

# ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

---

Научный обзор

УДК 611.813.3

DOI: 10.17816/pmj40161-77

## МОРФОЛОГИЯ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ЛИМБИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ: ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

**Ю.П. Торсунова, Н.В. Афанасьева\***

*Пермский государственный медицинский университет имени академика Е.А. Вагнера, Россия*

## MORPHOLOGY AND FUNCTIONING OF LIMBIC SYSTEM: LITERATURE REVIEW

**Yu.P. Torsunova, N.V. Afanasieva\***

*E.A. Vagner Perm State Medical University, Russian Federation*

---

Представлен литературный обзор по строению и функционированию лимбической системы. Обзор создан с целью преодоления проблемы отсутствия систематизированных данных относительно лимбической системы, поскольку во многих научных работах рассматривается какой-либо один аспект морфологии или функционирования составляющих системы. Методом исследования является анализ многочисленных научных трудов, представленных в базах Cyberleninka, Nature, Medscape, National Library of Medicine и других и в учебной литературе по фундаментальным медицинским наукам.

**Ключевые слова.** Лимбическая система, гиппокамп, миндалина, гипоталамус, память, эмоции, мотивация.

Literature review on the structure and functioning of limbic system is presented in this article. Nowadays, in medical science there is a problem of the lack of systematic data regarding limbic system, because scientists often explore only one aspect of the structure or functioning of the system components. This review is aimed at overcoming this problem. The method of research involves analysis of numerous scientific articles, which are published in Cyberleninka, Nature, Medscape, National Library of Medicine etc. as well as educational literature on fundamental medical disciplines. It was established that there are available different influences of limbic system structures on behavior, cognitive function, motivation and body as a whole. Therefore, to study

---

© Торсунова Ю.П., Афанасьева Н.В., 2023

тел. +7 912 780 45 52

e-mail: nina.v.afanasieva@yandex.ru

[Торсунова Ю.П. – кандидат медицинских наук, доцент кафедры нормальной, топографической анатомии и оперативной хирургии; Афанасьева Н.В. (\*контактное лицо) – студентка II курса лечебного факультета].

© Torsunova Yu.P., Afanasieva N.V., 2023

tel. +7 912 780 45 52

e-mail: nina.v.afanasieva@yandex.ru

[Torsunova Yu.P. – Candidate of Medical Sciences, Associate Professor, Department of Normal, Topographic Anatomy and Operative Surgery; Afanasieva N.V. (\*contact person) – second-year student].

the limbic system, scientists should use an integrated approach and consider the limbic system specificity from the point of view of anatomy, histology, physiology and biochemistry.

**Keywords.** Limbic system, hippocampus, amygdala, hypothalamus, memory, emotions, motivation.

## ВВЕДЕНИЕ

Перед современной наукой стоит задача сотрудничества нейробиологии и физиологии, неврологии, психиатрии, психологии с целью изучения функционирования мозга, исследования эффективности различных форм обучения, мотивации, запоминания. Для данных дисциплин особый интерес представляют структуры головного мозга, осуществляющие высшие нервные функции, в их числе – кортикальные центры анализаторов, ассоциативные зоны коры, структуры второй сигнальной системы, лимбическая система, таламус, базальные ядра.

Уникальность лимбической системы состоит в следующем. Во-первых, она объединяет кортикальные и субкортикальные структуры, участвующие в процессах памяти, обучения, эмоциональных реакций, регуляции висцеральных функций. Во-вторых, её составляющие имеют широкую систему связей практически со всеми структурами головного мозга, что объясняет разлитое влияние лимбической системы на всю работу центральной нервной системы и организма в целом.

В настоящее время проведено впечатляющее количество исследований относительно функционирования лимбической системы, её взаимодействия с ретикулярной формацией и гипоталамо-гипофизарной системой, влияния её структур на мотивацию, память, обучение, эмоциональные переживания, стрессовые реакции, сон, половое и пищевое поведение. Несмотря на такое число публикаций, остро ощущается потребность в систематизированном литературном обзоре функционирования лимбической системы, поскольку в многочисленных исследованиях отражен лишь определенный аспект работы её структур.

*Цель исследования* – создание литературного обзора о строении лимбической системы и её влиянии на различные формы деятельности организма человека (когнитивные функции, эмоциональные реакции, регуляция гомеостатических механизмов, мотивация).

## СТРОЕНИЕ ЛИМБИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

Лимбическая система (от лат. *limbus* – кайма, край) представляет собой комплекс структур коркового, диэнцефального, мезэнцефального происхождения, расположенных на медиальной и нижней поверхностях большого мозга. Данные образования непрерывно взаимодействуют друг с другом, регулируют физиологические и психоэмоциональные процессы [1].

Впервые термин «лимбус» был использован в 1664 г. Томасом Уиллисом по отношению к структурам, ограничивающим медиальный край больших полушарий. В работах Поля Брока встречается понятие «большая лимбическая доля». Он подразумевал под этим термином подмозолистую область и сводчатую извилину. Первоначально структуры медиальной поверхности больших полушарий объединялись в единую систему лишь на основании пространственного расположения. Их функциональное взаимодействие было выявлено в исследованиях Джеймса Пейпеца и Поля Мак-Лина (он же и сформулировал сам термин «лимбическая система») [2].

Согласно современным представлениям, лимбическая система делится на лимбическую кору и подкорковые структуры. Лимбическая кора включает в себя поясную, парагиппокампальную (вместе с крючком), зубчатую извилины и гиппокамп [3]. Некоторые авторы объединяют поясную извилину,

её перешеек, парагиппокампальную извилину в единое образование – сводчатую извилину [1]. Также в источниках указывают принадлежность орбитофронтальной коры (10, 11 и 47 поля по Бродману), фронтально-теменной коры и гипоталамуса к лимбической системе [4]. В подкорковые структуры входят миндалевидное тело, прозрачная перегородка и её ядра, передние таламические ядра, обонятельная луковица, обонятельный тракт, обонятельный треугольник, переднее продырявленное вещество, сосцевидные тела, черная субстанция [3; 5]. Наиболее полифункциональными структурами являются гиппокамп и сосцевидные тела [6]. Лимбическая система имеет обширную сеть связей между своими структурами и с различными структурами головного мозга, представленными ассоциативными, комиссуральными и проекционными волокнами.

### ***Гиппокамп***

Гиппокамп является парным образованием, расположенным на медиальной поверхности височной доли больших полушарий, образует медиальную стенку нижних рогов бокового желудочка мозга. В его составе выделяют аммонов рог (собственно гиппокамп, делится на головку и тело), зубчатую извилину (пластинку), основание гиппокампа (субикулум). Гистологически в гиппокампе выделяют три слоя: краевой (аксоны пирамидных и тела корзинчатых нейронов), пирамидный (тела пирамидных нейронов) и молекулярный (дендриты пирамидных нейронов) [7].

По отношению к образованиям гиппокампа выделяют две зоны коры: субикулярную кору<sup>1</sup> и гиппокампальную формацию<sup>2</sup> [8].

<sup>1</sup> Субикулярная кора – область больших полушарий, окаймляющая гиппокамп, включает парагиппокампальную и поясную извилины.

<sup>2</sup> Гиппокампальная формация – область мозга, которая включает в себя Аммонов рог, зубчатую извилину и энторинальную кору.

Функционально гиппокамп задействован в процессах памяти и внимания, однако точный механизм его работы не выяснен. Далее в статье будет подробно рассказано о роли гиппокампа в процессах «перевода» информации из кратковременной в долговременную память.

### ***Миндалевидное тело (амигдала)***

Парное скопление ядер, находится в белом веществе височной доли под скорлупой. В соответствии с одной из множества классификаций в амигдале выделяют две группы ядер: базолатеральную (включает латеральное ядро и латеральную часть базального ядра) и кортикомедиальную (включает медиальное, кортикальное, центральное ядра и мелкоклеточную часть базального ядра) [9].

Латеральное ядро обрабатывает информацию, поступающую от сенсорных зон коры больших полушарий, медиальное – от обонятельного мозга. Центральное ядро связано ассоциативными волокнами со структурами ствола мозга [10]. Если говорить обобщенно, то функциями миндалины являются формирование эмоциональных реакций (в первую очередь страха), участие в процессах памяти, принятия решений.

### ***Прозрачная перегородка***

Прозрачная перегородка представляет собой пластинку из двух листков, между которыми располагается полость. Септум находится между мозолистым телом (окружает его тело, клюв, колено) и сводом, разделяет передние рога боковых желудочков. Спереди перегородка проходит от конечной пластинки до валика мозолистого тела. Ядра перегородки имеют двухсторонние связи с гиппокампом и зубчатой извилиной, гипоталамусом. Перегородку можно рассматривать как корреляционный центр, обеспечивающий циркуляцию информации по гиппо-

кампу, амигдале, ретикулярной формации. Соответственно, септум как «посредник информации» принимает участие в формировании эмоциональных реакций и полового поведения, сне, поддержании гомеостаза [11].

### ***Сосцевидные тела***

Сосцевидные тела представляют собой два округлых образования, относятся к структурам заднего отдела гипоталамуса, располагаются между серым бугром (сзади) и задним продырявленным веществом (спереди). Согласно современным представлениям, в каждом теле находится два ядра: медиальное и латеральное, они разделены межамиллярной бороздой. Связь между ядрами осуществляется через супраамиллярную комиссуру [12].

Мамиллярные ядра связаны с пирамидальными клетками гиппокампа, ядрами покрышки, ядрами ретикулярной формации среднего мозга, ядрами спинного мозга (через медиальную петлю), VIII и X парами ядер черепно-мозговых нервов, базальными ганглиями. Через тела проходит промежуточный пучок обонятельного пути. Также мамиллярные ядра формируют эфферентные пути гипоталамуса: мамиллярный пучок выходит из медиального ядра и в субталамической области разделяется на пучок Вик д'Азира (мамилло-таламический тракт) и пучок Гуддена (мамилло-теgmentальный тракт) [13]. Тела являются подкорковыми центрами обоняния, участвуют в процессах памяти, регуляции эмоциональных реакций и полового поведения совместно с ядрами передней и средней зон гипоталамуса.

### ***Передние ядра таламуса***

Таламус (зрительный бугор) – парная структура промежуточного мозга, располагается по обеим сторонам третьего желудочка. Задний отдел утолщен и носит название «подушка», передний отдел заострен, называется

«передний бугорок». Медиальные поверхности таламусов соединены интерталамическим сращением. Латеральные поверхности граничат с внутренней капсулой, покрышками ножек мозга. В таламусе выделяют несколько групп ядер: передние (относятся к лимбической системе), медиальные, задние ядра [14].

В таламусе сходятся все восходящие проводящие пути, следовательно, функционально таламус является подкорковым центром всех видов чувствительности, центром экстрапирамидной системы<sup>3</sup>. В его передние ядра поступают сигналы от сосцевидных тел, то есть вентральная зона таламуса – связующее звено между корковыми и подкорковыми центрами обоняния. Также передние ядра влияют на внимание и эпизодическую память [15].

### ***Гипоталамус<sup>4</sup>***

Гипоталамус расположен под таламусом, кзади от внутренней капсулы и зрительного перекреста, по обе стороны III желудочка. Он связан с ножкой гипофиза с помощью воронки, в которой проходят аксоны нейронов крупных ядер и кровеносные сосуды. В гипоталамусе выделяют серый бугор и сосцевидные тела.

Топографически не выделены как четкие границы самого гипоталамуса, так и границы скопления его ядер. Например, гипоталамус разделяют на три зоны в поперечном направлении: перивентрикулярную, медиальную и латеральную. Медиальная и латеральная части разделены столбом свода

<sup>3</sup> Экстрапирамидная система – часть ЦНС, управляющая движением, в которой нисходящие пути начинаются от подкорковых, стволовых структур и не проходят через пирамиды продолговатого мозга.

<sup>4</sup> Многие авторы не относят гипоталамус к лимбической системе, но данной работе необходимо подробно рассмотреть его морфологические характеристики, поскольку через гипоталамус реализуются вегетативные проявления влияния лимбической системы.

и пучком Вика д'Азира. Перивентрикулярная зона является тонкой полоской, прилежащей к III желудочку.

Другие авторы выделяют три области ядерных скоплений в сагитальном направлении: переднюю (хиазматическую), срединную (булбистую), заднюю (мамиллярную).

К передней группе ядер гипоталамуса относятся медиальное и латеральное преоптические, паравентрикулярное, супраоптическое, супрахиазматическое, переднее и латеральное гипоталамические ядра [16]. Крупные ядра передней области (паравентрикулярное и супраоптическое) секретируют нейрогормоны – вазопрессин (антидиуретический гормон) и окситоцин. Данные нейрогормоны поступают по аксонам нейронов соответствующих ядер в нейрогипофиз [17].

### ***Переднее продырявленное вещество***

Переднее продырявленное вещество – скопление серого вещества четырехугольной формы, располагается кзади от обонятельного треугольника и прямой извилины. Своё название структура получила в связи с тем, что состоит из малых отверстий, через которые проходят передняя и средняя мозговые артерии<sup>5</sup> [18]. Переднее продырявленное вещество является подкорковым обонятельным центром, в нем обонятельный тракт разделяется на три пучка: медиальный, промежуточный и латеральный<sup>6</sup>.

### ***Черная субстанция***

Ядро расположено на всем протяжении ножки мозга от моста до промежуточного мозга. Черная субстанция является важным компонентом экстрапирамидной системы,

участвует в реализации вегетативных функций. Анатомически делится на две части: ретикулярную (расположена медиодорсально) и компактную (расположена вентролатерально). Ретикулярная часть выступает в роли связующего звена, принимает сигналы из полосатого тела, субталамического ядра, управляет их в четверохолмие, таламус и снова в полосатое тело. Компактная часть имеет двусторонние связи с полосатым телом, образуя нигро-стрио-нигральную петлю<sup>7</sup>, влияет на активность базальных ганглиев [19].

### ***Обонятельные луковицы, треугольники, тракт***

Обонятельная луковица располагается на нижней поверхности лобной доли полушария большого мозга, прилежит снизу к обонятельной борозде (располагается латеральнее срединной щели головного мозга). Структура парная, с гистологической точки зрения состоит из нескольких клеточных слоев: клубочковый слой, внешний плексиформный слой, слой митральных клеток, внутренний плексиформный слой, слой зернистых клеток. В данных слоях располагаются тела прегломерулярных, митральных, зернистых, пучковых клеток и их отростки. С данными клетками связываются волокна обонятельного нерва (I пара черепно-мозговых нервов) [20]. Между клетками выстроена сложная сеть синаптических контактов, которые позволяют модулировать локальные возбуждающие и тормозящие влияния, передачу импульсов на другие структуры проводящего обонятельного пути. Аксоны митральных клеток формируют обонятельный тракт [21].

<sup>5</sup> Передняя и средняя мозговые артерии – ветви внутренней сонной артерии, которые участвуют в образовании Виллизиева круга.

<sup>6</sup> см. раздел «Обонятельные луковицы, треугольники, тракт».

<sup>7</sup> Нигро-стрио-нигральная петля – система двусторонних связей между черной субстанцией и стриатумом. Черная субстанция выделяет дофамин, который оказывает тормозно-модулирующее влияние на синапсы между корой и полосатым телом. Нейроны стриатума выделяют ГАМК, сдерживающую секрецию дофамина черной субстанцией.

Обонятельный тракт достигает обонятельного треугольника, переднего продырявленного вещества и подмозолистой извилины. В данных структурах он разветвляется на три пучка [20]. Медиальный пучок направляется в поясную, парагиппокампальную извилины, крючок (ункус). Промежуточный пучок последовательно проходит через прозрачную перегородку, свод, сосцевидные тела, гиппокамп, ункус. Латеральный пучок делится на две части: первая следует в крючок, вторая – в миндалевидное тело, вегетативные ядра гипоталамуса и другие структуры лимбической системы.

Поскольку структуры обонятельного мозга<sup>8</sup> относятся к лимбической системе, ощущение запаха человеком может вызывать у него определенные эмоции. Например, фруктовый запах вызывает чувство наслаждения, удовольствия, мятный – удивление, камфарный – печаль [22].

### **ВЛИЯНИЕ ЛИМБИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ НА ЭМОЦИОНАЛЬНЫЕ РЕАКЦИИ**

Под эмоциональными реакциями в физиологии понимается субъективная реакция организма на любое раздражение, отражающее отношение актуальной потребности и вероятности её удовлетворения, оцениваемое на основе индивидуального опыта и генетически заложенных механизмов [23].

В 1937 г. американский невролог Дж. Пейпец выдвинул гипотезу относительно формирования эмоциональных реакций в структурах лимбической системы.

Он предполагал, что эмоции являются результатом движений нервных импульсов по круговым связям между гипоталамусом, переднеventральным ядром таламуса, пояс-

ной извилиной, гиппокампом, сосцевидными телами. Гипоталамус в круте является источником нервных импульсов, движение которых по связям будет приводить к возникновению эмоциональных реакций [24]. Данная система связей получила название «большой круг Пейпеца».

В настоящее время теория возникновения эмоций отличается от гипотезы Пейпеца, поскольку американский невролог не учитывал влияние новой коры и ретикулярной формации на развитие эмоций. Однако установлено, что данный круг участвует в процессах памяти и обучения<sup>9</sup>. Помимо большого круга Пейпеца выделяют малый круг Пейпеца (или круг Наута). Связи в данном круге обеспечивают взаимодействие гипоталамуса, миндалевидного тела и структур среднего мозга. Согласно современным данным, малый круг обеспечивает агрессивно-оборонительные формы поведения, влияет на пищевое и сексуальное поведение [25].

Принятая в наши дни концепция возникновения эмоциональных реакций выглядит следующим образом. Эмоции контролируются единой эмоциональной системой, основными структурами которой являются амигдала, орбитофронтальная кора, ядра височной доли. Механизмы возникновения положительных и отрицательных эмоций различны.

### ***Механизм положительных эмоций***

Приятные раздражители (вкусовые, тактильные, сексуальные) воспринимаются соответствующей областью коры. От неё сигналы поступают на ракушку прилегающего ядра (вентральная часть стриатума). От ракушки импульсы передаются на бледный шар и срединные дорсальные ядра таламуса. От таламуса информация проходит по таламокортикальным путям в лобную долю коры.

<sup>8</sup> Обонятельный мозг – комплекс структур, к которому относятся обонятельные луковица, треугольник, тракт, переднее продырявленное вещество, гиппокамп, сводчатая и зубчатая извилины.

<sup>9</sup> См. раздел «Влияние лимбической системы на память и обучение».

### **Механизм отрицательных эмоций**

Стимулы (ноцицептивные и соматосенсорные) от парабрахияльных ядер ствола, специфических ядер таламуса, сенсомоторной коры<sup>10</sup> направляются к латеральной части миндалины. Информация от миндалевидного тела поступает к латеральным ядрам гипоталамуса и серому веществу вокруг силвиевого водопровода.

Психосоматические проявления эмоциональных реакций, такие как учащение сердцебиения и дыхания, повышение артериального давления, потливость, связывают с работой гипоталамуса (он одновременно имеет большое количество связей с лимбической системой и является центром вегетативной нервной системы) [26].

Значение гиппокампа в возникновении эмоций остается не изученным в полной мере. По мнению многих современных ученых, влияние гиппокампа на эмоции преувеличено. Некоторые исследователи допускают влияние гиппокампа на эмоции как интегративного центра сенсорной активности [27]. Несмотря на противоречивые данные, в 2017 г. в журнале Nature было опубликовано исследование об изменениях мозга у подростков с тяжелой депрессией. В результате исследования подтвердилась связь между размером гиппокампа и возникновением депрессии: при статистически меньших размерах гиппокампа депрессия у юношей возникает чаще. Более того, существует прямая зависимость между уменьшением размеров гиппокампа и проживанием опыта насилия в детстве [28].

Ведущая роль амигдалы в эмоциональных реакциях подтверждается многими исследованиями. При стимуляции миндалевидного тела электрическим током у человека возникают гнев, страх, редко – удовольст-

вие [29]. У животных при двусторонней амигдалотомии наблюдается потеря способности к агрессивному поведению и конкуренции, борьбе за лидерство [24]. В настоящее время обсуждается допустимость и эффективность амигдалотомии у людей с тяжелыми расстройствами поведения [30].

Сейчас многие ученые изучают переднюю поясную извилину в парадигме анализа человеком собственных эмоций, сочувствия окружающим, способности к реализации социальных взаимодействий. Группой ученых было проведено исследование, в ходе которого установлено существование прямой зависимости между размерами передней поясной коры и способностью к эмпатии, распознаванию эмоций, выстраиванию социальных связей. Более того, было установлено, что ментальная травматизация в детстве вызывает снижение объема передней поясной извилины во взрослом возрасте [31].

### **Влияние лимбической системы на память и обучение**

Гиппокамп участвует в формировании пространственных представлений в сознании и в консолидации<sup>11</sup>.

В 1978 г. группа ученых<sup>12</sup> проводила исследования на крысах. В мозг грызунов имплантировали электроды и отслеживали активность различных зон мозга (генерирование клетками тета-ритма). Как только животные оказывались в знакомом месте, клетки гиппокампа возбуждались, что регистрировалось электродами. Можно сделать вывод, что гиппокамп создает простран-

<sup>11</sup> Консолидация – процесс «перехода» информации из кратковременной памяти в долговременную.

<sup>12</sup> В группу входили Джон О'Киф, Мей-Бритт Мозер и Эдвард Мозер. В 2014 г. они получили Нобелевскую премию по медицине и физиологии за исследование пространственной функции гиппокампа.

<sup>10</sup> Нейроны поясной извилины участвуют в формировании негативные эмоции при восприятии боли.

венную карту, благодаря чему мы можем распознавать знакомые нам места [32].

Недавно было проведено другое исследование, в котором участниками стали таксисты Лондона. В Великобритании от водителей такси требуют безупречное знание города, способность незамедлительно построить несколько маршрутов из точки *A* в точку *B*. Ученые провели МРТ мозга таксистам и мужчинам, занятым в других профессиональных сферах. У водителей размеры гиппокампа превышали размеры в контрольной группе. Это подтверждает идею, что гиппокамп хранит данные об ориентации на местности и, соответственно, может увеличиваться в размерах при развитии пространственного мышления [33].

Миндалина и гиппокамп совместно участвуют в процессах обучения и памяти. Был проведен эксперимент на обезьянах: их обучили выбору одного незнакомого предмета из двух предложенных (второй предмет всегда был знакомым). После того, как животные давали верный ответ в 100 % случаев, им проводили двустороннюю абляцию и амигдалы, и гиппокампа. В результате утраты данных структур обезьяны стали не способны выполнять задачу с выбором незнакомой вещи, они ошибались в 60 % случаев. Животные либо не могли осознать задачу, либо не могли дифференцировать предметы на знакомые и незнакомые. Если ученые удалили лишь одну из структур (либо гиппокамп, либо миндалевидное тело), то значительных ухудшений результатов не наблюдалось (91 и 97 % соответственно). Следовательно, данные структуры могут компенсировать утрату другой и сохранить способности к обучению и запоминанию, но их совместная потеря делает невозможным дальнейшее познание [34].

Процессы формирования памяти связаны с движением информации по структурам большого круга Пейпеца, в котором ключе-

вая роль принадлежит гиппокамп. Новая информация, поступающая посредством органов чувств, сначала анализируется соответствующим кортикальным центром и фиксируется в кратковременной памяти. Кратковременная память – память, существующая за счет временных нейронных связей. Считается, что в данной памяти может сохраняться  $7 \pm 2$  элемента. Далее информация должна несколько раз пройти по всем структурам большого круга Пейпеца, чтобы произошла консолидация [35]. Долговременная память – память, в которой сохраняются данные на длительный срок и могут без труда извлекаться для использования.

У пациентов, которым была проведена электрошоковая терапия, отмечалась фрагментарная амнезия. В памяти пациентов были утеряны события последних лет, но более давние воспоминания сохранились и не изменились. Люди потеряли способность к сохранению новых событий в долговременной памяти: они не могли воспроизвести моменты, которые происходили полчаса назад. Известно, что данная терапия оказывает разрушительное влияние на гиппокамп. В связи с чем можно сделать вывод, что при обширной травматизации гиппокампа запоминание нового материала, а следовательно, обучение чему-либо не освоенному ранее невозможно [36].

В литературе часто встречается пример потери памяти у пациента, у которого был удален гиппокамп. В 1957 г. Генри Молисон (в научных источниках известен как Н.М.) обратился к нейрохирургу Уильяму Сквиллу с жалобами на эпилептические припадки. Врач принял решение удалить гиппокамп, амигдалу и часть энторинальной коры. После операции у Генри больше не было приступов эпилепсии, но он потерял способность к запоминанию. Многие ученые заинтересовались этим и провели многочисленные исследования над Н.М. В резуль-



тате экспериментов выяснилось, что у Генри страдает как эпизодическая, так и семантическая память<sup>13</sup>. Таким образом, исследования Н.М. положили начало пониманию гиппокампа как центра перевода информации в долговременную память [37–39].

### **Влияние лимбической системы на мотивацию**

Мотивация – система внутренних факторов (мотиваторов), вызывающих поведение человека, направленное на достижение определенных целей [40].

В мозге выделяют две системы: систему вознаграждения (поощрения) и систему наказания. Первая система генерирует приятные ощущения, эмоции, в результате которых поведение закрепляется. Например, ученик получает удовольствие, радость от хороших оценок и продолжает прилежно выполнять задания. Система вознаграждения включает в себя широкий спектр структур (так называемая кортико-базально-таламокортикальная петля): базальные ганглии, составляющие лимбической системы, вентральную тегментальную область. Основными медиаторами системы выступают ГАМК и дофамин.

В системе поощрения ключевым является мезолимбический путь. Он является дофаминергическим трактом, связывающим покрывку среднего мозга и черную субстанцию (источники дофамина) со структурами лимбической системы (гиппокампом, парагиппокампулярной и поясной извилинами, миндалиной, перегородкой), гипоталамусом и корой лобной доли [41].

В первую очередь воздействию дофамина подвержены ядра миндалины, в связи с чем миндалина является ключевой структурой в формировании мотивации и иницировании зависимости (аддикции). От самого миндалевидного тела отходят ГАМКергические проекции, которые направлены на вентральную тегментальную область.

Система наказаний является менее изученной, её действие противоположно системе вознаграждения: она вызывает негативные эмоции, неприятные ощущения, в результате которых человек отказывается от какой-либо формы поведения. В данном случае примером может служить поведение спортсмена после неудачного старта: после плохого результата спортсмен сделал выводы об ошибках в своей подготовке и в дальнейшем избегал прежней формы поведения (например, усиленных тренировок в день соревнований). К данной системе относятся глутаматергические проекции миндалины на вентральную тегментальную область [42].

### **Взаимодействие лимбической системы с ретикулярной формацией и гипоталамо-гипофизарной системой**

Наиболее фундаментально взаимодействие лимбической системы с ретикулярной формацией (РФ), гипоталамо-гипофизарной системой (ГТС), которой можно охарактеризовать в парадигме теории функциональной системы П.К. Анохина. Лимборетикулярный комплекс (ЛРК) является надсегментарным отделом вегетативной нервной системы и, как следствие, аппаратом управления любой функциональной системы. Согласно теории, аппарат управления должен включать центр синтеза информации (анализ обстановочной и пусковой афферентации, мотивации, памяти), центр принятия решения (формирование представления результата и

<sup>13</sup> Эпизодическая и семантическая память является составными частями долговременной памяти. В эпизодической памяти сохраняются автобиографические воспоминания (память о переживаниях, личном опыте, впечатлениях). Семантическая память служит для сохранения знаний о мире (слова из языков, названия различных объектов, имена).

программы действий). ЛРК посылает сигналы к сегментарным центрам вегетативной нервной системы и к гипоталамо-гипофизарной системе. ЛРК и кора связаны двусторонними связями, структуры больших полушарий формируют поведенческие реакции, которые также являются регуляторным механизмом функциональной системы [43].

Далее стоит разобрать частные взаимодействия структур лимбической системы и структур ГС, РФ.

РФ располагается в стволе мозга, в её состав входит ядро шва, голубое пятно, черная субстанция (частично). В ней располагаются дыхательный, пищеварительный и сосудодвигательный центры [26].

Болевые сигналы, воспринимаемые чувствительными нейронами спинномозговых узлов, проходят через РФ. Она имеет широкую систему связей с постцентральной извилиной (анализ информации от ноцицепторов), лимбической корой (возникновение негативных эмоций при боли). Наличие обширных связей РФ с лимбической корой и центрами памяти объясняет явление невротической боли: после исчезновения соматического симптома (или даже выздоровления) человек может ощущать боль, сохраняющуюся длительный промежуток времени [44].

Ядро шва РФ является частью антиноцицептивной системы: оно выделяет серотонин, снижающий восприятие болевых ощущений и облегчающий эмоциональные реакции при боли [45].

Голубое пятно является сложной структурой, включающей в себя в основном норадренергические нейроны. Во-первых, пятно имеет связи практически со всеми системами мозга, поскольку участвует в цикле сна и бодрствования [46]. Во-вторых, голубое пятно участвует в формировании эмоциональных реакций и состояний. Стимуляция током области пятна вызывает у животных

страх и тревогу, данное явление объясняется связями нейронов пятна с гипоталамусом и амигдалой [47].

Миндалевидное тело образует связи с передней и средней частями гипоталамуса, которые соответственно связаны с нейро- и аденогипофизом. Данные взаимодействия обеспечивают вегетативные реакции при эмоциях.

Стресс-реакции «бей – беги» находятся под контролем лимбической системы. Нервные влияния страха/агрессии активируют миндалину, она в свою очередь возбуждает гипоталамус. Гипоталамус (как центр вегетативной нервной системы) действует на мозговое вещество надпочечников, вызывая выделение адреналина в кровь. Далее нейросекреторные клетки среднего отдела гипоталамуса выделяют кортиколиберин, который стимулирует секрецию адренокортикотропного гормона аденогипофизом. Данный гормон в свою очередь действует на пучковую и сетчатую зоны надпочечников, стимулируя синтез глюкокортикоидов и половых гормонов [48]. Кроме реализации стресс-реакций, нейроны амигдалы могут контролировать концентрацию гормонов пучковой и сетчатой зоны надпочечников, поддерживая её на постоянном уровне. В амигдале расположены рецепторы, которые регистрируют содержание данных гормонов в крови, проходящей через регионарные сосуды. Рецепторы изменяют активность нейронов миндалины, которые в свою очередь действуют на гипоталамус, механизм восстановления концентраций совпадает с механизмом реализации стресс-реакций [49].

Также миндалевидное тело влияет на выбор пищи, осуществляет эмоциональную модуляцию приема пищи. В данном случае вновь важна его связь с гипоталамусом, поскольку вентромедиальное ядро гипоталамуса является центром насыщения. Данное взаимодействие объясняет значение ритуалов при

приеме пищи в профилактике расстройства пищевого поведения: дети, которые принимают пищу всегда за столом, совместно с другими членами семьи, без использования гаджетов во время употребления пищи, реже подвержены ожирению и расстройствам пищевого поведения [50].

### Выводы

Данная статья является результатом систематизации многочисленных данных относительно лимбической системы и её связи с другими структурами мозга. В ходе создания литературного обзора удалось установить значимость лимбической системы для функционирования человека и с биологической, и с социально-психологической точки зрения. Обзор является очередным подтверждением, что все процессы высшей нервной деятельности имеют под собой субстрат в виде структур головного мозга и их влияния друг на друга и другие системы организма. Основными выводами статьи являются следующие положения:

1. Лимбическую систему следует рассматривать как сложный комплекс разнородных структур, деятельность которых направлена на реализацию сложных форм поведения и поддержание нормальной жизнедеятельности организма.

2. Вегетативные влияния лимбической системы возможны благодаря её сочетанной работе с РФ и ГТС.

3. В эмоциональных реакциях задействованы амигдала, гипоталамус, обонятельный мозг.

4. Реализация запоминания и обучения возможна благодаря взаимодействию гиппокампа, поясной извилины, таламуса, гипоталамуса, мамиллярных тел и миндалевидного тела.

5. Структуры лимбической системы являются составной частью систем поощрения и наказания.

6. Лимбическая система влияет на половое и пищевое поведение.

Разумеется, ученым предстоит прийти к консенсусу по многим вопросам, связанным с лимбической системой (например, о роли гиппокампа в эмоциональных реакциях или других структурах лимбической системы (кроме амигдалы), которые являются частью системы наказания мозга). Данный обзор будет полезен для таких научных дисциплин, как: анатомия, физиология, психиатрия, неврология, психотерапия, психология, педагогика и социология. Такой широкий спектр наук обусловлен разлитым влиянием лимбической системы на центральную нервную систему в целях реализации сложных форм поведения и поддержания гомеостаза. В связи с чем к изучению лимбической системы необходимо подходить в парадигме комплексного подхода, учитывая как морфологические аспекты, так и функциональные особенности, связанные с обеспечением различных форм высшей нервной деятельности.

### Библиографический список

1. *Гайворонский И.В., Ничиторук Г.И.* Анатомия центральной нервной системы (краткий курс): учебное пособие. СПб.: ЭЛБИ-СПб 2010; 108.

2. *Ведясова О.А., Романова И.Д., Ковалёв А.М.* Механизмы регуляции дыхания структурами лимбической системы. Самара: Издательство «Самарский университет» 2010; 170.

3. *Сатин М.Р., Билич Г.Л.* Анатомия человека: учебник для вузов. М.: ГЭОТАР-Медия 2008; 320.

4. *Раджмохан В., Мохандас Э.* Лимбическая система. National Library of Medicine, available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2917081/>

5. *Зайнулин Р.А., Романова И.Д.* Респираторные влияния структур лимбической

системы и возможные ГАМКергические механизмы их взаимоотношений. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/respiratornye-vliyaniya-struktur-limbicheskoy-sistemy-i-vozmozhnye-gamkergicheskie-mehanizmy-ih-vzaimootnosheniya/viewer>

6. Волобуев А.Н., Романчук П.И., Булгакова С.В. Нейросеть «Мозг – нейробиота»: регуляция «висцерального» мозга и накопление когнитивной памяти. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/neyroset-mozg-mikrobiota-regulyatsiya-vistseralnogo-mozga-i-nakoplenie-kognitivnoy-pamyati/viewer>

7. Зимушкина Н.А., Косарева П.В., Черкасова В.Г., Хоринко В.П. Гистологическая и морфометрическая характеристика гиппокампа в различные возрастные периоды. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/gistologicheskaya-i-morfometricheskaya-harakteristika-gippokampa-v-razlichnye-vozrastnye-periody/viewer>

8. Цукерман В.Д., Еременко З.С., Каримова О.В., Сазыкин А.А., Кулаков С.В. Математическая модель пространственного кодирования в гиппокампальной формации. I. Нейродинамика решетчатых клеток. SearchWorks, available at: [https://searchworks.stanford.edu/articles/edselr\\_\\_edselr.17900921](https://searchworks.stanford.edu/articles/edselr__edselr.17900921)

9. Кашинов Ф.Ф. Особенности биологии миндалевидного комплекса при тревоге и агрессивности. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/osobennosti-biologii-mindalevidnogo-kompleksa-pri-trevoge-i-agressivnosti/viewer>

10. Sawada M., Adolfs R., Dlowby B.J., Jenison R.L., Ron A.E., Kovacs K.K., Greenley D.V., Howard M.A., Oya H. Mapping effective connectivity of human amygdala subdivisions with intracranial stimulation. Nature, available at: [https://www.nature.com/articles/s41467-022-32644-y?error=cookies\\_not\\_supported&code=95b86409-1c34-457e-a946-3c6b68d0266f](https://www.nature.com/articles/s41467-022-32644-y?error=cookies_not_supported&code=95b86409-1c34-457e-a946-3c6b68d0266f)

11. Sarwar M. The septum pellucidum: normal and abnormal. National Library of

Medicine, available at: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/2505543/>

12. Ведяев Ф.П., Майоров О.Ю. Мамиллярные тела. Большая медицинская энциклопедия, available at: [https://бмэ.орг/index.php/МАМИЛЛЯРНЫЕ\\_ТЕЛА](https://бмэ.орг/index.php/МАМИЛЛЯРНЫЕ_ТЕЛА)

13. Павлов А.В. Закономерности морфофункциональной организации сосцевидных тел головного мозга человека в постнатальном периоде онтогенеза: дис. ... канд. мед. наук. М. 2014.

14. Анатомия ЦНС: конспект лекций для направления «Психология». Шахты 2019.

15. Привес М.Г., Лысенков Н.К., Бушкович В.И. Анатомия человека. СПб.: Издательский дом СПбМАПО 2006; 720.

16. Malone H. Hypothalamus Anatomy. Medscape, available at: <https://emedicine.medscape.com/article/1949061-overview?reg=1#a3>

17. Четвертных В.А., Березина Е.А., Гуляева Н.И., Лебединская О.В. Общая и частная гистология. Пермь: Издательство Пермского государственного медицинского университета 2017; 151.

18. Croft T. Anterior perforated substance. Radiopaedia, available at: <https://radiopaedia.org/articles/anterior-perforated-substance>

19. Оттедизано М.Д.Л., Вилочкина А.Д. Морфофункциональные особенности черной субстанции головного мозга. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/morfofunktsionalnye-osobennosti-chyornoy-substantsii-golovnogo-mozga/viewer>

20. Vokshur A. Olfactory System Anatomy. Medscape, available at: <https://emedicine.medscape.com/article/835585-overview#a4>

21. Семенова В.М., Медведев В.В. Обонятельная луковица как источник накопления и дифференцировки нейтральных стволовых клеток в постнатальном мозге человека (обзор литературы). Cyberleninka, available at <https://cyberleninka.ru/article/n/obonyatel'naya-lukovitsa-kak-istochnik-nakopleniya-i-differentsirovki-neyralnyh-stvolovyh>

kletok-v-postnatalnom-mozge-cheloveka-obzor/viewer

22. *Березина Т.Н.* Возникновение позитивных и негативных базовых эмоций под влиянием базовых запахов. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/voznikновение-pozitivnyh-i-negativnyh-bazovyh-emotsiy-pod-vliyaniem-bazovyh-zapahov/viewer>

23. *Сятковский В.А., Азарова Л.А.* Учебно-методический комплекс по дисциплине «Психофизиология». Минск 2017.

24. *Гиноян Р.В., Хомутов А.Е.* Физиология эмоций. Н. Новгород: Издательство Нижегородского государственного университета 2010; 66.

25. *Антохина Н.Ю., Василенко Ф.И.* Оценка основных показателей функций лимбической системы головного мозга, вкуса и обоняния больных пародонтитом. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/otsenka-osnovnyh-pokazateley-funktsiy-limbicheskoy-sistemy-golovnogo-mozga-vkusa-i-obonyaniya-bolnyh-parodontitom/viewer>

26. *Брин В.Б., Захаров Ю.М., Мазинг Ю.А., Недоспасов В.О., Пятин В.Ф., Ткаченко Б.И.* Нормальная физиология. М.: ГЭОТАР-Медия 2018; 688.

27. *Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстедтер Л.* Мозг, разум, поведение. М.: Мир 1988; 248.

28. *Redlich R., Opel N., Burger K. et al.* The Limbic System in Youth Depression: Brain Structural and Functional Alterations in Adolescent In-patients with Severe Depression. Nature, available at: [https://www.nature.com/articles/npp2017246?error=cookies\\_not\\_supported&code=a0530808-44ee-4708-b908-28f5dcef3d50](https://www.nature.com/articles/npp2017246?error=cookies_not_supported&code=a0530808-44ee-4708-b908-28f5dcef3d50)

29. *Агаджанян Н.А., Смирнов В.М.* Нормальная физиология. М.: Издательство «Медицинское информационное агентство» 2012; 576.

30. *Мпакопулу М., Gatos H., Brotis A., Paterakis K.N., Fontas K.N.* Stereotactic amygdalotomy in the management of severe aggressive behavioral disorders. National Library of Medicine, available at: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18590383/>

31. *Rokita K.I., Holleran L., Dauvermann M.R.* Childhood Trauma, Brain Structure and Emotion Recognition in Patients With Schizophrenia and Healthy Participants. Medscape, available at: [https://www.medscape.com/viewarticle/944252\\_1](https://www.medscape.com/viewarticle/944252_1)

32. *O'Keefe J., Nadel L.* The Hippocampus as a Cognitive Map. Oxford: Oxford University Press 1978; 571.

33. *E.A. Maguire, D.G. Gadian, J. Jonsrudom et al.* Navigation-related structural change in the hippocampi of taxi drivers. National Library of Medicine, available at: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10716738/>

34. *Murray E.A., Mishkin M.* Severe tactual as well as visual memory deficits follow combined removal of the amygdala and hippocampus in monkeys. National Library of Medicine, available at: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/6491723/>

35. *Чураков В.О., Зайцев А.Ю., Анохин К.В. и др.* Анестезия, седация и память – все ли настолько просто? Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/anesteziya-sedatsiya-i-pamyat-vse-li-nastolko-prosto/viewer>

36. *Моррис Р., Филленз М.* Science of the brain. Ливерпуль: Издательство Ливерпульского университета, 2003; 56.

37. *Вартанов А.В., Козловский С.А., Скворцова В.Б. и др.* Память человека и анатомические особенности гиппокампа. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/pamyat-cheloveka-i-anatomicheskie-osobennosti-gippokampa/viewer>

38. *Stetka B.S., Brigar F.* How Memory Works (and How to Preserve It). Medscape, available at: <https://www.medscape.com/viewarticle/839541>

39. *Сафи А.И.* Семантическая память и гиппокамп. PsyAndNeuro, available at: <https://psyandneuro.ru/stati/semantic-memory-and-the-hippocampus/>

40. *Афонин А.Ю.* Понятие и значение мотивации и мотивационного процесса. National Library of Medicine, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/ponyatie-i-znachenie-motivatsii-i-motivatsionnogo-protsessa>

chenie-motivatsii-i-motivatsionnogo-protsessa/viewer

41. Колотилова О.И., Коренюк И.И., Хусаинов Д.Р., Черетаев И.В. Дофаминергическая система мозга. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/dofaminergicheskaya-sistema-mozga/viewer>

42. Dutta S.S. Limbic System and Motivation. News medical life sciences, available at: <https://www.news-medical.net/health/Limbic-System-and-Motivation.aspx>

43. Андрианов В.В., Василюк Н.А., Судяков К.В. Курс нормальной физиологии на основе теории функциональных систем. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/kurs-normalnoy-fiziologii-na-osnove-teorii-funktsionalnyh-sistem/viewer>

44. Mangold S.A., Das J.M. Neuroanatomy, Reticular Formation. National Library of Medicine, available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK556102/>

45. Овсянников В.Г., Бойченко А.Е., Алексеев В.В. и др. Антиноцицептивная система. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/antinotsitseptivnaya-sistema/viewer>

46. Толкушкина Д.Н., Морозова Е.Л., Меркулова Н.А. Респираторные реакции на микроинъекции L-глутамата в область голубого пятна. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/respiratornye-reaktsii-na-mikroineksii-l-glutamata-v-oblast-golubogo-pyatna/viewer>

47. Колотилова О.И., Павленко В.Б. Поведенческие и биологические корреляты деятельности аминергических систем и возможное действие на них психостимулирующего вещества бемитила. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/povedencheskie-i-biologicheskie-korrelyaty-deyatelnosti-aminergicheskikh-sistem-i-vozmozhnoe-deystvie-na-nih-psihostimuliruyushchego/viewer>

48. Dutta S.S. Limbic System and Motivation. News medical life sciences, available at:

<https://www.news-medical.net/health/Limbic-System-and-Behavior.aspx>

49. Шульговский В.В. Основы нейрофизиологии. М.: Аспект Пресс 2000; 277.

50. Jiang Q., Xing G., Wang H. et al. Family risk factors of overweight and obesity in pre-school children. National Library of Medicine, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/ponyatie-i-znachenie-motivatsii-i-motivatsionnogo-protsessa/viewer>

## REFERENCES

1. Gajvoponskij I.B., Hichipopyk G.I. Anatomiya central'noj nervnoj sistemy (kratkij kurs): uchebnoe posobie. Saint Petersburg: ELBI-SPb 2010; 108 (in Russian).

2. Vedyasova O.A., Romanova I.D., Kovalyov A.M. Mekhanizmy regulyatsii dyhaniya strukturami limbicheskoy sistemy. Samara: Izdatel'stvo «Samarskij universitet» 2010; 170 (in Russian).

3. Sapin M.R., Bilich G.L. Anatomiya cheloveka: uchebnik dlya vuzov. Moscow: GEOTAR-Mediya 2008; 320 (in Russian).

4. Radzbmohan V., Mohandas E. Limbicheskaya sistema. National Library of Medicine, available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC2917081> (in Russian).

5. Zajmulin R.A., Romanova I.D. Respiratornye vliyaniya struktur limbicheskoy sistemy i vozmozhnye GAMKergicheskie mekhanizmy ih vzaimootnoshenij. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/respiratornye-vliyaniya-struktur-limbicheskoy-sistemy-i-vozmozhnye-gamkergicheskie-mehanizmy-ih-vzaimootnosheniy/viewer> (in Russian).

6. Volobuev A.N., Romanchuk P.I., Bulgakova S.V. Nejroset "Mozg-nejrobiota": regulyatsiya "visceral'nogo" mozga i nakoplenie kognitivnoj pamyati. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/nejroset-mozg-mikrobiota-regulyatsiya-vistseralnogo-mozga-i-nakoplenie-kognitivnoy-pamyati/viewer> (in Russian).

7. *Zimushkina N.A., Kosareva P.V., Cherkasova V.G., Horinko V.P.* Gistologicheskaya i morfometricheskaya harakteristika gippokampa v razlichnye vozrastnye periody. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/gistologicheskaya-i-morfometricheskaya-harakteristika-gippokampa-v-razlichnye-vozrastnye-periody/viewer> (in Russian).
8. *Cukerman V.D., Eremenko Z.S., Karimova O.V., Sazykin A.A., Kulakov S.V.* Matematicheskaya model' prostranstvennogo kodirovaniya v gippokampal'noj formacii. I. Nejrodinamika reshchatykh kletok. SearchWorks, available at: [https://searchworks.stanford.edu/articles/edselr\\_\\_edselr.17900921](https://searchworks.stanford.edu/articles/edselr__edselr.17900921) (in Russian).
9. *Kashapov F.F.* Osobennosti biologii mindalevidnogo kompleksa pri trevoge i agresivnosti. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/osobennosti-biologii-mindalevidnogo-kompleksa-pri-trevoge-i-agresivnosti/viewer> (in Russian).
10. *Sawada M., Adolfs R., Dlowby B.J., Jenison R.L., Ron A.E., Kovacs K.K., Greenley D.V., Howard M.A., Oya H.* Mapping effective connectivity of human amygdala subdivisions with intracranial stimulation. Nature, available at: [https://www.nature.com/articles/s41467-022-32644-y?error=cookies\\_not\\_supported&code=95b86409-1c34-457e-a946-3c6b68d0266f](https://www.nature.com/articles/s41467-022-32644-y?error=cookies_not_supported&code=95b86409-1c34-457e-a946-3c6b68d0266f)
11. *Sarwar M.* The septum pellucidum: normal and abnormal. National Library of Medicine, available at: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/2505543/>
12. *Vedyaev F.P., Majorov O. Yu.* Mamil'yarnye tela. Bol'shaya medicinskaya enciklopediya, available at: [https://bme.org/index.php/MAMILLYARNYE\\_TELA](https://bme.org/index.php/MAMILLYARNYE_TELA) (in Russian).
13. *Pavlov A.V.* Zakonomernosti morfofunkcional'noj organizacii soscevidnykh tel golovnogogo mozga cheloveka v postnatal'nom periode ontogeneza: dis. ... kand. med. nauk. Moscow 2014 (in Russian).
14. *Anatomiya CNS: konspekt lekcij dlya napravleniya «Psihologiya».* SHahty 2019 (in Russian).
15. *Prives M.G., Lysenkov N.K., Bushkovich V.I.* Anatomiya cheloveka. Saint Petersburg: Izdatel'skij dom SPbMAPO 2006; 720 (in Russian).
16. *Malone H.* Hypothalamus Anatomy. Medscape, available at: <https://emedicine.medscape.com/article/1949061-overview?reg=1#a3>
17. *CHetvertnyh V.A., Berezina E.A., Gulyaeva N.I., Lebedinskaya O.V.* Obshchaya i chastnaya gistologiya. Perm': Izdatel'stvo permskogo gosudarstvennogo medicinskogo universiteta 2017; 151 (in Russian).
18. *Croft T.* Anterior perforated substance. Radiopaedia, available at: <https://radiopaedia.org/articles/anterior-perforated-substance>
19. *Oppedizano M.D.L., Vilochkina A.D.* Morfofunkcional'nye osobennosti chernoj substancii golovnogogo mozga. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/morfofunktsionalnye-osobennosti-chyornoy-substancii-golovnogogo-mozga/viewer> (in Russian).
20. *Vokshur A.* Olfactory System Anatomy. Medscape, available at: <https://emedicine.medscape.com/article/835585-overview#a4>
21. *Semenova V.M., Medvedev V.V.* Obonyatel'naya lukovica kak istochnik nakopleniya i differencirovki nejtral'nykh stvolovykh kletok v postnatal'nom mozge cheloveka (obzor literatury). Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/obonyatel'naya-lukovitsa-kak-istochnik-nakopleniya-i-differentsirovki-nejtralnykh-stvolovykh-kletok-v-postnatalnom-mozge-cheloveka-obzor/viewer> (in Russian).
22. *Berezina T.N.* Vozniknovenie pozitivnykh i negativnykh bazovykh emocij pod vliyaniem bazovykh zapahov. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/vozniknovenie-pozitivnykh-i-negativnykh-bazovykh-emotsiy-pod-vliyaniem-bazovykh-zapahov/viewer> (in Russian).
23. *Syatkovskij V.A., Azarova L.A.* Uchebno-metodicheskij kompleks po discipline «Psihofiziologiya». Minsk 2017 (in Russian).
24. *Ginoyan R.V., Homutov A.E.* Fiziologiya emocij. Nizhnij Novgorod: Izdatel'stvo Nizhe-

gorodskogo gosuniversiteta 2010; 66 (in Russian).

25. *Antobina N.Yu., Vasilenko F.I.* Ocenka osnovnyh pokazatelej funkcij limbicheskoy sistemy golovnogogo mozga, vkusa i obonyaniya bol'nyh parodontitom. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/otsenka-osnovnyh-pokazateley-funktsiy-limbicheskoy-sistemy-golovnogogo-mozga-vkusa-i-obonyaniya-bolnyh-parodontitom/viewer> (in Russian).

26. *Brin V.B., Zabarov YU.M., Mazing YU.A., Nedospasov V.O., Pyatin V.F., Tkachenko B.I.* Normal'naya fiziologiya. Moscow: GEOTAR-Mediya 2018; 688 (in Russian).

27. *Blum F., Lejzerson A., Hofstedter L.* Mozg, razum, povedenie. Moscow: Mir 1988; 248 (in Russian).

28. *Redlich R., Opel N., Burger K. et al.* The Limbic System in Youth Depression: Brain Structural and Functional Alterations in Adolescent In-patients with Severe Depression. Nature, available at: [https://www.nature.com/articles/npp2017246?error=cookies\\_not\\_supported&code=a0530808-44ee-4708-b908-28f5dcef3d50](https://www.nature.com/articles/npp2017246?error=cookies_not_supported&code=a0530808-44ee-4708-b908-28f5dcef3d50)

29. *Agadzhanian N.A., Smirnov V.M.* Normal'naya fiziologiya. Moscow: Izdatel'stvo «Medicinskoe informacionnoe agentstvo» 2012; 576 (in Russian).

30. *Μpakopulu M., Gatos H., Brotis A., Paterakis K.N., Fontas K.N.* Stereotactic amygdalotomy in the management of severe aggressive behavioral disorders. National Library of Medicine, available at: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18590383/>

31. *Rokita K.I., Holleran L., Dauvermann M.R.* Childhood Trauma, Brain Structure and Emotion Recognition in Patients With Schizophrenia and Healthy Participants. Medscape, available at: [https://www.medscape.com/viewarticle/944252\\_1](https://www.medscape.com/viewarticle/944252_1)

32. *O'Keefe J., Nadel L.* The Hippocampus as a Cognitive Map. Oxford: Oxford University Press 1978; 571.

33. *Maguire E.A., Gadian D.G., Jonsrudom J. et al.* Navigation-related structural change in the hippocampi of taxi drivers. National Library of Medicine, available at: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10716738/>

34. *Murray E.A., Mishkin M.* Severe tactual as well as visual memory deficits follow combined removal of the amygdala and hippocampus in monkeys. National Library of Medicine, available at: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/6491723/>

35. *CHurakov V.O., Zajcev A. YU., Anobin K.V. i dr.* Anesteziya, sedaciya i pamyat' – vse li nastol'ko prosto? Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/anesteziya-sedatsiya-i-pamyat-vse-li-nastolko-prosto/viewer> (in Russian).

36. *Morris R., Fillenz M.* Science of the brain. Liverpul': Izdatel'stvo Liverpul'skogo universiteta, 2003; 56 (in Russian).

37. *Vartanov A.V., Kozlovskij S.A., Skvorcova V.B. i dr.* Pamyat' cheloveka i anatomicheskie osobennosti gippokampa. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/pamyat-cheloveka-i-anatomicheskie-osobennosti-gippokampa/viewer> (in Russian).

38. *Stetka B.S., Brigar F.* How Memory Works (and How to Preserve It). Medscape, available at: <https://www.medscape.com/viewarticle/839541>

39. *Safi A.I.* Semanticheskaya pamyat' i gippokamp. PsyAndNeuro, available at: <https://psyandneuro.ru/stati/semantic-memory-and-the-hippocampus> (in Russian).

40. *Afonin A.Yu.* Ponyatie i znachenie motivacii i motivacionnogo processa. National Library of Medicine, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/ponyatie-i-znachenie-motivatsii-i-motivatsionnogo-protssesa/viewer> (in Russian).

41. *Kolotilova O.I., Korenyuk I.I., Husainov D.R., CHERetaev I.V.* Dofaminergicheskaya sistema mozga. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/dofaminergicheskaya-sistema-mozga/viewer> (in Russian).



42. Dutta S.S. Limbic System and Motivation. News medical life sciences, available at: <https://www.news-medical.net/health/Limbic-System-and-Motivation.aspx>

43. Andrianov V.V., Vasilyuk N.A., Sudakov K.V. Kurs normal'noj fiziologii na osnove teorii funktsional'nyh sistem. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/kurs-normalnoy-fiziologii-na-osnove-teorii-funktsionalnyh-sistem/viewer> (in Russian).

44. Mangold S.A., Das J.M. Neuroanatomy, Reticular Formation. National Library of Medicine, available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK556102/>

45. Ovsyannikov V.G., Bojchenko A.E., Alekseev V.V. i dr. Antinociceptivnaya sistema. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/antinotsitseptivnaya-sistema/viewer> (in Russian).

46. Tolkushkina D.N., Morozova E.L., Merkulova N.A. Respiratornye reakcii na mikroin'ekcii L-glutamata v oblast' golubogo pyatna. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/respiratornye-reaktsii-na-mikroineksii-l-glutamata-v-oblast-golubogo-pyatna/viewer> (in Russian).

47. Kolotilova O.I., Pavlenko V.B. Povedencheskie i biologicheskie korrelyaty deyatelnosti aminergicheskikh sistem i vozmozhnoe

dejstvie na nih psihostimuliruyushchego veshchestva bemitila. Cyberleninka, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/povedencheskie-i-biologicheskie-korrelyaty-deyatelnosti-aminergicheskikh-sistem-i-vozmozhnoe-deystvie-na-nih-psihostimuliruyushchego-viewer> (in Russian).

48. Dutta S.S. Limbic System and Motivation. News medical life sciences, available at: <https://www.news-medical.net/health/Limbic-System-and-Behavior.aspx>

49. SHul'govskij V.V. Osnovy nejrofiziologii. Moscow: Aspekt Press 2000; 277 (in Russian).

50. Jiang Q., Xing G., Wang H. et al. Family risk factors of overweight and obesity in preschool children. National Library of Medicine, available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/ponyatie-i-znachenie-motivatsii-i-motivatsionnogo-protsessa/viewer>

**Финансирование.** Исследование не имело спонсорской поддержки.

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Вклад авторов** равноценен.

Поступила: 15.12.2022

Одобрена: 25.12.2022

Принята к публикации: 14.01.2023

Просьба ссылаться на эту статью в русскоязычных источниках следующим образом: Торсунова, Ю.П. Морфология и функционирование лимбической системы: обзор литературы / Ю.П. Торсунова, Н.В. Афанасьева // Пермский медицинский журнал. – 2023. – Т. 40, № 1. – С. 61–77. DOI: 10.17816/pmj40161-77

Please cite this article in English as: Torsunova Yu.P., Afanasieva N.V. Morphology and functioning of limbic system: literature review. *Perm Medical Journal*, 2023, vol. 40, no. 1, pp. 61-77. DOI: 10.17816/pmj40161-77