

ANNA KOSMAL

Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN
Warszawa

ORGANIZACJA ASOCJACYJNEJ KORY MÓZGOWEJ PŁATA CZOŁOWEGO

WSTĘP

Rozwój ewolucyjny ośrodkowego układu nerwowego u ssaków prowadzi do znacznego zróżnicowania rozmiarów i kształtów mózgowia oraz udoskonalenia jego funkcji. Najintensywniejszym zmianom podlega kora mózgowa stanowiąca ostatnie „piętro” hierarchicznie zbudowanego układu nerwowego. Natomiast rdzeń kręgowy i struktury podkorowe wykazują u różnych gatunków ssaków podobną budowę. Rozwój kory mózgowej biegnie w kierunku zwiększania się liczby komórek nerwowych (w korze mózgu ludzkiego jest w przybliżeniu 14 bilionów komórek). Prowadzi to do coraz silniejszego fałdowania początkowo gładkiej powierzchni kory mózgowej oraz powstawania zakrętów i bruzd o charakterystycznym rysunku, odmiennym u poszczególnych gatunków ssaków. O intensywności procesu fałdowania kory świadczy fakt, że u naczelnych tylko 1/3 całej kory mózgowej znajduje się na powierzchni, natomiast reszta jest zagłębiona w bruzdach. W porównaniu z rozrostem powierzchni kory, jej grubość zmienia się nieznacznie. Największą grubość kora osiąga na szczycie zakrętów (4,5–5,0 mm), a najmniejszą w głębi bruzd (1,5 mm). Rozrostowi powierzchni kory mózgowej towarzyszą zmiany jej cytoarchitektoniki i organizacji połączeń neuronalnych.

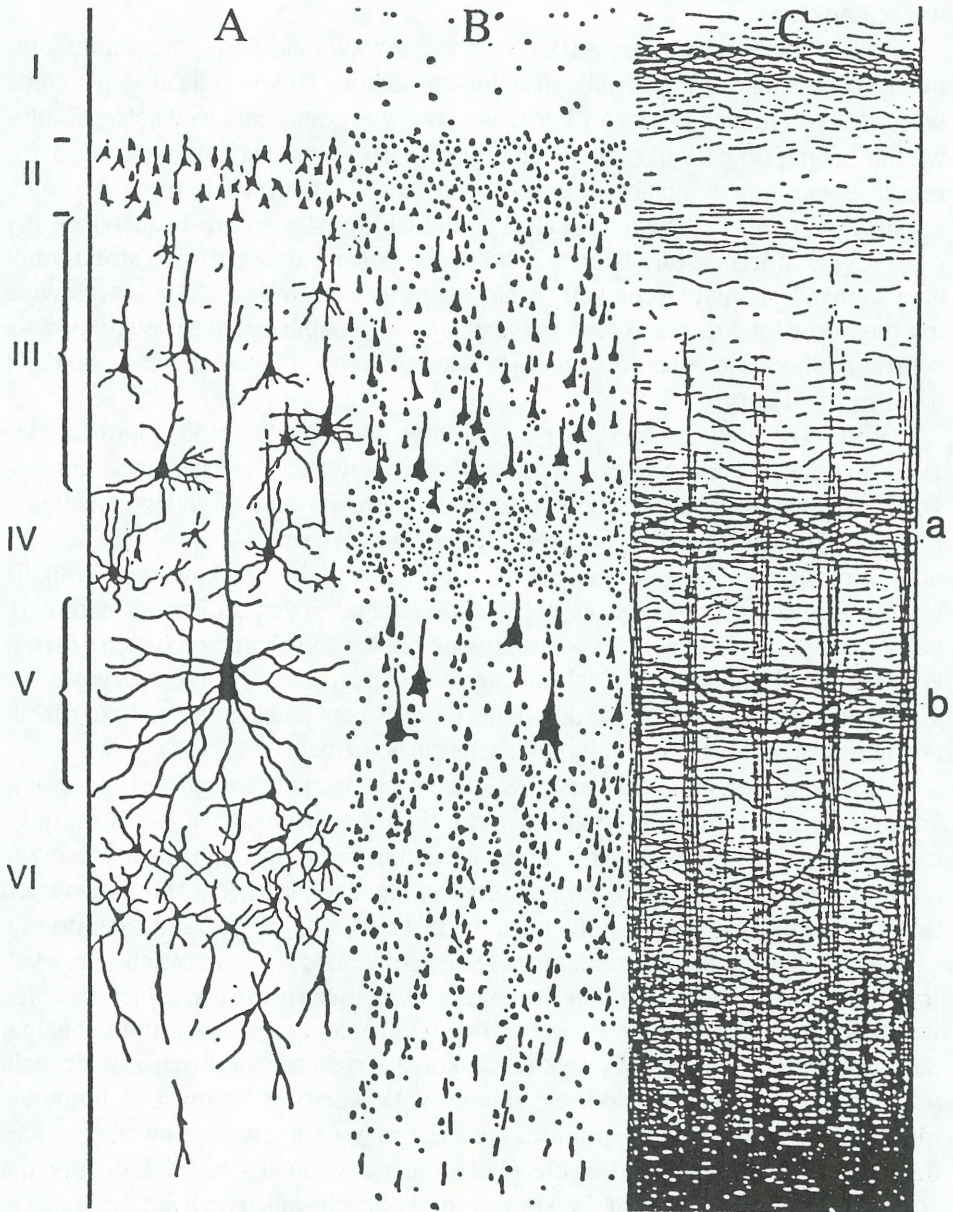
Jedną z okolic korowych najintensywniej rozwijającą się w toku ewolucji jest asocjacyjna kora czołowa. W mózgowiu człowieka zajmuje ona około 1/3 całej powierzchni korowej osiągając najwyższy stopień strukturalnej i funkcjonalnej złożoności. Odgrywa ona istotną rolę w wyższych funkcjach integracyjnych, których różnorodność, mająca swe źródło w bogactwie docierającej do niej informacji, powoduje, że kora ta jest wciąż mało poznana. Porównawcze badania neuroanatomiczne i fizjologiczne tej kory u różnych gatunków ssaków przybliżają nam w znacznym stopniu zrozumienie jej organizacji i sposobu funkcjonowania.

CYTOARCHITEKTONIKA KORY MÓZGOWEJ

W korze mózgowej wyróżniono kilka typów neuronów. Pierwszy — to długo-aksonalny neuron „piramidalny”. Posiada on zróżnicowane wypustki dendrytyczne, to znaczy długi, silny dendryt szczytowy skierowany do powierzchni kory oraz krótsze i delikatniejsze dendryty wychodzące z podstawnej części komórki piramidalnej (rys. 1A). Wysokość ciał tych komórek wynosi średnio 10–50 μm . Drugi typ — to różnokształtne neurony krótkoaksonalne, z dendrytami biegnącymi w różnych kierunkach. Mają one niewielką ilość cytoplazmy, a średnica ich ciał komórkowych wynosi 4–8 μm . Neurony te, objęte wspólną nazwą neuronów „ziarnistych”, działają zazwyczaj w niewielkim obszarze kory mózgowej, mają różną budowę i spełniają różne funkcje. Trzeci, nieco odmienny typ stanowią neurony „wrzecionowate” z biegunowo ułożonymi dendrytami, występujące głównie w skrajnie położonych warstwach korowych.

Podstawową cechą budowy kory mózgowej jest grupowanie się określonych typów neuronów w warstwy korowe. Starsze filogenetycznie okolice kory mózgowej mają niewielką liczbę warstw. Na przykład, kora stara (*archicortex*) i kora dawna (*paleocortex*) mają trzy warstwy. Wraz z rozwojem filogenetycznym i rozrastaniem się płaszcza kory dochodzi do dalszego różnicowania i zwiększenia liczby warstw korowych. W obszarach kory nowej (*neocortex*) rozróżniono 6 głównych warstw korowych. Pola korowe różnią się pomiędzy sobą liczbą i wielkością neuronów w poszczególnych warstwach, gęstością ich ułożenia, dominującym w danej warstwie typem neuronu, jak też pojawieniem się podwarstw.

Ogólny schemat budowy warstw korowych został opisany już w pierwszej połowie naszego stulecia przez Brodmanna i Vogta (rys. 1). Leżąca na powierzchni kory mózgowej warstwa I, drobinowa, zawiera nieliczne komórki nerwowe (wrzecionowate komórki Cajala z horyzontalnie ułożonymi dendrytami). Warstwy korowe II i IV (ziarniste zewnętrzna i wewnętrzna) są zbudowane z gęsto ułożonych drobnych krótkoaksonalnych komórek ziarnistych i nielicznych piramidalnych (rys. 1A, B). Ich dendryty są skierowane zazwyczaj ku warstwie I. Warstwa IV zawiera przede wszystkim liczne komórki gwiaździste. Warstwa ta jest szczególnie rozbudowana w pierwszorzędowych okolicach sensorycznych kory mózgowej. Warstwy III i V (piramidowa zewnętrzna i wewnętrzna) są zbudowane głównie z komórek piramidalnych różnej wielkości (rys. 1A, B). Dendryty szczytowe małych i średnich komórek piramidalnych warstwy III dochodzą do powierzchni kory mózgowej. W warstwie V, w przeciwieństwie do III, obserwuje się średnie oraz liczne duże komórki piramidalne. Największe z nich (wysokość ciał do 100 μm) znajdują się w warstwie V pierwszorzędowej kory ruchowej (komórki Betza). Warstwa VI, zwana warstwą komórek różnokształt-



Rys. 1. Budowa sześciowarstwowa nowej kory. Trzy pionowe kolumny przedstawiają prostopadłe do powierzchni kory wycinki z preparatów histologicznych wybarwionych różnymi metodami.

I–VI. Poszczególne warstwy korowe, I — drobinowa, II — ziarnista zewnętrzna, III — piramidowa zewnętrzna, IV — ziarnista wewnętrzna, V — piramidowa wewnętrzna, VI — komórek różnokształtnych. A. Neurony z wypustkami dendrytycznymi i aksonalnymi. B. Ciała komórkowe różnej wielkości. C. Przebieg wewnętrzzkorowych włókien. Prążki Baillarger'a, a — zewnętrzny, b — wewnętrzny. (wzorowane na opracowaniu Brodmanna i Vogta).

nych, zawiera neurony różnej budowy. Wśród nich obserwuje się liczne komórki wrzecionowate.

Aksony neuronów warstw III, V i VI są głównym źródłem połączeń eferentnych (odchodzących). Neurony piramidalne warstwy III wysyłają aksony przede wszystkim do innych obszarów korowych, tworząc połączenia wewnątrzpółkulowe lub biegną do półkuli przeciwległej jako połączenia międzypółkulowe, natomiast połączenia biegnące z kory do struktur podkorowych biorą początek w warstwach V i VI. Tak więc komórki piramidalne możemy określić jako neurony projekcyjne, a ich aksony tworzące określone połączenia z różnymi strukturami nazywamy systemami projekcji. Małe neurony warstw II i IV są to głównie interneurony. Ich krótkie aksony rozgałęziają się w najbliższym sąsiedztwie ciała neuronu, albo też biegną do sąsiednich warstw korowych względnie nieco dalej do innych pól kory.

Widoczne w korze mózgowej równoległe do powierzchni kory prążki (rys. 1C) zawierają przede wszystkim aksony neuronów tworzących połączenia wewnątrzkorowe oraz asocjacyjne połączenia korowo–korowe. Najwydatniejsze z nich są znane pod nazwą prążków Baillargera (zewnątrzny — w warstwie IV oraz wewnętrzny — w dolnej części warstwy V). Do prążków tych wnikają również końcowe części aksonów projekcji dochodzących do kory (afferentnej), których ciała komórkowe leżą w strukturach podkorowych niższych pięter ośrodkowego układu nerwowego. Ich aksony rozgałęziają się w korze mózgowej na kolaterale ułożone równoległe do powierzchni. Są one szczególnie dobrze rozbudowane w pierwszorzędowych okolicach sensorycznych.

Oprócz organizacji warstwowej w korze mózgowej obserwuje się organizację kolumnową. W obrazie mikroskopowym „kolumny” mogą być widoczne jako cylindryczne formy prostopadłe do powierzchni kory. Są one utworzone przez rzędy neuronów leżących jeden nad drugim, przedzielone pęczkami końcowych rozgałęzień aksonalnych (włókien promienistych), jak też pęczkami dendrytów szczytowych komórek piramidalnych leżących w niższych warstwach korowych (rys. 1C). Organizacja kolumnowa może być obserwowana w jednej, bądź też w kilku warstwach korowych i jest odzwierciedleniem organizacji funkcjonalnej danego pola korowego. Na przykład, w korze somatosensorycznej zakończenia włókien wstępujących są widoczne głównie w IV warstwie korowej. Kolumnowe ułożenie neuronów w całej grubości kory jest zazwyczaj uwarunkowane rozkładem połączeń korowo–korowych. Cylindryczna jednostka takiej kolumny ma średnicę około 200–300 μm . W korowych okolicach sensorycznych organizacja kolumnowa jest wyraźniejsza niż w okolicach asocjacyjnych.

Różnice budowy morfologicznej neuronów korowych, ich wypustek dendrytycznych oraz długość aksonów jest odzwierciedleniem wysokiej specjalizacji zależnej od funkcji jaką spełniają w korze mózgowej. A zorganizowanie ich w warstwy i kolumny jest uzależnione od porządkowania określonych systemów

połączeń zarówno wewnątrzkorowych, jak też ze strukturami leżącymi poza korą mózgową.

KRYTERIA PODZIAŁU KORY MÓZGOWEJ

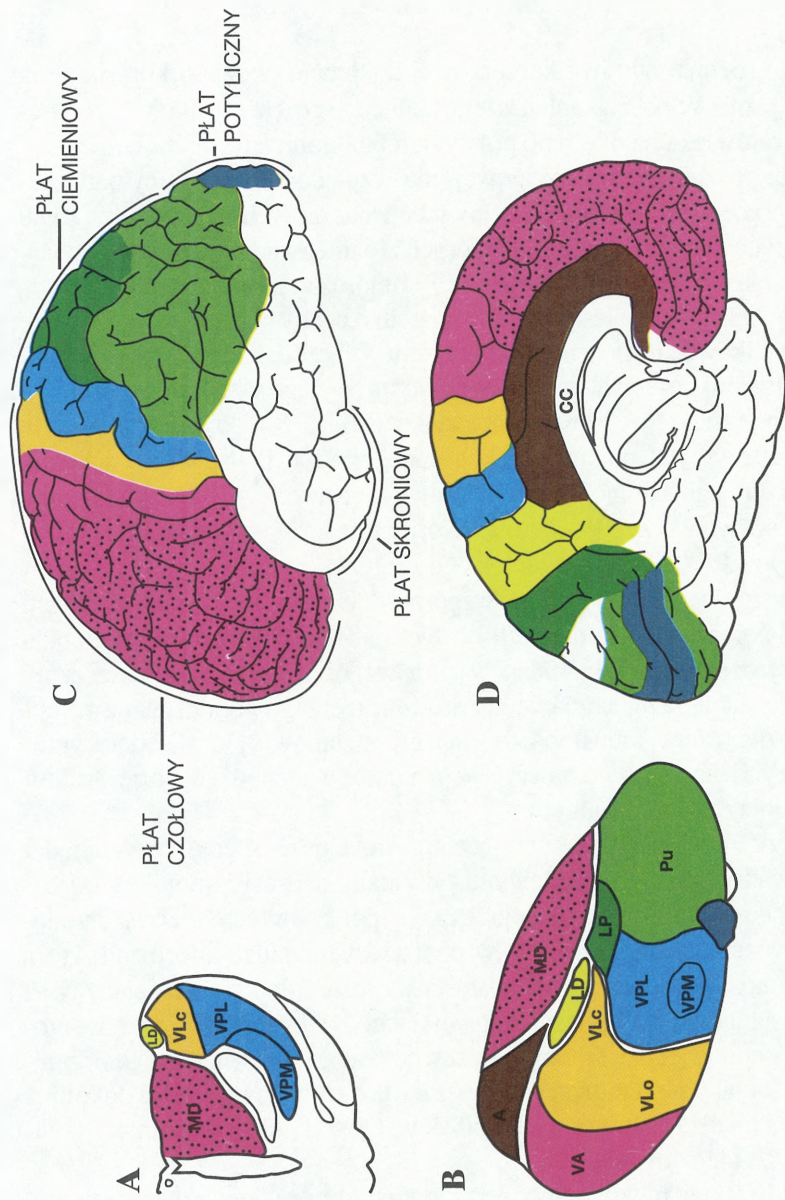
W oparciu o różnice budowy komórkowej dokonano podziału kory na pola cytoarchitektoniczne. W początkach naszego stulecia Brodmann (1909) podzielił korę mózgu człowieka na około 50 pól cytoarchitektonicznych.

Klasyfikacja obszarów kory mózgowej pod względem ich cech cytoarchitektonicznych, opracowana dla mózgu człowieka i naczelnych, nie w pełni zdaje egzamin u niższych gatunków ssaków, u których zróżnicowanie warstw korowych jest znacznie słabsze (szczególnie warstwy IV komórek ziarnistych). Jeśli wyróżnienie danego pola korowego jest trudne w oparciu o cechy budowy komórkowej, można je zidentyfikować na podstawie charakteru połączeń neuronalnych biegnących ze struktur podkorowych, przede wszystkim z jąder wzgórza (*thalamus*). Każda część kory mózgowej jest połączona najsilniej z jednym, określonym jądrem wzgórza, czyli jest polem projekcji danego jądra. Podstawowy schemat układu przestrzennego połączeń wzgórzowo-korowych został opracowany w latach trzydziestych przez Walkera. Kora płata czołowego jest obszarem projekcji jądra przyśrodkowego grzbietowego wzgórza (rys. 2).

Do kory mózgowej poprzez jądra wzgórza docierają dwa typy informacji uzależnione od połączeń dochodzących do tych jąder z niższych pięter układu nerwowego. Wyróżnia się „specyficzne” jądra wzgórza, które w uproszczeniu możemy nazwać stacją przekaźnikową na drodze przebiegu pobudzenia z receptorów sensorycznych danej modalności. Drugą grupę stanowią jądra „asocjacyjne” wzgórza, w których ma miejsce konwergencja połączeń dochodzących ze struktur o różnym charakterze funkcjonalnym.

Obszary kory mózgowej, otrzymujące informacje ze specyficznych jąder wzgórza, nazywamy „pierwszorzęдовymi obszarami sensorycznymi” w odróżnieniu od „parasensorycznych” i „asocjacyjnych” pól korowych. Pierwszorzędowe pola sensoryczne są zaangażowane w podstawową analizę informacji, która jest przekazywana dalej, poprzez pola „parasensoryczne” do kory „asocjacyjnej”. W obszarach „asocjacyjnych” kory mózgowej dochodzi do integracji przetworzonej informacji pochodzącej ze środowiska zewnętrznego i wewnętrznego organizmu. Obszary asocjacyjne stanowią więc obszary kory mózgowej, gdzie dokonuje się kompleksowa analiza różnorodnych bodźców. Obszary te są najsilniej rozwinięte u naczelnych i u człowieka.

Odmienny charakter funkcjonalny reprezentuje kora ruchowa. Neurony głębokich warstw tej kory dają początek zstępującym drogom układu ruchowego, które mają wpływ na aktywność neuronów ruchowych niższych pięter układu nerwowego. Bezpośrednim dowodem funkcji tej kory jest pojawianie się skurczów mięśni określonych części ciała strony przeciwległej w wyniku drażnienia elektry-



Rys. 2. Diagram połączeń wzgórzowo-korowych w mózgu człowieka.

A. Schemat ułożenia jąder wzgórza w przekroju czołowym. B. Schemat ułożenia jąder wzgórza w przekroju podłużnym; jądra wzgórza: A — przednie, MD — przysiódkowe grzbietowe, LD — boczne grzbietowe, LP — boczne tylne, Pu — poduszki, VA — brzuszne przednie, VLo — brzuszne boczne, VPL — brzuszne tylne-boczne, VPM — brzuszne tylno-przysiódkowe. C. Schemat rzutu bocznego półkuli mózgowej człowieka. D. Schemat rzutu przysiódkowego półkuli mózgowej człowieka. Odpowiednimi kolorami oznaczono obszary korowe stanowiące pola projekcji poszczególnych jąder wzgórza. (wzorowane na opracowaniu Carpentera — *Human Neuroanatomy* 1983).

cznego różnych punktów tej kory. Mówimy wówczas o „somatotopowo” zorganizowanej reprezentacji różnych części ciała w pierwszorzędowej korze ruchowej. Podobną „somatotopową” organizację obserwujemy w przyległej i ściśle współpracującej z korą ruchową pierwszorzędowej korze somatosensorycznej.

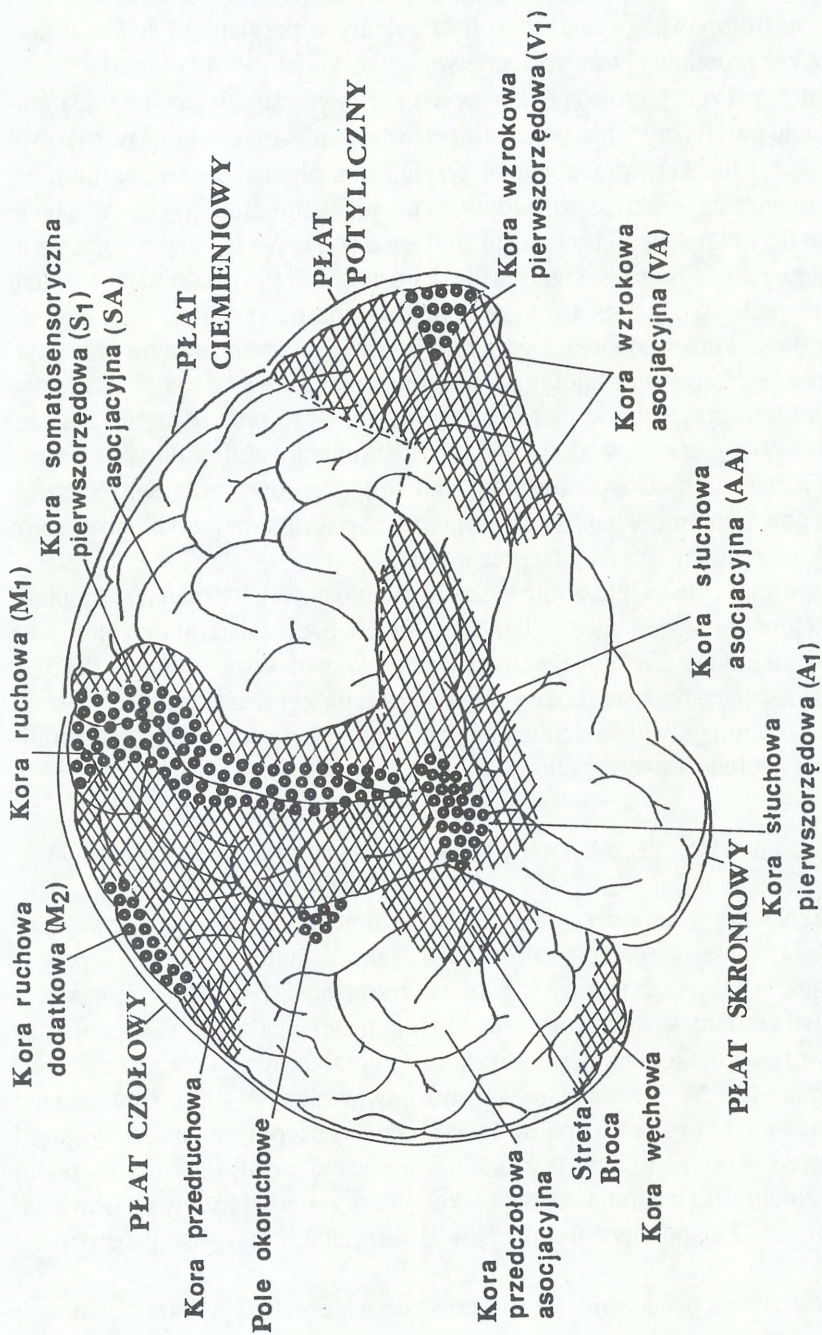
Lokalizację poszczególnych pól korowych w mózgu człowieka obrazuje rysunek 3. W płacie potylicznym jest położone pierwszorzędowe pole kory wzrokowej (V1), nazywanej też korą prążkową ze względu na charakterystyczną budowę warstw korowych ze znacznie rozbudowanymi prążkami Baillargera. W płacie skroniowym leży pierwszorzędowa kora słuchowa (A1). W płacie ciemieniowym jest zlokalizowane pole pierwszorzędowej kory czuciowej (S1), natomiast w płacie gruszkowym podstawnej części mózgu (niewidoczna na rysunku) znajduje się pierwszorzędowa kora węchowa. I wreszcie w bardzo rozbudowanym w mózgu człowieka płacie czołowym znajduje się kora ruchowa i niewielkie pole okoruchowe. Bezpośrednio przyległe do pierwszorzędowych — to pola parasensoryczne, które poprzez pola pierwszorzędowe są związane funkcjonalnie z daną modalnością sensoryczną i często są określane jako drugorzędowe pola sensoryczne. Największą powierzchnię w porównaniu z pierwszo- i drugorzędownymi obszarami sensorycznymi zajmują asocjacyjne pola korowe.

Zróżnicowaniu cytoarchitektonicznemu kory mózgowej odpowiada zróżnicowanie funkcjonalne wynikające z bezpośredniego bądź pośredniego dopływu informacji z układów sensorycznych. Znaczny rozwój kory asocjacyjnej jest istotną cechą różniącą budowę mózgu człowieka od mózgu zwierzęcego. Obszary asocjacyjne kory mózgowej są siedliskiem naszej świadomości, inteligencji, zdolności mowy i zdolności twórczych.

ROZWÓJ FILOGENETYCZNY ASOCJACYJNEJ KORY PŁATA CZOŁOWEGO

Asocjacyjna kora czołowa stanowi obszar nowej kory (*neocortex*), który rozwija się najpóźniej zarówno w filogenezie, jak i w ontogenezie. U niższych gatunków ssaków kora ta jest uboga w komórki ziarniste, co powoduje, że warstwa ziarnista wewnętrzna jest słabo widoczna lub nie ma jej wcale. Położenie tej kory określa wówczas projekcja jądra przyśrodkowego grzbietowego wzgórza (Rose i Woolsey 1948). W przedniej części mózgowia różnych gatunków ssaków określono niewielkie obszary kory, do których dochodzą połączenia z tego jądra (rys. 4). U przedstawicieli rzędu gryzoni, np. u myszy, szczura, świnki morskiej czy królika zidentyfikowano nawet dwa takie obszary: jeden leżący na powierzchni bocznej, drugi na powierzchni przyśrodkowej półkuli mózgowej (Leonard 1969).

U mięsożernych obserwuje się znaczny rozrost asocjacyjnej kory czołowej i zróżnicowanie jej na okolicę przedczołową i przedruchową. W mózgu kota obydwa pola tej kory zajmują około 3,5%, a w mózgu psa już 7% całkowitej powierzchni kory mózgowej. Znacznemu rozrostowi podlega przede wszystkim

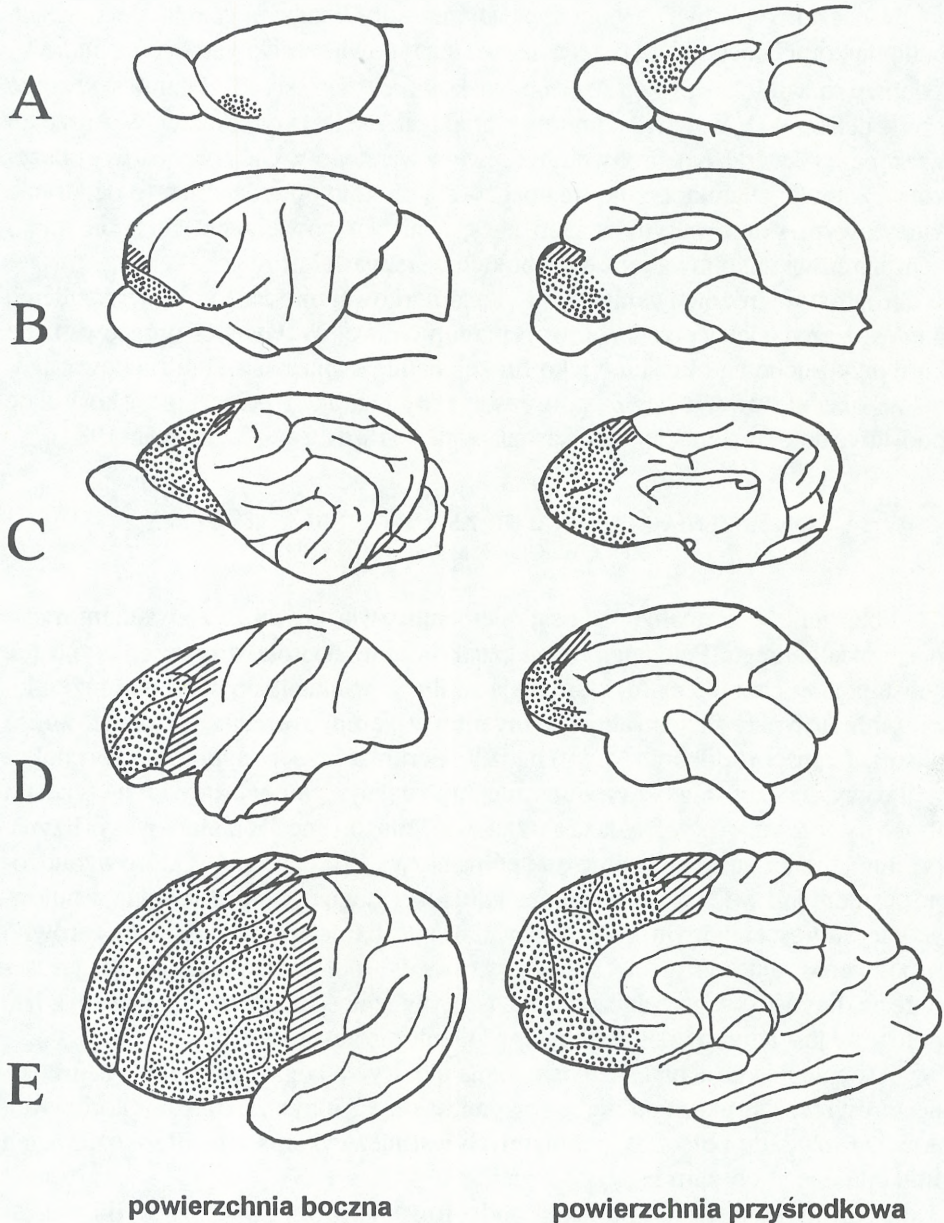


Rys. 3. Mapa kory mózgu człowieka z zaznaczonymi głównymi strefami funkcjonalnymi.

Pierwszorzędowe okolice sensoryczne (●), parasensoryczne okolice korowe (#), asocjacyjne okolice korowe (białe) (wzorowane na opracowaniu Pandy i Yeterian 1984).

część grzbietowo-boczna kory przedczołowej i przedruchowej, pozostając jednak obszarem dość słabo zróżnicowanym pod względem cytoarchitektonicznym.

U naczelnvch asocjacyjna kora czołowa podlega dalszemu rozrostowi. U makaka bezogonowego zajmuje ona około 9% powierzchni korowej, u małp



Rys. 4. Lokalizacja i obszar asocjacyjnej kory czołowej; na schematach mózgowia kilku gatunków ssaków.

A — szczura, B — kota, C — psa, D — makaka bezogonowego, E — małpy człekokształtnej. Kora przedczołowa oznaczona kropkami, kora przedruchowa — kreskami.

człękokształtnych 17%, aby najwyższy stopień rozwoju osiągnąć w mózgu człowieka, gdzie stanowi ona 29% powierzchni korowej. Zwiększeniu ogólnej powierzchni korowej towarzyszy różnicowanie warstw korowych oraz pojawianie się na powierzchni kory czołowej coraz liczniejszych bruzd i zakrętów.

U naczelných obydwu pól asocjacyjnej kory czołowej różnią się znacznie budową komórkową. Kora przedczołowa ma typową sześciowarstwową budowę, z dobrze rozwiniętą wewnętrzną warstwą komórek ziarnistych. Natomiast w korze przedruchowej IV warstwa komórek ziarnistych nie jest wyróżniana. W korze tej występują także duże neurony piramidowe w warstwie V. Cały grzbietowy obszar kory czołowej charakteryzuje się obecnością piramid odwróconych (o dendrycie szczytowym skierowanym w głąb kory, a nie ku powierzchni) oraz licznymi neuronami wrzecionowatymi w głębokich warstwach korowych.

Rozrost i zróżnicowanie budowy komórkowej prowadzi do wyróżnienia u mięsożernych kory przedczołowej i przedruchowej. W dawnych opracowaniach korę przedruchową określano jako funkcjonalnie związaną z korą ruchową, jednakże obecnie uważa się, że polisensoryczny charakter połączeń tej kory daje podstawę do określenia jej jako „asocjacyjnej” (Pandya i Yeterian 1984).

POŁĄCZENIA NEURONALNE ASOCJACYJNEJ KORY PŁATA CZOŁOWEGO U MIĘSOŻERNYCH

Połączenia neuronalne bada się metodami związanymi ze zjawiskiem transportu aksonalnego. Polegają one na „znakowaniu” neuronów oraz ich wypustek substancjami chemicznymi, które mają zdolność wnikania do neuronu i przemieszczania się wraz z ruchem aksoplazmy albo w kierunku od ciała neuronu do końca aksonu (transport odkomórkowy) bądź w kierunku przeciwnym (transport doko-mórkowy, inaczej wsteczny). Substancjami znakującymi neurony i ich wypustki mogą być enzymy (peroksydaza chrzanowa), znakowane 3H aminokwasy (lizyna, prolina), lub też substancje objęte wspólną nazwą fluorochromów, które wzbudzone pasmem fali świetlnej odpowiedniej długości mogą być obserwowane w mikroskopie fluorescencyjnym. Uzyskana w ten sposób informacja mówi nam zarówno o położeniu neuronu macierzystego tworzącego połączenie neuronalne, jak też określa długość owego połączenia, to znaczy odległość pomiędzy miejscem, gdzie położony jest neuron, a obszarem jego zakończeń aksonalnych.

Asocjacyjna kora płata czołowego ma niezwykle bogate połączenia neuronalne zarówno ze strukturami podkorowymi, jak też z innymi okolicami korowymi. Analiza rozkładu połączeń neuronalnych jest niezwykle istotna dla zrozumienia funkcji danego obszaru kory.

Neurony macierzyste projekcji podkorowo-korowej dochodzącej do asocjacyjnej kory czołowej leżą na kilku piętrach ośrodkowego układu nerwowego (Divac i in. 1978, Kosmal i Dąbrowska 1980, Kosmal 1981 a, b, Martinez-Moreno i in. 1987). Najliczniejsze z nich są zlokalizowane w kilku jądrach

struktury zwanej wzgórzem (*thalamus*) stanowiącej część międzymózgowia (*diencephalon*).

Zakończenia aksonalne neuronów niektórych struktur nie rozkładają się równomiernie w asocjacyjnej korze czołowej, lecz dochodzą do ograniczonych jej obszarów tworząc charakterystyczny dla danego połączenia układ przestrzenny. Mówimy wówczas o „układzie topograficznym” połączeń neuronalnych. Połączenia asocjacyjnej kory czołowej z jądrem przyśrodkowym grzbietowym wzgórza (*nucleus medialis dorsalis thalami*) charakteryzuje szczególnie precyzyjny układ topograficzny.

Zakończenia aksonalne z innych struktur mogą rozpraszać się w dużym obszarze kory mózgowej nie wykazując wyraźnej topografii. Źródłem projekcji do dużych obszarów asocjacyjnej kory czołowej są na przykład, niespecyficzne jądra wzgórza linii środkowej oraz miejsca sinawego i jąder szwu.

Pola kory czołowej, do których dochodzą topograficznie zorganizowane aferentne połączenia neuronalne, są zazwyczaj źródłem połączeń korowo-podkorowych, biegnących do tych samych struktur, tworząc tym samym połączenia obustronne (recyprokalne).

Organizacja wszystkich tych połączeń jest podobna u różnych gatunków ssaków niewiele zmieniając się w toku ewolucji, dlatego też zostanie omówiona wyłącznie u mięsożernych. Natomiast najistotniejsze zmiany organizacji połączeń zachodzące w toku ewolucji dotyczą połączeń korowo-korowych, zarówno krótkich, biegnących pomiędzy przyległymi polami korowymi, jak i połączeń długich, „asocjacyjnych”, łączących odległe pola korowe.

Funkcjonalne znaczenie poszczególnych obszarów kory czołowej zależy od lokalizacji ciał neuronów macierzystych będących źródłem projekcji dokorowej. Najwięcej informacji dostarcza nam analiza rozkładu połączeń wykazujących uporządkowany układ topograficzny.

Charakter połączeń neuronalnych ze strukturami podkorowymi i okolicami korowymi świadczy o funkcjonalnej dwudzielności asocjacyjnej kory czołowej w mózgu mięsożernych. Strefa grzbietowa i strefa brzuszna tej kory łączą się ze strukturami o odmiennym znaczeniu funkcjonalnym. Strefa grzbietowa (zarówno pola kory przedczołowej jak też przedruchowej) jest silnie powiązana ze strukturami zaangażowanymi w regulację aktywności ruchowej, w tym również z pierwszorzędowną korą ruchową. Strefa brzuszna jest powiązana przede wszystkim ze strukturami podkorowymi i obszarami korowymi układu limbicznego, zaangażowanymi w regulację zachowania emocjonalnego i motywacyjnego.

POŁĄCZENIA Z JĄDREM PRZYŚRODKOWYM GRZBIETOWYM WZGÓRZA

Asocjacyjna kora czołowa jest polem projekcji tego jądra. Uzyskane przez nas wyniki określają topografię recyprokalnych połączeń pomiędzy korą czołową a jądrem przyśrodkowym grzbietowym wzgórza (Kosmal i Dąbrowska 1980, Kosmal 1981 a, b, Stępniewska i Kosmal 1986 a, b).

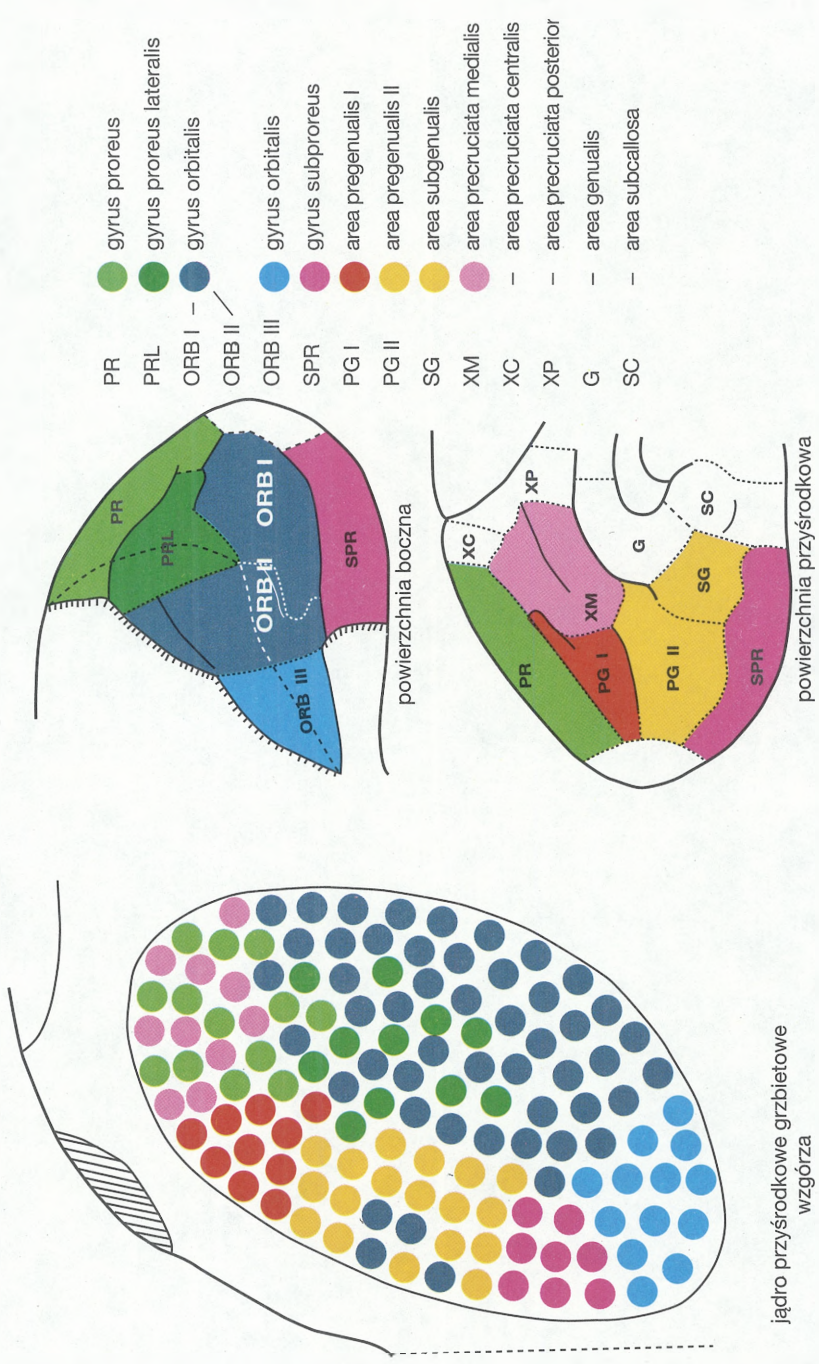
Dane o lokalizacji neuronów macierzystych projekcji dokorowej uzyskano wykonując iniekcje enzymu peroksydazy chrzanowej do niewielkich pól kory czołowej i wyznakowaniu ciał neuronów, których aksony dochodzą do miejsca iniekcji. Analiza rozkładu wstecznie wyznakowanych neuronów (rys. 5) wykazała symetryczny układ projekcji, w której pola korowe, leżące na powierzchni bocznej półkuli mózgowej, otrzymują główną projekcję z części bocznej jądra, natomiast pola korowe powierzchni przyśrodkowej półkuli mózgowej otrzymują połączenia z przyśrodkowej części jądra. Ten prosty układ połączeń jest zaburzony jedynie w środkowej części jądra, gdzie obserwuje się przemieszanie neuronów wysyłających aksony do różnych pól korowych (rys. 5). U naczelnych w obrazie mikroskopowym części przyśrodkowej jądra dominują duże, intensywnie barwiące się neurony. Stąd często segment przyśrodkowy określa się jako „część wielkokomórkową”. U niższych gatunków ssaków populacja dużych neuronów jest znacznie uboższa i rozproszona w całym obszarze jądra.

Obraz rozkładu połączeń eferentnych, biegnących od kory do jądra przyśrodkowego grzbietowego wzgórza, uzyskano wykonując iniekcje enzymu do różnych części jądra przyśrodkowego grzbietowego wzgórza i określeniu lokalizacji neuronów macierzystych tych połączeń w korze czołowej. Iniekcje substancji znakujących do przyśrodkowego i boczego segmentu jądra wzgórzowego ujawniły, że cała strefa brzuszna asocjacyjnej kory czołowej, obejmująca pola korowe leżące zarówno na powierzchni przyśrodkowej jak i bocznej półkuli mózgowej, wysyła projekcję do segmentu przyśrodkowego, natomiast strefa grzbietowa obejmująca pola korowe całej górnej połowy półkuli mózgowej (powierzchni przyśrodkowej, grzbietowej i bocznej) — do boczego segmentu tego jądra (rys. 6).

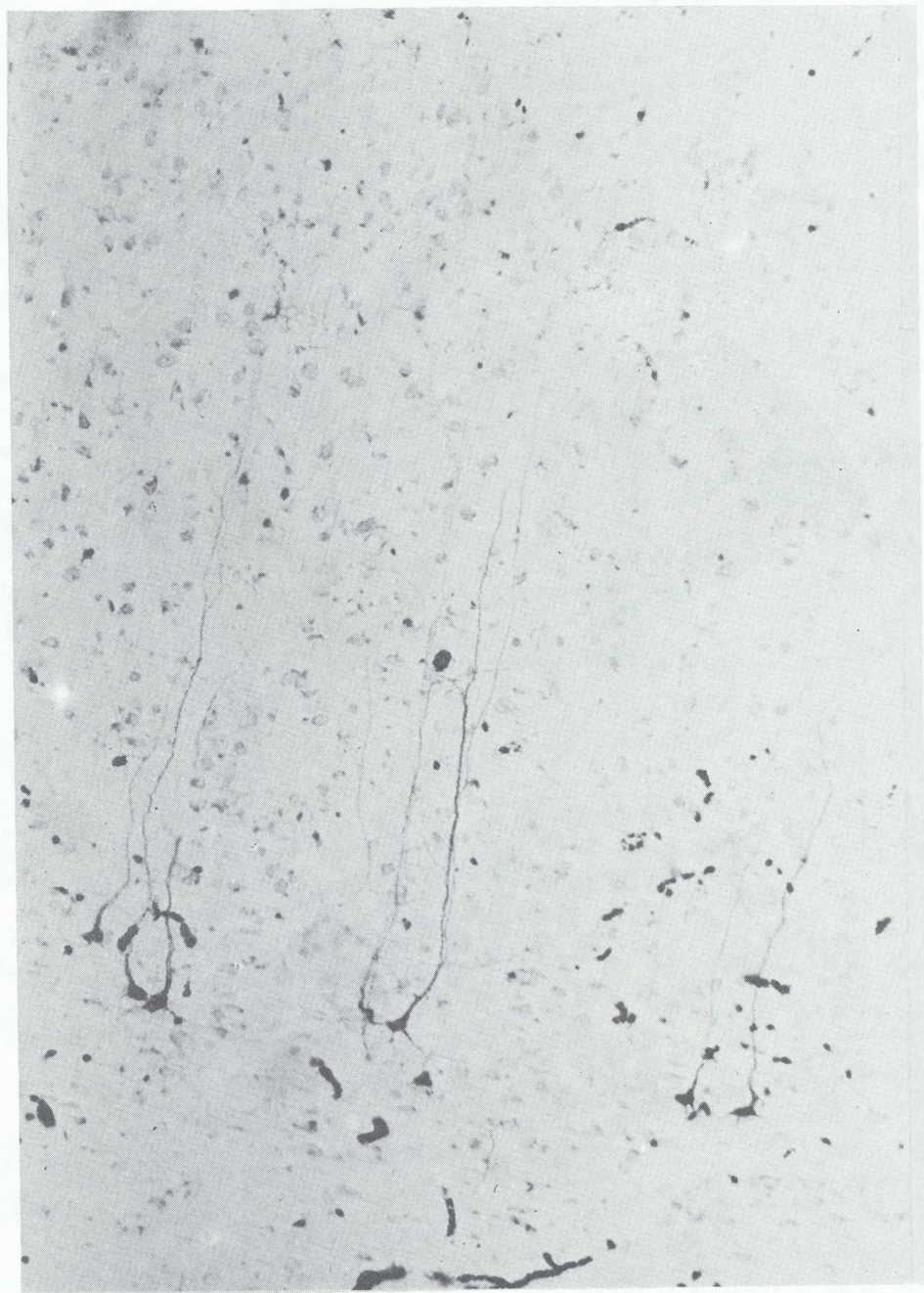
Rozkład tych połączeń określa więc granice obu stref asocjacyjnej kory czołowej, wyznaczając równocześnie niewielkie pole przejściowe, gdzie ma miejsce konwergencja obu projekcji. Neurony macierzyste tych projekcji są położone w głębokich warstwach korowych V i VI (fot. 1).

Na podstawie topografii połączeń pomiędzy asocjacyjną korą czołową a jądrem przyśrodkowym grzbietowym wzgórza dzielimy to jądro na dwa segmenty, analogiczne do podziału kory na strefy. Jądro przyśrodkowe grzbietowe ma charakter asocjacyjny, a więc dopiero znajomość projekcji aferentnych, dochodzących do niego ze struktur układów funkcjonalnych, określa rodzaj wpływu tego jądra na funkcjonowanie stref korowych (Stępniewska i Kosmal 1986a, b, 1989).

Neurony leżące w limbicznych strukturach podkorowych, takich jak przednie jądro węchowe, guzek węchowy, jądro pasma przekątnego, ciało migdałowe oraz przegroda, wysyłają aksony do segmentu przyśrodkowego jądra, który z kolei ma połączenie ze strefą brzuszną asocjacyjnej kory przedczołowej. Ten sam segment jądra otrzymuje ponadto połączenia z pól korowych leżących w brzusznej części półkul mózgowych na powierzchniach bocznych i przyśrodkowych, określanych jako korowe obszary limbiczne. Są to przyśrodkowo-brzusznie położone okolice

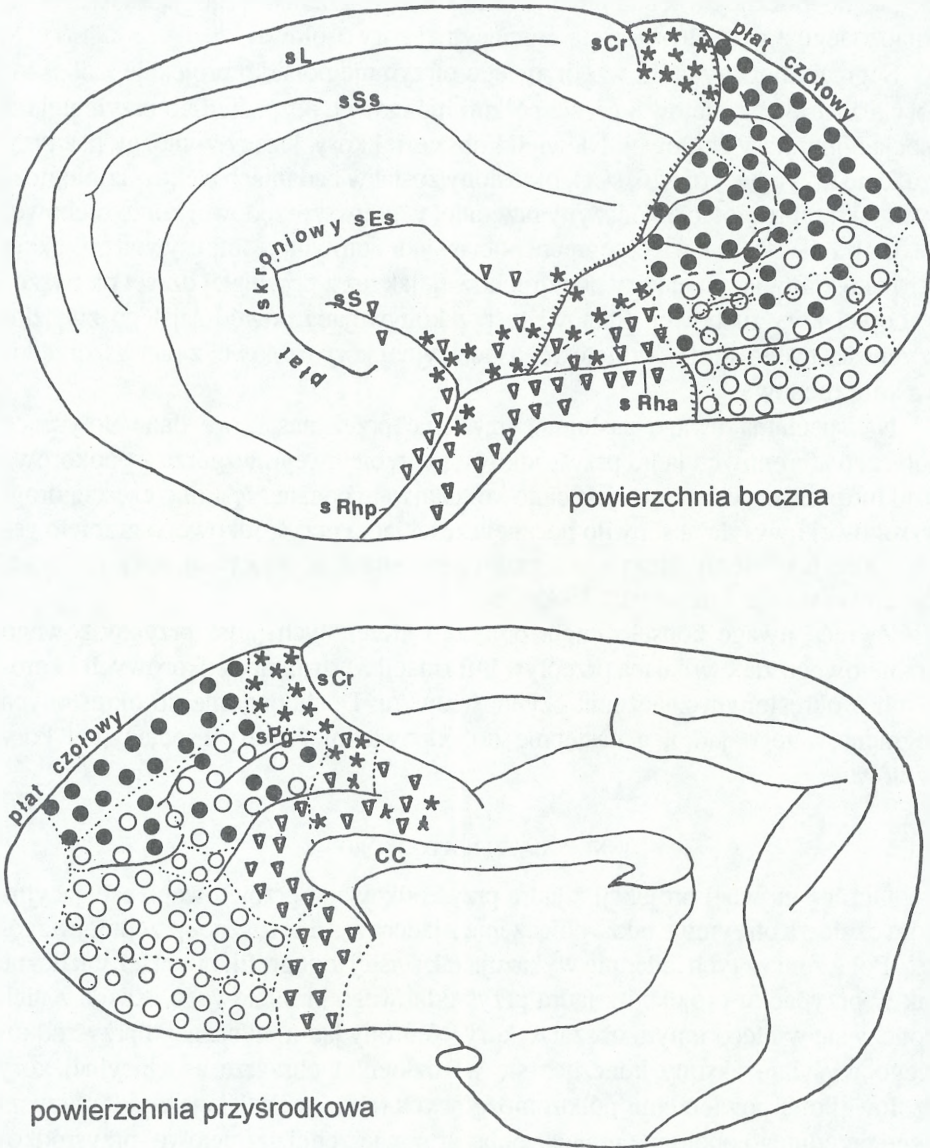


Rys. 5. Rozkład połączeń aferentnych z jądra przysiódkowego grzbietowego wzgórza do asocjacyjnej kory czołowej mózgu psa. Jednakowymi kolorami oznaczono lokalizację neuronów macierzystych w jądrze przysiódkowym grzbietowym oraz obszar zakończeń aksonalnych w asocjacyjnej korze czołowej (z materiałów własnych).



Fot. 1. Mikrofotografia neuronów macierzystych projekcji korowo-wzgórzowej zlokalizowanych w warstwie V kory przedczołowej powierzchni przyśrodkowej półkul mózgowych psa (materiały własne).

podspoidłowe oraz kora gruszkowa (rys. 6). Na powierzchniach bocznych półkul mózgowych jest to kora tylnej części zakrętu oczodołowego oraz kora leżąca w obu ścianach przedniej bruzdy węchowej (rys. 6, sRha).



Rys. 6. Lokalizacja dwóch stref asocjacyjnej kory czołowej oraz obszarów korowych wysyłających projekcje do jądra przyśrodkowego grzbietowego wzgórza na powierzchni bocznej i powierzchni przyśrodkowej.

Strefa grzbietowa (●), strefa brzuszna (○), kora przedruchowa i pole reprezentacji kończyny przedniej pierwszorzędowej kory ruchowej (★), kora limbiczna (Δ), (z pracy Stępniewskiej i Kosmał 1986).

Związek ze strukturami odpowiedzialnymi za zachowanie ruchowe zachodzi poprzez połączenia aferentne neuronów leżących w strukturach podkorowych, takich jak istota czarna, jądro wewnątrzodnogowe oraz jądra mózdzku. Ich aksony biegną do bocznego segmentu przyśrodkowego grzbietowego jądra wzgórza, połączonego z grzbietową strefą asocjacyjnej kory czołowej.

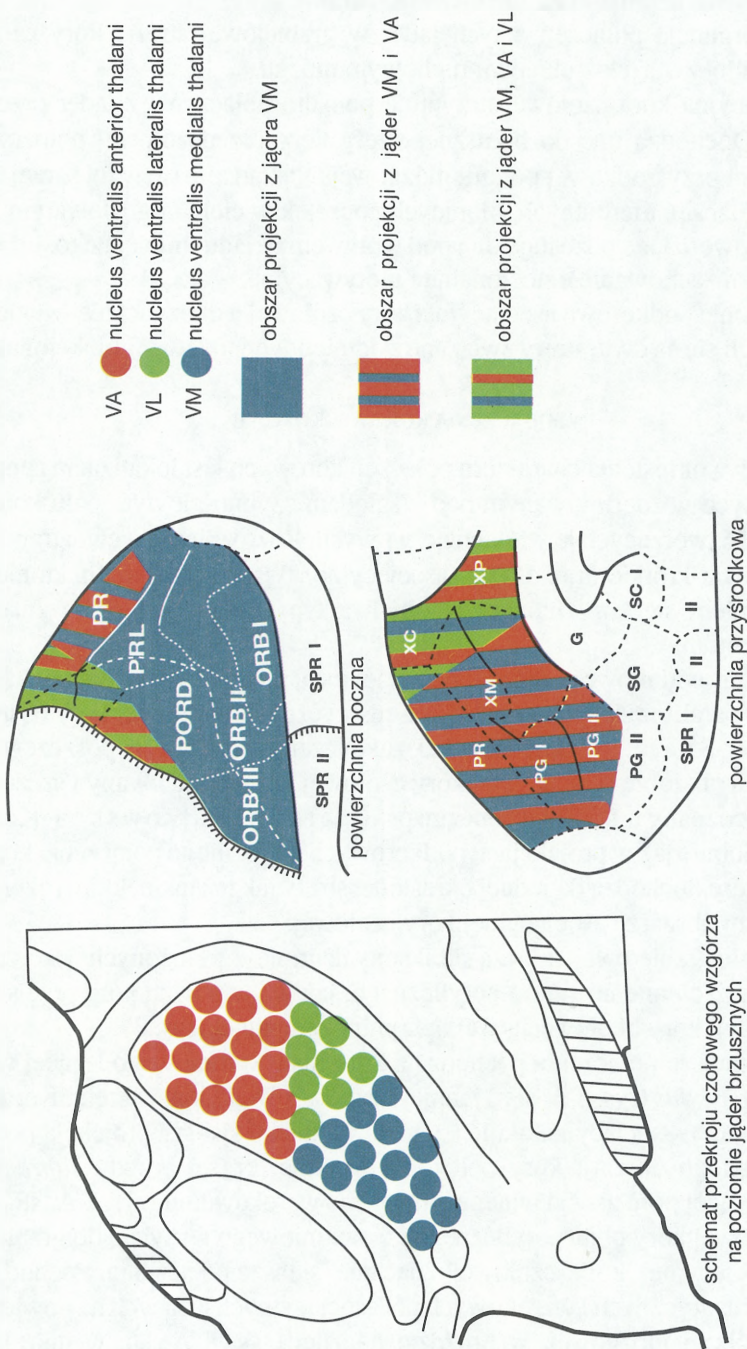
Segment boczny jądra wzgórzowego otrzymuje ponadto projekcję z obszaru kory leżącej w grzbietowej części półkuli mózgowej, bezpośrednio przyległej do asocjacyjnej kory czołowej. Niewielki obszar tej kory, leżący w mózgu psa przy bruzdzie krzyżowej (rys. 6, sCr), określony został w badaniach elektrofizjologicznych jako reprezentacja kończyny przedniej w pierwszorzędowej korze ruchowej (Górska 1974). Tak więc, segment boczny jądra otrzymuje intensywną projekcję zarówno z asocjacyjnej kory przedruchowej, jak też z przyległej części pierwszorzędowej kory ruchowej. Stanowi to przekonujący dowód ścisłego związku czynnościowego strefy grzbietowej asocjacyjnej kory czołowej z pierwszorzędową korą ruchową.

Na specjalną uwagę zasługują uzyskane przez nas nowe dane dotyczące połączeń aferentnych jądra przyśrodkowego grzbietowego wzgórza z podkorową strukturą sensoryczną, jaką jest ciało kolankowate boczne. Jest ono częścią drogi wzrokowej i wysyła aksony do bocznej części jądra przyśrodkowego grzbietowego, które jak wiemy łączy się z grzbietową strefą asocjacyjnej kory czołowej (Stępniewska i Kosmal 1986a, b).

Zwraca uwagę konsekwencja połączeń aferentnych jądra przyśrodkowego grzbietowego zapewniająca przepływ informacji ze struktur podkorowych i korowych o określonym znaczeniu czynnościowym. Dochodzą one do określonych segmentów tego jądra, a następnie do odpowiedniej strefy asocjacyjnej kory czołowej.

INNE POŁĄCZENIA PODKOROWE

Oprócz głównej projekcji z jądra przyśrodkowego grzbietowego asocjacyjna kora czołowa otrzymuje także połączenia z jąder części brzuszno–przedniej wzgórza. Połączenia z tych jąder nie wykazują tak ścisłej topografii, nie są też tak liczne jak w przypadku projekcji z jądra przyśrodkowego grzbietowego. Każde z nich kończy się w nieco innym obszarze kory. Neurony jądra brzuszno–przyśrodkowego wysyłają aksony kończące się w rozległym obszarze asocjacyjnej kory czołowej obu powierzchni półkul mózgowych (rys. 7). Projekcja z jądra brzuszno–przedniego obejmuje mniejszy obszar powierzchni grzbietowo–przyśrodkowej asocjacyjnej kory przedczołowej i przedruchowej, skupiając się głównie w korze przedruchowej. Neurony jądra brzuszno–bocznego wzgórza są głównymi źródłami połączeń biegnących do przyległej kory ruchowej, ale obejmują projekcją również grzbietowo–tyłne pola asocjacyjnej kory czołowej (rys. 7). Połączenia dochodzące do tych jąder (przede wszystkim do brzuszno–przedniego



Rys. 7. Rozkład połączeń aferentnych z jąder brzusznych wzgórza do asocjacyjnej kory czołowej w mózgu psa. Jednakowymi kolorami zaznaczono lokalizację neuronów macierzystych w jądrach wzgórza oraz obszar ich zakończeń w asocjacyjnej korze czołowej (z materiałów własnych).

i bocznego) ze struktur układu pozapiramidowo-mózdkowego włączają je do układu odpowiedzialnego za zachowanie ruchowe zwierząt.

Konwergencja połączeń z tych jąder w grzbietowej strefie kory czołowej potwierdza jej związek z układem ruchowym mózgu.

Asocjacyjna kora czołowa otrzymuje ponadto połączenia z jąder przednich wzgórza. Dochodzą one do brzusznej strefy kory przedczołowej położonej na powierzchni przyśrodkowej półkuli mózgowej. Nakładanie się w tej samej strefie korowej połączeń aferentnych, biorących początek w ciele migdałowatym i podwzgórzu dowodzi, że pozostaje ona pod wpływem układu limbicznego, odpowiedzialnego za zachowanie emocjonalne i motywacyjne.

Połączenia podkorowe asocjacyjnej kory czołowej jednoznacznie świadczą, że kora ta dzieli się na dwie strefy związane z odmiennymi układami funkcjonalnymi.

POŁĄCZENIA KOROWO-KOROWE

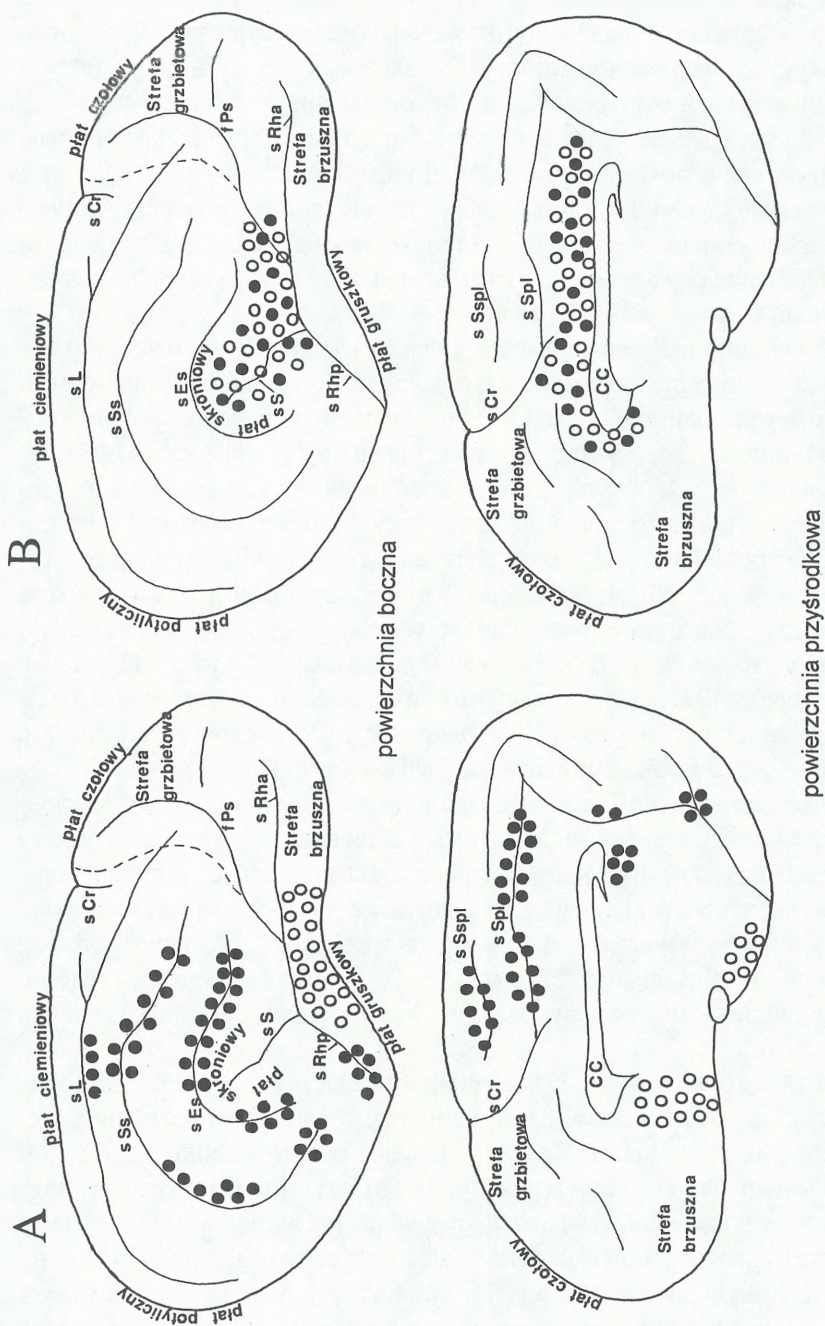
Podstawą określenia charakteru połączeń korowych jest lokalizacja neuronów macierzystych w zdefiniowanym pod względem czynnościowym polu korowym oraz długość tworzących je włókien nerwowych. Rozróżniamy wewnątrzpółkulowe połączenia krótkie oraz długie (asocjacyjne). Wraz z cytoarchitektonicznym różnicowaniem się kory mózgowej obydwa typy połączeń ulegają znacznym przeobrażeniom.

Wewnątrzpółkulowe połączenia asocjacyjne u mięsożernych (pochodzą z limbicznych i paralimbicznych oraz z parasensorycznych pól nowej kory (Cavada i Reinoso-Suarez 1985). Rozkład zakończeń aksonalnych poszczególnych projekcji na obszarze asocjacyjnej kory czołowej jest zróżnicowany i szczególnie dobrze rozpoznany w badaniach mózgu psa (Markow-Rajkowska i Kosmal 1987). Podobnie jak w projekcjach podkorowych wyróżniono połączenia korowo-korowe, które dochodzą do jednej określonej strefy jak też takie, które rozpraszają się w dużym obszarze asocjacyjnej kory czołowej.

W strefie grzbietowej, kończą się aksony neuronów położonych w korze płata skroniowego, ciemieniowego i potylicznego, jak też w polach kory przejściowej (*mesocortex*), kory okołowęchowej i przyhipokampalnej (rys. 8).

Najliczniejsze połączenia pochodzą z kory płata skroniowego leżące w głębi bruzdy *ektosylvius* (rys. 8 A, sEs) i mniej liczne z powierzchni zakrętu. Kora ta jest określana jako asocjacyjna okolica słuchowa. Nieco słabsza projekcja pochodzi z niewielkiego obszaru kory położonej w tylnej części bruzdy *suprasylvius*, odpowiadającej polu asocjacyjnemu słuchowo-wzrokowemu (rys. 8 A, sSs-tył).

Pola nowej kory płata potylicznego i ciemieniowego wysyłają do grzbietowej strefy asocjacyjnej kory czołowej znacznie słabsze połączenia. Pochodzą one z somatosensorycznych i wzrokowych pól asocjacyjnych leżących na powierzchni bocznej półkuli mózgowej, w bruzdzie bocznej (rys. 8 A, sL), w dnie bruzdy położonej poniżej (rys. 8 A, sSs) oraz na powierzchni przyśrodkowej, w bruzdach górnej części półkuli (rys. 8 A, sPl, ssPl). Projekcja ta kończy się głównie w okolicy



Rys. 8. Lokalizacja pól korowych wysyłających połączenia do asocjacyjnej kory czołowej w mózgu psa (połączenia korowo-korowe).

A — pola korowe projekcji specyficznej do strefy grzbietowej (●) i brzusznej (○). Inne oznaczenia w tekście. B — pola korowe projekcji niespecyficznej, symbole przesłane (z pracy Markow-Rajkowska i Kosmal 1986).

przedruchowej, a w mniejszym stopniu w korze przedczołowej. Słaba projekcja dochodzi ponadto do strefy brzusznej z kory okołowęchowej (rys. 8 A, sRhp). Wbrew nazwie, kora ta została zidentyfikowana jako asocjacyjna kora wzrokowa. Wszystkie wymienione pola korowe mają charakter asocjacyjny, a ich połączenia podlegają konwergencji w grzbietowej strefie asocjacyjnej kory czołowej.

Brzuszna strefa asocjacyjnej kory czołowej najbardziej charakterystyczną projekcję otrzymuje z obszarów przejściowej kory limbicznej (rys. 8 A). Są to: podspoidłowe pole korowe leżące na granicy z korą przedczołową na przyśrodkowej powierzchni półkuli oraz przednia i środkowa część kory gruszkowej. Ta ostatnia jest jedynym pierwszorzędowym obszarem kory sensorycznej bezpośrednio połączonym z asocjacyjną korą czołową.

Chociaż w strefie grzbietowej asocjacyjnej kory czołowej mięsożernych obserwujemy konwergencję połączeń sensorycznych, to jednak w połączeniach korowo–korowych dominują związki ze starszymi filogenetycznie polami kory limbicznej i paralimbicznej. Świadczą o tym również połączenia, których aksony są rozproszone w dużych obszarach obu wyróżnionych stref. Intensywna niespecyficzna projekcja pochodzi z paralimbicznej kory wyspowej położonej w obszarze bruzdy i w przedniej części zakrętu Sylwiusza (rys. 8 B, sS). Źródłem rozproszonych połączeń aferentnych do asocjacyjnej kory czołowej jest również kora zakrętu obręczy leżąca na powierzchni przyśrodkowej półkuli mózgowej do przodu i powyżej spoidła wielkiego mózgu (rys. 8 B, cc). Kora zakrętu obręczy zaopatruje cały obszar asocjacyjnej kory czołowej, jednakże obserwuje się silniejsze powiązania jej części przedniej z brzusznie położoną korą przedczołową, a środkowej — z grzbietową strefą asocjacyjnej kory czołowej.

W połączeniach korowo–korowych, podobnie jak w rozkładzie połączeń podkorowych, na granicy obu wydzielonych stref istnieją niewielkie obszary kory przejściowej. Dochodzi tam do konwergencji charakterystycznych projekcji korowych stanowiących o dwudzielności asocjacyjnej kory czołowej mięsożernych. Fakt ten z pozoru mało ważny, w dalszym rozwoju kory mózgowej prowadzi do powstania obszarów asocjacyjnych o wysokim stopniu konwergencji połączeń mających zasadnicze znaczenie w rozwoju specyficznych pól funkcjonalnych mózgu naczelnych.

Krótkie, obustronne połączenia korowo–korowe łączą przyległe pola korowe. Najsilniej łączą się pola tej samej strefy, podporządkowując się podziałowi określonego przez rozkład połączeń. Znacznie słabiej są połączone pola różnych stref nawet w obszarach bezpośrednio przyległych (Rajkowska i Kosmal 1988).

Silne krótkie połączenia wewnątrzkorowe wiążą pola grzbietowej strefy kory przedczołowej i przedruchowej leżące w ścianach bardzo głębokiej w mózgu mięsożernych bruzdy przedsylwialnej (fPs, rys. 8 A i B). Kora przedruchowa jest z kolei połączona z korą ruchową, tworząc sekwencyjny układ krótkich połączeń korowych (Kosmal i in. 1984). Łącznie z opisywanymi poprzednio połączeniami biegnącymi poprzez jądro przyśrodkowe grzbietowe, stanowią one morfologiczne

podłoże bardzo istotnych związków funkcjonalnych asocjacyjnej kory czołowej z pierwszorzędową korą ruchową.

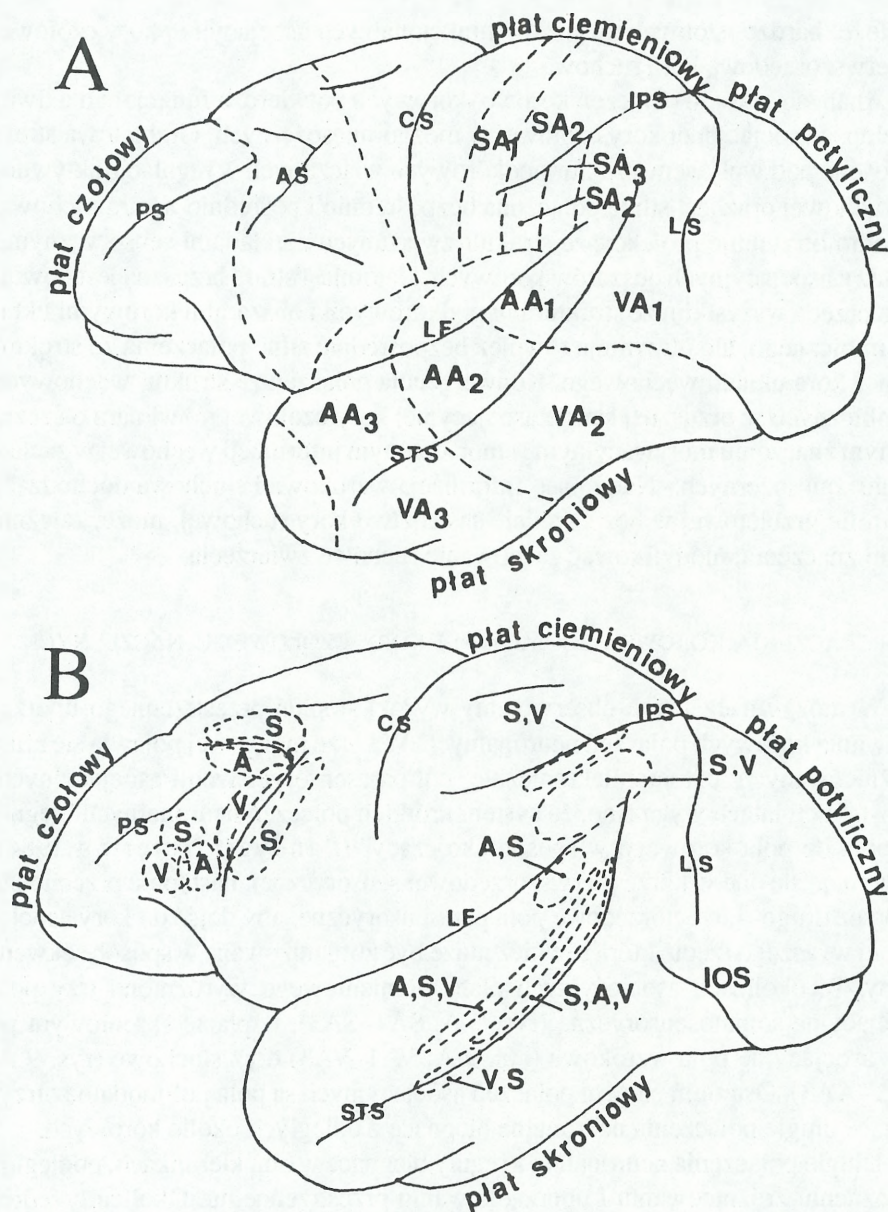
Analiza rozkładu połączeń korowo–korowych potwierdza funkcjonalną dwudzielną asocjacyjnej kory czołowej w mózgu mięsożernych. Grzbietowa strefa pozostaje pod wpływem struktur podkorowych włączonych w regulację aktywności ruchowej oraz jest silnie połączona bezpośrednio i pośrednio z korą ruchową. Ponadto otrzymuje projekcję ze struktur związanych z układami sensorycznymi, jak też z asocjacyjnych obszarów korowych. Natomiast strefa brzuszna jest powiązana przede wszystkim ze strukturami podkorowymi i obszarami korowymi układu limbicznego, ale otrzymuje również bezpośrednie silne połączenia ze strukturami i korą układu węchowego. Konwergencja połączeń ze struktur węchowych i limbicznych w brzusznej strefie asocjacyjnej kory czołowej mówi nam o szczególnym znaczeniu motywacyjnym i emocjonalnym informacji węchowej w zachowaniu mięsożernych. Natomiast informacja wzrokowa i słuchowa dochodząca w strefie grzbietowej w bezpośrednie sąsiedztwo kory ruchowej, może, zależnie od jej znaczenia, modyfikować zachowanie ruchowe zwierzęcia.

POŁĄCZENIA KOROWE ASOCJACYJNEJ KORY CZOŁOWEJ U NACZELNYCH

W mózgu naczelnych obserwujemy wysoki stopień przestrzennego uporządkowania korowych połączeń neuronalnych. W korze mózgowej pojawia się kilka zróżnicowanych cytoarchitektonicznie pól parasensorycznych i asocjacyjnych. W ostatnich latach wykazano, że system krótkich połączeń neuronalnych biegnie od pola do pola korowego w sposób „kroczący” (Pandya i Yeterian 1984). Zaczynają się one w korze pierwszorzędowej sensorycznej, następnie przechodzą poprzez drugo- i trzeciorzędowe pola parasensoryczne, aby dojść do kory asocjacyjnej wyższego rzędu, która również może być zorganizowana w sposób sekwencyjny. W okolicach asocjacyjnych płata ciemieniowego wyróżniono trzy pola asocjacyjne somatosensoryczne (rys. 9 A, SA1–SA3), w płacie skroniowym po trzy asocjacyjne pola wzrokowe (rys. 9 A, VA1–VA3) oraz słuchowe (rys. 9 A, AA1–AA3). Ostatnim etapem połączeń asocjacyjnych są pola polimodalne otrzymujące długie połączenia neuronalne biegnące z odległych okolic korowych.

Długie połączenia neuronalne, z reguły biegnące w obu kierunkach, podlegają znacznemu zróżnicowaniu i uporządkowaniu przestrzennemu. Okolica przedruchowa asocjacyjnej kory czołowej jest powiązana przede wszystkim z asocjacyjnymi polami pierwszego rzędu. Jej część leżąca do tyłu od bruzdy łukowatej (rys. 9 A, AS) jest połączona z pierwszorzędowym polem asocjacyjnym kory somatosensorycznej (rys. 9 A, SA1) położonym w płacie ciemieniowym, natomiast część leżąca w przodzie bruzdy — z pierwszorzędowym obszarem asocjacyjnej kory słuchowej (rys. 9, AA1) płata skroniowego.

Okolica przedczołowa jest związana z asocjacyjnymi polami wyższego rzędu oraz z korą paralimbiczną w sposób przestrzennie uporządkowany. Kora przed-



Rys. 9 A. Lokalizacja obszarów asocjacyjnych zaznaczonych (przerwaną kreską) na schematach powierzchni bocznej mózgowia małpy.

SA1–SA3 — pola asocjacyjne somatosensoryczne; AA1–AA3 — pola asocjacyjne słuchowe; VA1–VA3 — pola asocjacyjne wzrokowe.

B. Lokalizacja pól polimodalnych w płacie ciemieniowym, potylicznym, skroniowym i czołowym powierzchni bocznej mózgowia małpy zaznaczone przerywanymi kreskami.

A — modalność słuchowa; V — wzrokowa; S — somatosensoryczna. AS — bruzda łukowa, CS — środkowa, LF — szczelina boczna, PS — bruzda główna, STS — skroniowa górna (z pracy Pandya i Yeterian 1984).

czołowa powierzchni grzbietowo-bocznej położona powyżej bruzdy łukowatej jest połączona z asocjacyjnymi polami somatosensorycznymi SA2, SA3 tylnej części płata ciemieniowego oraz z korą tak zwanego wieczka ciemieniowego w obszarze bruzdy śródcieniowej (rys. 9 A, B, IPS). Pole korowe położone nieco bardziej do przodu łączy się z drugorzędową korą asocjacyjną słuchową AA2 płata skroniowego, podczas gdy przednia kora przedczołowa leżąca poniżej bruzdy głównej (rys. 9 A, Ps) jest połączona z drugorzędową korą wzrokową VA2 brzusznej części płata skroniowego. I wreszcie, kora przedczołowa części podstawnej mózgowia (kora oczodołowa) oraz powierzchni przyśrodkowej jest połączona z trzeciorzędowymi polami słuchowymi AA3 oraz wzrokowym VA3. Widzimy, że w mózgu naczelnych połączenia związane z przepływem informacji sensorycznej są znacznie bogatsze i obejmują swym zasięgiem znacznie większy obszar asocjacyjnej kory czołowej, niż miało to miejsce u niższych gatunków ssaków.

Układ przestrzenny połączeń kory przedczołowej z korą okołolimbiczną re-spektuje podział kory przedczołowej na strefę grzbietową i brzuszną. Strefa grzbietowa jest połączona z korą zakrętu obręczy, natomiast brzuszna — ze skrajnie przednią częścią (tzw. biegunem) płata skroniowego, obszarem okołowęchowym i zakrętem przyhipokampalnym.

Jednakże zasadniczo nową cechą rozwoju asocjacyjnej kory czołowej w mózgu naczelnych jest pojawienie się pól polimodalnych. Na styku jednomodalnych pól asocjacyjnych zidentyfikowano obszary korowe, w których ma miejsce konwergencja połączeń sensorycznych więcej jak jednej modalności. Takie obszary polimodalne zlokalizowano w kilku miejscach kory mózgowej: w płatach czołowym i skroniowym, na styku płata ciemieniowego i potylicznego (rys. 9 B) oraz w obszarze przyhipokampalnym kory płata gruszkowatego położonym w podstawnej części mózgowia. Dwa z nich są położone na obszarze asocjacyjnej kory czołowej.

Pierwszy obszar polimodalny płata czołowego jest zlokalizowany na obszarze kory przedruchowej, wokół bruzdy łukowatej (rys. 9 B, AS). Do obszaru tego dochodzą połączenia z pierwszorzędowych pól asocjacyjnych związanych z modalnością słuchową AA1, somatosensoryczną SA1 i wzrokową VA1. W miejscu styku obszarów projekcji tworzy się niewielkie pole konwergencji połączeń wszystkich trzech modalności.

Drugi obszar polimodalny leży na bocznej powierzchni kory przedczołowej, poniżej bruzdy głównej (rys. 9 B, PS). Konwergencji podlegają połączenia z drugorzędowych pól asocjacyjnych tych samych trzech modalności: AA2, SA2 i VA2. Niezwykle ważną cechą czołowych pól polimodalnych stanowią bezpośrednie połączenia z polimodalnymi obszarami innych części kory, jak też z układem limbicznym.

Pola polimodalne stanowią więc obszary integracji przetworzonej informacji ze środowiska zewnętrznego i wewnętrznego organizmu.

PORÓWNANIE ORGANIZACJI POŁĄCZEŃ NEURONALNYCH U MIĘSOŻERNYCH I NACZELNYCH

Nasze wyniki sugerują, że w strefie grzbietowej asocjacyjnej kory czołowej mięsożernych możemy obserwować początki procesu konwergencji połączeń polimodalnych. W stosunku do naczelnych organizacja tych połączeń wykazuje dwie podstawowe różnice: 1) zakończenia aksonalne neuronów należących do różnych systemów sensorycznych biegną zarówno poprzez połączenia podkorowo–korowe (wzrokowe, węchowe), jak też połączenia korowo–korowe (słuchowe, węchowe), oraz 2) kończą się w dużych obszarach każdej ze stref asocjacyjnej kory czołowej w sposób znacznie bardziej rozproszony niż u naczelnych. W asocjacyjnej korze mózgu psa konwergencji podlegają przede wszystkim połączenia biorące początek w strukturach związanych z układami ruchowym i limbicznym (Stępniewska i Rajkowska 1989). Konwergencja ta ma miejsce w strefach przejściowych położonych na styku stref korowych, wyznaczonych przez rozkład charakterystycznych projekcji.

W asocjacyjnej korze płata czołowego naczelnych obserwuje się sekwencyjne uszeregowanie krótkich połączeń korowych pomiędzy zróżnicowanymi cytoarchitektonicznie i funkcjonalnie polami korowymi oraz wysoki stopień konwergencji połączeń sensorycznych, skupionych w niewielkich obszarach korowych — polach polimodalnych, zlokalizowanych w kilku miejscach kory mózgowej. Pola te są połączone ze sobą obustronnymi połączeniami asocjacyjnymi z równoczesnym zachowaniem silnych związków z obszarami limbicznymi oraz korą ruchową. Dzięki takiemu kierunkowi rozwoju połączeń korowych mogły powstać w mózgu człowieka wysoko wyspecjalizowane „ośrodki” funkcjonalne, takie jak ośrodki mowy.

Tak więc informacja sensoryczna pochodząca ze środowiska zewnętrznego dociera do kory mózgowej, gdzie w pierwszorzędowej korze sensorycznej podlega opracowaniu pod względem jej podstawowego znaczenia. Częściowo opracowana informacja dochodzi poprzez kolejne połączenia korowe parasensoryczne do asocjacyjnych i w końcu do polimodalnych obszarów integracyjnych, które są również połączone z limbicznymi i paralimbicznymi obszarami korowymi. W korze asocjacyjnej i polach polimodalnych informacje te zostają określone pod względem ich znaczenia emocjonalnego, motywacyjnego oraz podlegają konsolidacji pamięciowej. W końcu, w asocjacyjnej korze czołowej informacje sensoryczne różnych modalności rozpoznające środowisko zewnętrzne oraz informacja z układu limbicznego, mówiąca o stanie wewnętrznym organizmu, podlegają integracji, co przygotowuje organizm do właściwej i zależnej od tych informacji reakcji behawioralnej (Fuster 1984, 1993). Silny i bezpośredni związek asocjacyjnej kory czołowej z pierwszorzędową korą ruchową znajduje swój wyraz

w wykonaniu reakcji ruchowej, której planowanie przypisuje się grzbietowej strefie asocjacyjnej kory czołowej.

ORGANIZATION OF THE FRONTAL LOBE ASSOCIATION CORTEX IN BRAIN

Summary

Enlargement of a brain cortex was accompanied by cytoarchitectonic differentiation of cortical fields and topographic ordering of neuronal connectivity. In lower mammals, the differentiation into cortical layers particularly granular cells into a separate layer IV is less pronounced.

The major changes occur in organization of the distant cortical projections, while afferent connections originating in subcortical structures generally remain similar. In carnivores the topography of frontal association cortex connections suggests a differentiation into two functional areas. The dorsal area, covering prefrontal and premotor cortex, is related to structures responsible for motor activity, as well as receiving connections from distant association sensory fields (auditory, somatosensory, visual). The ventral area receives connections mostly from limbic subcortical and cortical structures that are related to motivational and emotional behavior. Structures of the olfactory system also project to this area.

The main feature of the development of the cortical association areas in primates is its differentiation into several separate cortical fields that are sequentially related by short intracortical connections. In the distant connections, the premotor cortex is related to first-order fields of the other association areas, while the prefrontal cortex is related to association areas of higher order. Polimodal fields are formed where unimodal connections (auditory, visual and somatosensory) undergo intensive convergence together with limbic projections. In the frontal association cortex one of the polimodal field is located in the area of the arcuate sulcus, the other is found below the principal sulcus. A similar organization of connections was the morphological basis for formation of special functional centers in humans.

LITERATURA

- Brodmann K., 1909. *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde*. J. A. Barth, Leipzig.
- Cavada C., Reinoso-Suarez F., 1985. *Topographical organization of the cortical afferent connections of the prefrontal cortex in the cat*. J. Comp. Neurol., 242, 293–324.
- Divac I., Kosmal A., Bjorklund A., Lindvall O., 1978. *Subcortical projections to the prefrontal cortex in the rat as revealed by the horseradish peroxidase technique*. Neuroscience, 3, 785–796.
- Fuster J. M., 1984. *The prefrontal cortex and temporal integration*. [W:] A. Peters, E. G. Jones (red.), Cerebral cortex, vol. 4, 151–177.
- Fuster J. M., 1993. *Frontal lobes*. Current Opinion in Neurobiology, 3, 160–165.
- Górska T., 1974. *Functional organization of cortical motor areas in adult dogs and puppies*. Acta Neurobiol. Exp., 34, 171–203.
- Kosmal A., Dąbrowska J., 1980. *Subcortical connections of the prefrontal cortex in dog's brain. Afferents to the orbital gyrus*. Acta Neurobiol. Exp., 40, 593–608.
- Kosmal A., 1981a. *Subcortical connections of the prefrontal cortex in dog's brain. Afferents to the preorear gyrus*. Acta Neurobiol. Exp., 41, 69–85.
- Kosmal A., 1981b. *Subcortical connections of the prefrontal cortex in dog's brain. Afferents to the medial cortex*. Acta Neurobiol. Exp., 41, 339–356.

- Kosmal A., Markow G., Stępniewska I., 1984. *The presylvian cortex as a transitional prefronto-motor zone in dog*. Acta Neurobiol. Exp., 44, 105–117.
- Leonard C. M., 1969. *The prefrontal cortex in the rat. I. Cortical projection of the mediodorsal nucleus. II. Efferent connections*. Brain Res., 12, 321–343.
- Markow-Rajkowska G., Kosmal A., 1987. *Organization of cortical afferents to the frontal association cortex in dogs*. Acta Neurobiol. Exp., 47, 137–161.
- Martinez-Moreno E., Llamas A., Avendano C., Renes E., Reinoso-Suarez F., 1987. *General plan of the thalamic projections to the prefrontal cortex in the cat*. Brain Res., 407, 17–26.
- Pandya D. N., Yeterian E. H., 1984. *Architecture and connections of cortical association areas*. [W:] A. Peters, E. G. Jones (red.), Cerebral Cortex, vol. 4, 3–61.
- Rajkowska G., Kosmal A., 1988. *Intrinsic connections and cytoarchitectonic data of the frontal association cortex in the dog*. Acta Neurobiol. Exp., 48, 169–192.
- Rose J. E., Woolsey C. N., 1948. *The orbitofrontal cortex and its connections with the mediodorsal nucleus in rabbit, sheep and cat*. Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis., 27, 210–232.
- Stępniewska I., Kosmal A., 1986a. *Distribution of mediodorsal thalamic nucleus afferents originating in the prefrontal association cortex of the dog*. Acta Neurobiol. Exp., 46, 311–322.
- Stępniewska I., Kosmal A., 1986b. *Subcortical afferents to the mediodorsal thalamic nucleus of the dog*. Acta Neurobiol. Exp., 46, 323–339.
- Stępniewska I., Kosmal A., 1989. *Differential projection from the motor and limbic cortical regions to the mediodorsal thalamic nucleus in the dog*. Acta Neurobiol. Exp., 49, 23–37.
- Stępniewska I., Rajkowska G., 1989. *The sensory projections to the frontal association cortex in the dog*. Acta Neurobiol. Exp., 49, 299–310.