

**СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ
ОБ ЭВОЛЮЦИИ КОНЕЧНОГО МОЗГА
ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ**

¹Обухов Д.К., ¹Обухова Е.В., ²Пущина Е.В.

¹Санкт-Петербургский государственный университет;

²Институт биологии моря

им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток,
e.mail: dkobukhov@yandex.ru

Конечный мозг (telencephalon) является важнейшей интегративной частью ЦНС позвоночных животных и человека. Именно этот отдел головного мозга достигает у приматов и человека максимального развития, обеспечивая развитие высших форм нервной деятельности (Андреева, Обухов, 1999; Nieuwenhuys et al., 2008). Важнейшим вопросом при изучении конечного мозга является вопрос о путях его эволюционного развития в разных группах позвоночных животных и соответственно вопрос о гомологии его отделов.

В 50-70-е годы XX века крупнейший отечественный нейрофизиолог-эволюционист, ученик и последователь идей Л.А. Орбели, – чл-корр. РАН А.И. Карамян сформулировал «теорию теленцефализации или критических периодов в филогенезе ЦНС позвоночных» (Карамян, 1976). Было выделено пять этапов в развитии ЦНС, на каждом из которых происходило постепенное перемещение центров интеграции из низших отделов головного мозга (ствол, задний мозг) в высшие (средний, передний мозг). Этот процесс осуществлялся путем «надстройки» филогенетически молодых отделов ЦНС над «старыми» отделами мозга, которые теряли часть свойственных им ранее функций и систем связей. При этом развитие мозга происходило по пути перехода от диффузных, неспециализированных форм к специализированным формам структурной и функциональной организации. В определенные – «критические» (по определению А.И. Карамяна) – периоды развития позвоночных устанавливалась строгая корреляция между степенью специализации структур ЦНС и уровнем условно-рефлекторной деятельности. Конечному мозгу на ранних этапах его развития отводилась роль исключительно центра координации обонятельной информации, и только в последующие этапы эволюции конечный мозг приобретает главенствующее положение среди других отделов головного мозга, сосредоточив в себе высшие центры интеграции деятельности ЦНС и организма. Теория А.И. Карамяна внесла огромный вклад в понимание процессов эволюционного развития ЦНС.

Появление усовершенствованных методов исследования межнейронных связей, развитие нейроиммуногистохимии, расширение объектов исследования, внесли свои коррективы в пони-

мание этой проблемы. Оказалось, что в структурах конечного мозга, начиная от низших позвоночных, есть представительство всех основных сенсорных систем и имеется базовая система функциональных связей, которая сохраняется во всем ряду позвоночных, проходя только определенную реорганизацию и дифференциацию. Роль конечного мозга в этом процессе действительно прогрессивно возрастает путем дифференциации и совершенствования функциональных связей и повышения уровня переработки информации. Эти данные послужили основой создания еще одной теории эволюционного развития ЦНС – «теории парцелляции» (Ebbesson, 1984). В частности, было показано, что большинство систем связей, формирующихся в мозге в период эмбрионального развития, проходят стадию диффузных, недифференцированных проекций (при этом это характерно для низших позвоночных во взрослом состоянии). Затем происходит их дифференциация, становясь все более точными и специализированными (это характерно для большинства важнейших связей в ЦНС высших позвоночных и человека). Теория С. Эббессона также внесла свой вклад в понимание процессов развития ЦНС животных и человека, хотя критический разбор данных и аргументов, приводимых в пользу этой теории, появление новых фактов позволяют в настоящее время говорить, что не только процесс парцелляции определял ход развития ЦНС позвоночных животных. (Striedter, 2005).

На современном этапе развития эволюционной нейроморфологии основные акценты при изучении эволюции конечного мозга связаны с иммуногистохимическими исследованиями особенностей представительства основных нейромедиаторных систем в структурах мозга, а также с изучением экспрессии генов, кодирующих транскрипционные факторы, контролирующих процессы развития структур мозга. (Обухов, 2008; Medina, 2009; Nortcutt, 2008). Конечный мозг позвоночных имеет два основных типа строения: «инвертированный» – представленный парными полушариями с латеральными мозговыми желудочками и характерный для большинства групп современных позвоночных и «эвертированный», в полушариях которого отсутствуют латеральные мозговые желудочки, и встречающийся только у представителей лучеперых рыб (Actinopterygii) (Андреева, Обухов, 1999, Nortcutt, 2008). Несмотря на существенные различия в характере формирования и уровнях организации структур конечного мозга у представителей разных групп позвоночных, молекулярно-генетические исследования показали высокую степень гомологии этих структур. От рыб до млекопитающих развитие конечного мозга находится под контролем гена *BF-1*, нокаут-мутация по которому приводит к полному

отсутствию закладки конечного мозга у таких животных.

Конечный мозг разделяется на две основных области: паллиум (корковые структуры) и субпаллиум (подкорковые). Оказалось, что у позвоночных, закладка и развитие паллиума контролируется сходными комбинациями транскрипционных факторов. Так, в паллиуме экспрессируются факторы *Emx1/2*, *Pax-6*, *Tbr1*, *Lhx2/9*. Развитие субпаллиума находится под контролем другого набора факторов: *Dlx2/5*, *Dlx1/2*, *Nkx2,1*, *Lhx6* и *Lhx7/8* (Medina L 2009). При этом каждая из основных областей паллиума и субпаллиума контролируется определенным набором транскрипционных факторов. Дорсо-медиальная область паллиума экспрессирует факторы *Lhx*, *Emx1/2* и в меньшей степени *Pax6*, тогда как вентро-латеральные районы полушария связаны с факторами *Pax6* и *Lhx9* (при низкой экспрессии фактора *Emx1*). Основываясь на данных сравнительной нейроморфологии, изучении системы связей конечного мозга различных наземных позвоночных (амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих), а также используя современные данные по молекулярной нейрэмбриологии, можно утверждать, что основные структуры полушарий наземных позвоночных гомологичны. Медиальная область паллиума дает развитие гиппокампальной области мозга, дорсальная область развивается в неокортикальные формации у млекопитающих, дорсальную кору/дорсальный вентрикулярный гребень у амфибий и рептилий или в гипер- и нестриарные области полушарий у птиц (Обухов, Обухова, 2009; Striedter, 2005). Такие же данные приводятся и по структурам субпаллиума.

Из-за особенностей эмбрионального развития «эвертированного» мозга возникают определенные сложности относительно гомологии структур мозга лучеперых рыб и других позвоночных. Это важно, поскольку в последнее время рыбы широко используются в качестве модельных объектов в нейрофизиологических и нейрэмбриологических исследованиях. В полушариях конечного мозга рыб также выделяют две области: дорсальную (паллиум) и вентральную (субпаллиум), которые разделяются на ряд зон. Четко прослеживается эволюционная тенденция к усложнению структуры полушарий в линии *Chondrostei* > *Holostei* > *Teleostei*. Данные по системе связей конечного мозга, нейронному составу и гистохимии свидетельствуют об определенной консервативности в развитии мозга лучеперых рыб. Такой вариант развития ЦНС определяется как – «консервативный» (Обухов, 1999). Недавние исследования экспрессии регуляторных генов, контролирующих развитие тех или иных структур полушарий конечного мозга показано, что в субпаллиуме костистых рыб экспрессируется семейство ге-

нов *Dlx1*, *Dlx2*, *Dlx5*, а также *Nkx2,1* и *Gsh1/2*, контролируя развитие стриатума, части амигдалы, септума. В дорсальной области экспрессируются гены *Pax6*, *Emx1/2*, *Tbr1-2*, *Neug2* и др. Сравнение с аналогичными исследованиями на наземных позвоночных показали, что базовый характер разделения полушарий всех позвоночных на вентральную, субпаллиальную, и дорсальную, паллиальную, области сохраняется на протяжении всей эволюции позвоночных (Пушина Е.В., Обухов Д.К., 2009, Medina L. 2009). Несмотря на имеющиеся многочисленные данные по морфо-функциональной организации конечного мозга позвоночных животных, точки зрения авторов на проблему гомологии структур мозга эвертированного и инвертированного типа пока существенно различаются. Имеется пять альтернативных гипотез такого рода гомологий, каждая из которых имеет определенные доказательства. Общее согласие касается задней паллиальной зоны (*Dp*), которая получает вторичные обонятельные афференты и гомологинизируется с латеральным (пириформным) паллиумом тетрапод. Также не вызывает сомнений, что часть латеральной (*Dlv*) зоны полушарий гомологична району гиппокампальной (медиальной) коры наземных позвоночных. Часть исследователей считают, что медиальная зона паллиума рыб (*Dm*) сравнима с районом паллиальной амигдалы. Другие авторы рассматривают этот район мозга как гомолог дорсального паллиума тетрапод. Наибольшие разногласия касаются дорсальной (*Dd*) области паллиума: от признания гомологии этой области с дорсальным паллиумом тетрапод, до констатации факта уникальности этого района полушарий для лучеперых рыб и, как следствие, отсутствие гомологии со структурами полушарий наземных позвоночных. Относительно субпаллиума особых затруднений нет. Его структуры, не подвергающиеся процессу эверсии, сохраняют базовый план строения во всем ряду позвоночных. (Обухов 1999; Northcutt, 2008, Huesa et al., 2009). Работа поддержана грантом ДВО РАН 12-III-06-095.

Список литературы

1. Андреева Н.Г. Обухов Д.К. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных. – СПб.: Лань, 1999. – 380 с.
2. Карамян А.И. Эволюция конечного мозга позвоночных. – Л.: Наука, 1976. – 253 с.
3. Обухов Д.К. Эволюционная морфология конечного мозга позвоночных. – СПб.: Знак, 1999. – 220 с.
4. Обухов Д.К. Современные представления о развитии, структуре и эволюции неокортекса конечного мозга млекопитающих животных и человека // Вопросы морфологии XXI века. – 2008. – Вып 1. – С. 200-233.
5. Обухов Д.К., Обухова Е.В. Эволюция конечного мозга птиц и млекопитающих – два пути развития – один результат // Морфология. – 2010. – Т. 137, № 4. – С. 145.
6. Пушина Е.В., Обухов Д.К. Экспрессия регуляторных генов в конечном мозге телеостей как инструмент сравнительного анализа фенотипической дивергенции мозга //

Нейронауки для медицины и психологии: 5-й Международный междисциплинарный конгресс. Судак, Крым, Украина, 3-13 июня 2009 г.: Труды конгресса и Школы. – М.: МАКС Пресс, 2009. – С. 187-188.

7. Ebesson S.E. Evolution and ontogeny of neural circuits // Behav. Brain Sci. – 1984. – Vol. 7. – P. 321-366.

8. Medina L. Evolution and embryological development of forebrain // Encyclopedia of neuroscience. – 2009. – Berlin, Springer. – P. 235-256.

9. Nieuwenhuys R., Voog J., Huijzen C. The human central nervous system. – Berlin, Springer, 2008. – 10050 P.

10. Northcutt R.G. Forebrain evolution in bony fishes // Brain Res. Bull. – 2008. – Vol. 75. – P. 191-205.

11. Striedter G.F. Principles of brain evolution. – Sinauer Ass. Inc., USA. – 2005. – 450 P.

МОРФОЛОГИЯ СЕРОГО ВЕЩЕСТВА РАЗЛИЧНЫХ СЕГМЕНТОВ СПИННОГО МОЗГА У ИНТАКТНОЙ КРЫСЫ

Павлович Е.Р., Рябов С.И., Просвирнин А.В.,
Звягинцева М.А.

*Лаборатория стволовых клеток ИЭК РКНПК;
МБФ РНИМУ им. Н.И. Пирогова, Москва,
e-mail: erp114@rambler.ru*

В качестве исследуемых животных мы использовали половозрелых крыс линии Спрег-Дуоли обоего пола с массой тела 350-400 граммов. Двигательную активность животных оценивали количественно с применением суживающейся беговой дорожки, бассейна для плавания, лесенки для вертикального подъема крыс и прибора рота-род с крутящимся с разными скоростями барабаном (Hamm, et al., 1994). Это позволило получать объективную информацию об исходном функциональном состоянии экспериментальных животных (на основе данных по двигательной активности крыс, регистрируемых видеокамерой). Морфологию серого вещества спинного мозга (СМ) изучали на полутонких срезах разных отделов СМ, заключенного в эпоксидную смолу аралдит после фиксации всего органа в 4% параформальдегиде и спиртовой дегидратации согласно предыдущему описанию (Павлович с соавт., 2012). Весь орган разрезали на 12 отрезков равного размера, которые последовательно помещали в капсулы. Располагали куски СМ параллельно длинной оси заливочной капсулы. Полутонкие срезы получали с основания капсул и все 12 срезов с разных участков мозга помещали на одно стекло, а после окраски толуидиновым синим, оценивали форму и размер серого вещества СМ, топографию и размер нейронов, а также количество нервных клеток, расположение спинномозгового канала и сосудистого русла органа. Подтвердили данные других исследователей об изменении формы серого вещества СМ в его разных сегментах и изменениях размера СМ на его поперечных срезах (Grant, Koerber, 2004). Показали, что в сером веществе СМ присутствовали мелкие и крупные мультиполярные (многоотростчатые) нейроны, с разной степенью окраски их ядра и ци-

топлазмы, небольшое количество кровеносных капилляров и множество глиоцитов. Кроме нормохромных нейронов, составлявших основную массу серого вещества СМ, встречались и немногочисленные гиперхромные клетки. Ядра имели разные размеры в зависимости от размеров нейронов и также могли быть светлыми или темными. Нейроны могли различаться по своим диаметрам в несколько раз. В ядрах были хорошо видны ядрышки. Кроме того показали, что в отличие от шейных сегментов, где наиболее крупные нейроны встречались в передних рогах по сравнению с задними в поясничных сегментах СМ наиболее крупными были нейроны задних рогов по сравнению с передними. На некоторых срезах существовали отличия в размерах и количестве нейронов в правой и левой половинах СМ. Помимо сохраненных нейронов была выявлена небольшая часть клеток, демонстрировавшая деструктивные изменения своей цитоплазмы и ядра в виде их просветления и разрушения мембранных структур. Полученные на интактных животных данные могут быть использованы в дальнейшем как базовые при моделировании повреждений различных участков СМ разного генеза (компрессионная травма, перерезка) в экспериментах на самцах или самках крыс, в том числе и животных различных возрастных групп.

НАБЛЮДЕНИЯ ЗА ИЗМЕНЕНИЕМ КАЧЕСТВА ПОДЗЕМНЫХ ВОД НА ПОЛИГОНЕ ПРОМЫШЛЕННЫХ ОТХОДОВ

Турецкая И.В., Потатуркина-Нестерова Н.И.,
Шроль О.Ю., Пантелеев С.В.

*ОАО «Пластик», Сызрань;
ФГБОУ ВПО «Ульяновский государственный
университет», Ульяновск,
e-mail: irina.tureckaya@mail.ru*

Актуальность темы. Вся жизнедеятельность человечества связана с образованием огромного количества разнообразных отходов. Твердые промышленные отходы могут являться источником поступления вредных химических соединений в окружающую природную среду. Это создает определенную угрозу здоровью и жизни населения.

Цель работы. Изучение химического состава подземных вод на полигоне промышленных отходов ОАО «Пластик».

Материалы и методы. Вода из режимных скважин ППО. Исследования проводились в 2006-2007 гг. в лаборатории ОАО «Пластик» (аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.512683) по утвержденным методам измерений.

Результаты исследования: Проведенные исследования показали, что подземные воды в районе полигона характеризуются широким