ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал

2019
XXVIII

ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
1747
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Издаётся с 1992 года

Том XXVIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2019 № 1747

СОДЕРЖАНИЕ

1305-1313 Головной мозг и сенсорные системы птиц: современное представление. Т.Б.ГОЛУБЕВА, Е.В.КОРНЕЕВА

1314-1325 Сравнительные исследования морфологических особенностей конечного мозга экологически различных групп птиц. Л.Н.ВОРОНОВ

1325-1330 Современные представления о когнитивных способностях врановых птиц Corvidae. З.А.ЗОРИНА, А.А.СМИРНОВА

1331-1332 Вторая регистрация зимовки каменушки *Histrionicus histrionicus* на побережье Чукотского полуострова. М.А.АНТИПИН

1332-1335 Зарничка *Phylloscopus inornatus* в Белоруссии. Д.А.КИТЕЛЬ, Д.И.ШАМОВИЧ

1335-1337 Осенняя встреча хрустана *Charadrius morinellus* на острове Змеиный (Чёрное море). В.В.ОНОПКО, Е.А.БОРОВЕЦКИЙ, Д.А.КИВГАНОВ, А.И.КОРЗЮКОВ

1337 Интересные находки окольцованных теньковки *Phylloscopus collybita* и чижа *Spinus spinus*. А.Г.ЛЯХОВ

Редактор и издатель А.В.Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

© Русский орнитологический журнал, 2019
Дата опубликования 9 марта 2019

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XXVIII
Express-issue

2019 № 1747

CONTENTS

1305-1313 The brain and sensory systems of birds: a modern view. T.V.GOLUBEVA, E.V.KORNEEVA

1314-1325 Comparative studies of morphological features of the cerebrum in ecologically different groups of birds. L.N.VORONOV

1325-1330 Contemporary representations of corvids cognitive abilities. Z.A.ZORINA, A.A.SMIRNOVA

1331-1332 The second registration of the wintering harlequin duck *Histrionicus histrionicus* on the coast of the Chukotka Peninsula. M.A.ANTIPIN

1332-1335 The yellow-browed warbler *Phylloscopus inornatus* in Belarus. D.A.KITEL, D.I.SHAMOVICH

1335-1337 Autumn record of the dotterel *Charadrius morinellus* on Zmeiniy Island (Black Sea). V.V.ONOPKO, E.A.BOROVETSKY, D.A.KIVGANOV, A.I.KORZYUKOV

1337 Interesting recovery of ringed chiffchaff *Phylloscopus collybita* and siskin *Spinus spinus*. A.G.LYAKHOV

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St. Petersburg University
St. Petersburg 199034 Russia

© The Russian Journal of Ornithology, 2019

ISSN 0869-4362
Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск ***1747****: 1305-1313*

Головной мозг и сенсорные системы птиц: современное представление

Т.Б.Голубева, Е.В.Корнеева

*Второе издание. Первая публикация в 2018**

Последние 20 лет знаменуются кардинальными изменениями в представлениях о головном мозге птиц; прежде всего это касается общих понятий и детальных данных о роли переднего мозга (Reiner *et al.* 2004a,b, 2005; Walsh, Milner 2011; Güntürkün *et al.* 2017). Существенную роль в пересмотре представлений о морфологии и функциях мозга птиц сыграли исследования морфологического строения, связей и функциональной активности различных структур мозга, которые ведутся с конца 1960-х годов (см. Reiner *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2010; Wild *et al.* 2010; Karten 2015), многочисленные работы по экспрессии ранних генов, уточняющих активацию различных областей мозга при разных возбуждениях (см. Güntürkün *et al.* 2017), и всё увеличивающийся поток работ по изучению поведения птиц и их когнитивных способностей (см. Зорина, Смирнова 2018). Большой вклад в понимание функций мозга внесли результаты изучения зрения, слуха, соматосенсорной рецепции и других сенсорных систем, а также центральной регуляции пения и вокального обучения. Ведущие специалисты в области морфологии мозга птиц провели огромную работу, пересмотрели и дали новые названия отделам переднего мозга птиц, соответствующие их структуре, функции и происхождению (Reiner *et al.* 2004a). Несмотря на попытки использовать унифицированные названия, в публикациях по-прежнему царит разноголосица в терминологии, что несколько затрудняет понимание.

В отношении мозга птиц есть и традиционные заблуждения. Во многих статьях о мозге, поведении, интеллекте птиц авторы подчёркивают, что мозг птиц маленький по сравнению с мозгом млекопитающих. Часто такое утверждение сопровождается рисунками мозга человека и голубя или «певчей птицы» одинакового размера и во вставке – пропорционально уменьшенными. Действительно, при таком сравнении мозг голубя оказывается маленьким (Iwaniuk *et al.* 2005; Olkowicz *et al.* 2016). При этом общая масса тела голубя в четыре с лишним раза меньше мозга человека, не говоря уже о размере амадины, которая обычно подразумевается под «певчей птицей». Мозг позвоночных, как

* Голубева Т.Б., Корнеева Е.В. 2018. Головной мозг и сенсорные системы птиц: современное представление // *Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Материалы Всерос. конф., посвящ. 120-летию со дня рождения профессора Г.П.Дементьева*. М.: 119-128.

и многие структуры и ряд функций, находится в аллометрической зависимости от массы тела. У крупных видов абсолютная масса мозга больше, но у мелких видов масса мозга составляет большую часть от массы тела (Nealen, Ricklefs 2001). Мозг птиц и млекопитающих относительно больше, чем мозг позвоночных остальных классов. Линии регрессии массы мозга в зависимости от массы тела птиц и млекопитающих почти совпадают, то есть эндотермные животные с одинаковой массой тела имеют примерно одинаковую массу мозга. Зависимость размера мозга от массы тела у них описывается уравнением:

$$W = 0.078m^{0.689},$$

где W – масса мозга, а m – масса тела (Yu *et al.* 2014). То, что большой мозг имеют воробьиные, известно давно. Благодаря выполненному недавно сравнительному анализу массы головного мозга птиц Австралии оказалось, что самый большой мозг у попугаев, воробьиные на втором месте (Franklin *et al.* 2014). Большинство птенцовых видов, основную массу которых составляют представители отрядов Passeriformes и Psittaciformes, обладают большим мозгом, но есть и исключения: мозг птенцовых Columbiformes относительно мал. У новокаледонской вороны *Corvus moneduloides*, использующей орудия для извлечения личинок, масса мозга заметно больше, чем у остальных врановых (Mehlhorn *et al.* 2010).

Недавно выяснилось, что при равной массе мозга количество нейронов в головном мозге у птиц больше, чем у млекопитающих. Это удалось показать с применением метода, позволяющего после превращения мозга в гомогенные изотропные суспензии ядер клеток иммуноцитохимически идентифицировать ядра как принадлежавшие нейронам или не нервным клеткам (Herculano-Houzel *et al.* 2005). В мозге птиц содержится примерно в два раза больше нейронов, чем в мозге млекопитающих с равной массой мозга (Olkowicz *et al.* 2016), нервные клетки в мозге птиц плотнее упакованы. При этом у врановых и попугаев относительно большее количество нейронов сосредоточено в паллиальных структурах переднего мозга (по сравнению с остальными птицами и млекопитающими).

Основные изменения в представлениях о мозге птиц относятся к конечному мозгу. Но поскольку во многих руководствах, учебниках и введениях в монографии центры различных функциональных систем продолговатого, среднего и промежуточного мозга объявляются «центрами проводящих путей» или «передаточными реле» на пути от периферии к коре или её аналогам, кратко остановимся на составе и некоторых функциях основных отделов мозга.

Задний мозг rhombencephalon состоит из продолговатого мозга, моста и мозжечка. В продолговатом мозге у птиц, как и у всех позвоночных, находится центры, запускающие и контролирующие работу серд-

ца, артериальное давление, дыхание, пищеварение. С этими функциями связана и ретикулярная формация. Кроме того, и что очень важно, там находятся ядра соматосенсорной чувствительности спинного мозга и V-XII головных нервов. Уже на уровне ядер продолговатого мозга (как, впрочем, и в периферических, рецепторных отделах сенсорных систем) происходит обработка сенсорной информации и продолжается на всех уровнях в путях, которых в сенсорных системах обычно не меньше двух. Так, у птиц продолжают исследовать механизм определения местоположения источника звука по интеруральной задержке: уже в первичных ядрах продолговатого мозга начинаются пути обработки сигнала: в магноцеллюлярном и затем ламинарном ядрах – по временным характеристикам, а по интенсивности путь обработки идёт от ангулярного ядра (Necker 2000; Wagner *et al.* 2013; Pena, Gutfreund 2014; Carr *et al.* 2015). Результаты изучения экспрессии ранних генов в основном и спинальном ядрах тройничного нерва вместе с результатами поведенческих экспериментов, несмотря на проблему с выявлением чувствительных к перемене магнитного поля рецепторов, доказывают участие и глазничной ветви тройничного нерва в магнитной ориентации (Heyers *et al.* 2010).

Мозжечок птиц в связи с освоением ими трёхмерного пространства, как правило, очень большой по сравнению с мозжечком других позвоночных. Особенно он велик у попугаев, врановых, дятлов и сов. У врановых, попугаев и дятлов заметно увеличены доли мозжечка, связанные с тройничным нервом и зрением, это объясняется прежде всего разнообразным использованием клюва как инструмента с обязательным участием зрения. У сов достоверно более развиты вестибулярные и соматосенсорные каудальные доли мозжечка, что объясняют их специализацией ночных хищников (Sultan 2005). Как и у млекопитающих, у птиц есть два ядра в стволе мозга, из которых идут проекции в мозжечок и которые получают проекции из конечного мозга. В отличие от млекопитающих, птицы обладают ещё и претектальным ядром (медиальное спирообразное ядро – SpM), которое соединяет конечный мозг с мозжечком. Именно это ядро, а не ядра ствола мозга, значительно увеличено у попугаев, и относительный размер этого ядра хорошо коррелирует с относительным размером конечного мозга у всех птиц. Это говорит о том, что у птиц путь «конечный мозг – SpM – мозжечок» может играть такую же роль, как кортико-понто-мозжечковый путь млекопитающих, позволяя контролировать мелкие двигательные навыки и сложные когнитивные процессы. Есть надежда, что дальнейшее изучение ядра SpM поможет прояснить роль телеэнцефало-мозжечкого пути в эволюции сложных когнитивных способностей птиц (Gutierrez-Ibänez *et al.* 2018).

Средний мозг mesencephalon у птиц хорошо развит и имеет типич-

ное для позвоночных строение. Он состоит из тегментума tegmentum, спрятанного под полушариями, тектума tectum и полукружного вздутия torus semicircularis. В тегментуме (покрышке) находятся ядра общего моторного и окуломоторного контроля, в том числе и вышеупомянутое ядро SpM. Из этой области, отвечающей за движение глазного яблока, поднятие века, реакцию зрачков на свет, выходит III пара головных нервов n. oculomotorius. Для выполнения этой функции сюда приходит информация от сетчатки, переключившись в зрительном тектуме. Блоковый нерв (IV, n. trochlearis) отходит приблизительно в вентролатеральной области среднего мозга. Тектум – сложная слоистая структура, число слоёв у птиц не менее 15. Зрительная часть тектума наиболее изучена и настолько хорошо развита, что некоторые современные авторы используют название «зрительный тектум» tectmun opticum для всего тектума, но в тектум приходит информация и от других сенсорных систем, и некоторые исследователи применяют для этой структуры термин tectum mesencephali. Аксоны ганглиозных клеток сетчатки приходят в верхние 7 слоёв, слуховой и тактильный входы – в нижние слои (Luksch 2003). У птиц зрительный тектум особенно велик, что отражает важность зрения для большинства птиц. Тектум выпячивается латерально, его часто называют «зрительными долями». Вентральная относительно III желудочка часть, полукружное вздутие, получает информацию от ядер продолговатого мозга VIII нерва, в основном от слуховых ядер (Carr, Boudreau 1991; Krützfeldt *et al.* 2010). Поскольку в этом образовании наиболее изучено и наиболее велико именно слуховое ядро среднего мозга, nucleus mesencephalicus lateralis pars dorsalis (MLD), гомолог внутренних бугров четверохолмия, большинство авторов используют либо название ядра – MLD (Carr *et al.* 2015; и др.), либо, по аналогии с мозгом млекопитающих, термин «внутренние бугры четверохолмия» – inferior colliculi – IC (Krützfeldt *et al.* 2010; Wagner 2003; и др.). На уровне среднего мозга происходит важный этап обработки информации от зрительной, слуховой и других сенсорных систем, в том числе, имеет место конвергенция соматосенсорной и слуховой информации (Wild 1995). Хорошо изучено создание пространственной карты на основании зрительной и слуховой афферентации для определения местонахождения добычи у сипухи *Tyto alba* (Knudsen 2002; Singheiser *et al.* 2012; Wagner *et al.* 2013; Pena, Gutfreund 2014). Центральное ядро внутренних бугров ICC получает прямую иннервацию от контралатерального ламинарного ядра и непрямую – от ипсилатерального ядра через контралатеральное дорзальное ядро латерального лемниска. Сипухи кодируют информацию об интерауральной временной задержке, используя карту места, которую создаёт активность нейронов IC (MLD), настроенных на местоположение источника звука в пространстве (Carr *et al.* 2015). Благодаря изящному

методическому приёму – надеванию на совят определённого возраста очков с линзами, смещающими изображение на 23°, – исследовано формирование и взаимодействие акустической (в IC) и зрительной (в тектуме) карт пространства на уровне среднего мозга. Перестройка проекций из IC в наружное ядро внутренних бугров ICX, которое, в свою очередь, проектируется в тектум, подстраивает локализацию источника звука под искажённую видимую карту (Knudsen 2002; Singheiser *et al.* 2012). Выявлены временные границы критического периода (возраст до 200 дней), в течение которого «исправление» зрительной карты позволяет восстановить акустическую карту.

В отношении мигрирующих птиц выяснено, что с увеличением дальности миграции относительная масса зрительных долей (среднего мозга) увеличивается, при этом масса как конечного мозга, так и всего головного мозга уменьшаются, а масса мозжечка не изменяется (Vincze *et al.* 2015).

Промежуточный мозг diencephalon птиц почти полностью скрыт под большими полушариями. Основные его образования – эпиталамус (эпифиз), гипоталамус и таламус. С сенсорными системами связан в основном дорзальный таламус – сложное, содержащее множество ядер и до сих пор недостаточно изученное образование промежуточного мозга. У анамний дорзальный таламус разделяется на ростральный лемноталамический отдел, который получает прямой вход от сетчатки, без дополнительного синапса, а также проекции от ядер лемниска других сенсорных систем, и каудальной коллоталамический отдел, который получает свой вход в основном из tectum opticum. Эту же терминологию используют и для рептилий. В неврологии птиц одни авторы используют термины «лемноталамический» и «коллоталамический» (Jarvis 2009), другие, по аналогии с терминологией, применяемой для описания мозга млекопитающих, предпочитают термины «таламофугальный» и «тектофугальный», соответственно. У птиц с фронтально расположенными глазами и с большим бинокулярным полем, таких как совы, сильнее развит таламофугальный путь, у птиц с латеральным расположением глаз более существенен тектофугальный путь. Оба пути проецируются в гиперпаллиум конечного мозга, в Wulst, по новой номенклатуре hyperpallium apicale (HA). Волокна зрительного нерва в таламофугальном пути совершают полный перекрёст и оканчиваются в ядрах дорзального таламуса, гомологичных наружным коленчатым телам млекопитающих (GLd). Важное звено тектофугального зрительного пути – круглое ядро n. rotundus – также находится в таламусе. В таламусе лежит и связанное со слуховой системой овальное ядро n. ovoidalis.

Нервные волокна ганглиозных клеток сетчатки и затем их тектальные клетки-мишени группируются в разные параллельные потоки.

Большая часть ганглиозных клеток сетчатки проецируется в первые 6-7 слоёв тектума, где их аксоны устанавливают связи с дендритами нейронов, тела которых лежат в 13-м слое. Эти нейроны получают информацию о разных качествах зрительного изображения. Сюда же приходит информация из слухового MLD (IC) о пространственной карте. Нейроны 13-го слоя тектума, настроенные на определённую зрительную информацию, проецируются в соответствующие отделы круглого ядра промежуточного мозга. Аксоны нейронов специального типа этого слоя тектума формируют нисходящий тектобульбарный путь, ответственный за реакцию приближения, и путь в ствол мозга, запускающий реакцию избегания. Восходящий путь из круглого ядра идёт в entopallium (зрительная область нидопаллиума) и оттуда в hyperpallium apicale, зрительный Wulst.

Wulst содержит 3 или 4 слоя, и всегда рассматривалась как гомолог коры млекопитающих. Каудальная часть Wulst – зрительная область, ростральная – соматосенсорная.

У птиц передний мозг telencephalon не имеет шестислойной коры с чёткими слоями и областями, занимающимися обработкой информации определённой сенсорной модальности, или моторной коры. Две основные области переднего мозга птиц, базальный желудочковый гребень (BVR) и дорзальный желудочковый гребень (DVR), раньше считали родственными базальным ганглиям млекопитающих. Анализ организации «ядер» мозга птиц, их связей, молекулярных свойств, электрофизиологические и нейрохимические данные показали, что только внутренняя часть BVR гомологична базальным ганглиям млекопитающих и по относительным размерам сравнима с ними. Оставшиеся дорзальные области BVR и весь DVR, а также Wulst и arcopallium имеют области с восходящими и нисходящими проекциями, поразительно сходные с определёнными слоями коры млекопитающих. Только в переднем мозге области разных сенсорных и других модальностей и ядра, схожие функционально и нейрохимически с определёнными слоями коры, пространственно расположены совершенно не так, как у млекопитающих. В результате традиционные области переднего мозга, за исключением базальных структур, переименованы в паллиальные структуры. По современным представлениям, паллиум птиц состоит из гиперпаллиума, мезопаллиума, нидопаллиума и акропаллиума. В состав паллиума входят также ольфакторная область, гиппокамп и амигдала (Reiner *et al.* 2004a,b, 2005).

Вопрос о полной гомологии паллиальных структур птиц и неокортекса млекопитающих остаётся спорным. Подтверждена надёжными, по мнению цитируемых авторов, маркерами молекулярная идентичность нейронов 4-го слоя неокортекса мышей и нейронов энтопаллиума и поля L (Dugas-Ford *et al.* 2012). У птиц эти нейроны не имеют ха-

рактерной для коры пирамидальной формы. Так, нейроны, соответствующие нейронам слоя 4 тектофугального пути зрительной коры и получающие вход из круглого ядра дорзального таламуса, находятся в энтопаллиуме, расположенном в нидопаллиуме. Интрателенцефалические нейроны, соответствующие интернейронам слоя 2/3 млекопитающих обнаружены в более дорзальных отделах нидопаллиума, а проекционные нейроны, соответствующие нейронам слоя 5 неокортекса млекопитающих, расположены в акропаллиуме, их аксоны идут в ствол мозга. Другие авторы сомневаются в полной гомологии этих структур и слоёв коры (Medina *et al*. 2013). В недавней работе с экспрессией генов показано, что нейроны мезопаллиума, но не нидопаллиума птиц имеют сходные транскрипционные факторы с нейронами слоёв 2, 3, 5 и 6 неокортекса млекопитающих (Briscoe *et al*. 2018).

Обнаружены в паллиуме у птиц и слои и колонки, столь характерные для коры млекопитающих. Слоистую структуру и колонки имеет паллиальный отдел слуха – поле L и каудальный мезопаллиум (Wang *et al*. 2010). В зрительной паллиальной зоне тектофугального пути выявлены слои и колонки, последние выстраиваются по ходу аксонов от нейронов круглого ядра таламуса в нидопалиуме и мезопаллиуме. Нейронные кластеры и аксонные столбцы ориентированы ортогонально слоям (Ahumada-Galleguillos *et al*. 2015). Изучение срезов переднего мозга мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*, ориентированных нетрадиционно – перпендикулярно плоскости афферентного входа – также показало чёткую колончатую организацию нейронов Wulst (Голубева и др. 2001).

Данные, полученные при изучении переднего мозга птиц изменили представление об эволюции мозга позвоночных и заставили вернуться к вопросу о происхождение неокортекса млекопитающих. Очевидно, что функция ведёт к аналогичной схеме организации структуры. Вопрос о гомологии отдельных областей паллиума разных классов позвоночных и неокортекса млекопитающих будет решаться благодаря дальнейшим исследований.

Работа поддержана грантом РФФИ (проект № 17-06-00404).

Литература

Голубева Т.Б., Зуева Л.В., Корнеева Е.В., Хохлова ТВ. 2001. Развитие фоторецепторных клеток сетчатки и нейронов Wulst у птенцов мухоловки-пеструшки *(Ficedula hypoleuca)* // *Орнитология* **28**: 188-202.

Зорина З.А., Смирнова А.А. 2018. Современные представления о когнитивных способностях врановых птиц // *Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Материалы Всерос. конф., посвящ. 120-летию со дня рождения профессора Г.П.Дементьева*. М.: 163-168.

Ahumada-Galleguillos P., Fernandez M., Marin G.J., Letelier J.C., Mpodozis J. 2015. Anatomical organization of the visual dorsal ventricular ridge in the chick *(Gallus gallus):* layers and columns in the avian pallium // *J. Comp. Neurol.* **523**: 2618-2636.

Briscoe S.D., Albertin C.B., Rowell J.J., Ragsdale C.W. 2018. Neocortical association cell types in the forebrain of birds and alligators // *Curr. Biol.* **28**: 686-696.

Carr C.E., Boudreau R.E. 1991. Central projections of auditory nerve fibers in the barn owl // *J. Comp. Neurol.* **314**: 306-318.

Carr C.E. Christensen-Dalsgaard J. 2015. Sound localization strategies in three predators // *Brain Behav. Evol.* **86**: 17-27.

Carr C.E., Shah S., McColgan T., Ashida G., Kuokkanen P.T., Brill S., Kempter R., Wagner H. 2015. Maps of interaural delay in the owl's nucleus laminaris // *J. Neurophysiol.* **114**, 3: 1862-1873. DOI: 10.1152/jn.00644.2015.

Dugas-Ford J., Rowell J.J., Ragsdale C.W. 2012. Cell-type homologies and the origins of the neocortex // *Proc. Natnl. Acad. Sci. U.S.A.* **109**: 16975-16979.

Franklin D.C., Garnett S.T., Luck, Gutierrez-Ibanez C., Iwaniuk A.N. 2014. Relative brain size in Australian birds // *Emu* **114**, 2: 160-170 https://doi.org/ 10.1071/MU13034

Güntürkün O., Stacho M., Ströckens F. 2017. The brains of reptiles and birds // J. Kaas (ed.). *Evolution of Nervous Systems*. 2nd ed. London, **1**: 173-221.

Gutierrez-Ibanez C., Iwaniuk A.N., Wylie D.R. 2018. Parrots have evolved a primate-like telencephalic-midbrain-cerebellar circuit // *Scientific reports* **8**: 9960. www.nature.com/ scientificreports doi:10.1038/s41598-018-28301-4.

Iwaniuk A.N., Dean K.M., Nelson J.E. 2005. Interspecific allometry of the brain and brain regions in parrots (Psittaciformes): Comparisons with other birds and primates // *Brain Behav. Evol.* **65**: 40-59.

Jarvis E.D. 2009. Evolution of the pallium in birds and reptiles // M.D. Binder, N. Hirokawa, U. Windhorst (eds.). *Encyclopedia of Neuroscience*. Springer: 1390-1400.

Karten H.J. 2015. Vertebrate brains and evolutionary connectomics: on the origins of the mammalian 'neocortex' // *Phil. Trans. R. Soc.* B. *370*: 20150060. http:// dx.doi.org/10. 1098/rstb.2015.0060

Knudsen E.I. 2002. Instructed learning in the auditory localization pathway of the barn owl // *Nature* **417**: 322-328.

Krützfeldt N.O.E., Logerot P., Kubke M.F., Wild J.M. 2010. Connections of the auditory brainstem in a songbird, Taeniopygia guttata. I. Projections of nucleus angularis and nucleus laminaris to the auditory torus // *J. Comp. Neurol.* **518**: 2108-2134. doi:10.1002/ cne.22334

Luksch H. 2003. Cytoarchitecture of the avian optic tectum: neuronal substrate for cellular computation // *Rev. Neurosci.* **14**: 85-106.

Heyers D., Zapka M., Hoffmeister M., Wild J.M., Mouritsen H. 2010. Magnetic field changes activate the trigeminal brainstem complex in a migratory bird // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **107**, 20: 9394-9399. doi: 10.1073/ pnas.0907068107.

HerculanoHouzelS., Lent R. 2005. Isotropic fractionator: A simple, rapid method for the quantification of total cell and neuron numbers in the brain // *J. Neurosci.* **25**, 10: 2518-2521.

Medina S. Hunt G.R., Gray R.D., Wild J.M. Kubke M.F. 2013. Perineuronal satellite neuroglia in the telencephalon of New Caledonian crows and other Passeriformes: evidence // *PeerJ* **1**: e110; DOI: 10.7717/peerj.110.

Mehlhorn J., Hunt G.R., Gray R.D., Rehkämper G., Güntürkün O. 2010. Tool-making New Caledonian crows have large associative brain areas // *Brain Behav. Evol.* **75**: 63-70.

Nealen P.M., Ricklefs R.E. 2001. Early diversification of the avian brain: body relationship // *J. Zool.* **253**: 391-404. doi:10.1017/S095283690100036X

Necker R. 2000. The avian ear and hearing // G.C.Whittow (ed.). *Sturkie's Avian Physiology*. Orlando: 21-38.

Olkowicz S., Kocourek M., Luean R.K., Portes M., Fitch W.T., Herculano-Houzel S., NimecP. 2016. Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **113**: 7255-7260. doi/10.1073/pnas.1517131113.

Pena J.L., Gutfreund Y 2014. New perspectives on the owl's map of auditory space // *Curr. Opin. Neurobiol.* **24**: 55-62. doi:10.1016/j.conb.2013.08.008.

Reiner A., Bruce L., Butler A., Csillag A., Kuenzel W., Medina L., Paxinos G., Perkel D., Powers A., Shimizu T., Striedter G., Wild M., Ball G., Durand S., Güntürkün O., Lee D., Mello C., White S., Hough G., Kubikova L., Smulders T., Wada K., Dugas-Ford J., Husband S., Yamamoto K., Yu J., Siang C., Jarvis E.D. 2004a. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei // *J. Comp. Neurol.* **473**: 377-414.

Reiner A., Perkel D., Mello C., Jarvis J.D. 2004b. Songbirds and the revised avian brain nomenclature // H.P. Zeigler, P.R. Marler (eds.). *Behavioral Neurobiology of Birdsong. Annals N.Y. Acad. Sci.* **1016**: 77-108.

Reiner A., Yamamoto K., Karten H.J. 2005. Organization and evolution of the avian forebrain // *Anat. Rec. Part A. Discov. Mol. Cell. Evol. Biol.* **287**: 1080-1102.

Singheiser M., Gutfreund Y., Wagner H. 2012. The representation of sound localization cues in the barn owl's inferior colliculus // *Frontiers in Neural Circuits*. 6. doi: 10.3389/fncir.2012.00045.

Sultan F. 2005. Why some bird brains are larger than others // *Curr. Biol.* **15**, 17: R649-R650. doi:10.1016/j.cub.2005.08.043/

Vincze O., Vagasi C.I., Pap P.L., Osvath G., Möller A.P. 2015. Brain regions associated with visual cues are important for bird migration // *Biol. Lett.* **11**: 20150678. http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0678.

Wagner H., Güntürkün O., Nieder B. 2003. Anatomical markers for the subdivisions of the barn owl's inferior-collicular complex and adjacent subventricular structures // *J. Comp. Neurol.* **465**: 145-159.

Wagner H., Kettler L., Orlowski J., Tellers P. 2013. Neuroethology of prey capture in the barn owl (*Tyto alba* L.) // *J. Physiol.* **107**: 51-61.

Walsh S., Milner A. 2011. Evolution of the avian brain and senses // G.Dyke, G.Kaiser (eds.). *Living Dinosaurs: The Evolutionary History of Modern Birds*. 1st ed. John Wiley & Sons, Ltd.: 282-305.

Wang Y., Brzozowska-Prechtl A., Karten H.J. 2010. Laminar and columnar auditory cortex in avian brain // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **107**: 12676-12681.

Wild J.M. 1995. Convergence of somatosensory and auditory projections in the avian torus semicircularis, including the central auditory nucleus // *J. Comp. Neurol.* **358**, 4: 465-486.

Wild J.M., Krützfeldt N.O.E. 2010. Neocortical-like organization of avian auditory 'cortex' // Commentary on: Wang Y, Brzozowska-Prechtl A, Karten H.J. Laminar and Columnar Auditory Cortex in Avian Brain // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **107**: 12676-12681.

Yu Y., Karbowski J., Sachdev R.N.S., Feng J. 2014. Effect of temperature and glia in brain size enlargement and origin of allometric body-brain size scaling in vertebrates // *BMC Evol. Biol.* **14**: 178.

ISSN 0869-4362
Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск ***1747****: 1314-1325*

Сравнительные исследования морфологических особенностей конечного мозга экологически различных групп птиц

Л.Н.Воронов

Леонид Николаевич Воронов. Чувашский государственный университет им. И.Н.Ульянова. Московский проспект, д. 45, Чебоксары, Чувашская республика, 428017, Россия.
E-mail: Lnvoronov@mail.ru

Поступила в редакцию 6 февраля 2019

Фундаментальные работы, связанные с влиянием экологических факторов на различные системы органов, были начаты С.С.Шварцем и его школой (1968). Эколого-морфологические работы по изучению конечного мозга птиц являются очень актуальными. D.Sol *et al*. (2005) считают, что виды птиц с большим мозгом по отношению к массе тела, как правило, более успешны в освоении новых сред обитания. Кроме того, они предоставили доказательства того, что больший мозг помогает птицам реагировать на новые условия существования путём повышения его активности. A.Møller *et al*. (2011) изучали птиц, живущих в районах, загрязнённых радиоактивным материалом Чернобыля. Они установили, что птицы страдают от повышенного окислительного стресса и низкого уровня антиоксидантов. Таким образом, нормальное развитие нервной системы птиц, по их мнению, находится под угрозой, что выражается в высокой частоте нарушения их развития, уменьшении размера мозга и нарушении когнитивных способностей. A.Lendvai *et al*. (2013) считают, что позвоночные реагируют на непредсказуемые вредные воздействия окружающей среды повышением секреции глюкокортикоидов (CORT). Поскольку конечный мозг является важной особенностью птиц, который влияет на освоение ими новых условий, результаты их исследования подтверждают гипотезу о том, что усложнение поведения имеет связь с нейроэндокринной системой при стрессовой реакции у птиц. В материалах T.Fristoe (2017) предлагается гипотеза когнитивного буфера и предполагается, что изменчивость среды может быть основной движущей силой эволюции сознания, поскольку повышенная способность пластичного поведения облегчает процесс адаптации в сложной экологической обстановке.

Материалы и методы исследования

Работа осуществлялась в соответствии с приказом Министерства здравоохранения Российской Федерации «Об утверждении правил лабораторной практики с соблюдением международных рекомендаций Европейской конвенции по защите позвоночных животных, используемых при экспериментальных исследованиях», а

также «Правилами проведения работ с использованием экспериментальных животных» (приказ Минздрава СССР 755 от 12 августа 1977).

Мозг птиц фиксировали в 70% этаноле и обрабатывали по стандартной методике Ниссля: заливка в парафин и окраска фронтальных срезов толщиной 20 мкм крезил-виолетом. Для изучения цитоархитектоники брали каждый десятый срез.

Исследовали 6 основных зон конечного мозга птиц: hyperpallium apicale (HA), hyperpallium densocellulare (HD), mesopallium (M), nidopallium (N), striatum laterale (StL), arcopallium (A). Микропрепараты фотографировали с помощью цифровой камеры «Canon Power Shot G5» с переходником «Carl Zeiss» и микроскопа «Микмед-2» (площадь контрольного поля 4.41×10-2 мм). Фотографировалось 30 полей зрения для каждой зоны мозга. На препаратах, окрашенных по методу Ниссля, отличали глию от мелких нейронов по отсутствию видимой цитоплазмы, наличию толстых нуклеиновых мембран и более неоднородного хроматина ядра. Нейроглиальными комплексами называются расположенные вплотную друг к другу глиальные клетки и нейроны (Богословская, Поляков 1981).

С целью исключить ситуации, когда одна и та же клетка видна на двух или более срезах, подсчитывали только те клетки, в которых на микроскопических срезах видно ядро с ядрышком. Затем рассчитывалось значение поправки Аберкромби (Блинков, Глезер 1964). Поправка Аберкромби составляла 0,9. Для сравнительного анализа были выбраны параметры плотности клеточных элементов (нейронов, глии и нейроглиальных комплексов (НГК) в 1 мм^2 ткани. Полученный числовой материал обработан методами дескриптивной и вариационной статистики. Данные представлены в виде $M \pm \sigma$, где M – средняя арифметическая, σ – стандартное отклонение. Различие выборок проверяли с помощью критерия для связанных выборок Вилкоксона с помощью программного пакета «Statistica 10.0».

Было подсчитано удельное количество и площадь профильного поля глии, нейронов и нейроглиальных комплексов в семи основных полях конечного мозга: hyperpallium apicale (HA), hyperpallium densocellulare (HD), mesopallium (M), nidopallium (N), striatum laterale (StL), globus pallidus (GP), arcopallium (A).

Среди исследованных птиц были: I. Отряд гусеобразные Ansseriformes, семейство утиные Anatidae, кряква *Anas platyrhynchos* – 6 взрослых; домашняя утка *A. platyrhynchos* – 5 взрослых. II. Отряд курообразные Galliformes, семейство фазановые Phasianidae, перепел *Coturnix coturnix* – 5 экз., курица *Gallus gallus domesticus* – 5 экз. III. Отряд Дятлообразные Piciformes, семейство дятловых Picidae, белоспинный дятел *Dendrocopos leucotos* – 4 экз. IV. Отряд Ржанкообразные Charadriiformes, малый зуёк *Charadrius dubius*, чибис *Vanellus vanellus*, черныш *Tringa ochropus*, фифи *Tringa glareola*, мородунка *Xenus cinereus*, круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus*, турухтан *Philomachus pugnax*, кулик-воробей *Calidris minuta*, краснозобик *Calidris ferruginea*, бекас *Gallinago gallinago*. V. Отряд воробьинообразные Passeriformes, белая трясогузка *Motacilla alba*, жёлтая трясогузка *Motacilla flava*, желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola*, зеленушка *Chloris chloris*, клёст-еловик *Loxia curvirostra*, обыкновенная чечётка *Acanthis flammea*, чиж *Spinus spinus*, щегол *Carduelis carduelis* – все по 5 экз.

Мало летающие птицы, обитающие в закрытых ландшафтах (куриные, лысухи, цапли, каравайки и др.)

Эколого-морфологические особенности мозга

Птицы этой группы характеризуются тяжёлым машущим полётом, при поисках пищи мало летают, а больше передвигаются на задних

конечностях. Общая структура мозга имеет фронтальную форму с хорошим развитием обонятельных луковиц, овальных, доходящих до ноздрей. Средний мозг и мозжечок развиты слабо и имеют относительно небольшую массу. Хотя у многих видов этой группы оборонительные реакции связаны со зрительным анализатором, а у особенно осторожных птиц (глухарь *Tetrao urogallus*, каравайка *Plegadis falcinellus)* глаза хорошо развиты и их индекс достигает 194-311% (к массе мозга), однако у них не наблюдается резкого увеличения высших отделов зрительного анализатора – зрительных долей. Кроме того, условия жизни диких видов куриных, обитающих в закрытых ландшафтах (зарослях, кустарниках и т.д.), обусловили хорошее развитие слуха. В связи с высоким экологическим значением слуха у куриных наблюдается мощное развитие всех звеньев слухового анализатора (Никитенко 1969).

Морфофункциональные особенности мозга

В поле Ha у курицы, отвечающего за высшую нервную деятельность и бинокулярное зрение, количество нейронов, передающих информацию, составляет 2922±134 кл./мм^2, а нейроглиальных комплексов, которые обрабатывают информацию – 1195±83 кл./мм^2, вспомогательных глиальных клеток – 4501±254 кл./мм^2. В поле Hd, где локализованы высшая нервная деятельность, зрение и манипуляционные способности при кормлении, проводящих нейронов 2672±145 кл./мм^2, обрабатывающих комплексов 1436±118 кл./мм^2 и обслуживающей глии – 3871±276 кл./мм^2. В поле M, отвечающим за зрительно-двигательную активность, птенцовый импринтинг и обоняние – 3125±173 кл./мм^2 нейронов, 1590±92 кл./мм^2 модулей обработки информации комплексов и 3956±153 кл./мм^2 поддерживающих глиальных клеток.

В поле N, отвечающем за слух (вторичные слуховые ядра), вокализацию, тактильную информацию из орального региона, поддержание пищевого поведения (контроль клевания), обработку третичной зрительной информации, число нейронов равно 2728±182 кл./мм^2, нейроглиальных комплексов 1060±75 кл./мм^2, а глии, которая обслуживает нейроны – 4418±182 кл./мм^2.

В поле StL, где функционируют слух (первичные слуховые ядра); тактильная и пространственная ориентация; память и видоспецифическое поведение, наблюдается 4318±285 кл./мм^2 нейронов, 1163± 79 кл./мм^2 и 5252±374 кл./мм^2 глиальных клеток. В поле Gp, где осуществляются инстинкты и половое поведение, отсутствуют нейроглиальные комплексы, проводящих нейронов 1122±165 кл./мм^2 и глиальных клеток 3132±185 кл./мм^2. Поле A, где локализованы агрессивное поведение, зрение, пение и дыхание наблюдаем 2229±84 нейронов, 358±40 нейроглиальных комплексов и 3310±129 кл./мм^2 глии.

При исследовании микропрепаратов конечного мозга *Coturnix coturnix* выявлено, что у самок общая плотность распределения нейронов в полях Ha, Hd, M, SLt, Gp и A больше чем у самцов на 6.8, 10.2, 9.6, 7.1, 9.9, 7.0 и 7.3% соответственно. В то же время в поле N межполовых различий по данному показателю не обнаружено. Результаты исследований свидетельствуют о том, что у самок общая плотность распределения глиальных клеток больше, чем у самцов в полях Ha, Hd, M, Gp, A (1553.24±182.71 – 1940.28±60.53 против 1177.71±23.81 – 1664.87±22.41 кл./мм^2) и меньше в N и SLt (1987.05±41.22 и 1902.31 ±107.89 против 2042.44±133.50 и 2085.19±56.65 кл./мм^2). Во всех полях, кроме N, значения по данному параметру были значимы ($P < 0.01$).

Установлено, что показатели плотности распределения нейроглиальных комплексов в полях Hd, N и SLt выше у самок. Так, превышение в поле Hd составило на 29.47, N – 20.02, SLt – 1.62 кл./мм^2. У самцов плотность распределения НГК в поле M была больше на 144.29 ($P < 0.001$), а в поле Ha – на 29.47 кл./мм^2. Следует отметить, что все классы НГК обнаружены в поле M, тогда как в других полях имелись лишь НГК$_1$ и НГК$_2$. В полях Gp и A нейроглиальные комплексы отсутствовали. Выявлено, что у самок доля НГК$_1$ от общей плотности распределения НГК составила 37.3-66.8%, НГК2 – 33.2-54.6%, НГК3 – 18.9%. У самцов в целом получены аналогичные результаты (Воронов 3003, 2004; Воронов, Исаков, Самсонова и др. 2010; Воронов, Константинов, Герасимов 2012; Воронов, Тихонов, Фёдоров и др. 2013).

Водоплавающие птицы (гусиные, утиные, лебеди, гаги и др.)

Эколого-морфологические особенности мозга

Виды этой группы при поисках и добывании пищи ориентируются как при помощи зрения, так и осязания и обоняния, в связи с чем функциональные нагрузки у них в сходной степени несут эти органы чувств и связанные с ними отделы мозга. Передний мозг имеет крупные выпуклые полушария с отчётливо выраженной складкой. Средний мозг значительно меньше переднего и мозжечка. Обращает на себя внимание высокий квадратный указатель мозга у чирка-свистунка *Anas crecca* – 0.073. По-видимому, это связано с высокой двигательной активностью и развитием зрительного анализатора у этого вида (Никитенко 1969).

Морфофункциональные особенности мозга

В ходе исследования установлены цитоархитектонические особенности полей конечного мозга серого *Anser anser* и домашнего гусей. При этом важнейшим показателем прогрессивного развития конечного мозга оказалась площадь профильного поля нейроглиальных комп-

лексов в эволюционно молодых полях. Наибольшая площадь профильного поля в зоне Ha (283.6 мкм^2) и Hd (346.6 мкм^2) наблюдается у домашнего гуся. В поле M, ответственном за зрительно-двигательную активность, птенцовый импринтинг и обоняние, преобладающее значение у площади профильного поля серого гуся (227.6 мкм^2).

В переходном поле N, являющимся центром пищевого поведения, вокализации и местом расположения вторичных слуховых ядер, отмечено преобладание показателей площади профильного поля у домашнего гуся (321.6 мкм^2).

В эволюционно старом поле StL, ответственном за тактильную и пространственную ориентацию, память и видоспецифическое поведение, наблюдается превалирующее значение площади профильного поля серого гуся (400 мкм^2) над таковыми показателями домашнего гуся. В поле A площадь профильного поля домашнего гуся (157.5 мкм^2) выше, чем у серого. По показателям площади профильного поля нейронов, как и в случае с нейроглиальными комплексами в полях Ha, Hd и N, домашний гусь превалирует над серым, при этом в поле M и всех без исключения эволюционно старых полях по данному показателю на первом месте серый гусь.

Плотность распределения нейроглиальных комплексов выше у серого гуся по сравнению с домашним во всех изученных полях, кроме Hd. Плотность распределения нейронов у домашнего гуся выше, по сравнению с серым гусем, в полях Ha, N, StL.

Принимая во внимание полученные в результате исследования данные можно утверждать, что у серого гуся по сравнению с домашним более прогрессивно развиты как эволюционно старое поле StL, так и поле M, являющееся более эволюционно молодым. Так как функции данных полей, описанные выше, достигают своего максимального развития в условиях дикой природы, вполне закономерно, что именно эти зоны получили большее развитие у серого гуся по сравнению с его одомашненным потомком. В то же время эволюционно молодые поля Ha, Hd, переходное поле N и эволюционно старое поле A получают большее развитие у домашнего гуся. Это свидетельствует о более прогрессивном развитии конечного мозга домашнего гуся по сравнению с серым гусем.

Во всех полях стриатума у кряквы достоверно больше удельное количество глиальных клеток, чем у домашней утки. Число нейронов у домашней утки в эволюционно молодых полях стриатума (Ha, Hd, Hv, Ne) больше, а в старых (Pa, Ar) меньше, чем у кряквы. Показатели комплексов клеток примерно равны и у дикой, и у домашней утки (исключение составляет только поле Hv, в котором комплексов почти в 2 раза больше у домашней утки). Что касается числа классов нейронов, то у домашней утки в эволюционно молодых полях стриатума больше

веретеновидных и пирамидных клеток и меньше звёздчатых. В эволюционно старом поле Pa у домашней утки всех типов нейронов больше, чем у кряквы, но в самом старом поле Ar, наоборот, всех типов нейронов больше у кряквы. Площадь профильного поля глиальных клеток у домашней утки меньше, чем у кряквы. Площадь профильного поля нейронов в эволюционно молодых полях (Ha, Hd, Hv) у домашней утки превышает аналогичный показатель нейронов у кряквы. Причём площадь профильного поля веретеновидных клеток у домашней утки больше такового веретеновидных клеток у кряквы почти в 2 раза. Площадь профильного поля комплексов в поле (Ha) кряквы в 6 раз больше, чем аналогичный показатель комплексов домашней утки. А в полях Hd и Hv площадь профильного поля комплексов у домашней утки больше, чем у комплексов кряквы, в 1.5 раза.

Площадь профильного поля ядер стриатума конечного мозга домашней утки преобладают над таковыми полей стриатума кряквы. Особенно это видно на примере веретеновидных клеток. В эволюционно молодых полях стриатума (Ne, E) площадь профильного поля нейронов конечного мозга домашней утки значительно больше нейронов конечного мозга кряквы. Площадь профильного поля комплексов как в старых, так и молодых полях конечного мозга кряквы больше, чем у комплексов домашней утки.

Таким образом, при одомашнивании утки произошло: 1) уменьшение количества глии и увеличение нейронов в филогенетически молодых полях (обратная закономерность наблюдается в эволюционно старых полях); 2) у домашней утки почти во всех полях стриатума преобладают веретеновидные и пирамидные клетки, а у кряквы звёздчатые; 3) в процессе одомашнивания происходят неординарные процессы, показывающие, что несмотря на то, что домашним уткам не требуется искать корм и они находятся под защитой человека, однако общение с ним тоже откладывает отпечаток на развитие их поведения и соответственно цитоархитектоники конечного мозга; 4) увеличение у домашней утки площади профильного поля ядер стриатума конечного мозга; 5) увеличение у домашней утки площади профильного поля веретеновидных клеток (Воронов, Архипова 2003; Алексеев, Воронов 2014а,б, 2017).

Болотно-луговые птицы (кулики, журавли и др.)

Эколого-морфологические особенности мозга

Головной мозг птиц этой группы характеризуется хорошо развитыми обонятельными луковицами, округлыми выпуклыми полушариями переднего мозга, прикрывающими у большинства видов зрительные доли, и хорошо дифференцированными мозжечком и продолговатым мозгом. Обращают на себя внимание довольно крупные размеры обо-

нятельных луковиц у куликов и относительно высокий индекс среднего мозга (при относительно малых размерах глаз). Развитие высшего отдела зрительного анализатора (зрительных долей) у куликов указывает на высокую их способность к анализу зрительных восприятий и образов. У журавлей и аистов хорошо развит как периферический, так и мозговой отделы зрительного анализатора, что указывает на его ведущую роль в поисках пищи. По общему характеру развития мозг птиц этой группы может быть отнесён к окципито-темпоральному типу. Ведущими анализаторами в поисках пищи является либо осязание (большинство куликов), либо зрение (голенастые), а у некоторых видов куликов – оба анализатора в одинаковой мере. Изучая макроморфологию головного мозга куликов, Л.К.Шапошников (1953, 1954) выделил среди них следующие группы: а) бекасовые, отыскивающие пищу преимущественно при помощи осязания; б) ржанковые, использующие главным образом зрение; в) песочниковые, пользующиеся при поисках пищи и зрением и осязанием; г) шилоклювы, добывающие пищу путём «прокашивания» воды клювом. Однако эта система несколько искусственна, поскольку автор учитывает в разных группах значение различных анализаторов. По-видимому, для всех куликов зрение и осязание являются важными в экологическом отношении органами чувств. Более компактную группу составляют голенастые. Вне всякого сомнения, ведущее значение у них играет зрение (Никитенко 1969).

Морфофункциональные особенности мозга

Установлено, что Wulst у изученных видов куликов смещён во фронтальный отдел полушария, поэтому куликов следует относить к представителям типа I (A) по классификации Кюнци (1918) и Штингелина (1958). В пределах подотряда имеются заметные различия в закладке полей конечного мозга, выявлено 4 морфотипа: а) малый зуёк; б) бекас; в) кулик-воробей, круглоносый плавунчик; г) фифи, мородунка, турухтан.

Наибольшая суммарная площадь профильного поля нейроглиальных комплексов в конечном мозге выявлена у бекаса, далее по данному показателю следуют турухтан, малый зуёк, мородунка, круглоносый плавунчик, кулик-воробей и фифи. Наибольшая площадь профильного поля одиночных нейроглиальных комплексов выявлена в поле Hd: бекас – 181.5±6.5, малый зуёк – 172.3±5.7, круглоносый плавунчик – 165.4±5.8, турухтан – 161.6±3.8, кулик-воробей – 158.0±6.5, фифи – 157.3±4.2, мородунка – 140.2±4.4 мкм^2. Наибольшее количество нейроглиальных комплексов наблюдается в полях Hd и M, наименьшее – в поле A. Крупные нейроглиальные комплексы (NGCIII) характерны для эволюционно молодых полей конечного мозга куликов, максимальное их количество наблюдается в полях Hd и M.

Наибольшее количество одиночных нейронов и наименьшее их количество выявлены у большинства изученных видов в поле StL. Самые крупные нейроны находятся в полях Gp и A. В большинстве полей конечного мозга изученных видов из классов нейронов преобладают пирамидальные. Среди изученных видов наиболее прогрессивно развит конечный мозг бекаса (цитоархитектонический индекс 1.08), далее следуют турухтан (0.87), малый зуёк (0.76), мородунка (0.71), кулик-воробей (0.62), круглоносый плавунчик (0.61), фифи (0.57). Из полей конечного мозга наиболее развито поле Hd (1.21-2.78). По изменчивости параметров конечного мозга выявлено 2 морфотипа: а) малый зуёк, бекас и турухтан; б) кулик-воробей, круглоносый плавунчик, фифи и мородунка. Образование подобных групп определено эколого-этологическими факторами, такими как кормовое поведение, социальная организация и микростациональное распределение видов (Воронов, Исаков 2008а,б; 2009; 2010а,б,в; 2015).

Древеснолазающие птицы (дятлы, поползни, пищухи)

Эколого-морфологические особенности мозга

Головной мозг птиц этой группы характеризуется мощным развитием переднего мозга и мозжечка. Хорошо развиты и дифференцированы продолговатый мозг и обонятельные луковицы; относительно мелкими являются зрительные доли. Ведущими анализаторами у птиц этой группы при поисках и добывании пищи являются органы осязания, обоняния и зрения; они также обладают хорошо развитым двигательным анализатором, способны к разнообразной эквилибристике на ветвях деревьев, в связи с чем у них сильно развит мозжечок, октаво-вестибулярная система и ядра X пары нервов. По уровню развития отделов мозг этих птиц может быть отнесён к фронтальному типу. Обращают на себя внимание относительно высокие показатели развития переднего мозга: коэффициент стриатализации у видов этой группы достигает 62%. Высоко также развитие продолговатого мозга (до 8-9%), что указывает на увеличение роли органов чувств осязания и вкуса. Хотя большинство видов, включаемых нами в эту группу, является узкоспециализированными формами, мы встречаемся здесь с высокой морфо-функциональной дифференцировкой головного мозга. Это ещё раз указывает на то, что в адаптивной радиации птиц узкая специализация не всегда приводит к одностороннему развитию головного мозга (Никитенко 1969).

Морфофункциональные особенности мозга

Плотность глиальных клеток в гиперстриатуме белоспинного дятла больше в поле Hv и несколько меньше в Ha и Hd. УК нейронов уменьшается в ряду Ha, Hd, Hv. Комплексов немного больше в полях

Hd и Hv. В остальных полях стриатума глиальные клетки увеличиваются в ряду Ne, E, Pa и несколько меньше их в Ar; нейроны во всех полях имеют почти одинаковые значения, а количество их больше в полях Ne и Pa. ППП глиальных клеток в гиперстриатуме имеют одинаковые значения в полях Ha и Hd и немного больше в Hv. ППП нейронов больше в поле Ha и несколько меньше в полях Hd и Hv, комплексов больше в Hd и Hv. В остальных полях стриатума ППП глии примерно равны, нейронов значительно (и значимо) больше в полях E и Ar, а комплексов – в поле Ne и Pa. УК веретеновидных нейронов уменьшается в ряду Ha, Hd, Hv; пирамидных нейронов поровну в Hd и Hv и несколько больше в Ha; звёздчатых нейронов одинаковое количество в исследованных полях. В остальных полях стриатума веретеновидных клеток больше в полях E, Pa и Ar, пирамидных в Ne, E и Ar, а звёздчатых нейронов поровну. ППП веретеновидных нейронов в гиперстриатуме, так же как и количество, уменьшается в ряду Ha, Hd, Hv; пирамидных нейронов больше в полях Ha и Hv, а звёздчатых примерно поровну. В остальных полях стриатума веретеновидных и пирамидных нейронов значительно (значимо) больше в полях E и Ar, а звёздчатых в E и Ne (Воронов 3003, 2004).

Птицы, много времени проводящие в полете (чайковые, кукушки, воробьиные и др.)

Эколого-морфологические особенности мозга

Подавляющее большинство птиц этой группы характеризуется высокими показателями развития мозга. Относительный вес мозга достигает максимальных величин среди птиц, особенно среди Passeriformes: у славок и синиц до 5.5-5.8%, у лазоревки *Parus caeruleus* и королька *Regulus regulus* – свыше 7%, а у пеночки *Phylloscopus* –8.4%. Коэффициент стриатализации достигает 70.4-70.8%. Из всех отделов мозга самыми крупными являются полушария, достигающие максимальных размеров у чайковых и воробьиных, прежде всего врановых. Ведущим анализатором при поисках пищи у большинства птиц этой группы является зрительный, в связи с чем глаза у некоторых видов по своим размерам превышают весь головной мозг. Длительное пребывание в полёте обусловило мощное развитие вестибулярной системы и мозжечка, централизующего статотонические координации и функцию поддержания равновесия и коллектирующего проприоцептивные кинестические импульсы. Продолговатый мозг хорошо развит и дифференцирован у многих воробьиных птиц, что указывает на усиление функций органов слуха, осязания и вкуса (Никитенко 1969).

Морфофункциональные особенности мозга

Показателем степени прогрессивного развития конечного мозга

птиц семейства Motacillidae является площадь профильного поля нейроглиальных комплексов в эволюционно молодом поле Hd, который служит основой Wulst-формации. Показатели площади профильного поля нейроглиальных комплексов в поле Hd позволяют выделить следующий иерархический ряд: трясогузки белая –желтоголовая – жёлтая. У белой трясогузки, которая является синантропным видом, площадь профильного поля одиночных нейронов преобладает во всех эволюционно молодых полях, что указывает на большое количество нейронных связей и, как следствие, высокую реактивность нервной системы. У жёлтой трясогузки, которая является более экологически пластичным видом, показатели площади профильного поля нейроглиальных комплексов в эволюционно промежуточных полях Hv и N, где находятся слуховые и зрительные анализаторы, преобладают над показателями желтоголовой трясогузки. У синантропных видов (белая трясогузка) более прогрессивно развита морфологическая основа рассудочной деятельности, а у полевых видов (жёлтая и желтоголовая трясогузки) – области, отвечающие за обработку информации зрительных и слуховых анализаторов.

Показателем степени прогрессивного развития конечного мозга вьюрковых птиц является площадь профильного поля нейроглиальных комплексов в эволюционно молодых полях, позволяющая выделить следующий иерархический ряд: чечётка; зеленушка; щегол; чиж; клёст. Наибольшая ППП нейроглиальных комплексов в самом эволюционно молодом поле HA наблюдается у чечётки (118.3 мкм^2), далее следуют зеленушка (103.1 мкм^2), щегол (102.4 мкм^2), чиж (94.5 мкм^2) и клёст (55.5 мкм^2). Среди эволюционно молодых полей наивысшая ППП нейроглиальных комплексов отмечена в поле M у всех видов птиц (кроме чижа): зеленушка 148.4, чечётка 134.8, щегол 134.5, чиж 119.0, клёст – 100.6 мкм^2.

Пространственное распределение клеток и надклеточных структур мозга отражает степень их функциональной взаимосвязи, поэтому его необходимо учитывать для правильной характеристики цитоархитектоники конечного мозга птиц (Воронов, Константинов 2011а,б; 2012а,б; 2015).

Заключение

Проведённое исследование показало, что экологические и поведенческие факторы в целом совпадают со строением центров, анализирующих поступающую в мозг информацию.

У мало летающих птиц (куриные и др.), которые питаются неподвижной или мало подвижной пищи с доминированием инстинктивных программ, много глии и нейронов в поле A, где функционируют первичные зрительные центры, инстинктивное поведение и агрессия.

У водоплавующих (гуси, утки и др.), добывающих пищу в открытых пространствах (степях, тундре, на больших водоёмах), лучше развито поле StL с небольшим количеством комплексов и значительным глии и отвечающее за пространственную ориентацию, память и видоспецифическое поведение. У болотно-луговых птиц (кулики и др.), которые питаются мелкой, часто подвижной пищей и у которых развиты приёмы, связанные с собирательством или бросками из засады и т.п., относительно больше нейронов и комплексов в поле N, где поддерживается пищевое поведение (контроль клевания). У древеснолзающих (дятлы и др.), у которых охота связана с очень большой подвижностью хищника и жертвы, большее количество комплексов и нейронов в поле M, где развита зрительно-двигательная активность. У птиц, хорошо летающих (воробьиные и др.), питающихся мелкой подвижной пищей и обладающих приёмами, связанными с пикированием или бросками из засады и т.п., много комплексов в поле Hd, отвечающего за манипуляционные способности в кормовом поведении.

Литература

Алексеев Ф.С., Воронов Л.Н. 2014. Цитоархитектоника поля Nidopallium конечного мозга серого гуся (Anser anser) в связи с его экологическими особенностями // *Apriori* **4**: 123-130.

Блинков С.М., Глезер И.М. 1964. *Мозг человека в цифрах и таблицах*. Л.: 1-471.

Богословская Л.С., Поляков Г.И. 1981. *Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных*. М.: 1-160.

Воронов Л.Н. 2003. *Морфофизиологические закономерности совершенствования головного мозга и других органов птиц*. М.: 1-111.

Воронов Л.Н., Архипова М.Н. 2003. Сравнительное изучение конечного мозга домашней утки и кряквы // *Вестн. Чуваш. пед. ун-та* 3 (37): 68.

Воронов Л.Н. 2004. *Эволюция поведения и головного мозга птиц*. Чебоксары: 1-210.

Воронов Л.Н., Исаков Г.Н. 2008а. Классификация куликов на основе микростационального распределения // *Науч.-информ. вестн. докторантов, аспирантов, студентов*. Чебоксары, 1 (11): 44-47.

Воронов Л.Н. Исаков Г.Н. 2008б. Оценка относительной численности вида: проблемы и методика // *Волжско-Камский орнитол. вестн.* **1**: 4-7.

Воронов Л.Н., Исаков Г.Н. 2009. Морфологические особенности закладки полей конечного мозга куликов // *Науч.-информ. вестн. докторантов, аспирантов, студентов*. Чебоксары, 1 (13): 20-24.

Воронов Л.Н. Исаков Г.Н., Самсонова М.Л., Романова М.Н. 2010. Сравнительный анализ структурно-функциональных комплексов конечного мозга птиц в связи с развитием их рассудочной деятельности // *Вестн. Вестн. Чуваш. пед. ун-та* 1 (65): 26-30.

Воронов Л.Н., Константинов В.Ю. 2011а. Морфофизиологические особенности конечного мозга клеста-еловика *(Loxia curvirostra)* // *Вестн. Вестн. Чуваш. пед. ун-та* 2 (70), 1: 70-75.

Воронов Л.Н., Константинов В.Ю. 2011б. Пространственное расположение клеток конечного мозга клеста-еловика *(Loxia curvirostra)* // *Фундаментальные исследования* **10**: 586-589.

Воронов Л.Н., Константинов В.Ю., Герасимов А.Е. 2012а. Морфофункциональные закономерности параметров филогении и экологических адаптаций в конечном мозге птиц // *Вестн. Вестн. Чуваш. пед. ун-та* 4 (76): 51-55.

Воронов Л.Н., Константинов В.Ю. 2012б. Цитоархитектонические особенности конечного мозга чечётки *(Carduelis flammea)* // *Актуальные проблемы биологии: Материалы 2-й Всерос. науч.-практ. конф. с международ. участием*. Чебоксары: 126-129.

Воронов Л.Н., Тихонов К.А., Фёдоров А.Я., Тихонова Л.А. 2013. Сравнительный анализ различных типов глиальных клеток в конечном мозге некоторых врановых птиц, голубя сизого и перепела обыкновенного // *Биологическая наука в решении проблем естествознания: Материалы Всерос. науч.-практ. конф*. Чебоксары: 76-79.

Воронов Л.Н., Алексеев Ф.С. 2014. Проблема морфофизиологических изменений мозга у одомашненных птиц // *Современные проблемы естественнонаучных исследований*. Чебоксары: 12-15.

Воронов Л.Н., Константинов В.Ю. 2015. *Экологическая морфология конечного мозга птиц семейства вьюрковые (Fringillidae)*. Чебоксары: 1-163.

Воронов Л.Н., Исаков Г.Н. 2015. *Экологоморфологические особенности структуры конечного мозга представителей ржанкообразных*. Чебоксары: 1-116.

Воронов Л.Н., Алексеев Ф.С. 2017. *Особенности мозга птиц отряда Гусеобразных*. Чебоксары: 1-115.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. 1968. *Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных*. Свердловск: 1-386.

Fristoe T.S., Iwaniuk A.N., Botero C.A. 2017. Big brains stabilize populations and facilitate colonization of variable habitats in birds // *Nat. Ecol. Evol.* **1**, 11: 1706-1715.

Møller A.P., Bonisoli-Alquati A., Rudolfsen G., Mousseau T.A. 2011. Chernobyl birds have smaller brains // *PLoS One* **6**, 2:16862.

Lendvai A.Z. Bokony V., Anglier F., Chastel O., Sol D. 2013, Do smart birds stress less? An interspecific relationship between brain size and corticosterone levels // *Proc. Biol. Sci*. **280**, 1770: 20131734.

Sol D., Duncan R.P., Blackburn T.M., Cassey P. Lefebvre L. 2005. Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **102**, 15: 5460-5465.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск **1747**: 1325-1330*

Современные представления о когнитивных способностях врановых птиц Corvidae

З.А.Зорина, А.А.Смирнова

*Второе издание. Первая публикация в 2018**

Изучение высших когнитивных способностей животных составляет одну из интенсивно развивающихся областей современной биологии, поскольку оно напрямую связано с проблемой эволюционных предпосылок мышления человека. Среди этих работ всё более заметное место занимают исследования психики птиц, которую долгое время считали примитивной в силу отличного от млекопитающих строения мозга. По

* Зорина З.А., Смирнова А.А. 2018. Современные представления о когнитивных способностях врановых птиц // *Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Материалы Всерос. конф., посвящ. 120-летию со дня рождения профессора Г.П.Дементьева*. М.: 163-168.

мере уточнения данных о структуре мозга птиц, а также расширения сравнительных исследований и применения комплекса разнообразных тестов это представление постепенно пересматривается. Всё большее внимание стали привлекать врановые птицы Corvidae, у которых наряду с высокой пластичностью поведения обнаруживались проявления элементарного мышления (напр.: Koehler 1956). В настоящее время ряд видов этого семейства широко используются как модельные объекты для изучения высших когнитивных способностей животных (Clayton, Emery 2015).

Систематические исследования врановых проводятся в лаборатории физиологии и генетики кафедры ВНД биологического факультета Московского университета в рамках сравнительного изучения элементарного мышления животных. Они были начаты в 1957 году под руководством Л.В.Крушинского и продолжаются после его кончины до настоящего времени (Крушинский 1958, 1976/2018; Смирнова, Зорина 2013; Зорина, Обозова 2013).

Врановые птицы интересовали Л.В.Крушинского не только как физиолога. Он был биологом широкого профиля, прирождённым натуралистом, в жизни которого наблюдения за животными в природе играли огромную роль. В его дневниках, послуживших основой для изданной посмертно книги «Записки московского биолога» (Крушинский 2006), сохранились многочисленные описания эпизодов поведения врановых, которые свидетельствовали о том, что их психика не ограничивается выработкой условных рефлексов, но характеризуется более сложными проявлениями. В совокупности с данными по млекопитающим это послужило основой для его концепции элементарной рассудочной деятельности животных (Крушинский 1977/2018) и появления задач, которые позволяли исследовать её экспериментально.

Задача на экстраполяцию направления движения пищевого раздражителя, исчезающего из поля зрения животного, впервые показала, что по способности к её решению врановые сопоставимы с хищными млекопитающими, тогда как другие представители класса – голуби к её решению вообще не способны. Важную роль для сравнительной характеристики способностей позвоночных сыграла разработка ещё одной элементарной логической задачи, для решения которой требовалось представлять, что объёмная приманка может быть вмещена только в объёмную, но не в плоскую фигуру (задача на оперирование эмпирической размерностью фигур). В отличие от первой задачи, доступной для многих видов млекопитающих и рептилий, эту задачу решали лишь наиболее высокоорганизованные – макаки и дельфины, а хищные млекопитающие с нею не справлялись. Выяснилось, что врановые эту задачу решили, и этот факт оказался совершенно неожиданным. Он впервые засвидетельствовал сходство их способностей с при-

матами и превосходство над хищными млекопитающими (Крушинский и др. 1979). Этот факт способствовал также формированию представления Л.В.Крушинского о том, что мышление (рассудочная деятельность) животных – процесс многогранный и для его полноценной характеристики необходимо применение комплекса разноплановых тестов, выявляющих реальный спектр способностей каждого вида (Крушинский 1977/2018).

В свете этих представлений нашей задачей сделалась именно комплексная характеристика когнитивных способностей врановых. Помимо двух упомянутых методик, мы применяли тест Ревеша-Крушинского, затем начали исследование способности врановых к обобщению и символизации (подробнее см.: Зорина, Обозова 2013; Смирнова, Зорина 2013; Самулеева и др. 2015), позднее особенности протоорудийной деятельности (Багоцкая и др. 2012, 2013; Обозова и др. 2013) и элементов сознания.

Наряду с лабораторными экспериментами, мы пытались вслед за Л.В.Крушинским учитывать целостное поведение врановых, поэтому наша работа шла в контакте с орнитологами. В круг общения Л.В.Крушинского (а, следовательно, и наш отчасти) всегда входили биологи разного профиля, в том числе и коллеги с кафедры зоологии позвоночных. Благодаря поддержке К.Н.Благосклонова мы начали сами выкармливать птенцов и выращивать птиц для будущих экспериментов. Выросших годовалых птиц содержали группами в вольерах на Звенигородской биологической станции, что позволило нам исследовать онтогенез их поведения в послегнездовой период и выявить малоизвестные в тот период факты о системе позитивных внутригрупповых контактов (Зорина 1992). Эксперименты также проводились на ЗБС в течение летних сезонов 1972-1989 годов. Такие условия оказались гораздо более комфортными для птиц и повышали адекватность обстановки экспериментов. Эта традиция активно поддерживается и современным коллективом лаборатории. Организация такой работы стала возможной благодаря неизменной поддержке руководства биостанции, и я пользуюсь случаем ещё раз выразить глубокую признательность научному руководителю биостанции академику И.А.Шилову, директору биостанции Я.Б.Белялову и всему коллективу сотрудников.

Постоянный контакт с полевыми орнитологами поддерживался также благодаря участию в Рабочей группе по изучению врановых птиц, созданной в начале 1980-х годов по инициативе В.М.Константинова. Этот контакт способствовал изучению механизмов, лежащих в основе высокой пластичности поведения врановых, их тонкого приспособления к антропогенным трансформациям среды. В настоящее время ведётся сбор наблюдений (главным образом биологов) и видеоматериалов, характеризующих видовой репертуар серой вороны *Corvus cornix*

(и отчасти близких видов), а также описание «сложных» форм поведения (Зорина 2011, 2017; Зорина, Лильп 2012).

В течение большей части XX века работы по мышлению животных, в том числе врановых, встречались эпизодически, но постепенно ситуация менялась, и в настоящее время за рубежом они ведутся очень активно. Что касается изучения когнитивных способностей врановых, то оно проводится в ряде специальных лабораторий в Оксфорде, Вене (две лаборатории), в Лейпциге (Институт Макса Планка), в Австралии и Новой Каледонии. Ряд лабораторий выполняет совместные исследования.

Благодаря как отечественным, так и многочисленным зарубежным исследованиям* в настоящее время можно считать доказанным, что у животных имеются зачатки всех видов, форм и способов мышления, которые известны у человека. Когнитивные способности разных видов существенно различаются и широта их спектра и уровень коррелируют с уровнем структурно-функциональной организации мозга.

Самого высокого уровня достигают человекообразные обезьяны, что вполне ожидаемо. Самое удивительное, что врановые птицы по своим способностям схожи с человекообразными обезьянами. Они обладают наиболее полным спектром способностей, который включает способность к решению наиболее трудных задач. Они не только экстренно решают элементарные логические (Крушинский 1977/2018) и протоорудийные (Багоцкая и др. 2012; Обозова и др. 2013) задачи, но оказались способными к применению и даже изготовлению орудий (Jones, Kamil 1973; Kabadai *et al.* 2016; Wimpenny *et al.* 2009; и др.). Анализ их поведения показывает, что структура решения у врановых сходна с таковой у шимпанзе.

Врановые обладают также и способностью к высшему уровню обобщения – формированию довербальных понятий «больше – меньше», «сходство – различие», когда обобщение применимо к стимулам любых категорий и модальностей (Смирнова 2011; Смирнова, Зорина 2013).

У птиц, сформировавших такие понятия, появляется возможность исследовать и другие, даже более сложные когнитивные способности. Благодаря этому нам удалось показать, что серые вороны способны выявлять аналогии в структуре двухкомпонентных стимулов, не имеющих явного перцептивного сходства, но состоящих из двух одинаковых или двух разных элементов. Подобная операция (analogical reasoning) доступна шимпанзе, а низшие обезьяны могут совершать её только после долгой специальной дрессировки (Smirnova *et al.* 2015).

Воронам доступна также ещё одна операция логического вывода (inferential reasoning) – транзитивное заключение, т.е. способность на

* Ввиду ограниченного объёма публикации мы почти не цитируем многочисленные зарубежные статьи, ссылки на которые есть в наших работах.

основе информации о том, что $A > B$, а $B > C$, сделать вывод о том, что $A > C$, не прибегая к прямому их сопоставлению (Зорина и др. 1995; Lazareva *et al*. 2001).

Наконец, врановые проявили способность к символизации – операции, которая лежит в основе языка человека. Показано, что они могут устанавливать эквивалентность между предметами, действиями, понятиями («обозначаемое») и ранее нейтральными для них знаками – символами (Смирнова 2011), и выполняют тест на симметричность эквивалентных отношений (Самулеева и др. 2015).

В настоящее время, наряду с указанными элементами абстрактного мышления (формирование довербальных понятий и умозаключений), активно исследуют самоузнавание животных в зеркале. В нашей лаборатории была разработана методика, которая позволила достоверно доказать наличие у ворон этой способности (Смирнова, Самулеева 2017).

Таким образом, благодаря применению комплексного тестирования и сравнительного подхода показано, что, несмотря на то, что класс птиц развивался в процессе эволюции особым путём, параллельно с млекопитающими и совершенно независимо от них, зачатки мышления имеются и у его высших представителей – врановых (а также попугаев), которые по спектру своих когнитивных способностей сходны с человекообразными обезьянами.

Работа выполнена в рамках темы НИР «Нейробиологические и информационные основы поведения и функции сенсорных систем» (№ NAAA-A16-116021660055-1). Поддержана грантами РФФИ №№ 10-04- 00891-а; 13-04-00747-а; 16-04-01169-а.

Литература

Багоцкая М.С., Смирнова А.А., Зорина З.А. 2010. Врановые способны понимать логическую структуру задач на подтягивание закреплённой на нити приманки // *Журн. высш. нерв. деят*. **60**, 5: 543-551.

Зорина З.А. 1992. Анализ формирования исследовательского, игрового и социального поведения 4 видов врановых при групповом содержании в неволе // *Врановые птицы в антропогенных ландшафтах*. Липецк, **2**: 3-27.

Зорина З.А. 2011. Индивидуальная пластичность поведения врановых птиц // *Сомовская библиотека. Вып. 1. Экология птиц: виды, сообщества, взаимосвязи. Кн. 1. Тр. науч. конф., посвящ. 150-летию со дня рождения Н.Н.Сомова (1861-1923)*. Харьков: 142-163.

Зорина З.А. 2017. Разумная предусмотрительность» и другие особенности поведения врановых // *Природа* 4: 14-26.

Зорина З.А., Калинина Т С., Маркина Н.В. 1995. Транзитивное заключение у птиц: решение теста Гиллана врановыми и голубями // *Журн. высш. нерв. деят*. **45**, 4: 716-722.

Зорина З. А., Обозова Т А. 2013. Вклад Л.В.Крушинского в изучение когнитивных способностей птиц и современное состояние этой проблемы // *Формирование поведения животных в норме и патологии: к 100-летию со дня рождения Л.В.Крушинского (1911-1984)*. М.: 115-148.

Крушинский Л.В. 1958. Экстраполяционные рефлексы как элементарная основа рассудочной деятельности животных // *Докл. АН СССР* **121**, 4: 762-765.

Крушинский Л.В. 1977/2018. *Биологические основы рассудочной деятельности: эволюционный и физиолого-генетический аспекты поведения*. М.: 1- 270.

Крушинский Л.В. 2006. *Записки московского биолога: Загадки поведения животных*. М.: 1-500.

Крушинский Л.В., Зорина З.А., Дашевский Б.А. 1979. Способность к оперированию эмпирической размерностью фигур у птиц семейства Corvidae // *Журн. высш. нерв. деят*. **29**, 3: 500-597.

Обозова Т.А., Багоцкая М.С., Смирнова А.А., Зорина З.А. 2013. Сравнительная оценка способности разных видов птиц к решению протоорудийных задач // *Зоол. журн*. **92**, 6: 1-11.

Самулеева М.В., Смирнова А.А., Обозова Т.А., Зорина З.А. 2015. Исследование формирования отношений симметрии между «знаком» и «обозначаемым» у серых ворон // *Когнитивная наука в Москве: новые исследования. Материалы конф*. М.: 390-394.

Смирнова А.А. 2011. О способности птиц к символизации // *Зоол. журн*. **90**, 7: 803-810.

Смирнова А.А., Зорина З.А. 2013. Когнитивные способности птиц: обобщение, использование понятий, символизация, умозаключения // *Формирование поведения животных в норме и патологии: к 100-летию со дня рождения Л.В. Крушинского (1911-1984)*. М.: 148-168.

Смирнова А.А., Самулеева М.В., Мандрико Е.В. 2017. Тест с меткой: серые вороны узнают своё отражение в зеркале? // *Когнитивная наука в Москве: новые исследования. Материалы конф*. М.: 331-335.

Clayton N.S., Emery N.J. 2015. Avian models for human cognitive neuroscience: a proposal // *Neuron*. **86**: 1330-1342.

Jones T., Kamil A.C. 1973. Tool-making and tool-using in the nothern blue jay // *Science* **180**, 90: 1076-1078.

Kabadayi C., Taylor L.A., von Bayern A.M.P., Osvath M. 2016. Ravens, New Caledonian crows and jackdaws parallel great apes in motor self-regulation despite smaller brains // *Royal Society Open Science* **3**: 160104.

Koehler O. 1956. Thinking without words // *Proc. 14th Int. Congr. Zool*. Copengagen: 75-88.

Lazareva O.F., Smirnova A.A., Rayevsky V.V., Zorina Z.A. 2001. Hooded crows solve a transitive inference problem cognitively // *Animal Welfare* **10**: 219-231.

Obozova T., Smirnova A., Zorina Z., Wasserman E. 2015. Analogical reasoning in amazons // *Animal Cognition* **18**: 1363-1371.

Olkowicz S., Kocourek M., Lucan R. K. *et al*. 2016. Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **113**: 7255-7260.

Smirnova A., Zorina Z., Obozova T., Wasserman E. 2015. Crows spontaneously exhibit analogical reasoning // *Curr. Biol*. **25**: 256-260.

Wimpenny J.H., Weir A.A.S., Clayton N., Rutz C., Kacelnik A. 2009. Cognitive processes associated with sequential tool use in New Caledonian crows // *PLOS ONE* **4**, 8. e 6 471.

ISSN 0869-4362
Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск ***1747****: 1331-1332*

Вторая регистрация зимовки каменушки *Histrionicus histrionicus* на побережье Чукотского полуострова

М.А.Антипин

Максим Александрович Антипин. Национальный парк «Берингия». Набережная Дежнёва д. 10, пгт. Провидения, Чукотский автономный округ, 689251, Россия. Email: merops@mail.ru

Поступила в редакцию 9 марта 2019

Одиночную каменушку *Histrionicus histrionicus* встретили около мыса Чаплина (64°24'11.35" с.ш, 172°19'14.27" з.д) в юго-восточной части Чукотского полуострова 3 марта 2019. Каменушка (рис. 1) держалась в смешанной группе с морянками *Clangula hyemalis*, обыкновенными гагами *Somateria mollissima* и гагами-гребенушками *Somateria spectabilis* на расстоянии около 100 м от берега. Площадь открытой воды на море вдоль мыса Чаплина в этот день составляла около 6 км^2 (рис. 2). Значительная часть прилегающей к мысу акватории была покрыта шугой и ледяной крошкой.

Это второй подтверждённый факт зимовки каменушки на побережье Чукотского полуострова. Первая встреча зарегистрирована 4 февраля 2017 около устья ручья Среднеозёрный на южном побережье Чукотского полуострова (Антипин 2017).

Рис.1. Одиночная каменушка *Histrionicus histrionicus pacificus* около мыса Чаплина на юго-восточном побережье Чукотского полуострова. 3 марта 2019. Фото М.А.Антипина.

Рис.2. Ледовая обстановка в районе мыса Чаплина
на юго-востоке Чукотского полуострова 3 марта 2019. Фото М.А.Антипина.

Литература

Антипин М.А. 2017. Зимовка каменушки *Histrionicus histrionicus* на южном побережье Чукотского полуострова // *Рус. орнитол. журн.* **26** (1525): 4792.

ISSN 0869-4362
Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск ***1747****: 1332-1335*

Зарничка *Phylloscopus inornatus* в Белоруссии

Д.А.Китель, Д.И.Шамович

*Второе издание. Первая публикация в 2016**

В Белоруссии на гнездовании и пролёте зарегистрировано четыре вида пеночек (Никифоров и др. 1997). 29 сентября 2014 в деревне Сосновый Бор Россонского района Витебской области нами был отловлен пятый вид пеночек, ранее не отмечавшийся на территории страны – зарничка *Phylloscopus inornatus* (Китель 2015). Для отловов мы использовали сеть польского производства Ecotone (16 мм ячейка, нейлон), поставленную в кустах на краю деревни. В 2015 году в этом же месте отловлены ещё две зарнички: 8 и 19 сентября. Одна птица наблюдалась авторами визуально в деревне 9 сентября 2015. Была ли это пе-

* Китель Д.А., Шамович Д.И. 2016. Пеночка-зарничка (Phylloscopus inornatus) в Беларуси // *Беркут* **25**, 2: 100-101.

ночка, отловленная днём ранее, или другая особь, установить не удалось. В 2016 году одна зарничка отловлена 24 сентября. Все отловленные птицы были окольцованы и отпущены. Вышеописанные наблюдения утверждены Белорусской орнитофаунистической комиссией (протокол от 17.12.2016).

Появление зарнички в Белоруссии было ожидаемым. В соседних странах этот вид регулярно отмечается во время осенней миграции.

В период 1992-2010 годов в Польше было отловлено и окольцовано 35 зарничек (отчёты с сайта Музея и Института зоологии Польской академии наук*). Птицы отмечались не только вдоль побережья Балтийского моря, но и внутри страны (Wilniewczyc 1999). В отчётах польской фаунистической комиссии за 2008-2013 годы указываются 33 наблюдения зарничек, сделанные в период с 16 сентября по 11 ноября (сентябрь – 8, октябрь – 21, ноябрь – 4 особи). 15-17 октября 2009 одна птица наблюдалась в Подляском воеводстве вблизи деревни Семенувка, в 10 км от белорусской границы (Rzadkie ptaki… 2008-2013).

На станции кольцевания птиц «Рыбачий» на Куршской косе (Калининградская область) в 1956-2012 годах было отловлено 120 зарничек (Bolshakov *et al*. 2013).

В Литве зарничка отмечалась 99 раз, первая регистрация 13 октября 1962, вторая – 7 октября1980. В 2014 году 9 пеночек были отловлены и окольцованы, 1 наблюдалась визуально (V.Jusys, устн. сообщ.). В отчётах Литовской орнитофаунистической комиссии за 2007-2013 годы зарничка упоминается 24 раза†.

На станции кольцевания птиц Папе (Латвия) в 1967-1979 годах отловлено 22 особи (Бауманис, Липсберг 1981). За период 1967-2014 годов на станции кольцевания птиц в Папе поймано 156 зарничек, ещё 13 регистраций были сделаны на мысе Колка‡.

По европейской части России есть сведения об отлове одной птицы 10 октября 2003 на Звенигородской биостанции Московского университета (Гаврилов и др. 2004). Зарничка ежегодно ловится в сентябре и начале октября на пункте кольцевания птиц в Приладожье (Мальчевский, Пукинский 1983). По данным базы кольцевания Ладожской орнитологической станции Санкт-Петербургского университета, с 1989 по 2013 год на стационаре было отловлено 46 зарничек: 39 в сентябре, 6 в октябре, 1 – в июне (неопубл. данные).

Впервые для Украины зарничка добыта на Крымском полуострове 1 ноября 1957 (Баник, Девятко 2011). Во второй раз этот вид найден 5 октября 1960 в Днепропетровской области. Тушка хранится в Зоологическом Музее ННПМ НАН Украины в Киеве (Пекло 2008). В литера-

* http://www.stornit.gda.pl
† www.birdlife.lt.skudutis.serveriai.lt/patvirtinti
‡ www.ornitofaunistika.com/lvp/lvp_phyino.htm

туре есть упоминания также о встречах в Запорожской области и на острове Змеиный в Одесской области (Полуда и др. 2004; Пекло 2008). На Змеином зарегистрировано больше всего встреч с видом в последние годы (О.А.Форманюк, усвтн. сообщ.). Последняя встреча зарнички была в октябре 2013 года около Одессы (О.А.Форманюк, устн. сообщ.).

Регулярность ежегодного появления зарничек в Европе в один и тот же период года позволяет ставить под сомнение случайность залётов птиц этого вида. Вопрос появления сибирских видов в Европе рассматривался рядом авторов (Pfeifer *et al.* 2007; Паевский 2011). В настоящее время выделены несколько возможных причин: 1) активные антициклонические процессы с переносом больших воздушных масс в западном направлении; 2) хаотически проходящая постювенальная дисперсия молодых птиц во всех возможных направлениях; 3) «обратная миграция», когда птицы сами, без внешнего стимула, изменяют направление движения на противоположное. Больше всего авторы склоняются к третьему варианту.

Как видно из текста выше, большое число регистраций зарничек сделано на постоянно работающих станциях кольцевания птиц. Ежегодные отловы в одно и то же время в регионах, близких к Белоруссии, позволяют предположить, что какое-то количество этих пеночек пересекает нашу страну в западном направлении. Большинство регистраций относится к первым двум осенним месяцам. Вполне вероятно, что с активизацией отловов воробьиных птиц с целью кольцевания в нашей стране в сентябре-ноябре появятся новые регистрации этого вида.

Мы предлагаем определить статус зарнички в Белоруссии как редкий регулярно залётный вид.

Литература

Баник М.В., Девятко Т.Н. 2011. Пеночка-зарничка *(Phylloscopus inornatus* Blyth) – новый вид фауны Крыма // *Бранта* **14**: 143-146.

Бауманис Я.А., Липсберг Ю.К. (1981) 2014. Изменения в орнитофауне Латвии в 1965-1980 годах // *Рус. орнитол. журн.* **23** (1030): 2371-2374.

Гаврилов В.В., Горецкая М.Я., Веселовская Е.О. (2004) 2013. Первая регистрация пеночки-зарнички *Phylloscopus inornatus* в Московской области // *Рус. орнитол. журн.* **22** (876): 1234-1235.

Китель Д.А. 2015. Некоторые результаты кольцевания птиц в республиканском ландшафтном заказнике «Красный Бор» // *Перспективы сохранения и рационального использования природных комплексов особо охраняемых природных территорий. Материалы Международ. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию Березинского заповедника и 20-летию присвоения ему Европейского диплома для охраняемых территорий.* Минск: 266-269.

Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана.* Л., **2**: 1-504.

Никифоров М.Е., Козулин А.В., Гричик В.В., Тишечкин А.К. 1997. *Птицы Беларуси на рубеже XX века. Статус, численность, распространение.* Минск: 1-188.

Паевский В.А. 2011. Сибирские виды воробьиных птиц в Европе: о масштабах и причинах залётов // *Рус. орнитол. журн.* **20** (632): 295-299.

Пекло А.М. 2008. *Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Птицы*. Вып. 4. Воробьинообразные – Passeriformes. Киев: 1-410.
Полуда А.М., Дядичева Е.А., Кивганов Д.А., Корзюков А.И., Омельчук И.Ю. 2004. Регистрации пеночки-зарнички *(Phylloscopus inornatus)* в Украине // *Вестн. зоол.* **38**, 2: 78.
Bolshakov C.V., Shapoval A.P, Zelenova N.P. 2013. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station «Rybachy» on the Courish Spit in 2012 // *Avian Ecol. Behav.* **24**: 51-91.
Pfeifer R., Stadler J., Brandl R. 2007. Birds from the Far East in Central Europe: a test of the reverse migration hypothesis // *J. Ornithol.* **148**, 3: 379-385.
Rzadkie ptaki obserwowane w Polsce w roku 2007. Komisya Faunistyczna. Report #24. 2008 // *Not. Ornithol.* **49**: 81-115.
Rzadkie ptaki obserwowane w Polsce w roku 2008. Komisya Faunistyczna. Report #25. 2009 // *Not. Ornithol.* **50**: 111-142.
Rzadkie ptaki obserwowane w Polsce w roku 2009. Komisya Faunistyczna. Report #26. 2010 // *Ornis Polonica* **51**: 117-148.
Rzadkie ptaki obserwowane w Polsce w roku 2010. Komisya Faunistyczna. Report #27. 2011 // *Ornis Polonica* **52**: 117-149.
Rzadkie ptaki obserwowane w Polsce w roku 2011. Komisya Faunistyczna. Report #28. 2012 // *Ornis Polonica* **53**: 105-140.
Rzadkie ptaki obserwowane w Polsce w roku 2012. Komisya Faunistyczna. Reort #29. 2013 // *Ornis Polonica* **54**: 109-150.
Wilniewczyc P. 1999. First record of the Yellow-browed warbler *(Phylloscopus inornatus)* in the Swietokrzyskie (Holy cross) mountains // *Kulon* **4**: 73-74.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск **1747**: 1335-1337*

Осенняя встреча хрустана *Charadrius morinellus* на острове Змеиный (Чёрное море)

В.В.Онопко, Е.А.Боровецкий,
Д.А.Кивганов, А.И.Корзюков

*Второе издание. Первая публикация в 2012**

Хрустан *Charadrius morinellus* гнездится в Евразии в зоне возвышенной каменистой тундры к востоку от Норвегии, а также местами в альпийском поясе горных районов (Степанян 2003). Несмотря на очень большую и разобщённую область гнездования, места зимовок хрустана занимают относительно небольшую область полупустынь в Северной Африке и Междуречье. Большинство птиц из европейских популяций зимует на северо-западе африканского континента – в Атласских горах, горных плато и прибрежных районах Алжира и Туниса, в Кире-

* Онопко В.В., Боровецкий Е.А., Кивганов Д.А., Корзюков А.И. 2012. Осенняя встреча хрустана *(Charadrius morinellus)* на острове Змеиный // *Беркут* **21**, 1/2: 203-204.

наике. Азиатские популяции перемещаются на Синайский полуостров, Ирак и Иран (Johnsgard 1981; Рябицев 1986; Kålås, Byrkjedal 1984).

Хрустан во время миграций достаточно скрытен, держится чаще всего на некотором расстоянии от воды и поэтому часто не попадает в поле внимания орнитологов при учётах водоплавающих и околоводных птиц. Вероятно, поэтому на территории Северо-Западного Причерноморья вид регистрируется стабильно редко. Хрустаны менее пугливы, чем другие кулики: при встрече они подпускают наблюдателя достаточно близко, а затем некоторое время убегают от человека по земле, время от времени останавливаясь и оглядываясь.

Хрустан *Charadrius morinellus* на острове Змеиный.
29 сентября 2012. Фото В.В.Онопко.

Кафедра зоологии Одесского университета имени И.И.Мечникова проводит изучение миграций птиц на острове Змеиный (Чёрное море) уже более 40 лет, а с 2003 года университет начал выполнение комплексной программы изучения острова, в том числе и его фауны.

На острове Змеиный большие скопления хрустанов не регистрировались – обычно отмечаются отдельные птицы или небольшие стаи (5-10 особей). В отличие от других куликов, они держатся в центральной части острова, а не на побережье.

В течение всего периода наблюдений (с 1973 года) хрустанов регистрировали только в весенний период. Во время осенней экспедиции 2012 года впервые одна особь отмечена 29 сентября. Кулик вёл себя достаточно традиционно: кормился в возвышенной части острова, заросшей злаками, причём большую часть времени передвигался по грунтовой дороге и тропинкам. Подошёл к наблюдателям довольно близко, что позволило сделать несколько фотографий (см. рисунок).

Литература

Рябицев В.К. 1986. *Птицы тундры*. Свердловск: 1-192.

Степанян Л.С. 2003. *Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области)*. М.: 1-808.

Johnsgard P.A. 1981. *The Plovers, Sandpipers, and Snipes of the World*. Univ. of Nebraska Press: 1-519.

Kålås J.A., Byrkjedal I. 1984. Breeding chronology and mating system of the Eurasian Dotterel *(Charadrius morinellus)* // *Auk* **101**: 838-847.

ISSN 0869-4362
*Русский орнитологический журнал 2019, Том 28, Экспресс-выпуск **1747**: 1337*

Интересные находки окольцованных теньковки *Phylloscopus collybita* и чижа *Spinus spinus*

А.Г.Ляхов

*Второе издание. Первая публикация в 2009**

В Уральском регионе кольцуют весьма мало птиц и сообщений об их находках крайне мало. Поэтому каждое такое сообщение (возврат), особенно о дальней находке, представляют большую ценность. Не могу не поделиться информацией о двух таких возвратах.

Теньковка *Phylloscopus collybita*. Окольцована 25 сентября 1999 в 10 км к западу от Екатеринбурга. Почти через 2 месяца (22 ноября) птица найдена в Норвегии: добыта кошкой. Интересно, что свой маршрут осенней миграции пеночка проложила не на юг или юго-запад, а на запад-северо-запад – на Скандинавский полуостров.

Чиж *Spinus spinus*. Самец с кольцом орнитологической станции Helgoland отловлен в окрестностях города Ревда в октябре 1997 года. Помечена птица была в Германии 7 февраля 1997 на расстоянии около 3.5 тыс. км от места поимки. Скорее всего, в наш регион чиж прилетел весной, гнездился, а на послегнездовых кочёвках был отловлен и оставлен для клеточного содержания.

* Ляхов А.Г. 2009. Интересные находки окольцованных птиц // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* **14**: 124.