

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ:
ВОСПРИЯТИЕ ВНЕШНИХ СТИМУЛОВ, ДВИГАТЕЛЬНАЯ
АКТИВНОСТЬ, ОБУЧЕНИЕ И ПАМЯТЬ**

УДК 599+598.2 : 612.8

**ИЗУЧЕНИЕ АСИММЕТРИИ КОНЕЧНОГО МОЗГА ГАЛКИ И СИЗОГО
ГОЛУБЯ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ РАЗВИТИЯ ИХ РАССУДОЧНОЙ
ДЕЯТЕЛЬНОСТИ**

© 2019 г. Л. Н. Воронов^{1,*}, Н. В. Алексева¹

¹ Кафедра биологии и основ медицинских знаний Чувашского государственного педагогического университета им. И. Я. Яковлева, Чебоксары, Россия

* e-mail: Lnvoronov@mail.ru

Поступила в редакцию 18.07.2017 г.

После доработки 04.03.2018 г.

Принята к публикации 14.05.2018 г.

У галки, птицы с высокоразвитой рассудочной деятельностью, по сравнению с голубем, асимметрия структурных элементов в конечном мозге больше. При этом у галки, в полях *StL* и *A*, плотность структурных компонентов достоверно больше в правом полушарии, а в полях *Ha*, *Hd* и *M* – в левом.

Ключевые слова: птица, мозг, асимметрия, глия, нейроны, нейроглиальные комплексы

DOI: 10.1134/S0044467719010131

В настоящее время считается, что функциональная асимметрия мозга является совокупным продуктом воздействия как генетических факторов, так и факторов внешней среды. Вероятно, именно благодаря генетической детерминированности межполушарная асимметрия оказывается сцепленной с полом, и половой диморфизм в организации межполушарной асимметрии определяет различия в адаптивных реакциях полов.

Клинические и экспериментальные исследования выявили наличие половых различий в организации асимметрии мозга [Бианки, Филиппова, 1997; Бианки, 1985; Гилёв и др., 2011; Спрингер, Дейч, 1983]. Биологический смысл большей симметричности мозга у самок В.Л. Бианки видит в том, что более симметричный мозг пластичнее, приспособленнее к осуществлению компенсаторных процессов и обеспечивает преимущество их жизнеспособности, необходимое для вида в целом. Психологическая и социальная роль самцов требует оперативного осуществления выбора при изменяющихся условиях среды и определяет необходимость существования выраженной асимметричной организации мозга. Наличие асимметричной организации мозга в течение длительного времени приписывалось исключительно человеку, а позднее

и некоторым млекопитающим. Отсутствие новой коры послужило поводом считать конечный мозг птиц в структурном отношении примитивным, и его морфофункциональная асимметрия изучалась крайне мало.

Сама проблема функциональной асимметрии мозга птиц впервые была поставлена еще в XIX веке, в XX веке были обнаружены нейрофизиологические основы этого явления, а к началу XXI века стало очевидно, что наблюдаемый феномен является частью более общего круга явлений [Гилёв и др., 2011].

Первые исследователи этого явления обращали внимание на использование разных ног у птиц при манипуляциях с кормом, при этом 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. Ученые, исследовавшие проблему асимметрии мозга у птиц, полагали, что изначально у попугаев существовало некое предпочтение одной конечности при содержании в неволе, которое, возможно, связано с влиянием “рукости” человека, контактирующего с пти-

цей [Ogle, 1871]. Впоследствии было выдвинуто предположение, что наблюдаемая “ногость” может являться побочным эффектом скелетной асимметрии конечностей [McNeil et al., 1971]. После того, как стало очевидно, что птицы разных видов в той или иной степени предпочитают использовать одну конечность чаще, чем другую [Newton, 2015], появились предположения, что предпочтение одной конечности в манипуляциях является отражением функциональной асимметрии мозга, существующей наряду с сенсорной латерализацией, но независимо от нее [Malashichev, Wassersug, 2004]. К настоящему же времени показано, что “ногость” птиц является частью единой схемы асимметричного функционирования мозга [Brown, Magat, 2011] и дает преимущества для выживания каждой особи [Magat, Brown, 2009].

Л.В. Крушинский [1986] выделял следующие группы птиц по степени развития их элементарной рассудочной деятельности: первая группа — вороновые. Птицы этого семейства имеют высокоразвитую элементарную рассудочную деятельность. Они сравнимы с хищными млекопитающими из семейства псовых. Вторая группа — хищные птицы (пустельги, кобчики, канюки, степные орлы и осоеды), утки и куры. В целом эти птицы при первых предъявлениях экстраполяционной задачи не смогли ее решить, однако при многократном предъявлении они обучались решению. Исключение составляют осоеды: некоторые особи решали задачу с первых предъявлений. Третья группа — голуби — обладают низкоразвитой элементарной рассудочной деятельностью. Однако и у этих птиц удается обнаружить некоторую способность к решению простых тестов.

Современные работы З.А. Зориной и ее школы показали, что врановые птицы, к которым относится и галка, успешно обобщают признак “сходство”. Эти птицы проявили такую же способность к выявлению сходства по аналогии в структуре сложных двухкомпонентных стимулов [Зорина, Федотова, 1981; Зорина, Обозова, 2013]. Эта когнитивная операция — одно из наиболее сложных проявлений абстрактного мышления животных. Ранее считалось, что она доступна только человекообразным обезьянам, тогда как низшие приматы способны осваивать ее лишь путем длительного обучения [Смирнова, Зорина, 2013].

Оказалось, что голуби сизые не решают один из простейших (базовых) когнитивных тестов — тест на неисчезаемость или на “постоянство свойств” предметов (*object permanence*). В отличие от врановых, они не ищут приманку, накрытую на их глазах непрозрачной фигурой и не решают также задачу на экстраполяцию: после исчезновения корма за преградой они обходят ширму чисто случайным образом, независимо от того, в какую сторону двигался корм [Зорина, Обозова, 2013].

Критерии прогрессивного строения в конечном мозге птиц разрабатывались в работах [Богословская, Поляков, 1981; Воронов, Алексеев, 2001; Воронов, 2003; Воронов, 1999; Зорина, Федотова, 1981; Крушинский, 1986].

Современные работы А. *Martinho et al.* [2016] исследовали, как информация от правого и левого глаза голубей влияет на ориентацию птиц и создание маршрута при перелетах, а также какое участие принимают при перелетах левое и правое полушария. Для этого использовали бортовую систему регистрации глобального позиционирования. Исследовали маршруты 12 голубей, у которых закрывали то левый, то правый глаз. Оказалось, что те голуби, которые пользуются при перелетах только левым глазом, придерживаются более традиционного маршрута.

Работами N. *Freund et al.*, [2016] был установлен факт модуляции таламических ядер структурами конечного мозга (*Wulst*). Авторы предполагают, что ответы таламического отдела тектофугальной системы правого полушария меньше регулируются приобретенным опытом и потому связаны с врожденным поведением.

Заметим, однако, что материалов асимметрии структурных компонентов конечного мозга птиц не найдено. Таким образом, целью настоящей работы явилось изучение особенностей асимметрии структурных компонентов у галки — птицы, обладающей высокоразвитой рассудочной деятельностью, по сравнению с голубем сизым, имеющим слаборазвитую рассудочную деятельность. Это исследование поможет установить связи в предпочтении использования разных конечностей с асимметрией мозга птиц.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе исследован конечный мозг 10 сизых голубей (*Columba livia*) и 10 галок (*Corvus*

monedula) — по 5 экземпляров самцов и самок. 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 г.). 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 citoархитектоники брали каждый десятый срез [Ромейс, 1954].

Исследовали 6 основных зон конечного мозга птиц: *Hyperpallium apicale* (HA), *Hyperpallium densocellulare* (HD), *Mesopallium* (M), *Nidopallium* (N), *Striatum laterale* (StL), *Arcopallium* (A). Микропрепараты фотографировались с помощью цифровой камеры “Canon Power Shot G5” с переходником “Carl Zeiss” и микроскопа “Микмед-2” (площадь контрольного поля 4.41×10^{-2} мм²). 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, что 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 мм² ткани. Степень асимметрии оценивали по коэффициенту асимметрии общей плотности распределения нейронов, глии и НГК и рассчитывали по формуле

$$K = \frac{N_{л} - N_{п}}{N_{л} + N_{п}},$$

где $N_{л}$ — плотность распределения основных структурных элементов нервной ткани в левом полушарии; $N_{п}$ — плотность распределения основных структурных элементов нервной ткани в правом полушарии.

Полученный числовой материал обработан методами дескриптивной и вариационной статистики. Данные представлены в виде $\bar{M} \pm \sigma$, где \bar{M} — средняя, σ — стандартное отклонение. Различия выборок проверяли с помощью критерия для связанных выборок Вилкоксона с помощью программного пакета “Statistica 10.0”.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В поле *Ha* у сизого голубя самые высокие показатели плотности структурных компонентов (СК) имеют нейроны, меньше глии и еще меньше комплексы (табл. 1). При этом в левом полушарии СК больше и самцов и у самок. Разница в СК самцов и самок между собой незначительна.

В поле *Hv* по сравнению с *Ha* увеличиваются показатели нейронов и комплексов. В поле *M* по сравнению с полем *Hv* происходит увеличение всех показателей СК. Также как и в предыдущих полях СК больше в левом полушарии у самок, кроме показателей комплексов, где эти показатели равны для самцов и самок.

В поле *N* по сравнению с полем *M* — показатели глии и нейронов заметно увеличилось, а комплексов резко сократилось. При этом первые глии больше в правом полушарии. Такая же закономерность наблюдается и для комплексов. В то же время нейроны сохраняют тенденцию предыдущего поля *M*, т.е. нейронов в левом полушарии больше, чем в правом.

В поле *StL* по сравнению с *N* еще больше увеличиваются значения глии и нейронов и уменьшается плотность комплексов. При этом параметры глии и нейронов больше в правом полушарии у самцов, комплексов поровну.

В поле *A*, где отсутствуют комплексы, соотношение глии и нейронов такое же, как в поле *N*. То есть в целом нейронов больше, чем глии, а у самок больше СК в левом полушарии по сравнению с самцами.

У галки в поле *Ha* в целом плотность глии и комплексов примерно равны, а нейронов значительно меньше (табл. 2). При этом глии

Таблица 1. Плотность структурных компонентов в конечном мозге голубя сизого (структурные элементы/мм²) или ст.эл./мм²**Table 1.** The density of the structural components in the forebrain pigeon (structural elements/mm²) or st.el./mm²

Поля	Структурные единицы	Самцы		Самки	
		Правое полушарие	Левое полушарие	Правое полушарие	Левое полушарие
<i>Ha</i>	Глия	756.83 ± 35.83*	847.38 ± 38.29	789.35 ± 36.17*	896.17 ± 39.13
	Нейроны	978.46 ± 41.14*	1101.85 ± 49.28	989.17 ± 42.17*	1121.13 ± 49.34
	Комплексы	207.78 ± 7.91	227.32 ± 8.86	234.24 ± 5.14	288.17 ± 9.13
<i>Hv</i>	Глия	798.22 ± 36.21**	948.41 ± 39.25	845.46 ± 37.16*	996.26 ± 40.56
	Нейроны	1011.48 ± 42.14**	1234.25 ± 51.38*	1125.33 ± 44.11	1354.62 ± 54.17*
	Комплексы	436.94 ± 19.26**	1000.70 ± 29.43**	462.96 ± 17.69**	802.62 ± 54.17**
<i>M</i>	Глия	926.11 ± 38.45*	1010.31 ± 40.23**	1060.15 ± 39.17	1265.56 ± 42.16**
	Нейроны	1225.13 ± 45.15**	1425.96 ± 53.26*	1325.23 ± 46.27**	1535.12 ± 56.13*
	Комплексы	705.32 ± 40.23*	898.19 ± 53.44*	675.38 ± 31.71	785.29 ± 34.42*
<i>N</i>	Глия	1232.24 ± 32.52*	1128.30 ± 58.31*	1345.28 ± 33.25*	1226.24 ± 59.41*
	Нейроны	1326.26 ± 48.43**	1625.43 ± 62.19*	1428.17 ± 49.56**	1735.22 ± 58.32**
	Комплексы	292.39 ± 20.28	248.76 ± 22.24	314.26 ± 22.15	216.46 ± 24.28
<i>StL</i>	Глия	1503.24 ± 36.25*	1431.21 ± 65.77*	1646.12 ± 37.16*	1556.26 ± 66.17*
	Нейроны	2291.67 ± 60.09*	2004.26 ± 75.14*	2317.86 ± 62.25**	2146.29 ± 76.25**
	Комплексы	129.54 ± 15.34*	110.35 ± 18.33	131.26 ± 16.25	115.17 ± 19.26
<i>A</i>	Глия	1201.26 ± 42.30*	1373.35 ± 33.66*	1285.16 ± 43.45**	1425.47 ± 36.25**
	Нейроны	1597.96 ± 67.22**	1904.10 ± 93.29*	1726.26 ± 68.31**	2013.25 ± 94.26**
		1 столбец	2 столбец	3 столбец	4 столбец

Примечание: в первом столбце звездами обозначены достоверные различия со вторым столбцом; во втором столбце – 2 столбец с 4 столбцом; в третьем столбце – 3 столбец с 4 столбцом и в четвертом столбце – 4 столбец с 3 столбцом. * – $p \geq 0.05$, ** – $p \geq 0.001$.

Note: in the first column, the stars indicate significant differences with the second column; in the second column – 2 column with 4 column; in the third column – 3 column with 4 column and in the fourth column – 4 column with 3 column. * – $p \geq 0.05$, ** – $p \geq 0.001$.

у самцов больше в левом полушарии, а у самок поровну; нейронов и комплексов в этом поле больше у самцов и самок в левом полушарии, причем для комплексов у самок эта разница значительна.

В поле *Hv* и *M* по сравнению с *Ha* изменения незначительны, только в поле *M* несколько больше плотность нейронов.

В поле *N*, по сравнению с предыдущими полями, значительно больше глии, а также плотность нейронов и меньше комплексов. При этом всех структурных компонентов больше в правом полушарии, чем в левом и у самцов и самок.

В поле *StL* показатели СК сходны с полем *N*, только глии у самцов больше в правом полушарии, а у самок в левом. Нейронов больше в левом полушарии у самцов и самок. В поле *A* глии в целом больше, чем нейронов, при этом у самок и самцов их больше в левом полушарии.

Таким образом, у галки, по сравнению с сизым голубем, в полях *Ha*, *Hv* и *M* наблюдается большая плотность комплексов. Похожие закономерности и у галки, и у сизого голубя видим в полях *N* и *StL*, т.е. увеличение СК правого полушария по сравнению с левым. При этом в поле *N* глии почти в два раза больше у галки, чем у голубя. В поле *A* у галки больше глии, чем нейронов, а у голубя наоборот.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Класс птиц весьма обширен и разнообразен по своему составу, и виды находятся на разных уровнях филогенетического развития. Соответственно и развитие рассудочной деятельности у них неодинаково. Наименее развита рассудочная деятельность у голубе- и курообразных и наиболее у филогенетически

Таблица 2. Плотность структурных компонентов в конечном мозге галки (структурные элементы/мм²) или ст.эл./мм²
Table 1. The density of the structural components in the forebrain jackdaw (structural elements/mm²) or st.el./mm²

Поля	Структурные единицы	Самцы		Самки	
		Правое полушарие	Левое полушарие	Правое полушарие	Левое полушарие
<i>Ha</i>	Глия	1385.12 ± 73.34**	1595.44 ± 84.51*	1612.25 ± 85.27	1625.18 ± 86.25
	Нейроны	789.11 ± 44.29	878.73 ± 42.03	796.29 ± 45.61	926.31 ± 43.16*
	Комплексы	1154.15 ± 79.44**	1539.44 ± 93.28*	1528.64 ± 82.35**	1641.28 ± 94.28**
<i>Hv</i>	Глия	1456.26 ± 75.17**	1634.25 ± 91.38*	1685.16 ± 88.26*	1776.56 ± 89.34*
	Нейроны	878.95 ± 44.26	898.35 ± 43.04*	886.36 ± 45.92*	986.16 ± 44.35*
	Комплексы	1528.34 ± 93.13*	1617.56 ± 96.36*	1445.73 ± 91.63*	1526.34 ± 91.26*
<i>M</i>	Глия	1541.26 ± 78.15**	1794.28 ± 92.43*	1734.16 ± 89.25*	1854.35 ± 90.26*
	Нейроны	902.64 ± 50.34*	1058.87 ± 54.25*	1158.35 ± 56.28	1134.17 ± 55.36
	Комплексы	1648.25 ± 97.35*	1787.26 ± 98.25*	1565.84 ± 98.35*	1689.25 ± 95.64*
<i>N</i>	Глия	2605.33 ± 123.33**	2011.46 ± 117.21*	2526.44 ± 120.64**	2125.35 ± 118.35**
	Нейроны	1191.53 ± 60.05*	936.08 ± 58.46**	1221.35 ± 64.26**	1026.14 ± 61.25**
	Комплексы	798.87 ± 53.25*	393.71 ± 18.87*	525.84 ± 56.35*	486.54 ± 19.45*
<i>StL</i>	Глия	2018.74 ± 88.13*	1823.44 ± 98.03**	2226.58 ± 95.64*	2334.45 ± 119.36*
	Нейроны	1226.36 ± 64.26*	1335.26 ± 60.35	1256.85 ± 65.28*	1345.16 ± 61.25*
	Комплексы	629.95 ± 45.88**	351.63 ± 21.36*	596.59 ± 58.29**	410.56 ± 20.16*
<i>A</i>	Глия	2435.83 ± 122.22**	2703.78 ± 136.72*	2521.34 ± 113.25*	2654.17 ± 121.15*
	Нейроны	1084.33 ± 61.53*	1283.97 ± 70.61*	1156.45 ± 62.35**	1365.28 ± 62.56**
		1 столбец	2 столбец	3 столбец	4 столбец

Примечание. В первом столбце звездами обозначены достоверные различия со вторым столбцом; во втором столбце – 2 столбец с 4 столбцом; в третьем столбце – 3 столбец с 4 столбцом и в четвертом столбце – 4 столбец с 3 столбцом. * – $p \geq 0.05$, ** – $p \geq 0.001$.

Note. In the first column, the stars indicate significant differences with the second column; in the second column – 2 column with 4 column; in the third column – 3 column with 4 column and in the fourth column – 4 column with 3 column. * – $p \geq 0.05$, ** – $p \geq 0.001$.

молодых видов (врановые, совы, попугаи) [Зорина, Обозова, 2013].

Наши исследования показали, что у галки, птицы с высокоразвитой рассудочной деятельностью, по сравнению с голубем, асимметрия структурных элементов в конечном мозге больше. При этом у галки в полях *StL* и *A* плотность структурных компонентов достоверно больше в правом полушарии, а в полях *Ha*, *Hd* и *M* – в левом.

Исследования специфики межполушарной асимметрии у птиц показали следующие закономерности. Немецкими нейрофизиологами под руководством О. Güntürkün [1988] было проведено исследование “ногости” у домашних голубей *Columba livia domestica*. В связи с тем, что голуби не проявляют такой выраженной манипулятивной активности при питании, как попугаи, для изучения моторных предпочтений у голубей была разработана особая методика: в эксперименте пти-

цы одной ногой смахивали бумажную полоску, прикрепленную на кончик клюва. Было обнаружено отсутствие предпочтения одной из конечностей на групповом уровне, и более того, не было выявлено даже достоверных индивидуальных склонностей.

Австралийцы L. Rogers, L. Workman [1993] проверили эту гипотезу на домашних курах, для которых характерно активное использование конечностей при питании, однако не настолько выраженное, как у попугаев. При использовании методики, сходной с той, что была использована Гюнтуркюном, у этого вида была обнаружена “правоногость”, однако менее выраженная, чем “левоногость”, известная для попугаев.

Впоследствии орнитологи K. Bunch, G. Sullivan, D. Tomback [1983] при изучении питания у североамериканской кедровки *Nucifraga columbiana* обнаружили проявление ярко выраженных индивидуальных предпочтений:

извлекая семена из сосновых шишек, большинство птиц чаще пользовались правой задней конечностью.

L. Rogers, L. Workman [1993] также представили собственные результаты по 9 видам австралийских попугаев. Оказалось, что австралийские попугаи также преимущественно левоногие: 8 видов в эксперименте достоверно чаще пользовались левой ногой при питании, тогда как только один вид — *Tanygnathus megalorhynchus* — правой.

Таким образом, прослеживается определенная закономерность эволюции моторной асимметрии и развития рассудочной деятельности у птиц. При изучении моторной асимметрии у голубя — не наблюдается; курица — правоногая, хищные — правоногие; воробьинообразные — и правоногие, и левоногие, и попугаи — левоногие. К большому сожалению, почти не была исследована моторная асимметрия у вороновых птиц. По одному примеру североамериканской кедровки делать выводы преждевременно. По развитию рассудочной деятельности птицы распределяются аналогично: голубь — слабовыраженная рассудочная деятельность, курица значительно лучше решает задачи на экстраполяцию, чем голуби, хищные — лучше, чем куриные, и самой развитой рассудочной деятельностью обладают попугаи и вороновые птицы [Зорина, Обозова, 2013].

Наши исследования особенностей структуры в разных полушариях птиц показали, что в полях *Ha*, *Hv*, *Hdv*, производящих обработку зрительной информации, наблюдаются большие значения общей плотности распределения нейронов и нейроглиальных комплексов, средней площади нейронов и нейроглиальных комплексов, разнообразия классов нейронов в левом полушарии у обоих видов птиц. В полях *N*, *StL*, *A* показатели выше в правом полушарии.

При этом у галки по сравнению с сизым голубем наблюдаются меньшие значения общей плотности распределения нейронов, но большие значения данных показателей у комплексов.

У самок обоих видов по сравнению с самцами отмечена большая плотность распределения глии, нейронов и нейроглиальных комплексов.

ВЫВОДЫ

1. У галки, птицы с высокоразвитой рассудочной деятельностью, по сравнению с голубем, асимметрия структурных элементов в конечном мозге больше. При этом у галки в полях *StL* и *A* плотность структурных компонентов достоверно больше в правом полушарии, а в полях *Ha*, *Hd* и *M* — в левом.

2. Асимметрия самых важных модулей обработки информации — нейроглиальных комплексов — больше в поле *Hd* галки по сравнению с голубем.

3. У сизого голубя по сравнению с галкой наблюдается значительно большая асимметрия плотности нейронов в поле *M*, а также для вспомогательных, глиальных клеток в большинстве полей мозга.

4. В целом морфологические данные соответствуют этологическим. Так, у голубя, у которого нет предпочтения в использовании правой и левой конечностей, различия плотности структурных компонентов левого и правого полушарий незначительны. У галки не проводилось экспериментов по предпочтительному использованию правой и левой конечностей, однако известно, что североамериканская кедровка больше использует правую ногу. Соответственно у галки обнаружилась достоверно большая плотность структурных компонентов в дорсальных полях (*Ha*, *Hd*, *M*) левого полушария.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бианки В.Л., Филиппова Е.В. Асимметрия мозга и пол. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1997. 227 с.
- Бианки В.Л. Асимметрия мозга животных. Л.: Наука, 1985. 287 с.
- Блинков С.М., Глезер И.М. Мозг человека в цифрах и таблицах. Л.: Наука, 1964. 471 с.
- Богословская Л.С., Поляков Г.И. Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных. М.: Наука, 1981. 159 с.
- Воронов Л.Н., Алексеев В.В. К проблеме классификации нейронов стриатума конечного мозга птиц. Журн. высш. нерв. деят. 2001. 51 (4): 477–483.
- Воронов Л.Н. Морфофизиологические закономерности совершенствования головного мозга и других органов птиц. Монография. М.: Изд-во МГУ, 2003. 111 с.
- Воронов Л.Н. Особенности морфологического строения конечного мозга серой вороны и сизого голубя в связи с развитием их элементар-

- ной рассудочной деятельности // Журн. высш. нерв. деят. 1999. 49 (4): 684–688.
- Гилёв А.Н., Каренина К.А., Малашичев Е.Б. История изучения моторных асимметрий у птиц. Русский орнитологический журнал. 2011. (20): Экспресс-выпуск 664: 1151–1165.
- Зорина З.А., Федотова И.Б. Роль Wulst в решении экстраполяционной задачи у вороновых птиц. Журн. высш. нерв. деят. 1981. 31 (1): 185–196.
- 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) / Сост. И.И. Полетаева, З.А. Зорина. М.: Языки славянской культуры, 2013. 115–148.
- Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1986. 270 с.
- Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: Иностран. лит., 1954. 718 с.
- Смирнова А.А., Зорина З.А. Когнитивные способности птиц: обобщение, использование понятий, символизация: К 100-летию со дня рождения Л.В. Крушинского (1911–1984) / Сост. И.И. Полетаева, З.А. Зорина. М.: Языки славянской культуры, 2013. 148–168.
- Спрингер С., Дейч Г. Левый мозг, правый мозг. М.: Мир, 1983. 256 с.
- Baciadonna L., Zucca P., Tommasi L. Posture in ovo as a precursor of footedness in ostriches (*Struthio camelus*). Behav. Proc. 2010. 83 (1): 130–133.
- Bunch K.G., Sullivan G., Tomback D.F. Seed manipulation by Clark's Nutcracker. *Condor* 1983. 85: 372–373.
- Brown C., Magat M. Cerebral lateralization determines hand preferences in Australian parrots. *Biol. Lett.* 2011. 110–125.
- Gagliardo A., Odetti F., Ioale P., Pecchia T., Vallortigara G. Functional asymmetry of left and right avian piriform cortex in homing pigeons' navigation. *Eur J Neurosci.* 2005. Jul.; 22 (1). 189–94.
- Güntürkün O., Kesch S., Delius J.D. 1988. Absence of footedness in domestic pigeons. *Anim. Behav.* 36 (2): 602–604.
- Freund N., Valencia-Alfonso C., Kirsch J., Brodmann K. Asymmetric top-down modulation of ascending visual pathways in pigeons. *Neuropsychologia.* 2016. Mar: 83: 37–47.
- Martinho A., Biro D., Guilford T., Gagliardo A., Kacelnik A. Asymmetric visual input and route recapitulation in homing pigeons. *Neuropsychologia.* 2016. Mar: 83: 37–47.
- Ogle W. On dextral pre-eminence. *Transactions of the Royal Medical and Chirurgical Society of London.* 1871. 54: 279–301.
- McNeil R., Rodriguez R. J., Figuera D.M. Handedness in the brown-throated parakeet *Aratinga pertinax* in relation to skeletal asymmetry. *Ibis* 1971. 109: 493–497.
- Newton I. The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches. *Ibis.* 109: 33–98. *Proc Biol Sci.* 2015. Oct 7; 282.
- Malashichev Y.B., Wassersug R.J. Left and right in the amphibian world: which way to develop and where to turn? *BioEssays.* 2004. 26: 512–522.
- Magat M., Brown C. Laterality enhances cognition in Australian parrots. *Proc. Royal Soc.: Biol. Sci.* 2009. 276: 4155–4162.
- Rogers L.J., Workman L. Footedness in birds. *Anim. Behav.* 1993. V. 45. P. 409–411.

STUDY OF THE ASYMMETRY OF THE FOREBRAIN OF THE JACKDAW AND THE PIGEON DEPENDING ON THE DEVELOPMENT OF THEIR RATIONAL ACTIVITY

L. N. Voronov^{a,#} and N. V. Alekseeva^a

^a Department of Biology and Fundamentals of Medical Knowledge of Chuvash State Pedagogical University I.Y. Yakovleva, Cheboksary, Russia

[#] e-mail: Lnvoronov@mail.ru

The asymmetry of structural elements in the forebrain of a jackdaw, a bird with a highly developed rational activity, is bigger in comparison with a pigeon. Moreover, the density of the structural components of a jackdaw is authentically bigger in the right hemisphere in the fields *StL* and *A*, and it is bigger in the left one in the fields *Ha*, *Hd* and *M*.

Keywords: bird, brain, asymmetry, glia, neurons, neuroglial complexes