

ОБЗОРНЫЕ И ОБЩЕТЕОРЕТИЧЕСКИЕ СТАТЬИ

© Коллектив авторов, 2017
УДК 598.2+599:591.481.1<71>

Д.К.Обухов¹, Т.А.Цехмистренко², Е.В.Пущина³, В.А.Разенкова¹

СОВРЕМЕННЫЕ ВЗГЛЯДЫ НА ЭВОЛЮЦИЮ КОРКОВЫХ ФОРМАЦИЙ КОНЕЧНОГО МОЗГА МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ

¹ Кафедра цитологии и гистологии (зав. — проф. А.Д.Харазова), ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет»; ² кафедра анатомии человека (зав. — проф. В.И.Козлов), ФГАОУ ВО «Российский университет дружбы народов»; ³ лаборатория клеточной дифференцировки (зав. — проф. А.А.Реунов), Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН, г. Владивосток

В статье дан обзор современных представлений о структуре и эволюции конечного мозга птиц. Приведены сведения о цитоархитектонике, нейронной структуре, системе связей и развитию конечного мозга. Проводится сравнение с аналогичными данными по конечному мозгу млекопитающих. Подчеркивается необходимость пересмотра классических представлений о структуре полушарий птиц. Приведены доказательства гомологии дорсальных отделов полушария птиц с кортикальными структурами мозга млекопитающих. Дана современная классификация структур полушария мозга птиц.

Ключевые слова: конечный мозг, цитоархитектоника, нейронная организация, эволюция нервной системы, птицы

Конечный мозг позвоночных является высшим интегративным центром ЦНС и достигает своего максимального развития у человека. Птицы — крупнейший класс высших позвоночных животных — долгое время оставались вне интересов нейробиологов и нейрофизиологов, занимающихся вопросами эволюции нервной системы. В результате сложились устойчивые представления об отсутствии в полушариях большого мозга птиц развитых корковых формаций. Мнение о том, что основную массу полушарий занимают подкорковые структуры, нашло отражение в существующей классификации отделов полушарий у птиц [1, 2, 4, 9, 15]. Появление современных методов микроскопического анализа и развитие молекулярно-генетических технологий позволили полностью пересмотреть представления об организации и эволюции конечного мозга птиц. В настоящей работе представлен обзор собственных и литературных данных о структуре, системе связей и особенностях развития конечного мозга птиц (в сравнении с млекопитающими).

Структура конечного мозга птиц

Конечный мозг птиц (telencephalon), как и мозг млекопитающих, относится к инвертированному типу и состоит из двух крупных полушарий с системой латеральных мозговых желудочков, хотя у птиц они развиты слабо. Важно подчеркнуть, что, несмотря на тесные эволюционные связи с рептилиями, мозг птиц значительно больше сопоставим по ряду анатомических показателей с мозгом млекопитающих. Полушария конечного мозга являются самыми крупными из всех отделов мозга и достигают максимальных размеров у врановых, чайковых и воробьиных, чьи индексы энцефализации достигают больших величин. Индекс телэнцефализации (показатель отношения объема полушарий конечного мозга к объему всего мозга) составляет у голубя 4,0, курицы — 3,27, утки — 6,08, сороки — 8,24, грача — 15,68, вороны — 15,38 [8, 9, 43]. Тем не менее характер развития головного мозга у птиц имеет ряд существенных отличий от такового у млекопитающих.

Во-первых, формирование головного мозга птиц зависит от типа онтогенеза данного вида.

Сведения об авторах:

Обухов Дмитрий Константинович (e-mail: dkobukhov@yandex.ru), *Разенкова Валерия Алексеевна* (e-mail: valeria.raz@yandex.ru), кафедра цитологии и гистологии, ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет», 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7–9

Цехмистренко Татьяна Александровна (e-mail: tsekhmistrenko_ta@pfur.ru), кафедра анатомии человека, ФГАОУ ВО «Российский университет дружбы народов», 117198, Москва, ул. Миклухо-Маклая, 6

Пущина Евгения Владиславовна (e-mail: puschina@mail.ru), лаборатория клеточной дифференцировки, Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН, 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

У выводковых птиц мозг к моменту рождения практически сформирован, тогда как у птенцовых птиц (к ним, в частности, относятся и врановые) окончательное формирование мозга продолжается длительное время после рождения. У врановых этот период занимает до года. Во-вторых, развитие мозга и его отделов у птиц в большей степени, чем у млекопитающих, зависит от экологии вида. В третьих, у млекопитающих увеличение общего размера головного мозга происходит в основном за счет увеличения доли конечного мозга, тогда как у птиц этот показатель не обязательно связан с увеличением размеров конечного мозга [13, 35].

У птиц поверхность полушарий, как правило, гладкая и не имеет извилин, характерных для мозга большинства млекопитающих. У некоторых птиц на поверхности полушария располагается небольшая складка, называемая валлекуллой (*vallecula*). Ориентация и ход валлекулы послужили основой макроанатомической классификации конечного мозга птиц, поскольку она отграничивает от основной части мозга особую структуру полушарий — дорсальное возвышение (*Wulst*) (*рис. 1*). Первый тип мозга отличается высокой степенью развития *Wulst* и смещением его в ростральные отделы полушарий. Он встречается у представителей ряда групп птиц: воробьиных (в том числе в семействе врановые — *Corvidae*), куриных, чайковых, дневных хищников, совиных, голубиных. Второй тип мозга характеризуется относительно слабым развитием *Wulst* и его смещением в теменно-затылочную область. Этот тип мозга встречается в семействах ржанковых, пастушковых, голенастых, веслоногих, дятлов и попугаев [9, 25, 50, 51].

Гистологическая структура полушарий конечного мозга птиц

Согласно классическим представлениям, корковые формации птиц представлены гиппокампальной (*Hp*) корой, занимающей небольшую часть дорсомедиальной поверхности полушария, и небольшим участком на его дорсальной поверхности — так называемой дорсолатеральной кортикоидной пластинкой (*CDL*). Степень развития кортикоидной пластинки сильно варьирует у разных отрядов птиц: максимального развития (до 15% от площади полушария она достигает у куриных и голубиных, минимального (до 8%) — у утиных, воробьиных. Данные по морфологии, гистохимии, системе связей позволяют рассматривать этот отдел полушарий как компонент лимбической системы конечного мозга высших позвоночных животных [2, 15, 25, 27, 33].

Большую часть дорсальной части полушария формируют структуры гипер-, нео- и палеостриатума, традиционно относимые к подкорковым стриатарным центрам, сравнимым со стриатумом мозга млекопитающих. Основой таких представлений послужили исследования цитоархитектоники полушарий птиц, показавшие, что они построены по «ядерному» типу, а слоистое «экранное» строение, характерное для корковых формаций полушарий млекопитающих, отсутствует [1, 2, 4, 9, 10, 15, 40, 41, 45].

Однако дальнейшие исследования установили, что дорсальные отделы полушария птиц имеют чрезвычайно сложную цитоархитектонику и нейронную структуру. Их основу составляют мультиклеточные нейроглиальные комплексы различного вида: «ассоциации», представляющие собой группировки клеток (от 3 до 25 на срез), границы между которыми в световой микроскоп практически неразличимы, и «гнезда», включающие от 3 до 15 клеток на срез, границы между которыми хорошо различимы. Анализ серийных срезов и их компьютерная реконструкция показали, что данные комплексы имеют в основном шаровидную или овоидную пространственную организацию. Нейроглиальный индекс, характеризующий сложность цитоархитектонической структуры комплексов, различается в разных полях гипер- и неостриатума, достигая максимальных величин у врановых.

В состав комплексов входят нейроны разного типа. Во-первых, это крупные радиальные густошиповые, аллодендритные клетки с высокой степенью ветвления дендритного дерева. Во-вторых, к ним относятся короткоаксонные, бесшиповые, звездчатые нейроны идиодендритного класса. Последние, как оказалось, сходны с аналогичными звездчатыми короткоаксонными интернейронами, характерными для неокортикальных структур мозга высших млекопитающих [2, 14, 18, 21, 42, 52]. Так, у врановых и некоторых других представителей отряда воробьиных в дорсальных отделах полушария выявлено до 5 разновидностей короткоаксонных звездчатых нейронов. Если учесть, что количество и разнообразие звездчатых интернейронов (так называемый «индекс звездчатости») являются показателем уровня нейронной дифференцировки нервных центров, то можно утверждать, что по этому параметру врановые не уступают высшим млекопитающим, вплоть до приматов. Уровень сложности нейроглиальных комплексов отличается как в пределах одного полушария (в разных полях гипер- и неостриатума), так и в зависимости от вида птиц. Наиболее сложные комплексы были

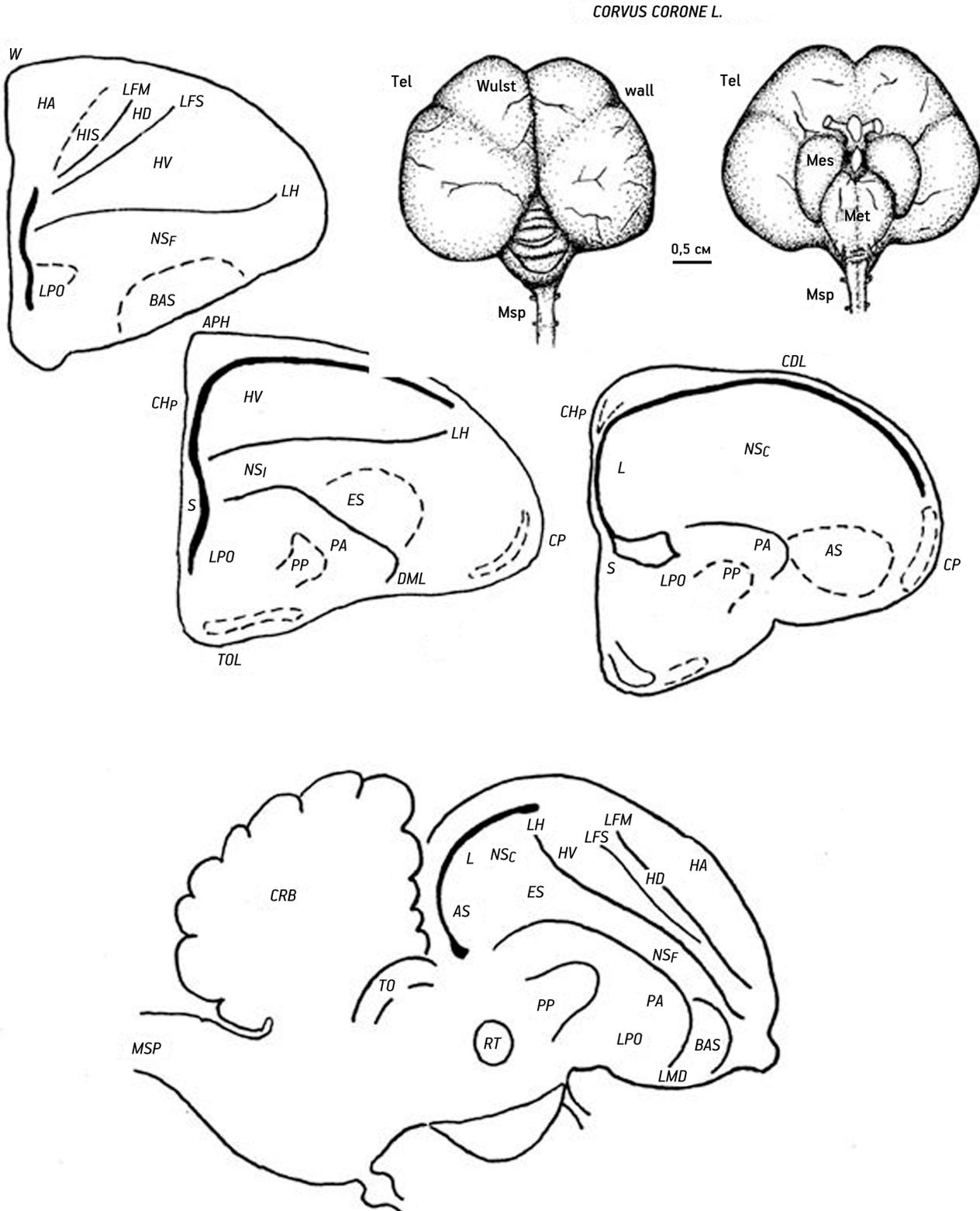


Рис. 1. Общий вид головного мозга вороны *Corvus corone L.* и схема строения полушарий конечного мозга.

Tel, Mes, Med, Msp — конечный, средний, продолговатый и спинной мозг; Crb — мозжечок; To — крыша среднего мозга; W — Wulst; wall — борозда (граница Wulst); HA, HIS, HD, HV — отделы гиперстриатума; NSF, NSi, NSc — передний, средний и каудальный отделы неостриатума; ES — эктостриатум; AS — архистриатум; PA, PP — отделы палеостриатума; LPO — латеральная парolfакторная область; L — L зона неостриатума; S — септум; Bas — базальное ядро; LFM, LFS, LH, LMD — границы областей и зон в полушариях; CDL — дорсо-латеральная кортикоидная пластинка; CP — пириформная кора; CH — гиппокамп; Tol — обонятельный бугорок. Объяснения в тексте

отмечены в полях гипер- и неостриатума врановых птиц [1, 3, 5, 20]. Данные комплексы можно рассматривать как один из вариантов модульной организации высших интегративных центров головного мозга, однако модули в полушариях мозга птиц имеют другую пространственную организацию, нежели вертикальные корковые модули в неокортексе млекопитающих и человека [19, 40].

Физиология, гистохимия, система связей и развитие мозга птиц

В работах Л.В. Крушинского и его учеников было показано, что птицы обладают определенным уровнем развития высшей нервной деятельности, включая элементарную рассудочную деятельность. В пределах класса птиц были обнаружены разные когнитивные способности — от практически полного их отсутствия у голубиных, до высокого их развития у врановых. Как оказалось, врановые по уровню рассудочной деятельности и способности решать сложные логические задачи, основанные на понимании логической структуры задания (тест на экстраполяцию) и их решению в экстренно сложившейся обстановке, не уступают приматам, превосходя по этим показателям хищных млекопитающих. Врановые птицы достигают уровня развития приматов по следующим видам сложных когнитивных тестов: скорости и стратегии образования установки на обучение; способности к оперированию эмпирической размерностью фигур; образованию вербальных понятий; употреблению символов, счету и, особенно, инструментальной деятельности [6–8, 11, 30, 31].

Высокий уровень развития ЦНС птиц подтверждается исследованием системы связей конечного и других отделов их мозга. У птиц обнаружена аналогичная, имеющаяся у высших млекопитающих, система восходящих таламоторенцефальных проекций, по которым в дорсальные отделы полушария поступает разнообразная сенсорная информация. Показано, что в районе Wulst находятся первичные зрительные, соматосенсорные и сомато-моторные проекционные зоны соответствующих таламических афферентов, сходные с таковыми в неокортексе млекопитающих [28, 34, 37]. Так, зрительные проекции Wulst получает от оптического ядерного комплекса (ОРТ) дорсального таламуса, являющегося, по сути, эквивалентом латеральных колленчатых ядер таламуса млекопитающих [49]. Здесь же обнаружены первичные слуховые проекционные области. Также у птиц формируются мощные нисходящие проекционные пути в моторные и ассо-

циативные центры стволовой части головного и спинного мозга, сходные с кортико-бульбарными, кортико-спинальными (пирамидными), ретикуло-спинальными и вестибуло-спинальными трактами в ЦНС млекопитающих. Как и у млекопитающих, «пирамидный тракт» птиц контролирует сенсорные и моторные функции, особенно через систему сопутствующих рубро-спинальных трактов, проецирующихся на все уровни спинного мозга и мозжечок [25, 29, 33].

Хорошо известно, что уровень нервной деятельности зависит от степени развития так называемых ассоциативных областей коры, которые получают мультисенсорную информацию из первичных проекционных областей коры, обрабатывают ее и передают «командные» сигналы на соответствующие эффекторные центры мозга. У млекопитающих одной из таких областей в полушариях является префронтальная кора лобной доли. Аналогичная структура обнаружена в полушариях у птиц. Показано, что первичные проекционные зоны Wulst формируют множественные внутрислошарные связи, в том числе в каудальные отделы полушария (по современной классификации — зона nidopallium). Аналогично префронтальной коре млекопитающих этот отдел мозга птиц служат связующим звеном между восходящими сенсорными потоками и нисходящими моторными системами. Кроме того, он образует систему ассоциативных связей с амигдалой, n. accumbens, субпаллиумом. Подобные факты позволяют предположить наличие у птиц в полушариях конечного мозга структуры, аналогичной отделам ассоциативной коры млекопитающих [22, 25, 26, 32, 49].

Важным доказательством сходства кортикальных структур полушарий мозга амниот стали нейроэмбриологические и нейрогенетические исследования последних лет. Показано, что развитие двух основных частей полушарий — паллиума и субпаллиума — находятся у всех позвоночных под контролем определенной группы гомеобоксных генов, которые, в свою очередь, контролируют экспрессию определенной комбинации транскрипционных факторов. Они определяют дорсо-вентральную и ростро-каудальную дифференцировку отделов мозга и присутствуют у всех тетрапод, от амфибий до млекопитающих и птиц. Формирование медиального, дорсального и части латерального паллиума контролируется следующими факторами: *Emx1/2*, *Pax6*, *Lhx2*, *Gsh2*, а также *Tbr1*, управляющими дифференцировкой глутаматергических нейронов, типичных для паллиума всех позвоночных. Более того, экспрессия важнейшего в раннем развитии мозга нейротро-

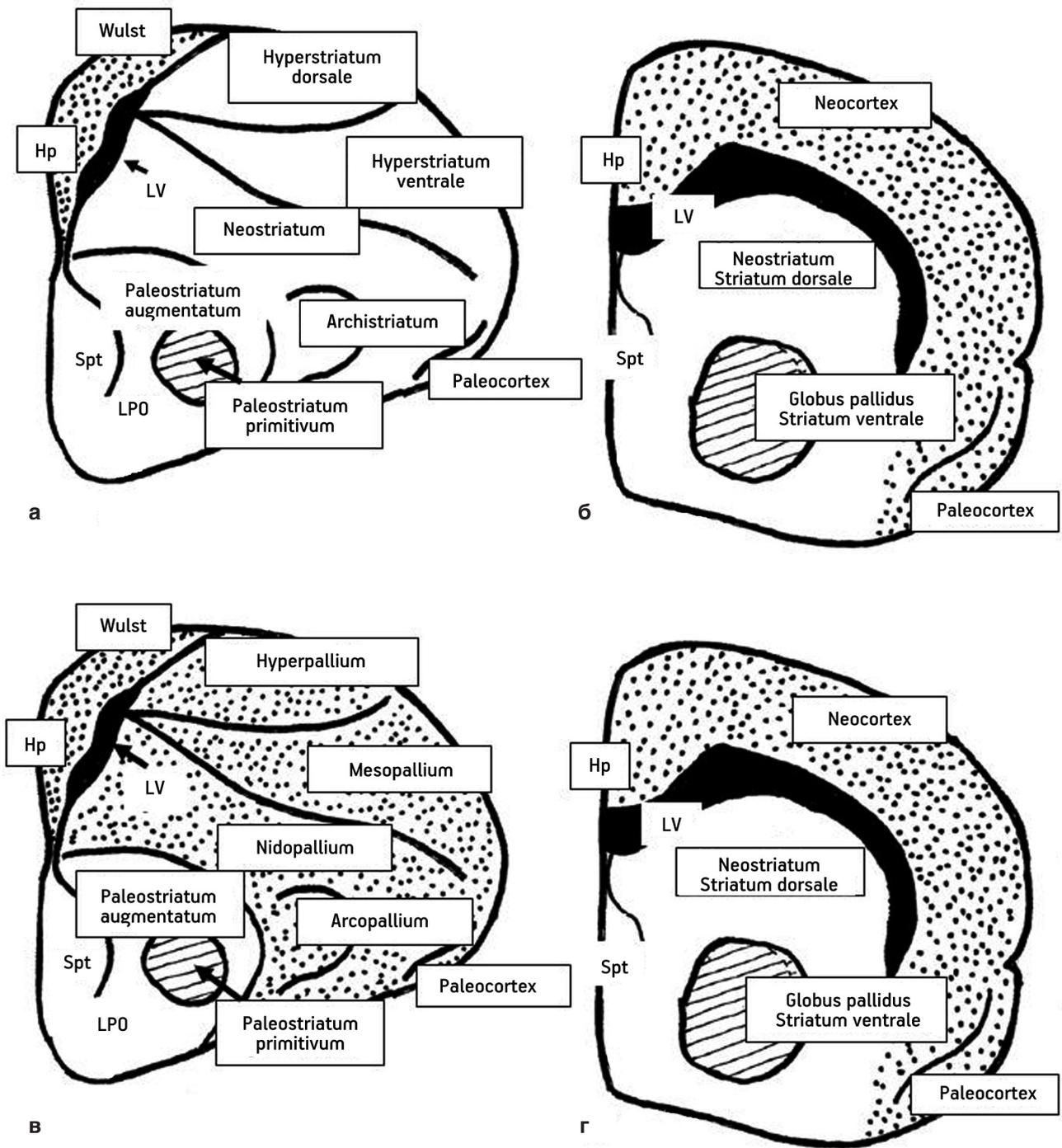


Рис. 2. Схема гомологии основных структур конечного мозга птиц (а, в) и млекопитающих (б, г).

а, б — старая, в, г — новая номенклатура отделов полушарий. Сходной штриховкой показаны гомологичные области мозга. Объяснения в тексте и таблице

фического фактора BDNF и выявление маркеров глутаматных рецепторов mGluR2 в структурах «стриатума» мозга птиц и в развивающемся неокортексе у млекопитающих показали, что эти отделы конечного мозга развиваются сходным образом.

Сходство подкорковых структур мозга птиц и млекопитающих также подтверждается резуль-

татами морфологических, эмбриологических и генетических исследований. Показано, что на ранних этапах эмбриогенеза в вентральных отделах мозга млекопитающих выделяются две гистогенетические зоны: латеральная (LGE) и медиальная (MGE), экспрессирующие различные транскрипционные факторы. У млекопитающих LGE-зона экспрессирует факторы Dlx1 и Dlx2 и формирует

в дальнейшем структуры дорсального стриатума (неостриатум) и часть вентрального стриатума (nucleus accumbens и olfactory tuberculum). MGE-зона экспрессирует факторы Dlx1, Dlx2, Nkx2,1, Lhx6, Lhx7/8, формируя большую часть вентрального стриатума (pallidum и часть миндалевидного тела). Оказалось, что у птиц эти же факторы контролируют развитие отделов полушария, ранее рассматриваемых как структуры вентрального стриатума (paleostriatum accessorium — PA и paleostriatum primitivum — PP). Более того, один из факторов, экспрессирующийся в стриатуме (Dlx1, Dlx2), отвечает за дифференцировку ГАМК-ергических нейронов, характерных именно для стриатума позвоночных животных [20, 22, 23, 38, 44].

Известно, что у млекопитающих определенным гистохимическим маркером субпаллиальных структур является высокое содержание субстанции P (SP) и ацетилхолина, а также глутаматергические проекции из паллиума и таламуса и допаминергические проекции из среднего мозга и ствола. У птиц подобные картины наблюдали только в вентральных отделах полушария в районе палеостриатума (PA и PP), а также в районе паролфакторной доли (LPO), что еще раз подтверждает сходство именно этих отделов полушария птиц со структурами стриатума млекопитающих [36, 39, 47]. В свою очередь, морфологический анализ показал, что типы нейронов, выявляемые в районе палеостриатума птиц и стриатума млекопитающих, аналогичны [12, 16].

Таким образом, к базальным, подкорковым центрам конечного мозга птиц в настоящее время можно отнести участки полушарий, расположенные вентральнее линии LMD (lamina medialis dorsalis) и включающие PA, PP и LPO. Также к подкорковым центрам традиционно относят ядра перегородки (септальные ядра, Spt) и ряд мелких ядер в вентральных и вентромедиальных участках полушарий.

На основании всех этих данных специалистами, изучающими мозг птиц, в 2004 г. была созвана международная конференция, где и была предложена новая классификация отделов полушарий конечного мозга птиц, в которой нашел свое отражение вопрос о возможных гомологиях структур полушарий конечного мозга птиц и млекопитающих [20, 22, 25, 27, 46, 48] (рис. 2, таблица).

Было окончательно доказано сходство паллиальных и субпаллиальных отделов полушарий конечного мозга птиц и млекопитающих, имеющих при этом различный план строения: у млекопитающих — это слоистые (экранные) неокортикальные формации с модулями преимущественно вертикальной ориентации, у птиц — это диффузные (ядерные) структуры, например, гипер-, мезо-, нидопаллиума, со сложными мультинейронными комплексами (модулями) другой пространственной организации. Это является, на наш взгляд, подтверждением одного из важнейших постулатов «теории параллельных рядов тканевой эволюции» академика А.А.Заварзина, в котором говорится о возможности формирования в процессе эволюции тканевых систем разных

Сравнительная номенклатура основных отделов полушарий конечного мозга птиц и млекопитающих (с указанием транскрипционных факторов, контролирующих развитие этих отделов). По данным разных авторов

Млекопитающие	Птицы (классическая номенклатура)	Птицы (новая номенклатура)	Транскрипционные факторы, контролирующие развитие отделов мозга
Архикортекс, Гиппокамп (HP)	Архикортекс, Гиппокамп (HP)	Архикортекс, Медиальная кора, Гиппокамп (HP)	Emx 1/2, Pax 6, Lhx2, Gsh2, Tbr1
Палеокортекс (PC)	Палеокортекс, латеральная кора, обонятельная кора, LP	Палеокортекс, латеральная кора, обонятельная кора, LP	
Неокортекс (NC)	Дорсо-латеральная корковая пластинка (CDL)	Гиперпаллиум (HA, HI, HD), Мезопаллиум (M), Нидопаллиум (N), Аркопаллиум (A)	
Неостриатум (NS), Каудо-путамен	Гиперстриатум (HA, HIS, HD), Вентральный гипер- стриатум (HV), Неостриатум (N), Архистриатум (AS), Екстостриатум (ES)	Палеостриатум, Paleostriatum Augmentatum (PA)	Dlx1–2, Dlx5, Nkx 2,1, Lhx6, Lhx7/8
Палеостриатум (PS) бледный шар, септум, часть амигдалы	Часть палеостриатума Paleostriatum primitivum (PP) и область LPO, септум (S)	Палеостриатум, Paleostriatum primitivum (PP), область LPO, септум (Spt)	

вариантов структурной организации нервных центров, способных выполнять при этом сходные по уровню функциональные задачи [5, 20].

Представленные данные указывают на необходимость исправления имеющихся в учебной и научной литературе устаревших сведений о структурно-функциональной организации и эволюции конечного мозга птиц.

Работа поддержана грантом РФФИ № 15-29-02650офи_м

ЛИТЕРАТУРА

1. Андреева Н.Г., Обухов Д.К. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных. СПб.: Лань, 1999.
2. Богословская Л.С., Поляков Г.И. Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных. М.: Наука, 1981.
3. Воронов Л.Н., Алексеев В.В. К проблеме классификации нейронов стриатума конечного мозга птиц // Журн. ВНД. 2001. Т. 51, № 4. С. 477–483.
4. Воронов Л.Н., Исаков Г.Н., Константинов В.Ю. и др. Индексы структурных компонентов конечного мозга как индикаторы сложного поведения птиц // Русский орнит. журн. 2013. Т. 22, экспресс-выпуск 906. С. 2113–2116.
5. Заварзин А.А. Очерки по эволюционной гистологии нервной системы: Избр. тр. М.; Л.: Наука, 1950. Т. 3.
6. Зорина З.А., Обозова Т.А. Новое о мозге и когнитивных способностях птиц // Зоол. журн. 2011. Т. 90, № 7. С. 784–802.
7. Зорина З.А., Полетаева И.И. Элементарное мышление животных. М.: Аспект Пресс, 2002.
8. Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И. Основы этологии и генетики поведения. М.: Изд. МГУ, 1999.
9. Константинов Л.В., Обухов Д.К. Организация конечного мозга серой вороны // Русский орнитол. журн. 1999. Вып. 66. С. 3–15.
10. Краснощекова Е.И. Модульная организация нервных центров. СПб.: Изд. СПбГУ, 2007.
11. Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд. МГУ, 1986.
12. Леонтович Т.А. Нейронная организация подкорковых образований переднего мозга. М.: Медицина, 1978.
13. Никитенко М.Ф. Эволюция и мозг. Минск: Наука и техника, 1968.
14. Новожилова А.П., Бабминдра В.П. Кора полушарий большого мозга. Руководство по гистологии. СПб.: Спецлит, 2001. Т. 2. С. 542–552.
15. Обухов Д.К. Стриатум птиц (морфофункциональные аспекты) // Физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 1994. Т. 80, № 1. С. 149–152.
16. Обухов Д.К. Эволюционная морфология конечного мозга позвоночных. СПб.: Знак, 1999.
17. Обухов Д.К. Развитие идей А.А. Заварзина о строении и эволюции экранных центров ЦНС позвоночных и человека на современном этапе // Вестн. СПбГУ. 2005. вып. 3, № 3. С. 52–60.
18. Обухов Д.К. Современные представления о развитии, структуре и эволюции неокортекса конечного мозга млекопитающих животных и человека // Вопр. морфол. XXI века. 2008. Вып. 1. С. 200–233.
19. Обухов Д.К., Обухова Е.В. Конечный мозг высших позвоночных: дивергенция или параллелизм. Современные проблемы эволюционной морфологии / Под ред. О.В. Зайцевой, А.А. Петрова. СПб.: Изд-во ЗИНРАН, 2011. С. 69–72.
20. Обухов Д.К., Обухова Е.В., Пушина Е.В. Современные представления об эволюции конечного мозга позвоночных животных // Межд. журн. exper. образования. 2012. № 6. С. 19–21.
21. Поляков Г.И. Основы систематики нейронов коры большого мозга человека. М.: Медицина, 1971.
22. Aboitiz F. Genetic and developmental homology in amniote brains // Brain Res. Bull. 2011. Vol. 84. P. 125–136.
23. Aboitiz A., Montiel J. Origin and Evolution of the Vertebrate Telencephalon, with Special Reference to the Mammalian Neocortex. Berlin; Heidelberg: Springer, 2007.
24. Butler A.B. The evolution of the dorsal pallium in the telencephalon of amniotes: cladistic analysis and a new hypothesis // Brain Res. Rev. 1994. Vol. 19. P. 66–101.
25. Butler A.B., Hodos W. Comparative Vertebrate Neuroanatomy: Evolution and Adaptation. N.Y.: Wiley-Liss Inc., 2005.
26. Butler A., Molnar Z. Development and evolution of the collopallium in amniotes: a new hypothesis of field homology // Brain Res. Bull. 2002. Vol. 57, № 3/4. P. 475–479.
27. Colombo M. Avian and mammalian hippocampus: no degrees of freedom in evolution of function // Behav. Brain Sci. 2003. Vol. 26. P. 554–559.
28. Deng Ch., Rogers L.J. Organization of intratelencephalic projections to the visual Wulst of the chick // J. Brain. Res. 2000. Vol. 856. P. 152–162.
29. Donkelaar H.J. Evolution of Motor Systems: Corticospinal, Reticulospinal and Vestibulospinal System / Encyclopedia of Neuroscience. Berlin; Heiderberg: Springer, 2009. P. 1248–1254.
30. Hunt G.R. Manufacture and use of hook tools by New Caledonian crows // Nature. 1996. Vol. 379. P. 249–251.
31. Hunt G.R., Gray R.D. Diversification and cumulative evolution in New Caledonian crow tool manufacture // Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci. 2003. Vol. 270. P. 867–874.
32. Jarvis E.D. Evolution of the Pallium in Birds and Reptiles / Encyclopedia of Neuroscience. Berlin; Heidelberg: Springer, 2009. P. 1390–1400.
33. Jarvis E.D., Gunturkun O., Bruce L. et al. Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution // Nat. Rev. Neurosci. 2005. Vol. 6, № 2. P. 151–159.
34. Karten H.J., Hodos W. Telencephalic projections of the nucleus rotundus in the pigeon (*Columba livia*) // J. Comp. Neurol. 1970. Vol. 140. P. 35–51.
35. Kubke F., Wild J.M. Evolution of the Brain in Birds. Encyclopedia of Neuroscience Berlin; Heidelberg: Springer, 2009. P. 1312–1318.
36. Kuenzel W.J., Medina L., Csillag A. et al. The avian subpallium: new insights into structural and functional subdivisions occupying the lateral subpallial wall and their embryological origins // Brain Res. 2011. Vol. 1424. P. 67–101.
37. Medina L. Evolution and Embryological Development of the Forebrain / Encyclopedia of Neuroscience. Berlin; Heiderberg: Springer, 2009. P. 4398–4403.

38. Medina L., Reiner A. Neurotransmitter organization and connectivity of the basal ganglia in vertebrates: implications for the evolution of basal ganglia // *Brain Behav. Evol.* 1995. Vol. 46. P. 235–258.
39. Medina L., Reiner A. Do birds possess of mammalian primary visual, somatosensory and motor cortex? // *Trends Neurosci.* 2000. Vol. 23, № 1. P. 1–12.
40. Mountcastle V.D. The columnar organization of the neocortex // *Brain.* 1997. Vol. 120. P. 701–722.
41. Northcutt R.G. Understanding vertebrate brain evolution // *Integr. Comp. Biol.* 2002. Vol. 42. P. 743–756.
42. Obukhov D.K. Organization of the neuronal complexes in the neocortical formation of the bird telencephalon // *Abstr. IV IBRO World Congr. Neurosci. Tokyo, Japan.* 1995. P. 404.
43. Portman A. Etudes sur la cerebralisation chez les oiseaux // *Alauda.* 1946. Vol. 14. P. 1–15.
44. Puelles L., Kuwana E., Puelles E. et al. Pallial and subpallial derivatives in the embryonic chick and mouse telencephalon, traced by the expression of the genes *Dlx-2*, *Emx-1*, *Nkx 2.1*, *Pax-6*, and *Tbr-1* // *J. Comp. Neurol.* 2000. Vol. 424. P. 409–438.
45. Rehkamber G., Zilles K. Parallel evolution in mammalian and avian brains // *Cell Tiss. Res.* 1991. Vol. 263, № 1. P. 3–28.
46. Reiner A. Functional circuitry of the avian basal ganglia: implication for basal ganglia organization in stem amniotes // *Brain Res. Bull.* 2002. Vol. 57, № 3/4. P. 513–528.
47. Reiner A.A. New avian brain nomenclature: Why, how and what? // *Brain Res. Bull.* 2005. Vol. 66. P. 317–331.
48. Reiner A., Perkel D.J., Bruce L.L. et al. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei // *J. Comp. Neurol.* 2004. Vol. 473. P. 377–414.
49. Rose J., Gunturkun O., Kirsch H.J. Evolution of Association Pallial Areas in Birds / *Encyclopedia of Neuroscience.* Berlin; Heidelberg: Springer, 2009. P. 1215–1219.
50. Wild J.M. Evolution of the Wulst / *Encyclopedia of Neuroscience.* Berlin; Heidelberg: Springer, 2009. P. 1475–1478.
51. Wild J.M., Williams N.M. The rostral Wulst in passerine birds. I. Origin, course, and terminations of an avian «pyramidal tract» // *J. Comp. Neurol.* 2000. Vol. 416. P. 429–450.
52. Wonders C., Anderson S. The origin and specification of cortical interneurons // *Nature Rev. Neurosci.* 2006. Vol. 7. P. 687–696.

Поступила в редакцию 19.12.2016
Получена после доработки 03.01.2017

CONTEMPORARY VIEWS ON THE EVOLUTION OF THE CORTICAL FORMATIONS OF THE TELEENCEPHALON OF MAMMALS AND BIRDS

D.K.Obukhov¹, T.A.Tsekhmistrenko², Ye.V.Pushchina³, V.A.Razenkova¹

The article presents the review of contemporary concepts on the structure and evolution of the avian telencephalon. It provides the information on the cytoarchitectonics, neuronal structure, communication system and the development of the telencephalon. A comparison with the analogous data on the mammalian telencephalon is made. The need for a revision of the classic views on the structure of the hemispheres in birds is emphasized. The evidence of homology of the dorsal regions of the hemisphere of birds with the cortical structures of the brain of mammals is provided. A modern classification of the structures of the avian brain is presented.

Key words: *telencephalon, birds, cytoarchitectonics, neuronal organization, nervous system evolution*

¹ Department of Cytology and Histology, St.Petersburg State University, ² Department of Human Anatomy, Russian University of People's Friendship, Moscow; ³ National Research Center of Marine Biology, RAS Siberian Branch, Vladivostok