

УДК 599+598.2:612.8

## СОВРЕМЕННЫЕ ДАННЫЕ ОБ ОРГАНИЗАЦИИ МОЗГА ПТИЦ В СВЕТЕ ГИПОТЕЗЫ Л.В. КРУШИНСКОГО О МЕХАНИЗМАХ РАССУДОЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

© 2020 г. Л. Н. Воронов<sup>\*,@</sup>, Г. В. Воронова<sup>\*</sup>

*\*Чувашский государственный университет им. И.Н. Ульянова,  
Московский просп., 45, Чебоксары, 428000 Россия*

*@E-mail: Lnvoronov@mail.ru*

Поступила в редакцию 31.08.2019 г.

После доработки 01.02.2020 г.

Принята к публикации 01.02.2020 г.

Анализируется научное наследие Л.В. Крушинского, которое заложило фундаментальную основу современного представления о морфологии рассудочной деятельности птиц. Предлагаются два дополнительных принципа прогрессивной структуры конечного мозга птиц: взаиморасположение структурных компонентов и асимметричность.

DOI: 10.31857/S0002332920060156

Фундаментальные работы Л.В. Крушинского внесли весомый вклад в изучение когнитивных способностей животных. Он впервые разработал и сформулировал понятие об элементарной рассудочной деятельности следующим образом: “Прогрессивная эволюция в животном мире шла в направлении увеличения способности к улавливанию большего числа эмпирических законов природы. Видимо, чем большее число законов, связывающих элементы внешнего мира, улавливают животные, тем более высокой способностью они обладают” (Крушинский, 1986).

По мнению Полетаевой (Полетаева, 2013), Л.В. Крушинский смог обобщить представления о нейробиологии середины XX в. и сформулировать гипотезу, которая четко “переключается” с идеями других ученых. Примерно тогда, когда была сформулирована гипотеза Л.В. Крушинского, был предложен ряд “общих” по своему содержанию гипотез, которые с большим или меньшим “успехом” продолжают влиять на концепцию сознания и сегодня.

Основа гипотезы Крушинского (Крушинский, 2013) — положение о том, что большое (избыточное) число нейронов головного мозга птиц необходимо для осуществления их разумного поведения. Важно также основанное на работе Шредингера (Шредингер, 1947) предположение о том, что для восприятия структурной организации среды процессы, происходящие в мозге, должны быть упорядоченными, причем эта упорядоченность тем выше, чем большее число нейронов вовлечено в процесс мышления. Крушинский расширил

выдвинутый Филатовым (Филатов, 1939) принцип, согласно которому пути, ведущие к формообразовательному процессу, менее консервативны, чем конечный результат — функция: сходный уровень разума может быть у животных, имеющих разное морфологическое строение мозга. Так, птицы, не имеющие новой коры, по степени развития элементарной рассудочной деятельности близко стоят к млекопитающим с хорошо развитой корой головного мозга.

Была выдвинута гипотеза (Крушинский, 1986) о некоторых механизмах деятельности мозга, которые обеспечивают решения животными новых для них задач, построенных на простейших понятиях о пространстве, времени и движении. В связи с этим появилось несколько важных положений:

1) в основе улавливания эмпирических законов, связывающих предметы и явления окружающего мира, лежит способность отдельных нейронов мозга избирательно реагировать на специфические свойства раздражителей;

2) специфичность реакции нейронов определяется разной активностью их генетического аппарата и реализуется в процессе онтогенетической дифференциации клеток;

3) избыточное число нейронов в мозге — необходимое условие для восприятия всех многообразных деталей окружающей среды и улавливания законов, лежащих в основе их взаимодействия;

4) для восприятия отдельных структурных элементов среды и существующих между ними отношений, что необходимо для решения каждой ло-

гической задачи, отдельные нейроны конечного мозга должны объединяться в функциональные констелляции;

5) отбор констелляций нейронов, необходимых для решения логической задачи, осуществляется с участием сознания, а оценка биологической значимости решаемой задачи – с помощью эмоций.

Путем развития некоторых из данных положений (Богословская, Поляков, 1981) были сформулированы следующие принципы эволюционного преобразования нервных центров в мозге животных:

принцип дополнительности в эволюционном развитии мозга. В мозге позвоночных не наблюдается “отрицания” старых форм клеток, отделов и целых систем. В эволюции они дополняются новыми молодыми образованиями, меняются под их воздействием или сохраняют основы своего устройства неизменным;

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

принцип полиморфизма нейронов. В основе многообразия нервных клеток, их взаимосвязей и пространственной организации нейронных сетей лежат закономерности общего порядка и специфичность самой нервной ткани.

В современной литературе большое внимание уделяется изучению морфофункциональных аспектов конечного мозга птиц (Reiner *et al.*, 2005; Reiner, 2011; Walsh, Milner, 2011; Güntürkün *et al.*, 2017; Воронов, Алексеева, 2019; Голубева, Корнева, 2019). Удалось подсчитать число нейронов в конечном мозге птиц с учетом их плотности и объемов пяти полей в конечном мозге птиц (Воронов, 2003). Так, у серой вороны *Corvus cornix* насчитывалось в конечном мозге 660 530 000 нейронов. Был предложен и другой метод, позволяющий после превращения мозга в гомогенные изотропные суспензии ядер клеток иммуноцитохимически идентифицировать ядра как принадлежавшие нейронам (Herculano-Houzel, Lent, 2005). Оказалось, что в мозге птиц содержится примерно в 2 раза больше нейронов, чем в мозге млекопитающих с равной массой мозга (Olkowicz *et al.*, 2016).

#### РАЗВИТИЕ ПОЛОЖЕНИЙ Л.В. КРУШИНСКОГО

Для углубления первого положения Л.В. Крушинского потребовалась специальная, упрощенная классификация нейронов для конечного мозга птиц по особенностям формы тел нейронов с остат-

ками дендритов, окрашенных методом Ниссля (Воронов, Алексеев, 2001):

тип 1 – веретеновидные нейроны, клетки А (3 класса);

тип 2 – пирамидные нейроны, клетки В (6 под-типов и 14 классов),

тип 3 – звездчатые нейроны, клетки С (8 классов).

Эта классификация оказалась наиболее простой и удобной в использовании в экспресс-анализах по сравнению с фундаментальными системами (Поляков, 1973; Богословская, Поляков, 1981). Например, у птиц с высокоразвитой рассудочной деятельностью в полях На, Нд и М (ответственных за рассудочную деятельность) разнообразие классов нейронов – следующее: у вороны серой  $27 \pm 4.37$ , у попугая волнистого  $25 \pm 3.56$ , у галки и грача по  $20 \pm 3.22$ ; у птиц со среднеразвитой рассудочной деятельностью – следующее: у дятла белоспинного  $18 \pm 2.78$ , у синицы большой  $14 \pm 2.32$ , у зяблика  $12 \pm 1.88$ ; у птиц с низкоразвитой рассудочной деятельностью – следующее: у кряквы  $10 \pm 1.47$ , у курицы домашней  $9 \pm 0.99$ , у перепела обыкновенного  $7 \pm 0.85$ , у сизого голубя  $6 \pm 0.67$ . Достоверность различий по *T*-критерию Вилкоксона  $P \leq 0.001$  между птицами с высоко- и низкоразвитой рассудочной деятельностью.

Конечно, сложную проблему избирательного реагирования нейронов в мозге птиц на специфические свойства раздражителей предстоит исследовать в дальнейшем. Изучая практическое воплощение второго положения, удалось установить, что в постнатальном онтогенезе серой вороны на основе закономерностей относительного роста и цитоархитектонической дифференцировки можно выделить три типа формирования структур стриатума: эволюционно-старые отделы (StL и А), эволюционно-молодые (На, Нд и М), промежуточное поле N, которое разделяет первые два. На протяжении первых трех месяцев жизни поле N, где расположены передаточные зрительные и слуховые пути конечного мозга, интенсивно растет и дифференцируется. Поля На, Нд и М, где находятся конечные зрительные центры и высшие отделы обработки информации, почти не растут, но претерпевают сложные структурные преобразования. В течение всего постнатального онтогенеза поля StL и А относительно не растут и цитоархитектонически изменяются незначительно. При этом число нейронов у птенцов увеличивается с 30348000 в 1-е сут, с 207554000 в 15-е сут, с 301300000 в 30-е сут, с 500000000 в 90-е сут. Удельная плотность нейронов ( $0.001 \text{ мм}^3$ ) уменьшается с  $316.82 \pm 42.13$  в 1-е сут, с  $316.81 \pm 54.73$  в 15-е сут, с  $142.62 \pm 37.38$  в 30-е сут и с  $129.71 \pm 46.81$  в 90-е сут. Достоверность различий  $P \leq 0.001$ . Важные сведения об онтогенезе птиц, в том числе связанные с активностью генетическо-

го аппарата, были опубликованы ранее (Корнеева и др., 2016; Korneeva *et al.*, 2017).

Анализируя третье положение Л.В. Крушинского, важно отметить, что у птиц с высокоразвитой рассудочной деятельностью число нейронов в конечном мозге следующее: у вороны серой 660530000, у грача 585058000, у сороки 537676000, у галки 407860000, у голубя сизого с низкоразвитой рассудочной деятельностью – 346754000. При этом удельная плотность нейронов ( $0.001 \text{ мм}^3$ ) у вороны серой  $178.43 \pm 54.42$ , у грача  $190.95 \pm 52.17$ , у сороки  $126.94 \pm 48.12$ , у галки  $164.91 \pm 57.29$ , у голубя  $86.49 \pm 55.68$ . Достоверность различий  $P \leq 0.001$ .

Стало понятно, что для установления критериев совершенствования конечного мозга птиц важно учитывать не только абсолютные показатели отдельных нейронов, но их сочетание или отношения к глиальным клеткам и нейроглиальным комплексам. Мы попытались найти оптимальный индекс для определения когнитивных способностей животных, сравнивая свои морфологические данные с показателями психофизиологической школы Зориной (Зорина, Смирнова, 2019). Путем перебора 12 вариантов сочетания отношений глии, нейронов и нейроглиальных комплексов удалось установить, что более адекватный вариант дает комплексно-глиальный индекс (КГН). Он вычисляется как отношение площади нейроглиальных комплексов к площади свободной глии. Целесообразнее всего подсчитывать данный индекс в поле конечного мозга *Hyperpallium densocellulare*, входящем в WULST-формацию, так как в нем сосредоточены наибольшие по величине нейроглиальные комплексы и оно непосредственно отвечает за рассудочную деятельность птиц.

Значения этого индекса для птиц с высокоразвитой рассудочной деятельностью такие: у серой вороны  $13.1 \pm 1.25$ , у попугая волнистого  $8.75 \pm 0.68$ , у грача  $7.7 \pm 0.55$ , у галки  $6.1 \pm 0.23$ ; для птиц со среднеразвитой рассудочной деятельностью эти значения такие: у зяблика  $3.69 \pm 0.17$ , у дятла белоспинного они такие:  $3.9 \pm 0.20$ , у большой синицы  $3.0 \pm 0.27$ , а для птиц с низкоразвитой рассудочной деятельностью такие: у кряквы  $2.29 \pm 0.32$ , у курицы  $2.54 \pm 0.18$ , у голубя сизого  $2.3 \pm 0.12$ , у перепела обыкновенного  $2.8 \pm 0.15$ . Достоверность различий  $P \leq 0.001$  у зяблика и голубя. При этом обнаружались сильные корреляционные связи Спирмена коэффициентов у птиц с высокоразвитой рассудочной деятельностью ( $p = 0.8$ ). Таким образом, комплексно-глиальный коэффициент довольно точно характеризует степень развития элементарной рассудочной деятельности у птиц.

В соответствии с четвертым положением нам удалось установить, что у птиц с высокоразвитой

рассудочной деятельностью площадь профильного поля нейроглиальных комплексов в отделе *Hyperpallium densocellulare* конечного мозга у серой вороны  $315.53 \pm 34.12$ , у галки  $300.9 \pm 28.44$ , у сороки  $163.0 \pm 24.98$ , у грача  $150.0 \pm 23.76 \text{ мкм}^2$ ; у птицы с низкоразвитой рассудочной деятельностью, сизого голубя,  $129.9 \pm 13.56 \text{ мкм}^2$ . Достоверность различий  $P \leq 0.001$  у врановых и сизого голубя. Следует уточнить (Богословская, Поляков, 1981), что в нейроглиальных комплексах, состоящих из примерного одинакового числа нейронов и глии, при очень близком расположении в пространстве нейроны одного сообщества получают примерно одинаковую афферентацию. Это до некоторой степени напоминает корковые нейроны, организованные в вертикальные колонки, снабжаемые одной порцией экзогенных афферентов. Кроме того, если в клеточных ассоциациях элементы расположены так плотно, что под световым микроскопом трудно установить границы между ними, то можно ожидать возникновения многочисленных и разнообразных сома-соматических, дендросоматических и дендродендритных связей, подобных “плотным” 100-200 А-контактам или синапсам и описанных в разных разделах мозга млекопитающих. В таком случае при возбуждении в ассоциациях хотя бы одной клетки информация может быть передана от нее к соседним, непосредственно не возбужденным нейронам. Не исключено, что при столь малых расстояниях возможны и прямые электрические взаимодействия между элементами.

Согласно пятому, очень сложному для изучения положению отбор констелляций нейронов, необходимых для решения логической задачи, осуществляется с участием сознания. Биологическая значимость решаемой задачи оценивается с помощью эмоций (Зорина, Смирнова, 2019).

Была предпринята попытка определить комплексную характеристику когнитивных способностей врановых. Были исследованы способность врановых к обобщению и символизации (Зорина, Обозова, 2013; Смирнова, Зорина, 2013; Самулеева и др., 2015) и особенности протоорудийной деятельности (Багоцкая и др., 2010; Obozova *et al.*, 2013) и элементов сознания. 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 ее только после долгой специальной дрессировки (Smirnova *et al.*, 2015). Воронам доступна также еще одна операция логического вывода (inferential reasoning) – транзитивное заключение, т.е. способность на основе информации о том, что  $A > B$ , а  $B > C$ , сделать вывод, 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. Была разработана методика, которая позволила достоверно доказать наличие у ворон этой способности (Смирнова и др., 2017).

### ДОПОЛНЕНИЯ К ПОЛОЖЕНИЯМ Л.В. КРУШИНСКОГО

*Пространственное расположение структурных компонентов в конечном мозге птиц.* Эффективность мозговой деятельности у птиц определяется не только числом и площадью нейронов, глии и нейроглиальных комплексов, но и их расположением в пространстве, от которого зависит способность нейронов взаимодействовать между собой. Взаимное расположение клеток мозга можно охарактеризовать с помощью расстояния между произвольной парой наиболее близких клеток. Средние расстояния между клетками образуют так называемую матрицу близости клеток, свою для каждого изучаемого поля мозга. Такая матрица служит удобным инструментом оценки структурированности мозга. С ее помощью удается установить, например, что взаимная близость (агрегация) нейронов и нейроглиальных комплексов у вороны намного больше, чем у птиц семейства вьюрковых. У ворон структурные компоненты мозга расположены ближе одна к другой, что ускоряет и оптимизирует работу нервных цепочек. Улучшение работы нейронов и нейроглиальных комплексов могло произойти за счет того, что у нервных клеток увеличилась степень ветвления – у них начало образовываться больше дендритов, возможно за счет уменьшения площади сомы (тела клетки). Итак, своей исключительной сообразительностью вороны обязаны особенностям нейронной архитектуры.

Взаимное расположение клеток мозга в пространстве можно охарактеризовать расстоянием между произвольной парой наиболее близких клеток – случайной величиной. Поэтому в качестве наиболее естественной и наглядной характеристики этого распределения целесообразно принять матрицу близости клеток изучаемого поля конечного мозга. Элементы этой матрицы – средние наблюдаемые расстояния от центра тяжести клетки

мозга определенного типа до центра ее ближайшего соседа (NND), т.е. клетки мозга того же самого или другого типа.

Средние расстояния до ближайшего соседа того же самого типа – внутритиповое расстояние клеток данного типа конечного мозга, а средние расстояния до ближайшего соседа другого типа – межтиповые расстояния данных типов. Матрица разброса соответствующих стандартных отклонений наблюдаемых расстояний характеризует дисперсию этих расстояний. По матрице близости легко построить матрицу относительной близости, характеризующей типы пространственного распределения (ПР) различных клеток нервной ткани. Элементы этой матрицы – индексы ближайшего соседа (NNI), т.е. отношения наблюдаемых NND к аналогичным расстояниям, соответствующим случайному расположению клеток в пространстве. Отметим, что характеристика, более детально описывающая ПР клеток в полях конечного мозга, – функциональная матрица близости, к элементам которой относятся эмпирические функции распределения расстояний до ближайшего соседа.

Более подробно методика была описана ранее (Воронов, Константинов, 2016). Исследования показали, что конечный мозг птиц характеризуется двумя уровнями агрегации клеток: объединением нейронов и глии в нейроглиальные комплексы и объединением нейроглиальных комплексов, нейронов и глии в надклеточные агрегаты. У серой вороны, обладающей высокоразвитой рассудочной деятельностью, комплексы ассоциируются с нейронами и глией во всех полях конечного мозга (NNI = 0.69–0.92), а у клеста-еловика – только в одном поле А. Клетки конечного мозга серой вороны и клеста-еловика распределены агрегированно: глия характеризуется агрегированным типом пространственного распределения во всех полях конечного мозга (NNI = 0.62–0.89), нейроны находятся в агрегированном состоянии в одном поле (NNI = 0.69–0.77), а нейроглиальные комплексы агрегированы в трех полях конечного мозга (NNI = 0.57–0.93). Нейроны ассоциируются с глией во всех полях конечного мозга изученных птиц (NNI = 0.64–0.95). С помощью разработанной нами методики, учитывающей долю площади клеток, установлено, что пара нейрон и глия характеризуется ассоциированным типом, а глия – агрегированным типом пространственного распределения во всех изученных полях (комплексы – в эволюционно-молодых полях, нейроны – в старом поле GP).

Так как пространственное распределение клеток и надклеточных структур мозга отражает степень их функциональной взаимосвязи, его необходимо учитывать для адекватной характеристики citoархитектоники конечного мозга птиц. Показатель

NNI точнее отражает корреляционную зависимость структурных компонентов мозга птиц с различно развитой рассудочной деятельностью по сравнению с NND.

Более выраженному проявлению рассудочной деятельности у изученных птиц способствует морфологическая организация нейроглиальных комплексов у вороны по сравнению с клестом. Именно для нейроглиальных комплексов (как модулей обработки информации) характерны наиболее близкие расстояния между собой у вороны — птицы с высокоразвитой рассудочной деятельностью. Наиболее изменчивым по соотношению межклассовых расстояний всех структурных компонентов оказалось самое эволюционно-молодое поле Na, а среди самих компонентов — нейроглиальные комплексы. У вороны и клеста самые стабильные во всех полях по соотношению классовых расстояний глиальные клетки; только у вороны увеличение этих расстояний по возрастанию значений идет в парах глия—нейрон, глия—глия и глия—комплекс, а у клеста — глия—глия, глия—нейрон, глия—комплекс.

У вороны серой с высокоразвитой рассудочной деятельностью в целом структурные компоненты агрегированы сильнее, чем у клеста-еловика со среднеразвитой рассудочной деятельностью. Этот принцип можно сформулировать следующим образом: совершенствование клеточных и надклеточных структур мозга птиц зависит от степени их ассоциации между собой.

*Асимметрия структурных компонентов в конечном мозге птиц.* В настоящее время считается, что функциональная асимметрия мозга — совокупный продукт воздействия как генетических факторов, так и факторов внешней среды. Симметричный мозг приспособлен к компенсаторным процессам и обеспечивает преимущество их жизнеспособности, необходимое для вида в целом. Иногда требуется оперативно делать выбор поведения при изменяющихся условиях среды, что и определяет необходимость существования выраженной асимметричной организации мозга (Воронов, Алексеева, 2019).

Первые исследователи этого явления обращали внимание на использование разных ног у птиц при манипуляциях с кормом, причем они использовали термин “ногость”, подразумевая под этим предпочтение одной из конечностей. Теперь “ногость” птиц рассматривают в нейробиологической перспективе и предпочтение в использовании одной конечности связывают с асимметричным функционированием головного мозга.

Удалось установить определенную закономерность эволюции моторной асимметрии и развития рассудочной деятельности у птиц: у голубя не наблюдается моторной асимметрии; курица правоногая, хищные правоногие; воробьинообразные

и правоногие, и левоногие, а попугаи левоногие. К большому сожалению, почти не была исследована моторная асимметрия у вороновых птиц. Известно только, что североамериканская кедровка *Nucifraga columbiana* правоногая (Bunch *et al.*, 1983).

Результаты исследования показали, что у галки по сравнению с сизым голубем асимметрия мозга достоверно больше, особенно это касается площади профильного поля одиночных нейронов, а также нейроглиальных комплексов. Обнаруженная структурная асимметрия у галки сильнее выражена в полях Na, Nd, отвечающих за развитие рассудочной деятельности. Например, в полях Na и Nd коэффициенты асимметрии нейронов у галки  $0.139 \pm 0.012$  и  $0.123 \pm 0.019$ , а у сизого голубя  $0.093 \pm 0.034$  и  $0.054 \pm 0.076$ . При этом достоверность различий  $P \leq 0.001$  у галки и сизого голубя.

Таким образом, предлагается второй принцип прогрессивного развития конечного мозга птиц — асимметричности мозга, когда прогрессивные эволюционные преобразования нервных центров птиц сопровождаются возрастанием асимметрии мозга.

#### ДАЛЬНЕЙШЕЕ РАЗВИТИЕ ИДЕЙ Л.В. КРУШИНСКОГО

Новые направления идей Л.В. Крушинского были отмечены его сыном А.Л. Крушинским (Крушинский, 2013). Он справедливо полагает, что одним из первых биологов, указавших на увеличение упорядоченности нервной системы в процессе эволюции, был выдающийся ученый И.И. Шмальгаузен (Шмальгаузен, 1968). По-видимому, эволюционное усовершенствование мозга, позволяющее решать более сложные логические задачи, реализовалось следующим образом: происходило увеличение общей упорядоченности мозга в результате увеличения числа и разнообразия нейронов и образуемых ими связей, сложности строения, дифференцировки мозга и т.п.; вероятно, также снижалась реальная плата за решение задачи (увеличение энтропии мозга), определяемая неравенством  $\Delta S/k\Delta I$ , и это значение уменьшалось в эволюции.

Конечно, реализация таких грандиозных планов — это будущее современной нейробиологии. Пока для дальнейшего развития идей Л.В. Крушинского можно использовать современные методы фракталов, нейронных сетей и теории хаоса. Например, фрактальная геометрия все чаще применяется для описания и анализа биологических объектов всех уровней организации, от молекулярного до экологического. Показано, что многие биологические структуры и процессы обладают свойствами фракталоподобных объектов и характеризуются фрактальной размерностью и мас-

штабной инвариантностью, или самоподобием. Дизайн заполняющих пространство фрактальных биологических структур оптимален для выполнения функций распределения потока внешней среды в организме животного (Исаева и др., 2004). Биологические структуры геометрически сложной организации (например, клетки и их комплексы), уровень сложности и неоднородности которых не поддается точному описанию в рамках традиционной морфометрии, могут быть количественно охарактеризованы комплексом методов фрактального формализма, включающих в себя подсчет фрактальной размерности, или размерности Хаусдорфа–Безиковича, размерности Колмогорова (box-counting размерность), информационной размерности, оценку пространственной неоднородности, лакунарности объекта, его мультифрактального спектра и т.д. Методы нелинейной морфометрии в комплексе с традиционными морфометрическими признаками могут существенно уточнить и расширить методологию описания и классификации цитологических объектов, придать морфологическому описанию более фундаментальный биологический смысл ввиду глубокой связи нелинейных характеристик с биологической, онтогенетической, филогенетической и функциональной сложностью объекта.

Цитоархитектонические особенности корковых формаций конечного мозга серой вороны, галки, белоспинного дятла и лазоревки исследуются методом выявления фрактальности (Воронов и др., 2017). Коэффициент фрактальности вычислялся по формуле  $D = (\lg N) / (\lg L/e)$ , где  $N$  – число элементов изображения, принадлежащих к кластеру и заключенных внутри квадрата со стороной  $L$ ;  $e$  – линейный размер элементов. За единицу длины принимается  $e$ , используется шкала десятичных логарифмов. У серой вороны фрактальность наивысшая ( $D = 1.85 \pm 0.22$ ), у галки несколько меньше ( $1.78 \pm 0.24$ ), у лазоревки обыкновенной со среднеразвитой рассудочной деятельностью  $D = 1.68 \pm 0.18$  и у белоспинного дятла  $D = 1.59 \pm 0.15$ . Достоверность различий  $P \leq 0.001$  у серой вороны и дятла белоспинного.

Научное наследие Л.В. Крушинского заложило фундаментальную основу современной нейробиологии в качестве пяти принципов. Для развития его представлений об организации мозга в связи с механизмами рассудочной деятельности предлагается добавить два принципа: взаиморасположения структурных компонентов в конечном мозге и асимметричности мозга. Дальнейшее развитие идей Л.В. Крушинского связано с суждением о снижении платы за решение когнитивных задач за счет увеличения энтропии мозга. На промежуточном этапе исследований путем усовершенствования мозга могут быть использованы методы фракталов, нейронных сетей и теории хаоса.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Багоцкая М.С., Смирнова А.А., Зорина З.А.* Врановые способны понимать логическую структуру задач на подтягивание закрепленной на нити приманки // Журн. высш. нерв. деятельности. 2010. Т. 60. № 5. С. 543–551.
- Богословская Л.С., Поляков Г.И.* Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных. М.: Наука, 1981. 159 с.
- Воронов Л.Н.* Морфофизиологические закономерности совершенствования головного мозга и других органов птиц. Монография. М.: Изд-во МГУ, 2003. 111 с.
- Воронов Л.Н., Алексеев В.В.* К проблеме классификации нейронов стриатума конечного мозга птиц // Журн. высш. нерв. деятельности. 2001. Т. 51. № 4. С. 477–483.
- Воронов Л.Н., Алексеева Н.В.* Изучение асимметрии конечного мозга галки и сизого голубя в зависимости от развития их рассудочной деятельности // Журн. высш. нерв. деятельности. 2019. Т. 69. № 2. С. 211–217.
- Воронов Л.Н., Константинов В.Ю.* Метод вычисления расстояния между классами структурных компонентов конечного мозга птиц // Журн. высш. нерв. деятельности. 2016. Т. 66. № 1. С. 113–124.
- Воронов Л.Н., Козлов В.А., Раматова А.М.* Исследование структуры корковых формаций конечного мозга птиц с различно развитой рассудочной деятельностью методом фракталов: Матер. 12-й Международ. науч. школы-семинара “Фундаментальные исследования и инновации”. Йошкар-Ола: СТРИНГ, 2017. С. 190–198.
- Голубева Т.Б., Корнеева Е.В.* Головной мозг и сенсорные системы птиц: современные представления // Рус. орнитол. журн. 2019. Т. 28. Экспресс-вып. № 1747. С. 1314–1325.
- Зорина З.А., Обозова Т.А.* 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.: Языки славянской культуры, 2013. С. 115–148.
- Зорина З.А., Смирнова А.А.* Современные представления о когнитивных способностях врановых птиц Corvidae // Рус. орнитол. журн. 2019. Т. 28. Экспресс-вып. № 1747. С. 1325–1330.
- Зорина З.А., Калинина Т.С., Маркина Н.В.* Транзитивное заключение у птиц: решение теста Гиллана врановыми и голубями // Журн. высш. нерв. деятельности. 1995. Т. 45. № 4. С. 716–722.
- Исаева В.В., Каретин Ю.А., Чернышев А.В., Шкуратов Д.Ю.* Фракталы и хаос в биологическом морфогенезе. Владивосток: Наука, 2004. 128 с.
- Корнеева Е.В., Тиунова А.А., Александров Л.И., Голубева Т.Б.* Активация WULST у птенцов мухоловки-пеструшки при пищевом поведении, вызываемом оформленным зрительным стимулом // Журн. высш. нерв. деятельности. 2016. Т. 66. № 1. С. 74–78.
- Крушинский А.Л.* Биофизические аспекты рассудочной деятельности // Формирование поведения животных в норме и патологии: К 100-летию со дня рождения Л.В. Крушинского (1911–1984). М.: Языки славянской культуры, 2013. С. 424–437.

- Крушинский Л.В.* Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1986. 270 с.
- Поletaева И.И.* Гипотеза Л.В. Крушинского “О возможном механизме рассудка” и развитие нейробиологии во второй половине XX века // Формирование поведения животных в норме и патологии: К 100-летию со дня рождения Л.В. Крушинского (1911–1984). М.: Языки славянской культуры, 2013. С. 451–455.
- Поляков Г.И.* Основы систематики нейронов новой коры большого мозга человека. М.: Медицина, 1973. 308 с.
- Самулеева М.В., Смирнова А.А., Обозова Т.А., Зорина З.А.* Исследование формирования отношений симметрии между “знаком” и “обозначаемым” у серых ворон // Когнитивная наука в Москве: новые исследования. Матер. конф. М.: Изд-во МГУ, 2015. С. 390–394.
- Смирнова А.А.* О способности птиц к символизации // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 7. С. 803–810.
- Смирнова А.А., Зорина З.А.* 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.: Языки славянской культуры, 2013. С. 148–168.
- Смирнова А.А., Самулеева М.В., Мандрико Е.В.* Тест с меткой: серые вороны узнают своё отражение в зеркале? // Когнитивная наука в Москве: новые исследования. Матер. конф. М.: Изд-во МГУ. 2017. С. 331–335.
- Шмальгаузен И.И.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968. 235 с.
- Шредингер Э.* Что такое жизнь с точки зрения физики? Л.: Изд-во иностр. лит., 1947. 283 с.
- Филатов Д.П.* Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 185 с.
- Bunch K.G., Sullivan G., Tomback D.F.* Seed manipulation by Clark’s Nutcracker // Condor. 1983. V. 85. P. 372–373.
- Güntürkün O., Stasho M., Ströckens F.* The brains of reptiles and birds // J. Evol. Nerv. Syst. Ed. Kaas. London. 2017. V. 1. P. 173–221.
- Herculano-Youzel S., Lent R.* Isotropic fractinator: A simple, rapid method for the quantification of total cell and neuron numbers in the brain // J. Neurosci. 2005. V. 25. № 10. P. 2518–2521.
- Korneeva E.V., Tiunova A.A., Aleksandrov L.I., Golubeva T.B.* Activation of Wulst in pied flycatcher nestlings during feeding behavior evoked by a patterned visual stimulus // Neurosci. Behav. Physiol. Kluwer Acad. Plenum Publ. (United States). 2017. V. 47. № 4. P. 421–427.
- Lazareva O.F., Smirnova A.A., Rayevsky V.V., Zorina Z.A.* Hooded crows solve a transitive inference problem cognitively // Anim. Welfare. 2001. V. 10. P. 219–231.
- Obozova T., Zorina Z.* Do Great Grey Owls Comprehend Means – end Relationships? // Int. J. Comparat. Psychol. 2013. № 26. P. 199–203.
- Olkowicz S., Kocourek M., Lutan R.K., Portes M., Fitch W.T., Herculano-Youzel S., Nimek P.* Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2016. V. 113. P. 7255–7260. Doi/1517131113. <https://doi.org/10.1073/pnas>
- Reiner A.* Avian evolution: from Darwin’s finches to a new way of thinking about avian forebrain organization and behavioral capabilities // Biol. Lett. Febr. 2011. V. 23. № 5 P. 122–124.
- Reiner A., Yamamoto K., Karten H.J.* Organization and evolution of the avian forebrain // Anat. Record A. 2005. V. 287. № 1. P. 1080–1102.
- Smirnova A., Zorina Z., Obozova T., Wasserman E.* Crows spontaneously exhibit analogical reasoning // Curr. Biol. 2015. V. 25. P. 256–260.
- Walsh S., Milner A.* Evolution of the avian brain and senses / Dyke G., Kaiser G. // Living dinosaur. The evolutionary history of modern birds. London: John Wiley & Sons, 2011. P. 282–305.

## Modern Data on the Forebrain Organization in Light Hypotheses L.V. Krushinsky on the Mechanisms of Joint Activity

L. N. Voronov<sup>1, #</sup> and G. V. Voronova<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Chuvash state University they. I.N. Ulyanova, Moskovsky prosp. 45, Cheboksary, 428000 Russia

<sup>#</sup>e-mail: Lnvoronov@mail.ru

The scientific heritage of L.V. Krushinsky, which laid the fundamental basis of the modern understanding of the morphological basis of the mental activity of birds, is analyzed. In the development of L.V. Krushinsky’s ideas, two additional principles of the progressive structure of the finite brain of birds are proposed – “interposition of structural components” and “asymmetry”.