

14. *Соловьев Г.С., Янин В.Л., Пантелеев С. М., Вихарева Л. В.* и др. Проблемы морфогенеза, презумпция провизорности // Вопросы морфологии XXI века. Вып. 6. СПб.: Издательство ДЕАН, 2021. С. 62–74.
15. *Федорова Н. Н.* Развитие производных парамезонефральных каналов: автореф. дис. ... д-ра мед. наук. М., 1995. 31 с.
16. *Заварзин А. А.* Эволюционная теория учения о тканях и теоретическая медицина // Современные проблемы теоретической медицины. Л., 1936. Т. 1. С. 5–28.
17. *Заварзин А. А.* Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. М.; Л.: Медгиз, 1947. 273 с.

УДК 611.81.019

*<sup>1</sup>Обухов Д. К., <sup>2</sup>Пущина Е. В., <sup>3</sup>Цехмистренко Т. А.*

## **ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ ЦНС ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА**

*<sup>1</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Российская Федерация*

*<sup>2</sup>Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация*

*<sup>3</sup>Московский университет дружбы народов, Москва, Российская Федерация*

---

*Аннотация.* Целью работы является обзор существующих в настоящее время теорий эволюционного развития центральной нервной системы (ЦНС) позвоночных животных и человека. Рассматриваются теории энцефализации, критических этапов развития ЦНС, теория парцелляции и ряд других. Проводится критический анализ различных подходов при описании процессов эволюции нервной системы.

Методика работы заключается в анализе данных литературы о теориях эволюционного развития ЦНС.

Основные результаты работы показали, что на сегодняшний день не существует единой теории эволюции ЦНС позвоночных животных. В каждой из существующих теорий есть рациональные зерна, которые, возможно, послужат основой для формулирования новой теории.

*Ключевые слова:* эволюция нервной системы, позвоночные животные, теории эволюции ЦНС.

<sup>1</sup>Obukhov D. K., <sup>2</sup>Puschina E. V., <sup>3</sup>Tsekhmistrenko T. A.

## THEORIES OF THE EVOLUTIONARY DEVELOPMENT OF THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM OF VERTEBRATES AND HUMANS

<sup>1</sup> Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russian Federation

<sup>2</sup> National Scientific Center for Marine Biology of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation

<sup>3</sup> People Friendship University of Russia, Moscow, Russian Federation

---

*Abstract.* The aim of the work is to review the currently existing theories of the evolutionary development of the central nervous system of vertebrates and humans. The theories of encephalization, theory of critical stages of the development of the central nervous system, the theory of parcellation and a number of others are considered. Critical analysis of various approaches in describing the processes of evolution of the nervous system is carried out.

The methodology of the work consists in the analysis of literature data on the theories of evolutionary development of the central nervous system.

The main results of the work showed that there is no unified theory of the evolution of the central nervous system of vertebrates. In each of the existing theories there are ideas that may serve as a basis for the formulation of a new theory.

*Keywords:* genes Pax, proliferation, neuronal differentiation, the regionalization of the brain.

### ВВЕДЕНИЕ

Исследование процессов филогенеза и эволюционного развития нервной системы позвоночных животных и человека является одной из задач сравнительной анатомии и гистологии ЦНС. Накопление и обобщение данных по структурно-функциональной организации ЦНС позвоночных привело к попыткам выявить определенные закономерности, общие для всех позвоночных, сформулировать ряд теорий эволюционного развития ЦНС.

**Теория энцефализации.** Изучение сравнительной анатомии головного мозга большого количества представителей разных отрядов современных и вымерших позвоночных животных привело к выводу, что в процессе эволюции позвоночных происходит прогрессивное увеличение относительной массы головного мозга и его отделов (особенно это касалось конечного мозга). При этом было ясно, что осуществление все более сложных функций организма, без сомнения, требует развития более крупных и дифференцированных мозговых структур. Глава французской школы сравнительных нейроанатомов Е. Ваусот писал: «Все исследования такого рода, предпринятые на разных группах позвоночных, показали, что уровень энцефализации вида более или менее точно выражает общий уровень организации его ЦНС, т. е. возможности адаптации к разнообразным условиям существования» [1]. Действительно, и морфологическая, и функциональная характеристики нервных центров в большинстве случаев развиваются взаимозависимо [2]. Однако дифференцированность как показатель развития нервного центра определяется множеством параметров (типом конструкции нервного центра, разноо-

бразием составляющих его нейронов, наличием слоистых или ядерных структур, системой связей и т. д.), тогда как вариабельность в размерах нервного центра имеет только две степени сравнения — больше или меньше.

Тем не менее было показано, что существует определенная зависимость между массой мозга, массой тела животного и уровнем развития его ЦНС. Эту зависимость выражают двумя коэффициентами: коэффициентом энцефализации ( $k$ ) и коэффициентом аллометрии ( $\alpha$ ). Они вычисляются по формуле  $E = kP^\alpha$  или чаще в логарифмической форме:  $\log E = \log k + \alpha \log P$ , где  $E$  — масса мозга,  $P$  — масса тела. Для каждого конкретного случая значение коэффициента  $k$  влияет на угол наклона аллометрической кривой, определяя ее значение ( $\alpha$ ). К настоящему времени указанные коэффициенты вычислены практически для представителей всех групп современных позвоночных. Так, средний коэффициент энцефализации составил для круглоротых 0,23–0,41; хрящевых рыб — 0,60; костистых рыб — 0,49; амфибий — 0,56–0,60; рептилий — 0,66–0,70; птиц — 0,36; млекопитающих — 0,63–0,67 [3, 4]. Определение этих величин позволяет получить информацию о характере эволюционных преобразований мозга позвоночных и первичную оценку уровня развития их нервной системы.

Однако средние значения не совсем точно отражали те изменения, которые происходили в ЦНС той или иной группы позвоночных. Было показано, что в пределах каждой группы (класса, отряда, семейства) встречаются особи с высокими и низкими индексами энцефализации. С учетом этого обстоятельства в сравнительной неврологии было введено понятие «полигон энцефализации». Он представляет собой набор значений коэффициентов энцефализации, определяемых отдельно для каждого вида в группе и образующих некую геометрическую фигуру, ограниченную их крайними значениями (рис. 1). Такое построение позволило более тонко анализировать эволюционные изменения ЦНС в каждой конкретной группе позвоночных. Рассматривая полигоны энцефализации для основных групп современных позвоночных, можно отметить ряд закономерностей.

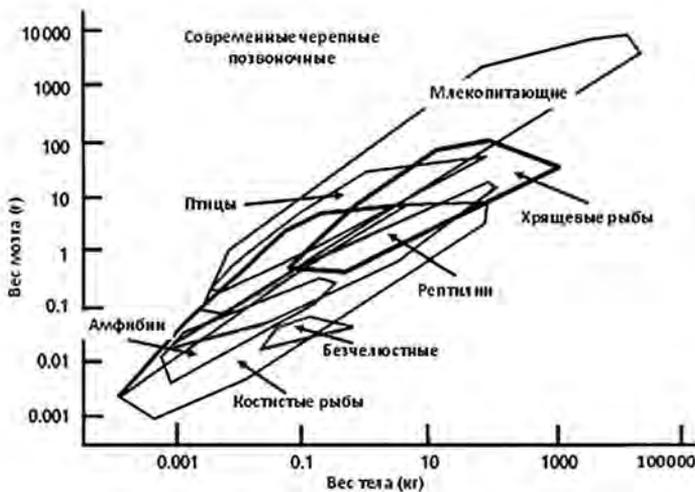


Рис. 1. Полигоны энцефализации современных позвоночных животных [5]

Так, полигон энцефализации птиц четко отделен от полигона энцефализации рептилий, который сам по себе включает самостоятельные части, соответствующие основным группам современных рептилий. Анализ индексов энцефализации представителей вымерших групп рептилий, проведенный по эндокранам (динозавры, птерозавры, маммалоподобные рептилии), также показал, что и их полигоны энцефализации не достигают уровня млекопитающих. Полигон амфибий расположен отчасти в зоне полигона рептилий. Обширный полигон костистых рыб наглядно демонстрирует значительную эволюционную и адаптивную пластичность ЦНС у представителей многочисленных отрядов современных рыб, но только в своих высших значениях частично пересекается с полигоном млекопитающих. При этом представители многих отрядов и семейств современных *хрящевых рыб* имеют индексы энцефализации, сравнимые с таковыми у высших позвоночных — птиц и млекопитающих, что определенно свидетельствует о высоком уровне организации их ЦНС [6–11].

Таким образом, межвидовые и межгрупповые сравнения по массе, объему мозга или его отдельных частей, вычисление коэффициентов и индексов энцефализации могут послужить «*первым шагом*» в анализе сложных процессов, происходивших в эволюции нервной системы позвоночных.

**Теория инвазии.** В середине 30-х годов в нейроморфологии сложилась *теория инвазии (внедрения)*. В основном положении этой теории постулировалось, что в эволюции мозг позвоночных развивался путем внедрения в структуры новых связей, следствием чего являлось приобретение этими структурами новых функций. Так, развитие таламуса и конечного мозга в эволюции позвоночных связывалось с внедрением в эти отделы афферентов от зрительной, сомато-сенсорной, слуховой и других сенсорных систем. При этом полагали, что «старые» связи могут какое-то время сохраняться у промежуточных форм данной группы позвоночных, но полностью исчезают у филогенетически молодых представителей данной группы. Предполагалось также, что в мозге низших позвоночных имеется намного меньше длинных восходящих и нисходящих связей, чем в ЦНС высших позвоночных. Основные положения данной теории подтверждались данными по развитию афферентных и эфферентных связей. В частности, именно по такому пути развивались теленцефало-спинальные связи, возникновение и развитие которых в разных группах позвоночных (хрящевые рыбы, птицы, млекопитающие) происходило неоднократно и независимо. Однако в большинстве других случаев объяснить различия в организации связей в ЦНС у представителей разных групп позвоночных как результат инвазии не представляется возможным. Сейчас интерпретация теории инвазии звучит следующим образом: новые связи и системы связей могут возникать в нервных центрах позвоночных в процессе их эволюции путем инвазии (внедрения), но это происходит очень редко, что не означает отрицания возможного влияния этого процесса на эволюцию ЦНС [12, 13].

**Теория критических этапов.** В 50–70-е годы XX века член-корреспондент АН СССР А. И. Карамян — крупный советский нейрофизиолог-эволюционист, ученик и последователь идей Л. А. Орбели — выдвинул *теорию критических этапов в филогенезе ЦНС позвоночных* [14–17]. В основу теории легли данные о том, что развитие головного мозга позвоночных происходило в эволюции от диффузных, неспециализированных форм к специализированным формам структурной и функциональной организации. При этом в определенные — «критические» (по

определению А. И. Карамьяна) — периоды развития позвоночных устанавливается строгая корреляция между степенью специализации структур ЦНС и уровнем условно-рефлекторной деятельности. Этот процесс осуществляется путем «надстройки» филогенетически молодых, прогрессивных отделов ЦНС над «старыми» отделами мозга, которые при этом теряют часть свойственных им ранее функций и систем связей.

А. И. Карамьян предлагал выделить пять основных критических этапов в развитии ЦНС позвоночных (рис. 2).

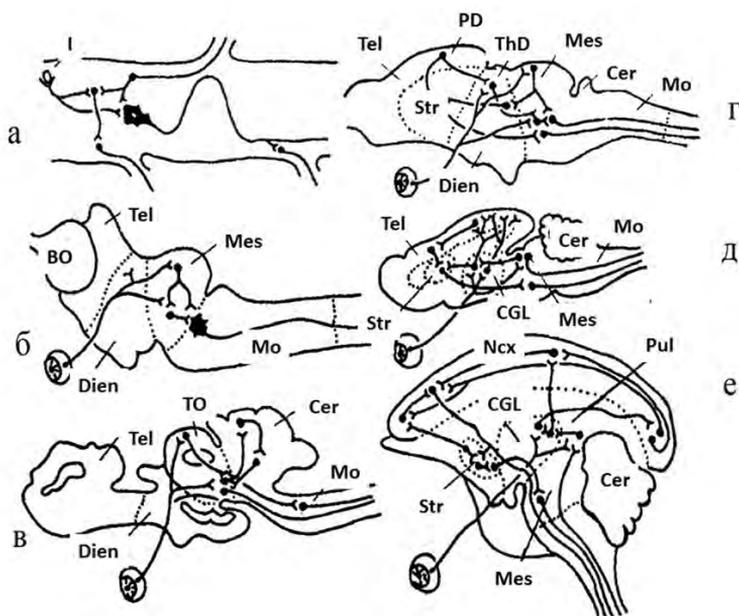


Рис. 2. Схема критических этапов в эволюции ЦНС позвоночных животных [16]: а–е — этапы эволюции ЦНС позвоночных: а — спинальный; б — бульбо-мезенцефальный; в — мезенцефало-церебеллярный; г — диэнцефало-теленцефальный; д — стриато-кортикальный; е — неокортикальный.

I — обонятельный нерв, BO — обонятельная луковица; Tel — конечный мозг; Dien — промежуточный мозг; Cer — мозжечок; Mo — продолговатый мозг; TO — тектум оптикум; Mes — средний мозг; PD — дорсальный паллум; Nsk — новая кора; Str — стриатум; Pul — отдел стриатума; CGL — латеральное колечатое тело; ThD — дорсальный таламус

**Первый критический этап** представлен бесчерепными позвоночными (ланцетник) и круглоротыми. У ланцетника признаки цефализации почти отсутствуют. Мозг имеет диффузную организацию, головной мозг как отдел ЦНС еще не сформирован. Этот уровень интеграции получил наименование **спинального**.

У круглоротых, в отличие от бесчерепных, морфологически уже выражены все основные отделы головного мозга, однако элементы диффузной организации мозга еще сохраняются. Преимущественное развитие у них продолговатого и среднего мозга обусловило наименование этого промежуточного этапа развития ЦНС как **бульбо-мезенцефального** [18, 19].

*Второй критический этап* связан, по мнению А. И. Карамяна, с появлением рыб и интенсивным развитием у них среднего мозга и мозжечка. Именно в мозжечке рыб концентрируются проекции всех сенсорных систем (соматосенсорной, органов боковой линии, вестибулярной, зрительной и слуховой). Таким образом, ведущим центром интеграции в ЦНС у рыб становится (наряду со средним мозгом) и мозжечок. Это — **мезенцефало-церебеллярный** этап в эволюции ЦНС. Структуры переднего мозга в морфофункциональном отношении еще не развиты [20–22].

*Третий критический этап* в развитии ЦНС позвоночных связан с амфибиями и рептилиями. У амфибий в связи с переходом к новым условиям жизни на суше произошли, по сравнению с костными рыбами, существенные изменения в морфофункциональной организации организма и ЦНС. Редуцируется целый ряд структур, связанных с водным образом жизни (например, органы боковой линии); развиваются новые, филогенетически молодые системы связей (органы слуха, зрения и соответствующие им центры и связи); более четко дифференцируются отделы таламуса; в полушариях закладываются формации будущего неокортекса; устанавливаются прямые таламо-кортикальные и кортико-таламические связи [14, 23–27]. Центры интеграции из среднего мозга и мозжечка перемещаются в промежуточный и конечный мозг — формируется **диенцефало-теленцефальный** уровень интеграции.

*Четвертый критический этап* представлен низшими млекопитающими (насекомоядные, грызуны). На этом этапе развития ЦНС в полушариях конечного мозга происходит значительное увеличение площади неокортекса, появляются ассоциативные зоны. Значительно дифференцируются таламус и базальные ядра конечного мозга. Предполагалось, что у насекомоядных и грызунов в организации сложных форм поведения решающая роль принадлежит стриатуму, поэтому этот уровень интеграции ЦНС получил наименование **стриато-кортикальный** [15, 28, 29].

*Пятый критический этап* связан с появлением у приматов мощной системы ассоциативных зон в таламусе и неокортексе. Высшие центры интеграции сосредоточиваются в филогенетически молодых и активно развивающихся зонах неокортекса — лобной и теменной коре. В ЦНС формируется **неокортикальный** уровень интеграции [17, 30–33].

Таким образом, исходя из положений этой теории, в эволюции позвоночных происходило постепенное перемещение центров интеграции из нижних отделов головного мозга (ствол, задний мозг) в высшие (промежуточный и конечный мозг). При этом конечному мозгу на начальных этапах эволюции отводилась роль центра переработки, в основном, обонятельной информации, его роль в координации деятельности других сенсорных систем и всего организма считалась незначительной. Только у высших позвоночных, по мере перемещения центров интеграции в полушария, конечный мозг приобретает главенствующее положение среди других отделов головного мозга.

В свое время теория А. И. Карамяна имела весьма прогрессивное значение и стимулировала исследования по эволюционной нейрофизиологии и морфологии. Однако, в последующие годы, с появлением принципиально новых методик исследования связей в ЦНС, развитием иммуногистохимии мозга, резким расширением видового состава изучаемых групп позвоночных многие положения

теории критических этапов в эволюции ЦНС позвоночных были уточнены и пересмотрены.

**Теория телэнцефализации.** В последующих исследованиях нервной системы позвоночных животных и человека выяснилось, что в структурах конечного мозга, начиная с самых ранних этапов его эволюции (уже у круглоротых), имеется представительство всех основных сенсорных систем. Базисные функции, характерные для древних сенсорных центров головного мозга, сохраняются во всем ряду позвоночных, проходя только определенную реорганизацию и дифференциацию. Особенно это касается современных данных по морфофункциональной организации и эволюции головного мозга костных и хрящевых рыб, а особенно птиц [6, 20–22, 25, 34–36].

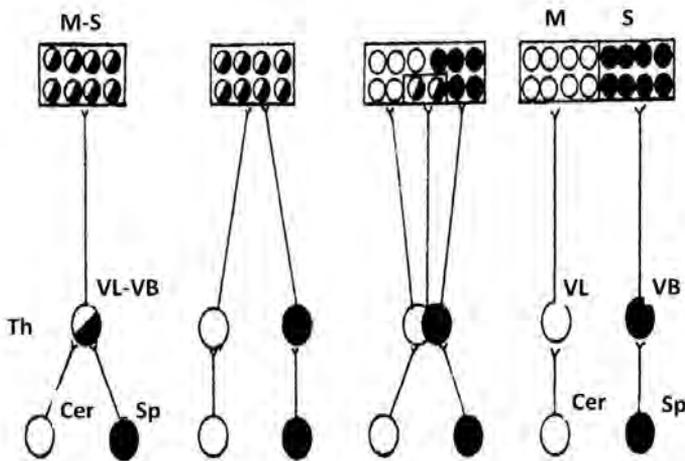
Таким образом, концепция А. И. Карамяна получила *новую интерпретацию*. В эволюции ЦНС позвоночных не происходит поэтапного перемещения функций из нижележащих отделов головного мозга в высшие, а возникают лишь новые уровни переработки информации в ростральных, филогенетически более молодых структурах мозга. При этом роль конечного мозга действительно прогрессивно возрастает, но только путем формирования новых функциональных систем и уровней переработки сенсорной информации, находящихся при этом в тесном структурно-функциональном единстве со всеми отделами головного и спинного мозга.

**Теория парцелляции.** В 80-е годы американским исследователем С. Эббессоном была выдвинута *теория парцелляции* [37]. Используя современные морфологические и экспериментальные методы, автор исследовал большой набор видов позвоночных из всех основных групп (от круглоротых до млекопитающих). Он попытался определить природу процесса, благодаря которому в эволюции позвоночных происходит прогрессивное развитие нервной системы. По его мнению, таковым оказывается явление *парцелляции (выделение, дробление на части)*. Согласно концепции С. Эббессона, базисные системы мозга сформировались у всех позвоночных на заре их эволюции и в дальнейшем ни одна из систем не образуется заново, а только дифференцируется, дробится на ряд дочерних систем. При этом происходит исчезновение одних связей и усиление других, выделение новых нервных центров с характеристиками, отличающимися от исходных [8, 37–39].

Значение парцелляции в процессе эволюции нервной системы С. Эббессон демонстрирует на примере нескольких систем связей в головном мозге позвоночных — ретино-таламических, ретино-текто-таламических и спинно-мозжечковых. У низших позвоночных в структурах таламуса, а затем и конечного мозга происходит полное перекрытие проекций этих связей на единой популяции нейронов, тогда как у высших позвоночных происходит прогрессивное разделение проекций и вычленение в таламусе и конечном мозге отдельных популяций нейронов, связанных с определенным видом проекций. Но самое главное, что базовая система связей есть уже у низших позвоночных (рис. 3).

Данные онтогенетических исследований ЦНС во многом подтверждали положения теории парцелляции. Так, было показано, что большинство связей, формирующихся в мозге в период эмбрионального развития, проходят стадию диффузных проекций, которые затем дифференцируются за счет элиминации части связей и нейронов. Примером этого служат данные по формированию слу-

ховых проекций в головном мозге морских свинок. Оказалось, что в определенный период онтогенеза у них формируется система связей, при которой обширные зоны мозга, отвечающие на разные стимулы, значительно перекрываются. На более поздних стадиях зоны специфических проекций суживаются, а неспецифические связи элиминируются. С. Эббесон рассматривает эти избыточные, характерные для определенного периода эмбриогенеза связи как отражение пути их развития в филогенезе, воспроизведение исходного «анцестрального» состояния, характерного для раннего этапа эволюции ЦНС. Исходя из данной концепции, у высших позвоночных нет ни одной системы функциональных связей, которой бы не было (хоть и в зачаточном состоянии) у низших позвоночных.



**Рис. 3. Теория парцелляции.** Схема эволюционного развития спинальных и мозжечковых проекций в таламус и сенсомоторную кору конечного мозга млекопитающих [37]. Обозначения: Cer — мозжечок; Sp — спинной мозг; Th — таламус; VL-VB — латеральное и базальное ядра таламуса; M-S — сенсомоторная кора; M — моторная кора; S — сенсорная кора. На рисунке слева направо: древние позвоночные, опоссум, крыса, обезьяна

Еще одной группой данных, взятых в качестве подтверждения этой гипотезы, были эксперименты по изучению явления спраунтинга аксонов. Показано, что при повреждении аксонов провоцируется рост новых аксонных веточек, в результате чего функциональная связь восстанавливается. Рост этот не хаотический, а обусловлен, по мнению С. Эббессона, эволюционным «прошлым» данной структуры. Новые аксоны в процессе восстановления контактируют и с теми структурами, связь с которыми в процессе эволюционного развития данной группы позвоночных была утрачена. Так, после перерезки дорсальных корешков спинного мозга крысы, новые формирующиеся волокна направляются не только к данному сегменту спинного мозга (что имеет место во взрослом состоянии), но и к соседним сегментам, повторяя ситуацию, встречающуюся у низших позвоночных.

Теория парцелляции является одной из попыток с общебиологических, эволюционных позиций объяснить сложные процессы эволюции мозга. Критиче-

ский разбор данных и аргументов, приводимых в пользу данной теории, накопление новых данных позволяют говорить, что не только процесс парцелляции определял ход эволюции ЦНС позвоночных. Увеличение относительной и абсолютной массы мозга, и особенно — конечного мозга, у высших позвоночных, появление большого числа дифференцированных форм нейронов, повышение уровня поведенческой деятельности — всё это является реальными фактами эволюции мозга, необъяснимыми с позиций теории парцелляции. Получается, что мозг современных позвоночных — структура «редуцированная» по сравнению с их предками. Кроме того, далеко не все проводящие пути, характерные для высших позвоночных, имеются у низших позвоночных, что также не соответствует основным положениям данной теории.

Таким образом, единой теории эволюции ЦНС позвоночных пока нет. В каждой из существующих сейчас теорий есть рациональные зерна, которые, возможно, послужат основой для формулирования новой теории эволюции ЦНС позвоночных. Вместе с тем, все они внесли определенный вклад в развитие представлений о процессе эволюционного развития ЦНС позвоночных животных и человека.

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Bauchot R., Ridet J. M., Bauchot M. L.* Encephalisation et niveau evolutif ches les vertebres aquatiques. *Vie Milieu*. 1978/79; 28/29: 253–265.
2. *Jerison H. J.* Evolution of the brain and intelligence. N-Y.: Plenum Publ. Corp., 1973. 188 p.
3. *Нукитенко М. Ф.* Эволюция и мозг. Минск: Наука и техника, 1969. 256 с.
4. *Филимонов И. Н.* Избранные труды. М.: Медицина, 1974. 339 с.
5. *Wullimann M. F., Vernier P.* Evolution of the Nervous System in Fishes. Evolution of Nervous Systems. Oxford: Academic Press. 2007; 1: 39–58.
6. *Обухов Д. К.* Эволюционная морфология конечного мозга хрящевых рыб // Морская биология в XXI веке: биология развития, молекулярная и клеточная биология, биотехнология морских организмов: материалы конференции. Владивосток: ННЦМБ ДВО РАН, 2023. С. 258–260.
7. *Обухов Д. К., Андреева Н. Г.* Эволюционная морфология нервной системы позвоночных. 3-е изд. М.: ЮРАЙТ, 2021. 293 с.
8. *Northcutt R. G.* Evolution of the vertebrate central nervous system: patterns and processes. *Amer. Zool.* 1984; 24: 125–138.
9. *Northcutt R. G.* Elasmobranch central nervous system organization and its possible evolutionary significance. *Amer. Zool.* 1977; 17: 411–429.
10. *Rodríguez-Moldes I., Santos-Durán G.N., Pose-Mendez S.* et al. The Brains of Cartilaginous Fishes // Evolutionary Neuroscience (edt. Kaas J.H), London: Academic Press. 2020. Ch. 6. P. 101–121. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-820584-6.00006-4>
11. *Smeets W. J., Nieuwenhuys R., Roberts B. L.* The central nervous system of cartilaginous fishes. Berlin: Springer-Verlag, 1983. 261 p.
12. *Butler A. B., Hodos W.* Comparative Vertebrate Neuroanatomy: Evolution and Adaptation. N.Y.: Wiley-Liss Inc., 2005. 360 p.

13. *Campbell C. B., Hodos W.* The concept of homology and the evolution of the nervous system. *Brain Behav. Evol.* 1970; 3: 353–367.
14. *Белехова М. Г.* Таламо-телэнцефальная система рептилий. Л.: Наука, 1977. 213 с.
15. *Белехова М. Г.* Новое представление о стрио-паллидарной системе домлекопитающих позвоночных // *Успехи физиологических наук.* 1986. Т. 17. № 1. С. 55–76.
16. *Карамян А. И.* Эволюция конечного мозга позвоночных. Л.: Наука, 1976. 253 с.
17. *Карамян А. И.* Эволюция интегративной деятельности мозга домлекопитающих животных. Эволюционная физиология: руководство по физиологии. Л.: Наука, 1979. Ч. 1. С. 81–145.
18. *Grillner S.* The lamprey blue print of the mammalian nervous system. *Prog. Brain Res* 2014; 212: 337–349.
19. *Robertson B., Kardamakis A., Capantini L., et al.* The lamprey blueprint of the mammalian nervous system. *Prog. Brain Res.* 2014; 212: 337–349.
20. *Обухов Д. К., Пущина Е. В.* Конечный мозг лучеперых рыб как особый вариант в эволюции ЦНС позвоночных животных // *Морская биология в XXI веке: достижения и перспективы развития: материалы Международной конференции.* Владивосток: ННЦМБ ДВО РАН, 2021. С. 146148.
21. *Braford M. R.* Comparative aspects of forebrain organization in the ray-finned fishes. *Brain Behav. Evol.* 1995; 46: 259–274.
22. *Nieuwenhuys R.* An overview of the organization of the brain of Actinopterygii fishes. *Amer. zool.* 1982; 22: 289–310.
23. Сибирский углозуб / Под ред. Э. И. Воробьевой. М.: Наука. 1994. 365 с.
24. *González A., López J. M., Morona R., Moreno N.* The Organization of the Central Nervous System of Amphibians. *Evolutionary Neuroscience* (edt. Kaas J. H), London: Academic Press, 2020. Ch. 7. P. 143–170. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-820584-6.00007-6>
25. *Guentuerkuen O., Stacho M., Stroeckens F.* The Brains of Reptiles and Birds. *Evolutionary Neuroscience* (edt. Kaas J.H.) London: Academic Press, 2020. Ch. 8. P. 173–210. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-820584-6.00008-8>
26. *Naumann R. K., Laurent G.* Function and evolution of the reptilian cerebral cortex. *Evolution of Nervous Systems.* Oxford: Academic Press, 2017; 1: 491–518.
27. *Wullimann M. F., Grothe B.* The Central Nervous Organization of the Lateral Line System / The Lateral Line System / edt. S. Coombs et al. New York: Springer, 2013. P. 195–251. DOI: [http://doi:10.1007/2506\\_2013\\_18](http://doi:10.1007/2506_2013_18)
28. *Kaas J. H.* The evolution of brains from early mammals to humans. *Wiley Interdiscip. Rev. Cogn. Sci.* 2012; 4: 33–45. DOI: <https://doi.org/10.1002/wcs.1206>
29. *Sousa A. M. M., Meyer K. A., Santpere G., Gulden F. O., Sestan N.* (2017). Evolution of the Human Nervous System: Function, Structure and Development. *Cell.* 2017; 170(2): 226–247. DOI: <http://doi:10.1016/j.cell.2017.06.036>
30. *Белехова М. Г.* Лимбическая система и проблема эволюции конечного мозга позвоночных // *Журнал эволюц. биох. и физиол.* 1990. Т. 26. № 4. С. 537–549.
31. *Karten H. J.* Homology and evolutionary origins of the neocortex. *Brain Behav. Evol.* 1991; 38: 264–272.
32. *Karten H. J., Shimizu T.* The origins of neocortex: connections and lamination as distinct events in evolution. *J. Cogn. Neurosci.* 1989; 1(4): 291–301.

33. *Striedter G. F.* The telencephalon of tetrapods in evolution. *Brain Behav. Evol.* 1997; 49: 179–213.
34. *Белехова М. Г., Веселкин Н. П.* Телэнцефализация и перемещение функций в центральной нервной системе позвоночных в свете современных данных // *Журнал эволюц. биох. и физиол.* 1985. Т. 21. № 6. С. 531–540.
35. *Обухов Д. К., Цехмистренко Т. А., Пущина Е. В., Разенкова В. А.* Современные взгляды на эволюцию корковых формаций конечного мозга млекопитающих и птиц // *Морфология.* 2017. Т. 151. № 3. С. 7–15.
36. *Briscoe S. D., Ragsdale C. W.* Evolution of the Chordate Telencephalon. *Current Biology.* 2019; 29:647–662. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.05.026>
37. *Ebbesson S. O. E.* Evolution and ontogeny of neural circuits. *Behav. Brain. Sci.* 1984; 7: 321–366.
38. *Белехова М. Г.* Новое в исследовании эволюции мозга: гипотеза парцелляции // *Журнал эволюц. биох. и физиол.* 1987. Т. 23. № 4. С. 526–537.
39. *Fetcho J. R.* A review of the organization and evolution of motoneurons innervating the axial musculature of vertebrates. *Brain Res. Review.* 1987; 12: 243–280.

УДК 611.018

<sup>1</sup>Боровая Т. Г., <sup>2</sup>Данилов Р. К.

### К ВОПРОСУ О ГИСТОЛОГИЧЕСКИХ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ АСПЕКТАХ РАЗВИТИЯ РЕЦЕПТОРНОГО ОТДЕЛА СЛУХОВОГО АНАЛИЗАТОРА

<sup>1</sup>*Научно-исследовательский центр эпидемиологии и микробиологии им. почетного академика Н. Ф. Гамалеи, Москва, Российская Федерация*

<sup>2</sup>*Военно-медицинская академия имени С. М. Кирова, Санкт-Петербург, Российская Федерация*

---

*Аннотация.* Целью работы является представление данных литературы о потенциальной роли органа Келликера в развитии рецепторного отдела слухового анализатора: молекулярных и генетических механизмах инициации сенсорной активности внутренних волосковых клеток в отсутствие звукового воздействия в раннем эмбриогенезе.

Методика работы заключается в анализе и систематизации сведений о тканевых элементах и их ультрамикроскопическом строении, функциональном назначении органа Келликера.

Основные результаты работы показали, что орган Келликера может рассматриваться как провизорное гистологическое образование в эмбриогенезе внутреннего уха.

*Ключевые слова:* орган Келликера, внутренняя волосковая клетка, деполяризация, эмбриогенез.