

## Морфофункциональная организация височно-теменно-затылочной подобласти коры большого мозга человека

Т.А. Цехмистренко<sup>1</sup>, С. Омар<sup>1</sup>, Д.К. Обухов<sup>2</sup>, В.И. Козлов<sup>1</sup>, Т.В. Кокорева<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Российский университет дружбы народов им. П. Лумумбы, Москва, Россия;

<sup>2</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

### АННОТАЦИЯ

Одной из актуальных задач современной нейроморфологии является комплексное изучение морфофункциональных особенностей различных отделов коры большого мозга человека. Наибольший интерес представляют ассоциативные отделы неокортекса. Необходимость исследования этих отделов продиктована их значительной ролью в реализации наиболее сложных проявлений мозговой деятельности, связанных с управлением высшими психическими функциями и поведением человека.

В настоящее время накоплен значительный объем сведений о цито- и фиброархитектонике ассоциативных отделов коры, а также получены многочисленные данные об их нейронной организации и системе связей с различными формациями головного мозга. Однако изучение приуроченности функций к тем или иным ассоциативным корковым зонам большого мозга человека сталкивается с затруднениями, связанными с существующими различиями в цитоархитектонических картах, которыми пользуются отечественные и зарубежные исследователи. Цель настоящего обзора — проанализировать и систематизировать современные данные о морфофункциональной организации височно-теменно-затылочной подобласти неокортекса, представленной цитоархитектоническим полем 37 в составе задней ассоциативной коры, играющей важнейшую роль в когнитивной деятельности мозга человека. Статья содержит подробную характеристику особенностей строения поля 37 в соответствии с существующими атласами цито- и фиброархитектоники неокортекса, а также с атласами коннектомики головного мозга человека. Показано, что применение современных нейроморфологических методик и методов прижизненной визуализации мозга позволяет наиболее точно и полно выявить особенности структурно-функциональной организации поля 37, а также сформировать более глубокое понимание его роли в реализации сложных когнитивных функций и системных процессов мультисенсорной аналитико-синтетической деятельности мозга человека.

**Ключевые слова:** неокортекс; поле 37 коры большого мозга человека; височно-теменно-затылочная подобласть; цитоархитектоника; фиброархитектоника; цитоархитектонические карты; когнитивные функции; обзор.

### КАК ЦИТИРОВАТЬ:

Цехмистренко Т.А., Омар С., Обухов Д.К., Козлов В.И., Кокорева Т.В. Морфофункциональная организация височно-теменно-затылочной подобласти коры большого мозга человека // Морфология. 2026. Т. 164, № 3. С. XX–XX. DOI: 10.17816/morph.690578 EDN: KMMYKZ

© Эко-Вектор, 2026

Статья доступна по лицензии CC BY-NC-ND 4.0 International

Рукопись получена: 19.09.2025

Рукопись одобрена: 08.11.2025

Опубликована online: 24.02.2026

## Morphofunctional organization of the temporo-parietal-occipital subarea of the human cerebral cortex

Tatiana A. Tsekhmistrenko<sup>1</sup>, Sami Omar<sup>1</sup>, Dmitry K. Obukhov<sup>2</sup>, Valentine I. Kozlov<sup>1</sup>, Tatyana V. Kokoreva<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Peoples' Friendship University of Russia, Moscow, Russia;

<sup>2</sup>Saint-Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia

### ABSTRACT

One of the pressing challenges in modern neuromorphology is the comprehensive study of the morphofunctional characteristics of various regions in the human cerebral cortex. Of particular interest are the associative areas of the neocortex, the investigation of which is dictated by their crucial role in the implementation of the most complex manifestations of brain activity, related to the control of higher mental functions and human behavior.

Currently, a significant amount of data has been accumulated regarding the cyto- and fibroarchitectonics of associative cortical areas, and numerous findings have been obtained concerning their neuronal organization and system of connections with various brain formations. However, studying the localization of functions to the region of the posterior associative cortex of the human brain encounters difficulties due to existing differences in cytoarchitectonic maps, which are predominantly used by domestic and foreign researchers.

The purpose of this review is to analyze and systematize current data on the morphofunctional organization of the temporo-parieto-occipital subregion of the neocortex, represented by cytoarchitectonic area 37 within the posterior associative cortex, which plays a crucial role in the cognitive activity of the human brain. The article provides a detailed characterization of the structural features of area 37 in accordance with existing atlases of cyto- and fibroarchitectonics of the neocortex, as well as atlases of human brain connectomics. It is shown that the application of modern neuromorphological techniques and methods of in vivo brain imaging allows for a more accurate and complete identification of the structural and functional organization of area 37, as well as the formation of a deeper understanding of its role in the implementation of the most complex cognitive functions and in the systemic processes of multisensory analytical-synthetic activity of the human brain.

**Keywords:** neocortex; area 37 of the human cerebral cortex; temporo-parietal-occipital subregion; cytoarchitectonics; fibroarchitectonics; cytoarchitectonic maps; cognitive functions; review.

### TO CITE THIS ARTICLE:

Tsekhmistrenko TA, Omar S, Obukhov DK, Kozlov VI, Kokoreva TV. Morphofunctional organization of the temporo-parietal-occipital subarea of the human cerebral cortex. *Morphology*. 2026;164(3):XX-XX.  
DOI: 10.17816/morph.690578 EDN: KMMYKZ

© Eco-Vector, 2026

Article can be used under the CC BY-NC-ND 4.0 International License

Received: 19.09.2025

Accepted: 08.11.2025

Published online: 24.02.2026

## ВВЕДЕНИЕ

Височно-теменно-затылочная подобласть (*area temporo-parieto-occipitalis*, ТРО) в составе задней ассоциативной зоны неокортекса мозга человека играет ключевую роль в системах когнитивного контроля, речевой деятельности, обработки сенсорных стимулов, а также в регуляции внимания, зрительно-моторных реакций и принятия ситуативных решений. Несмотря на продолжительное формирование высших психических функций в постнатальном онтогенезе, ТРО остаётся недостаточно охарактеризованной с точки зрения особенностей макро- и микроструктурной организации её функционально специализированных зон, а также их развития.

Значительный прогресс в изучении функциональной организации ТРО, её участия в когнитивных процессах, мотивационной деятельности, принятии решений и реализации наиболее сложных форм психоэмоциональной регуляции диктует необходимость детального изучения структурно-функциональной организации этого отдела неокортекса с применением не только прижизненных методов исследования мозга человека, но и нейроморфологических биометрических методик. Картирование коры большого мозга по-прежнему остаётся «золотым стандартом» клинической практики [1] и приобретает всё большую актуальность для нейробиологии, неврологии и нейрохирургии [2].

Необходимость правильно соотнести участки ТРО, выделенные на основе прижизненного функционального картирования, с цитоархитектоническими зонами поля 37, демонстрирующими особенности микроструктурной организации, возникает не только при планировании нейрохирургических вмешательств, но и при решении ряда практических задач. К ним относятся: разработка нейрореабилитационных программ и целенаправленных стратегий для восстановления когнитивных функций после инсульта и травм головы; экстраполяция на человека результатов доклинических исследований, выполненных на животных моделях; создание нейроинтерфейсов и алгоритмов декодирования сигналов мозга при управлении протезами; углубление понимания нейробиологических основ таких заболеваний, как шизофрения, аутизм и болезнь Альцгеймера.

В связи с этим цель настоящего обзора — проанализировать и систематизировать современные данные о морфофункциональной организации височно-теменно-затылочной подобласти неокортекса, представленной цитоархитектоническим полем 37 в составе задней ассоциативной коры, играющей важнейшую роль в когнитивной деятельности мозга человека.

## ТОПОГРАФИЯ ВИСОЧНО-ТЕМЕННО-ЗАТЫЛОЧНОЙ ПОДОБЛАСТИ КОРЫ И ПРИУРОЧЕННОСТЬ ФУНКЦИЙ К ЕЁ РАЗЛИЧНЫМ ЗОНАМ

Междисциплинарный системный подход к изучению деятельности мозга и психики человека [3, 4] позволяет развивать представления о динамической приуроченности функций к тем или иным корковым формациям мозга в единстве с особенностями их структурной организации, а также даёт возможность с позиций этого единства изучать особенности морфофункционального развития неокортекса в процессе онтогенеза.

В начале XX века К. Бродман (К. Brodmann), а также С. von Economo и G. Koskinas создали карты цитоархитектоники коры большого мозга человека [5, 6]. Наиболее популярная карта Бродмана включает 11 областей и 52 цитоархитектонических поля. В Институте мозга Академии медицинских наук СССР в середине прошлого столетия был создан отечественный «Атлас цитоархитектоники коры большого мозга человека» [7], в котором разделение коры на поля и подполя представлено в уточнённом и более детализированном виде по сравнению с картой Бродмана (рис. 1).

В атласе цитоархитектоники коры большого мозга человека [7] заднеассоциативная зона коры большого мозга охватывает ТРО и нижнюю теменную область. К задней ассоциативной коре можно отнести: верхнюю теменную область — функциональную зону стереогноза, чувства положения конечностей в пространстве и кодирования направления движений с участием зрения [8], а также вторичное поле 19 затылочной области — перистриарную кору (*area peristriata*) или предзатылочную кору (*area praeoccipitalis*). Поле 19 отличается от других полей визуальной коры сложностью ассоциативных межкорковых связей и связей с ассоциативными ядрами таламуса [9].

В функциональном отношении ТРО является наиболее значимой зоной межанализаторного синтеза и располагается в задней ассоциативной коре на стыке височной, теменной и затылочной областей неокортекса. По данным С.М. Блинкова [10], она включает неоднородное по своей

цитеоархитектонике поле 37, располагающееся на латеральной, нижнемедиальной и медиальной поверхностях заднего отдела височной доли. Спереди ТРО граничит с верхней, средней и базальной височными подобластями (поля 22, 21 и 20b), сверху — с нижней теменной областью (поле 39 с подполями 39p и 40i), сзади и снизу — с затылочной областью коры (поля 19 и 18). Поверхность ТРО достаточно велика и составляет 49,4% поверхности коры всей височной доли каждого полушария большого мозга. Для сравнения, зона межанализаторного синтеза, аналогичная ТРО, на цитеоархитектонической карте Бродмана также представлена полем 37 и имеет вид узкого участка коры ромбовидной формы, не подразделяющегося на подполя. Расположенное на границе затылочной, теменной, височной и лимбической долей, поле 37 по Бродману не включает в свой состав некоторые смежные участки коры. Так, задние отделы верхней височной и парагиппокампальной извилин, которые С.М. Блинков относит к ТРО, не включены в поле 37. Тем не менее, в современных нейробиологических исследованиях ТРО подавляющее большинство авторов по традиции продолжают ориентироваться на карту Бродмана [11].

По данным С.М. Блинкова поле 37 в составе ТРО подразделяется на 6 подполей: центральное (37b) и окружающие его 5 пограничных подполей. Подполе 37b находится на латеральной поверхности полушария в задней части средней и нижней височной извилин и доходит до базальной поверхности височной доли. Подполе 37c расположено дорсальнее подполя 37b и простирается в горизонтальном направлении от задней части верхней височной извилины и вентральной части нижней теменной дольки до переднего сегмента латеральной затылочной борозды. Это подполе граничит с полем 39 и подполем 40i нижней теменной области коры. Подполе 37ab лежит между подполем 37b и полем 21, занимающим большую часть поверхности средней и нижней височных извилин в переднем отделе височной доли.

Подполе 37ac также находится на латеральной поверхности полушария по обе стороны (дорсальнее и вентральнее) от боковой затылочной борозды. Спереди оно граничит с подполями 37c и 37b, граница проходит строго по борозде в районе *incisura praeoccipitalis*; сверху — с подполем 39p нижней теменной области, отделяясь от него задним сегментом верхней височной борозды; сзади и снизу — с полем 19 затылочной области коры.

Подполе 37a расположено на нижнемедиальной поверхности полушария, лежит впереди от поля 19 затылочной области и занимает значительную часть латеральной и медиальной затылочно-височных извилин. Этот участок поверхности височной доли в зарубежных анатомических атласах часто обозначается как веретенообразная извилина (*gyrus fusiformis*) и считается ключевой структурой, обеспечивающей специализированные функции зрения высокого уровня, такие как восприятие лица, распознавание объектов и чтение [12].

Подполе 37d располагается на медиальной поверхности височной доли в области язычной извилины, заходит на стенку в задней части коллатеральной борозды и заканчивается в заднем отделе парагиппокампальной извилины.

Наличие в районе ТРО функционально специализированных участков коры показали Е.Т. Rolls и соавт. [13]. Они использовали мультимодальные магнитно-резонансные изображения, полученные в рамках проекта Human Connectome Project (National Institutes of Health, США), в том числе данные о волоконных путях, реконструированных методом диффузной МРТ-трактографии. При помощи методик, позволяющих измерять эффективную и функциональную связность между различными областями мозга [14, 15], а также объективного полуавтоматического нейроанатомического подхода, авторы создали атлас коннектома головного мозга человека. В каждом полушарии они обозначили по 180 областей коры, отличающихся топографией и системой ассоциативных, каллозальных и корково-подкорковых связей. Этот атлас послужил основой для изучения локализации и морфофункциональных особенностей распределённых корковых центров различных функциональных систем мозга, включая системы, кодирующие речевую деятельность, мультимодальный сенсорный анализ, ориентирование в пространстве и другие (рис. 2).

В соответствии с данными морфофункционального картирования (парцелляции) коры большого мозга цитеоархитектоническому подполю 37b соответствуют области РНТ (*posterior human temporal*) и FST (*fundus of the superior temporal sulcus*). Эти области играют важную роль в семантическом поиске и решении семантических задач, то есть в смысловом анализе сенсорной информации, а также её ранжировании и автоматическом извлечении из памяти концептуальных знаний обобщающего характера [16]. Предполагается также активное участие этих областей в речевой деятельности в аспекте эффективного автоматического поиска конкретной семантической информации, основанной на аудио-визуальном восприятии. Область FST — важный центр зрительной системы, интегрирующий большой объём визуальной информации из дорсального (определяет «где и куда происходит движение») и вентрального (определяет «что

движется») зрительных потоков. Эта область участвует в восприятии содержания изображения, объединяя информацию, чувствительную к деталям, движению и форме; она также обеспечивает обработку пространственных систем отсчёта и формирование пространственной карты движений [17].

Подполлю 37с соответствуют области ТРОJ1 (*temporo-parieto-occipital junction*), ТРОJ2 и передний участок ТРОJ3, расположенные последовательно в переднезаднем направлении, непосредственно в районе височно-теменно-затылочного соединения, на уровне задней части верхней височной извилины и верхней височной борозды (*superior temporal sulcus*, STS). Предполагается, что эти области задействованы в межанализаторном синтезе слуховой, визуальной и соматосенсорной информации и обеспечивают семантический анализ сложных образов (например, выражения лица или восприятия тела). Кроме того, они участвуют в обнаружении несоответствия между ожидаемыми и предъявленными стимулами, а также в разрешении этого несоответствия с последующей оценкой его результата и созданием конкретного семантического представления на основе межанализаторного синтеза [18].

Подполлю 37ab соответствуют области TE1p (*temporal area E*) и TE2p, основная функция которых состоит в активации зрительной рабочей памяти, позволяющей удерживать и частично обрабатывать зрительную информацию в течение ограниченного времени её использования [19]. К нему также относятся задние отделы областей STSdp и STSvp, которые, в зависимости от сборки той или иной функциональной системы, участвуют в восприятии движений, аудиовизуальной интеграции и опознании лица, направления взгляда и выражения эмоций [20].

Подполлю 37ac соответствуют задний отдел области ТРОJ3, а также области МТ (*middle temporal area*; или hMT/V5), MST (*medial superior temporal area*) и V4t, расположенные на латеральной поверхности полушария последовательно в дорсовентральном направлении. Нейроны в областях МТ и MST реагируют на движения визуальных объектов и направление движения, а также инициируют плавность движения глаз при восприятии движений. Эти области обеспечивают бинокулярную диспаратность, позволяющую оценивать удалённость движущегося объекта, а также слитное восприятие движения и самодвижения, сегментацию фигуры и фона при сложных и движущихся стимулах. Кроме того, они участвуют в распознавании объектов движения, обеспечивают семантический анализ структуры объекта, формируют представление о целенаправленных движениях конечностей [21, 22]. Области МТ и MST очень слабо реагируют на тактильные стимулы и проявляют активность только совместно с областью STS в районе подполя 37с [23]. Интересно, что область MST активируется при восприятии движения ног, а области МТ и V4t — деактивируются при движении рук, что позволяет предположить значимую роль этих областей в согласовании зрительных движений и движений нижних конечностей для осуществления локомоции [24]. Экстрастриальная область МТ — важный центр для восприятия движущихся объектов. Нейроны в этой области демонстрируют резкое предпочтение направлению и скорости движения зрительных стимулов. Активность этих нейронов коррелирует со способностью обнаруживать движение и различать его особенности [25].

Подполлю 37а соответствуют область РН (*parahippocampal area*) на латеральной поверхности, а также области V8, VVC (*ventral visual complex*), VMV3 (*ventromedial visual area 3*) и FFC [*fusiform complex*; или FFA (*fusiform face area*)] — зона распознавания лиц на нижнемедиальной поверхности височной доли. Область РН обеспечивает целостное зрительное восприятие в системе вентрального зрительного потока. Она избирательно интегрирует «специфическую» информацию о месте зрительного объекта, но при этом не проявляет активности в отношении самого объекта. Область РН кодирует местоположение, что позволяет его запомнить и впоследствии узнать, то есть участвует в формировании пространственных карт, кодировании места и его распознавании [26, 27]. Область V8 в наибольшей степени отвечает за восприятие и интерпретацию цвета в поле зрения [28, 29].

Область FFC (FFA) — это корковый центр в задней части латеральной затылочно-височной извилины (или заднелатеральной части веретенообразной извилины). Она получает информацию в системе вентрального зрительного потока о статических и динамических деталях строения лица. После обработки полученной информации в области FFC (FFA) создаётся целостное представление о форме лица для последующего узнавания. Эта область также участвует в опознании эмоций и мимики при невербальной коммуникации [30]. Кроме того, есть данные, что этот участок затылочно-височной коры в границах карты Бродмана в левом полушарии большого мозга выполняет по крайней мере две важные функции при обработке лексических данных: опознаёт графемы, не зависящие от регистра, шрифта, местоположения и ориентации, для различения и продуцирования письменных слов (чтения и правописания); формирует доступ к

лексическим представлениям для устной и письменной речи [31]. Известно также, что область FFC (FFA) дополнительно участвует в объединении специфичной информации, предоставляемой визуальными, слуховыми и тактильными модальностями, для обеспечения мультисенсорного восприятия объектов [32].

Область VVC находится в задней части медиальной затылочно-височной извилины (или заднемедиальной части веретенообразной извилины). Эта область, так же как и V8, участвует в восприятии цвета, а также участвует в интеграции цветовой, контрастной и текстурной визуальной информации для совместного с PH распознавания места наблюдаемого события.

Область VMV3 находится в самой задней части латерального выступа коллатеральной борозды. Предполагается, что эта область TPO участвует в интеграции информации о цвете, текстуре и форме объекта [33].

Подполлю 37d соответствует задний отдел PreS (*presubiculum*), PHA1 (*parahippocampal area 1*), VMV1 (*ventromedial visual area*) и VMV2. Область PreS находится на задневерхней поверхности парагиппокампальной извилины и участвует в обработке пространственной информации, выполнении задач, связанных с рабочей памятью, обработкой речи и абстрактным мышлением. PreS также проявляет повышенную активность при выполнении двигательных задач. Благодаря обширным ассоциативным связям она, предположительно, является также областью обработки акустической информации и зрительных ассоциаций [34].

Область PHA1 представляет собой участок коры на задненижней поверхности парагиппокампальной извилины. Эта область участвует в обработке зрительно-пространственных данных и кодировании эпизодической памяти путём создания контекстуальных ассоциаций о месторасположении объекта [35, 36].

Область VMV1 находится на передненижней части язычной извилины, в месте её прилегания к парагиппокампальной извилине. Функциональная характеристика этой области коры малоизучена, а её размеры сильно варьируют индивидуально. Существует предположение, что VMV1 имеет отношение к распознаванию визуальных объектов в зависимости от расстояния между ними [37], а также к кодированию рабочей памяти [38].

Область VMV2 лежит в передней части язычной извилины, где граничит с коллатеральной бороздой и парагиппокампальной извилиной. Предполагается, что эта область TPO, как и зона VMV3, важна для интеграции информации о цвете, текстуре и форме объекта.

Все перечисленные области TPO, в той или иной степени, обеспечивают формирование семантических представлений и визуальных образов для доступа к областям, участвующим в речевой деятельности [39, 40].

Поражение заднеассоциативных третичных корковых зон в составе TPO приводит к нарушению переработки информации и различным формам зрительной, слуховой и тактильной агнозии, а также к связанным с ней нарушениям познавательной деятельности и дефициту восприятия [41, 42]. Это проявляется в невозможности преобразовать последовательно (сукцессивно) поступающую информацию в симультанные (одновременные и целостные) интегрированные образы или схемы событий, то есть в нарушении инструментального, или исполнительного, звена сознательной деятельности. Очаговые поражения задних отделов больших полушарий, участвующих в обработке визуальной информации и мультисенсорной интеграции, нередко сопровождаются отчётливыми нарушениями памяти и влияют на способности к чтению и семантическому анализу речи [43].

Частичный дефект переработки информации у взрослого человека легко компенсируется, а у ребёнка вызывает грубое психическое недоразвитие [44]. Если дефект обусловлен отклонениями в развитии мозговых систем с участием TPO, нарушаются функции, связанные с ориентированием в пространстве на основе визуальных сигналов (зрительное внимание), опознанием зрительных стимулов и сопровождающей контекстной информации (зрительное восприятие). Кроме того, возникают отклонения в пространственной организации произвольных движений, включая локомоцию, мануальные сложно координированные движения и речевую деятельность.

Таким образом, в соответствии с современными представлениями цитоархитектоническое поле 37, или височно-теменно-затылочная подобласть, включает третичные (полимодальные) и частично вторичные (перцепторные, модально-специфичные) участки неокортекса, расположенные в задних отделах коры полушарий большого мозга и участвующие в кодировании сенсорной информации и когнитивных процессах широкого спектра [45–48]. Важно подчеркнуть, что границы корковых зон с чётко выраженной функциональной специализацией, выделенные на основе современных методик парцелляции коры, практически полностью совпадают с границами

цитоархитектонических подполей поля 37 (ТРО), обозначенных в отечественном атласе цитоархитектоники коры большого мозга человека [7].

## ЦИТОАРХИТЕКТОНИКА И МИКРОСТРУКТУРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ — СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ

В соответствии с особенностями цитоархитектоники и процесса формирования в онтогенезе К. Бродман различал два типа строения коры большого мозга — гомогенетический и гетерогенетический. Задняя ассоциативная кора относится к гомогенетическому типу, или изокортексу [49]. Этот тип неокортекса уже на 6-м месяце внутриутробного развития состоит из 6 основных цитоархитектонических слоёв. При этом сложившаяся в пренатальном онтогенезе стратификация ТРО принципиально не изменяется вплоть до достижения взрослого возраста, что характерно для разновидности изокортекса, называемой гомотипической, или гранулярной корой. Гомотипическая кора имеет хорошо выраженные и чётко обособленные цитоархитектонические слои, а в некоторых из них (например, в слоях III и V, называемых соответственно наружной и внутренней пирамидными пластинками) могут выделяться подслои. Гранулярный тип коры характеризуется наличием хорошо развитых гранулярных слоёв II и IV — наружной и внутренней зернистых пластинок, содержащих плотно расположенные звёздчатые нейроны, среди которых расположены мелкие пирамидные нейроны. В коре теменной и височной долей гранулярные слои отличаются значительной толщиной и содержат большое количество интернейронов разного типа. Мультиформная пластинка (слой VI) в ТРО также хорошо развита и включает множество полиморфных нейронов разного размера.

В табл. 1 представлены основные результаты использования различных подходов к картированию задней ассоциативной коры большого мозга человека, а также направления морфофункциональной парцелляции неокортекса с применением прижизненных методов визуализации мозга.

По данным С.М. Блинкова [58], цитоархитектоника различных участков поля 37 у взрослых людей на свободной поверхности полушария в апикальной части извилин и в глубине борозд имеет ряд значимых отличий, позволяющих выделить их в отдельные подполя и идентифицировать на срезе. Кроме того, хорошо просматриваются границы между цитоархитектоническими подполями (рис. 3).

Подполе 37с отличается чёткой горизонтальной грубой радиарной исчерченностью. Толщина коры (ТК) составляет от 2,4 до 3,0 мм. В слое III различаются три подслоя; подслоем III<sup>3</sup> тесно прилежит к слою IV, имеет наиболее чёткую радиарную исчерченность и богат крупными пирамидными нейронами. Площадь поверхности подполя 37с составляет 36,3% площади поверхности ТРО и 4,1% поверхности одного полушария большого мозга. Подполе 37b отличается от подполя 37с большей ТК (3,2–4,0 мм) и слабо выраженными подслоями в составе слоя III, поскольку просветление на уровне подслоя III<sup>2</sup> практически отсутствует. Радиарная исчерченность лучше всего выражена в слое IV. Пирамидные нейроны в подслое III<sup>3</sup> менее крупные по сравнению с аналогичными клетками в подполе 37с; во всех слоях, включая мелкоклеточные слои II и IV, чётко прослеживается расположение нейронов в виде вертикальных колонок. Площадь поверхности подполя 37b составляет 13% площади поверхности ТРО и 1,5% поверхности одного полушария большого мозга. Подполе 37ab отличается высокой плотностью расположения клеток в слое III, тонкой радиарной исчерченностью слоя IV и мелкими нейронами в слое V. В отличие от подполя 37b, в 37ab колонки нейронов шире, а их вертикальная упорядоченность менее выражена, ТК варьирует в пределах от 2,7 до 3,2 мм. Слои II и IV чётко выражены, подслои в составе слоя III не определяются, граница между V и VI слоями просматривается с трудом. Колонки нейронов на уровне пирамидных пластинок имеют разную ширину, радиарная исчерченность выражена слабее по сравнению с другими подполями ТРО. Кроме того, по сравнению с другими подполями 37ab отличается большей вариабельностью ТК, плотности клеток в слоях и размеров нейронов. Площадь поверхности подполя 37ab составляет 13,4% поверхности ТРО и 1,5% поверхности одного полушария большого мозга.

Толщина коры подполя 37ас составляет 2,4–2,8 мм; на срезе слои III и IV относительно широкие по сравнению с подполями 37с и 37а. Граница слоя IV зигзагообразная, что обусловлено частичным расположением интернейронов этого слоя в прилежащих участках слоёв III и V. Радиарная исчерченность хорошо выражена, при этом наиболее густоклеточным слоем, помимо наружной и внутренней зернистых пластинок, является слой III. В подслое III<sup>3</sup> и слое V располагаются отдельные особенно крупные пирамидные нейроны. Площадь поверхности подполя 37ас составляет 6,7% поверхности ТРО и 0,8% поверхности одного полушария большого мозга.

Подполе 37a существенно отличается от остальных подполей ТРО меньшей толщиной коры (1,7–2,5 мм), более широким на срезе слоем II и разреженным расположением клеток в слое V на уровне V<sup>2</sup> подслоя. Как и в подполе 37c, в 37a подслои III<sup>3</sup> и слой IV плотно прилежат друг к другу, образуя как бы единый слой. Радиарная исчерченность лучше всего выражена в слоях III и IV, колончатая организация этих слоёв прослеживается очень чётко. Границы между слоями хорошо видны в верхнем этаже коры (слои II–IV) и едва заметны в нижнем (слои V–VI). Подслои в составе слоя III определяются благодаря просветлению, связанному с менее плотным расположением клеток на уровне подслоя III<sup>2</sup>. В слое V клетки расположены менее плотно, чем в подслое III<sup>2</sup>, а верхушечные дендриты пирамидных нейронов не имеют чёткой вертикальной ориентации. Слой VI более густоклеточный по сравнению со слоем V. Площадь поверхности подполя 37a составляет 28,5% поверхности ТРО и 3,2% поверхности одного полушария большого мозга.

Подполе 37d отличается от других подполей ТРО высокой плотностью расположения клеток и относительно небольшими размерами нейронов, а также меньшей толщиной слоя V. Слой III чётко подразделяется на три подслоя, среди которых наиболее густоклеточным является подслои III<sup>3</sup>. В области наружного угла язычной извилины в подслое III<sup>3</sup> обнаруживаются особенно крупные пирамидные нейроны диаметром до 50 мкм. Слои V и VI равны по ширине, содержат нейроны среднего размера, однако для слоя VI характерно более плотное расположение клеток. Площадь поверхности подполя 37d составляет всего 2,1% поверхности ТРО и 0,2% поверхности одного полушария большого мозга.

Изучению возрастных изменений ТРО в процессе онтогенеза посвящены фундаментальные исследования сотрудников Института мозга Академии медицинских наук СССР, выполненные в XX веке. В ряде публикаций подчёркивается их значительный вклад в формирование представлений о структурной организации мозга и понимание закономерностей его развития [59]. Исследование пренатального развития корковых формаций мозга человека позволило подробно охарактеризовать закономерности изменений цитоархитектоники неокортекса в эмбриональном и плодном периодах. По данным Г.И. Полякова [60] ТРО обособляется от остальных участков височной области коры к 17-й неделе внутриутробного развития. Вплоть до 28-й недели в ТРО происходит цитоархитектоническая дифференцировка коры на слои, образуются основные типы нейронов и нейронные комплексы, закладываются поля и определяются их цитоархитектонические особенности; на макроуровне появляются первичные извилины и борозды. Позднее, вплоть до рождения, внутри корковых полей дифференцируются подполя (рис. 4), формируются локальные топографические особенности микроструктуры коры, а также возникают вторичные и третичные извилины и борозды.

Дифференцировка коркового поперечника на слои непосредственно связана с особенностями развития различных групп нейронов. В частности, показано, что в период с 14-й по 26-ю неделю пренатального развития миграция нейробластов в процессе формирования цитоархитектонических слоёв протекает по-разному под бороздами и на прямых участках коры [61].

На современном этапе особенности пренатального развития неокортекса изучаются с применением магнитно-резонансной томографии (МРТ) головного мозга плода. Установлено, что теменную и височную доли у плода можно различить *in vivo* уже на 11-й неделе беременности [62]. Создана коллекция карт неокортекса человека, демонстрирующих топографию и размерные параметры лобной, теменной, островковой, затылочной и височной областей коры большого мозга у плода в возрасте от 18 до 42 недель внутриутробного развития [63]. Кроме того, составлены атласы развивающегося мозга человека, основанные на данных прижизненных МРТ-исследований, которые, однако, пока не позволяют детально изучать особенности цитоархитектоники коры большого мозга из-за низкого разрешения [64]. В отдельных иммуноцитохимических и гистологических исследованиях секционного материала коры большого мозга плодов человека проведена оценка послойного распределения различных микроструктурных элементов (нейронов, глиоцитов, внеклеточного матрикса, крупных пучков волокон в подкорковом белом веществе) и градиентов их созревания на протяжении всего внутриутробного развития [65].

Результаты изучения постнатальных изменений цитоархитектоники поля 37 в составе задней ассоциативной коры у детей первого года жизни представлены относительно небольшим числом работ, выполненных на ограниченном секционном материале и, как правило, на произвольных возрастных группах. Наиболее известными за рубежом остаются исследования J.L.R Conel [66], изучавшего единичные случаи развития коры большого мозга у новорождённых, а также у детей в возрасте 1, 3, 6, 15 и 24 месяца, а также 4 и 6 лет. J.L.R Conel установил, что толщина коры в области поля 37 по Бродману гетерохронно увеличивается вплоть до 6 лет, не достигая при этом уровня, характерного для взрослого человека. В первые месяцы жизни наиболее интенсивно растут

в толщину слой V и VI нижнего этажа коры, а после 4-х лет опережающими темпами нарастают слои III и IV [66]. Исследования И.Н. Боголеповой и Л.И. Малофеевой [67], проведённые на фронтальных срезах мозга новорождённого, детей 2, 7 и 12 лет, а также взрослого человека, показали, что интенсивное формирование citoархитектонических слоёв и активный рост и дифференцировка нейронов происходят преимущественно в первые два года жизни. При этом темпы развития ассоциативных зон височной коры отстают от соматосенсорной коры [68]. Количество синаптических связей между нейронами достигает пика примерно в возрасте двух лет, а затем сокращается практически вдвое [69]. Применение магнитно-резонансного сканирования коры большого мозга показало, что у детей на первом году жизни объём серого вещества увеличивается на 106%, а на втором году — только на 18%, при этом ТРО развивается значительно быстрее, чем первичные сенсорные зоны [70]. Однако нарастание толщины коры, её объёма и площади в области височно-теменного и височно-затылочного участков продолжается у детей старшего возраста и у подростков [71]. У взрослых женщин, превосходящих мужчин по вербальной креативности и семантическим аспектам речи, объём серого вещества в области ТРО больше по сравнению с мужчинами [72]; кроме того, существуют и другие межполовые различия на уровне макроструктурной организации ТРО левого полушария [73].

Основная схема дифференцировки нейронов в онтогенезе принадлежит S. Ramón y Cajal [74]. В соответствии с этой схемой созревание пирамидных нейронов начинается в слоях нижнего этажа коры с увеличения размеров и последовательного роста аксона, а затем апикального и базальных дендритов, их ответвлений и синаптических контактов; в последнюю очередь нарастают число аксонных коллатералей и степень их ветвления. Впоследствии идеи Ramón y Cajal полностью подтвердились в многочисленных исследованиях развития нейронов в пренатальном периоде и на разных этапах постнатального онтогенеза [75–77].

В Институте возрастной физиологии Российской академии образования в 1980–2020 годах проводились комплексные нейроморфологические, нейрофизиологические и нейропсихологические исследования корковых формаций мозга у детей, подростков и юношей. В исследованиях Л.К. Семеновой и соавт. [78] показано, что особенностью citoархитектоники ТРО является относительно позднее обособление входящих в неё подполей, продолжительные сроки клеточной дифференцировки и высокая степень упорядоченности микроструктуры. В комплексных гистофизиологических исследованиях возрастных изменений cito-, глио- и ангиоархитектоники ТРО установлено, что в подполях 37ас, 37а и 37d рост коры и её слоёв в толщину, а также увеличение размеров пирамидных нейронов в пирамидных пластинках происходят гетерохронно и гетеродинамически на протяжении всего детского периода [79].

До настоящего времени очень мало известно о вариантной микроанатомии ТРО, а также об индивидуальной специфике возрастных преобразований её нейроархитектоники, особенно в первые годы жизни, когда происходит быстрое когнитивное развитие. Требуется тщательное изучение клеточного разнообразия, специфичного для ТРО, что позволит лучше понять наиболее сложные функции мозга [80]. Большинство исследователей в качестве топографических ориентиров для идентификации зон коры при МРТ-картировании используют первичные борозды (например, боковую борозду) на поверхности полушария, после чего осуществляют «привязку» к citoархитектонической карте Бродмана, где нет чёткого выделения ТРО и её подполей [81]. Поэтому при описании зоны ТРО неокортекса особенно велика вероятность возникновения погрешностей в определении границ исследуемых областей и их микроструктурных особенностей.

## **ФИБРОАРХИТЕКТОНИКА, МИЕЛОАРХИТЕКТОНИКА И СИСТЕМА СВЯЗЕЙ**

Корковые зоны (поля и подполя) отличаются друг от друга не только citoархитектоникой, но и послойным распределением миелинизированных волокон — миелоархитектоникой. Неинвазивная идентификация областей коры с использованием современной методики T1w/T2w МРТ-картирования показала, что мультимодальные ассоциативные области относительно слабо миелинизованы [82], несмотря на то, что ТРО имеет сильно развитые проекционные эфферентные системы. Однако в такого рода исследованиях пока отсутствует достаточный контраст между серым и белым веществом, что снижает точность результатов [83]. Многие авторы обнаружили несоответствие между картами магнитно-резонансных изображений и гистологическими картами миелина и предупреждают о существенных ограничениях информативности МРТ-технологий при проведении таких исследований [84]. Поэтому при изучении структурной организации коры большого мозга всё ещё значительное внимание

уделяется исследованию фиброархитектоники (общего распределения внутрикорковых волокон и дендритных ветвлений корковых формаций), её региональной специфики и возрастных особенностей в норме и при патологиях [85, 86].

ТРО получает основную массу проекционных афферентных волокон от медиальной группы ядер таламуса и его подушки [87, 88]. Кроме того, ТРО имеет мощные комиссуральные межполушарные связи. Поражение или недоразвитие задних отделов и валика мозолистого тела влечёт за собой нарушения функций ТРО, включая тактильную и зрительную аномии, аграфии, алексии, нарушение зрительного восприятия, расстройства аутистического спектра [89, 90]. Для ТРО характерна сложная система ассоциативных длинных и коротких корково-корковых связей с нижнетеменной, предцентральной, префронтальной, височной и затылочной областями коры [91]. Обширная система связей обеспечивает интеграцию ТРО в полимодальную информационную коммуникативную сеть, лежащую в основе эффективного взаимодействия функционально специализированных нейросетей, вовлечённых в невербальную семантическую и визуально-пространственную обработку информации, идентификацию объектов, планирование, чтение, распознавание выражения лица, память и концептуализацию, эмоциональное и нейропсихологическое поведение [92]. В основе длинных ассоциативных связей всех подполей ТРО лежат нижний затылочно-лобный пучок (*fasciculus occipitofrontalis inferior*, IFOF), нижний продольный пучок (*fasciculus longitudinalis inferior*, ILF; рис. 5) и вертикальные затылочные пучки (*fasciculi occipitales verticales*, VOF), топография которых подробно описана в ряде работ по трактографии мозга [93, 94].

Есть также данные о том, что межкорковые волокна ТРО у человека участвуют в формировании верхнего продольного пучка (*fasciculus longitudinalis superior*, SLF) [96]. Благодаря SLF формируется система связей между височно-теменной зоной ТРО и нижним отделом префронтальной коры, специализированным для обнаружения значимых сенсорных стимулов, особенно при неожиданном их появлении. Эта вентральная лобно-теменная сеть направляет внимание на важные события. Наиболее значимая роль принадлежит вентральной ветви (SLF III), которая берёт начало в области височно-теменного соединения (подполя 40i и 37ac) и заканчивается в нижней лобной извилине, где расположены речедвигательные поля 44, 45 и поле 47, кодирующее индивидуальные особенности характера и привычек человека [97].

Особый интерес вызывает система связей ТРО в левом полушарии большого мозга. В левой доминантной височной доле «семантический вентральный поток» в основном образован нижним затылочно-лобным пучком, который соединяет заднюю височную зону ТРО с орбитофронтальной областью, что имеет большое значение для семантического анализа речи. Это подтверждается тем, что повреждение пучка при оперативном вмешательстве вызывает семантическую парафазию [98]. При поражении левого полушария могут также развиваться нарушения пространственного восприятия [99], что во многом связано с теменной и височной долями в области височно-теменной границы, где расположено подполе 37ac ТРО [100].

Парцелляция на основе МРТ-трактографии позволила получить новые данные о связях ТРО с другими зонами неокортекса [52]. Показано, что подполе 37ac (зона MT) через ILF связано с полями 18 и 19 затылочной области коры (зоны V2, V3, V4), с верхней височной извилиной в районе поля 22 (зона STSda) и с полем 20 на нижней поверхности височной доли (зона TF, *area temporalis fusiformis*). Подполе 37a (зона FFC) через ILF связано с полем 19 затылочной области и подполем 39р в нижнетеменной дольке на латеральной поверхности полушария (зона PGP). Кроме того, показано наличие прямой анатомической связи между FFC и гиппокампом [101]. Подполе 37d (зоны VMV1 и VMV2) через ILF, IFOF и VOF связано с полями 17, 18 и 19 зрительной коры (зоны V1–V4), а также с зоной V7 дорсального зрительного потока в области поля 7 теменной коры. Кроме того, подполе 37d тем же путём соединяется с полем 21 в области височного полюса (зона TGd). Поле 19 (зона LO3, *lateral occipital area 3*) посредством ILF связано: с полями 17, 18 и 19 затылочной коры (зоны V1–V4); с зоной V7 дорсального зрительного потока; с зоной V8 вентрального зрительного потока в районе веретенообразной извилины; с подполем 37ac (зона MST); полем 39 в нижней теменной дольке (зона TROJ3); с подполем 37d (зона VMV2) и полем 21 в области височного полюса (зона TGV). Существует также множество коротких дугообразных ассоциативных пучков, соединяющих подполя ТРО с полем 19 и соседними корковыми зонами, что позволяет задней ассоциативной коре встраиваться в различные функциональные мозговые нейросети. Например, благодаря системе длинных и коротких ассоциативных связей зону MT в подполе 37ac ТРО ряд исследователей рассматривают как важный управляющий центр в развитии зрительной системы и зрительно-моторной активности [102].

Изучению состава и распределения внутрикоровых волокон в неокортексе человека посвящено значительное число исследований. Согласно структурной модели связей коры большого мозга [103], также известной как «принцип архитектурного типа коры» [104], послойный характер связей между областями коры зависит от типа этих областей. В поверхностных слоях (I–III) ТРО, относящейся к гомотипическому (гранулярному) типу коры, преимущественно разветвляются ассоциативные волокна, исходящие из участков агранулярной гетеротипической коры лобной, теменной, височной и лимбической долей полушарий большого мозга. Ассоциативные волокна, идущие от гранулярных отделов коры, заканчиваются и разветвляются преимущественно в её поверхностных (II–III) и глубоких (V–VI) слоях [105].

Фиброархитектоника в каждом из подполей ТРО имеет ряд общих черт и специфичные для каждого участка коры особенности строения. Для всех корковых зон в составе ТРО характерен зурадиарный тип распределения волокон — пучки радиарных волокон доходят до подслоя III<sup>3</sup>, а местами — до III<sup>2</sup>. Благодаря разветвлённости афферентных пучков, приходящих в кору, образуются мощные волокнистые сплетения, особенно выраженные в глубокой части слоя V, где из них формируется внутренняя полоска Белларже, а также в слоях III и IV, в которых образуется наружная полоска Белларже. Для сравнения, в первичном поле 17 стриарной коры также отчётливо выражены обе полоски Белларже. Фиброархитектоника подполей ТРО на латеральной поверхности полушария по тонкости радиарных пучков волокон, а также по строению системы горизонтальных волокон приближается к нижней теменной области [106].

Катехоламинергические афферентные волокна, модулирующие в ТРО возбуждающие сигналы к пирамидным нейронам и участвующие в реализации высших когнитивных функций, образуют синаптические контакты на апикальных и базальных дендритах во всех цитоархитектонических слоях. При этом плотность расположения контактов выше в слоях V–VI нижнего этажа коры, чем в ассоциативном слое III. В слоях V–VI обнаружены также многочисленные разветвления аксонов тормозных непиримидных нейронов, регулирующих активность возбуждающих синапсов афферентных волокон. Эти нейроны контактируют с дендритами пирамидных клеток и экспрессируют тирозингидроксилазу, что указывает на их участие в модуляции катехоламинов [107, 108].

Важным компонентом микроструктуры ТРО являются разветвления таламо-корковых и корково-таламических волокон. Созревание таламо-кортикальной системы представляет особый интерес, поскольку подкорковые структуры и их взаимодействия с неокортексом продолжают развиваться в детстве и подростковом возрасте [109]. Разветвления таламо-кортикальных волокон в гомотипичной ТРО строго ограничено подслоем III<sup>3</sup> [110]. Корково-таламические волокна берут начало от нейронов слоя VI и в небольшом объёме от нейронов подслоя V<sup>2</sup>, дают небольшие ответвления в коре и проецируются на большинство ядер таламуса [111]. Наибольшее число внутрикоровых волокон в системе корково-таламо-корковых связей функционально интегрировано с ядрами подушки таламуса — одного из важнейших центров зрительно-пространственного внимания, имеющего помимо ТРО реципрокные связи с другими областями затылочной, височной, теменной и лобной коры [112, 113]. Корково-корковые ассоциативные волокна (длинные и короткие), а также каллозальные и проекционные волокна к полосатому телу берут начало, в основном, от нейронов III и V слоёв [114].

Формирование связей коры большого мозга и изменения в содержании миелина оказывают значительное влияние на её морфофункциональное развитие в пренатальном периоде и на ранних этапах постнатального онтогенеза. Основные тракты белого вещества, включая проекционные и комиссуральные пути, появляются в мозге плода между 13-й и 18-й неделями внутриутробного развития; таламокортикальные и ассоциативные пути развиваются позже — на сроке 24–32 недели развития [115]. Наиболее интенсивная миелинизация происходит в первые 5 лет жизни; она строго регулируется нервной активностью [116] и коррелирует с развитием когнитивных навыков [117]. Области с ранней миелинизацией, такие как моторная и зрительная кора, характеризуются высокими темпами миелинизации в период от рождения до 1 года, а затем они резко снижаются в возрасте 1–2 года. Для ассоциативных областей коры (включая ТРО), напротив, характерны более позднее начало миелинизации, её большая продолжительность и более низкие темпы. В ранних исследованиях сообщалось, что первичная моторная и сенсорная области коры демонстрируют устойчивую миелинизацию уже в начале первого десятилетия жизни, тогда как в ассоциативных областях выраженное окрашивание миелина выявляется только ко второму, а иногда и третьему десятиетию [118]. Особенно поздно миелинизируются ассоциативные пути, соединяющие ТРО на нижнемедиальной и медиальной поверхностях полушария большого мозга с передними отделами височной доли и префронтальной корой [119].

Количественные данные о развитии волокнистых структур височно-теменно-затылочной подобласти большого мозга человека в постнатальном онтогенезе в литературе представлены единичными работами. В исследованиях Т.А. Цехмистренко и соавт. [120] показано, что в подполях ТРО у новорождённых выявляются единичные вертикальные волокна, исходящие из слоя VI и достигающие слоёв IV и III. В поле 37ас только у детей первого месяца жизни отдельные вертикальные волокна доходят до III слоя. Формирование радиарных пучков волокон в подполе 37ас наиболее интенсивно происходит во втором полугодии первого года жизни. На уровне слоя V подполя 37ас толщина пучков наиболее интенсивно увеличивается к 5–6 и 10–11 годам (рис. 6).

Всего за период от 3 месяцев до 12 лет толщина пучков в поле 37ас увеличивается в 2,5 раза. Нарастание толщины пучков радиарных волокон, увеличение числа порядков ветвления дендритов, усложнение композиции и протяжённости дендритных пучков, а также формирование асимметричных базальных и боковых дендритных «букетов» пирамидных нейронов поля 37 продолжаются в возрастном промежутке от 7 до 12 лет, при этом темпы и интенсивность этих процессов различаются между подполями.

Изучение морфофункциональной организации ТРО позволило продемонстрировать функциональную специфику, отличающую разные подполя в составе поля 37. Возрастные изменения в подполях 37ас, 37а и 37d имеют различную степень взаимосвязи микроструктурных параметров в процессе развития, а также отличаются по срокам, темпам и интенсивности. Это служит дополнительным подтверждением существования отдельных подполей в составе поля 37 височно-теменно-затылочной подобласти неокортекса [121]. Однако несмотря на имеющиеся данные об анатомических и функциональных связях ТРО с другими корковыми формациями и структурами головного мозга, полученные в основном в рамках международного проекта Human Connectome Project (Коннектом человека) в течение последнего десятилетия, современные представления об особенностях фиброархитектоники различных подполей поля 37 все ещё носят ограниченный характер и нуждаются в дальнейшем развитии.

## **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Височно-теменно-затылочная подобласть — важная мультисенсорная и мультифункциональная зона коры большого мозга, участвующая в реализации высших психических процессов и регуляции наиболее сложных форм поведения человека. Интерес к изучению морфофункциональной организации ТРО и клинических аспектов, связанных с нарушением её функций, постоянно растёт.

При изучении структурно-функциональной организации неокортекса многие исследователи предпочитают пользоваться citoархитектонической картой Бродмана, где поле 37 в районе ТРО представлено однородным по структуре и в усечённых границах. Карта Бродмана (Brodmann areas) — самая известная и широко используемая карта, являющаяся основой для многих современных исследований мозга. Однако выбор карты зависит от конкретной задачи и необходимой степени детализации. Из проведённого обзора следует, что для изучения ТРО целесообразнее ориентироваться на отечественный «Атлас citoархитектоники коры большого мозга человека» (1955), в котором наиболее точно и полно отражены особенности структурно-функциональной организации поля 37 и задней ассоциативной коры в целом. Представленные в этом атласе сведения о височно-теменно-затылочной подобласти, включающей ряд подполей в составе поля 37, позволяют более точно определить морфофункциональные особенности различных локусов в составе этого поля и сформировать более глубокое понимание роли ТРО в реализации наиболее сложных когнитивных функций и системных процессов мультисенсорной аналитико-синтетической деятельности мозга человека.

Изучение citoархитектоники, функций и особенностей развития височно-теменно-затылочной коры большого мозга человека представляет собой важное направление нейронаук и заслуживает дальнейшего развития по нескольким причинам. Прежде всего, исследование морфофункциональной организации ТРО способствует развитию представлений о нейробиологических процессах, связанных с восприятием, познавательной деятельностью, памятью и поведением. Более глубокое понимание функций и структур на уровне клеток и нейросетей с участием ТРО должно привести к разработке новых подходов к лечению нейропсихиатрических и нейродегенеративных заболеваний, таких как шизофрения, депрессия, болезнь Альцгеймера и другие расстройства. Кроме того, изучение височно-теменно-затылочной коры может помочь разобраться в механизмах обработки информации в процессе сенсорного

восприятия, реализации краткосрочной, долговременной и рабочей памяти, а также когнитивной и речевой деятельности, что имеет важное значение для психологии и педагогики.

Поскольку височно-теменно-затылочная подобласть наряду с префронтальной корой играет ключевую роль в наиболее сложных когнитивных функциях, изучение её развития и структурных особенностей в различных возрастных группах, а также у представителей разных культур может дать ответы на вопросы об эволюционных изменениях в человеческом мозге.

Развитие технологий, таких как функциональная МРТ и методы оптоволоконной стимуляции, открывает новые перспективы для междисциплинарных исследований и позволяет изучать структуру корковых формаций мозга, включая ТРО, с учётом социальных, культурных и индивидуальных факторов.

Таким образом, дальнейшее изучение височно-теменно-затылочной подобласти коры будет способствовать расширению знаний о человеческом мозге, разработке новых методов лечения и улучшению качества жизни, что делает комплексное исследование этого региона неокортекса актуальным и перспективным.

## ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

**Вклад авторов.** Т.А. Цехмистренко — проведение исследования, написание черновика рукописи, пересмотр и редактирование рукописи; С. Омар — проведение исследования, написание черновика рукописи; Д.К. Обухов — пересмотр и редактирование рукописи; В.И. Козлов — пересмотр и редактирование рукописи; Т.А. Кокорева — проведение исследования. Все авторы одобрили рукопись (версию для публикации), а также согласились нести ответственность за все аспекты настоящей работы, гарантируя надлежащее рассмотрение и решение вопросов, связанных с точностью и добросовестностью любой её части.

**Источники финансирования.** Работа выполнена в рамках Программы стратегического академического лидерства РУДН «Приоритет-2030» Министерства науки и высшего образования РФ; тема № 030209-0-000.

**Раскрытие интересов.** Авторы заявляют об отсутствии отношений, деятельности и интересов за последние три года, связанных с третьими лицами (коммерческими и некоммерческими организациями), интересы которых могут быть затронуты содержанием статьи.

**Оригинальность.** При создании настоящего обзора использованы фрагменты диссертации на соискание учёной степени кандидата медицинских наук одного из соавторов (С. Омар. Структурные преобразования задней ассоциативной коры большого мозга человека в постнатальном онтогенезе [диссертация]. Москва; 2025. Режим доступа: [https://www.rudn.ru/storage/media/science\\_dissertation/39bd5b85-d095-44de-a534-cdcf85859ccd/6D2stYAB2qYKv0PMnwqhZspWhrt14prdrBA1Hd82.pdf](https://www.rudn.ru/storage/media/science_dissertation/39bd5b85-d095-44de-a534-cdcf85859ccd/6D2stYAB2qYKv0PMnwqhZspWhrt14prdrBA1Hd82.pdf) Дата обращения: 10.02.2026).

**Доступ к данным.** Редакционная политика в отношении совместного использования данных к настоящей работе не применима, новые данные не собирали и не создавали.

**Генеративный искусственный интеллект.** При создании настоящей статьи технологии генеративного искусственного интеллекта не использовали.

**Рассмотрение и рецензирование.** Настоящая работа подана в журнал в инициативном порядке и рассмотрена по обычной процедуре. В рецензировании участвовали два внешних рецензента, член редакционной коллегии и научный редактор издания.

## ADDITIONAL INFORMATION

**Author contributions:** T.A. Tsekhmistrenko — literature review, data analysis and systematization, writing and editing the article; S.Omar — collection and analysis of literary sources, writing the article, formatting, preparing the article for publication; D.K. Obukhov — editing and reviewing the article; V.I. Kozlov — revision and editing of the manuscript; T.A. Kokoreva — collection of literary sources, preparing for publication. All the authors approved the version of the manuscript to be published and agreed to be accountable for all aspects of the work, ensuring that questions related to the accuracy or integrity of any part of the work are appropriately investigated and resolved.

**Funding sources:** The study was performed under the Strategic Academic Leadership Program in RUDN University «Priority-2030» of the Ministry of Education and Science; theme № 030209-0-000.

**Disclosure of interests:** The authors have no relationships, activities, or interests for the last three years related to for-profit or not-for-profit third parties whose interests may be affected by the content of the article.

**Statement of originality:** The article presents, among other things, the materials of the dissertation of the co-author of the article S. Omar "Structural transformations of the posterior associative cortex of the human brain in postnatal ontogenesis" [https://www.rudn.ru/storage/media/science\\_dissertation/39bd5b85-d095-44de-a534-cdcf85859ccd/6D2stYAB2qYKv0PMnwqhZspWhrt14prdrBA1Hd82.pdf](https://www.rudn.ru/storage/media/science_dissertation/39bd5b85-d095-44de-a534-cdcf85859ccd/6D2stYAB2qYKv0PMnwqhZspWhrt14prdrBA1Hd82.pdf)

**Data availability statement:** The editorial policy regarding data sharing is not applicable to this work, as no new data was collected or generated.

**Generative AI use statement:** No generative artificial intelligence technologies were used in the creation of this article.

**Provenance and peer-review:** This work was submitted to the journal on an unsolicited basis and reviewed through the standard procedure. The review process involved two external peer reviewers, a member of the editorial board, and the journal's scientific editor.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ | REFERENCES

1. Chang EF, Raygor KP, Berger MS. Contemporary model of language organization: an overview for neurosurgeons. *J Neurosurg*. 2015;122(2):250–261. doi: 10.3171/2014.10.JNS132647
2. Proshchina AE, Kharlamova AS, Krivova YuS, Saveliev SV. Modern trends in brain mapping and atlasing. *Clinical and Experimental Morphology*. 2023;12(1):15–23. EDN: VUJWVS
3. Luriya AR. *The human brain and psychological processes*. Moscow: Pedagogika; 1970. (In Russ.)
4. Mikadze YV, Akhutina TV, Ardila A. A.R. Luria's approach to neuropsychological assessment and rehabilitation. *Archives of Clinical Neuropsychology*. 2019;34(6):795–802. doi: 10.1093/arclin/acy095 EDN: UNKMXD
5. Garey LJ, editor. *Brodman's localisation in the cerebral cortex*. London: Imperial College Press; 1999. ISBN: 1-86094-176-1
6. Triarhou LC. A proposed number system for the 107 cortical areas of Economo and Koskinas, and Brodmann area correlations. *Stereotact Funct Neurosurg*. 2007;85(5):204–215. doi: 10.1159/000103259
7. Sarkisov SA, Filimonov IN, Kononova EP, et al., editors. *Atlas of the cytoarchitectonics of the human cerebral cortex*. Moscow: Medgiz; 1955. (In Russ.)
8. Kobayashi Y. Neuroanatomy of the parietal association areas. *Brain Nerve*. 2016;68(11):1301–1312. (In Jap.) doi: 10.11477/mf.1416200594
9. Shinoura N, Onodera T, Kurokawa K, et al. Damage to the upper portion of area 19 and the deep white matter in the left inferior parietal lobe, including the superior longitudinal fasciculus, results in alexia with agraphia. *Eur Neurol*. 2010;64(4):224–229. doi: 10.1159/000318175
10. Blinkov SM. Temporal lobe. In: Sarkisov SA, Filimonov IN, Kononova EP, et al., editors. *Atlas of the cytoarchitectonics of the human cerebral cortex*. Moscow: Medgiz; 1955. P:168–211. (In Russ.)
11. Ardila A, Bernal B, Rosselli M. Language and visual perception associations: meta-analytic connectivity modeling of Brodmann area 37. *Behav Neurol*. 2015;2015:565871. doi: 10.1155/2015/565871 EDN: VGSNLP
12. Weiner KS, Zilles K. The anatomical and functional specialization of the fusiform gyrus. *Neuropsychologia*. 2016;83:48–62. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2015.06.033
13. Rolls ET, Deco G, Huang CC, Feng J. The human language effective connectome. *NeuroImage*. 2022;258:119352. doi: 10.1016/j.neuroimage.2022.119352.
14. Deco G, Cruzat J, Cabral J, et al. Awakening: Predicting external stimulation to force transitions between different brain states. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2019;116(36):18088–18097. doi: 10.1073/pnas.1905534116
15. Elam JS, Glasser MF, Harms MP, et al. The Human Connectome Project: A retrospective. *Neuroimage*. 2021;244:118543. doi: 10.1016/j.neuroimage.2021.118543 EDN: IARZOB
16. Davey J, Cornelissen PL, Thompson HE, et al. Automatic and controlled semantic retrieval: TMS reveals distinct contributions of posterior middle temporal gyrus and angular gyrus. *J Neurosci*. 2015;35(46):15230–15239. doi: 10.1523/JNEUROSCI.4705-14.2015
17. Pollen DA. On the emergence of primary visual perception. *Cereb Cortex*. 2011;21(9):1941–1953. doi: 10.1093/cercor/bhq285
18. Campbell DW, Wallace MG, Modirrousta M, et al. The neural basis of humour comprehension and humour appreciation: The roles of the temporoparietal junction and superior frontal gyrus. *Neuropsychologia*. 2015;79(Pt A):10–20. doi: 10.1016/j.neuropsychologia.2015.10.013
19. Baker CM, Burks JD, Briggs RG, et al. A connectomic atlas of the human cerebrum-Chapter 6: The temporal lobe. *Oper Neurosurg*. 2018;15(suppl\_1):S245–S294. doi: 10.1093/ons/opy260
20. Hein G, Knight RT. Superior temporal sulcus--It's my area: or is it? *J Cogn Neurosci*. 2008;20(12):2125–2136. doi: 10.1162/jocn.2008.20148 EDN: MMPHKN
21. Ilg UJ. The role of areas MT and MST in coding of visual motion underlying the execution of smooth pursuit. *Vision Res*. 2008;48(20):2062–2069. doi: 10.1016/j.visres.2008.04.015
22. Wild B, Treue S. Primate extrastriate cortical area MST: a gateway between sensation and cognition. *J Neurophysiol*.

- 2021;125(5):1851–1882. doi: 10.1152/jn.00384.2020 EDN: WINTMK
23. Jiang F, Beauchamp MS, Fine I. Re-examining overlap between tactile and visual motion responses within hMT+ and STS. *Neuroimage*. 2015;119:187–196. doi: 10.1016/j.neuroimage.2015.06.056
  24. Sulpizio V, Strappini F, Fattori P, et al. The human middle temporal cortex responds to both active leg movements and egomotion-compatible visual motion. *Brain Struct Funct*. 2022;227(8):2573–2592. doi: 10.1007/s00429-022-02549-z EDN: BQGLWG
  25. Rieckenský I. Extrastriate area V5 (MT) and its role in the processing of visual motion. *Cesk Fysiol*. 2004;53(1):17–22.
  26. Grill-Spector K, Malach R. The human visual cortex. *Annu Rev Neurosci*. 2004;27:649–677. doi: 10.1146/annurev.neuro.27.070203.144220
  27. Torres-Morales C, Cansino S. Brain representations of space and time in episodic memory: A systematic review and meta-analysis. *Cogn Affect Behav Neurosci*. 2024;24(1):1–18. doi: 10.3758/s13415-023-01140-1 EDN: ATAODP
  28. Hadjikhani N, Liu AK, Dale AM, et al. Retinotopy and color sensitivity in human visual cortical area V8. *Nat Neurosci*. 1998;1(3):235–241. doi: 10.1038/681
  29. Lafer-Sousa R, Conway BR, Kanwisher NG. Color-biased regions of the ventral visual pathway lie between face- and place-selective regions in humans, as in macaques. *J Neurosci*. 2016;36(5):1682–1697. doi: 10.1523/JNEUROSCI.3164-15.2016
  30. Bernstein M, Erez Y, Blank I, Yovel G. An integrated neural framework for dynamic and static face processing. *Sci Rep*. 2018;8(1):7036. doi: 10.1038/s41598-018-25405-9
  31. Sebastian R, Gomez Y, Leigh R, et al. The roles of occipitotemporal cortex in reading, spelling, and naming. *Cogn Neuropsychol*. 2014;31(5–6):511–528. doi: 10.1080/02643294.2014.884060
  32. Kassuba T, Klinge C, Hölig C, et al. The left fusiform gyrus hosts trisensory representations of manipulable objects. *Neuroimage*. 2011;56(3):1566–1577. doi: 10.1016/j.neuroimage.2011.02.032
  33. Wandell BA, Brewer AA, Dougherty RF. Visual field map clusters in human cortex. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 2005;360(1456):693–707. doi: 10.1098/rstb.2005.1628
  34. Wu Y, Sun D, Wang Y, et al. Segmentation of the cingulum bundle in the human brain: A new perspective based on DSI tractography and fiber dissection study. *Front Neuroanat*. 2016;10:84. doi: 10.3389/fnana.2016.00084
  35. Aminoff EM, Kveraga K, Bar M. The role of the parahippocampal cortex in cognition. *Trends Cogn Sci*. 2013;17(8):379–390. doi: 10.1016/j.tics.2013.06.009
  36. Li M, Lu S, Zhong N. The parahippocampal cortex mediates contextual associative memory: Evidence from an fMRI study. *Biomed Res Int*. 2016;2016:9860604. doi: 10.1155/2016/9860604
  37. Kurzawski JW, Qiu BS, Majaj NJ, et al. Human V4 size predicts crowding distance. Preprint. *bioRxiv*. 2025;2024.04.03.587977. doi: 10.1101/2024.04.03.587977
  38. Kamiński J, Sullivan S, Chung JM, et al. Persistently active neurons in human medial frontal and medial temporal lobe support working memory. *Nat Neurosci*. 2017;20(4):590–601. doi: 10.1038/nn.4509
  39. Chang EF, Raygor KP, Berger MS. Contemporary model of language organization: an overview for neurosurgeons. *J Neurosurg*. 2015;122(2):250–261. doi: 10.3171/2014.10.JNS132647
  40. Duffau H. The error of Broca: From the traditional localizationist concept to a connectomal anatomy of human brain. *J Chem Neuroanat*. 2018;89:73–81. doi: 10.1016/j.jchemneu.2017.04.003
  41. Bartolomeo P. Visual agnosia and imagery after Lissauer. *Brain*. 2021;144(9):2557–2559. doi: 10.1093/brain/awab159 EDN: UGKTKR
  42. Slevc LR, Shell AR. Auditory agnosia. *Handb Clin Neurol*. 2015;129:573–587. doi: 10.1016/B978-0-444-62630-1.00032-9
  43. Kiyamaz T, Khan Suheb MZ, Lui F, De Jesus O. *Primary progressive aphasia*. In: StatPearls [Internet]. Treasure Island (FL): StatPearls Publishing; 2025 [cited 2026 Feb 12]. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK563145/>
  44. Vygotsky LS. *The psychology of human development*. Moscow: Izd-vo Smysl, Izd-vo Eksmo; 2005. (In Russ.) ISBN: 5-699-13728-9
  45. Conway BR. The organization and operation of inferior temporal cortex. *Annu Rev Vis Sci*. 2018;4:381–402. doi: 10.1146/annurev-vision-091517-034202 EDN: YKPWHJ
  46. Hodgson VJ, Lambon Ralph MA, Jackson RL. The cross-domain functional organization of posterior lateral temporal cortex: insights from ALE meta-analyses of 7 cognitive domains spanning 12,000 participants. *Cereb Cortex*. 2023;33(8):4990–5006. doi: 10.1093/cercor/bhac394 EDN: CMOSYB
  47. Landsiedel J, Daughters K, Downing PE, Koldewyn K. The role of motion in the neural representation of social interactions in the posterior temporal cortex. *Neuroimage*. 2022;262:119533. doi: 10.1016/j.neuroimage.2022.119533 EDN: WNJMQX
  48. Whitlock JR. Posterior parietal cortex. *Curr Biol*. 2017;27(14):R691–R695. doi: 10.1016/j.cub.2017.06.007
  49. Vogt C, Vogt O. Allgemeinere Ergebnisse unserer Hirnforschung. *Journal für Psychologie und Neurologie*. 1919;25(1).
  50. Triarhou LC. The cytoarchitectonic map of Constantin von Economo and Georg N Koskinas. In: Geyer S, Turner R, editors. *Microstructural parcellation of the human cerebral cortex*. Berlin, Heidelberg: Springer; 2013. P:33–53.

- doi: 10.1007/978-3-642-37824-9\_2
51. Hansen JY, Markello RD, Vogel JW, et al. Mapping gene transcription and neurocognition across human neocortex. *Nat Hum Behav.* 2021;5(9):1240–1250. doi: 10.1038/s41562-021-01082-z EDN: [CGZUSH](#)
  52. Fan L, Li H, Zhuo J, et al. The human Brainnetome atlas: A new brain atlas based on connectional architecture. *Cereb Cortex.* 2016;26(8):3508–3526. doi: 10.1093/cercor/bhw157
  53. Glasser MF, Smith SM, Marcus DS, et al. The Human Connectome Project's neuroimaging approach. *Nat Neurosci.* 2016;19(9):1175–1187. doi: 10.1038/nn.4361
  54. Amunts K, Lepage C, Borgeat L, et al. BigBrain: an ultrahigh-resolution 3D human brain model. *Science.* 2013;340(6139):1472–1475. doi: 10.1126/science.1235381
  55. Paquola C, Royer J, Lewis LB, et al. The BigBrainWarp toolbox for integration of BigBrain 3D histology with multimodal neuroimaging. *Elife.* 2021;10:e70119. doi: 10.7554/eLife.70119 EDN: [AZPINL](#)
  56. Nieuwenhuys R, Broere CAJ. A new 3D myeloarchitectonic map of the human neocortex based on data from the Vogt-Vogt school. *Brain Struct Funct.* 2023;228(6):1549–1559. doi: 10.1007/s00429-023-02671-6 EDN: [XHEDIZ](#)
  57. Hansen JY, Shafiei G, Markello RD, et al. Mapping neurotransmitter systems to the structural and functional organization of the human neocortex. *Nat Neurosci.* 2022;25(11):1569–1581. doi: 10.1038/s41593-022-01186-3 EDN: [RQFJUL](#)
  58. Blinkov SM. Temporal lobe. In: *Multivolume handbook of neurology*. Moscow: Meditsina; 1960. (In Russ.)
  59. Bogolepova IN. Institute of the Human Brain is an important milestone in the history of neurosciences in Russia (the 90th anniversary of the Institute). *S.S. Korsakov Journal of Neurology and Psychiatry.* 2019;119(6):81–85. doi: 10.17116/jnevro201911906181 EDN: UXDHMD
  60. Polyakov GI. *Early and mid-ontogeny of the human cerebral cortex*. Moscow: Gos. in-t mozga; 1937. (In Russ.)
  61. Godovalova OS, Saveliev SV. Neuronal migration under sulci and gyri of the neocortex in the human fetuses. *Clinical and Experimental Morphology.* 2013;1(5):30–33. EDN: PXWMTN
  62. Hansen PE, Ballesteros MC, Soila K, et al. MR imaging of the developing human brain. Part 1. Prenatal development. *Radiographics.* 1993;13(1):21–36. doi: 10.1148/radiographics.13.1.8426929
  63. Jouandet ML, Deck MD. Prenatal growth of the human cerebral cortex: brainprint analysis. *Radiology.* 1993;188(3):765–774. doi: 10.1148/radiology.188.3.8351345
  64. Oishi K, Chang L, Huang H. Baby brain atlases. *Neuroimage.* 2019;185:865–880. doi: 10.1016/j.neuroimage.2018.04.003
  65. Kostović I, Išasegi IŽ, Krsnik Ž. Sublaminar organization of the human subplate: developmental changes in the distribution of neurons, glia, growing axons and extracellular matrix. *J Anat.* 2019;235(3):481–506. doi: 10.1111/joa.12920 EDN: NXWCWT
  66. Conel JL. *The postnatal development of the human cerebral cortex. Volume VIII, The cortex of the six-year child*. Cambridge, Mass: Harvard University Press; 1967. P:1–8.
  67. Bogolepova IN, Malofeeva LI. Postnatal ontogenesis of the human brain. *The Complex Systems.* 2018;(2(27)):4–13. (In Russ.) EDN: XSCUNF
  68. Lemaître H, Augé P, Saitovitch A, et al. Rest functional brain maturation during the first year of life. *Cereb Cortex.* 2021;31(3):1776–1785. doi: 10.1093/cercor/bhaa325 EDN: JONCIG
  69. Olney JW, Wozniak DF, Jevtovic-Todorovic V, et al. Drug-induced apoptotic neurodegeneration in the developing brain. *Brain Pathol.* 2002;12(4):488–498. doi: 10.1111/j.1750-3639.2002.tb00467.x
  70. Gilmore JH, Shi F, Woolson SL, et al. Longitudinal development of cortical and subcortical gray matter from birth to 2 years. *Cereb Cortex.* 2012;22(11):2478–2485. doi: 10.1093/cercor/bhr327
  71. Vijayakumar N, Allen NB, Youssef G, et al. Brain development during adolescence: A mixed-longitudinal investigation of cortical thickness, surface area, and volume. *Hum Brain Mapp.* 2016;37(6):2027–2038. doi: 10.1002/hbm.23154
  72. Shi B, Xu L, Chen Q, Qiu J. Sex differences in the association between gray matter volume and verbal creativity. *Neuroreport.* 2017;28(11):666–670. doi: 10.1097/WNR.0000000000000820 EDN: YFCUJS
  73. Luders E, Narr KL, Bilder RM, et al. Mapping the relationship between cortical convolution and intelligence: effects of gender. *Cereb Cortex.* 2008;18(9):2019–2026. doi: 10.1093/cercor/bhm227
  74. Ramón y Cajal S. *Texture of the nervous system of man and the vertebrates*. Pasik P, Pasik T, editors. Wien: Springer; 2002.
  75. Bogolepova IN, Malofeeva LI. *Male brain, female brain*. Moscow: FGBNU «NCN» RAMN; 2014. (In Russ.) ISBN: 978-5-9905509-3-3
  76. Marín-Padilla M. Desarrollo de la neocorteza cerebral humana [The development of human cerebral cortex]. *Rev Neurol.* 1995;23(suppl 3):S261–S268. (In Span.)
  77. Bystron I, Blakemore C, Rakic P. Development of the human cerebral cortex: Boulder Committee revisited. *Nat Rev Neurosci.* 2008;9(2):110–122. doi: 10.1038/nrn2252 EDN: LLBOIT
  78. Semenova LK, Vasilyeva VA, Tsekhmistrenko TA. Structural transformations of the cerebral cortex in postnatal ontogenesis. In: Farber D, Njikiktjen C, editors. *Pediatric Behavioural Neurology. Vol. 4. Developing Brain and Cognition*. Amsterdam: Suyi Publications; 1993. ISBN: 9072008057
  79. Tsekhmistrenko TA, Obukhov DK, Omar S. Age-related changes in the microstructural organization of the human

- posterior associative cortex from birth to age 12 years. *Morphology*. 2023;161(1):5–17. doi: 10.17816/morph.562844 EDN: OJAPKY
80. Fernández-Moya SM, Ganesh AJ, Plass M. Neural cell diversity in the light of single-cell transcriptomics. *Transcription*. 2023;14(3–5):158–176. doi: 10.1080/21541264.2023.2295044 EDN: IVWICG
81. Norbom LB, Ferschmann L, Parker N, et al. New insights into the dynamic development of the cerebral cortex in childhood and adolescence: Integrating macro- and microstructural MRI findings. *Prog Neurobiol*. 2021;204:102109. doi: 10.1016/j.pneurobio.2021.102109 EDN: QGVURV
82. Glasser MF, Van Essen DC. Mapping human cortical areas in vivo based on myelin content as revealed by T1- and T2-weighted MRI. *J Neurosci*. 2011;31(32):11597–11616. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2180-11.2011
83. Deoni SC, Dean DC 3rd, Remer J, et al. Cortical maturation and myelination in healthy toddlers and young children. *Neuroimage*. 2015;115:147–161. doi: 10.1016/j.neuroimage.2015.04.058
84. Sandrone S, Aiello M, Cavaliere C, et al. Mapping myelin in white matter with T1-weighted/T2-weighted maps: discrepancy with histology and other myelin MRI measures. *Brain Struct Funct*. 2023;228(2):525–535. doi: 10.1007/s00429-022-02600-z EDN: BBIKJQ
85. Tsekhmistrenko TA, Chernykh NA, Shekhovtsev IK. Structural transformations of cyto- and fibroarchitectonics of the human frontal cerebral cortex from a birth to 20 years. *Fiziologiya Cheloveka*. 2010;36(1):32–40 EDN: KZLXOV
86. Mai JK, Majtanik M. Myeloarchitectonic maps of the human cerebral cortex registered to surface and sections of a standard atlas brain. *Transl Neurosci*. 2023;14(1):20220325. doi: 10.1515/tnsci-2022-0325 EDN: HDPMPV
87. Elvsåshagen T, Shadrin A, Frei O, et al. The genetic architecture of the human thalamus and its overlap with ten common brain disorders. *Nat Commun*. 2021;12(1):2909. doi: 10.1038/s41467-021-23175-z EDN: FJLTJJ
88. Giraldo-Chica M, Woodward ND. Review of thalamocortical resting-state fMRI studies in schizophrenia. *Schizophr Res*. 2017;180:58–63. doi: 10.1016/j.schres.2016.08.005
89. Weber CF, Kebets V, Benkarim O, et al. Contracted functional connectivity profiles in autism. *Mol Autism*. 2024;15(1):38. doi: 10.1186/s13229-024-00616-2 EDN: STEMJA
90. Nikolenko VN, Rizaeva NA, Oganesyanyan MV, et al. Brain commissures and related pathologies. *Neurology, Neuropsychiatry, Psychosomatics*. 2022;14(6):73–79. doi: [10.14412/2074-2711-2022-6-73-79](https://doi.org/10.14412/2074-2711-2022-6-73-79) EDN: ANVVCP
91. Baker CM, Burks JD, Briggs RG, et al. A connectomic atlas of the human cerebrum-Chapter 9: The occipital lobe. *Oper Neurosurg*. 2018;15(suppl\_1):S372–S406. doi: 10.1093/ons/opy263
92. DE Benedictis A, Marras CE, Petit L, Sarubbo S. The inferior fronto-occipital fascicle: a century of controversies from anatomy theaters to operative neurosurgery. *J Neurosurg Sci*. 2021;65(6):605–615. doi: 10.23736/S0390-5616.21.05360-1 EDN: CYZRJL
93. Briggs RG, Conner AK, Sali G, et al. A connectomic atlas of the human cerebrum-Chapter 16: Tractographic description of the vertical occipital fasciculus. *Oper Neurosurg*. 2018;15(suppl\_1):S456–S461. doi: 10.1093/ons/opy270
94. Sali G, Briggs RG, Conner AK, et al. A connectomic atlas of the human cerebrum-Chapter 11: Tractographic description of the inferior longitudinal fasciculus. *Oper Neurosurg*. 2018;15(suppl\_1):S423–S428. doi: 10.1093/ons/opy265
95. Lunven M, Bartolomeo P. Attention and spatial cognition: Neural and anatomical substrates of visual neglect. *Ann Phys Rehabil Med*. 2017;60(3):124–129. doi: 10.1016/j.rehab.2016.01.004
96. Dzgayeva SB. *White matter pathways of the human brain (during ontogenesis)*. Moscow; Meditsina; 1975. (In Russ.)
97. Thiebaut de Schotten M, Dell'Acqua F, Forkel SJ, et al. A lateralized brain network for visuospatial attention. *Nat Neurosci*. 2011;14(10):1245–1246. doi: 10.1038/nn.2905
98. Mandonnet E, Nouet A, Gatignol P, et al. Does the left inferior longitudinal fasciculus play a role in language? A brain stimulation study. *Brain*. 2007;130(Pt 3):623–629. doi: 10.1093/brain/awl361 EDN: IMBCPL
99. Beis JM, Keller C, Morin N, et al. Right spatial neglect after left hemisphere stroke: qualitative and quantitative study. *Neurology*. 2004;63(9):1600–1605. doi: 10.1212/01.wnl.0000142967.60579.32
100. Karnath HO, Ferber S, Himmelbach M. Spatial awareness is a function of the temporal not the posterior parietal lobe. *Nature*. 2001;411(6840):950–953. doi: 10.1038/35082075
101. Dalton MA, D'Souza A, Lv J, Calamante F. New insights into anatomical connectivity along the anterior-posterior axis of the human hippocampus using in vivo quantitative fibre tracking. *Elife*. 2022;11:e76143. doi: 10.7554/eLife.76143 EDN: HGF MJ A
102. Kwan WC, Chang CK, Yu HH, et al. Visual Cortical Area MT Is Required for Development of the Dorsal Stream and Associated Visuomotor Behaviors. *J Neurosci*. 2021;41(39):8197–8209. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0824-21.2021 EDN: BTHZCT
103. García-Cabezas MÁ, Zikopoulos B, Barbas H. The Structural Model: a theory linking connections, plasticity, pathology, development and evolution of the cerebral cortex. *Brain Struct Funct*. 2019;224(3):985–1008. doi: 10.1007/s00429-019-01841-9 EDN: TVICGN
104. Hilgetag CC, Beul SF, van Albada SJ, Goulas A. An architectonic type principle integrates macroscopic cortico-cortical connections with intrinsic cortical circuits of the primate brain. *Netw Neurosci*. 2019;3(4):905–923. doi: 10.1162/netn\_a\_00100
105. García-Cabezas MÁ, Hacker JL, Zikopoulos B. A protocol for cortical type analysis of the human neocortex applied on

- histological samples, the atlas of von Economo and Koskinas, and magnetic resonance imaging. *Front Neuroanat.* 2020;14:576015. doi: 10.3389/fnana.2020.576015 EDN: [AMBFGT](#)
106. Sarkisov SA. *Structural basis of brain functioning*. Moscow: Meditsina; 1980. (In Russ.)
  107. Benavides-Piccione R, Arellano JI, DeFelipe J. Catecholaminergic innervation of pyramidal neurons in the human temporal cortex. *Cereb Cortex.* 2005;15(10):1584–1591. doi: 10.1093/cercor/bhi036 EDN: INDTWJ
  108. Benavides-Piccione R, DeFelipe J. Different populations of tyrosine-hydroxylase-immunoreactive neurons defined by differential expression of nitric oxide synthase in the human temporal cortex. *Cereb Cortex.* 2003;13(3):297–307. doi: 10.1093/cercor/13.3.297 EDN: YKMUEA
  109. Alcauter S, Lin W, Smith JK, et al. Development of thalamocortical connectivity during infancy and its cognitive correlations. *J Neurosci.* 2014;34(27):9067–9075. doi: 10.1523/JNEUROSCI.0796-14.2014
  110. Jones EG, Burton H. Areal differences in the laminar distribution of thalamic afferents in cortical fields of the insular, parietal and temporal regions of primates. *J Comp Neurol.* 1976;168(2):197–247. doi: 10.1002/cne.901680203
  111. Steiner L, Federspiel A, Slavova N, et al. Functional topography of the thalamo-cortical system during development and its relation to cognition. *Neuroimage.* 2020;223:117361. doi: 10.1016/j.neuroimage.2020.117361 EDN: OPFRMC
  112. Halassa MM, Kastner S. Thalamic functions in distributed cognitive control. *Nat Neurosci.* 2017;20(12):1669–1679. doi: 10.1038/s41593-017-0020-1
  113. Maldonado IL, Descoteaux M, Rheault F, et al. Multimodal study of multilevel pulvino-temporal connections: a new piece in the puzzle of lexical retrieval networks. *Brain.* 2024;147(6):2245–2257. doi: 10.1093/brain/awae021 EDN: VHDVIW
  114. Shepherd GMG, Yamawaki N. Untangling the cortico-thalamo-cortical loop: cellular pieces of a knotty circuit puzzle. *Nat Rev Neurosci.* 2021;22(7):389–406. doi: 10.1038/s41583-021-00459-3 EDN: MUGCGW
  115. Vasung L, Raguz M, Kostovic I, Takahashi E. Spatiotemporal relationship of brain pathways during human fetal development using high-angular resolution diffusion MR imaging and histology. *Front Neurosci.* 2017;11:348. doi: 10.3389/fnins.2017.00348
  116. Ishibashi T, Dakin KA, Stevens B, et al. Astrocytes promote myelination in response to electrical impulses. *Neuron.* 2006;49(6):823–832. doi: 10.1016/j.neuron.2006.02.006
  117. Fornari E, Knyazeva MG, Meuli R, Maeder P. Myelination shapes functional activity in the developing brain. *Neuroimage.* 2007;38(3):511–518. doi: 10.1016/j.neuroimage.2007.07.010
  118. Yakovlev PL, Lecours AR. The myelogenetic cycles of regional maturation of the brain. In: Minkowski A, editor. *Resional development of the brain in early life*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1967.
  119. Sydnor VJ, Larsen B, Bassett DS, et al. Neurodevelopment of the association cortices: Patterns, mechanisms, and implications for psychopathology. *Neuron.* 2021;109(18):2820–2846. doi: 10.1016/j.neuron.2021.06.016 EDN: CJLLIC
  120. Tsekhmistrenko TA, Vasilyeva VA, Obukhov DK, Shumeiko NS. *Structure and development of the cerebral cortex*. Moscow: Sputnik +; 2019. (In Russ.) ISBN: 978-5-9973-5079-6
  121. Tsekhmistrenko TA, Omar SA, Obukhov DK, et al. The structural changes of the layer V of posterior associative cortex in the human brain postnatal ontogenesis. *Morphological Newsletter.* 2023;31(4):7–17. doi: [10.20340/mv-mn.2023.31\(4\).824](https://doi.org/10.20340/mv-mn.2023.31(4).824) EDN: ICGMUP

## ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРАХ

### AUTHORS' INFO

|   |   |
|---|---|
| *Автор, ответственный за переписку  |   |
| * <b>Цехмистренко Татьяна Александровна</b> , д-р биол. наук, профессор;<br>адрес: Россия, 117198, Москва, ул. Миклухо-Маклая, д. 6;<br>ORCID: 0000-0003-2130-9405;<br>eLibrary SPIN: 5771-0558;<br>e-mail: tsekhmistrenko_ta@pfur.ru | * <b>Tatiana A. Tsekhmistrenko</b> , Dr. Sci. (Biology), Professor;<br>address: 6 Miklukho-Maklaya st, Moscow, Russia, 117198;<br>ORCID: 0000-0003-2130-9405;<br>eLibrary SPIN: 5771-0558;<br>e-mail: tsekhmistrenko_ta@pfur.ru |
| Соавторы:   |   |
| <b>Омар Сами</b> , канд. мед. наук;<br>ORCID: 0000-0001-9930-9726<br>eLibrary SPIN: 4492-2116;<br>e-mail: sami_omar@mail.ru   | <b>Sami Omar</b> , MD, Cand. Sci. (Medicine);<br>ORCID: 0000-0001-9930-9726<br>eLibrary SPIN: 4492-2116;<br>e-mail: sami_omar@mail.ru   |
| <b>Обухов Дмитрий Константинович</b> , д-р биол. наук, профессор;<br>ORCID: 0000-0001-7233-0752;<br>eLibrary SPIN: 2676-9890;   | <b>Dmitry K. Obukhov</b> , Dr. Sci. (Biology), Professor;<br>ORCID: 0000-0001-7233-0752;<br>eLibrary SPIN: 2676-9890;   |

|   |  |
|---|--|
| e-mail: dkobukhov@yandex.ru   | e-mail: dkobukhov@yandex.ru  |
| <b>Козлов Валентин Иванович</b> , д-р мед. наук,<br>профессор;<br>ORCID: 0000-0001-6332-748X;<br>eLibrary SPIN: 7574-5991;<br>e-mail: kozlov_vi@pfur.ru | <b>Valentine I. Kozlov</b> , MD, Dr. Sci. (Medicine),<br>Professor;<br>ORCID: 0000-0001-6332-748X;<br>eLibrary SPIN: 7574-5991;<br>e-mail: kozlov_vi@pfur.ru |
| <b>Кокорева Татьяна Валерьевна</b> ;<br>ORCID: 0000-0001-5929-0696<br>eLibrary SPIN: 1705-5670;<br>e-mail: kokoreva_tv@pfur.ru                          | <b>Tatyana V. Kokoreva</b> ;<br>ORCID: 0000-0001-5929-0696<br>eLibrary SPIN: 1705-5670;<br>e-mail: kokoreva_tv@pfur.ru                                       |

## ТАБЛИЦЫ

Таблица 1. Сравнительная характеристика строения поля 37 по результатам различных подходов к картированию задней ассоциативной коры большого мозга человека

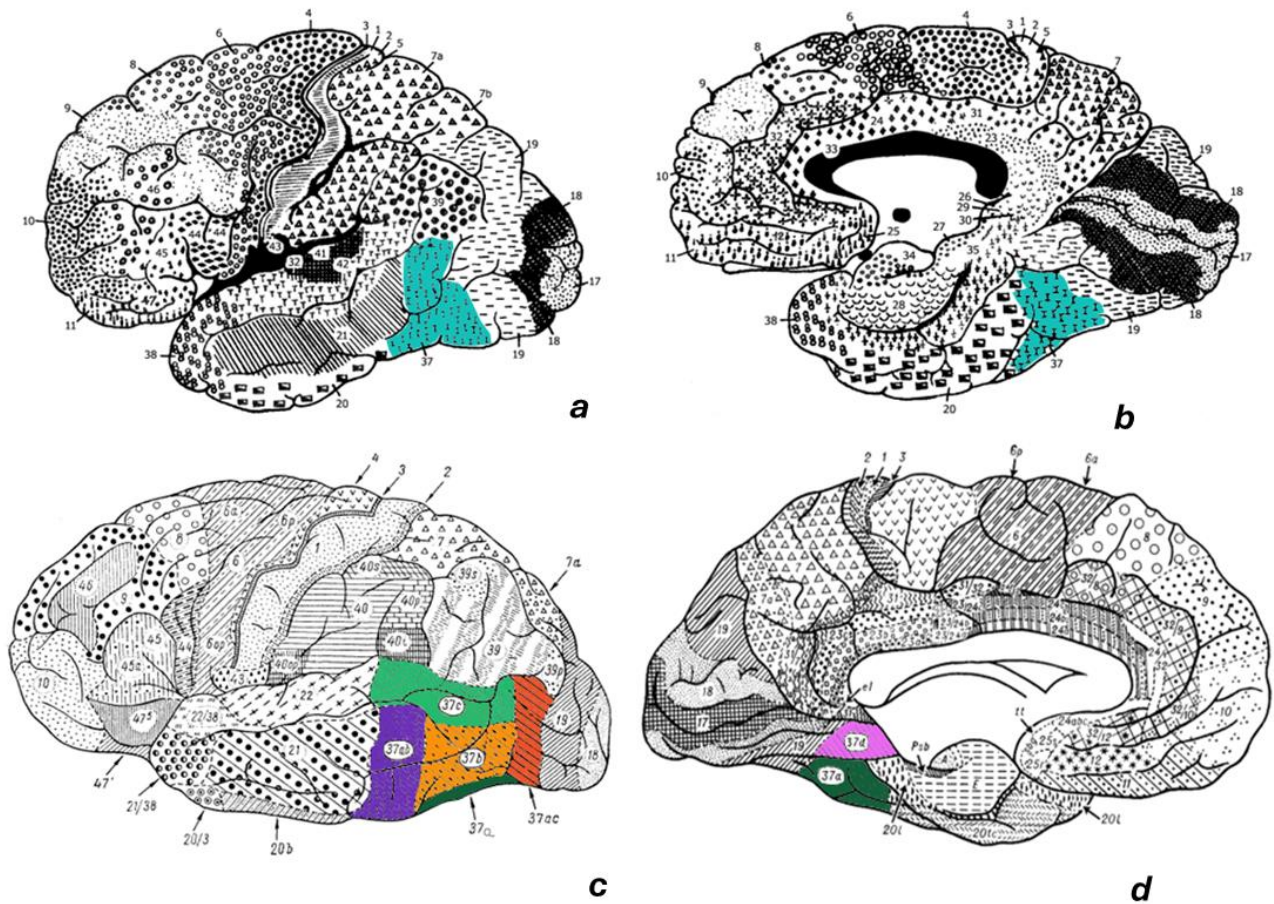
Table 1. Comparative characterization of structural peculiarities of field 37 according to various mapping approaches to the human posterior associative cortex

| Атласы кортикальной парцелляции         | По К. Brodmann [5]  | По С. von Economo и G.N. Koskinas [50]   | По С.А. Саркисову и соавт. [7]   | Современные цифровые атласы и ресурсы с морфологическим описанием   |
|---|---|--|--|---|
| Маркировка идентифицированной зоны коры | Зона затылочно-височной борозды ( <i>occipitotemporal sulcus</i> , OTS) — поле 37                                       | Область Рае в задней части нижней височной извилины  | Височно-теменно-затылочная подобласть ( <i>area temporo-parieto-occipitalis</i> , ТРО) — поле 37   | Веретенообразная извилина ( <i>fusiform area</i> , FFA) — поле 37 по К. Бродману (приведены ссылки на избранные информационные ресурсы)   |
| Общая характеристика                    | Однородная по цитоархитектонике область, нечёткая выраженность слоёв, описание полиморфных нейронов в нижнем этаже коры | Дифференцированное описание микроструктуры слоёв, выделение подслоёв, описание размеров и плотности нервных клеток | Детальное описание топографии, границ и площади на поверхности полушария большого мозга; выделено 6 подполей: центральное (37b) и пять пограничных (37a, 37c, 37d, 37ab, 37ac), подробно описаны их цитоархитектоника, ширина коры и слоёв, а также размеры и типы нервных клеток, их взаимное расположение  | <b>Allen Brain Atlas</b> ( <a href="https://alleninstitute.org/">https://alleninstitute.org/</a> ) — комплексный атлас мозга человека и мыши, включающий данные о генной экспрессии, цитоархитектонике и связях между FFA и различными областями мозга [51];<br><b>Brainnetome Atlas</b> ( <a href="https://www.brainnetome.org/">https://www.brainnetome.org/</a> ) — атлас, основанный на функциональных связях мозга, в котором выделено 246 кортикальных и подкорковых областей на основе паттернов связности. Атлас интегрирует данные о структуре и когнитивных функциях мозга, что позволяет исследовать связи между различными областями неокортекса. Согласно этому атласу в зоне FFA выделено 3 подполя [52];<br><b>Human Connectome Project (HCP)</b> ( <a href="https://www.humanconnectome.org/">https://www.humanconnectome.org/</a> ) — проект, направленный на картирование связей в мозге человека с использованием передовых методов нейровизуализации. Предоставляет доступ к большим объёмам данных МРТ и позволяет исследовать структурные и функциональные связи в мозге [13, 53];<br><b>BigBrain</b> ( <a href="https://bigbrain.loris.ca/">https://bigbrain.loris.ca/</a> ) — атлас |
| Слой I                                  | Содержит апикальные дендриты пирамидных нейронов и аксоны звёздчатых клеток; клеточный пул не описан                    |  | Для каждого подполя приведены подробные характеристики каждого из цитоархитектонических слоёв, включая данные о:<br>– топографии и границах относительно извилин и борозд;<br>– ширине слоя в плоскости среза;<br>– выраженности границ с соседними слоями;<br>– наличии или отсутствии подслоёв в слоях I и III;<br>– выраженности радиарной и горизонтальной исчерченности;<br>– размерах и форме клеток разных типов, их плотности и распределении в пределах |   |
| Слой II                                 | Относительно широкий слой   | Слой хорошо выражен, плотность клеток умеренная  |  |   |
| Слой III                                | Самый широкий слой, состоит из пирамидных клеток малого и среднего размера  | Выделяется три подполя, в том числе подслоя IIIb с крупными пирамидными клетками                                   |  |   |
| Слой IV                                 | Умеренно развит   | Умеренно развит  |  |   |
| Слой V                                  | Относительно широкий слой   | Широкий, с крупными пирамидными нейронами, подслоя Va  |  |   |

**Морфология / Morphology**  
Научные обзоры / Reviews  
DOI: <https://doi.org/10.17816/morph.690578>

|                         |                          |  |   |   |
|-------------------------|--------------------------|--|---|---|
| Слой VI                 | Слой полиморфных клеток  | Доминирующей клеточной популяцией в слое являются веретенообразные нейроны | отдельного слоя;<br>– слой VII представлен как переходный к белому веществу | представляет собой трёхмерную реконструкцию мозга человека с разрешением 20 мкм. Атлас основан на гистологических данных и предоставляет возможность детального изучения цитоархитектоники [54, 55];<br><b>Миелоархитектоническая карта</b> неокортекса человека, основанная на сравнении цитоархитектонических карт К. Бродмана и С.А. Саркисова и соавт. [56];<br><b>Трёхмерный нормативный атлас</b> , в котором приведены результаты сопоставления локализации рецепторов к 19 различным нейромедиаторам со структурной и функциональной организацией неокортекса человека, включая FFA, по данным позитронно-эмиссионной томографии [57] |
| Слой VII                | Не описан                | Не описан  |   |   |
| Методологический подход | Общее описание структуры | Акцент на послылой организации и типах клеток                              | Детальная морфологическая характеристика с количественным анализом          | Атласы демонстрируют возможности современных исследований структуры и функций неокортекса, основанных на интеграции данных различных модальностей и широком использовании инновационных аналитических методик   |

РИСУНКИ



**Рис. 1.** Цитоархитектонические поля коры большого мозга человека: *a, c* — на латеральной поверхности полушария; *b, d* — на медиальной поверхности полушария; цветной заливкой выделены *a, b* — поле 37 по Brodmann (1909) [5] и *c, d* — подполя в поле 37 в соответствии с атласом цитоархитектоники коры большого мозга человека (1955) [7].

**Fig. 1.** Cytoarchitectonic areas of the human cerebral cortex, shown on the lateral (A, Б) and medial (B, Г) surfaces of the hemisphere. The colored areas indicate: A, Б – Brodmann area 37 (1909); B, Г – subdivisions of area 37 as defined in the Atlas of Cytoarchitectonics of the Human Cerebral Cortex (1955).





**Рис. 3.** Цитоархитектоника подполей поля 37 с обозначением границ между ними: римские цифры — цитоархитектонические слои; стрелки — границы между подполями. Иллюстрация заимствована из: Атлас цитоархитектоники коры большого мозга человека / под ред. С.А. Саркисова, И.Н. Филимонова, Е.П. Кононовой и др. Москва: Медгиз, 1955. [7].

**Fig. 3.** Cytoarchitectonics of area 37 subdivisions with delineation of boundaries between them (Atlas of Cytoarchitectonics of the Human Cerebral Cortex, edited by S.A. Sarkisov, I.N. Filimonov, E.P. Kononova, et al., Institut mozga (Brain institute), 1955). Roman numerals - cytoarchitectonic layers, arrows - boundaries between subdivisions.

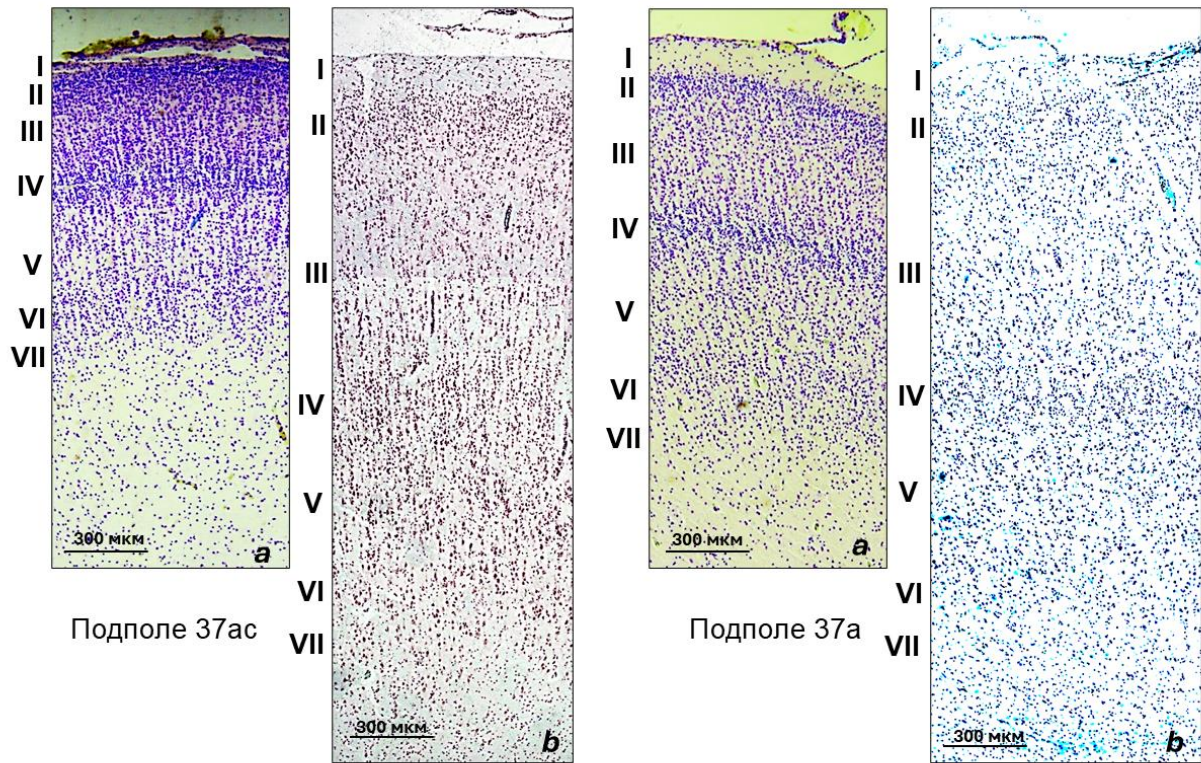
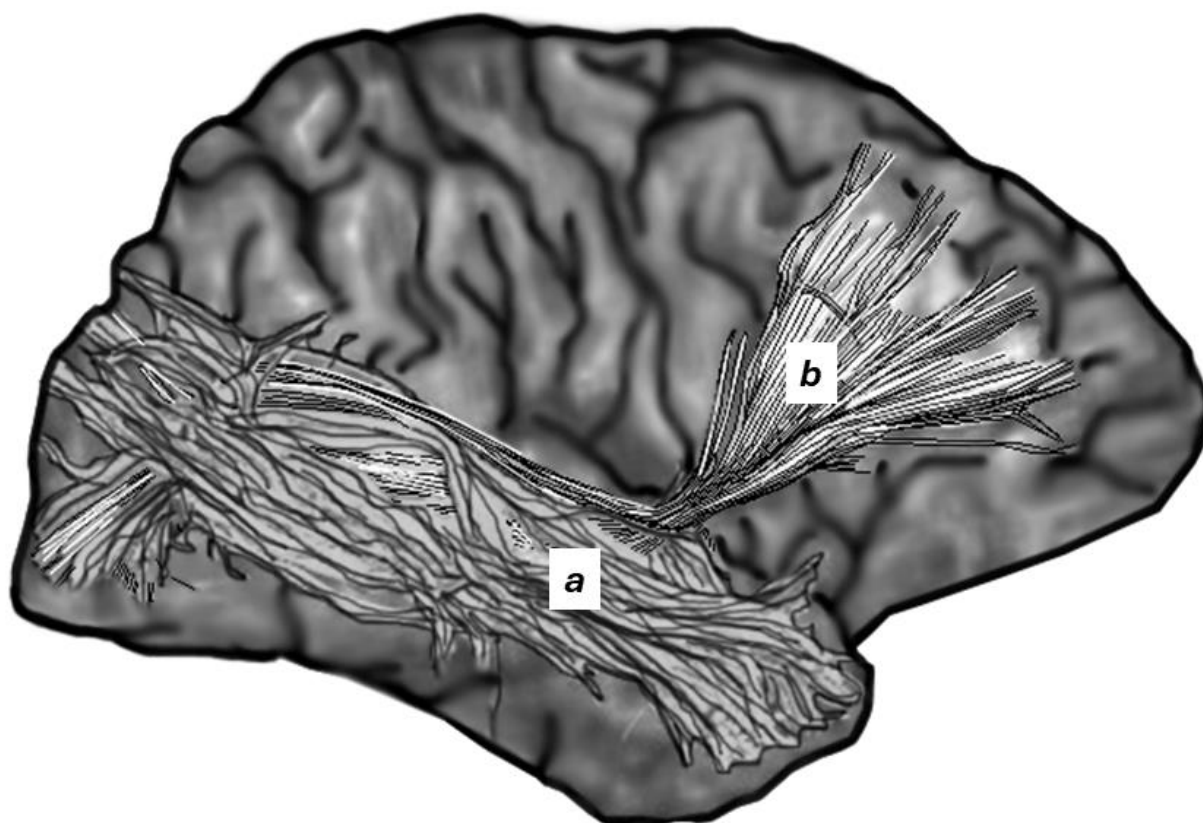


Рис. 4

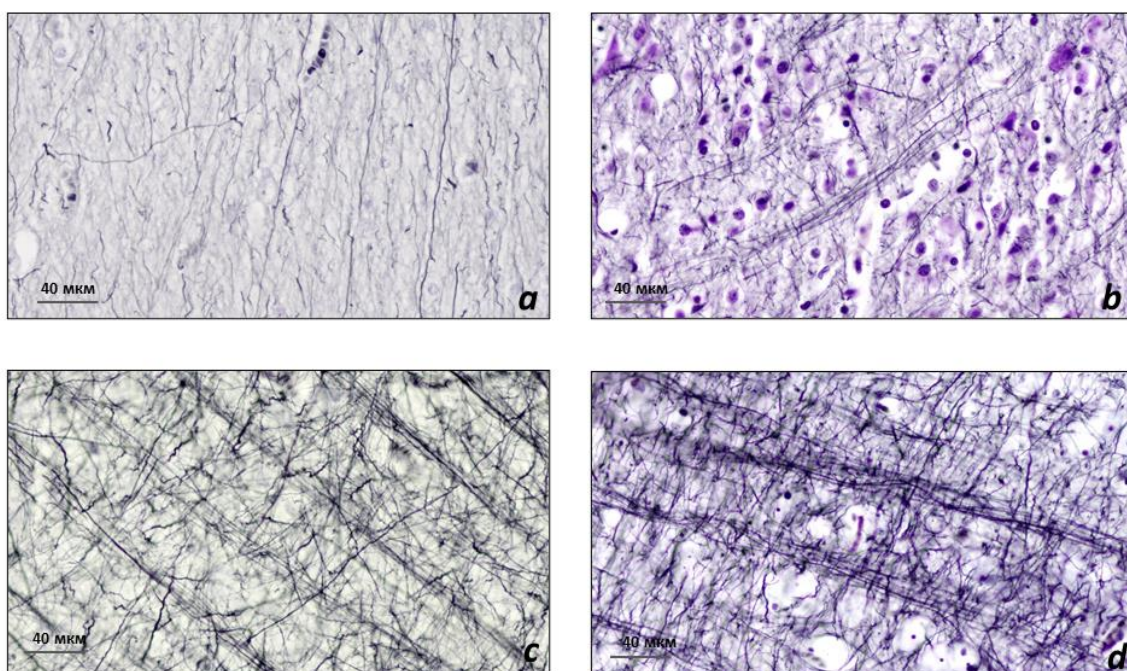
**Рис. 4.** Стратификация височно-теменно-затылочной подобласти неокортекса у мальчиков первого года жизни в подполях 37ac и 37a — различия цитоархитектоники между подполями: *a* — новорождённый, *b* — ребенок в возрасте 12 месяцев; римские цифры — цитоархитектонические слои; окрашивание крезильовым фиолетовым по Нисслю; увеличение 9×10.

**Fig. 4.** Stratification of the temporo-parieto-occipital neocortical subregion in male infants during the first year of life, comparing cytoarchitectonic features of subdivisions 37ac and 37a: A – newborn, B – 12 months. The figure illustrates cytoarchitectural differences between the two subdivisions. Roman numerals indicate cytoarchitectonic layers. Nissl staining with cresyl violet. Magnification: 90x.



**Рис. 5.** Участки белого вещества, вовлечённые в процессы зрительно-пространственного внимания — визуализация с помощью диффузно-тензорной МРТ-трактографии: а - нижний продольный пучок (fasciculus longitudinalis inferior, ILF); b - нижний затылочно-лобный пучок (fasciculus occipitofrontalis inferior, IOF). (На основе данных из Lunven M, Bartolomeo P [95]. © 2016 Elsevier Masson SAS).

**Fig. 5.** White matter regions involved in visuospatial attention processes. Diffusion tensor tractography imaging of the inferior longitudinal fasciculus (ILF, highlighted in green) and inferior occipitofrontal fasciculus (IOF, highlighted in orange) based on Lunven et al. [95].



**Рис. 6.** Радиальные пучки волокон в слое V подполя 37ac височно-теменно-затылочной подобласти у детей разных возрастов — с возрастом происходит увеличение толщины пучков и числа волокон в их составе: *a* — 5 месяцев; *b* — 5 лет; *c* — 9 лет; *d* — 11 лет; импрегнация нитратом серебра по Петерсу; увеличение 20×10.

**Fig. 6.** Radial fiber bundles observed in layer V of the 37ac subdivision within the temporo-parieto-occipital region of children: A – 5 months, B – 5 years, C – 9 years, D – 11 years. The images illustrate the progressive thickening of these bundles and age-related increase in the number of fibers they contain. Stained using Peters' silver nitrate impregnation. Magnification 200x.