

Структурное Развитие Коры Головного Мозга Кролика В Постнатальном Онтогенезе (краткий обзор)

А.Г. Гусейнов, Х.Б. Мамедов

Институт физиологии им. А.И. Гараева НАН Азербайджана, ул. Шариф-заде, 78, Баку AZ 1100, Азербайджан

В статье обобщены данные о морфологическом развитии коры головного мозга кролика в постнатальном онтогенезе. Описан процесс развития отростков коркового нейрона, формирования его синаптических контактов и миелинизации аксона. В результате выявлены основные закономерности дифференцировки коркового нейрона в постнатальном онтогенезе. Также рассматривается формирование слоев коры головного мозга и ее афферентно-эфферентных связей. Проведен сравнительный анализ развития в онтогенезе разных корковых областей. Учитывая то, что за последние десятилетия подобные работы на кроликах не проведены, анализ и обобщение данных проведены в свете современных представлений о развитии коры головного мозга.

Ключевые слова: *Кора головного мозга, онтогенез, кролик*

Понимание функционального становления коры головного мозга в онтогенезе возможно только при сравнительном анализе и обобщении экспериментальных данных полученных разными методами исследований. При исследовании данного вопроса особое значение имеют данные о структурном развитии коры мозга в онтогенезе. Установление этих закономерностей также представляются важными для выявления механизмов формирования биоэлектрической активности коры. Исходя из этого, в статье предпринята попытка обобщения литературных данных о морфологическом развитии коры головного мозга в постнатальном онтогенезе на примере кролика.

В последние годы представление о многих вопросах, касающихся развития коры головного мозга в онтогенезе, изменилось. В частности, установлено, что морфофункциональное развитие тормозных нейронов идет ускоренными темпами. Тормозные нейроны, также играют роль в миграции и дифференцировке корковых нейронов (Achim et al., 2014; Ma Jian et al., 2014; Marín-Padilla, 2015; Yan et al., 1992). В онтогенезе очень рано формируются корково-подкорковые связи (Molnár et al., 2003; Del Rio et al., 1992). При этом следует отметить, что в последние десятилетия в связи с методическими трудностями изучению коры головного мозга кролика в онтогенезе посвящены единичные работы (Buser et al., 2010). Новые закономерности развития коры мозга в онтогенезе выявлены в исследованиях, проведенных на других видах млекопитающих (Achim et al., 2014; Ma Jian et al., 2014; Marín-Padilla, 2015; Molnár et al., 2003; Yan et al., 1992). Учитывая это, в статье анализ и

обобщение данных проведены, в свете современных представлений о развитии коры головного мозга.

Данные о структурном развитии коры головного мозга кролика к концу пренатальной жизни и у новорожденных довольно неоднозначны. По имеющимся данным у кроликов к моменту рождения кора мозга представляет собой высокодифференцированную структуру. К этому периоду в нижней части коры уже обособлены почти все слои (Ата-Мурадова, 1980; Маракуева, 1983; Пенцик, 1937; Пенцик, 1940; Троицкая, 1953; Stensaas, 1968), в которых дифференцированы большинство клеточных элементов, в том числе звездчатые нейроны (Маракуева, 1983; Троицкая, 1953; Van Ooyen et al., 1995). Имеются указания на дифференцировку как пирамидных, так и звездчатых нейронов в верхних слоях (Троицкая, 1953). У пирамидных клеток нижних слоев появляется важный показатель зрелости - аксонные коллатерали (Stensaas, 1968). Кора мозга имеет сформированные афферентные и эфферентные связи (Ата-Мурадова, 1980; Пенцик, 1937; Пенцик, 1940; Троицкая, 1953; Stensaas, 1968) и функционально зрелые синапсы (Ата-Мурадова, 1980; Троицкая, 1953).

Исследования, проведенные на новорожденных кроликах, показывают, что в сенсомоторной коре самыми дифференцированными являются слои I и V. В самом дифференцированном - в плексиморфном слое полностью дифференцированы клетки Кахалы-Ретциуса. Пирамидные клетки V слоя имеют характерную трехгранную форму с округлой вершиной (Ата-Мурадова, 1968, 1980). Вместе с тем еще не дифференцированы нейроны II-IV слоев. Диа-

метр тела нервных клеток составляет 20 мкм (Чернышевская, 1966).

В первый день постнатальной жизни хорошо обособлена лимбическая кора, имеющая нервные клетки небольшого размера. Процесс стратификации выявляется как в передней, так и задней областях (Никитина и др., 1977).

С рождением животного отмечено интенсивное развитие нервных элементов (Mathers, 1979, Schade and Baxter, 1960). Особенно интенсивно идет развитие дендритов нейронов, которые по сравнению с сомой меньше развиты (Mathers, 1979). У новорожденных дендриты нейронов составляют всего 1,2-1,6% объема коры, у взрослого кролика эта цифра для апикальных дендритов составляет 6,6-7,7%, а для базальных 7,5 – 8,4% (Schade and Baxter, 1960).

У новорожденных более развитыми являются апикальные дендриты, чем базальные (Чернышевская, 1966). Апикальные дендриты больше развиты у нейронов нижних слоев (Ата-Мурадова, 1980; Schade and Baxter, 1960). В сенсомоторной коре апикальные дендриты пирамидных клеток V слоя ветвятся в I слое 100 мкм и принимают участие в образовании волоконных систем коры (Ата-Мурадова, 1968, 1980). В этот период базальные дендриты нейронов слабо развиты или вовсе отсутствуют (Чернышевская, 1966). После рождения базальные дендриты начинают ускоренно развиваться (Schade and Baxter, 1960). С 5-го дня у дендритов пирамидных нейронов зрительной коры появляются вторичные ветвления (Mathers, 1979, Schade and Baxter 1960). По сравнению с первым днем в зрительной коре на 10-й день после рождения общая длина дендритов пирамидных клеток увеличивается почти в два раза (Molnár et al., 2003). Отмечено, что в течение 10-25-и дней идет наиболее интенсивный рост дендритов (Mathers, 1979, Schade and Baxter, 1960), прежде всего апикальных дендритов (Schade and Baxter, 1960). По другим данным апикальные дендриты нейронов II-IV слоев на 8-12-е дни завершают свое развитие (Ата-Мурадова, 1980; Белова, 1980; Hunt and Goldring, 1951).

В зрительной коре пирамидные нейроны V слоя по развитию дендритов опережают развитие дендритов звездчатых нейронов. На 20-й день общая длина дендритов пирамидных нейронов больше чем таковые звездчатых нейронов. В этот день у пирамидных нейронов V слоя вторичные и третичные ветвления дендритов составляют 85% взрослого показателя, а звездчатые нейроны IV слоя всего лишь 50%. К 25-му дню эти два типа клеток по общей длине дендритов имеют одинаковые показатели. У взрослых животных пирамидные нейроны име-

ют более разветвленные дендриты, чем звездчатые нейроны (Mathers, 1979). Подобная закономерность обнаружено также у других животных. По мере развития тормозных звездчатых клеток их дендритное дерево по сравнению с возбуждающими становится меньшим, несмотря на то что возможности развития дендритов обоих типов нейронов одинаковые (Van Ooyen et al., 1995).

Долгое время считалось, что вставочные нейроны коры по своему развитию уступают проекционным нейронам (Максимова, 1990, Пенцик, 1937). Первые звездчатые нейроны коры кролика обнаружили с конца 1-й недели жизни (Пенцик, 1937). Исследования последних лет, в основном проведенные на других животных и человеке, показывают, что по морфофункциональному развитию вставочные, в том числе ГАМК-ергические нейроны не отстают от пирамидных нейронов (Opitz et al., 2002; Owens et al., 1999; Voigt et al., 2001; Yan et al., 1992).

После рождения продолжается процесс дифференцировки нейронов, который начинается в конце эмбриогенеза. На 2-й день в сенсомоторной коре дифференцируется основная масса клеток VI-VII и II-III слоев. Самыми последними, на 5-6-ый день дифференцируются нейроны IV слоев (Ата-Мурадова, 1968). В зрительной коре к моменту прозревания дифференцируются нейроны II-IV слоев. С самого рождения дифференцируются нейроны VI-VII слоев, а с 7-го дня зернистые слои (Пенцик, 1937, 1940). Считается, что на 15-й день дифференцируются нейроны VI слоя, на 18-й день VI слоя, а на 24-й день нейроны II слоя (при этом область коры не указывается) (Максимова, 1990). В моторной области коры сначала созревают нейроны V-II-III слоев, позже IV и VI слоев (Троицкая, 1963). На 10-й день завершают свое развитие соматостатин-содержащие нейроны (Ramon Cajal-Agueras et al., 1985).

К 10-14-му дню дифференцировка клеток моторной и зрительной коры в основном заканчивается, но их рост продолжается до 2-го месяца жизни. В этот период также заканчивается формирование хроматинного вещества нейронов (Пенцик, 1937). Дифференцировка клеток моторной коры заканчивается на 35-й день (Троицкая, 1963). По другим данным дифференцировка нейронов коры мозга заканчивается к 32-40-му дню жизни (Окс, 1969).

На 2-3-й недели жизни передняя и задняя лимбические области имеют некоторые схожие черты. Наиболее интенсивная цитоархитектоническая перестройка, рост клеток во всех слоях происходит в течении 2-3-й недели. Особенно сильно в размерах увеличивается нейроны V

слоя. На 10-й день слой IV менее обособлен и на 24-й день перестает выделяться как самостоятельный слой, и передняя лимбическая кора приобретает свойственную агранулярный тип строения (Никитина и др., 1977).

Как было показано, по мере развития уменьшается плотность расположения корковых нейронов. У крольчат в 1-й день жизни округлые клетки в передней и задней лимбической коре расположены более свободно, чем в II - III слоях (Никитина и др., 1977). Обнаружено, что у новорожденных животных нейроны составляют 12,9-15,2% объема коры, а на 5-й день 7,5%. После 5-го дня плотность расположения клеток почти не изменяется и на 10-й день по этому показателю кора мозга не отличается от взрослого животного. У взрослых нейроны составляют 6,7% объема коры (Stensaas, 1968). На значительное уменьшение плотности клеток на 10-й день указывают и другие авторы (Пенцик, 1937).

В связи с интенсивным развитием клеточных элементов и увеличения межклеточного пространства, отмечается утолщение коры мозга. В момент рождения в двигательной области толщина коры составляет 1000 мкм, а через 20 ч 1200 мкм (Троицкая, 1953). Толщина зрительной коры на 2-й день жизни равна 800-830 мкм, на 7-8-е дни 1050 мкм. На 12-й день несмотря на то, что зрительная кора имеет те же слои что и у взрослого кролика (II-III, IV, V b VI), ее толщина составляет всего 1303 мкм. Этот показатель для взрослого животного составляет 1901 мкм (Троицкая, 1953). В лимбической коре интенсивное увеличение ширины коры идет в течение 2-3-й недели жизни (Никитина и др., 1977).

С 22-го дня пренатальной жизни кривая нарастания общей ширины коры становится более отлогой, а к 2 месяцу жизни превращается в почти горизонтальную прямую. В этом нарастании общей ширины коры различные слои участвуют в разной степени. В зрительной коре значительно возрастает относительная величина IV слоя (с 33% до 38%), при относительном сгущении VI и VII слоев в моторной и зрительной коре. В связи с этим в зрительной коре в онтогенезе соотношение ширины верхнего (I-IV) к ширине нижнего (V-VII) этажей коры прогрессивно изменяется в пользу представительства верхнего этажа. В моторной зоне это соотношение почти не изменяется (Пенцик, 1937). На 35-й день заканчивается развитие в ширину моторной коры (Троицкая, 1953).

Формирование синаптических контактов коры головного мозга, а также афферентных и эфферентных связей коры головного мозга кролика в онтогенезе исследовано недостаточно. По мнению одних авторов первые зрелые аксондендри-

тические синапсы появляются к моменту рождения в верхних слоях, а аксосоматические синапсы появляются позже (Ата-Мурадова, 1968).

По другим данным первые зрелые как аксондендрические, так аксосоматические синапсы появляются 1-8-е дни жизни в нижних слоях (Калинина, 1969; Троицкая, 1963). После рождения синаптических контактов больше в I, VI и IV слоях. На 6-7-е дни у пирамидных и звездчатых нейронов отмечены сеточки терминалей. На 12-й день синапсы имеются на апикальных и базальных дендритах. На 18-й день синапсы по слоям расположены неравномерно, их меньше в II слое (Калинина, 1969). В течении первой недели жизни плотность синапсов зрительной и моторной коры остается постоянной. Между 10-27-ми днями их количество быстро увеличивается и становится почти дефинитивной (Vrensens and de Groot, 1978).

Одни авторы считают, что в онтогенезе первыми к моменту формируются неспецифическая афферентная система, а специфическая система формируется к 6-8-му дню жизни и связано с формированием аксосоматических синапсов (Ата-Мурадова, 1968). По мнению других авторов, к моменту рождения сформированы как неспецифическая, так и специфическая афферентные системы (Фарбер, 1969).

Исследования последних лет, проведенные на других животных, в основном на крысах, показывают, что в онтогенезе внутрикорковые, а также афферентные и эфферентные связи коры головного мозга формируются очень рано (Трухачева и Александрова, 1999; Aguille et al., 1999; Del Rio et al., 1992; Molnár et al., 2003; Opitz et al., 2002; Owens et al., 1999). Глутаматергическая и ГАМК-ергическая синаптическая передачи между вставочными и проекционными нейронами формируются сразу после прибытия нервных клеток в корковую пластину (Aguilli et al., 1999; Opitz et al., 2002; Owens et al., 1999). У крыс формирование таламокортикальной системы заканчивается очень рано, к концу пренатальной жизни (Трухачева и Александрова, 1999). Имеющиеся данные показывают, что у кроликов еще до рождения начинается формирование кортикофугальных связей (Hollander et al., 1984). На ускоренное развитие кортикофугальных связей у кроликов указывает возможность регистрации ВП в хвостатом ядре на электрическое раздражение коры мозга с 1-го дня жизни (Никитина и др., 1982).

Процесс миелинизации коры мозга начинается после рождения (Троицкая, 1953, Stensaas, 1968). В слуховой коре первые миелинизированные волокна появляются с 10-14-го дня (Дмитриева, 1965). В зрительной коре первые признаки миелинизации - радиальные миелинизированные

волокна появляются позже, с 20 дня (Дмитриева, 1973). До 2,5 месяца верхние слои по показателям миелинизации еще отстают от нижних слоев (Дмитриева, 1973). Процесс миелинизации в двигательной (Троицкая, 1953), слуховой (Дмитриева, 1965) и зрительной областях завершается одновременно во всех областях к 8-9-й месяцу жизни (Дмитриева, 1965, 1973).

Сравнительное развитие разных корковых областей в онтогенезе исследовано недостаточно. Показано, что в постнатальном онтогенезе зрительная кора по сравнению с моторной корой более ускоренными темпами (Пенцик, 1937; Vrensens and de Groot, 1978). У новорожденных толщина зрительной и моторной коры составляет примерно 67% дефинитивной величины. На 10-й день жизни этот показатель для зрительной коры составляет 96%, а в моторной коре - 93% (Vrensens and de Groot, 1978). К моменту рождения лимбическая кора по сравнению с зрительной корой имеет более высокий уровень дифференцировки. В ней обособлены все 5 слоев и пирамидные нейроны V слоя являются более дифференцированными (Chevreaux and Marty, 1962). Считают, что моторная и сенсомоторная области в онтогенезе развиваются схожим образом. Отличия между ними появляются в поздние периоды. В моторной области IV слой по мере развития редуцируется и остается в виде следа. У половозрелого кролика слои IV и VI сохраняют следы незрелости (Троицкая, 1963).

В литературе отсутствуют работы, посвященные изучению сравнительного развития структур сенсорных областей коры мозга кролика от онтогенезе. По показателям нейрональной активности у 28-и дневных плодов кролика можно считать, что сенсомоторная и зрительная области по сравнению со слуховой областью имеют более развитую структуру. На 28-й день пренатальной жизни в слуховой коре в отличие от сенсомоторной и зрительной областей, нейрональную активность регистрировать не удается (Гусейнов и др., 2003). В постнатальном онтогенезе сенсомоторная кора по показателям импульсной активности нейронов незначительно опережает зрительную кору и по своему развитию эти две области значительно опережают развитие слуховой коры (Василевский, 1968; Клявина и Малышева, 1979; Фарбер и др., 1985).

Обобщая вышеизложенное можно заключить, что с момента рождения кролика идут интенсивные процессы развития коры головного мозга кролика, начавшиеся еще в пренатальном периоде. Ее структура с середины первого месяца жизни начинают приобретать черты, характерные для взрослого организма. Структура коры головного мозга кролика с середины пер-

вого месяца жизни начинает приобретать черты характерные для взрослого. К 1-1,5 месяцу жизни заканчивается цитоархитектоническое развитие коры мозга. Однако, процесс миелинизации завершается к 8-9-му месяцу жизни.

Сравнение картины развития коры головного мозга кролика, с таковой у других животных и человека показывает, что она в онтогенезе развивается по закономерностям, которые характерны для всех млекопитающих (Inaguma et al., 2015; Leach et al., 2011; Marín-Padilla, 2011).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ата-Муратова Ф.А.** (1968) Принципы онтогенетического развития восходящих систем мозга. *Автореф. дис. докт. биол. Наук.* М.: 49 с.
- Ата-Муратова Ф.А.** (1980) Развивающийся мозг: Системный анализ. Генетические детерминанты. М.: Медицина, 295 с.
- Белова Т.И.** (1980) Системное созревание структур мозга на ранних стадиях эмбрионального развития млекопитающих. В. кн.: *Системогенез.* М.: Медицина, с. 60-123.
- Василевский Н.Н.** (1968) Нейрональные механизмы коры больших полушарий. Л.: Медицина: 191с.
- Гусейнов А.Г., Мамедов Х.Б., Газиев А.Г.** (2003) Электрическая активность нейронов сенсомоторной коры кролика в пренатальном онтогенезе. *Сборник статей научно-практической конференции.* Баку: 125-126.
- Дмитриева Н.И.** (1965) Миелинизация центрального слухового пути в постнатальном онтогенезе у кролика. *Журн. Эвол. Биох. и физиол.,* **1 (5):** 449-465.
- Дмитриева Н.И.** (1973) Миелиногенез зрительного пути в постнатальном онтогенезе у кролика. *Архив АГЭ,* **65 (8):** 87- 91.
- Калинина Е.И.** (1969) Общие черты развития синаптического аппарата неокортекса кролика раннего постэмбрионального периода жизни. В кн.: *Развитие головного мозга животных.* Л.: Наука, с. 162-172.
- Клявина М.П., Малышева В.В.** (1979) Реакции нейронов слуховой коры в онтогенезе у кролика. Нейрональные механизмы развивающегося мозга. М.: Наука, с. 159-171.
- Максимова Е.В.** (1990) Онтогенез коры больших полушарий. М.: 185 с.
- Маракуева И.В.** (1983) Эволюция структуры ядра и цитоплазмы нейробласта в пренатальном онтогенезе. В кн.: *Системогенез и проблемы генетики мозга.* М.: 139-167.
- Никитина Г.М., Асланова М.А., Боголепова И.Н.** (1977) Функциональные и морфологические характеристики созревания лимбической

- коры в раннем онтогенезе. *Журн. высш. нерв. деят.*, **27 (6)**: 1287-1295.
- Никитина Г. М., Боровова А. И., Писарева Н. Л.** (1982) Функциональное развитие кортикофугальных связей со стриатумом в раннем постнатальном онтогенезе. Вопросы эволюционной физиологии. Л.: Наука, 226 с.
- Окс С.** (1969) Основы нейрофизиологии. М.: Мир, 448 с.
- Пенцик А.С.** (1937) Онтогенез биоэлектрической деятельности и клеточной структуры коры мозга кролика. *Бюл. эксперим. биол. и мед.*, **4 (2)**: 121-123.
- Пенцик А.С.** (1940) Онтогенетическое развитие биоэлектрической деятельности и клеточного строения мозговой коры. *Тр. инст. Мозга.* (М.), **5**: 273-293.
- Троицкая С.А.** (1953) Пренатальный онтогенез коркового конца двигательного анализатора у кролика. *Архив АГЭ*, **30 (1)**: 21-31.
- Троицкая С.А.** (1963) Морфологические закономерности развития кожного и двигательного анализаторов (на материале развития кролика). *Автореф. докт. дисс.* М., 27 с.
- Трухачева А.А., Александрова М.А.** (1999) Исследование развития таламокортикальных связей с помощью карбоцианиновых красителей в раннем онтогенезе у крыс. *Онтогенез*, **30 (3)**: 210-219.
- Фарбер Д.А.** (1969) Функциональное созревание мозга в раннем онтогенезе. М.: Просвещение, 239 с.
- Фарбер Д.А., Бетелева Т.Г., Савченко Е.И.** (1985) Формирование пластических связей зрительной системы в онтогенезе у кроликов. *Журн. Высш. Нерв. Деят.*, **36 (3)**: 520-527.
- Чернышевская И.А.** (1966) Структурная и нейрохимическая гетерохрония в раннем онтогенетическом развитии коры мозга. *Автореф. канд. дисс.* М., 1966.
- Achim K., Salminen M., Partanen J.** (2014) Mechanisms regulating GABA-ergic neuron development. *Cell Mol. Life Sci.*, **71**: 1395-415.
- Aguilli A., Schwartz T.H., Kumar V.S. et al.** (1999) Involvement of Cajal-Retzius neurons in spontaneous correlated activity of embryonic and postnatal layer I from wild-type and reeler mice. *J. Neurosci.*, **19**: 10856-10868.
- Buser J.R., Segovia K.N., Dean J.M., et al.** (2010) Timing of appearance of late oligodendrocyte progenitors coincides with enhanced susceptibility of preterm rabbit cerebral white matter to hypoxia-ischemia *J. Cerebral Blood Flow & Metabolism*, **30**: 1053-1065.
- Chevreaux J., Marty R.** (1962) Development postnatal de la region limbique du cerveau du lapin. *C.r. Acad. Sci.*, **255 (7)**: 1316-1318.
- Del Rio J.A., Soriano E., Ferrer I.** (1992) Development of GABA-immunoreactivity in the neocortex of the mouse. *J. Comp. Neurol.*, **326**: 501-526.
- Hollander H., Tietze J., Distel H.** (1984) An autoradiographic study of the subcortical projection of the rabbit striate cortex in the adult and during postnatal development. II. *Comp. Neurol.*, **1984**: 783-794.
- Hunt W.E., Goldring S.** (1951) Maturation of evoked response of the visual cortex in the postnatal rabbit. *EEG and Clin. Neurophysiol.*, **3**: 465-471.
- Inaguma Y., Ito H., Hara A., Iwamoto I., Matsu-moto A., Yamagata T., Tabata H., Nagata K.** (2015) Morphological characterization of mammalian. Timeless in the mouse brain development. *Neurosci. Res.*, **92**: 21-28.
- Leach M.K., Naim Y.I., Feng Z.Q., Gertz C.C., Corey J.M.** (2011) Stages of neuronal morphological development in vitro-an automated assay. *Neurosci Methods*. 199: 192-198.
- Ma J., Yao X-H., Fu Y., Yu Y-C.** (2014) Development of layer I neurons in the mouse neocortex. *Cereb. Cortex.*, **24**: 2604-2618.
- Marín-Padilla M.** (2011) The Human Brain. Prenatal Development and Structure. 146 p.
- Marín-Padilla M.** (2015) Human cerebral cortex Cajal-Retzius neuron: development, structure and function. A Golgi study. *Front Neuroanat.*, **9**: 21-27.
- Mathers L.H.** (1979) Postnatal development in the rabbit visual cortex. *Brain Res.*, **168**: 21-29.
- Molnár Z., Tohrú Kurotani T., Higashi S., Yamamoto N., Toyama K.** (2003) Development of functional thalamocortical synapses studied with current source-density analysis in whole forebrain slices in the rat. *Brain Res. Bull.*, **60 (4)**: 355-371.
- Opitz T., De Lima A.D., Voigt T.** (2002) Spontaneous development of synchronous oscillatory activity during maturation of cortical networks in vitro. *J. Neurophysiol.*, **88 (5)**: 2196-2206.
- Owens DF, Liu X, Kriegstein A.R.** (1999) Changing properties of GABA_A-receptor-mediated signaling during early neocortical development. *J. Neurophysiol.*, **82**: 570-583.
- Ramon Y Cajal-Agueras S., Contiamina P., Parra P. et al.** (1985) The distribution somatostatin-immunoreactive neurons in the visual cortex of adult rabbits and during postnatal development. *Brain Res.*, **359 (1-2)**: 379-382.
- Schade J.P., Baxter C.F.** (1960) Changes during in the volume and surface area of cortical neurons in the rabbit. *Exp. Neurol.*, **2**: 158-178.
- Stensaas L.J.** (1968) The development of hippocampal and dorsolateral pallial regions of the cerebral hemisphere in fetal rabbits. VI. Ninety

- millimeter stage, cortical differentiation. *J. Comp. Neurol.*, **132**: 93-108.
- Van Ooyen A., Van Pelt J., Corner M.A.** (1995) Implications of activity dependent neurite outgrowth for neuronal morphology and network development. *J. Theoretical Biol.*, **172** (1): 63-82.
- Voigt T., Opitz T., de Lima A.D.** (2001) Synchronous oscillatory activity in immature cortical network is driven by GABAergic preplate neuron. *J. Neurosci.*, **21-22**: 8895-8905.
- Vrensen G., de Groot D.** (1978) Neuronal and synaptic development in the cerebral cortex of the rabbit. Proceedings of the Fifth International Neurobiological Symposium "Biological aspects of learning, memory formation and ontogeny of the CNS", **5**: 383-391.
- Yan X.X., Zheng D.S., Garey L.J.** (1992) Prenatal development of GABA-immunoreactive neurons in the human striate cortex. *Dev. Brain Res.*, **65** (2): 191-204.

Dovşanın Beyin Qabığının Quruluşunun Postnatal Ontogenezdə İnkişafı

Ə.H. Hüseynov, X.B. Məmmədov

AMEA A.İ. Qarayev adına Fiziologiya İnstitutu

Məqalədə dovşanın beyin qabığının postnatal ontogenezdə inkişafı təsvir olunub. Beyin qabığı neyronunun çıxıntılarının inkişafı, sinaptik kontaktlarının formalaşması və aksonun myelinləşməsi təsvir olunub. Nəticədə beyin qabığı neyronlarının postnatal ontogenezdə differensiasiyasının qanunauyğunluqları üzə çıxarılıb. Həmçinin beyin qabığının qatlarının və onun afferent-efferent əlaqələrinin formalaşması nəzərdən keçirilib. Müxtəlif qabıq sahələrinin ontogenezdə inkişafının müqayisəli analizi aparılıb. Axırncı onilliklərdə dovşanlarda belə tədqiqatların aparılmaması; nəzərə alaraq dəlillərin analizi və ümumiləşdirilməsi beyin qabığının ontogenezdə inkişafına aid müasir təsəvvürlərin əsasında aparılıb.

Açar sözlər: Baş beyin qabığı, ontogenez, dovşan

Development Of Rabbit Cortex Structure In Postnatal Ontogenesis

A.H. Huseynov, Kh.B. Mamedov

A.I. Garayev Institute of Physiology, Azerbaijan National Academy of Sciences

The article summarizes the data concerning morphological development of rabbit brain cortex in postnatal ontogenesis. The processes of development of neuritis of the cortical neurons, formation their synaptic connections and myelinization of axons are analyzed. As a result, main regularities of differentiation of the cortical neurons in postnatal ontogenesis are revealed. Formation of the layers of brain cortex and afferent-efferent cortical connections is also under consideration. Taking into account that for last decades such studies were not undertaken in rabbits, analysis and generalization of the data are realized based on the modern views on brain cortex in ontogenesis.

Keywords: Brain cortex, ontogenesis, rabbit