

УДК 591.481.12:568.2

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЦИТОАРХИТЕКТОНИКА ПОЛЕЙ НА И НД
КОНЕЧНОГО МОЗГА СЕРОГО ГУСЯ И ВОЛНИСТОГО ПОПУГАЯ**

**COMPARATIVE CYTOARCHITECTONICS OF NA AND ND FIELDS
OF AN END BRAIN OF GRAY GOOSE AND SHELL PARAKEET**

Л. Н. Воронов, Ф. С. Алексеев, А. Ю. Ландышева

L. N. Voronov, F. S. Alekseev, A. Y. Landysheva

*ФГБОУ ВПО «Чувашский государственный педагогический
университет им. И. Я. Яковлева», г. Чебоксары*

Аннотация. В статье представлена краткая характеристика анатомического и гистологического строения конечного мозга птиц, описаны структурно-функциональные особенности изученных полей На и Нд конечного мозга серого гуся и волнистого попугая. Подробно описаны гистологические и статистические методы исследования. Приведены сравнительные данные по площади профильного поля и удельной плотности нейронов, глии и нейроглиальных комплексов в изученных полях, результаты математической обработки.

Abstract. The article provides a short characteristic of an anatomic and histologic structure of an end brain of birds, considers the structural and functional features of the studied Na and Hd fields of an end brain of gray goose and shell parakeet. It also describes the histologic and statistic methods of research. The article presents the comparative data on the area of the profile field and density of neurons, glia and neuroglial complexes in the studied fields, the results of mathematical processing.

Ключевые слова: *конечный мозг, цитоархитектоника, нейрон, глиа, нейроглиальный комплекс.*

Keywords: *end brain, cytoarchitectonics, neuron, glia, neuroglial complex.*

Актуальность исследуемой проблемы. Класс Птицы (Aves) является одним из самых биологически прогрессивных групп животных. Представители этого класса освоили все континенты и адаптировались к условиям наземно-воздушной и водной сред обитания. Способность птиц к полету и их экологическая пластичность непосредственно коррелируют с уровнем высшей нервной деятельности. Главным интегративным центром нервной системы у птиц, как и у всех позвоночных, является головной мозг. Морфологическое строение данного отдела у птиц отличается меньшим разнообразием по сравнению с другими классами позвоночных животных, что связано, вероятнее всего, с приспособлением птиц к полету.

Материал и методика исследований. Для проведения экспериментальных исследований использовались взрослые половозрелые особи дикого серого гуся и волнистого попугая. После декапитации мозг птиц в течение 10–15 минут извлекали из черепа и фиксировали в 76 %-ном растворе этилового спирта с последующей обработкой по стандартной методике Ниссля: заливка в парафин и окраска срезов толщиной 20 мкм крезилом фиолетовым. Для изучения цитоархитектонических структур брали каждый десятый трансверсальный срез. Для сравнительного анализа были выбраны параметры площади профильного поля глии, нейронов и нейроглиальных комплексов [4], [7].

Фотографирование микропрепаратов производилось с помощью цифровой камеры «Canon Power Shot G5» с переходником «Carl Zeiss» и микроскопа «Микмед-2». Обработка цифрового материала проводилась в программе DTTrImg 5. Структурные компоненты подразделялись на 3 класса: глия, нейроны, комплексы. Статистическая обработка проводилась в программе STATISTICA 7.

Результаты исследований и их обсуждение. Класс птиц весьма обширен и разнообразен по своему составу, и разные виды находятся на различных уровнях филогенетического развития. Их мозг имеет разные типы организации, начиная от самой древней и архаичной (голубе- и курообразные) и заканчивая наиболее прогрессивно развитой – у филогенетически молодых видов (врановые, совы, попугаи).

Перелом в представлениях о примитивности психики птиц начался, когда для создания более репрезентативной характеристики этого класса стали исследовать не только голубей, но и его более высокоорганизованных представителей – птиц из филогенетически молодых семейств с высокими значениями полушарного индекса – врановых [10], а в конце 1970-х – попугаев [14]. К настоящему времени эти представления получили многочисленные подтверждения [9].

Важный вклад в сравнительную характеристику когнитивных способностей птиц внесла американский психолог Пепперберг (Pepperberg, 1981). В течение более 30 лет (с 1978 г. по настоящее время) она работала с попугаем жако по кличке Алекс, а также с другими представителями этого вида (*Psittacus erithacus*). Благодаря ее исследованиям к настоящему времени впервые получена всесторонняя характеристика когнитивных способностей попугаев (серых жако), спектр которых совпадает с описанным у врановых. Особый интерес представляют данные обеих групп птиц, характеризующие способность к символизации – адекватное употребление слов человеческого языка для обозначения действий, предметов, их числа, цвета, формы, величины и т. д., а также для общения с экспериментатором («Я хочу...», «Извини», «Нет», «Иди сюда», «Произноси четче», «Спокойной ночи» и т. п.). На основании перечисленных работ последовательно подтверждались первоначальные данные о широком спектре когнитивных способностей врановых и попугаев и их превосходстве над голубями и курами. Особенно важно, что становились все более очевидными «преимущества» их когнитивных возможностей по сравнению с хищными млекопитающими и обнаруживались черты сходства с приматами по следующим показателям: решение элементарных логических задач (по Л. В. Крушинскому); обучение в радиальном лабиринте (*spatial cognition*); спонтанное применение и изготовление орудий; формирование установки на обучение; обобщение относительных и отвлеченных признаков на уровне довербальных понятий («больше, чем», «сходство» и т. п.); способность к символизации; транзитивное умозаключение; умозаключение по аналогии.

Мозг птиц долгое время считался примитивным образованием по сравнению с мозгом млекопитающих из-за отсутствия шестислойной новой коры. Лишь к 60–70-м годам XX века накопилось достаточное количество экспериментальных данных, которые привели к пересмотру представлений о структуре и функции мозга. Было выяснено, что наряду с ядрами, гомологичными стриатуму млекопитающих, у птиц присутствуют образования, непохожие на структуру мозга млекопитающих, но по своим связям и функциям являющиеся аналогами зон коры больших полушарий млекопитающих [9]. Последующие исследования когнитивной и орудийной деятельности птиц, их способностей к обобщению и символизации показали высокие результаты у отдельных групп – попугаев и врановых.

Конечный мозг птиц представлен большими полушариями. Важнейшим компонентом полушарий является стриатум. В составе стриатума птиц выделяют верхний слой – гиперстриатум, средний – неостриатум, базальные слои – палеостриатум и архистриатум [7].

Эти слои в свою очередь подразделяются на поля. В нашей работе мы проводили изучение цитоархитектонической организации полей гиперстриатума – На (*Hyperrallium apicale*) и Hd (*Hyperrallium densocellulare*). Поле На находится в апикальной части полушария, граничит с полем Hd. Явно заметной границы между этими полями нет, отличаются они за счет количественного и качественного состава клеточных элементов. В поле На размеры одиночных нейронов небольшие, наблюдается достаточно малое количество комплексов. Функциональное значение поля На заключается в осуществлении высшей нервной деятельности и бинокулярного зрения.

Поле Hd расположено между полями На и М, хорошо отделяется от поля На размерами и количеством нейронов и комплексов, вентрально плавно переходит в поле М, обеспечивает, также как и На, высшую нервную деятельность и зрение. Кроме того, оно ответственно за манипуляционные способности в кормовом поведении.

Особенностью этих структур является образование специфичной лишь для конечного мозга птиц структуры – Wulst формации. Wulst представляет собой высший интегративный центр обработки информации. Центр зрительной обработки информации также находится в зоне Wulst.

Л. В. Крушинский (1986) относил гусеобразных по степени развития у них элементарной рассудочной деятельности ко второй группе птиц вместе с хищными птицами и курообразными. При этом к первой, высшей группе он относил вороновых птиц, а к третьей, низшей – голубеобразных.

В монографии С. С. Шварца и др. (1968) указывается низкий морфофизиологический индекс мозга белолобого гуся (3,9) (меньше только у лебедя-кликун (3,05); для сравнения: индекс сороки – (20,0)) [13].

М. Ф. Никитенко (1969) выделял группы птиц по эколого-морфологическим особенностям их мозга. В одну группу он поместил водоплавающих птиц (гусиные, утиные, лебеди, гаги и др.). Виды этой группы при поиске и добывании пищи ориентируются как при помощи зрения, так и осязания и обоняния, в связи с чем эти органы чувств и связанные с ними отделы мозга в сходной степени несут функциональные нагрузки. Передний мозг имеет крупные выпуклые полушария с отчетливо выраженной складкой. Средний мозг значительно меньше переднего и мозжечка. Высокой дифференцировки достигает продолговатый мозг, иннервирующий осязательные окончания на цедильном аппарате клюва. По характеру развития отделов головной мозг птиц этой группы более приближается к фронтальной форме мозга [12]. Обращает на себя внимание высокий квадратный указатель мозга у чирка-свистуна – 0,073. По-видимому, это связано с высокой двигательной активностью и развитием зрительного анализатора у этого вида.

К группе древеснолазающих птиц М. Ф. Никитенко относил дятлов, поползней, пшух, попугаев. Головной мозг птиц этой группы характеризуется мощным развитием переднего мозга и мозжечка. Хорошо развиты и дифференцированы продолговатый мозг и обонятельные луковицы, относительно мелкими являются зрительные доли. Ведущими анализаторами у птиц этой группы при поиске и добывании пищи являются органы осязания, обоняния и зрения, они также обладают хорошо развитым двигательным анализатором, способны к разнообразной эквилибристике на ветвях деревьев, в связи с чем мозжечок, октаво-вестибулярная система и ядра X пары нервов у них сильно развиты. По уровню

развития отделов мозг этих птиц может быть отнесен к фронтальному типу. Обращают на себя внимание относительно высокие показатели развития переднего мозга: коэффициент стриатализации у видов этой группы достигает 62%. Высоко также развитие продолговатого мозга (до 8–9%), что указывает на увеличение роли органов чувств, осязания и вкуса.

В современной литературе отсутствуют данные о сравнительной цитоархитектонической характеристике полей На и Nd серого гуся и волнистого попугая. Данные по цитоархитектоническому составу гиперстриатума этих видов интересны с точки зрения сравнения уровня их прогрессивного развития.

Вместе с этим исследовались и прогрессивные изменения морфологической основы сложного поведения птиц [1], [2], [5], [7]. В них было установлено, что количественно-качественные изменения структур мозга сопровождаются увеличением количества и размеров нейроглиальных комплексов, уменьшением размеров одиночных клеток, увеличением числа одиночных нейронов и разнообразием их форм. Последние работы показывают, что индикаторами усовершенствования конечного мозга птиц также являются степень развития цитоархитектонической асимметрии их конечного мозга [8], взаиморасположения или агрегации клеток и надклеточных структур [6], а также величины комплексно-глио-нейронального индекса [3].

Исходя из вышеизложенного, мы предполагаем, что конечный мозг волнистого попугая развит более прогрессивно, чем мозг серого гуся.

В качестве изучаемого параметра нами была выбрана площадь профильного поля (далее по тексту – ППП). Как было установлено, ППП отдельных клеточных элементов является одним из критериев морфофизиологического прогресса конечного мозга. Чем меньше размер клеток, тем более прогрессивно развитым считается отдел конечного мозга. Наибольшая ППП комплексов, напротив, является прогрессивным критерием. Подсчет ППП в конечном мозге серого гуся и волнистого попугая показал следующие результаты (рис. 1, 2).

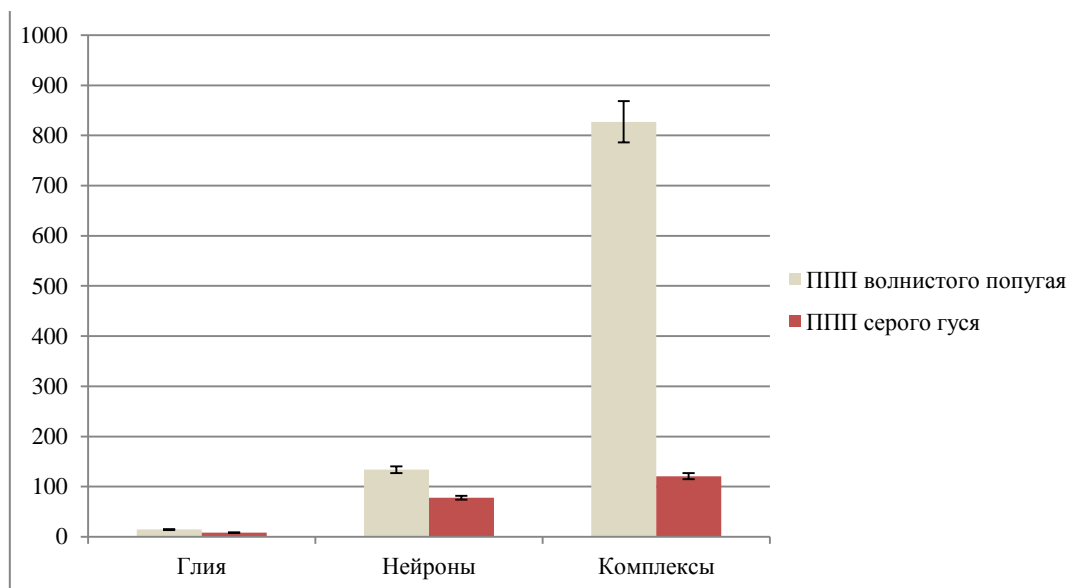


Рис. 1. Сравнительный анализ площади профильного поля (ППП) структурных компонентов поля На серого гуся и волнистого попугая, мкм² ($p \leq 0,05$)

Значения ППП глии волнистого попугая – $20,40 \pm 5,30 \text{ мкм}^2$, серого гуся – $12,69 \pm 4,19 \text{ мкм}^2$. ППП нейронов волнистого попугая – $58,26 \pm 29,11 \text{ мкм}^2$, серого гуся – $129,41 \pm 40,64 \text{ мкм}^2$. ППП комплексов волнистого попугая – $232,87 \pm 58,12 \text{ мкм}^2$, серого гуся – $401,23 \pm 300,75 \text{ мкм}^2$.

Как видно на рис. 1, по показателю суммарной площади ППП клеточных элементов поля На волнистого попугая преобладают нейроглиальные комплексы глии и нейронов ($p \leq 0,05$) над соответствующими структурными компонентами серого гуся.

ППП глии волнистого попугая – $13,56 \pm 3,18 \text{ мкм}^2$, серого гуся – $11,36 \pm 4,25 \text{ мкм}^2$. ППП нейронов волнистого попугая – $29,56 \pm 12,00 \text{ мкм}^2$, аналогичный показатель у серого гуся – $115,60 \pm 68,66 \text{ мкм}^2$. ППП комплексов волнистого попугая – $211,23 \pm 101,55 \text{ мкм}^2$, серого гуся – $471,88 \pm 170,23$.

По показателю суммарной площади ППП клеточных элементов поля Нд волнистого попугая также преобладают нейроглиальные комплексы глии и нейронов ($p \leq 0,05$) над соответствующими структурными компонентами серого гуся (рис. 2).

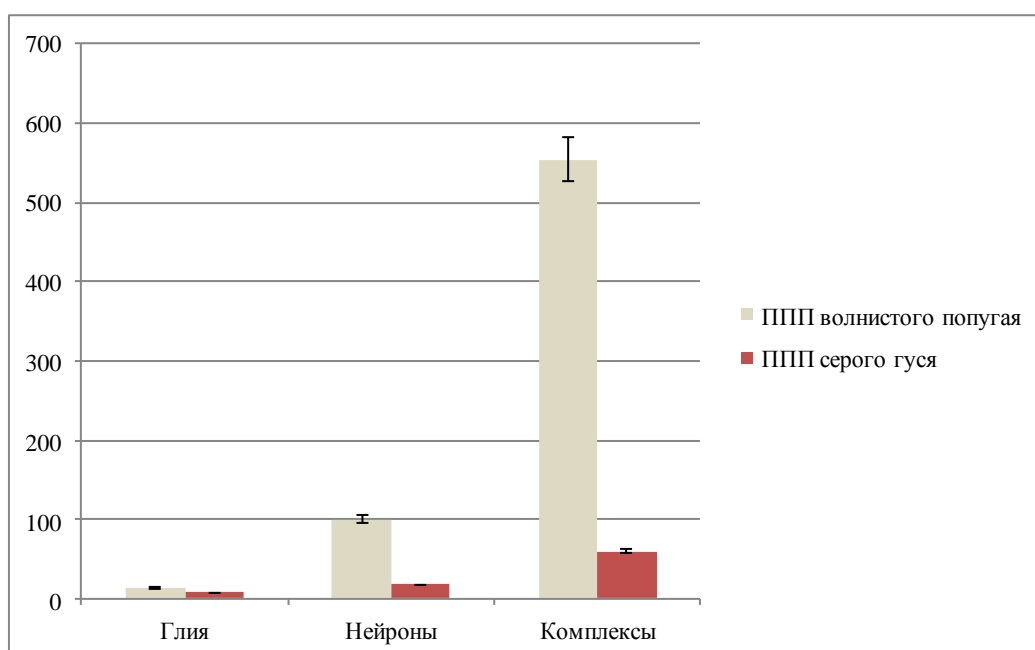


Рис. 2. Сравнительный анализ площади профильного поля (ППП) структурных компонентов Нд серого гуся и волнистого попугая, мкм² ($p \leq 0,05$)

Для классификации данных видов птиц по параметрам ППП клеточных элементов в изученных полях конечного мозга нами использован факторный анализ (рис. 3, 4). У волнистого попугая и серого гуся наиболее близко расположились друг к другу показатели Нагн, Напг, Нагк и Напн.

Распределение структурных компонентов на графике факторного анализа по полю Нд выглядит следующим образом (рис. 4): обособленную группу образуют Ндгг, Ндпн. На примерно одинаковом расстоянии находятся показатели Ндгг и Ндпг, а также Ндпг и Ндпк.

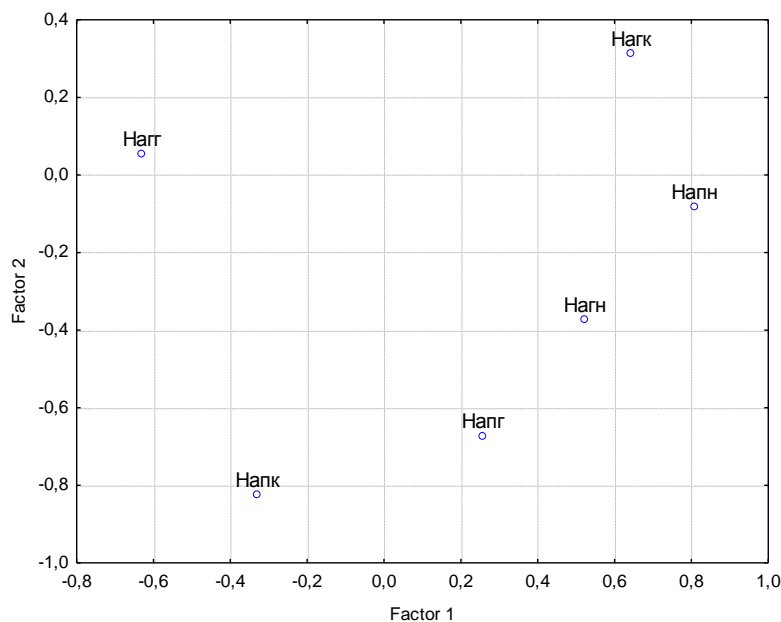


Рис. 3. Факторный анализ суммарной площади профильного поля структурных компонентов поля Na серого гуся и волнистого попугая (Naгн – ППП нейронов серого гуся в поле Na; Naгк – ППП комплексов серого гуся в поле Na; Naгг – ППП глии серого гуся в поле Na; Naпн – ППП нейронов волнистого попугая в поле Na; Naпк – ППП комплексов волнистого попугая в поле Na; Naпг – ППП глии волнистого попугая в поле Na)

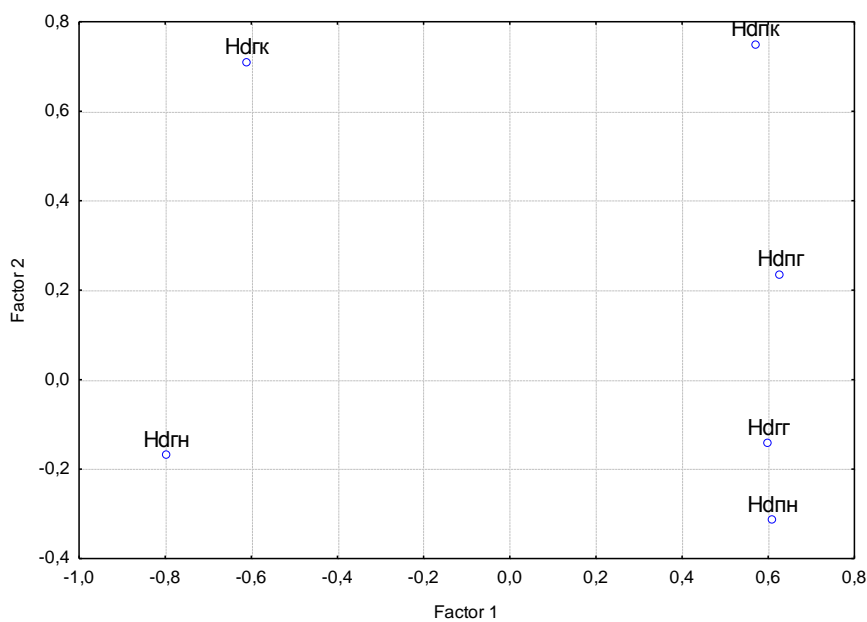


Рис. 4. Факторный анализ площади профильного поля структурных компонентов поля Hd серого гуся и волнистого попугая (Hдгн – ППП нейронов серого гуся в поле Hd; Hdгк – ППП комплексов серого гуся в поле Hd; Hdгг – ППП глии серого гуся в поле Hd; Hdпн – ППП нейронов волнистого попугая в поле Hd; Hdпк – ППП комплексов волнистого попугая в поле Hd; Hdпг – ППП глии волнистого попугая в поле Hd)

Резюме. Установлено, что ППП комплексов в поле На конечного мозга волнистого попугая статистически больше ППП комплексов аналогичного поля серого гуся. Поэтому уровень развития высшей нервной деятельности, за которую ответственно поле На, превалирует над таковым показателем у серого гуся, что подтверждает указанное выше положение.

В поле Hd ППП комплексов волнистого попугая также статистически преобладает над ППП комплексов серого гуся. Как уже было отмечено выше, поле Hd ответственно за кормовое поведение. Исходя из экологических и поведенческих особенностей данных птиц, можно утверждать, что пищедобывательное поведение волнистого попугая намного сложнее, чем у серого гуся, полученные нами экспериментальные данные это подтверждают.

В то же время ППП одиночных нейронов серого гуся в обоих изученных полях статистически выше ППП одиночных нейронов волнистого попугая. В ходе проведения исследований было выявлено, что нейроны полей конечного мозга серого гуся более крупноклеточные, нежели нейроны полей конечного мозга волнистого попугая, что наглядно показано на графиках. В то же время известно, что попугаи являются общепризнанной группой птиц с «высшим» уровнем развития мозга [11]. В связи с полученными нами экспериментальными данными мы считаем, что положение о прямой связи прогрессивного развития птиц с ППП одиночных нейронов нуждается в доработке и уточнении.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева, Н. Г. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных / Н. Г. Андреева, Д. К. Обухов. – СПб. : Лань, 1999. – 384 с.
2. Богословская, Л. С. Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных / Л. С. Богословская, Г. И. Поляков. – М. : Наука, 1981. – 160 с.
3. Воронов, Л. Н. Индексы структурных компонентов конечного мозга как индикатор сложного поведения птиц / Л. Н. Воронов, Г. Н. Исаков, В. Ю. Константинов, А. Е. Герасимов, С. С. Яндайкин // Русский орнитологический журнал. – 2013. – Т. 22. – С. 2113–2116.
4. Воронов, Л. Н. К проблеме классификации нейронов стриатума конечного мозга птиц / Л. Н. Воронов, В. В. Алексеев // Журнал высшей нервной деятельности. – 2001. – № 51 (4). – С. 477–483.
5. Воронов, Л. Н. Морфофизиологические закономерности совершенствования головного мозга и других органов птиц / Л. Н. Воронов. – М. : Изд-во МГУ, 2003. – 111 с.
6. Воронов, Л. Н. Новая методика оценки взаиморасположения структурных компонентов в нервной ткани / Л. Н. Воронов, В. Ю. Константинов // Морфология в теории и практике : сб. материалов и тезисов (к 90-летию со дня рождения Д. С. Гордон). – Чебоксары : Изд-во Чуваш. ун-та, 2012. – С. 159–162.
7. Воронов, Л. Н. Эволюция поведения и головного мозга птиц / Л. Н. Воронов. – Чебоксары : Чуваш. гос. пед. ун-т, 2004. – 276 с.
8. Воронов, Л. Н. Эколого-морфологические особенности асимметрии конечного мозга птиц / Л. Н. Воронов, Н. В. Алексеева, Н. М. Романова // Изучение птиц на территории Волжско-Камского края. – Чебоксары : Чуваш. гос. пед. ун-т, 2007. – 370 с.
9. Зорина, З. А. Новое о мозге и когнитивных способностях птиц / З. А. Зорина, Т. А. Обозова // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90. – № 7. – С. 784–802.
10. Крушинский, Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности / Л. В. Крушинский. – М. : Изд-во МГУ, 1977. – 270 с.
11. Ландышева, А. Ю. Цитоархитектоника конечного мозга волнистого попугая и сизого голубя / А. Ю. Ландышева // Вестник Чувашского государственного педагогического университета им. И. Я. Яковлева. – 2013. – № 4 (80). – С. 94–97.
12. Никитенко, М. Ф. Эволюция и мозг / М. Ф. Никитенко. – Минск : Наука и техника, 1969. – 342 с.
13. Шварц, С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных / С. С. Шварц, В. С. Смирнов, Л. Н. Добринский. – Свердловск : Б. и., 1968. – 386 с.
14. Pepperberg, I. M. Functional vocalizations by an African Grey Parrot (*Psittacus erithacus*) / I. N. Pepperberg // Zeitschrift für Tierpsychologie. – Vienna : University of Vienna, 1981. – № 55. – P. 139–160.