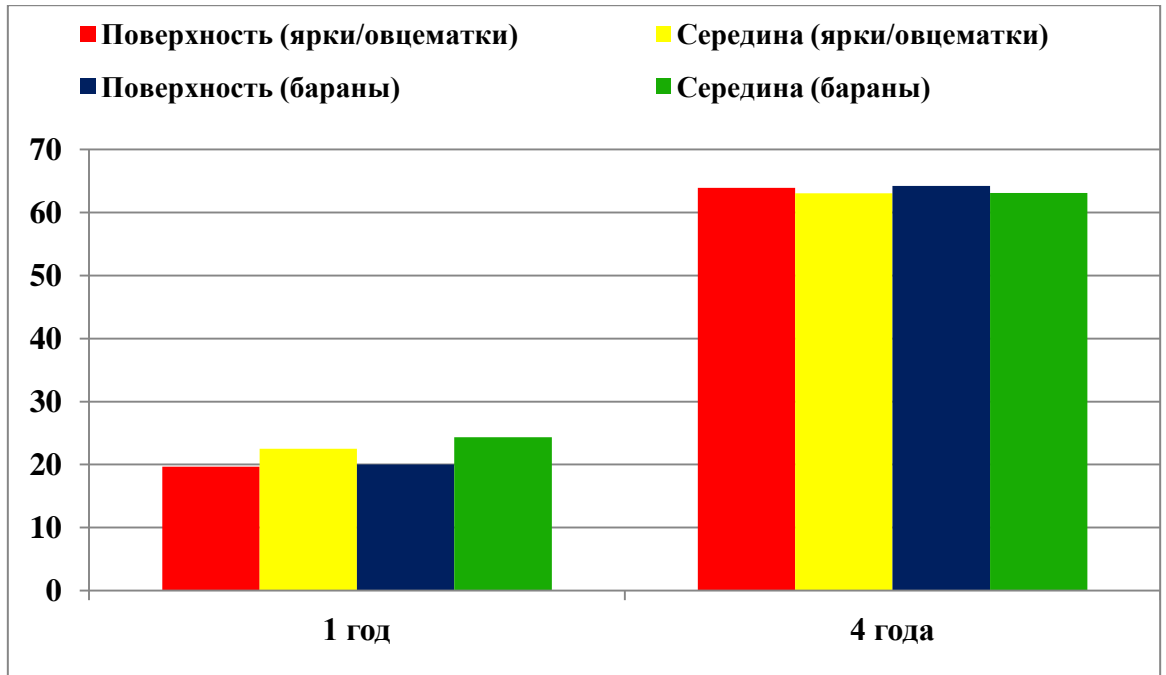


Рисунок 25. Возрастные и половые различия толщины II - наружного зернистого слоя передней лимбической подобласти овец

Толщина III - слоя малых пирамид больше на 47,3% у животных четырех лет, чем одного года в средней части поясной борозды. Также отмечено, что толщина III слоя у всех животных больше на 47,0% в средней части борозды, чем на поверхности извилины (таблица 14, рисунок 26).

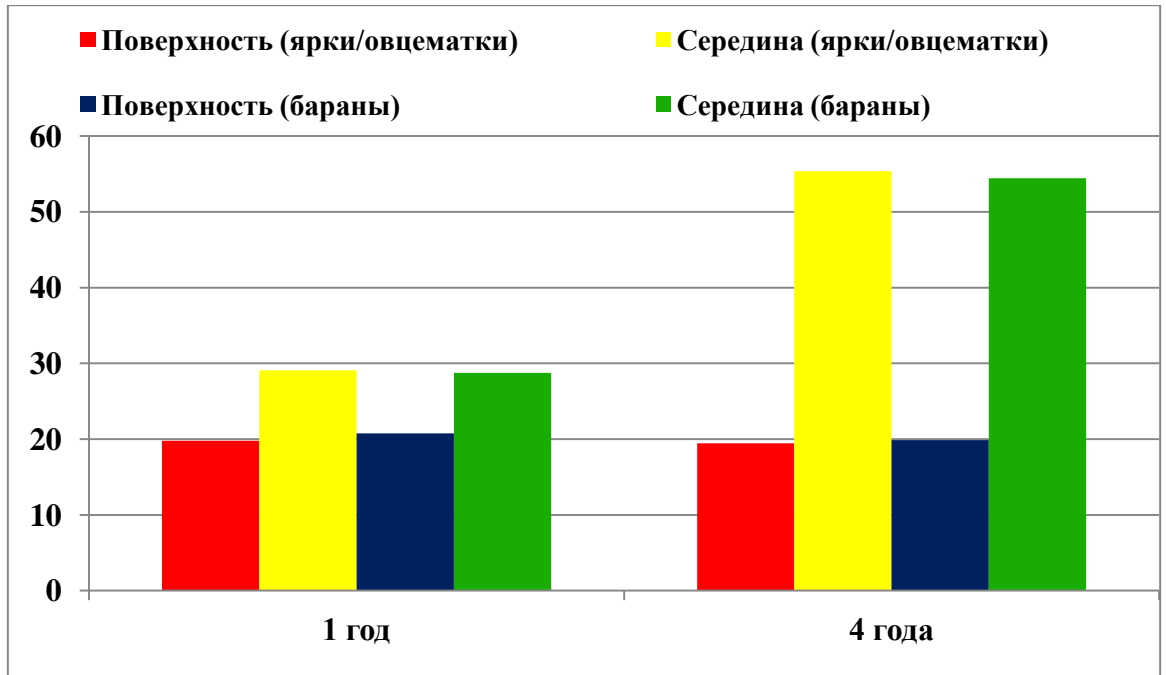


Рисунок 26. Возрастные и половые различия толщины III - слоя малых пирамид передней лимбической подобласти овец

Толщина V - слоя больших пирамид у животных одного года на поверхности поясной извилины больше на 41,7%, чем у четырех лет. В средней части поясной борозды наоборот толщина V слоя больше на 23,5% у животных четырех лет. Также отмечено, что толщина V слоя у животных одного года больше на 28,1% на поверхности извилины, а у животных четырех лет наоборот толщина V слоя больше на 37,9% в средней части борозды (таблица 14, рисунок 27).

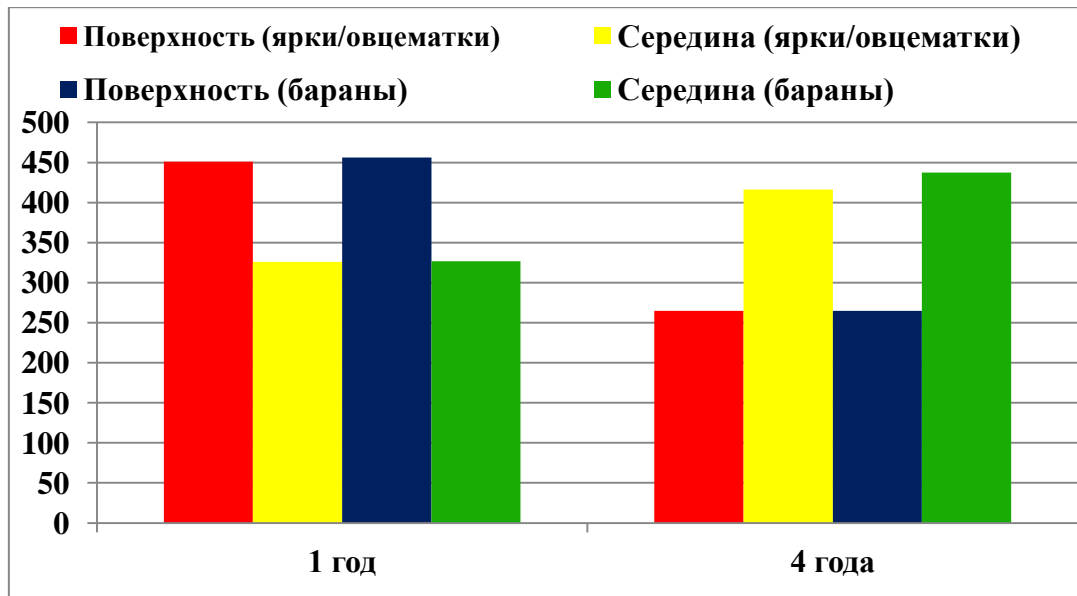


Рисунок 27. Возрастные и половые различия толщины V - слоя больших пирамид передней лимбической подобласти овец

Таблица 14 - Толщина цитоархитектонических слоев передней лимбической подобласти овец (n=20)

Пол животного	Область	Полушарие	II слой, мкм M±m	III слой, мкм M±m	V слой, мкм M±m
1 год					
Ярки	Поверхность	П	19,66±0,79	19,77±1,61	450,4±19,76
		Л	19,64±0,78	19,78±1,28	452,0±19,06
	Середина	П	22,93±1,75	29,15±2,58@	321,7±4,35@
		Л	22,04±1,13	29,03±2,11@	329,9±5,08@
Бараны	Поверхность	П	19,72±0,93	20,87±1,22	454,6±19,33
		Л	20,26±0,86	20,63±1,68	458,0±18,65
	Середина	П	24,46±1,27@	28,71±2,1@	327,0±3,869@
		Л	24,23±1,43@	28,79±2,01@	326,5±3,73@
4 года					
Овцематки	Поверхность	П	63,16±2,2*	19,59±1,63	264,6±9,4*
		Л	64,66±1,62*	19,32±1,42	265,0±9,49*
	Середина	П	63,05±3,15*	55,42±3,69*@	416,7±11,89*@
		Л	63,01±3,01*	55,27±3,59*@	416,2±12,12*@
Бараны	Поверхность	П	64,03±1,87*	19,86±1,45	264,5±9,24*
		Л	64,39±1,78*	19,85±1,47	264,7±9,04*
	Середина	П	62,97±2,89*	55,38±3,67*@	416,7±12,07*@
		Л	63,19±3,23*	53,43±3,44*@	458,4±41,19*@

Примечание: статистическая значимость различий между правым и левым полушариями особи одного пола и возраста: & - $p < 0,05$; между одноименными полушариями ярок/овцематок и баранов одного возраста: # - $p < 0,05$; между одноименными областями овец разных возрастов: * - $p < 0,05$; между областями лимбической коры овец одного возраста: @ - $p < 0,05$.

В результате анализа толщины цитоархитектонических слоев задней лимбической подобласти установлено, что толщина II - наружного зернистого слоя обоих полушарий у животных четырех лет больше в среднем на 34%, чем одного года (таблица 15, рисунок 28).

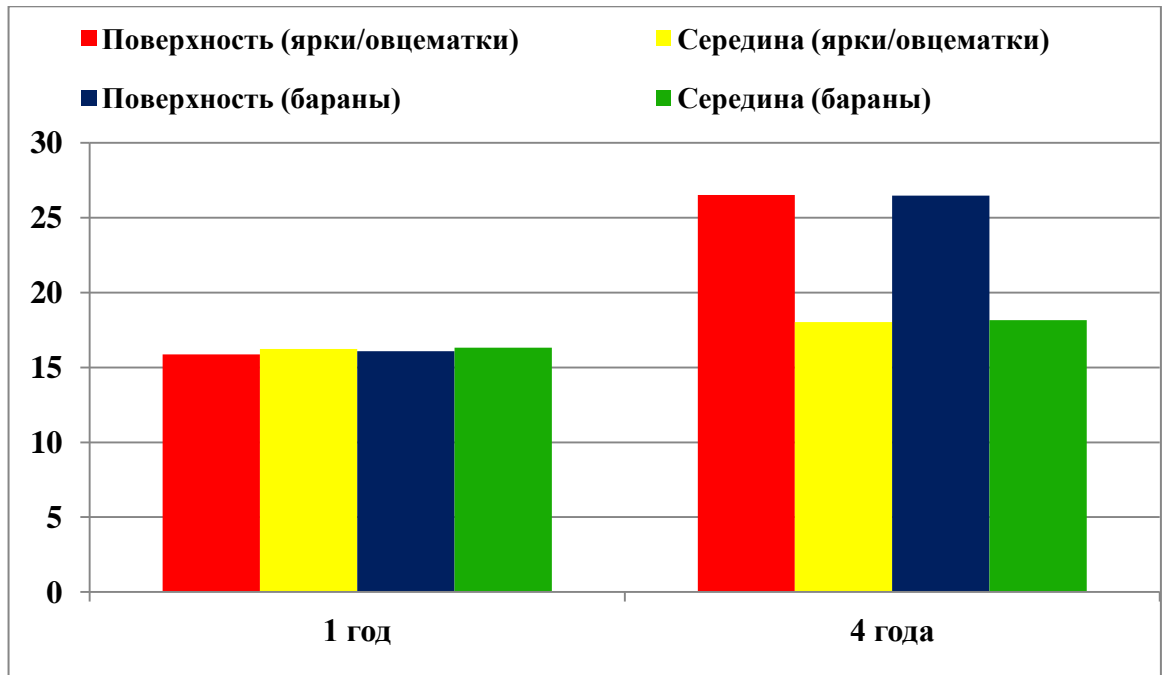


Рисунок 28. Возрастные и половые различия толщины II - наружного зернистого слоя задней лимбической подобласти овец

Толщина III - слоя малых пирамид на поверхности извилины в правом и левом полушарии у животных возраста четыре года больше на 31,1%, чем одного года. В средней части борозды наоборот, толщина III слоя больше на 35,9% у животных одного года. Также отмечено, что толщина III слоя в средней части поясной борозды больше на 32,2%, чем на поверхности извилины у животных одного года. У животных четырех лет наоборот толщина III слоя больше на 19,4% на поверхности поясной извилины (таблица 15, рисунок 29).

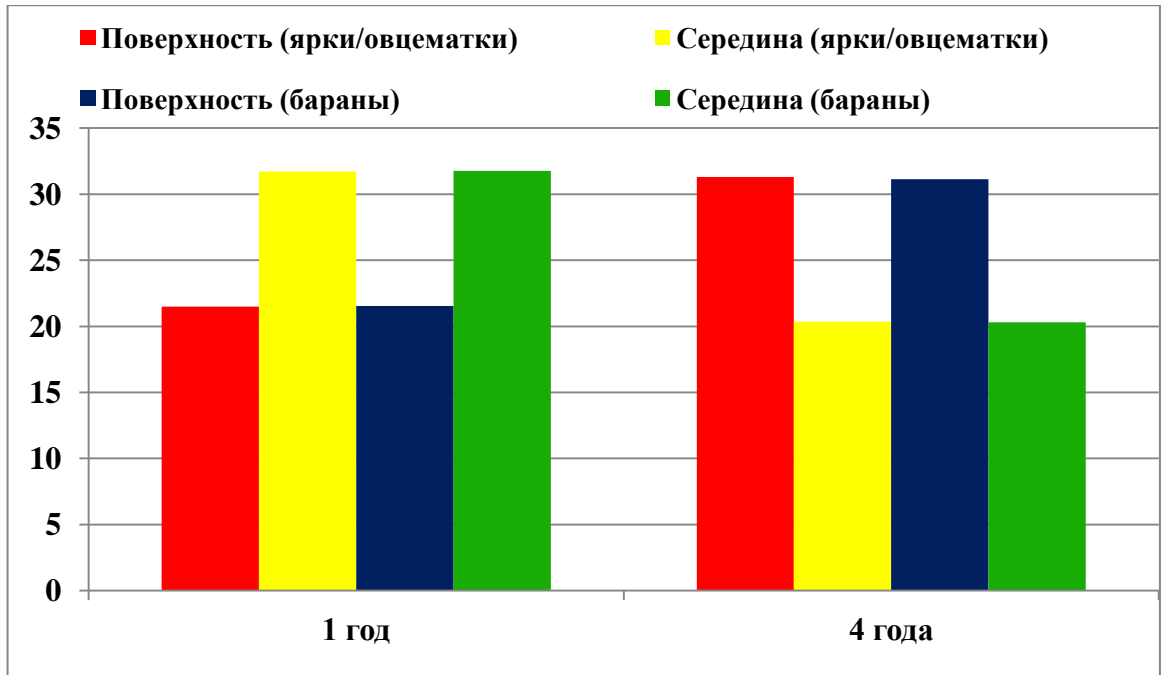


Рисунок 29. Возрастные и половые различия толщины III - слоя малых пирамид задней лимбической подобласти овец

У животных четырех лет толщина V - слоя больших пирамид на поверхности извилины в обоих полушариях больше на 52,3%, чем одного года. Также отмечено, что толщина V слоя больше на 19,4% в средней части поясной борозды, чем на поверхности извилины у животных одного года. У животных четырех лет наоборот толщина V слоя больше на 34,9% на поверхности поясной извилины (таблица 15, рисунок 30).

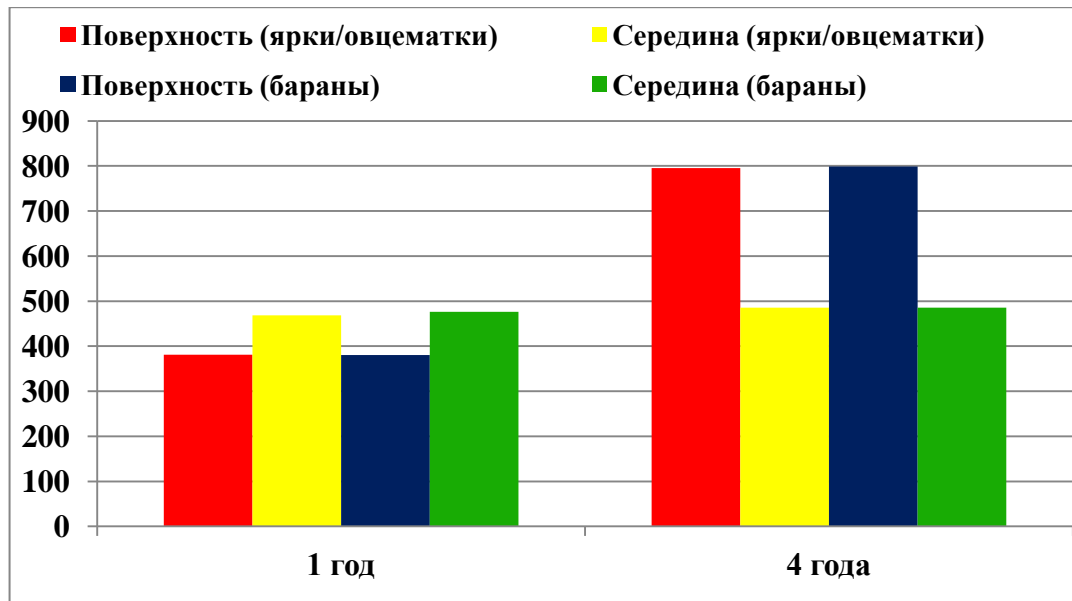


Рисунок 30. Возрастные и половые различия толщины V - слоя больших пирамид задней лимбической подобласти овец

Таблица 15 - Толщина цитоархитектонических слоев задней лимбической подобласти (n=20)

Пол животного	Область	Полушарие	II слой, мкм M±m	III слой, мкм M±m	V слой, мкм M±m
1 год					
Ярки	Поверхность	П	15,86±0,92	21,69±1,81	381,0±7,78
		Л	15,88±0,93	21,28±1,77	381,3±7,71
	Середина	П	16,38±0,79	31,75±1,16@	468,3±14,58@
		Л	16,09±0,58	31,64±0,99@	468,6±14,14@
Бараны	Поверхность	П	16,02±0,8	21,65±1,8	380,1±8,15
		Л	16,14±0,8	21,45±1,78	381,0±7,8
	Середина	П	16,45±0,65	31,73±0,97@	475,5±16,69@
		Л	16,19±0,6	31,77±1,15@	477,3±16,55@
4 года					
Овцематки	Поверхность	П	26,36±4,69*	31,24±2,13*	794,8±31,73*
		Л	26,67±4,45*	31,38±2,02*	795,9±31,79*
	Середина	П	17,88±0,72	20,2±1,07*@	485,6±5,22@
		Л	18,17±0,6*	20,52±0,92*@	485,5±5,19@
Бараны	Поверхность	П	26,8±4,4*	31,14±2,05*	795,8±31,42*
		Л	26,12±4,58*	31,14±2,04*	802,0±34,22*
	Середина	П	18,28±0,66	20,39±1,02*@	486,1±5,24@
		Л	18,04±0,68	20,21±0,99*@	485,5±5,17@

Примечание: статистическая значимость различий между правым и левым полушариями особи одного пола и возраста: & - $p < 0,05$; между одноименными полушариями ярок/овцематок и баранов одного возраста: # - $p < 0,05$; между одноименными областями овец разных возрастов: * - $p < 0,05$; между областями лимбической коры овец одного возраста: @ - $p < 0,05$.

В результате сравнения данных передней и задней лимбической подобласти (таблица 14, 15) выявлены следующие различия: у животных одного года II - наружный зернистый слой больше на 25,5% в передней лимбической подобласти; толщина III - слоя малых пирамид не имеет достоверных различий; V - слой больших пирамид на поверхности поясной извилины больше на 16,1% в передней, а в середине поясной борозды на 30,9% - в задней подобласти.

У животных четырех лет II - наружный зернистый слой больше на 65% в передней лимбической подобласти; III - слой малых пирамид на поверхности извилины больше на 37,1% в задней, а в середине борозды на 63% - в передней подобласти; V - слой больших пирамид больше на 39,5% в задней подобласти.

Достоверных различий микроморфометрических данных между правым и левым полушариями, и между овцематками и баранами не выявлено.

3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ научной литературы по теме диссертационной работы свидетельствует об актуальности нашего исследования. В литературе представлена информация о морфологии и функциях лимбической системы разных видов животных и человека. Исследования головного мозга в большинстве проведены на лабораторных животных, тогда как сельскохозяйственные виды в данном аспекте изучены не достаточно. Именно это и послужило мотивацией к выбору овец как объекта исследования. Изучение лимбической области коры обусловлено функциями, локализованными в данных структурах головного мозга.

Вопрос о межполушарной асимметрии в современной нейроанатомии и нейрофизиологии является особенно актуальным. Асимметрия выявлена у разных видов животных и человека. В научной литературе не достаточно данных о феномене асимметрии полушарий у продуктивных животных. Изучение различий полушарий в основном касаются функциональной локализации, тогда как считается, что особенности функций несомненно должны быть отражены в различиях морфологии симметричных структур головного мозга.

Структурная асимметрия у человека проявляется как на макро-, так и на микроуровне. Также имеются сведения о гендерных и возрастных различиях морфологии головного мозга.

В результате нашего исследования изучена морфология и определены морфометрические данные структур лимбической области коры. Установлена морфологическая межполушарная асимметрия поясной коры правого и левого полушарий головного мозга овец. Особенностью нашего исследования является изучение макро- и микроморфологии морфологии на разных стереотаксических уровнях. Также проведен корреляционный анализ зависимости асимметрии морфометрических параметров от некоторых размеров черепа.

Результаты нашего исследования достаточно подробно изложены в соответствующих разделах диссертационной работы. Полно охарактеризованы

структурные особенности поясной извилины, отмечены различия в правом и левом полушарии. Проанализирована частота встречаемости асимметричного расположения гениальной борозды у овец обоих полов разных возрастов. Во фронтальных плоскостях на разных стереотаксических уровнях описана конфигурация поясной борозды и межполушарные особенности.

Определены размеры костных ориентиров черепа, таких как расстояние от брегмы до затылочного шва и ширина черепа, а также длина и ширина полушарий овец, выявлены половозрастные различия. Установлены морфометрические параметры поясной извилины, поясной борозды, борозды мозолистого тела, гениальной и эктогениальной борозд. Также выявлены половые и возрастные особенности этих структур. На разных стереотаксических уровнях определена высота поясной извилины, глубина поясной борозды и толщина поясной коры с учетом пола и возраста животных.

Рассчитан коэффициент асимметрии морфометрических параметров и выявлены особенности у животных обоего пола разного возраста. Прослежена частота преобладания одного из полушарий в каждом показателе в половозрастных группах овец.

В ходе корреляционного анализа установлена степень зависимости асимметрии морфометрических параметров от расстояния от брегмы до затылочного шва и ширины черепа.

При микроскопическом исследовании определена цитоархитектоника и клеточный состав поясной коры овец. Проанализирована толщина отдельных слоев коры и выявлены возрастные и топографические особенности.

Полученные результаты нашего исследования свидетельствуют о том, что лимбическая кора овец имеет общность морфологии с большинством животных класса млекопитающие, но в тоже время имеют место видовые особенности конфигурации данных структур головного мозга.

Нами установлено наличие структурной и морфометрической асимметрии поясной коры правого и левого полушарий головного мозга овец, что характерно

для некоторых видов животных и человека. Асимметрия структур у овец наблюдалась у каждой отдельной особи в разной степени.

Резюмируя выше изложенное считаем, что полученные результаты морфологического исследования поясной коры головного мозга овец расширяют и дополняют имеющиеся данные о лимбической системе продуктивных животных, а сведения о структурных различиях правого и левого полушарий вносят вклад в учение о межполушарной асимметрии животных и человека.

4. ВЫВОДЫ

1. Поясная кора головного мозга овец имеет видовые структурные особенности и специфическую конфигурацию борозд и извилин.

2. Морфометрические исследования показали, что длина поясной извилины у ярок двух лет больше, чем одного года на 21,7% в правом полушарии. Длина генуальной борозды у овцематок четырех лет меньше, чем у ярок в правом полушарии на 17,8%, у баранов двух лет в левом полушарии меньше, чем одного года на 30,5%, а четырех лет больше на 23,7%. Длина эктогенуальной борозды у овцематок четырех лет в левом полушарии больше, чем у ярок двух лет на 16,4%.

3. Высота поясной извилины у баранов на уровне AP-10 увеличивается с возрастом на 26%. Глубина поясной борозды больше у ярок двух лет, чем у баранов на уровне AP-20 на 11,5%. У баранов к четверем годам глубина поясной борозды увеличивается на 24,5% на уровне AP-10, уменьшается на уровне AP+10 на 5,6%. У ярок к двум годам на уровне AP0 глубина поясной борозды возрастает на 13,7%.

4. Нами установлена морфологическая асимметрия борозд и извилин поясной коры правого и левого полушария головного мозга овец, обусловленная индивидуальными особенностями.

5. В поясной коре головного мозга овец выделены следующие слои клеток: I - молекулярный, II - наружный зернистый, III - малых пирамид, V - больших пирамид, VI - полиморфный. IV - внутренний зернистый слой у овец отсутствует.

6. В передней лимбической подобласти на поверхности поясной извилины толщина II - наружного зернистого слоя к четверем годам увеличивается на 66,6% у всех животных. Толщина III - слоя малых пирамид в средней части поясной борозды с возрастом увеличивается на 47,3%. Толщина V - слоя больших пирамид на поверхности извилины к четверем годам уменьшается на 41,7%, а в средней части борозды - увеличивается на 23,5%.

В задней лимбической подобласти толщина II - наружного зернистого слоя к четырем годам увеличивается на 34,0%. Толщина III - слоя малых пирамид на поверхности извилины с возрастом увеличивается на 31,1%, а в средней части борозды - уменьшается на 35,9%. Толщина V - слоя больших пирамид на поверхности извилины к четырем годам увеличивается на 52,3%.

У овец одного года и четырех лет II - наружный зернистый слой в передней лимбической подобласти толще на 25,5 и 65,0%, чем в задней; у животных четырех лет толщина III - слоя малых пирамид на поверхности извилины больше на 37,1% в задней подобласти, а в середине борозды - в передней на 63,0%; V - слой больших пирамид у животных одного года на поверхности извилины в передней подобласти больше на 16,1%, а в середине борозды - в задней на 30,9%, а у животных четырех лет слой толще в задней подобласти на 39,5%.

5. ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ

Полученные данные имеют практическое значение в нейропатологии и нейрохирургии при таких заболеваниях как ценуроз, скрепи. Также сведения о топографии структур головного мозга овец могут быть использованы при изучении ауторегуляции вегетативных процессов, адаптации пищеварительной системы, поведенческих пищевых реакций и т. д.

Результаты исследования дополняют и расширяют сведения о макро- и микроморфологии лимбической системы овец и вносят вклад в развитие представлений о межполушарной асимметрии головного мозга, что может быть использовано при составлении учебников, учебных пособий, чтении лекций и проведении практических занятий по морфологии, физиологии, хирургии в учебных заведениях биологического профиля.

6. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абаскалова, Н. П. Функциональная межполушарная асимметрия, обучение и здоровье / Н. П. Абаскалова, Н. Н. Пыжьянова // Вестник БГПУ. – 2002. – № 1. – С. 23 – 34.
2. Абрамов, В. В. Асимметрия нервной, эндокринной и иммунной систем / В. В. Абрамов, Т. Я. Абрамова. – Новосибирск : Наука, 1996. – 98 с.
3. Автандилов, Г. Г. Медицинская морфометрия / Г. Г. Автандилов. – Москва : Медицина, 1990. – 384 с.
4. Агапов, П. А. Межполушарная асимметрия и гендерные различия профильного поля нейронов коры поля 7 верхней теменной области мозга человека / П. А. Агапов, И. Н. Боголепова // Фундаментальные исследования. – 2013. – № 8. – С. 338–342.
5. Агапов, П. А. Межполушарная асимметрия плотности нейронов коры поля 7 верхней теменной области и базолатерального ядра амигдаларного комплекса мозга мужчин и женщин / П. А. Агапов, А. Д. Антюхов, И. Н. Боголепова // Фундаментальные исследования. – 2014. – № 5. – С. 725–729.
6. Адрианов, О. С. О принципах структурно-функциональной организации мозга / О. С. Адрианов // Избранные научные труды. – 1999. – С. 88–96.
7. Айрапетянц, В. А. Функциональные асимметрии мозга у детей и подростков / В. А. Айрапетянц, В. А. Суходолец, В. И. Гиров // Здоровье, развитие, личность. – Москва : Медицина, 1990. – С. 107–122.
8. Алексеева, Н. В. Цитоархитектоника межполушарной асимметрии конечного мозга птиц : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.25 / Алексеева Надежда Васильевна. – Чебоксары, 2008. – 208 с.
9. Алексеенко, С. В. О структурной обусловленности функциональной межполушарной асимметрии мозга / С. В. Алексеенко // Функциональная

межполушарная асимметрия. Хрестоматия / под ред. Н. Н. Боголепова, В. Ф. Фокина. – Москва : Научный мир, 2004. – 728 с.

10. Анатомия домашних животных / И. В. Хрусталева [и др.]. – Изд. 3-е, испр. – Москва : Колос, 2000. – 704 с.

11. Андреева, Н. Г. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных / Н. Г. Андреева, Д. К. Обухов. – Изд. 2-е доп. и изм. – Санкт - Петербург : Лань, 1999. – 384 с.

12. Ансамблевые взаимодействия в центральной нервной системе / А. В. Кузин [и др.]. – Ижевск – Берлин : АНК, 2004. – 160 с.

13. Аршавский, В. В. Межполушарная асимметрия в системе поисковой активности (к проблеме адаптации человека в приполярных регионах Северо-Востока СССР) / В. В. Аршавский. – Владивосток : АН СССР ДВО, 1988. – 136 с.

14. Байбаков, С. Е. Закономерности постнатального морфогенеза головного мозга и черепа человека по данным магнитно-резонансной томографии : дис. ... докт. биол. наук : 14.00.02 / Байбаков Сергей Егорович. – Воронеж, 2008. – 359 с.

15. Байбаков, С. Е. Морфометрические критерии индивидуальной изменчивости головного мозга / С. Е. Байбаков, Н. Т. Алексеева // Структурно-функциональные и нейрохимические закономерности асимметрии и пластичности мозга : материалы Всерос. конф. с Международ. участием. – Москва, 2005. – С. 38–41.

16. Байбаков, С. Е. Морфометрические эквиваленты морфогенеза головного мозга и черепа человека (на примере жителей тамбовской области) / С. Е. Байбаков // Вестник ТГУ. – 2011. – Т. 16. – Вып. 1. – С. 282-289.

17. Бец, В. А. Анатомические и гистологические исследования / В. А. Бец ; под ред. А. А. Хачатуряна. – Москва : Медгиз, 1960. – 261 с.

18. Бианки, В. Л. Асимметрия мозга животных / В. Л. Бианки. – Ленинград : Наука, 1985. – 295 с.

19. Биологические аспекты эпилепсии, морфологические и молекулярные исследования аудиогенной эпилепсии / Н. А. Веретенников [и др.] // Успехи современной биологии. – 1996. – Т. 4. – № 4. – С. 407–417.
20. Блинков, С. П. Цитоархитектоника коры большого мозга человека / С. П. Блинков. – Москва : Медгиз, 1949. – 402 с.
21. Боголепова, И. Н. Вариабельность строения поля 39 нижнетеменной области коры в левом и правом полушариях мозга взрослого человека / И. Н. Боголепова, Л. И. Малофеева // Морфология. – 2003. – Т. 123. – № 1. – С. 20.
22. Боголепова, И. Н. Гендерные различия речедвигательной зоны коры головного мозга мужчин и женщин / И. Н. Боголепова, Л. И. Малофеева // Сложные системы. – 2012. – № 3. – С. 8–24.
23. Боголепова, И. Н. Гетерохрония развития лимбической области, энторинальной области коры и гиппокампа мозга человека в пренатальном онтогенезе / И. Н. Боголепова // Морфология. – 2007. – Т. 131. – № 3. – С. 59а–59.
24. Боголепова, И. Н. Индивидуальная вариабельность цитоархитектоники переднего лимбического поля 24 мозга человека / И. Н. Боголепова, Л. И. Малофеева // Морфология. – 2007. – Т. 132. – № 4. – С. 16–20.
25. Боголепова, И. Н. Межполушарная асимметрия и гендерные различия ширины коры поля 7 верхней теменной области мозга человека / И. Н. Боголепова, П. А. Агапов // Астраханский мед. журн. – 2012. – Т. 7. – № 4. – С. 46–49.
26. Боголепова, И. Н. Основные принципы структурной асимметрии корковых формаций мозга человека / И. Н. Боголепова, Л. И. Малофеева // Успехи физиологических наук. – 2004. – Т. 35. – № 3. – С. 3–19.
27. Боголепова, И. Н. Своеобразие развития лимбической коры и гиппокампа мозга человека / И. Н. Боголепова // Морфология. – 2006. – Т. 129. – С. 24.
28. Боголепова, И. Н. Сравнительный онтогенез корковых формаций мозга человека и обезьян / И. Н. Боголепова. – Москва : Изд-во Рос. ун-та Дружбы народов, 2005. – 361с.

29. Боголепова, И. Н. Структурная асимметрия корковых формаций мозга человека / И. Н. Боголепова, Л. И. Малофеева. – Москва : РУДН, 2003. – 155 с.
30. Боголепова, И. Н. Структурная асимметрия речедвигательных полей коры мозга пожилых мужчин / И. Н. Боголепова, Л. И. Малофеева // Морфологические ведомости. – 2013. – № 2. – С. 6–10.
31. Боголепова, И. Н. Структурные основы индивидуальной variability мозга человека / И. Н. Боголепова // Вестник Российской академии медицинских наук. – 2002. – № 6. – С. 31.
32. Боголепова, И. Н. Цитоархитектоника переднего лимбического поля 24 мозга мужчин и женщин / И. Н. Боголепова, Л. И. Малофеева // Морфологические ведомости. – 2007. – Т. 1. – № 1–2. – С. 22–25.
33. Боголепова, И. Н. Цитоархитектонические критерии индивидуальной variability мозга человека / И. Н. Боголепова // Морфология. – 2000. – Т. 117. – № 3. – С. 24.
34. Богословская, Л. Л. Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных / Л. Л. Богословская, Г. И. Поляков. – Москва : Наука, 1981. – 159 с.
35. Болотов, А. В. Функциональная асимметрия 21 поля у кошки / А. В. Болотов // Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии : матер. конф. – Москва, 2001. – С. 26–27.
36. Брюн, Е. А. Нейропсихологический дефект при хронической наркотизации героином / Е. А. Брюн // Неврология и психиатрия. — 2001. – № 3. – С. 10–19.
37. Ваколюк, Н. И. Стереотаксический атлас мозга человека / Н. И. Ваколюк. – Киев : Наукова думка, 1979. – 132 с.
38. Ваколюк, Н. И. Стереотаксический атлас подкорковых ядер мозга собаки / Н. И. Ваколюк. – Киев : Наукова думка, 1974. – 347 с.
39. Вологиров, А. С. Структурные изменения коры лобной области большого мозга человека от рождения до 20 лет : дис. ... канд. мед. наук : 14.00.02 / Вологиров Аслан Сафарбиевич. – Москва, 2004. – 167 с.

40. Вольф, Н. В. Половой диморфизм функциональной организации мозга при обработке речевой информации / Н. В. Вольф, О. М. Разумникова // Функциональная межполушарная асимметрия. Хрестоматия / под ред. Н. Н. Боголепова, В. Ф. Фокина. – Москва : Научный мир, – 2004. – 728 с.
41. Воронин, М. А. Зоология: учебное пособие / М. А. Воронин, И. И. Некрасова. – Ставрополь : АГРУС, 2005. – 72 с.
42. Габибов, И. М. Асимметрия размеров рецептивных полей нейронов 21-го поля коры больших полушарий мозга кошки / И. М. Габибов, В. Д. Глезер // Докл. АН СССР. – 1985. – Т. 284. – № 4. – С. 1014–1015.
43. Габибов, И. М. Межполушарная ассиметрия и пластичность в нейронных сетях заднетеменной ассоциативной коры мозга высших животных : дис. ... докт. биол. наук : 03.00.13 / Габибов Исламагомед Магомедович. – Санкт–Петербург, 2006. – 355 с.
44. Головной мозг парнокопытных / М. Ф. Никитенко [и др.]. – Минск : Наука и техника, 1970. – 151 с.
45. Гуревич, М. О. Сравнительная цитоархитектоника коры большого мозга грызунов / М. О. Гуревич, Г. Х. Быховская, Я. С. Урановский // Сб. тр. / Ин-т высшей нерв. деятельности. – 1929. – Вып. 1. – С. 113–123.
46. Демьяненко, Г. П. Сравнительная морфологическая характеристика ассоциативных полей коры мозга насекомоядных и приматов : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.11 / Демьяненко Галина Петровна. – Ленинград, 1977. – 22 с.
47. Дзятковская, Е. Н. Информационное пространство и здоровье школьников / Е. Н. Дзятковская, Л.И. Колесникова, В.В. Долгих. – Новосибирск: Наука, 2002. – 132 с.
48. Динамика функциональной межполушарной асимметрии и половой диморфизм в онтогенезе крыс / Л. Л. Клименко [и др.] // Биофизика. – 1999. – Т. 44. – №5. – С. 921–922.
49. Доброхотова, Т. А. Левши / Т. А. Доброхотова, Н. Н. Брагина. – Москва : Книга Лтд, 1994. – 232 с.

50. Евсюкова, Н. В. Магнитно-резонансная морфометрия головного мозга у наркозависимых пациентов до и после стереотаксического вмешательства : дис. ... канд. мед. наук : 14.00.19 / Евсюкова Наталья Владимировна. – Томск, 2008. – 74 с.

51. Ениколопова, Е. В. Нейропсихологическое исследование когнитивных функций у больных с пограничными психическими расстройствами / Е. В. Ениколопова, И. С. Горина // Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии. Российская академия медицинских наук, медико-биологическое отделение. Научно-исследовательский институт мозга. – Москва. – 2001. – С. 82–84.

52. Еремеева, В.Д. Мальчики и девочки. Два разных мира / В. Д. Еремеева, Т. П. Хризман. – Санкт-Петербург, 2001. – 184 с.

53. Замбржицкий, И. С. Лимбическая область большого мозга / И. С. Замбржицкий. – Москва : Медицина, 1972. – 280 с.

54. Индивидуальные особенности межполушарного взаимодействия и качество мыслительной деятельности при обучении / И. В. Соболева [и др.] // Асимметрия. – 2008. – Т. 2. – № 4. – С. 29–33.

55. Иоффе, М. Е. Природа функциональной моторной асимметрии у животных: состояние проблемы / М. Е. Иоффе, Е. В. Плетнева, И. С. Сташкевич // Журн. высш. нервн. деят. – 2002. – Т. 52. – № 1. – С. 5–16.

56. Кесарев, В. С. Структурная организация новой коры мозга китообразных / В. С. Кесарев, Л. И. Малофеева, О. В. Трыкова // Архив анат., гистол., эмбриол. – 1977. – Т. 56. – №12. – С. 23–30.

57. Климов, А. Ф. Анатомия домашних животных / А. Ф. Климов, А. И. Акаевский. – Изд. 7-е. – Москва : Лань, 2003. – 1040 с.

58. Кононова, Е. П. Лобная область большого мозга / Е. П. Кононова. — Ленинград : Медицина, 1962. — 176 с.

59. Крысова, Е. Ю. Морфоцитохимическая организация ассоциативных ядер таламуса правого и левого полушарий мозга представителей отряда грызуны

: дис. ... канд. биол. наук : 03.03.04 / Крысова Екатерина Юрьевна. – Омск, 2010. – 199 с.

60. Кураев, Г. А. Влияние личностных характеристик на параметры адаптивности и изменение психоэмоционального статуса при умственной и физической нагрузках / А. Г. Кураев, И. О. Чораян // Валеология. – 2001. – № 1. – С. 4–13.

61. Курбанова, Г. В. Особенности цитоархитектоники гиппокампа козы / Г. В. Курбанова, К. С. Арбаев // Материалы III съезда Казахского физиологического общества с Международным участием (Алматы, 14 –16 сен. 2011 г.) – Алмата, 2011. – С. 162 – 163.

62. Курбанова, Г. В. Стереотаксический анализ и цитоархитектоника лимбических структур мозга козы : дис. ... докт. биол. наук : 16.00.02 / Курбанова Гульнара Вапахановна. – Алмата, 2000. – 312 с.

63. Курбанова, Г. В. Структурная организация обонятельной луковицы козы / Г. В. Курбанова, Н. К. Хайтметова // Вестник Кыргызского национального аграрного ун-та им. К. И. Скрябина. – 2014 г. – № 1(30). – С. 72 – 75.

64. Курепина, М. М. Мозг животных: методы физиологических исследований / М. М. Курепина. – Москва : Наука, 1981. – 147 с.

65. Леутин, В. П. Функциональная асимметрия мозга : мифы и действительность / В. П. Леутин, Е. И. Николаева. – Санкт-Петербург, Речь, 2005. – 368 с.

66. Макаров, Ф. Н. Морфологическая конструкция каллозальных связей корковых полей головного мозга млекопитающих / Ф. Н. Макаров // Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии : мат. конф. — Москва, 2001. – С. 102–103.

67. Методологические аспекты культивирования фибробластов овцы / В. А. Беляев, И. И. Некрасова, Н. В. Федота, Я. И. Переверзева // Инновационные технологии современного образования : сб. тр. по матер. науч.-метод. конф. (Ставрополь, 22-24 апр. 2013 г.) / СтГАУ. – Ставрополь, 2013. – С. 28–30.

68. Мещеряков, А. Ф. Участие поясной коры в формировании оборонительного поведения у крыс / А. Ф. Мещеряков, К. В. Судаков // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. – 2010. – Т. 149. – № 6. – С. 604–607.

69. Мещеряков, Ф. А. Анатомотопографическая характеристика дорсолатеральной поверхности полушарий головного мозга у крупного рогатого скота / Ф. А. Мещеряков, А. Ф. Мещеряков // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных : науч. тр. Ставроп. СХИ. – 1979. – Вып. 42. – Т. 3. – С. 77–82.

70. Мещеряков, Ф. А. Морфологические особенности гиппокампа головного мозга овец / Ф. А. Мещеряков // Овцы, козы, шерстяное дело. – 2008. – № 3. – С. 62–63.

71. Мещеряков, Ф. А. Стереотаксическая методика анатомотопографического изучения головного мозга овец и крупного рогатого скота / Ф. А. Мещеряков, А. Ф. Мещеряков // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных : науч. тр. Ставроп. СХИ. – 1978. – Вып. 41. – Т. 5. – С. 62–66.

72. Мещеряков, Ф. А. Стереотаксические данные вентральной области головного мозга у крупного рогатого скота / Ф. А. Мещеряков, М. Михайлов // Вестник ветеринарии. – 2006. – Т. 38. – № 3. – С. 64–67.

73. Мещеряков, Ф. А. Функциональное значение различных нервных структур в интероцептивной регуляции моторной деятельности пищеварительной системы у овец : дис. ... докт. биол. наук : 03.00.13 / Мещеряков Федор Александрович. – Ставрополь, 1971. – 242 с.

74. Моренков, Э. Д. Половой диморфизм функциональной асимметрии мозга грызунов / Э. Д. Моренков // Функциональная межполушарная асимметрия. Хрестоматия / под ред. Н. Н. Боголепова, В. Ф. Фокина. – Москва : Научный мир, 2004. – 728 с.

75. Моренков, Э. Д. Распределение моноаминов и их метаболитов в парных структурах мозга и функциональная моторная асимметрия у крыс / Э. Д. Моренков, В. С. Кудрин // Асимметрия. – 2013. – Т. 7. – №4. – С. 12–21.

76. Мороз, В. А. Овцеводство и козоводство: монография / В. А. Мороз. – Ставрополь : АГРУС, 2005. – 496 с.

77. Муталова, Л. Р. Морфология ядерных и палеокортикальных структур центрального отдела миндалевидного комплекса мозга крысы : дис. ... канд. биол. наук : 16.00.02 / Муталова Луиза Раисовна. – Уфа, 2004. – 169 с.

78. Некрасова, И. И. Адаптивные и повреждающие эффекты стресс-реакции у животных / И. И. Некрасова // Управление функциональными системами организма: материалы Международной науч.-практ. интернет-конф., посвященной 75-летию каф. физиологии и 60-летию кафедры хирургии Ставропольского государственного аграрного ун-та. (Ставрополь, 15 нояб. 2005 г. – 30 янв. 2006 г.) / Ставропольский ГАУ. – Ставрополь, 2006. – С.137-141.

79. Некрасова, И. И. Основы цитологии и биологии развития: учебное пособие / И. И. Некрасова. – Ставрополь : АГРУС, 2008. – 152 с.

80. Некрасова, И. И. Профилактика негативных последствий стресса у коров низкого типа стрессоустойчивости / И. И. Некрасова, Р. А. Цыганский // Управление функциональными системами организма : материалы Международной науч.-практ. интернет конф., посвященной 80-летию каф. физиологии Ставропольского государственного аграрного ун-та. (Ставрополь, 01 окт. – 01 дек. 2010 г.) / Ставропольский ГАУ. – Ставрополь, 2010. – С. 64–65.

81. Некрасова, И. И. Стресс-система и стресс-лимитирующие системы животного организма / И. И. Некрасова, Л. Г. Данилова // Управление функциональными системами организма: материалы Международной науч.-практ. интернет-конф., посвященной 75-летию каф. физиологии и 60-летию кафедры хирургии Ставропольского государственного аграрного ун-та.

(Ставрополь, 15 нояб. 2005 г. – 30 янв. 2006 г.) / Ставропольский ГАУ. – Ставрополь, 2006. – С. 133-137.

82. Опыт культивирования фибробластов овцы / А. Ю. Криворучко, В. А. Беляев, И. И. Некрасова, Н. В. Федота // Вестник АПК Ставрополя. – 2013. – № 3 (11). – С. 139–141.

83. Оробец В. А. Стресс и его коррекция у животных: учебное пособие / В. А. Оробец, И. И. Некрасова, О. Г. Сапожникова. – Ставрополь : Респект, 2011. – 52 с.

84. От нейрона к мозгу / Дж. Николлс [и др.]. – Москва : Едиторная УРСС, 2003. – 672 с.

85. Петросиенко, Е. С. Особенности содержания химических элементов в коре головного мозга лабораторных животных с различным профилем функциональной межполушарной асимметрии / Е. С. Петросиенко, И. И. Черемушникова, С. В. Нотова // Асимметрия. – 2011. – Т. 5. – № 1. – С. 35–45.

86. Плетнева, Е. В. Исследование моторной асимметрии у крыс с аудиогенными судорогами / Е. В. Плетнева, М. Е. Иоффе // XXX Всеросс. совещ. по пробл. высш. нерв. деят. – Санкт-Петербург, 2000. – Т. 1. – С. 371.

87. Полонский, Ю. З. Методы обработки информации при расчетной интраскопии для функциональных стереотаксических операций многоцелевого наведения :Для рентгенографии, КТ, МРТ : дис. ... докт. биол. наук : 05.13.01 / Полонский Юрий Зусьевич. – Санкт-Петербург, 2005. – 284 с.

88. Поляков, В. М. Популяционные аспекты межполушарной асимметрии (обзор литературы отечественных и зарубежных авторов) / В. М. Поляков, Л. И. Колесникова // Бюллетень Восточно-сибирского научного центра СО РАМН. – 2005. – № 5. – С. 197–206.

89. Поляков, Г. И. Основы систематики нейронов новой коры большого мозга человека / Г. И. Поляков. – Москва : Медицина, 1973. – 309 с.

90. Пономарева, Н. В. Межполушарная асимметрия при нормальном старении и болезни Альцгеймера / Н. В. Пономарева, Н. Д. Селезнева // Актуальные вопросы функциональной межполушарной асимметрии : матер.

Второй всероссийской науч. конф. / НИИ мозга РАМН. – Москва, 2003. – С. 220–222.

91. Праздникова, Н. В. О механизмах инвариантного описания образа и полного описания изображения в левом и правом полушариях кошки / Н. В. Праздникова, В. Д. Глезер, Ф. Н. Макаров // Сенс. Сист. – 1997. – Т. 11. – № 3. – С. 352–359.

92. Праздникова, Н. В. О механизмах определения порогов в левом и правом полушариях кошки / Н. В. Праздникова, В. Д. Глезер, В. Е. Гаузельман // Сенс. Сист. – 1999. – Т. 13. – № 2. – С. 152–157.

93. Прахт, Н. Ю. Межполушарная асимметрия и межполушарное взаимодействие в позднем возрасте / Н. Ю. Прахт, Н. Л. Корсакова // Вторая межд. конф., посвященная 100 - летию со дня рождения А. Р. Лурия : тезисы сообщений / МГУ и др. – Москва, 2002. – С. 115.

94. Проблемы психосоматической патологии детского возраста / Л. И. Колесникова [и др.]. – Новосибирск : Наука, 2005. – 222 с.

95. Равич-Щербо, И. В. Психогенетика / И. В. Равич-Щербо, Т. М. Марютина, Е. Л. Григоренко. – Москва : Аспект Пресс, 2004. – 445 с.

96. Роль областей цингулярной коры в функционировании памяти человека / С. А. Козловский [и др.] // Экспериментальная психология. – 2012. – Т. 5. – № 1. – С. 12–22.

97. Саркисов, Д. С. Микроскопическая техника: руководство / под ред. Д. С. Саркисова, Ю. Л. Перова. – Москва : Медицина, 1996. – 544 с.

98. Семаго, Н. Я. Теория и практика оценки психического развития ребенка. Дошкольный и младший школьный возраст / Н. Я. Семаго, Н. Н. Семаго. – Санкт-Петербург : Речь, 2005. – 384 с.

99. Семенова, К. А. К оценке развития структуры и функции правой и левой гемисферы у детей при внутриутробном или родовом поражении мозга / К. А. Семенова, Т. Г. Шамарин // Функциональная асимметрия и адаптация человека. – Москва : Московский НИИ психиатрии, 1976. – С. 96–98.

100. Сергиенко, Е. А. Функциональная асимметрия полушарий мозга / Е. А. Сергиенко, А. В. Дозорцева // Функциональная межполушарная асимметрия. Хрестоматия / под ред. Н. Н. Боголепова, В. Ф. Фокина. – Москва : Научный мир, 2004. – 728 с.

101. Симонов, П. В. Функциональная асимметрия лимбических структур мозга / П. В. Симонов // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. – 1999. – № 1. – С. 22–27.

102. Сиротюк, А. Л. Обучение детей с учетом психофизиологии / А. Л. Сиротюк. – Москва : Сфера, 2001. – 128 с.

103. Смирнов, В. М. Физиология центральной нервной системы: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / В. М. Смирнов, В. Н. Яковлев. – Москва : Академия, 2002. – 352 с.

104. Соболева, И. В. Функциональная межполушарная асимметрия мозга: учебное пособие / И. В. Соболева. – Ростов-на-Дону, 2008. – 149 с.

105. Соколова, Т. Ф. Цитоархитектоника лимбического мозга и иммунная реактивность организма при политравме / Т. Ф. Соколова, Д. Е. Турок, С. С. Степанов // Морфология. – 2002. – № 2–3. – С. 147.

106. Тригуб, М. М. Роль передней поясной коры мозга крыс в механизмах чувствительности к действию морфина : дис. ... канд. мед. наук : 14.00.45 / Тригуб Мария Михайловна. – Москва, 2008. – 115 с.

107. Факторы, определяющие динамические свойства, функциональной межполушарной асимметрии / В. Ф. Фокин [и др.] // Асимметрия. – 2011. – Т. 5. – № 1. – С. 5–20.

108. Филимонов, И. Н. Сравнительная анатомия коры большого мозга млекопитающих / И. Н. Филимонов. – Москва : Академия медицинских наук СССР, 1949. – 159 с.

109. Фокин, В. Ф. Динамическая функциональная асимметрия как отражение функциональных состояний / В. Ф. Фокин // Асимметрия. – 2007. – Т. 1. – № 1. – С. 4–9.

110. Фокин, В. Ф. Динамические характеристики функциональной межполушарной асимметрии / В. Ф. Фокин, Н. В. Пономарева // Функциональная межполушарная асимметрия. Хрестоматия / под ред. Н. Н. Боголепова, В. Ф. Фокина. – Москва : Научный мир, – 2004. – 728 с.

111. Фокин, В. Ф. Стационарные и динамические свойства функциональной межполушарной асимметрии / В. Ф. Фокин // Асимметрия. – 2007. – Т. 1. – № 1. – С. 77–79.

112. Фокин, В. Ф. Эволюционный аспект центрально-периферической организации функциональной межполушарной асимметрии / В. Ф. Фокин // Функциональная межполушарная асимметрия. Хрестоматия / под ред. Н. Н. Боголепова, В. Ф. Фокина. – Москва : Научный мир, 2004. – 728 с.

113. Фокин, В. Ф. Энергетическая физиология мозга / В. Ф. Фокин, Н. В. Пономарева. – Москва : Антидор, 2003. – 288 с.

114. Фолсом, К. Происхождение жизни / К. Фолсом ; пер. с англ. – Москва : Мир, 1982. – 157 с.

115. Хатамов, А. И. Возрастные преобразования цитоархитектоники корковых формаций энториальной области и гиппокампа (поля 28 и 34 по Бродману) мозга человека : дис. ... докт. мед. наук : 14.00.02 / Хатамов Алижон Ибрагимжанович. – Андижан, 2008. – 165 с.

116. Цехмистренко, Т. А. Межполушарная асимметрия в развитии соматосенсорной, лобной и зрительной коры большого мозга человека в постнатальном онтогенезе / Т. А. Цехмистренко, В. А. Васильева, Н. С. Шумейко // Астраханский медицинский журнал. – 2012. – Т. 7. – № 4. – С. 264–266.

117. Цитоархитектоническая асимметрия корковых полей и хвостатого ядра мозга человека / И. Н. Боголепова [и др.] // Функциональная межполушарная асимметрия. Хрестоматия / под ред. Н. Н. Боголепова, В. Ф. Фокина. – Москва : Научный мир, 2004. – 728 с.

118. Цыганский, Р. А. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем: учебное пособие / Р. А. Цыганский. – Ставрополь : Северо-кавказский социальный ин-т, 2004. – 247 с.

119. Цыганский, Р. А. Физиология и патология животной клетки: учебное пособие / Р. А. Цыганский. – Ставрополь : АГРУС, 2007. – 303 с.
120. Цыганский, Р. А. Физиология и патология животной клетки: учебное пособие / Р. А. Цыганский. – Санкт-Петербург : Лань, 2009. – 336 с.
121. Червяков, А. В. Морфометрический и биохимический аспекты функциональной межполушарной асимметрии / А. В. Червяков, В. Ф. Фокин // Асимметрия. – 2007. – Т. 1. – № 1. – С. 47–57.
122. Чермит, К. Д. Гармоническая пара «симметрия-асимметрия» в организме человека как фундаментальная основа адаптации : дис. ... докт. биол. наук : 03.00.13 / Чермит Казбек Довлетмизович. – Майкоп, 2004. – 371 с.
123. Чернышев, А. С. Изучение поясной извилины разных представителей млекопитающих / А. С. Чернышев // Тр. Ин-та мозга. – 1940. – Т. 5. – С. 239–272.
124. Чернышев, А. С. О некоторых особенностях коры верхней лимбической области мозга / А. С. Чернышев, С. М. Блинков // Невропатология, психиатрия и психогигиена. – 1935. – Т. 12. – № 4. – С. 45.
125. Штанчаев, Р. Ш. Разработка физиологических моделей для исследования морфофункциональной асимметрии маутнеровских нейронов золотой рыбки : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.13 / Штанчаев Рашид Шамильевич. – Пущино, 2002. – 149 с.
126. Шулунова, А. Н. Микроморфометрические данные лимбической коры головного мозга овец / А. Н. Шулунова, В. В. Михайленко, Ф. А. Мещеряков // Настоящи изследвания и развитие – 2014 : материалы X Междунар. науч.- практ. конф. (София, 2014). – София, 2014. – С. 85–89.
127. Шулунова, А. Н. Морфометрические данные поясной извилины на различных стереотаксических уровнях / А. Н. Шулунова // Диагностика, лечение и профилактика заболеваний сельскохозяйственных животных : материалы 76-й науч. - практ. конф. (Ставрополь, 20–22 марта 2012 г.) / Ставропольский ГАУ. – Ставрополь, 2012. – С. 100–103.
128. Шулунова, А. Н. Морфометрическое и стереотаксическое изучение борозд и извилин головного мозга / А. Н. Шулунова, Ф. А. Мещеряков //

Управление функциональными системами организма : материалы международной науч.- практ. интернет конф., посвященной 80-летию каф. физиологии Ставропольского государственного аграрного ун-та. (Ставрополь, 01 окт. – 01 дек. 2010 г) / Ставропольский ГАУ. – Ставрополь, 2010. – С. 36–37.

129. Шулунова, А. Н. Особенности гистологического строения коры роstralной части поясной извилины у овец / А. Н. Шулунова, В. В. Михайленко // Вестник АПК Ставрополья. – 2013. – № 4 (12). – С. 216–219.

130. A morphological study of male rat cerebral cortical asymmetry / D. A. Dowling [et al.] // *Exp. Neurol.* – 1982. – Vol. 75. – № 1. – P. 51–68.

131. Agnati, L. One century of progress in neuroscience founded on Golgi and Cajal's outstanding experimental and theoretical contributions / L. Agnati, S. Genedani // *Br. Res. Rev.* – 2007. – V. 55. – P. 167–189.

132. Annett, M., Handedness as a continuous variable with dextral shift: sex, generation, and family handedness in subgroups of left- and right-handers / M. Annett // *Behavior genetics.* – 1994. – Vol. 24. – № 1. – P. 51–63.

133. Annett, M. The distribution of manual asymmetry / M. Annett // *Brit. J. Psychol.* – 1972. – Vol. 63. – P. 343.

134. Annett, M. The right shift theory of a genetic balanced polymorphism for cerebral dominance and cognitive processing / M. Annett // *Current psychology of cognition.* – 1995. – № 14. – P. 427–480.

135. Anterior cingulate conflict monitoring and adjustments in control / J. G. Kerns [et al.] // *Science.* – 2004. – № 303. – P. 1023–1026.

136. Asymmetry of fetal cerebral hemispheres: in utero ultrasound study / R. R. Hering-Hanit [et. al.] // *Arch Dis Child Fetal Neonatal Ed.* – 2001. – Vol. 85. – P. 194–196.

137. Bisazza, A. Rotational swimming preferences in mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) : Evidence for brain lateralization? / A. Bisazza, G. Vallortigara // *Physiology and Behavior.* – 1997. – Vol. 62. – P. 1405-1407.

138. Bishop, D. V. M. Handedness and developmental disorders / D. V. M. Bishop. – Mac Keith Press, 1990. – 378 p.
139. Bogolepova, I. N. Individual variability in the cytoarchitectonics of anterior limbic field 24 in the human brain / I. N. Bogolepova, L. I. Malofeeva // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. – 2008. – T. 38. – № 7. – С. 737–741.
140. Bogolepova, I. N. Variability in the structure of field 39 of the lower parietal area of the cortex in the left and right hemispheres of adult human brains / I. N. Bogolepova, L. I. Malofeeva // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. – 2004. – T. 34. – № 4. – С. 363–367.
141. Botvinick, M. M. Conflict monitoring and anterior cingulate cortex: an update / M. M. Botvinick, J. D. Cohen, C. S. Carter // *Trends in Cogn. Sci.* – 2004. – № 8. – P. 539–546.
142. Broca, P. Sur la faculte du langage articule / P. Broca // *Bull. Soc. Antropol. (Paris)*. – 1865. – V. 6. – P.377–393.
143. Bush, G. Cognitive and emotional influences in anterior cingulate cortex / G. Bush, P. Luu, M. I. Posner // *Trends in Cognitive Sciences*. — 2000. — Vol. 4. — № 6. — P. 215—222.
144. Carter, C. S. Anterior cingulate cortex and conflict detection: an update of theory and data / C. S. Carter, V. van Veen // *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* – 2007. – № 7. – P. 367–379.
145. Carter, R. The Emotional Brain / R. Carter // *The Human Brain Book*. — Penguin, 2009. — P. 124.
146. Clemens, S. C. GDNF is expressed in vivo forms many tissues outside the CNS / S. C. Clemens, U. Klans // *Neuro Report*. – 1994. – Vol. 5. – № 18. – P. 2486–2488.
147. Concha, M. L. Asymmetry in the epithalamus of vertebrates / M. L. Concha, S. W. Wilson // *J. Anat.* – 2001. – Vol. 199. – P. 63–84.
148. Cortical representations of personally familiar objects and places: functional organization of the human posterior cingulate cortex / M. Sugiura [et al.] // *J. Cogn. Neurosci.* – 2005. – V. 17. – № 2. – P. 183–198.

149. Decreased activation of anterior cingulate cortex in the working memory of the elderly / Y. Otsuka [et al.] // *Neuroreport*. – 2006. – V. 17. – № 14. – P. 1479–1482.
150. De Felipe, J. Cortical interneurons: from Cajal to 2001 / J. De Felipe // *Pr. Brain Res.* – 2002. – V. 136. – P. 215–234.
151. Denenberg, V. H. Hemispheric laterality in animals and the effects of early experience / V. H. Denenberg // *Behavioral and Brain Sciences*. – 1981. – № 4 (1). – P. 1–21.
152. Decety, J. The functional architecture of human empathy / J. Decety, P. L. Jackson // *Behavioral and Cognitive Neuroscience Reviews*. — 2004. — Vol. 3. — № 2. — P. 71—100.
153. Empathy examined through the neural mechanisms involved in imagining how I feel versus how you feel pain / P. L. Jackson [et al.] // *Neuropsychologia*. — 2006. — Vol. 44. — № 5. — P. 752—761.
154. Epstein, R. A. Parahippocampal and retrosplenial contributions to human spatial navigation / R. A. Epstein // *Trends Cogn. Sci.* – 2008. – V. 12. – № 10. – P. 388–396.
155. Epstein, R. A. Where am I now? Distinct roles for parahippocampal and retrosplenial cortices in place recognition / R. A. Epstein, W. E. Parker, A. M. Feiler // *J. Neurosci.* – 2007. – V. 27. – № 23. – P. 6141–6149.
156. Fetter, R. D. Gliotactin, a novel transmembrane protein on peripheral glia, is required to form the blood-nerve barrier in *Drosophila* / R. D. Fetter, K. Broadie, C. S. Goodman // *Cell*. – 1995. – Vol. 81. – P. 757–767.
157. Gazzaniga, M. S. Cerebral dominance viewed as a decision system / M. S. Gazzaniga // *Hemisphere function in the human brain*. – L. – 1974. – P. 111–123.
158. Heacock, H. Clockwise growth of neurites from ratinal explants / H. Heacock, B. Agranoff // *Science*. – 1977. – Vol. 198. – № 4312. – P. 64–66.
159. Hemispheric asymmetry and corpus callosum morphometry: a magnetic resonance imaging study / A. A. Dorion [et al.] // *Neurosci. Res.* – 2000. – Vol. 36. – № 1. – P. 9–13.

160. Jayasundar, R. Human brain: biochemical lateralization in normal subjects / R. Jayasundar // *Neurol India*. – 2002. – Vol. 5. – № 3. – P. 267–271.
161. Kinsbourne, M. The ontogeny of cerebral dominance / M. Kinsbourne // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* – 1975. – Vol. 263. – P. 244–250.
162. Kurup, R. K. Hypothalamic digoxin, hemispheric chemical dominance, and peptic ulcer disease / R. K. Kurup, P. A. Kurup // *Int. J. Neurosci.* – 2003. – № 113 (10). – P. 395–412.
163. Lenartowicz, A. The role of anterior cingulate cortex in working memory is shaped by functional connectivity / A. Lenartowicz, A. R. McIntosh // *J. Cogn. Neurosci.* – 2005. – V. 17. – № 7. – P. 1026–1042.
164. Maddock, R. J. Remembering familiar people: the posterior cingulate cortex and autobiographical memory retrieval / R. J. Maddock, A. S. Garrett, M. H. Buonocore // *Neuroscience*. – 2001. – V. 104. – № 3. – P. 667–676.
165. McCoy, A. N. Risk-sensitive neurons in macaque posterior cingulate cortex / A. N. McCoy, M. L. Platt // *Nat. Neurosci.* – 2005. – V. 8. – № 9. – P. 1220–1227.
166. McLean, P. D. The limbic system: visceral brain and emotional behaviour / P. D. McLean // *Arch Neurol. Psychiat.* – 1955. – Vol. 73. – P. 130–134.
167. Molfese, D. L. The ontogeny of brain lateralization for speech and nonspeech stimuli / D. L. Molfese, R. B. Freeman, D. S. Palermo // *Brain language*. – 1975. – Vol. 2. – P. 356–368.
168. Neuroprediction of future rearrest / E. Aharoni [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2013. — Vol. 110. — № 15. — P. 6223—6228.
169. Papez, J. W. Anterior perforated substance, nucleus basalis and olfactory habenuloreticular path considered as an ancient visceral pathway / J. W. Papez // *Anat. Rec.* — 1958. — Vol. 130. — P. 435.
170. Posner, M. I. Executive attention: Conflict, target detection, and cognitive control / M. I. Posner, G. J. DiGirolamo // *The Attentive Brain* / Ed. by R. Parasuraman. — Cambridge, Massachusetts: The MIT Press. – 1998. — P. 401—423.

171. Processing words with emotional connotation: an FMRI study of time course and laterality in rostral frontal and retrosplenial cortices / M. A. Cato [et al.] // *J. Cogn. Neurosci.* – 2004. – V. 16. – № 2. – P. 167–177.

172. Retrosplenial and hippocampal brain regions in human navigation: complementary functional contributions to the formation and use of cognitive maps / G. Iaria [et al.] // *Eur. J. Neurosci.* – 2007. – V. 25. – № 3. – P. 890–899.

173. Rose, M. Der Allocortex bei Tier und Menschen / M. Rose // *Journal Psychol und Neurol.* – 1931. – V. 43. – № 5–6. – P. 353–440.

174. Rosen, G. D. Cellular, morphometric, ontogenetic and connectional substrates of anatomical asymmetry / G. D. Rosen // *Neurosci. and Biobehav. Rev.* – 1996. – V. 20. – № 4. – P. 607–615.

175. Ruggeri, A. Sui nuclei dell amygdala nei mamiferi macrosomatici / A. Ruggeri // *Arch. Ital. anat. e embriol.* – 1966. – Vol. 71. – № 2. – P. 149–169.

176. Schmidt, S. L. The effects of total and partial callosal agenesis on the development of paw preference performance in the BALB/cCF mouse / S. L. Schmidt, A. C. Manhaes, V. Z. de Moraes // *Brain Res.* – 1991. – Vol. 545. – № 1–2. – P. 123.

177. Schore, N. The effects of a secure attachment relationship on right brain development, affect regulation, and infant mental health / N. Schore // *Infant Mental Health Journal.* – 2002. – Vol. 22. – P. 7–66.

178. Sex differences in brain gray and white matter in healthy young adult: correlation with cognitive performance / R. C. Gur [et al.] // *J. Neurosci.* – 1999. – № 15. – P. 4065–4072.

179. Sims, T. J. Regeneration of dorsal root axons into experimentally altered glial environments in the rat spinal cord / T. J. Sims, S. A. Gilmore // *Exp. Brain Res.* – 1994. – Vol. 9. – № 1. – P. 25–33.

180. Sperry, R. W. Cerebral organization and behavior / R. W. Sperry // *Science.* – 1961. – V. 133. – P. 13–22.

181. Stephan, H. Cytoarchitectonics of the septal nuclei in old world monkeys (*Cercopithecus* and *Colobus*) / H. Stephan, O. Andy // *J. Hirnforsch.* – 1964. – Vol. 7. – № 1. – P. 23–83.

182. The anterior cingulate cortex. The evolution of an interface between emotion and cognition / J. M. Allman [et al.] // *Annals of the New York Academy of Sciences*. — 2001. — Vol. 935. — P. 107—117.
183. The cingulate cortex and human memory processe / S. A. Kozlovskiy [et. al] // *Psychology in Russia: state of the art*. — 2012. — V. 5. — P. 231–243.
184. The effect of cingulate cortex lesions on task switching and working memory / M. F. Rushworth [et. al] // *J. Cogn. Neurosci.* — 2003. — V. 15. — № 3. — P. 338–353.
185. The relationship of callosal anatomy to paw preference in dogs / A. A. Aydinlioglu [et al.] // *Eur. J. Morphol.* — 2000. — Vol. 38. — № 2. — P. 128–133.
186. TRH and LHRH distribution of discrete nuclei of the human hipothalamus: evidence for a left prominence of TRH / F. Borson-Chazot [et. al.] // *Brain Res.* — 1986. — № 382. — P. 433–436.
187. Waber, D. Sex differences in cognition: a function of maturation rate / D. Waber // *Science*. — 1996. — V. 192. — P. 572–573.
188. Wada, J. A. Pre-language and fundamental asymmetry of the infant brain / J.A. Wada // *Ann. N.Y. Acad. Scien.* — 1977. — Vol. 299. — P. 370–379.
189. Walker, A. E. The primate thalamus / A. E. Walker // *Chicago: Univ. Chicago press*, 1938. — 329 p.
190. Westenberg, D. Long but not medium term retention of olfactory memories in honeybees is impaired by actinomycin D and anisomycin / D. Westenberg, B. Gerber, B. Menzell // *Eur. J. Neurosci.* — 1998. — Vol. 10. — № 8. — P. 2742–2745.
191. Woodward, W. D. Nuclear and cytoplasmatic localization of basic growth factor in astrocytes and CA2 hippocampal neurons / W. D. Woodward, R. Nishi, A. Meshul // *Neurosci.* — 1992. — V. 12. — P. 142–152.
192. Wonders, C. The origin and specification of cortical interneurons / C. Wonders, S. Anderson // *Nature Rev. Neurosci.* — 2006. — V. 7. — P. 687–696.
193. Yeo, R. A. Volumetric asymmetries of the human brain: intellectual correlates / R. A. Yeo, E. Turkheimer, N. Raz // *Brain and Cognition*. — 1987. — Vol. 6. — № 1. — P. 15–23.

194. Yoshida, M. Computerized stereotactic atlases / M. Yoshida // The testbook of stereotactic and functional neurosurgery. New-York : McGraw-Hill, 1998. – P. 249–256.