

ДІЛЯНКА НЮХОВОГО ГОРБКА ГОЛОВНОГО МОЗКУ: ЇЇ БУДОВА, ФУНКЦІЇ ТА ІСТОРІЯ ВИВЧЕННЯ ЗА УЧАСТЮ ВОЛОДИМИРА БЕЦА

В.В. МЕДВЕДЄВ^{1*}, В.Г. ЧЕРКАСОВ¹, В.В. ВАСЛОВИЧ², В.І. ЦИМБАЛЮК¹

¹ Національний медичний університет імені О. О. Богомольця, бульвар Тараса Шевченка, 13, Київ, 01601, Україна

² Державна установа «Інститут нейрохірургії ім. акад. А. П. Ромоданова НАМН України», вул. Платона Майбороди, 32, Київ, 04050, Україна

E-mail: vavo2010@gmail.com*, elmicroscopy@gmail.com, tsymb777@gmail.com

Автор для кореспонденції — Медведєв В.В., e-mail: vavo2010@gmail.com

Нюховий аналізатор — порівняно проста, однак важлива для реалізації багатьох психічних функцій частина нервової системи, дослідження якої можуть істотно поглибити знання про молекулярні механізми хімічної рецепції, регуляції експресії генів, утворення нових нейронів і формування нейронних мереж у зрілому мозку, а також про патогенез нейродегенеративних і психічних розладів. У статті розглянуто будову і функції нюхового горбка, діагональної смуги Брока і основного ядра Мейнерта, розташованих у межах так званої нюхової кори. На основі численних літературних даних продемонстровано, що ці три структури, попри порівняно просту нейронну будову, помічені у механізмах найскладніших психічних функцій, а зона їх розташування є своєрідним анатомічним мостом між передньою поясною і передньою острівцевою корою, значення яких у психічному процесі важко переоцінити. Поряд із розглядом цих питань, у статті розкрито історичний пріоритет Володимира Беца у цитоархітектонічному описанні нюхового горбка. Також, показано, що у праці В. Беца може міститися інформація про будову діагональної смуги та основного ядра, відкритих раніше, відповідно, П. Брока та Т. Мейнертом. Отже, враховуючи значення розглядуваної частини мозку, можна вважати цитоархітектонічні дані В. Беца щодо будови нюхового горбка і розташованих поряд структур не менш важливими, ніж інші його, визнані фаховою спільнотою, спостереження.

Ключові слова: нейробіологія, нейронна доктрина, нюховий горбок, діагональна смуга Брока, основне ядро Мейнерта, Володимир Бец.

Вступ

Нюховий аналізатор, попри вдавану простоту будови, перебуває у епіцентрі важливої для сучасної біології і медицини проблематики. Перш за все, на відміну від так званих «фізичних чуттів» (зору, слуху і тілесного чуття), нюх разом зі смаком є прикладами «хімічних

чуттів», які з очевидних причин забезпечуються великою кількістю відповідних молекулярних сенсорів (Maßberg, Hatt, 2018; Diepvee et al., 2022; Li et al., 2024; Yusuf and Monahan, 2024). З методологічної точки зору — система «одорант — нюховий рецептор» дозволяє досліджувати механізми молекулярної рецепції загалом (Chiera et al., 2024), що має фундаментальне значення для сучасної біології. А з фізіологічної точки зору — нюхові рецептори, як і рецептори більшості інших видів чуття, виконують набагато ширший спектр функцій, оскільки експресуються у організмі повсюдно (Maßberg, Hatt, 2018; Franco et al., 2025). Іншою важливою особливістю є те, що популяція нейронів нюхової цибулини і нюхового епітелію, незважаючи на низьку регенераційну спроможність нервової системи ссавців (Khueam et al., 2021), оновлюється впродовж усього життя (Gregory et al., 2025), причому, під час дозрівання кожного нового нюхового сенсорного нейрона відбувається регульований складним епігенетичним механізмом перехід від експресії багатьох видів нюхових рецепторів до експресії лише одного (Hussainy et al., 2022; Mohanty et al., 2023; Yusuf and Monahan, 2024). Розуміння цього процесу є одним із ключів до розкриття механізмів регуляції генетичної експресії, природи молекулярної специфічності нейронів, розвитку і регенерації мозку.

Нюховий аналізатор важливий також і з патофізіологічної точки зору, адже розлади нюху спостерігають, окрім іншого, при нейродегенеративних і психічних захворюваннях (Slabik and Garaschuk, 2023). Це обумовлено його будовою: сприйняті сенсорними нейронами одорантні впливи надсилаються у нюхову цибулину, далі, волокнами нюхового шляху — у структури так званої нюхової кори, котрі включають переднє нюхове ядро, ядро

бічного нюхового шляху, нюховий горбок, грушоподібну і бічну енторінальну кору, кіркове мигдалеподібне ядро і *tenia tecta* (Zhang et al., 2024). Таким чином нюховий аналізатор має прямий зв'язок із відділами мозку, відповідальними за складні психічні функції (Sullivan et al., 2015). Не дивно, що він, окрім іншого, ретранслює у мозок викликані зовнішнім диханням впливи на емоційну сферу і когнітивний процес (Tort et al., 2025).

Сучасне розуміння будови і функції нюхового аналізатора (і мозку загалом) ґрунтується на нейронній доктрині, котра у контексті клітинної теорії розглядає основним елементом мозку нейрон (Yuste, 2015). Важливу роль у розкритті нейронної будови мозку відіграли праці Володимира Беца (Betz, 1874; 1881), у яких він, окрім іншого, вперше описав енторінальні острови (Medvediev et al., 2023; 2025), гігантські пірамідні нейрони, названі на його честь (Ramon y Cajal, 1988; von Economo, 2009), гігантські веретеноподібні нейрони, відомі зараз як нейрони фон Економо (Medvediev et al., 2024), а також ряд цитоархітектонічних ознак модульної організації мозку (Medvediev et al., 2025). У цій статті ми розглядаємо будову, функції та історію цитоархітектонічного опису нюхового горбка, діагональної смуги Брока і основного ядра Мейнерта. Ці три структури розташовані у межах нюхової кори, у ділянці передньої пронизаної речовини, яка анатомічно з'єднує передні частини поясної звивини (Mark et al., 1994; Vattoth, Mariya, 2023; Barany et al., 2024) і острівця (Sakamoto et al., 1999; Duvernoy, 1999; Serra et al., 2019) — дві зони розташування гігантських веретеноподібних нейронів (Medvediev et al., 2024).

Нюховий горбок і острови Калеха

Нюховий горбок — невелика парна ділянка основної (базальної) поверхні головного мозку при каудальному початку нюхового шляху, тобто, фактично, між медіальною (присерединною) і латеральною (бічною) нюховими смугами (рис. 1). Нюховий горбок вважають однією із частин однойменної кори (Zhang et al., 2024), елементом базального переднього мозку (Xiong, Wesson, 2016; Reid et al., 2018) і вентрального стріатума (Xiong, Wesson, 2016; Cansler et al., 2020; Murata et al., 2024; Yamagu-

chi, 2024). У людини горбок у геометричному розумінні терміна тяжко виявний (Meyer et al., 1989; Sakamoto et al., 1999), і зону його розташування пов'язують, зазвичай, з ростральною частиною передньої пронизаної речовини, прилеглою до нюхового шляху (Crosby, Humphrey, 1941; von Economo, 2009; Sakamoto et al., 1999).

Кора у ділянці горбка має тришарову структуру (Yamaguchi, 2017): перший шар — поверхневий, молекулярний, або сітчастий, у нього надходять проєкції від нюхової цибулини (Yamaguchi, 2024); другий шар — щільний клітинний; третій — найглибший і найтовстіший, часто позначуваний як мультиформний, або поліморфний, у нього входять асоціативні волокна від грушоподібної кори (Cansler et al., 2020). Загалом тришарова структура горбка тангенційно неоднорідна, зокрема, містить острови Калеха (Xiong, Wesson, 2016; Yamaguchi, 2017), про які йтиметься нижче. Згідно з іншою точкою зору (Meyer et al., 1989) у ділянці горбка виокремлюють частину з чіткою кірковою тришаровою будовою і частину («сар/hilus regions»), котра не має жодних ознак ламінарного групування нейронів, містить в основному дрібні, карликові і зернисті клітини, острови зернистих клітин (острови Калеха), і у людини відповідає проміжній (відносно передньо-задньої осі) ділянці передньої пронизаної речовини, де у мозок найінтенсивніше входять артеріальні гілки.

Основні клітини горбка — середні за розміром нейрони, що продукують медіатор гамма-аміномасляну кислоту — ГАМК (Yamaguchi, 2024). ГАМК-ергічні інтернейрони горбка можуть коекспресувати парвальбумін, кальретинін і кальбіндин, вазоактивний інтестинальний пептид, нейропепид Y, соматостатин, рилін і холецистокінін (Cansler et al., 2020). У речовині горбка виявлено експресію різних підтипів рецепторів ГАМК_A і ГАМК_B, переносників ГАМК першого і третього типу, різних субодиниць кількох типів рецепторів глутамату, семи сімейств серотонінових рецепторів, переносника серотоніну і переносників моноамінів, рецепторів і переносника дофаміну, субодиниць мускаринових і нікотинових рецепторів ацетилхоліну, переносника ацетилхоліну, ацетилхолінестерази, деяких видів адренорецепторів, попередників опіатів (препродинор-

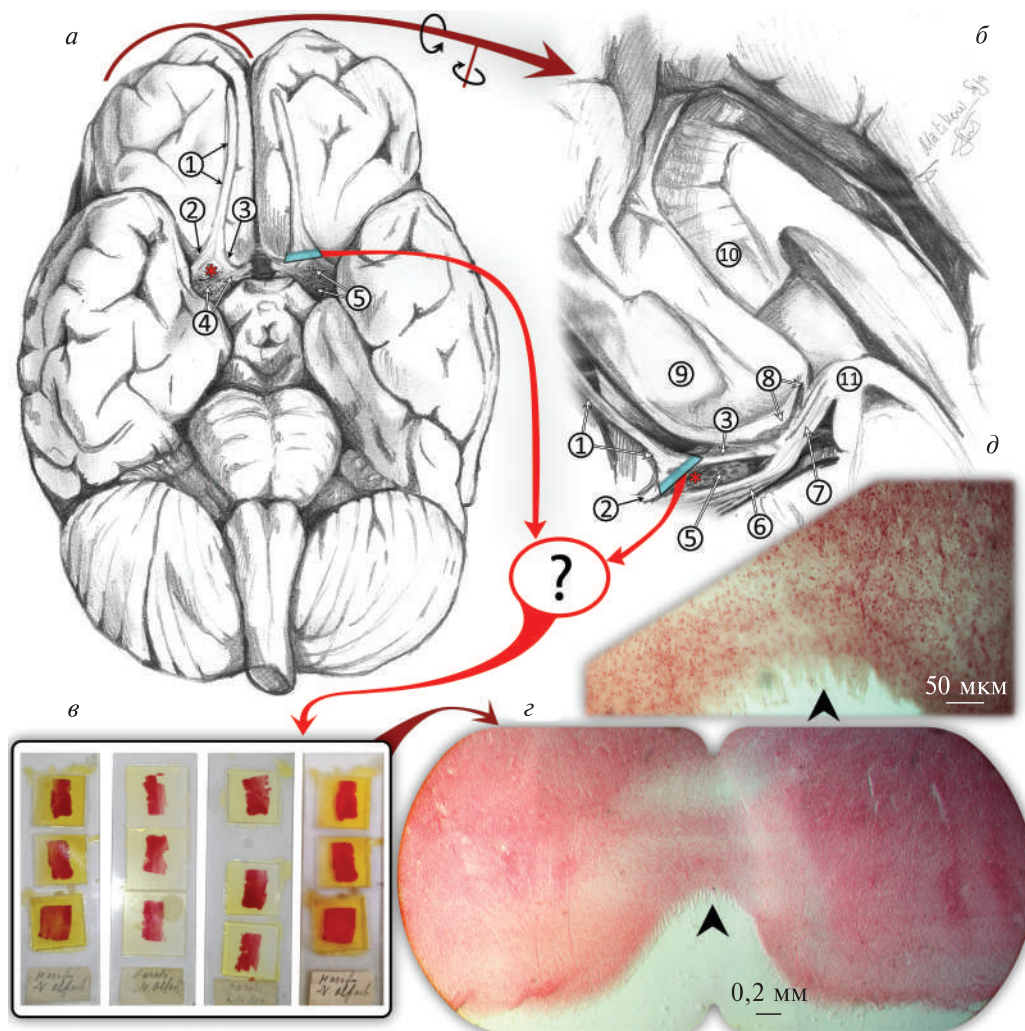


Рис. 1. Структури ділянки передньої пронизаної речовини. *а* — вигляд мозку з базальної поверхні (схема). *б* — ділянка передньої пронизаної речовини з відпрепарованою діагональною смугою Брока при погляді на передню частину правої півкулі зсередини і знизу (схема). *в* — гістологічні препарати В. Беца з його власноручними підписами, які, на нашу думку, свідчать: «Начало *N. olfact*», тобто, «початок нюхового нерва»; можливе розташування зони зрізів мозку позначено синіми пластинками. *г* — панорамне зображення одного із препаратів, утворене суміщенням двох суміжних полів зору за малого збільшення. *д* — зона виямки (позначено на двох сусідніх частинах рисунка голівками стрілки), на нашу думку, може бути ділянкою між медіальною і латеральною нюховими смугами перед їхнім злиттям у нюховий шлях. Інші умовні позначення: 1 — правий нюховий шлях; 2 — бічна (латеральна) нюхова смуга; 3 — присерединна (медіальна) нюхова смуга; 4 — волокна горизонтальної ніжки діагональної смуги Брока (*а*); 5 — передня пронизана речовина лівої (*а*) чи правої (*б*) півкулі; 6 — горизонтальна і 7 — вертикальна ніжка діагональної смуги Брока (*б*); 8 — ділянка прикінцевої звивини; 9 — ділянка кори, спереду від підмозолистої звивини (умовно — пряма звивина, поле Бродмана 12); 10 — ділянка основи дзьоба мозолистого тіла; 11 — ділянка між тілом склепіння (ззаду), передньою спайкою (внизу) і вертикальною ніжкою діагональної смуги Брока (спереду); червона зірочка (*) на рис. 1, *а* і *б* — примірна ділянка розташування нюхового горбка. Методика забарвлення препаратів (*г*, *д*) — Betz, 1873; методика фотофіксації (*г*, *д*) — Medvediev et al., 2023. Колористичну оптимізацію зображень (*г*, *д*) і суміщення двох полів зору (*г*) виконано інструментами Adobe Photoshop (CC 2017; Adobe Systems Inc., США) на персональному комп'ютері. У якості взірців для зарисовок мозку (*а*, *б*) використано фотографії з праць Н.М. Duvernoy, 1999 (*а*, *б*), а також С. Serra та співавт., 2019 (*б*)

фіну та препроенкефаліну), трьох видів опіатних рецепторів, естрогену і рецептору до нього, окситоцину і рецептору до нього, нейротензину, нейропептиду Y і речовини P, синтази оксиду азоту і одного з посередників його впливу — розчинної гуанілатциклази (Cansler et al., 2020; Yamaguchi, 2024).

За різними даними (Haberly, Price, 1978; Yamaguchi, 2024), горбок володіє реципрокними чи однобічними зв'язками з нюховою цибулиною, з іншими ділянками нюхової кори, з мигдалеподібним тілом, з різними частинами префронтальної кори, бічною частиною гіпоталамуса, з медіодорзальною і пришлуночковою частиною таламуса і з ветральним полем покриву. Причому, від вентрального поля покриву горбок отримує інтенсивні дофамінергічні входи (Yamaguchi, 2024). Також горбок віддає масивні проєкції у вентральний палідум (Ibid.).

Нюховий горбок важливий для функції нюхового аналізатора, емоційно-мотиваційної і поведінкової сфери (Ikemoto, 2007; Yamaguchi, 2017; Murata, 2020; Murata et al., 2024; Yamaguchi, 2024). Зокрема, його мережі відповідальні за долучення нюхової інформації до формування цілеспрямованої (Xiong, Wesson, 2016) і мотивованої запахом харчової поведінки (Murata, 2020), а від експресованих нейронами горбка опіоїдів і їхніх впливів на мозок може залежати пов'язане з нюховим сприйняттям харчове задоволення і якість життя в цілому (Murata et al., 2024). Пластичність нейронних мереж за участю горбка розглядають як один із елементів механізму поведінкового навчання, наприклад, залежного від нюхового сприйняття (Yamaguchi, 2024).

Обговорюють роль горбка у патогенезі хвороби Паркінсона, дементивних розладів із вмістом тілець Леві, хвороби Альцгеймера і легкої черепно-мозкової травми (Cansler et al., 2020). Участь горбка у формуванні корелятивів винагороди (Ikemoto, 2003, 2007), мабуть, є основою для його ролі у патогенезі щонайменше хімічних залежностей (Ikemoto, 2007). На цю ж думку наводять дані щодо експресії ендогенних опіоїдів нейронами горбка (Murata et al., 2024).

Однією із цитоархітектонічних особливостей нюхового горбка є так звані острови Калеха — приповерхневі щільні скупчення дрібних, зернистих нейронів, з максимальним діамет-

ром соми 6–10 мкм (Meyer et al., 1989), до складу яких відносять великий острів Калеха, так звані типові острови і невеликі кластери, розкидані по інших ділянках базального переднього мозку (Meyer et al., 1989; Hsieh, Puche, 2013). У центральних, малоклітинних ділянках островів описують також нечисленні додаткові нейрони середнього (10–20 мкм) і великого (20–35 мкм) розміру (Hsieh, Puche, 2013). Основний медіаторний фенотип островів ГАМК-ергічний (Krieger et al., 1983; Hsieh, Puche, 2013; Zhang et al., 2021), ймовірна також присутність і холінергічних нейронів (Fallon et al., 1983; Phelps, Vaughn, 1986; Talbot et al., 1988; Butcher et al., 1992; Oh et al., 1992; Schäfer et al., 1998). Щонайменше у миші острови утворюються після народження; попередники островних нейронів походять з тієї ж ділянки і у той же час, що і попередники нейронів нюхової цибулини (Hsieh, Puche, 2013), а їхня міграція здійснюється у межах так званої вентральної міграційної маси, відмінної від рострального міграційного потоку (De Marchis et al., 2004; Hsieh, Puche, 2013). Мабуть тому припускають можливість постнатального утворення нейронів островів і у людини (Inta et al., 2011, 2016; Direktor et al., 2024).

У островах Калеха виявлено експресію різноманітних білків, пептидів та інших факторів, серед яких найважливіші наступні (наводимо окремі праці):

1) субодиниці рецепторів глутамату (Shigemoto et al., 1992; Bischoff et al., 1997; Kinoshita et al., 1998), ГАМК (Richards et al., 1987; Benke et al., 1991; Riedel et al., 1998), ацетилхоліну (Wirtshafter, Osborn 2004), серотоніну (Morilak et al., 1993; Watts et al., 1994; Roberts et al., 2002; Suwa et al., 2014), адреналіну й норадреналіну (Rainbow et al., 1984; Dossin et al., 2000), дофаміну (Ridray et al., 1998; Ciliax et al., 2000; Davoodi et al., 2014), канабіноїдів (Gong et al., 2006), гістаміну (Bouthenet et al., 1988), нейротензину (Sarret et al., 2003), окситоцину (Broad et al., 1999), вазопресину (Szot et al., 1994), мелатоніну (Lacoste et al., 2015), соматостатину (Stroh et al., 1999), галаніну (Kolakowski et al., 1998), нейропептиду Y (Dumont et al., 1996), нейрегуліну (Neddens, Buonanno, 2011), естрогенів (Fallon et al., 1983; Brailoiu et al., 2007) і андрогенів (Fernández-Guasti et al., 2000);

2) нейротрофін 3 (Zhou, Rush, 1994) і епіде-
рамальний фактор росту (Fallon et al., 1984);
3) нейропептиди і нейромодулятори (Fallon et
al., 1983; Merchenthaler et al., 1997; Whitcomb
et al., 1997; Ridray et al., 1998; Hurd et al., 1999;
Cheng et al., 2006).

Нейрони островів Калеха загалом володіють
зв'язками з рядом структур нюхової і лібмічної
системи, вентральною частиною смугастого
тіла, з деякими ядрами гіпоталамуса і тала-
муса, з повідцем, з чорною речовиною і вен-
тральним полем покриву, а також з ділянкою
шва (Fallon et al., 1978; Fallon, 1983; Luskin,
Price, 1983; Inta et al., 2011; Novejarque et al.,
2011; Hsieh, Puche, 2013). Нейрони остро-
вів також отримують проєкції від скроневої
кори (van Hoesen et al., 1976; Inta et al., 2011)
і блакитного місця (Rodrigo et al., 2002). Се-
ред аферентів островів присутні дофамін-,
норадреналін-, холецистокінін-, енкефалін-,
речовина-Р- і ГАМК-ергічні волокна (Fallon
et al., 1983; Rodrigo et al., 2002), а також, можли-
во, серотонінергічні, лютетин-релізінг-гормон-
позитивні (Rodrigo et al., 2002) і холінергічні
(Talbot et al., 1988) волокна.

На даний час відома участь островів Калеха
у нюховому сприйнятті і у пластичності ню-
хового аналізатора (Adjei et al., 2013), у фор-
муванні корелятив отримання винагороди (De
Marchis et al., 2004; Novejarque et al., 2011) і у
формуванні депресивних станів (Zhang et al.,
2023), у множинних функціях ендоканабіноїд-
ної системи (Gong et al., 2006), у регуляції
серцево-судинної системи (Calaresu et al., 1994;
Meyer et al., 1994; Dun et al., 1995; Graham et
al., 1995; Rodrigo et al., 2002; однак, дивіться
дані Kirouac, Pittman, 1999), можливо, у регу-
ляції регіонарного кровоплину у смугастому
тілі і у базальному передньому мозку (Meyer
et al., 1994; Shapoval, 1999; Rodrigo et al., 2002;
Dovgan et al., 2007; Inta et al., 2011), у термо-
регуляції (de Vente et al., 2001), у регуляції
системних імунних реакцій (Engström et al.,
2003), у формуванні репродуктивної поведін-
ки (Rodrigo et al., 2002; Agustín-Pavyn et al.,
2014), зокрема, опосередкованої феромонами
(Lanuza et al., 2008), а також у формуванні по-
ведінки самоогляду (Zhang et al., 2021, 2023)
і у пов'язаній з нею соціальній комунікації
(Zhang et al., 2022).

Зважаючи на участь островів Калеха у фор-
муванні корелятив отримання винагороди (No-
vejarque et al., 2011), у тому числі наркотичної
природи (De Marchis et al., 2004), раціонально
припускати їхню роль у патогенезі залежност-
тей. Підозрюють також роль островів у розвит-
ку психічних (у тому числі мнестичних) роз-
ладів на тлі відповідної локальної чи глобаль-
ної церебральної ішемії (Rodrigo et al., 2002).
На думку деяких дослідників, порушення утво-
рення чутливих до дофаміну нейронів островів
Калеха у зрілому мозку є одним із важливих
елементів патогенезу шизофренії (Inta et al.,
2011, 2016; Direktor et al., 2024). Острови Кале-
ха можуть також брати участь у ретрансляції
впливу на мозок діоксинів (Kimura et al., 2021).

Загалом, на наш погляд, острови Калеха є
непересічними структурами мозку, через які
на функцію психічної сфери впливає не лише
стан серцево-судинної системи, а й локальні
тканинні реакції мозку — регулюючи утворен-
ня у цій ділянці нових нейронів. Можливо, із
цим пов'язаний часто спостережуваний тісний
просторовий зв'язок островів із судинами пе-
редньої пронизаної речовини (Meyer et al., 1989).

Цитоархітектонічний опис нюхового горбка

Володимир Бец у праці 1881-го року (Betz,
1881) навів до цього часу непомічений цито-
архітектонічний опис нюхового горбка, назва-
ного автором «tuber olfactorium», або «нюхо-
вим підвищенням», яке він розглядав як «кін-
цеву внутрішню межу орбітальних звивин». Бец
повідомляє, що кора «нюхового підвищення і
його навколишніх частин має дуже широкий
перший шар, маленькі пірамідки (і їх дуже
мало), великий зернистий шар і великі кліти-
ни п'ятого шару, розташовані як у *gyrus cinguli*»
(переклад з рос. варіанту статті — Бец, 1882,
нім. варіант аналогічний). Зважаючи на дату
закінчення російського тексту статті (15 лис-
топада 1880 р.; Бец, 1882) і дату виходу німець-
кого варіанту відповідної її частини (26 березня
1881 р.; Betz, 1881), думка про те, що перший
опис ділянки нюхового горбка надано S. Ganser
у праці 1882 року (Stephan, 1975; Millhouse,
Heimer, 1984) — сумнівна. Хоча, безумовно,
опис цієї ділянки у Ganser (1882) ширший і
детальніший.

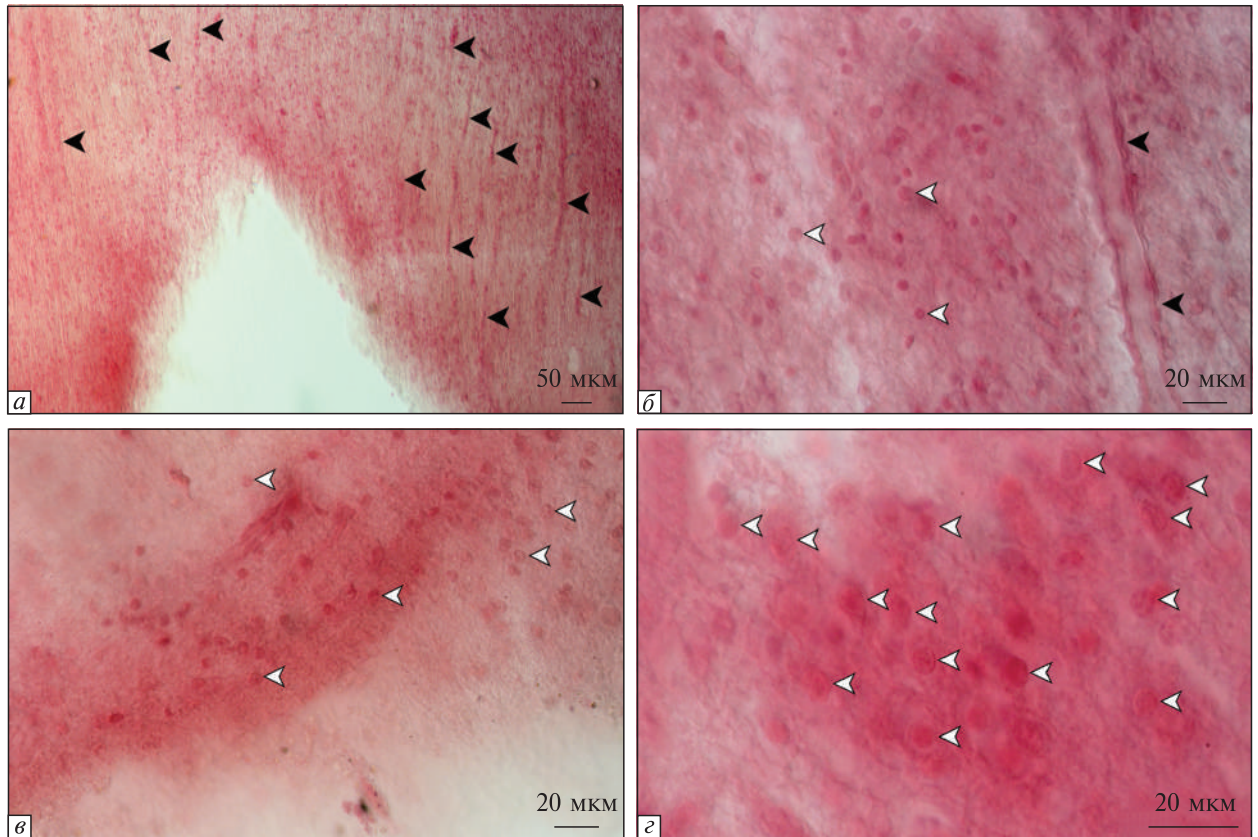


Рис. 2. Нейрогістологічні препарати Беца, які можуть стосуватися ділянки розгалуження нюхового шляху на бічну і присерединну нюхову смугу (рис. 1). Забарвлення карміном (Betz, 1873). Щодо природи виямки на рис. 2, *a* — див. рис. 1. Виразно видно численну популяцію дрібних зернистих клітин (окремі з них вказано білими голівками стрілок, *б–г*) і перпендикулярні до поверхні мозку смужки судин невеликого калібру, що заходять у речовину мозку (чорні голівки стрілок, *a, б*). Візуалізовані на рис. 2, *б* і *г* два агрегати зернистих клітин розташовані на глибині дещо менше 1 мм від поверхні мозку. Методика фотофіксації — Medvediev et al., 2023. Колористичну оптимізацію зображень виконано інструментами Adobe Photoshop (CC 2017; Adobe Systems Inc., США) на персональному комп'ютері

На жаль, Бец не наводить жодних свідчень щодо існування у ділянці нюхового горбка клітинних скупчень, які можна було б ідентифікувати як острови Калеха: описана Бецом у цій зоні видима неозброєним оком «довга плямка» сірої речовини у складі пучка білих волокон, на наш погляд, має іншу природу (див. далі). Ми не знайшли типові приповерхневі острови Калеха і на тих нечисленних препаратах Беца, які можуть мати стосунок до ділянки нюхового мозку (рис. 1, рис. 2), хоча на них виразно видно поширену популяцію дрібних зернистих клітин і перпендикулярні до поверхні мозку смужки дрібних судин, що заходять у речовину мозку (рис. 2), відсилаючи

нас до розглядуваної далі передньої пронизаної речовини. Втім, нам вдалося знайти агрегати зернистих клітин, розташовані на глибині дещо менше 1 мм (рис. 2 *б, г*), які гіпотетично можна співвіднести з глибоко розташованими островами Калеха (див. Crosby, Humphrey, 1941), особливо беручи до уваги те, що острови можуть розташовуватися поблизу дрібних судин (рис. 2, *б*; Meyer et al., 1989).

Попри те, що острови отримали назву на честь J. Calleja y Sánchez, у зв'язку з його працею 1893-го року (Fallon et al., 1978; Millhouse, Heimer, 1984; Millhouse, 1987; Adjei, Wesson, 2015), відкриття цих структур приписують Ganser (Fallon et al., 1978; Millhouse, Heimer, 1984; Adjei, Wesson,

2015), цитуючи його уже згадувану працю 1882-го року. Хоча інші автори ігнорують цей факт (Meyer et al., 1989; Hsieh, Puche, 2013). За нашим спостереженням, опис структур, котрі нагадують острови Калеха, подано Ganser на сторінках 645–647 його праці 1882-го року. Щоправда, однозначність цього твердження підважує порівняння інформації Ganser з матеріалами Millhouse та Heimer (1984) і Millhouse (1987), де схожі клітинні скупчення специфічної, увігнутої чи вигнутої форми розглядаються як деформації щільного клітинного шару цієї ділянки мозку. Мабуть, саме із цим Millhouse (1987) пов'язує помилковість трактування Calleja описаних структур як окремих клітинних кластерів і вважає термін «острови Калеха» таким, що втратив корисність. Meyer et al. (1989) схильні використовувати цей термін лише для скупчень зернистих нейронів у ділянці нюхового горбка, але не за його межами.

Діагональна смуга Брока, базальне ядро Мейнерта і спостереження Беца

Відразу після лаконічного опису цитоархітекτονіки нюхового горбка Бец повідомляє, що у «верхню частину цього нюхового підвищення входить пучок білих волокон мозолистого тіла; у цьому пучку майже вздовж усього нюхового підвищення поміщається сірий шар, видимий також неозброєним оком у вигляді довгої плямки. Плямка ця складається з гангліозних клітин овальної форми, значної величини, мовби без відростків; вони нагадують собою клітини бічних стовпів спинного мозку. Над нюховим підвищенням мозку Мотея плямка ця набагато більша і заходить у вигляді значної смуги під шар сірої речовини передньої дірчастої пластинки (*lamina perforata anterior*). Цю плямку, я вважаю, можна назвати центральним ганглієм нюхової кірки» (переклад з рос. варіанту статті — Бец, 1882, нім. варіант аналогічний).

Згідно із актуальними уявленнями існує лише дві видимі неозброєним оком волокнисті структури, які можна було б вважати такими, що «входять» у «верхню частину» ділянки нюхового горбка (рис. 1): медіальна нюхова смуга (Echevarria-Cooper et al., 2022; De Cannière, 2024) і діагональна смуга Брока (Mark et al., 1994; Liu et al., 2018; Serra et al., 2019; Barany et al., 2024).

Номенклатурний статус медіальної нюхової смуги залишається неясним (De Cannière, 2024), тому на даний час неможливо з'ясувати, чи містить її макроскопічна зв'язність з мозолистим тілом (Mark et al., 1994) виразний волокнистий компонент та скупчення нейронів, які могли б бути ідентифіковані Бецом, відповідно, як «пучок білих волокон» і «довга плямка». Хоча, у нюховому шляху скупчення нейронів присутні, згадати хоча б переднє нюхове ядро (Berendsen et al., 2016; De Cannière, 2024). Однак, чи містить медіальна нюхова смуга елементи цього або інших ядер нюхового аналізатора, невідомо.

Слід звернути увагу, що за словами Беца у мозку людини, котра страждала ідіотією, (Мотея) ця плямка заходить під шар сірої речовини «передньої дірчастої пластинки» (передньої пронизаної речовини). У зв'язку із цим відмітимо, що діагональна смуга Брока міститься посеред передньої пронизаної речовини (von Economo, 2009; Serra et al., 2019), оскільки отвори гілок передньої мозкової артерії розташовуються і спереду, і позаду від неї (Fontana et al., 2023). Медіальна ж нюхова смуга розташована, безумовно, ростральніше і медіальніше від передньої пронизаної речовини, а не посеред неї (рис. 1) (Allison, 1954; Mark et al., 1994; Duvernoy, 1999; Sakamoto et al., 1999; von Economo, 2009). Отже, сіра плямка у мозку Мотея, ймовірно за все, асоційована з діагональною смугою, а не з медіальною нюховою смугою. І хоча, це уточнення стосується патологічно зміненого мозку, мало ймовірно, щоб Бец не володів наявною на той час інформацією про існування структур, відомих зараз як нюхові смуги (De Cannière, 2024).

Діагональна смуга Брока розташована позаду від основи нюхового шляху, у задній частині передньої пронизаної речовини (рис. 1) (Allison, 1954; Mark et al., 1994; Duvernoy, 1999; Sakamoto et al., 1999; von Economo, 2009; Fontana et al., 2023; Liu et al., 2018; Serra et al., 2019; Barany et al., 2024), епонімічно названої на честь F. Vicq d'Azyr (ten Donkelaar et al., 2018). Не зважаючи на очевидно близьке розташування, діагональну смугу, зазвичай (проте, за винятком S. Ramon y Cajal), не зараховують до ділянки нюхового горбка, констатуєючи, що вона межує з його каудальним краєм

(Crosby, Humphrey, 1941). Тим не менше, беручи до уваги проблематичність макроскопічної ідентифікації нюхового горбка людини навіть у сучасних умовах (Crosby, Humphrey, 1941; Sakamoto et al., 1999), ми не вважаємо цей момент таким, що нівелює нашу гіпотезу щодо природи «пучка білих волокон мозолистого тіла» і пов'язаної з ним «довгої плямки».

Смуга розпочинає хід від задньобічної частини розглядуваної ділянки мозку, спрямовується діагонально, вперед і медіально, майже паралельно бічній нюховій смузі. Далі, разом із медіальною нюховою смугою вона прямує дорзально, зберігаючи також і ростральний напрямок ходу, опиняється на медіальній поверхні півкулі, у ділянці прикінцевої звивини, позаду підмозлистої області (рис. 1) (Mark et al., 1994; Varany et al., 2024; Vattoth, Mariya, 2023), де з'єднується з медіальною нюховою смугою (Mark et al., 1994; Liu et al., 2018; Serra et al., 2019; Vattoth, Mariya, 2023; Varany et al., 2024). У такий спосіб діагональна смуга несе волокна від мигдалеподібного комплексу до медіальної частини перегородкового комплексу (Vattoth, Mariya, 2023) і через нього — до склепіння мозку і до гіпокампа (He et al., 2023).

Частина діагональної смуги, розташована на медіальній поверхні півкулі, у межах прикінцевої звивини, має близьке до вертикального розташування і отримала назву вертикальної ніжки (рис. 1). У ній розташована група холінергічних нейронів Ch2 (Mesulam et al., 1983; Liu et al., 2018). Частина ж смуги, розташована на базальній поверхні півкулі, у області передньої пронизаної речовини, має горизонтальний хід і отримала назву горизонтальної ніжки (рис. 1). У ній зосереджена група холінергічних нейронів Ch3 (Mesulam et al., 1983).

Холінергічна система великих півкуль і стовбура мозку включає шість парних груп нейронів (Ch1-Ch6), чотири з яких (близько 400 тис. холінергічних нейронів у обох півкулях) розташовані у базальному передньому мозку: Ch1 — у медіальному перегородковому ядрі, Ch2 і Ch3 — у ніжках діагональної смуги, Ch4 — у межах основного ядра Мейнерта (Mesulam et al., 1983; Liu et al., 2018; Reid et al., 2018; He et al., 2023). До групи Ch4 також непрямо відносять холінергічні нейрони так званого підлушпинного ядра Аяли (Simić et al.,

1999), ростральні і проміжні нейронні агрегати якого у людини можуть розташовуватися відносно близько до базальної поверхні мозку (Ibid.). Скупчення нейронів, які зараховують до цього ядра, розташовуються латеральніше (Simić et al., 1999; Heinsen et al., 2006; Grinberg, Heinsen, 2007; Zaborszky et al., 2008) та медіальніше (Heinsen et al., 2006; Grinberg, Heinsen, 2007; Zaborszky et al., 2008) від скупчень основного ядра Мейнерта. Хоча, аналіз нечисленних на даний час тривимірних реконструкцій великоклітинних груп базального переднього мозку людини, у яких використано оглядові забарвлення без ідентифікації холінергічного фенотипу (Heinsen et al., 2006; Grinberg, Heinsen, 2007; Zaborszky et al., 2008), дозволяє стверджувати, що просторове розташування клітинних агрегатів основного і підлушпинного ядра складне і заплутане.

Важливо зазначити, що ростральна частина популяції Ch4 розташована під каудальною частиною групи Ch3 (Mesulam et al., 1983; Saper, Chelimsky, 1984; Ulfing, 1989; Zaborszky et al., 2008) і у окремих випадках фактично таке співрозташування спостерігають вздовж усієї групи Ch3 (Heinsen et al., 2006; Grinberg, Heinsen, 2007). Приміром, von Economo (2009), детально описуючи задньомедіальне пасмо передньої пронизаної речовини (ділянка F_N , с. 57 і рис. 21), вкрите діагональною смугою Брока, припускає, що розташовані під дуже товстим першим шаром «неправильної форми, різуче великі, а також менші полігональні зірчасті клітини, які утворюють невеликі гангліозні вузлики», скоріш за все, є клітинами основного ядра Мейнерта. До речі, у сусідньому, передньолатеральному пасмі передньої пронизаної речовини (ділянка T_K , с. 60 і рис. 21), яке, на наш погляд, теж відповідає ділянці пролягання діагональної смуги, автор виявляє групи «дрібних гранулярних клітин округлої або смугастої форми, що сягають дуже близько до поверхні».

Із розглядуваною нами ділянкою мозку тісно пов'язане також поняття «нейменної речовини» (substantia innominata) — зони з грубо окресленими межами і складом (Crosby, Humphrey, 1941; Heimer et al., 1997; Grinberg, Heinsen, 2007; Liu et al., 2015; Serra et al., 2019), розташованої нижче сочевицеподібного ядра (Liu et al., 2015; Serra et al., 2019), фактично, у

секторі передньої пронизаної речовини. Після тривалої історії опису і дослідження (Meynert, 1872; Crosby, Humphrey, 1941; Heimer et al., 1997; Liu et al., 2015), термін «нейменна речовина» використовується для окреслення певної мезоскопічної частини мозку з вмістом кількох різних клітинних груп (Heimer et al., 1997; Grinberg, Heinsen, 2007; Engelhardt, 2013; Liu et al., 2015), однак, є носієм семантичної плутанини (Liu et al., 2015) і, на думку Heimer et al. (1997), вартує вилучення з анатомічної номенклатури. У будь-якому випадку, основне ядро Мейнерта вважається чи не найпримітнішою (Heimer et al., 1997) частиною нейменної речовини (Hedreen et al., 1984; Perry et al., 1984; Meyer et al., 1989; Ulfing, 1989; Teipel et al., 2005; Liu et al., 2015; Serra et al., 2019; Miyawaki et al., 2023; Vattoth, Mariya, 2023) і синонімічне використання цих двох термінів не виправдане через наявність у межах нейменної речовини також й інших компонентів (Heimer et al., 1997).

Дані стосовно розмірів нейронів розглядуваних груп базального переднього мозку уривчасті. При різних видах забарвлення крупні нейрони виявляють у медіальному перегородковому ядрі (поодинокі клітини), у ядрі діагональної смуги Брока і у основному ядрі Мейнерта (де їх кількість найбільша; Hedreen et al., 1984), причому, розміри більшості таких нейронів у людини складають 8,75–41/20,5–55,5 мкм (Hedreen et al., 1984) або 30–50 мкм (Perry et al., 1984). За даними, отриманими при забарвленні різними методами, розмір сом нейронів ядра діагональної смуги людини коливається від 6–23 мкм (Andy, Stephan, 1968) до 25–40/40–100 мкм (Tosevski et al., 1993). За результатами оглядових нейрогістологічних забарвлень розмір сом нейронів підлушпинного ядра (мабуть, людини) складає 40–50 мкм (Ayala, 1915) або 25–55/35–75 мкм (Simić et al., 1999) і, можливо, переважає розміри нейронів основного ядра (Ayala, 1915; Simić et al., 1999; однак, див. Grinberg, Heinsen, 2007). Загалом, у макака і людини холінергічні нейрони групи Ch1 *ad oculus* найменші, Ch4 — найбільші, Ch2 і Ch3 — проміжного розміру (Mesulam et al., 1983).

Стосовно форми нейронів розглядуваних груп дані не менш строкаті. Так, за результатами оглядового нейрогістологічного забарв-

лення усі великоклітинні групи базального переднього мозку людини містять приблизно однакову пропорцію форм: великі мультиполярні нейрони (~74 %), великі веретеноподібні нейрони (~9 %) і дрібні, розкидані між крупними нейронами (~18 %) (Ulfing and Braak, 1989). При такого ж типу забарвлень форма нейронів діагональної смуги у людини різноманітна (Andy, Stephan, 1968), а у макака — переважно веретеноподібна або веретеноподібна-овальна (Mesulam et al., 1983). При забарвленні за Гольджі форма нейронів діагональної смуги у людини мультиполярна, веретеноподібна, трикутна і веретеноподібна мультиполярна (Tosevski et al., 1993). При оглядових нейрогістологічних забарвлень форма нейронів основного ядра людини біполярна видовжена або сплюснена дископодібна, чи близька до овальної і грушоподібної (Hedreen et al., 1984), у макака (і можливо у людини) — веретеноподібна, пірамідна, куляста і мультиполярна (Mesulam et al., 1983). При такого ж типу забарвлень форма сом нейронів підлушпинного ядра (мабуть, людини) — овальна, грушоподібна й інколи веретеноподібна, а нейронів основного ядра — мультиполярна чи поліморфна (Ayala, 1915). Також, за аналогічного типу забарвлень передня, ретролатеральна великоклітинна частина підлушпинного ядра людини, не описана Ayala, містить нейрони здебільшого веретеноподібної форми, проміжна і каудальна частина, як і групи основного ядра — мультиполярні нейрони, схожі на описані Ulfing та Braak (1989) (Simić et al., 1999). Загалом, при оглядових нейрогістологічних забарвлень форма сом крупних мультиполярних нейронів розглядуваних структур базального переднього мозку людини (Ulfing and Braak, 1989; Grinberg and Heinsen, 2007) і нейронів підлушпинного ядра (мабуть, людини; Ayala, 1915), на наш погляд, схожа, помірно видовжена, овальна чи грушоподібна, і нагадує описану Бецом морфологію клітин «довгої плямки» — «гангліозних», «овальної форми, значної величини, мовби без відростків».

Не менш важливими є дані щодо співвідношення нейронного і мієлінового компоненту у межах діагональної смуги. Згідно з Liu et al. (2018), у ростральній частині вона є компакт-

ним пучком білих (мієлінових) волокон, обабіч принюхової зони її волокна часто перемішані з пасмами сірої речовини, а у прикінцевій частині — розміщені дуже дифузно. Саме на цьому проміжку, на думку Liu et al. (2018), смуга була описана Брока.

Зважаючи на все це, ми припускаємо, що описаний Бецом «пучок білих волокон мозолистого тіла», який «входить» у «верхню частину» нюхового горбка, разом із сірим шаром у вигляді «довгої плямки» з «гангліозними клітинами овальної форми, значної величини, мовби без відростків», що (у Мотєя) «заходить у вигляді значної смуги під шар сірої речовини передньої дірчастої пластинки» — відповідає діагональній смузі Брока (із вмістом відповідних нейронів) і основному ядру Мейнерта, включаючи піддушпинне ядро Аяли. Медіальне ядро перегородки і асоційована з ним група Ch1 не зараховані нами до цього переліку, оскільки розташовані ростральніше (Zaborszky et al., 2008), дорзальніше (Andy and Stephan, 1968; Saper and Chelimsky, 1984; Zaborszky et al., 2008) і глибше (Andy and Stephan, 1968) від нейронних груп діагональної смуги. Чи можна включати до цього переліку головку хвостатого ядра, зважаючи на її неглибоке розташування у ділянці нюхового горбка (von Economo, 2009; Crosby and Humphrey, 1941), або прилегле ядро (Serra et al., 2019) — невідомо. Зарахування до цього переліку островів Калеха, які у людини у ділянці нюхового горбка розташовуються переважно приповерхнево (Crosby, Humphrey, 1941; Meyer et al., 1989), — сумнівне, оскільки Бец, описуючи нейрони «довгої плямки» не повідомляє про якесь особливе їх просторове групування, проте зазначає їх великий розмір (що не відповідає дрібному розміру більшості нейронів островів; Meyer et al., 1989). Особливо ж розвинений у людини великий острів Калеха розташовується дорзальніше від нюхового горбка і під ядром вертикальної ніжки діагональної смуги (Meyer et al., 1989), що теж унеможливорює зарахування його до обговорюваного переліку мозкових структур. Нашу гіпотезу щодо ідентифікації описаних Бецом двох структур базального переднього мозку також не підважує консенсусне (за винятком Ramon y Cajal) незарахування діагональної смуги до ділянки нюхового

горбка (Crosby and Humphrey, 1941), оскільки макроскопічна ідентифікація і демаркація цієї структури у людини навіть у сучасних умовах залишається проблематичною (Crosby and Humphrey, 1941; Sakamoto et al., 1999).

Цитоархітектонічний опис і функції діагональної смуги Брока та основного ядра Мейнерта

Відомий французький анатом і антрополог Поль Брока описав діагональну смугу у серії публікацій 1870–1880-х років (Liu et al., 2018), деякі автори у цьому сенсі цитують працю 1879-го року (Fontana et al., 2023). Мабуть аналогічну волокнисту структуру описав Карл Бурдах у праці 1822-го року (Liu et al., 2018). А ввів у вжиток епонім у англomовній літературі G.E. Smith у 1897-му році (Ibid.). Чи використовувався епонім раніше у неанглomовній літературі — ми не досліджували.

Брока розглядав смугу такою, що «простягається ... від часточки гіпокампа до початку частки мозолистого тіла» (Broca, 1888). Фактично, розглядуваний нами «пучок білих волокон мозолистого тіла» із праці Беца володіє щонайменше однією із двох ознак, зазначених Брока (як буде показано нижче, цим відповідність не обмежується). Бец, мабуть, особисто спілкувався з Броком, у тому числі стосовно нюхового мозку (Назаренко, 2024). Брока помер 9 липня 1880 року, Бец закінчив рукопис своєї праці, як уже повідомлялось, 15 листопада 1880 року (Бец, 1882), опублікувавши останню, цитовану нами, частину її німецького варіанту 26 березня 1881 року (Betz, 1881) і присвятивши обидва варіанти статті пам'яті Брока. Розглядуваний детально фрагмент праці Беца, присвячений нюховому мозку — виглядає долученим автором до первинної структури статті на завершальних етапах роботи над рукописом: 1) він поміщений після інформації про усі інші ділянки кори, про їхні вікові, статеві і патоморфологічні особливості, 2) він розпочинається фразою, яка вказує на його додатковий характер, 3) у іншій, попередній частині статті автор уже описує перехід між поясною звивиною і полюсом скроневої частки, тобто, фактично, ту ж саму ділянку передньої пронизаної речовини. Найцікавіше, що Бец у цьому описі згадує «білий шар поздовжніх

волокон *gyrus cinguli*», який «проходить по поверхні всієї звивини зверху її і, поступово збільшуючись, утворює так звану білу зернисту речовину аммонієвого рогу (*substantia reticulata alba*) і нарешті завертається в істоту аммонієвого рогу, де у вигляді білої ненаскрізької перегородки він описаний Мейнертом під невірною назвою зернистоло листка (*kernblatt*)» (перекладено з рос. варіанту статті — Бец, 1882, німецький варіант аналогічний). Бец робить висновок, що «*tenia tecta* і *fasciola cinerea* авторів є складовими частинами аммонієвого рогу, самостійно утворюваними під *gyrus cinguli* у задній її половині, а інколи ще далі до переду» (переклад з рос. варіанту статті — Бец, 1882, нім. варіант аналогічний). Знаючи анатомію розглядуваної ділянки мозку, тяжко не побачити у цьому описі пучок волокон, який пов'язує підколінну частину поясної звивини і гіпокамп, тобто, власне діагональну смугу, описану Брока. Чому Бец не співставив цю волокнисту структуру із описаним ним наприкінці тієї ж праці «пучком білих волокон мозолистого тіла», чи знав Бец про діагональну смугу, описану Брока, а також, чому Бец не залишив свідчень про комунікацію з Брока щодо нюхової ділянки мозку — невідомо.

Стосовно ж основного ядра вважається (Saper, Chelimsky, 1984; Ulfing, 1989; von Economo, 2009; Liu et al., 2015), що Теодор Мейнерт описав його у 1872 році, хоча цей факт мав певну передісторію (Liu et al., 2015). Втім, ознайомлення з відповідним фрагментом праці Мейнерта 1872-го року (Meinert, 1872), де описано «вузол ніжкової петлі», який, власне, у подальшому ідентифікували як основне ядро (Liu et al., 2015), а також аналіз його наступного повідомлення щодо цієї структури (Engelhardt, 2013), розкриває картину дуже скупого з цитоархітектонічної точки зору тексту зі складним набором внутрішньомозкових анатомічних орієнтирів. Не дивно, що подальша рецепція опису Мейнерта і окреслення відповідної анатомічної структури тривала багато часу (Liu et al., 2015), супроводжувалась формуванням різних її найменувань (Ayala, 1915; Ulfing, 1989; Nedreen et al., 1984; Liu et al., 2015), набула нового дихання у зв'язку із дослідженням холінергічних груп базального переднього мозку (Liu et al., 2015) і врешті-решт закінчи-

лась констатацією нечіткої морфології ядра (Liu et al., 2015; Wang et al., 2022). Тим не менш, епонімічну назву структурі було надано ще у 1896-му році А. Коеллікер (Liu et al., 2015). Його анатомічно прозоріший опис розташування ядра, щоправда, містив теж скупі цитоархітектонічну інформацію (Koelliker, 1896; Engelhardt, 2013).

Значущість обговорюваних структур мозку істотна. Проекції тих чи інших груп холінергічних нейронів базального переднього мозку знаходять у нюховій цибуліні (Liu et al., 2015), у мигдалеподібному комплексі (Liu et al., 2015) і у більшості ділянок кори (Mesulam et al., 1983), у тому числі, у орбітофронтальній і префронтальній корі (Ghashghaei, Barbas, 2001; Barabás et al., 2024) і у гіпокампі (Liu et al., 2015; Pancotti, Topolnik, 2022). А крім холінергічних нейронів, діагональна смуга у ссавців містить глутаматергічні, ГАМК-ергічні і тирозингідроксилаза-позитивні нейрони (Liu et al., 2018). Завдяки ГАМК-ергічним проекціям у гіпокампальний комплекс нейрони діагональної смуги Брока беруть участь у формуванні θ -ритму (Liu et al., 2018), засадничого для різноманітних аспектів мнестичної, рухової, локомоторної і поведінкової активності (Nucez, Buzo, 2021), а холінергічні проекції смуги у гіпокамп (Pancotti, Topolnik, 2022) важливі для реалізації функції пам'яті (Liu et al., 2018; Okada et al., 2022). Патологія і зменшення популяції нейронів смуги можуть бути характерні для дементивних розладів із вмістом тілець Леві, а також, для деяких форм хвороби Паркінсона (Liu et al., 2018; 2019; He et al., 2023).

Основне ядро Мейнерта відоме широкими модулювальними впливами на функцію кори, зокрема, участю у регуляції сну, неспання і психічної активації, а також у регуляції мережевої активності різних ділянок кори, у тому числі значущих для когнітивного процесу (Jiao et al., 2024), що перетворює ядро на мішень для хронічних електростимуляційних впливів, покликаних зменшити когнітивний дефіцит при різноманітних нейродегенеративних захворюваннях (Liu et al., 2025). Miyawaki et al. (2023) припускають морфологічну і функціональну близькість нейронів основного ядра і висхідної ретикулярної активувальної системи, нази-

ваючи його «кінцевомозковим розширенням» цієї системи. Зменшення кількості нейронів ядра і порушення іннервації мереж кори головного мозку характерне для дементивних захворювань, у тому числі для хвороби Альцгеймера, і для хвороби Паркінсона (Meuer et al., 1989; Liu et al., 2015). Патоморфологічні зміни у ядрі відмічають при шизофренії, хворобі Піка, хворобі Кройцфельда-Якоба, при хронічній травматичній енцефалопатії і на тлі синдрому Дауна (Liu et al., 2015).

Стосовно підлушпинного ядра відомо, що його найкраще розвинена у людини передня і проміжна частина має лівобічну перевагу (однак, дивіться дані Grinberg, Heinsen, 2007, і Teipel et al., 2016), віддає проєкції у напрямку поясної і нижньої лобової звивини, а все ядро демонструє найтриваліший онтогенетичний розвиток серед крупноклітинних груп базального переднього мозку і за сумою цих ознак може відігравати значну роль у функції мовлення (Simić et al., 1999; Boban et al., 2006) і тому — у формуванні первинної прогресувальної афазії (Simić et al., 1999; Boban et al., 2006; Teipel et al., 2014; 2016; Hamodat et al., 2019) і повільно прогресувальної анатрії (Simić et al., 1999).

Таким чином, наявні дані щодо структури великоклітинних груп, розташованих у ділянці так званої нюхової кори, мотивують подальші дослідження цієї ділянки мозку.

Висновки

Нюховий аналізатор є частиною нервової системи з відносно простою будовою, але істотним загальнобіологічним і медичним значенням: його дослідження важливі для з'ясування молекулярних механізмів хімічної рецепції, регуляції експресії генів, утворення нових нейронів і формування нейронних мереж у зрілому мозку, а також механізмів патогенезу нейродегенеративних і психічних розладів. Нюховий горбок, діагональна смуга Брока і основне ядро Мейнерта, розташовані у межах так званої нюхової кори, відомі істотним впливом на різні аспекти психічної сфери, механізми якого досліджують у межах нейронної доктрини на підставі цитоархітектонічних даних. Виходячи із наявної інформації, Володимир Беца навів перший, короткий цитоархітекто-

нічний опис нюхового горбка, а також описав структури, які, на наш погляд, можна ідентифікувати як діагональну смугу і основне ядро, відкриті раніше, відповідно, Полем Брока та Теодором Мейнертом. Наведена інформація розширює перелік піонерських цитоархітектонічних спостережень В. Беца, вагу яких засвідчив подальший історичний шлях нейробіології.

Автори висловлюють подяку доценту кафедри описової та клінічної анатомії Національного медичного університету імені О.О. Богомольця М.А. Безитаньку за допомогу у організації роботи з нейрогістологічною колекцією Володимира Беца, головному бібліографу відділу наукової бібліографії Національної наукової медичної бібліотеки України Л.І. Самчук — за віднайдення повнотекстових примірників згадуваних у цій статті праць Володимира Беца, З.К. Мелікову — за створення використаних у рисунку 1 зображень головного мозку людини, а також А.В. Медведєвій за компонування і оформлення ілюстрацій статті.

Конфлікт інтересів. Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів у будь-якій формі; стаття не була і не буде предметом комерційного інтересу чи винагороди.

Фінансування. Це дослідження не отримувало будь-якого конкретного гранту від фінансуючих установ у державному, комерційному або некомерційному секторах.

THE BRAIN OLFACTORY TUBERCLE REGION: ITS STRUCTURE, FUNCTIONS, AND HISTORY OF STUDY WITH THE PARTICIPATION OF VOLODYMYR BETZ

V.V. Medvediev, V.G. Cherkasov,
V.V. Vaslovych, V.I. Tsybaliuk

Bogomolets National Medical University,
13, Tarasa Shevchenko Blv, Kyiv, 01601, Ukraine
SI «Romodanov Neurosurgery Institute, National
Academy of Medical Sciences of Ukraine»,
32, Platona Mayborody Str., Kyiv, 04050, Ukraine
E-mail: vavo2010@gmail.com, elmicroscopy@gmail.com,
tsymb777@gmail.com

The olfactory analyzer is a relatively simple, but important part of the nervous system for the implementation of behavioral and higher mental functions, the study

of which can significantly deepen knowledge about the molecular mechanisms of chemical reception, regulation of gene expression, the formation of new neurons and the neural networks in the mature brain, as well as about the mechanisms of pathogenesis of neurodegenerative and mental disorders. The proposed article examines the structure and functions of the olfactory tubercle, diagonal band of Broca, and nucleus basalis of Meynert, located within the area of the olfactory cortex. Based on numerous literary data, it has been demonstrated that all three of these formations, despite their relatively simple neural structure, are involved in the mechanisms of the most complex mental functions, and their location zone is a kind of anatomical bridge between the anterior cingulate and anterior insular cortex, the importance of which in the mental process is well known. Along with considering these issues, the article reveals the historical priority of Volodymyr Betz in the cytoarchitectonic description of the olfactory tubercle. It is also shown that the work of V. Betz may contain information about the structure of the diagonal band and the nucleus basalis, discovered earlier, respectively, by P. Broca and T. Meynert. Therefore, taking into account the importance of the part of the brain under consideration, V. Betz's cytoarchitectonic data on the structure of the olfactory tubercle and adjacent structures can be considered no less important than his other observations recognized by the professional community.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Nazarenko, D., *Kyivs'ki medyky: Portrety*, Kyiv: KYI, 2024. pp. 50–51
- Adjei, S., Houck, A.L., Ma, K., and Wesson, D.W., Age-dependent alterations in the number, volume, and localization of islands of Calleja within the olfactory tubercle, *Neurobiol. Aging.*, 2013, vol. 34, no. 11, pp. 2676–2682. <https://doi.org/10.1016/j.neurobiolaging.2013.05.014>
- Adjei, S. and Wesson, D.W., Laminar and spatial localization of the islands of Calleja in mice, *Neuroscience*, 2015, vol. 287, pp. 137–143. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2014.12.019>
- Agustín-Pavyn, C., Martínez-García, F., and Lanuza, E., Focal lesions within the ventral striato-pallidum abolish attraction for male chemosignals in female mice, *Behav. Brain Res.*, 2014, vol. 259, pp. 292–296. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2013.11.020>
- Allison, A.C., The secondary olfactory areas in the human brain, *J. Anat.*, 1954, vol. 88, no. 4, pp. 481–488. Plate 1, Fig. 2. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC1244658/>
- Andy, O.J. and Stephan, H., The septum in the human brain, *J. Comp. Neurol.*, 1968, vol. 133, no. 3, pp. 383–410. Fig. 19, 22, 23. <https://doi.org/10.1002/cne.901330308>
- Ayala, G., A hitherto undifferentiated nucleus in the forebrain (*Nucleus subputaminalis*), *Brain*, 1915, vol. 37, no. 3–4, pp. 433–448. <https://doi.org/10.1093/brain/37.3-4.433>
- Barabás, B., Reéb, Z., Papp, O.I., and Hájos, N., Functionally linked amygdala and prefrontal cortical regions are innervated by both single and double projecting cholinergic neurons, *Front. Cell. Neurosci.*, 2024, vol. 18, pp. 1426153. <https://doi.org/10.3389/fncel.2024.1426153>
- Barany, L., Meszaros, C., Alpar, et al., Topographical anatomy of the septum verum and its white matter connections, *Sci. Rep.*, 2024, vol. 14, no. 1, pp. 18064. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-68464-x>
- Benke, D., Mertens, S., Trzeciak, A., Gillissen, D., and Mohler, H., GABAA receptors display association of gamma 2-subunit with alpha 1- and beta 2/3-subunits, *J. Biol. Chem.*, 1991, vol. 266, no. 7, pp. 4478–4483. [https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0021-9258\(20\)64347-2](https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0021-9258(20)64347-2)
- Berendsen, S., Peters, J.V.M., Huisman, E., Vorster, W., and Hoogland, P., Three-dimensional reconstruction of the anterior olfactory nucleus in the human olfactory bulb and peduncle, *Rev. Arg. Anat. Clin.*, 2016, vol. 7, no. 1, pp. 10–16. <https://revistas.unc.edu.ar/index.php/anatclin/article/view/14154>
- Betz, V.A., On the details of the human cerebral cortex structure: A preliminary report, *Zap. Kievskogo O-va Estestvoispytat.*, 1882, vol. 6, no. 2, pp. 165–176. [http://ukr.catalogue.nlu.org.ua/?page=2&arg2=записки киевского](http://ukr.catalogue.nlu.org.ua/?page=2&arg2=записки%20киевского)
- Betz, W., Die Untersuchungsmethode des Centralnervensystems des Menschen, *Arch. Mikroskop. Anat.*, 1873, vol. IX, pp. 101–117. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/47676#page/7/mode/1up>
- Betz, W., Anatomischer Nachweis zweier Gehirncentra, *Centralbl. Med. Wiss.*, 1874, vol. 12, no. 37, pp. 578–580; vol. 12, no. 38, pp. 595–599. https://books.google.com.ua/books?id=a8ADAAAAYAAJ&redir_esc=y
- Betz, W., Ueber die feinere Struktur der Gehirnrinde des Menschen, *Centralbl. Med. Wiss.*, 1881, vol. 19, no. 11, pp. 193–195; vol. 19, no. 12, pp. 209–213; vol. 19, no. 13, pp. 231–233. No. 12, p. 210; no. 13, p. 232. https://archive.org/details/bub_gb_acADAAAYAAJ/page/192/mode/2up
- Bischoff, S., Barhanin, J., Bettler, B., Mülle, C., and Heinemann, S., Spatial distribution of kainate receptor subunit mRNA in the mouse basal ganglia and ventral mesencephalon, *J. Comp. Neurol.*, 1997, vol. 379, no. 4, pp. 541–562. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1096-9861\(19970324\)379:4<541::aid-cne6>3.0.co;2-2](https://doi.org/10.1002/(sici)1096-9861(19970324)379:4<541::aid-cne6>3.0.co;2-2)
- Boban, M., Kostovic, I., and Simic, G., Nucleus subputaminalis: neglected part of the basal nucleus of

- Meynert, *Brain*, 2006, vol. 129, no. 4, pp. E42–E43. <https://doi.org/10.1093/brain/awl025>
- Bouthenet, M.L., Ruat, M., Sales, N., Garbarg, M., and Schwartz, J.C., A detailed mapping of histamine H1-receptors in guinea-pig central nervous system established by autoradiography with [125I] iodobolpyramine, *Neuroscience*, 1988, vol. 26, no. 2, pp. 553–600. [https://doi.org/10.1016/0306-4522\(88\)90167-4](https://doi.org/10.1016/0306-4522(88)90167-4)
- Brailoiu, E., Dun, S.L., and Brailoiu, et al., Distribution and characterization of estrogen receptor G protein-coupled receptor 30 in the rat central nervous system, *J. Endocrinol.*, 2007, vol. 193, no. 2, pp. 311–321. <https://doi.org/10.1677/JOE-07-0017>
- Broad, K.D., Lévy, F., Evans, G., Kimura, T., Keverne, E.B., and Kendrick, K.M., Previous maternal experience potentiates the effect of parturition on oxytocin receptor mRNA expression in the paraventricular nucleus, *Eur. J. Neurosci.*, 1999, vol. 11, no. 10, pp. 3725–3737. <https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.1999.00782.x>
- Broca, P., Mémoires sur le cerveau de l'homme et des primates. Paris: C. Reinwald, 1888. P. 430. <https://archive.org/details/b28717752>
- Butcher, L.L., Oh, J.D., Woolf, N.J., Edwards, R.H., and Roghani, A., Organization of central cholinergic neurons revealed by combined in situ hybridization histochemistry and choline-O-acetyltransferase immunocytochemistry, *Neurochem. Int.*, 1992, vol. 21, no. 3, pp. 429–445. [https://doi.org/10.1016/0197-0186\(92\)90195-w](https://doi.org/10.1016/0197-0186(92)90195-w)
- Calaresu, F.R., Zhang, J., Chitravanshi, V.C., and McKittrick, D.J., Cardiovascular and single unit responses elicited by stimulation of the islands of Calleja and by changes in arterial pressure, *Brain Res.*, 1994, vol. 655, no. 1–2, pp. 45–50. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(94\)91595-4](https://doi.org/10.1016/0006-8993(94)91595-4)
- Calleja, C., *La region olfactoria del cerebro*. Madrid: Imp. y Libr. de Nicolás Moya, 1893. <https://archive.org/details/b22475679>
- Cansler, H.L., Wright, K.N., Stetzk, L.A., and Wesson, D.W., Neurochemical organization of the ventral striatum's olfactory tubercle, *J. Neurochem.*, 2020, vol. 152, no. 4, pp. 425–448. <https://doi.org/10.1111/jnc.14919>
- Cheng, M.Y., Leslie, F.M., and Zhou, Q.Y., Expression of prokineticins and their receptors in the adult mouse brain, *J. Comp. Neurol.*, 2006, vol. 498, no. 6, pp. 796–809. <https://doi.org/10.1002/cne.21087>
- Chiera, F., Costa, G., Alcaro, S., and Artese, A., An overview on olfaction in the biological, analytical, computational, and machine learning fields, *Arch. Pharm.*, 2025, vol. 358, no. 1, pp. e2400414. <https://doi.org/10.1002/ardp.202400414>
- Ciliax, B.J., Nash, N., and Heilman, C., et al., Dopamine D(5) receptor immunolocalization in rat and monkey brain, *Synapse*, 2000, vol. 37, no. 2, pp. 125–145. [https://doi.org/10.1002/1098-2396\(200008\)37:2<125::AID-SYN7>3.0.CO;2-7](https://doi.org/10.1002/1098-2396(200008)37:2<125::AID-SYN7>3.0.CO;2-7)
- Crosby, E.C., and Humphrey, T., Studies of the vertebrate telencephalon. II. The nuclear pattern of the anterior olfactory nucleus, tuberculum olfactorium and the amygdaloid complex in adult man, *J. Comp. Neurology*, 1941, vol. 74, no. 2, pp. 309–352. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/cne.900740209>
- Davoodi, N., te Riele, P., and Langlois, X., Examining dopamine D3 receptor occupancy by antipsychotic drugs via [3H]7-OH-DPAT ex vivo autoradiography and its cross-validation via c-fos immunohistochemistry in the rat brain, *Eur. J. Pharmacol.*, 2014, vol. 740, pp. 669–675. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2014.06.011>
- De Canniire, G., The olfactory striae: A historical perspective on the inconsistent anatomy of the bulbar projections, *J. Anat.*, 2024, vol. 244, no. 1, pp. 170–183. <https://doi.org/10.1111/joa.13952>
- De Marchis, S., Fasolo, A., and Puche, A.C., Subventricular zone-derived neuronal progenitors migrate into the subcortical forebrain of postnatal mice, *J. Comp. Neurol.*, 2004, vol. 476, no. 3, pp. 290–300. <https://doi.org/10.1002/cne.20217>
- de Vente, J., Hani, L., Steinbusch, H.E., and Steinbusch, H.W., The three dimensional structure of the islands of Calleja: a single heterogenous cell complex, *Neuroreport*, 2001, vol. 12, no. 3, pp. 565–568. <https://doi.org/10.1097/00001756-200103050-00026>
- Diepeveen, J., Moerdijk-Poortvliet, T.C.W., and van der Leij, F.R., Molecular insights into human taste perception and umami tastants: A review, *J. Food Sci.*, 2022, vol. 87, no. 4, pp. 1449–1465. <https://doi.org/10.1111/1750-3841.16101>
- Direktor, M., Gass, P., and Inta, D., Understanding the Therapeutic Action of Antipsychotics: From Molecular to Cellular Targets With Focus on the Islands of Calleja, *Int. J. Neuropsychopharmacol.*, 2024, vol. 27, no. 4, pp. pyae018. <https://doi.org/10.1093/ijnp/pyae018>
- Dossin, O., Moulédous, L., Baudry, X., Tafani, J.A., Mazarguil, H., and Zajac, J.M., Characterization of a new radioiodinated probe for the alpha2C adrenoceptor in the mouse brain, *Neurochem. Int.*, 2000, vol. 36, no. 1, pp. 7–18. [https://doi.org/10.1016/s0197-0186\(99\)00102-3](https://doi.org/10.1016/s0197-0186(99)00102-3)
- Dovgan, O.V., Maisky, V.O., Pilyavskii, O.I., and Maznychenko, A.V., Investigation of nadphdiaphorase-activity and neurovascular coupling in the basal forebrain limbic structures and hypothalamus, *Fiziol. Zh.*, 2007, vol. 53, no. 5, pp. 35–46. <https://fz.kiev.ua/index.php?abs=634>

- Dumont, Y., Fournier, A., St-Pierre, S., and Quirion, R., Autoradiographic distribution of [125I]Leu31,Pro34] PYY and [125I]PYY3-36 binding sites in the rat brain evaluated with two newly developed Y1 and Y2 receptor radioligands, *Synapse*, 1996, vol. 22, no. 2, pp. 139–158. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2396\(199602\)22:2<139::AID-SYN7>3.0.CO;2-E](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2396(199602)22:2<139::AID-SYN7>3.0.CO;2-E)
- Dun, N.J., Dun, S.L., Shen, E., Tang, H., Huang, R., and Chiu, T.H., c-fos expression as a marker of central cardiovascular neurons, *Biol. Signals*, 1995, vol. 4, no. 3, pp. 117–123. <https://doi.org/10.1159/000109431>
- Duvernoy, H.M., *The human brain: Surface, three-dimensional sectional anatomy with MRI, and blood supply*, Wien: Springer-Verlag, 1999. Fig. 21–23. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-6792-2>
- Echevarria-Cooper, S.L., Zhou, G., Zelano, C., Pestilli, F., Parrish, T.B., Kahnt, T., Mapping the Microstructure and Striae of the Human Olfactory Tract with Diffusion MRI, *J. Neurosci.*, 2022, vol. 42, no. 1, pp. 58–68. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1552-21.2021>
- Engelhardt, E., Meynert and the basal nucleus, *Dement. Neuropsychol.*, 2013, vol. 7, no. 4, pp. 435–438. <https://doi.org/10.1590/S1980-57642013DN74000013>
- Engström, L., Engblom, D., and Blomqvist, A., Systemic immune challenge induces preproenkephalin gene transcription in distinct autonomic structures of the rat brain, *J. Comp. Neurol.*, 2003, vol. 462, no. 4, pp. 450–461. <https://doi.org/10.1002/cne.10770>
- Fallon, J.H., Loughlin, S.E., and Ribak, C.E., The islands of Calleja complex of rat basal forebrain. III. Histochemical evidence for a striatopallidal system, *J. Comp. Neurol.*, 1983, vol. 218, no. 1, pp. 91–120. <https://doi.org/10.1002/cne.902180106>
- Fallon, J.H., Riley, J.N., Sipe, J.C., and Moore, R.Y., The islands of Calleja: Organization and connections, *J. Comp. Neurol.*, 1978, vol. 181, no. 2, pp. 375–395. <https://doi.org/10.1002/cne.901810209>
- Fallon, J.H., Seroogy, K.B., Loughlin, S.E., et al., Epidermal growth factor immunoreactive material in the central nervous system: location and development, *Science*, 1984, vol. 224, no. 4653, pp. 1107–1109. <https://doi.org/10.1126/science.6144184>
- Fallon, J.H., The islands of Calleja complex of rat basal forebrain II: Connections of medium and large sized cells, *Brain Res. Bull.*, 1983, vol. 10, no. 6, pp. 775–793. [https://doi.org/10.1016/0361-9230\(83\)90210-1](https://doi.org/10.1016/0361-9230(83)90210-1)
- Fernández-Guasti, A., Kruijver, F.P., Fodor, M., and Swaab, D.F., Sex differences in the distribution of androgen receptors in the human hypothalamus, *J. Comp. Neurol.*, 2000, vol. 425, no. 3, pp. 422–435. [https://doi.org/10.1002/1096-9861\(20000925\)425:3<422::aid-cne7>3.0.co;2-h](https://doi.org/10.1002/1096-9861(20000925)425:3<422::aid-cne7>3.0.co;2-h)
- Fontana, H.J., Mazzucco, J., and Lescano, S., The anterior perforated substance (APS) revisited: Commented anatomical and imagenological views, *Brain Behav.*, 2023, vol. 13, no. 12, pp. e3029. <https://doi.org/10.1002/brb3.3029>
- Franco, R., Garrigys, C., Capy, T., Serrano-Marín, J., Rivas-Santisteban, R., and Lillo, J., Olfactory receptors in neural regeneration in the central nervous system, *Neural. Regen. Res.*, 2025, vol. 20, no. 9, pp. 2480–2494. <https://doi.org/10.4103/NRR.NRR-D-24-00495>
- Ganser, S., Vergleichend – anatomische Studien über das Gehirn des Maulwurfs, *Morphol. Jahrb.*, 1882, vol. 7, pp. 591–725. Pp. 645–647. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/47210>
- Ghashghaei, H.T., and Barbas, H., Neural interaction between the basal forebrain and functionally distinct prefrontal cortices in the rhesus monkey, *Neuroscience*, 2001, vol. 103, no. 3, pp. 593–614. [https://doi.org/10.1016/s0306-4522\(00\)00585-6](https://doi.org/10.1016/s0306-4522(00)00585-6)
- Gong, J.P., Onaivi, E.S., Ishiguro, H., et al., Cannabinoid CB2 receptors: immunohistochemical localization in rat brain, *Brain Res.*, 2006, vol. 1071, no. 1, pp. 10–23. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2005.11.035>
- Graham, J.C., Hoffman, G.E., and Sved, A.F., c-Fos expression in brain in response to hypotension and hypertension in conscious rats, *J. Auton. Nerv. Syst.*, 1995, vol. 55, no. 1–2, pp. 92–104. [https://doi.org/10.1016/0165-1838\(95\)00032-s](https://doi.org/10.1016/0165-1838(95)00032-s)
- Gregory, J.D., Kunkhyen, T., Sweat, S.C., Huang, J.S., Brechbill, T.R., and Cheetham, C.E.J., New Neurons in the Postnatal Olfactory System: Functions in the Healthy and Regenerating Brain, *Brain Sci.*, 2025, vol. 15, no. 6, p. 597. <https://doi.org/10.3390/brainsci15060597>
- Grinberg, L.T. and Heinsen, H., Computer-assisted 3D reconstruction of the human basal forebrain complex, *Dement. Neuropsychol.*, 2007, vol. 1, no. 2, pp. 140–146. <https://doi.org/10.1590/s1980-57642008dn1020005>
- Haberly, L.B., and Price, J.L. Association and commissural fiber systems of the olfactory cortex of the rat. II. Systems originating in the olfactory peduncle, *J. Comp. Neurol.*, 1978, vol. 181, no. 4, pp. 781–807. <https://doi.org/10.1002/cne.901810407>
- Hamodat, H., Fisk, J.D., and Darvesh, S., Cholinergic Neurons in Nucleus Subputaminalis in Primary Progressive Aphasia, *Can. J. Neurol. Sci.*, 2019, vol. 46, no. 2, pp. 174–183. <https://doi.org/10.1017/cjn.2019.6>
- He, G., Li, Y., Deng, H., and Zuo, H., Advances in the study of cholinergic circuits in the central nervous system, *Ann. Clin. Transl. Neurol.*, 2023, vol. 10, no. 12, pp. 2179–2191. <https://doi.org/10.1002/acn3.51920>

- Hedreen, J.C., Struble, R.G., Whitehouse, P.J., and Price, D.L., Topography of the magnocellular basal forebrain system in human brain, *J. Neuropathol. Exp. Neurol.*, 1984, vol. 43, no. 1, pp. 1–21. <https://doi.org/10.1097/00005072-198401000-00001>
- Heimer, L., Harlan, R.E., Alheid, G.F., Garcia, M.M., and de Olmos, J., Substantia innominata: a notion which impedes clinical-anatomical correlations in neuropsychiatric disorders, *Neuroscience*, 1997, vol. 76, no. 4, pp. 957–1006. [https://doi.org/10.1016/s0306-4522\(96\)00405-8](https://doi.org/10.1016/s0306-4522(96)00405-8)
- Heinsen, H., Hampel, H., and Teipel, S.J., Response to Boban *et al.*: computer-assisted 3D reconstruction of the nucleus basalis complex, including the nucleus subputaminalis (Ayala's nucleus), *Brain*, 2006, vol. 129, no. 4, p. E43. <https://doi.org/10.1093/brain/awl026>
- Hsieh, Y.C. and Puche, A.C., Development of the Islands of Calleja, *Brain Res.*, 2013, vol. 1490, pp. 52–60. <https://doi.org/10.1016/j.brainres.2012.10.051>
- Hurd, Y.L., Keller, E., Sotonyi, P., and Sedvall, G., Preprotachykinin-A mRNA expression in the human and monkey brain: An in situ hybridization study, *J. Comp. Neurol.*, 1999, vol. 411, no. 1, pp. 56–72. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1096-9861\(19990816\)411:1<56::aid-cne5>3.0.co;2-3](https://doi.org/10.1002/(sici)1096-9861(19990816)411:1<56::aid-cne5>3.0.co;2-3)
- Hussainy, M., Korsching, S.I., and Tresch, A., Pseudotime analysis reveals novel regulatory factors for multigenic onset and monogenic transition of odorant receptor expression, *Sci. Rep.*, 2022, vol. 12, no. 1, pp. 16183. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-20106-w>
- Ikemoto, S., Dopamine reward circuitry: two projection systems from the ventral midbrain to the nucleus accumbens-olfactory tubercle complex, *Brain Res. Rev.*, 2007, vol. 56, no. 1, pp. 27–78. <https://doi.org/10.1016/j.brainresrev.2007.05.004>
- Ikemoto, S., Involvement of the olfactory tubercle in cocaine reward: intracranial self-administration studies, *J. Neurosci.*, 2003, vol. 23, no. 28, pp. 9305–9311. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.23-28-09305.2003>
- Inta, D., Lang, U.E., Borgwardt, S., Meyer-Lindenberg, A., and Gass, P., Adult neurogenesis in the human striatum: possible implications for psychiatric disorders, *Mol. Psychiatry*, 2016, vol. 21, no. 4, pp. 446–447. <https://doi.org/10.1038/mp.2016.8>
- Inta, D., Meyer-Lindenberg, A., and Gass, P., Alterations in postnatal neurogenesis and dopamine dysregulation in schizophrenia: a hypothesis, *Schizophr. Bull.*, 2011, vol. 37, no. 4, pp. 674–680. <https://doi.org/10.1093/schbul/sbq134>
- Jiao, L., Kang, H., Geng, Y., Liu, X., Wang, M., and Shu, K., The role of the nucleus basalis of Meynert in neuromodulation therapy: a systematic review from the perspective of neural network oscillations, *Front. Aging Neurosci.*, 2024, vol. 16, pp. 1376764. <https://doi.org/10.3389/fnagi.2024.1376764>
- Khayam, S., Lee, S., and Huang, G.N., Genetic, Epigenetic, and Post-Transcriptional Basis of Divergent Tissue Regenerative Capacities Among Vertebrates, *Adv. Genet.*, 2021, vol. 2, no. 2, pp. e10042. <https://doi.org/10.1002/ggn2.10042>
- Kimura, E., Kohda, M., Maekawa, F., Fujii-Kuriyama, and Y., Tohyama, C., Neurons expressing the aryl hydrocarbon receptor in the locus coeruleus and island of Calleja major are novel targets of dioxin in the mouse brain. *Histochem. Cell Biol.*, 2021, vol. 156, no. 2, pp. 147–163. <https://doi.org/10.1007/s00418-021-01990-1>
- Kinoshita, A., Shigemoto, R., Ohishi, H., van der Putten, H., and Mizuno, N., Immunohistochemical localization of metabotropic glutamate receptors, mGluR7a and mGluR7b, in the central nervous system of the adult rat and mouse: a light and electron microscopic study, *J. Comp. Neurol.*, 1998, vol. 393, no. 3, pp. 332–352. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9861\(19980413\)393:3<332::AID-CNE6>3.0.CO;2-2](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(19980413)393:3<332::AID-CNE6>3.0.CO;2-2)
- Kirouac, G.J. and Pittman, Q.J., Identification of barosensitive neurons in the mediobasal forebrain using juxtacellular labeling, *Am. J. Physiol.*, 1999, vol. 276, no. 6, pp. R1766–R1771. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.1999.276.6.R1766>
- Koelliker, A., *Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Vol 2: Nervensystem des Menschen und der Tiere (6th auf.)*, Leipzig: W. Engelmann, 1896. Pp. 456–458; Fig. 598. <http://archive.org/details/handbuchdergeweb02kl>
- Kolakowski, L.F. Jr., O'Neill, G.P., Howard, A.D., et al., Molecular characterization and expression of cloned human galanin receptors GALR2 and GALR3, *J. Neurochem.*, 1998, vol. 71, no. 6, pp. 2239–2251. <https://doi.org/10.1046/j.1471-4159.1998.7106.2239.x>
- Krieger, N.R., Megill, J.R., and Sterling, P., Granule cells in the rat olfactory tubercle accumulate 3H-gamma-aminobutyric acid, *J. Comp. Neurol.*, 1983, vol. 215, no. 4, pp. 465–471. <https://doi.org/10.1002/cne.902150410>
- Lacoste, B., Angeloni, D., and Dominguez-Lopez, S., et al., Anatomical and cellular localization of melatonin MT1 and MT2 receptors in the adult rat brain, *J. Pineal. Res.*, 2015, vol. 58, no. 4, pp. 397–417. <https://doi.org/10.1111/jpi.12224>
- Lanuza, E., Novejarque, A., Martínez-Ricys, J., Martínez-Hernández, J., Agustín-Pavyn, C., and Martínez-García, F., Sexual pheromones and the evo-

- lution of the reward system of the brain: the chemosensory function of the amygdala, *Brain. Res. Bull.*, 2008, vol. 75, no. 2–4, pp. 460–466. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2007.10.042>
- Li, C., Li, Y., and Sun, Q., et al., Taste and its receptors in human physiology: A comprehensive look, *Food Frontiers*, 2024, vol. 5, pp. 1512–1533. <https://doi.org/10.1002/fft2.407>
- Liu, A.K.L., Chang, R.C., Pearce, R.K., and Gentleman, S.M., Nucleus basalis of Meynert revisited: anatomy, history and differential involvement in Alzheimer's and Parkinson's disease, *Acta Neuropathol.*, 2015, vol. 129, no. 4, pp. 527–540. <https://doi.org/10.1007/s00401-015-1392-5>
- Liu, A.K.L., Chau, T.W., and Lim, E.J., et al., Hippocampal CA2 Lewy pathology is associated with cholinergic degeneration in Parkinson's disease with cognitive decline, *Acta Neuropathol. Commun.*, 2019, vol. 7, no. 1, pp. 61. <https://doi.org/10.1186/s40478-019-0717-3>
- Liu, A.K.L., Lim, E.J., Ahmed, I., Chang, R.C., Pearce, R.K.B., and Gentleman, S.M., Review: Revisiting the human cholinergic nucleus of the diagonal band of Broca, *Neuropathol. Appl. Neurobiol.*, 2018, vol. 44, no. 7, pp. 647–662. <https://doi.org/10.1111/nan.12513>
- Luskin, M.B. and Price, J.L., The topographic organization of associational fibers of the olfactory system in the rat, including centrifugal fibers to the olfactory bulb, *J. Comp. Neurol.*, 1983, vol. 216, no. 3, pp. 264–291. <https://doi.org/10.1002/cne.902160305>
- Mark, L.P., Daniels, D.L., Naidich, T.P., Hendrix, L.E., and Maas, E., Anatomic moment. The septal area, *Am. J. Neuroradiol.*, 1994, vol. 15, no. 2, pp. 273–276. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC8334604/>
- Maßberg, D. and Hatt, H., Human Olfactory Receptors: Novel Cellular Functions Outside of the Nose, *Physiol. Rev.*, 2018, vol. 98, no. 3, pp. 1739–1763. <https://doi.org/10.1152/physrev.00013.2017>
- Medvediev, V., Cherkasov, V., Vaslovych, V., and Tsymbaliuk, V., Five discoveries of Volodymyr Betz. Part one. Betz and the islands of entorhinal cortex, *Ukr. Sci. Med. Youth J.*, 2023, vol. 136, no. 1, pp. 30–39. <https://mmj.nmuofficial.com/index.php/journal/article/view/961>
- Medvediev, V.V., Cherkasov, V.G., Marushchenko, M.O., Vaslovych, V.V., and Tsymbaliuk, V.I., Giant Fusiform Cells of the Brain: Discovery, Identification, and Probable Functions, *Cytol. Genet.*, 2024, vol. 58, no. 5, pp. 411–427. <https://doi.org/10.3103/S0095452724050098>
- Medvediev, V.V., Cherkasov, V.G., Vaslovych, V.V., and Tsymbaliuk, V.I., Cytoarchitectonic Observations of Volodymyr Betz Contextual to Modern Concept of the Brain Modular Organization, *Cytol. Genet.*, 2025, vol. 59, no. 2, pp. 206–218. <https://doi.org/10.3103/S0095452725020069>
- Merchenthaler, I., Maderdrut, J.L., Cianchetta, P., Shughrue, P., and Bronstein, D., In situ hybridization histochemical localization of prodynorphin messenger RNA in the central nervous system of the rat, *J. Comp. Neurol.*, 1997, vol. 384, no. 2, pp. 211–232. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9861\(19970728\)384:2<211::AID-CNE4>3.0.CO;2-4](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9861(19970728)384:2<211::AID-CNE4>3.0.CO;2-4)
- Mesulam, M.M., Mufson, E.J., Levey, A.I., and Wainer, B.H., Cholinergic innervation of cortex by the basal forebrain: cytochemistry and cortical connections of the septal area, diagonal band nuclei, nucleus basalis (substantia innominata), and hypothalamus in the rhesus monkey, *J. Comp. Neurol.*, 1983, vol. 214, no. 2, pp. 170–197. <https://doi.org/10.1002/cne.902140206>
- Meyer, G., González-Hernández, T., Galindo-Mireles, D., Carrillo-Padilla, F., and Ferres-Torres, R., NADPH-d activity in the islands of Calleja: a regulatory system of blood flow to the ventral striatum/pallidum? *Neuroreport*, 1994, vol. 5, no. 10, pp. 1281–1284. <https://doi.org/10.1097/00001756-199406020-00032>
- Meyer, G., Gonzalez-Hernandez, T., Carrillo-Padilla, F., and Ferres-Torres, R., Aggregations of granule cells in the basal forebrain (islands of Calleja): Golgi and cytoarchitectonic study in different mammals, including man, *J. Comp. Neurol.*, 1989, vol. 284, no. 3, pp. 405–428. <https://doi.org/10.1002/cne.902840308>
- Meynert, T., Vom Gehirne der Säugethiere (Capitel XXXI), in *Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere (Zweiter Band, Cap. XXX-XXXVIII)*, Stricker, S., Ed., Leipzig: W. Engelmann, 1872, pp. 694–808. Pp. 728, 732, 734; Fig. 245. https://darwin-online.org.uk/converted/pdf/1871-2_Stricker_Gewebe_DlibD_A6036.2.pdf
- Millhouse, O.E. and Heimer, L. Cell configurations in the olfactory tubercle of the rat, *J. Comp. Neurol.*, 1984, vol. 228, no. 4, pp. 571–597. <https://doi.org/10.1002/cne.902280409>
- Millhouse, O.E., Granule cells of the olfactory tubercle and the question of the islands of Calleja, *J. Comp. Neurol.*, 1987, vol. 265, no. 1, pp. 1–24. <https://doi.org/10.1002/cne.902650102>
- Miyawaki, E.K., Bhattacharyya, S., and Torre, M., Revisiting a Telencephalic Extent of the Ascending Reticular Activating System, *Cell. Mol. Neurobiol.*, 2023, vol. 43, no. 6, pp. 2591–2602. <https://doi.org/10.1007/s10571-023-01339-3>
- Mohanty, S.K., Maryam, S., and Gautam, V., et al., Transcriptional advantage influence odorant receptor

- gene choice, *Brief Funct. Genomics*, 2023, vol. 22, no. 3, pp. 281–290. <https://doi.org/10.1093/bfpg/elac052>
- Morilak, D.A., Garlow, S.J., and Ciaranello, R.D., Immunocytochemical localization and description of neurons expressing serotonin2 receptors in the rat brain, *Neuroscience*, 1993, vol. 54, no. 3, pp. 701–717. [https://doi.org/10.1016/0306-4522\(93\)90241-7](https://doi.org/10.1016/0306-4522(93)90241-7)
- Murata, K., Maegawa, A., Imoto, Y., Fujieda, S., and Fukazawa, Y., Endogenous opioids in the olfactory tubercle and their roles in olfaction and quality of life, *Front. Neural Circuits*, 2024, vol. 18, pp. 1408189. <https://doi.org/10.3389/fncir.2024.1408189>
- Murata, K., Hypothetical Roles of the Olfactory Tubercle in Odor-Guided Eating Behavior, *Front. Neural Circuits*, 2020, vol. 14, p. 577880. <https://doi.org/10.3389/fncir.2020.577880>
- Neddens, J. and Buonanno, A. Expression of the neuregulin receptor ErbB4 in the brain of the rhesus monkey (Macaca mulatta), *PLOS One*, 2011, vol. 6, no. 11, pp. e27337. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027337>
- Novejarque, A., Gutiérrez-Castellanos, N., Lanuza, E., and Martínez-García, F., Amygdaloid projections to the ventral striatum in mice: direct and indirect chemosensory inputs to the brain reward system, *Front. Neuroanat.*, 2011, vol. 5, pp. 54. <https://doi.org/10.3389/fnana.2011.00054>
- Nucez, A. and Buce, W., The Theta Rhythm of the Hippocampus: From Neuronal and Circuit Mechanisms to Behavior, *Front. Cell. Neurosci.*, 2021, vol. 15, pp. 649262. <https://doi.org/10.3389/fncel.2021.649262>
- Oh, J.D., Woolf, N.J., Roghani, A., Edwards, R.H., and Butcher, L.L., Cholinergic neurons in the rat central nervous system demonstrated by in situ hybridization of choline acetyltransferase mRNA, *Neuroscience*, 1992, vol. 47, no. 4, pp. 807–822. [https://doi.org/10.1016/0306-4522\(92\)90031-v](https://doi.org/10.1016/0306-4522(92)90031-v)
- Okada, K., Hashimoto, K., and Kobayashi, K., Cholinergic regulation of object recognition memory, *Front. Behav. Neurosci.*, 2022, vol. 16, pp. 996089. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2022.996089>
- Pancotti, L. and Topolnik, L., Cholinergic Modulation of Dendritic Signaling in Hippocampal GABAergic Inhibitory Interneurons, *Neuroscience*, 2022, vol. 489, pp. 44–56. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2021.06.011>
- Perry, R.H., Candy, J.M., Perry, E.K., Thompson, J., and Oakley, A.E., The substantia innominata and adjacent regions in the human brain: histochemical and biochemical observations, *J. Anat.*, 1984, vol. 138, no. 4, pp. 713–732. <https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC1164355/>
- Phelps, P.E., and Vaughn, J.E., Immunocytochemical localization of choline acetyltransferase in rat ventral striatum: a light and electron microscopic study, *J. Neurocytol.*, 1986, vol. 15, no. 5, pp. 595–617. <https://doi.org/10.1007/BF01611860>
- Rainbow, T.C., Parsons, B., and Wolfe, B.B., Quantitative autoradiography of beta 1- and beta 2-adrenergic receptors in rat brain, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1984, vol. 81, no. 5, pp. 1585–1589. <https://doi.org/10.1073/pnas.81.5.1585>
- Ramon y Cajal, S., *Cajal on the Cerebral Cortex: An Annotated Translation of the Complete Writings*, DeFelipe, J. and Jones, E.G., Eds., New York: Oxford University Press, 1988.
- Reid, G.A., Geula, C., and Darvesh, S., The cholinergic system in the basal forebrain of the Atlantic white-sided dolphin (*Lagenorhynchus acutus*), *J. Comp. Neurol.*, 2018, vol. 526, no. 12, pp. 1910–1926. <https://doi.org/10.1002/cne.24460>
- Richards, J.G., Schoch, P., Häring, P., Takacs, B., and Möhler, H., Resolving GABAA/benzodiazepine receptors: cellular and subcellular localization in the CNS with monoclonal antibodies, *J. Neurosci.*, 1987, vol. 7, no. 6, pp. 1866–1886. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.07-06-01866.1987>
- Ridray, S., Griffon, N., and Mignon, V., et al., Coexpression of dopamine D1 and D3 receptors in islands of Calleja and shell of nucleus accumbens of the rat: opposite and synergistic functional interactions, *Eur. J. Neurosci.*, 1998, vol. 10, no. 5, pp. 1676–1686. <https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.1998.00173.x>
- Riedel, A., Härtig, W., Fritschy, J.M., Brückner, G., Seifert, U., and Brauer, K., Comparison of the rat dorsal and ventral striatopallidal system. A study using the GABA(A)-receptor alpha1-subunit and parvalbumin immunolabeling, *Exp. Brain Res.*, 1998, vol. 121, no. 2, pp. 215–221. <https://doi.org/10.1007/s002210050454>
- Roberts, J.C., Reavill, C., East, S.Z., et al., The distribution of 5-HT(6) receptors in rat brain: an autoradiographic binding study using the radiolabelled 5-HT(6) receptor antagonist [(125)I]SB-258585, *Brain. Res.*, 2002, vol. 934, no. 1, pp. 49–57. [https://doi.org/10.1016/s0006-8993\(02\)02360-0](https://doi.org/10.1016/s0006-8993(02)02360-0)
- Rodrigo, J., Alonso, D., and Bentura, M.L., et al., Physiology and pathophysiology of nitric oxide in the nervous system, with special mention of the islands of Calleja and the circumventricular organs, *Histol. Histopathol.*, 2002, vol. 17, no. 3, pp. 973–1003. <https://doi.org/10.14670/HH-17.973>
- Sakamoto, N., Pearson, J., Shinoda, K., Alheid, G.F., de Olmos, J.S., and Heimer, L., The human basal forebrain. Part I. An overview, in *Handbook of Chemical Neuroanatomy, Vol. 15, The Primate Nervous System, Part III*, Bloom, F.E., Björklund, A.,

- and Hökfelt, T. Eds, Amsterdam: Elsevier Science B.V., 1999, pp. 1–55. P. 3; Fig. 1 C, Fig. 2. [https://doi.org/10.1016/S0924-8196\(99\)80023-2](https://doi.org/10.1016/S0924-8196(99)80023-2)
- Saper, C.B., and Chelimsky, T.C., A cytoarchitectonic and histochemical study of nucleus basalis and associated cell groups in the normal human brain, *Neuroscience*, 1984, vol. 13, no. 4, pp. 1023–1037. Fig. 1, 2. [https://doi.org/10.1016/0306-4522\(84\)90286-0](https://doi.org/10.1016/0306-4522(84)90286-0)
- Sarret, P., Krzykowski, P., Segal, L., et al., Distribution of NTS3 receptor/sortilin mRNA and protein in the rat central nervous system, *J. Comp. Neurol.*, 2003, vol. 461, no. 4, pp. 483–505. <https://doi.org/10.1002/cne.10708>
- Schäfer, M.K., Eiden, L.E., and Weihe, E., Cholinergic neurons and terminal fields revealed by immunohistochemistry for the vesicular acetylcholine transporter. I. Central nervous system, *Neuroscience*, 1998, vol. 84, no. 2, pp. 331–359. [https://doi.org/10.1016/S0306-4522\(97\)00516-2](https://doi.org/10.1016/S0306-4522(97)00516-2)
- Serra, C., Akeret, K., and Maldaner, N., et al., A White Matter Fiber Microdissection Study of the Anterior Perforated Substance and the Basal Forebrain: A Gateway to the Basal Ganglia? *Oper. Neurosurg.*, 2019, vol. 17, no. 3, pp. 311–320. Fig. 4, Tabl. 2. <https://doi.org/10.1093/ons/opy345>
- Shapoval, M.V., The suppression of c-fos protein expression in the islands of Calleja in damage to the mesostriatal dopaminergic system of the brain, *Fiziol. Zh.*, 1999, vol. 45, no. 4, pp. 92–98. <https://fz.kiev.ua/index.php?abs=1409>
- Shigemoto, R., Nakanishi, S., and Mizuno, N., Distribution of the mRNA for a metabotropic glutamate receptor (mGluR1) in the central nervous system: an in situ hybridization study in adult and developing rat, *J. Comp. Neurol.*, 1992, vol. 322, no. 1, pp. 121–135. <https://doi.org/10.1002/cne.903220110>
- Simić, G., Mrzljak, L., Fucić, A., Winblad, B., Lovrić, H., and Kostović, I., Nucleus subputaminalis (Ayala): the still disregarded magnocellular component of the basal forebrain may be human specific and connected with the cortical speech area, *Neuroscience*, 1999, vol. 89, no. 1, pp. 73–89. [https://doi.org/10.1016/S0306-4522\(98\)00304-2](https://doi.org/10.1016/S0306-4522(98)00304-2)
- Slabik, D. and Garaschuk, O., Olfactory dysfunction as a common biomarker for neurodegenerative and neuropsychiatric disorders, *Neural Regen. Res.*, 2023, vol. 18, no. 5, pp. 1029–1030. <https://doi.org/10.4103/1673-5374.355756>
- Stephan, H., *Allocortex*, Berlin: Springer-Verlag, 1975. P. 310. <https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-642-80890-6>
- Stroh, T., Kreienkamp, H.J., and Beaudet, A., Immunohistochemical distribution of the somatostatin receptor subtype 5 in the adult rat brain: predominant expression in the basal forebrain, *J. Comp. Neurol.*, 1999, vol. 412, no. 1, pp. 69–82. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1096-9861\(19990913\)412:1<69::aid-cne5>3.0.co;2-v](https://doi.org/10.1002/(sici)1096-9861(19990913)412:1<69::aid-cne5>3.0.co;2-v)
- Sullivan, R.M., Wilson, D.A., Ravel, N., and Mouly, A.M., Olfactory memory networks: from emotional learning to social behaviors, *Front. Behav. Neurosci.*, 2015, vol. 9, pp. 36. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2015.00036>
- Suwa, B., Bock, N., Preusse, S., Rothenberger, A., and Manzke, T., Distribution of serotonin 4(a) receptors in the juvenile rat brain and spinal cord, *J. Chem. Neuroanat.*, 2014, vol. 55, pp. 67–77. <https://doi.org/10.1016/j.jchemneu.2013.12.004>
- Szot, P., Bale, T.L., and Dorsa, D.M., Distribution of messenger RNA for the vasopressin V1a receptor in the CNS of male and female rats, *Brain Res. Mol. Brain Res.*, 1994, vol. 24, no. 1–4, pp. 1–10. [https://doi.org/10.1016/0169-328x\(94\)90111-2](https://doi.org/10.1016/0169-328x(94)90111-2)
- Talbot, K., Woolf, N.J., and Butcher, L.L., Feline islands of Calleja complex: II. Cholinergic and cholinesterasic features, *J. Comp. Neurol.*, 1988, vol. 275, no. 4, pp. 580–603. <https://doi.org/10.1002/cne.902750407>
- Ten Donkelaar, H.J., Tzourio-Mazoyer, N., and Mai, J.K., Toward a Common Terminology for the Gyri and Sulci of the Human Cerebral Cortex, *Front. Neuroanat.*, 2018, vol. 12, pp. 93. <https://doi.org/10.3389/fnana.2018.00093>
- Teipel, S.J., Flatz, W., and Ackl, N., et al., Brain atrophy in primary progressive aphasia involves the cholinergic basal forebrain and Ayala's nucleus, *Psychiatry Res.*, 2014, vol. 221, no. 3, pp. 187–194. <https://doi.org/10.1016/j.psychres.2013.10.003>
- Teipel, S.J., Flatz, W.H., and Heinsen, H., et al., Measurement of basal forebrain atrophy in Alzheimer's disease using MRI, *Brain*, 2005, vol. 128, no. 11, pp. 2626–2644. <https://doi.org/10.1093/brain/awh589>
- Teipel, S., Raiser, T., and Riedl, L., et al., Atrophy and structural covariance of the cholinergic basal forebrain in primary progressive aphasia, *Cortex*, 2016, vol. 83, pp. 124–135. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2016.07.004>
- Tort, A.B.L., Laplagne, D.A., Draguhn, A., and Gonzalez, J., Global coordination of brain activity by the breathing cycle, *Nat. Rev. Neurosci.*, 2025, vol. 26, no. 6, pp. 333–353. <https://doi.org/10.1038/s41583-025-00920-7>
- Tosevski, J., Malobabic, S., and Ilic, A., The neurons of the human magnocellular septal nuclei: A Golgi study, *Ann. Anat.*, 1993, vol. 175, no. 5, pp. 403–409. [https://doi.org/10.1016/S0940-9602\(11\)80104-4](https://doi.org/10.1016/S0940-9602(11)80104-4)
- Ulfing, N. and Braak, H., Neuronal types and their percent distribution within the magnocellular nuclei

- of the human basal forebrain, *Acta Anat.*, 1989, vol. 134, no. 3, pp. 237–241. <https://doi.org/10.1159/000146693>
- Ulfing, N., Configuration of the magnocellular nuclei in the basal forebrain of the human adult, *Acta Anat.*, 1989, vol. 134, no. 2, pp. 100–105. Fig. 2. <https://doi.org/10.1159/000146672>
- Van Hoesen, G.W., Mesulam, M.M., and Haaxma, R., Temporal cortical projections to the olfactory tubercle in the rhesus monkey, *Brain Res.*, 1976, vol. 109, no. 2, pp. 375–381. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(76\)90537-0](https://doi.org/10.1016/0006-8993(76)90537-0)
- Vattoth, S., and Mariya, S., Practical microscopic neuroanatomy of the limbic system and basal forebrain identifiable on clinical 3T MRI, *Neuroradiol. J.*, 2023, vol. 36, no. 5, pp. 506–514. Fig. 8. <https://doi.org/10.1177/19714009221122250>
- von Economo, C., *Cellular Structure of the Human Cerebral Cortex*, Triarhou, L.C., Ed., Basel: S. Karger AG. 2009. Pp. 57, 60; Fig. 1 d, Fig. 21. <https://doi.org/10.1159/isbn.978-3-8055-9062-4>,
- Wang, Y., Zhan, M., Roebroek, A., De Weerd, P., Kashyap, S., and Roberts, M.J., Inconsistencies in atlas-based volumetric measures of the human nucleus basalis of Meynert: A need for high-resolution alternatives, *Neuroimage*, 2022, vol. 259, pp. 119421. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2022.119421>
- Watts, S.W., Gackenhimer, S.L., Gehlert, D.R., and Cohen, M.L., Autoradiographic comparison of [125I] LSD-labeled 5-HT_{2A} receptor distribution in rat and guinea pig brain, *Neurochem. Int.*, 1994, vol. 24, no. 6, pp. 565–574. [https://doi.org/10.1016/0197-0186\(94\)90009-4](https://doi.org/10.1016/0197-0186(94)90009-4)
- Whitcomb, D.C., Puccio, A.M., Vigna, S.R., Taylor, I.L., and Hoffman, G.E., Distribution of pancreatic polypeptide receptors in the rat brain, *Brain Res.*, 1997, vol. 760, no. 1–2, pp. 137–149. [https://doi.org/10.1016/s0006-8993\(97\)00295-3](https://doi.org/10.1016/s0006-8993(97)00295-3)
- Wirtshafter, D. and Osborn, C.V., The distribution of m4 muscarinic acetylcholine receptors in the islands of Calleja and striatum of rats and cynomolgus monkeys, *J. Chem. Neuroanat.*, 2004, vol. 28, no. 3, pp. 107–116. <https://doi.org/10.1016/j.jchemneu.2004.05.007>
- Xiong, A., and Wesson, D.W., Illustrated Review of the Ventral Striatum's Olfactory Tubercle, *Chem. Senses*, 2016, vol. 41, no. 7, pp. 549–555. <https://doi.org/10.1093/chemse/bjw069>
- Yamaguchi, M., Connectivity of the olfactory tubercle: inputs, outputs, and their plasticity, *Front. Neural Circuits*, 2024, vol. 18, pp. 1423505. <https://doi.org/10.3389/fncir.2024.1423505>
- Yamaguchi, M., Functional Sub-Circuits of the Olfactory System Viewed from the Olfactory Bulb and the Olfactory Tubercle, *Front. Neuroanat.*, 2017, vol. 11, pp. 33. <https://doi.org/10.3389/fnana.2017.00033>
- Yuste, R., From the neuron doctrine to neural networks, *Nat. Rev. Neurosci.*, 2015, vol. 16, no. 8, pp. 487–497. <https://doi.org/10.1038/nrn3962>
- Yusuf, N., and Monahan, K., Epigenetic programming of stochastic olfactory receptor choice, *Genesis*, 2024, vol. 62, no. 2, pp. e23593. <https://doi.org/10.1002/dvg.23593>
- Zaborszky, L., Hoemke, L., Mohlberg, H., Schleicher, A., Amunts, K., and Zilles, K., Stereotaxic probabilistic maps of the magnocellular cell groups in human basal forebrain, *Neuroimage*, 2008, vol. 42, no. 3, pp. 1127–1141. Fig. 16 A-D. <https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.2008.05.055>
- Zhang, Y.F., Wu, J., and Wang, Y., et al., Ventral striatal islands of Calleja neurons bidirectionally mediate depression-like behaviors in mice, *Nat. Commun.*, 2023, vol. 14, no. 1, pp. 6887. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-42662-z>
- Zhang, Y.F., Janke, E., Bhattarai, J.P., Wesson, D.W., and Ma, M., Self-directed orofacial grooming promotes social attraction in mice via chemosensory communication, *iScience*, 2022, vol. 25, no. 5, pp. 104284. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2022.104284>
- Zhang, Y.F., Vargas Cifuentes, L., Wright, K.N., et al., Ventral striatal islands of Calleja neurons control grooming in mice, *Nat. Neurosci.*, 2021, vol. 24, no. 12, pp. 1699–1710. <https://doi.org/10.1038/s41593-021-00952-z>
- Zhang, Y.J., Lee, J.Y., and Igarashi, K.M., Circuit dynamics of the olfactory pathway during olfactory learning, *Front. Neural Circuits*, 2024, vol. 18, pp. 1437575. <https://doi.org/10.3389/fncir.2024.1437575>
- Zhou, X.F. and Rush, R.A., Localization of neurotrophin-3-like immunoreactivity in the rat central nervous system, *Brain Res.*, 1994, vol. 643, no. 1–2, pp. 162–172. [https://doi.org/10.1016/0006-8993\(94\)90022-1](https://doi.org/10.1016/0006-8993(94)90022-1)

Надійшла в редакцію 08.10.2025
Після доопрацювання 13.11.2025
Прийнята до друку 18.03.2026