БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

УДК 598.2:611.813

Л. Н. Воронов

НОВЫЕ МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОГРЕССИВНОГО СТРОЕНИЯ КОНЕЧНОГО МОЗГА ПТИЦ

Чувашский государственный педагогический университет им. И. Я. Яковлева, г. Чебоксары, Россия

Аннотация. Статья посвящена анализу различных способов структурного развития конечного мозга птиц. В исследовании показано, что комплексно-глиальный индекс точно отражает черты совершенствования структурных компонентов конечного мозга у птиц с различно развитой рассудочной деятельностью. Кроме того, степень агрегации и асимметрии структурных компонентов полушарий конечного мозга птиц является четким показателем его прогресса.

Ключевые слова: *конечный мозг, птицы, нейроны, прогресс.*

Актуальность исследуемой проблемы. В настоящее время птицы имеют важное значение в биоценозах и хозяйственной деятельности человека. В связи с этим важно понимать и прогнозировать их эволюцию в целом и поведение в частности. Структуры конечного мозга птиц отвечают за ориентацию их в пространстве и стратегию поведения, в том числе и в антропогенных ландшафтах. Зная их морфологические преадаптации, например, можно прогнозировать вселение новых видов в города.

Таким образом, целью исследования явилось описание новых методов прогрессивных изменений морфологических и функциональных данных по конечному мозгу разных групп птиц с различно развитой рассудочной деятельностью и особенностями экологии.

Материал и методика исследований. В работе по исследованию асимметрии мозга птиц изучали конечный мозг 10 сизых голубей (*Columba livia*) и 10 галок (*Corvus monedula*) – по 5 экземпляров самцов и самок. Для изучения взаиморасположения структурных компонентов конечного мозга использовался конечный мозг 5 взрослых особей

© Воронов Л. Н., 2018

Воронов Леонид Николаевич – доктор биологических наук, профессор кафедры биологии и основ медицинских знаний Чувашского государственного педагогического университета им. И. Я. Яковлева, г. Чебоксары, Россия; e-mail: Lnvoronov@mail.ru

Статья поступила в редакцию 16.04.2018

серой вороны (*Corvux cornix*) и 5 взрослых особей клеста-еловика (*Loxia curvirostra*). Клестов-еловиков для исследования любезно предоставила З. А. Зорина (МГУ, Москва). Для исследования индексов структурных компонентов брали конечный мозг следующих видов: кряква (A*nas platyrhynchos),* утка домашняя *(Anas atyrhynchos)*, курица домашняя *(Gallus gallus),* перепел *(Coturnix coturnix)*, сизый голубь (*Columba livia),* белоспинный дятел (*Dendrocopos leucotos)*, волнистый попугайчик *(Melopsittacus undulatus),* серая ворона (*Corvus cornix)*, грач (*Corvus frugilegus)*, галка (*Corvus monedula*), большая синица (*Parus major)*, лазоревка (*Parus caeruleus)*, пухляк (*Parus montanus)*, зяблик (*Fringilla coelebs)*, снегирь (*Pyrrhula pyrrhula)*.

Мозг птиц извлекали из черепа и фиксировали в 70 % этиловом спирте. Дальнейшую обработку проводили по стандартной методике Ниссля. Подсчет количества структурных клеточных элементов (глии, нейронов и нейроглиальных комплексов (НГК)) проводили с фотографий, сделанных с помощью цифровой камеры «Canon PowerShot G5» с переходником «Carl Zeiss» и микроскопа «Микмед-2», при этом площадь контрольного поля составила $4{,}32\times10^{-2}$ мм^2. Фотографировалось 30 полей зрения для каждой зоны мозга. Для изучения цитоархитектоники брали каждый десятый срез. Исследовали 6 основных зон конечного мозга птиц Hyperpallium apicale (Ha); Hyperpallium densocellulare (Hd); Mesopallium (M), Nidopallium (N) и Striatum laterale (StL) и Arcopallium (A). Цифровой материал опыта обработан на достоверность различия сравниваемых показателей с использованием программного пакета «Statistica». Для сравнительного анализа выбраны следующие параметры: общая плотность распределения глии, нейронов и НГК (количество элементов в 1 мм^2 ткани); площадь профильного поля структурных элементов. Направление и степень асимметрии оценивали по коэффициенту, полученному делением разности лево- и правосторонних показателей на их сумму [7].

Межклассовые расстояния глии, нейронов и НГК определяли при помощи разработанной нами компьютерной программы обработки фотографий гистологических препаратов. Под межклассовым расстоянием мы понимаем минимальное расстояние между центрами тяжести всевозможных пар клеток соответствующих классов. С помощью специальной оригинальной программы определялись всевозможные расстояния между профилями клеток различных классов на конкретной фотографии и выбиралось наименьшее значение, которое затем усреднялось по фотографиям соответствующей зоны мозга. Расстояние между классами в пространстве оценивалось по найденной средней величине, исходя из основного стереологического соотношения: $L = \frac{4}{\pi} L'$, где L – среднее межклассовое расстояние в пространстве, L' – усредненное по фотографиям данной зоны мозга минимальное расстояние между всевозможными парами профилей клеток соответствующих классов [12].

Результаты исследований и их обсуждение. На рубеже XX–XXI в. произошли радикальные сдвиги в представлениях о структуре мозга и психике птиц. До начала 1980-х гг. существовало противоречие между известными фактами высокой адаптивности поведения птиц (включая проявления незаурядной сообразительности) и тенденцией рассматривать их поведение преимущественно как результат инстинктивных программ, дополняемых в ограниченной мере способностью к обучению [14]. До недавнего времени психику птиц традиционно недооценивали из-за специфики строения их мозга, лишенного шестислойной новой коры и развивавшегося в эволюции за счет преобразования ядер стриатума. Это заставляло большинство авторов рассматривать мозг птиц как примитивную

структуру, не предназначенную для осуществления высших когнитивных функций, которые выполняет новая кора млекопитающих [18], [26].

В работах З. А. Зориной и представителей ее школы расширение круга модельных видов и использование комплекса методик подтверждают ранее установленный факт наличия у птиц мышления как способности к экстренному решению задач в новой ситуации и обобщенному и опосредованному отражению действительности. Об этом свидетельствуют современные данные об орудийной и протоорудийной деятельности птиц, а также способность высших представителей этого класса к образованию довербальных понятий, выявлению аналогий и символизации. Группы птиц, обладающие сходными показателями развития мозга, но относящиеся к разным линиям развития в филогенезе («высший» уровень – врановые и попугаи, «низший» – голуби и чайки), характеризуются сходными спектрами когнитивных способностей. У врановых и попугаев они наиболее широки, тогда как у чаек и голубей весьма ограничены.

В классе птиц виды находятся на различных уровнях филогенетического развития. Их мозг имеет определенные типы организации, начиная от самой древней и архаичной (голубе- и курообразные) и заканчивая наиболее прогрессивно развитой у эволюционно молодых видов (врановые, совы, попугаи). Как известно, развитие мозга в процессе филогенеза происходило за счет совершенствования целого ряда показателей: увеличения относительной массы [19], [20], [23], относительного объема больших полушарий [25], увеличения числа нейроглиальных комплексов, одиночных нейронов и разнообразия их форм, а также уменьшения размеров одиночных нейронов [1], [3], [5], [6]. Однако для решения сложных проблем современной нейробиологии потребовалось углубить разработку морфологических критериев прогрессивного развития мозга птиц.

Л. В. Крушинский [15] высказал гипотезу о некоторых механизмах деятельности мозга, которые могут обеспечивать возможность решения животными новых для них задач, построенных на простейших понятиях о пространстве, времени и движении. В связи с этим он выдвинул несколько важных положений:

Положение первое. В основе улавливания эмпирических законов, связывающих предметы и явления окружающего мира, лежит способность отдельных нейронов мозга избирательно реагировать на специфические свойства раздражителей.

Положение второе. Специфичность реакции нейронов определяется разной активностью их генетического аппарата и реализуется в процессе онтогенетической дифференциации клеток.

Положение третье. Избыточное количество нейронов в мозге – необходимое условие для восприятия всех многообразных деталей окружающей среды и улавливания законов, лежащих в основе их взаимодействия.

Положение четвертое. Для восприятия отдельных структурных элементов среды и существующих между ними отношений, что необходимо для решения каждой логической задачи, отдельные нейроны конечного мозга должны объединяться в функциональные констелляции.

Положение пятое. Отбор констелляций нейронов, необходимых для решения логической задачи, осуществляется при участии сознания. Оценка биологической значимости решаемой задачи производится с помощью эмоций.

Продолжая развивать некоторые из данных положений, Л. С. Богословская и Г. И. Поляков [3] сформулировали несколько принципов эволюционного преобразования нервных центров в мозге животных:

1. *Принцип дополнительности в эволюционном развитии мозга.* В мозге позвоночных не наблюдается «отрицания» старых форм клеток, отделов и целых систем. В эволюции они дополняются новыми молодыми образованиями, преобразуются под их воздействием или сохраняют основы своего устройства неизменными.

2. *Принцип структурной переходности в организации нервных центров.* На тканевом (гистологическом) и клеточном уровнях строения реализация принципа дополнительности выражается в переходном характере строения областей и элементов, лежащих между отделами разного эволюционного возраста и разного происхождения.

3. *Принцип полиморфизма нейронов.* В основе многообразия нервных клеток, их взаимных связей и пространственной организации нейронных сетей лежат закономерности общего порядка и специфичность самой нервной ткани.

В последнее время у высокоорганизованных птиц (врановые, попугаи) доказано наличие зачатков абстрактного мышления – способности к образованию довербальных понятий (сходство, число), позволяющей сформировать обобщение к стимулам незнакомых категорий. Особый интерес представляют данные о способности высших птиц к символизации, то есть способность устанавливать эквивалентность между ранее нейтральными для них знаком и соответствующим предметом, обобщением категорий и т. п.

Вместе с тем, параллельно разрабатываются морфологические критерии определения степени развития структур конечного мозга у птиц с различно развитым поведением. Так, удалось установить, что морфофизиологический прогресс у разных видов птиц сопровождается возрастанием взаимно связанных качеств – структурным разнообразием и структурно-функциональной избыточностью. Так, в стриатуме птиц с высоко развитой рассудочной деятельностью (серая ворона, сорока, грач) было обнаружено около 600 млн нейронов, а у птицы с низко развитой рассудочной деятельностью (голубь сизый) – 302 млн [5]. Причем у первых значительно больше разнообразие классов нейронов, чем у вторых. У всех изученных птиц обнаружились сходные тенденции по распределению различных типов и классов нейронов. При этом во всех полях стриатума было больше веретеновидных клеток, а по разнообразию классов – пирамидных. У птиц с высокоразвитой рассудочной деятельностью в эволюционно молодых полях гипер-, мезо- и нидопаллиуме относительно большее число глий, комплексов и нейронов, чем у птиц с низкоразвитой рассудочной деятельностью, а в эволюционно старых полях (Striatumlaterale, Arcopallium), наоборот, нейронов больше у птиц с низкоразвитой рассудочной деятельностью [5].

Были установлены эволюционно прогрессивные изменения в структурах головного мозга птиц: во-первых, увеличение количества и размеров нейроглиальных комплексов; во-вторых, уменьшение линейных размеров одиночных клеток во всех полях конечного мозга; в-третьих, возрастание числа и разнообразия одиночных нейронов [5], [6]. Несмотря на многочисленные публикации по данной проблеме, многие авторы до сих пор используют в своих работах индексы Портмана по соотношению различных частей мозга птиц. Однако следует отметить, что объемы мозгового вещества весьма слабо коррелируют с элементарной рассудочной деятельностью животных.

Продолжая разрабатывать критерии совершенствования конечного мозга птиц, мы обратили внимание на различные цитоархитектонические индексы, асимметрию мозга птиц и особенности взаиморасположения структурных компонентов или степень их ассоциации.

Цитоархитектонические индексы. После анализа третьего и четвертого положений Л. В. Крушинского [15] стало понятно, что для установления критериев совершен-

ствования конечного мозга птиц важны не только абсолютные показатели отдельных нейронов и нейроглиальных комплексов (функциональных констелляций), но и их сочетание или отношения друг к другу. Первоначально удалось установить, что наиболее распространенным в литературе являлся глиальный индекс, который рассчитывается как отношение количества глиальных клеток к количеству нейронов в одном и том же объеме мозгового вещества. Как известно, величина глиального индекса увеличивается от низших приматов к высшим антропоидным и достигает максимума у человека. Так, его величина у низших узконосых обезьян равна 3,0; у высших антропоморфных приматов – 4,8; у человека – 8,3 [4]. У птиц, по нашим данным, глиальный индекс в поле Hyperpallium densocellulare составляет: кряква – 1,79; курица – 2,1; голубь сизый – 1,44; перепел обыкновенный – 0,54; снегирь – 2,21; домашняя утка – 0,75; зяблик – 3,39; дятел белоспинный – 1,2; лазоревка – 1,1; гаичка – 1,63; большая синица – 3,4; попугай волнистый – 4,9; грач – 1; галка – 2 и серая ворона – 1,2. Как видим, данный индекс показывает у врановых небольшие значения по сравнению с другими птицами, что не соответствует высоким показателям их рассудочной деятельности. Путем перебора 12 вариантов сочетания отношений глии, нейронов и комплексов удалось установить, что более адекватный вариант дает комплексно-глиальный индекс. Он высчитывается как отношение площади нейроглиальных комплексов к площади свободной глии. Целесообразнее всего подсчитывать данный индекс в поле конечного мозга Hyperpallium densocellulare, входящем в WULST-формацию. Данные этого индекса таковы: кряква – 2,29; курица – 2,54; голубь сизый – 3,3; перепел обыкновенный – 2,8; снегирь – 2,89; домашняя утка – 4,1; зяблик – 3,69; дятел белоспинный – 3,9; лазоревка – 2; гаичка – 1,8; большая синица – 3,0; попугай волнистый – 2,75; грач – 7,7; галка – 6,1 и серая ворона – 13,1. Выбор поля Hyperpallium densocellulare не случаен, поскольку поля WULST-формации принимают непосредственное участие в рассудочной деятельности птиц [9], [12].

Асимметрия мозга птиц. Наличие асимметричной организации мозга в течение длительного времени приписывалось исключительно человеку, а позднее и некоторым млекопитающим. Отсутствие новой коры послужило поводом считать конечный мозг птиц в структурном отношении примитивным, и его морфофункциональная асимметрия изучалась крайне мало. Однако имеются данные о функциональной асимметрии конечного мозга птиц [6], [21], [24]. В настоящее время считается, что функциональная асимметрия мозга является совокупным продуктом воздействия как генетических, так и факторов внешней среды. Вероятно, именно благодаря генетической детерминированности межполушарная асимметрия оказывается сцепленной с полом, и половой диморфизм в организации межполушарной асимметрии определяет различия в адаптивных реакциях полов.

Клинические и экспериментальные исследования выявили наличие половых различий в организации асимметрии мозга [2], [16], [22]. Биологический смысл большей симметричности мозга у самок или особей женского пола В. Л. Бианки [2] видит в том, что более симметричный мозг более пластичен, более приспособлен к осуществлению компенсаторных процессов и обеспечивает преимущество их жизнеспособности, необходимое для вида в целом. Психологическая и социальная роль самцов (и особей мужского пола вообще) требует оперативного осуществления выбора при изменяющихся условиях среды и определяет необходимость существования выраженной асимметричной организации мозга [7], [8].

Заметим однако, что материалов по цитоархитектонической асимметрии конечного мозга птиц не найдено. В этой связи целью настоящей работы явилось изучение цитоар-

хитектоники межполушарной асимметрии сизого голубя и галки. Результаты исследования показали, что в цитоархитектонике их конечного мозга обнаружены различия между правым и левым полушариями, имеющие одинаковые тенденции у обоих видов птиц: в «ведущем» полушарии наблюдаются большие значения общей плотности распределения и средней площади нейронов и нейроглиальных комплексов.

У галки, по сравнению с сизым голубем, меньше значения общей плотности распределения и средней площади одиночных нейронов, но выше значения данных показателей у нейроглиальных комплексов; обнаруженная структурная асимметрия сильнее выражена в сенсорных зонах мозга (зрительной, слуховой), т. е. в тех областях, где имеется функциональная межполушарная асимметрия. Таким образом, полученные данные демонстрируют цитологическую основу функциональной асимметрии; выявлены половые отличия в цитоархитектонической асимметрии конечного мозга птиц, выражающиеся в меньшей плотности распределения глии, нейронов и НГК и в больших значениях средней площади нейронов и НГК у самцов по сравнению с самками. Также у самцов в большем количестве показателей имеются достоверные межполушарные различия и выше показатели коэффициента асимметрии, что указывает на лучшую выраженность цитоархитектонической асимметрии у самцов.

Агрегация клеток мозга. Взаимное расположение клеток мозга в пространстве можно охарактеризовать расстоянием между произвольной парой наиболее близких клеток, которое является случайной величиной. Поэтому в качестве наиболее естественной и наглядной характеристики этого распределения целесообразно принять матрицу близости клеток изучаемого поля конечного мозга. Элементами этой матрицы являются средние наблюдаемые расстояния от центра тяжести клетки мозга определенного типа до центра ее ближайшего соседа (NND) – клетки мозга того же самого или другого типа. Средние расстояния до ближайшего соседа того же самого типа назовем внутритиповыми расстояниями клеток данного типа конечного мозга, а средние расстояния до ближайшего соседа другого типа – межтиповыми расстояниями данных типов. Матрица разброса из соответствующих стандартных отклонений наблюдаемых расстояний характеризует дисперсию этих расстояний. По матрице близости легко построить матрицу относительной близости, характеризующей типы пространственного распределения (ПР) различных клеток нервной ткани. Элементами этой матрицы являются индексы ближайшего соседа (NNI) – отношения наблюдаемых NND к аналогичным расстояниям, соответствующим случайному расположению клеток в пространстве. Отметим, что характеристикой, более детально описывающей ПР клеток в полях конечного мозга, является функциональная матрица близости, элементами которой являются эмпирические функции распределения расстояний до ближайшего соседа.

При необходимости более полной характеристики цитоархитектоники полей конечного мозга птиц по ПР их клеток, можно также использовать матрицы относительной близости для ближайших соседей второго и более высоких порядков [27] либо соответствующие функциональные матрицы. Это значительно увеличивает объем анализа данных, но не вызывает принципиальных затруднений. Для краткости мы ограничимся лишь исследованием матриц до первого ближайшего соседа. Более подробно с методикой можно ознакомиться в работах [10], [11], [12], [13].

Исследования показали, что в конечном мозге птиц имеются два уровня агрегации клеток: объединение нейронов и глии в нейроглиальные комплексы и объединение нейроглиальных комплексов, нейронов и глии в надклеточные агрегаты. У серой вороны,

обладающей высокоразвитой рассудочной деятельностью, комплексы ассоциируются с нейронами и глией во всех полях конечного мозга (NNI=0,69–0,92), а у клеста – только в одном поле А.

Клетки конечного мозга изученных птиц распределены агрегированно: глия характеризуется агрегированным типом пространственного распределения во всех полях конечного мозга (NNI=0,62–0,89), нейроны находятся в агрегированном состоянии в одном поле (NNI=0,69–0,77), а нейроглиальные комплексы агрегированы в трех полях конечного мозга (NNI=0,57–0,93). Нейроны ассоциируются с глией во всех полях конечного мозга изученных птиц (NNI=0,64–0,95).

С помощью разработанной нами методики, учитывающей долю площади клеток, установлено, что пара нейрон и глия характеризуется ассоциированным типом, а глия – агрегированным типом пространственного распределения во всех изученных полях (комплексы – в эволюционно молодых полях, нейроны – в старом поле GP).

Таким образом, пространственное распределение клеток и надклеточных структур мозга отражает степень их функциональной взаимосвязи, поэтому его необходимо учитывать для адекватной характеристики цитоархитектоники конечного мозга птиц.

Чтобы понять, можно ли прогнозировать уровень развития когнитивных способностей вида, исходя из значения полушарного индекса (в сочетании с другими характеристиками, например, относительным объемом отделов неопаллиума), необходимо исследовать большее число видов с разными значениями этого показателя**.** Из многочисленных работ такого плана упомянем работы К. Айслер и К. Шейк [19], которые выявили зависимость между особенностями жизненного цикла развития (life-history) и отношением масса мозга/масса тела. М. Буриш и др. [17] обнаружили такую же корреляцию этого показателя с характером социальной структуры и специфики игр у значительного числа видов птиц. Р. Риклефс [23] рассматривал связи между относительным размером мозга, жизненным циклом развития, когнитивными способностями птиц, характером игр, социальной организации и т. п., опираясь в значительной мере на измерения А. Портмана [25].

Таким образом, общую картину морфофункционального совершенствования конечного мозга птиц можно представить следующим образом: глиальные клетки помогают нейронам передавать, а нейроглиальные комплексы – обрабатывать информацию, поступающую в мозг от анализаторов. При этом для выявления четких признаков совершенствования мозга большое значение имеет количество нейронов и величина нейроглиальных комплексов в эволюционно молодых полях мозга. Кроме этого, важно особое соотношение количества глии, нейронов и комплексов, выраженное в определенных коэффициентах, а также расстояния между этими структурными компонентами, выраженные в степени их ассоциации. Межполушарная асимметрия также играет ведущую роль в определении своеобразных индикаторах совершенствования мозга, так как у птиц с высоко развитой рассудочной деятельностью (галки) асимметрия в эволюционно молодых полях достоверно выше, чем у голубя (низкоразвитая рассудочная деятельность).

Резюме. Полученные результаты позволяют сделать вывод, что комплексно-глиальный индекс точнее, чем индекс Портмана, отражает черты совершенствования структурных компонентов конечного мозга у птиц с различно развитой рассудочной деятельностью. Кроме этого, степень асимметрии и агрегации структурных компонентов полушарий конечного мозга птиц является четким показателем его совершенствования.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Андреева Н. Г., Обухов Д. К.* Эволюционная морфология нервной системы позвоночных. – СПб. : Лань, 1999. – 384 с.

2. *Бианки В. Л., Филиппова Е. В.* Асимметрия мозга и пол. – СПб. : Изд-во С.-Петербургского ун-та, 1997. – 227 с.

3. *Богословская Л. С., Поляков Г. И.* Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных. – М. : Наука, 1981. – 159 с.

4. *Брыксина З. Г.* Структурно-клиническая характеристика глиальных элементов // Нервные механизмы регуляции и координации функций. – М., 1975. – С. 235–246.

5. *Воронов Л. Н.* Морфофизиологические закономерности совершенствования головного мозга и других органов птиц. – М., 2003. – 111 с.

6. *Воронов Л. Н.* Эволюция поведения и головного мозга птиц. – Чебоксары : Чуваш. гос. пед. ун-т, 2004. – 210 с.

7. *Воронов Л. Н., Алексеева Н. В.* Асимметрия морфометрических показателей конечного мозга сизого голубя // Вестник Чувашского государственного педагогического университета им. И. Я. Яковлева. – 2006. – № 4(51). – С. 24–27.

8. *Воронов Л. Н., Алексеева Н. В., Романова Н. М.* Эколого-морфологические особенности асимметрии конечного мозга птиц // Изучение птиц на территории Волжско-Камского края. – Чебоксары : Плакат, 2007. – С. 21–25.

9. *Воронов Л. Н., Исаков Г. Н., Константинов В. Ю., Герасимов А. Е., Яндайкин С. С.* Индексы структурных компонентов конечного мозга как индикаторы сложного поведения птиц // Русский орнитологический журнал. – 2013. – Том 22, экспресс-выпуск 906. – С. 2113–2116.

10. *Воронов Л. Н., Константинов В. Ю.* Новая методика оценки взаиморасположения структурных компонентов в нервной ткани // Морфология в теории и практике : сборник материалов и тезисов. – Чебоксары, 2012. – С. 159–162.

11. *Воронов Л. Н., Константинов В. Ю.* Пространственное расположение клеток конечного мозга клеста-еловика (Loxia curvirostra) // Фундаментальные исследования. – 2011. – № 10. – С. 586–589.

12. *Воронов Л. Н., Константинов В. Ю.* Экологическая морфология конечного мозга птиц семейства вьюрковые (Fringillidae). – Чебоксары, 2015. – 163 с.

13. *Воронов Л. Н., Константинов В. Ю.* Эколого-морфологические особенности гистологического строения мозга птиц семейства Вьюрковые (Fringillidae) // Мордовский орнитологический вестник. – 2014. – Вып. 4. – С. 44–52.

14. *Зорина З. А., Обозова Т. А.* Новое о мозге и когнитивных способностях птиц // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90. – № 7. – С. 784–802.

15. *Крушинский Л. В.* Биологические основы рассудочной деятельности. – М. : Изд-во МГУ. – 1986. – 270 с.

16. *Спрингер С., Дейч Г.* Левый мозг, правый мозг. – М. : Мир, 1983. – 256 с.

17. *Burish M. J., Kueh H. Y., Wang S. S.* Brain Architecture and Social Complexity in Modern and Ancient Birds // Brain Behav. Evol. – 2004. – Vol. 63. – P. 107–124.

18. *Elliot Smith G.* Notes upon the natural subdivisions of the cerebral hemisphere // J. Anat. Physiol. – 1901. – Vol. 35. – P. 431–454.

19. *Isler K., van Schaik C. P.* Why are there so few smart mammals (but so many smart birds)? // Biol. Letters. – 2009. – Vol. 5. – P. 125–129.

20. *Nealen P. M., Ricklefs R. E.* Early diversification of the avian brain: body relationship // J. of Zoology. – 2001. – Vol. 253. – P. 391–404.

21. *Gagliardo A., Odetti F., Ioale P., Pecchia T., Vallortigara G.* Functional asymmetry of left and right avian piriform cortex in homing pigeons' navigation // Eur. J. Neurosci. – 2005. – Jul., 22(1). – P. 189–194.

22. *Gur R. C.* Sex differences in brain gray and white matter in healthy young adult: correlation with cognitive performance // J. Neuroscience. – 1999. – № 15. – P. 4065–4072.

23. *Ricklefs R. E.* The cognitive face of avian life histories. The 2003 Margaret Morse Nice lecture // The Wilson Bulletin. A quarterly J. of Ornithol. – 2004. – Vol. 116. – № 2. – P. 119–196.

24. *Rogers L. J., Anson J. M.* Lateralization of function in the chicken forebrain // Pharmacol., Biohem. and Behav. – 1979. – Vol. 10. – № 5. – P. 679–686.

25. *Portmann A.* Etudes sur la cerebralisation chez les oiseaux // Alauda. – 1946. – № 14. – P. 2–20.

26. *Steele R. J., Stewart M. G.* Involvement of AMPA receptors in maintenance of memory for a passive avoidance task in day-old domestic chicks (Gallus domesticus) // Eur. J. Neurosci. – 1995. – Vol. 7(6). – P. 304–1297.

27. *Thompson R. R.* Role of the archistriatal nucleus taeniae in sexual behavior of male Japenes quail (Coturnix japonica): A comparison of function with the medial nuclear of the amygdala in mammals // Brain Behav. Evol. – 1998. – Vol. 51(4). – P. 29–215.

UDC 598.2:611.813

L. N. Voronov

METHODS OF DETERMINING PROGRESSIVE STRUCTURE OF BIRDS' END BRAIN

I. Yakovlev Chuvash State Pedagogical University, Cheboksary, Russia

Abstract. The article is devoted to the analysis of various ways of structural development of birds' end brain. The study shows that the complex-glial index accurately reflects the features of improving the structural components of the end brain of birds with differently developed rational activities. In addition, the degree of aggregation and asymmetry of structural components of the hemispheres of the end brain of birds is a clear indicator of its progress.

Keywords: *end brain, birds, neurons, progress.*

REFERENCES

1. *Andreeva N. G., Obukhov D. K.* Evolyucionnaya morfologiya nervnoj sistemy pozvonochnykh. – SPb. : Lan', 1999. – 384 s.

2. *Bianki V. L., Filippova E. V.* Asimmetriya mozga i pol. – SPb. : Izd-vo S.-Peterburgskogo un-ta, 1997. – 227 s.

3. *Bogoslovskaya L. S., Polyakov G. I.* Puti morfologicheskogo progressa nervnykh centrov u vysshikh pozvonochnykh. – M. : Nauka, 1981. – 159 s.

4. *Bryksina Z. G.* Strukturno-klinicheskaya kharakteristika glial'nykh elementov // Nervnye mekhanizmy regulyacii i koordinacii funkcij. – M., 1975. – S. 235–246.

5. *Voronov L. N.* Morfofiziologicheskie zakonomernosti sovershenstvovaniya golovnogo mozga i drugikh organov ptic. – M., 2003. – 111 s.

6. *Voronov L. N.* Evolyuciya povedeniya i golovnogo mozga ptic. – Cheboksary : Chuvash. gos. ped. un-t, 2004. – 210 s.

7. *Voronov L. N., Alekseeva N. V.* Asimmetriya morfometricheskikh pokazatelej konechnogo mozga sizogo golubya // Vestnik Chuvashskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta im. I. Ya. Yakovleva. – 2006. – № 4(51). – S. 24–27.

8. *Voronov L. N., Alekseeva N. V., Romanova N. M.* Ekologo-morfologicheskie osobennosti asimmetrii konechnogo mozga ptic // Izuchenie ptic na territorii Volzhsko-Kamskogo kraya. – Cheboksary : Plakat, 2007. – S. 21–25.

9. *Voronov L. N., Isakov G. N., Konstantinov V. Yu., Gerasimov A. E., Yandajkin S. S.* Indeksy strukturnykh komponentov konechnogo mozga kak indikatory slozhnogo povedeniya ptic // Russkij ornitologicheskij zhurnal. – 2013. – Tom 22, ekspress-vypusk 906. – S. 2113–2116.

10. *Voronov L. N., Konstantinov V. Yu.* Novaya metodika ocenki vzaimoraspolozheniya strukturnykh komponentov v nervnoj tkani // Morfologiya v teorii i praktike : sbornik materialov i tezisov. – Cheboksary, 2012. – S. 159–162.

© Voronov L. N., 2018

Voronov, Leonid Nikolaevich – Doctor of Biology, Professor of the Department of Biology and Basics of Medical Knowledge, I. Yakovlev Chuvash State Pedagogical University, Cheboksary, Russia; e-mail: Lnvoronov@mail.ru

The article was contributed on April, 16, 2018

11. *Voronov L. N., Konstantinov V. Yu.* Prostranstvennoe raspolozhenie kletok konechnogo mozga klesta-elovika (Loxia curvirostra) // Fundamental'nye issledovaniya. – 2011. – № 10. – S. 586–589.

12. *Voronov L. N., Konstantinov V. Yu.* Ekologicheskaya morfologiya konechnogo mozga ptic semejstva v'yurokovye (Fringillidae). – Cheboksary, 2015. – 163 s.

13. *Voronov L. N., Konstantinov V. Yu.* Ekologo-morfologicheskie osobennosti gistologicheskogo stroeniya mozga ptic semejstva V'yurkovye (Fringillidae) // Mordovskij ornitologicheskij vestnik. – 2014. – Vyp. 4. – S. 44–52.

14. *Zorina Z. A., Obozova T. A.* Novoe o mozge i kognitivnykh sposobnostyakh ptic // Zoologicheskij zhurnal. – 2011. – T. 90. – № 7. – S. 784–802.

15. *Krushinskij L. V.* Biologicheskie osnovy rassudochnoj deyatel'nosti. – M. : Izd-vo MGU. – 1986. – 270 s.

16. *Springer S., Dejch G.* Levyj mozg, pravyj mozg. – M. : Mir, 1983. – 256 s.

17. *Burish M. J., Kueh H. Y., Wang S. S.* Brain Architecture and Social Complexity in Modern and Ancient Birds // Brain Behav. Evol. – 2004. – Vol. 63. – P. 107–124.

18. *Elliot Smith G.* Notes upon the natural subdivisions of the cerebral hemisphere // J. Anat. Physiol. – 1901. – Vol. 35. – P. 431–454.

19. *Isler K., van Schaik C. P.* Why are there so few smart mammals (but so many smart birds)? // Biol. Letters. – 2009. – Vol. 5. – P. 125–129.

20. *Nealen P. M., Ricklefs R. E.* Early diversification of the avian brain: body relationship // J. of Zoology. – 2001. – Vol. 253. – P. 391–404.

21. *Gagliardo A., Odetti F., Ioale P., Pecchia T., Vallortigara G.* Functional asymmetry of left and right avian piriform cortex in homing pigeons\' navigation // Eur. J. Neurosci. – 2005. – Jul., 22(1). – R. 189–194.

22. Gur R. C. Sex differences in brain gray and white matter in healthy young adult: correlation with cognitive performance // J. Neuroscience. 1999. № 15. P. 4065 4072.

23. *Ricklefs R. E.* The cognitive face of avian life histories. The 2003 Margaret Morse Nice lecture // The Wilson Bulletin. A quarterly J. of Ornithol. – 2004. – Vol. 116. – № 2. – P. 119–196.

24. *Rogers L. J., Anson J. M.* Lateralization of function in the chicken forebrain // Pharmacol., Biohem. and Behav. – 1979. – Vol. 10. – № 5. – P. 679–686.

25. *Portmann A.* Etudes sur la cerebralisation chez les oiseaux // Alauda. – 1946. – № 14. – P. 2–20.

26. *Steele R. J., Stewart M. G.* Involvement of AMPA receptors in maintenance of memory for a passive avoidance task in day-old domestic chicks (Gallus domesticus) // Eur. J. Neurosci. – 1995. – Vol. 7(6). – P. 304–1297.

27. *Thompson R. R.* Role of the archistriatal nucleus taeniae in sexual behavior of male Japenes quail (Coturnix japonica): A comparison of function with thc mcdial nuclcar of thc amygdala in mammals // Brain Bchav. Evol. – 1998. – Vol. 51(4). – P. 29–215.