2381 TARESS-1859 Русский орнитологический журнал The Russian Journal of Ornithology Издаётся с 1992года

Том ХХХІІІ

Экспресс-выпуск • Express-issue

# 2024 No 2381

# СОДЕРЖАНИЕ

- 71-79 К 75-летию со дня рождения Александра Владимировича Андреева (1948-2020): воспоминания якутских орнитологов. Н . И . Г Е Р М О Г Е Н О В , А . П . И С А Е В , Н . А . Н А Х О Д К И Н
- 80-93 Птицы-дуплогнездники заброшенных воинских частей юго-запада Приморского края и влияние на них травяных палов. Д . А . Б Е Л Я Е В ,  $\,$  Ю . Н . Г Л У Щ Е Н К О
- 94-115 Сравнительный анализ строения мозга и когнитивных способностей птиц. Л. Н. В О Р О Н О В , Г. В . В О Р О Н О В А
- 116-130 Кризис традиционных представлений об изменчивости: на пути к новой парадигме. О . Н . Т И Х О Д Е Е В

Редактор и издатель А.В.Бардин Кафедра зоологии позвоночных Санкт-Петербургский университет Россия 199034 Санкт-Петербург Русский орнитологический журнал The Russian Journal of Ornithology Published from 1992

> Volume XXXIII Express-issue

# 2024 No 2381

## CONTENTS

- $71\mbox{-}79 \begin{tabular}{ll} To the 75th anniversary of the birth of Alexander Vladimirovich Andreev (1948-2020): memories of Yakut ornithologists. \\ N.\,I.\,G\,E\,R\,M\,O\,G\,E\,N\,O\,V\,, \quad A.\,P.\,I\,S\,A\,E\,V\,, \\ N.\,A.\,N\,A\,K\,H\,O\,D\,K\,I\,N \end{tabular}$
- 80-93 Hollow-nesting birds of abandoned military camps in the southwest of Primorsky Krai and the influence of grass fires on them. D . A . B E L Y A E V , Y u . N . G L U S C H E N K O
- $94\text{-}115 \quad \begin{array}{ll} \text{Comparative analysis of the brain structure and cognitive abilities} \\ \text{of birds.} \ \ L\ .\ N\ .\ V\ O\ R\ O\ N\ O\ V\ ,} \quad G\ .\ V\ .\ V\ O\ R\ O\ N\ O\ V\ A \end{array}$
- $116\text{-}130 \quad \begin{array}{l} \text{Crisis of the traditional variability concept:} \\ \text{on the way to a new paradigm.} \quad \text{O.N.TIKHODEYEV} \end{array}$

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

# К 75-летию со дня рождения Александра Владимировича Андреева (1948-2020): воспоминания якутских орнитологов

### Н.И.Гермогенов, А.П.Исаев, Н.А.Находкин

Николай Иванович Гермогенов, Аркадий Петрович Исаев. Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия. E-mail: sterkh-yrcu@mail.ru; isaev\_ark@rambler.ru Николай Александрович Находкин. Якутск, Россия

Поступила в редакцию 25 декабря 2023

16 августа 1982 года. Огромный актовый зал Московского государственного университета. Мы, якутские орнитологи, среди которых был и я, присутствуем на открытии XVIII Международного орнитологического конгресса, президентом которого был финский орнитолог профессор Ларс фон Хаартман (1919-1998), генеральным секретарём – доктор биологических наук профессор Валерий Дмитриевич Ильичёв (1937-2013), а советский организационный комитет возглавил академик Владимир Евгеньевич Соколов (1928-1998). Работой одного из очередных заседаний Конгресса уверенно руководил молодой человек. Им был Александр Владимирович Андреев, которому тогда не исполнилось ещё и 34 лет. Случай беспрецедентный для подобного рода форумов не только в СССР, но и в современной России. По меркам того, да и нынешнего времени, это возраст молодого специалиста. Предоставление А.В.Андрееву столь высокой трибуны могло значить только одно – доверие и признание его как высококвалифицированного орнитолога, представителя нового направления науки, зародившейся на стыке экологии, этологии и физиологии, охватывающей вопросы энергетического баланса птиц, сезонной и суточной регуляции их жизненного цикла на разных этапах онтогенеза. К этому времени Александр Владимирович защитил кандидатскую диссертацию «Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики» (1977) и выпустил свою первую монографию с таким же названием (1980), а в 1982 году стал Лауреатом премии Ленинского комсомола. Как отмечает В.Д.Ильичёв (1982), на Конгрессе особенно большой интерес в области биоэнергетики птиц вызвали доклады Д.Кинга (США), Р.Потапова и А.Андреева, В.Дольника и Т.Ильиной, Т.Воробьёвой (СССР) и ряда других орнитологов о бюджетах времени и энергии, энергетической характеристике локомоторной и других функций у птиц в условиях различных климатических зон.

С того года и началась наша дружба и тесное научное сотрудничество с Александром Владимировичем Андреевым. Первое, что нас обоих интересовало — это приборное обеспечение исследований по изучению

активности птиц в разные фазы их гнездового цикла, в том числе интенсивности и условий насиживания кладки. В рамках Комсомольскомолодёжного творческого коллектива под руководством Андреева над этой проблемой мы работали с сотрудниками таких институтов Якутского филиала Сибирского отделения АН СССР, как Институт космофизических исследований и аэрономии и Институт физико-технических исследований проблем Севера. Нас, якутских орнитологов, интересовали приборы, Сашу – детали, поскольку приборы он делал в Магадане сам. В это время он мастерил приёмники, фиксирующие перемещения птиц. С помощью одного из таких самодельных приборов – актографа насиживания кладки, нами был получен огромный массив данных, который до сих пор обрабатывается и материалы анализа опубликованы всего лишь по нескольким модельным видам (кукша, кедровка и др.).

В 1980-е годы Никита Гаврилович Соломонов и Александр Владимирович Андреев заложили основы нового направления региональной орнитологии, связанного с исследованием биоэнергетики птиц Якутии. Уже в 1988 году состоялась успешная защита первой кандидатской диссертации, представленная Николаем Александровичем Находкиным на тему «Эколого-физиологические аспекты адаптации зимующих воробычных птиц Центральной Якутии».

Неоднократно бывая в эти годы в Магадане, будучи командированным в Институт биологических проблем Севера, где работал Саша, я обычно останавливался в гостеприимной дружной семье Андреевых, попадая под опеку её радушной хозяйки Киры Вадимовны и их очаровательных детишек — Даши и Феди.

Для апробирования датчиков и способов их крепления на теле птицы мы ловили на чердаке дома голубей, ездили на зимний стационар под Магаданом, где проводились экспериментальные работы. Поездки в Магадан к Андреевым запомнились не только этим. Как-то мы несколько дней долбили стену отбойным молотком, чтобы пробить вход в приобретённую ими квартиру, находящуюся на том же этаже, но в соседнем подъезде. С расширенной таким образом квартирой был связан курьёзный случай, описанные ниже в воспоминаниях Н.А.Находкина.

Нас связывали не только разработка приборов, рецензирование отчётов и публикаций, но и экспедиционные разъезды. Во времена Советского Союза попасть на Колыму самолётом можно было только через Якутск, и Саша и его коллеги во время транзитных остановок пережидали время у нас в Институте в лаборатории зоологии.

Незадолго до пандемии COVID-19 почти всё лето на нашем стационаре близ Якутска занимался исследованием экологии певчего сверчка аспирант А.В.Андреева — Юрий Александрович Слепцов. Плодотворное сотрудничество объединяет наших и магаданских орнитологов, продолжателей исследований А.В.Андреева по изучению гусеобразных, и в

рамках международного сотрудничества. За вклад, который внёс Александр Владимирович Андреев в познание фауны и экологии птиц Якутии и всего Северо-Востока Азии, он внесён в Энциклопедию Якутии (Гермогенов 2023).

Николай Иванович Гермогенов, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующий группой популяционной экологии птиц отдела зоологии Института биологических проблем криолитозоны СО РАН

Занимаясь изучением тетеревиных птиц, хочу более подробно остановиться на работах Александра Владимировича Андреева по этой группе птиц. В 1970-х годах известный орнитолог Роальд Леонидович Потапов (1933-2018) увлёк молодого Андреева изучением экологии тетеревиных птиц. Вот что он писал о своём учителе в связи с его 85-летием: «Общий интерес к биологии наших "диких кур" сделал одного из нас внимательным и добрым наставником, другого – старательным учеником, а скоро – и друзьями на многие-многие годы» (Андреев 2018). В дальнейшем Александр Владимирович выполнил великолепные исследования по экологии и адаптации этих птиц. Его работы являются эталоном поистине научного подхода для всех исследователей, изучающих представителей этого семейства. Следует отметить, что монография Андреева «Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики» (1980) является моей настольной книгой, к которой время от времени обращаюсь и поныне. Им выполнено много оригинальных исследований по вопросу энергии существования тетеревиных птиц. Весьма интересные данные получены по динамике популяций тетеревиных птиц и вскрыты причины флуктуаций их численности. В своих экспериментальных исследованиях он умело использовал различные сложные приборы, инструментальные и другие методы, в том числе им самим изобретённые. Благодаря таким его талантам, Александром Владимировичем сделан в этом направлении науки настоящий «прорыв». Например, на примере белой куропатки им открыта и изучена связь между показателями белкового обмена и выживанием особей. Впервые Андреевым методом длительного радиотелеметрического прослеживания изучены особенности биологии каменного глухаря в период размножения и зимняя жизнь азиатской дикуши. Он был превосходным полевиком, который проводил длительные наблюдения в экстремальных условиях: исследования адаптации птиц в пятидесятиградусные морозы, наблюдение в природе за отдельными особями в течении суток и более и др. Так, Александр Владимирович рассказывал, что со своим напарником в зимний период за одной дикушей непрерывно ходил в течение двух суток и благодаря этому были сделаны очень интересные наблюдения. Так, на полёт дикуши тратили всего несколько секунд и для кормёжки меняли лишь несколько деревьев, где больше дремали, чем кормились.

Широко известны работы Андреева не только фундаментального, но и прикладного характера. Так, Александр Владимирович является одним из организаторов первого в Магаданской области национального парка «Черский». Как рассказывал мне Андреев, этот парк просто жизненно необходим и создан для сохранения природных комплексов всего Северо-Востока России. Отрадно отметить, что парку решили присвоить имя Александра Владимировича Андреева. Им в 2013 году издана монография «Эталоны природы Охотско-Колымского края», где автор рассматривает экологические проблемы края, связанные с нефтедобычей. Это показывает гражданскую позицию Александра Владимировича как принципиального и независимого человека, горячо любящего и тонко понимающего природу края.

В середине 1990-х годов мне приходилось общаться с одним из учеников А.В.Андреева – Сергеем Вячеславовичем Дровецким, с которым у нас были общие интересы по изучению рябчика. Мне запомнились его рассказы, как Андреев мог пешком или на лыжах пройти очень большие расстояния. Даже на склоне лет Александр Владимирович был в хорошей физической форме, оставался неутомимым путешественником, участвовал в экспедициях в Гималаи. Про его исключительную выносливость с особым восхищением рассказывал мне бывший начальник инспекции охраны природы Нижнеколымского района Григорий Иванович Вельвин. По его словам, в молодости Андреев во время экспедиции в Омолоне зимой пешком прошёл 500 км. Когда об этом рассказал самому Александру Владимировичу, он от души посмеялся и сказал, что это преувеличение и прошёл он примерно в два раза меньше и только потому, что должен был успеть в аспирантуру, а вертолёт не прилетал. Рассказывая о своих нижнеколымских приключениях, он вспомнил, что местные жители однажды признали его за шамана. А дело было так. Когда они с проводником шли по тундре, где-то на полпути пошёл дождь со снегом, поднялся туман, видимость стала минимальной и попутчик, который знал местность, растерялся и не знал, куда держать путь. Тогда Андреев повёл его по маршруту сам, и они вышли к намеченному пункту. После этого случая по всей Нижней Колыме распространился слух об удивительных способностях Александра Владимировича находить дорогу в любую непогоду. Сам он объяснил мне этот случай просто тем, что он ориентировался по карте. На этом участке пути были озёра, и следуя карте можно было продвигался между ними, слушая шум волн: где больше слышен шум, там озеро большое, где меньше – небольшое.

Вообще же Александр Владимирович был прекрасным рассказчиком и с особой теплотой любил вспоминать свои нижнеколымские экспедиции и друзей, которых он там приобрёл. Осенью 2020 года при нашем последнем телефонном разговоре Андреев рассказал, что был в экспедиции на Омолоне и наконец-то встретился с друзьями, с которыми он не общался лет тридцать.

В большой статье «Памяти Александра Владимировича Андреева (12.11.1948 – 07.12.2020)» (Боркин и др. 2021), опубликованной в «Зоологическим журнале», А.В.Андреев представлен как романтик Севера: «По своему жизненному типажу, цельности характера и в какой-то мере даже по внешнему облику, к тому же как истый исследователь Севера, Александр Владимирович очень напоминал мужественных и бесстрашных героев Джека Лондона, американского писателя, любимого им и нами с детства». Приверженность Александра Владимировича к романтизму проявлялась в его действиях: вместе с женой Кирой Вадимовной встречали Новый год на его любимом стационаре в долине реки Омчик, в лютые морозы он ходил на зимние маршруты, увлечённо фотографировал и многое другое.

А.В.Андреев был активным популяризатором науки: вёл передачи на местном телевидении, публиковался в научно-популярных журналах, снимался в документальных фильмах. Например, в фильме Светланы Быченко «Глухариные сады» (2014) Александр Владимирович доходчиво рассказывает зрителям о сложных механизмах поведения каменных глухарей в период размножения. Следует отметить, что такие подробные киносьёмки разных сторон жизни каменного глухаря были проведены впервые.

Александра Владимировича Андреева мы знали не только как крупного учёного-орнитолога, великолепного полевика, но и как доброго друга-наставника. Он помог многим молодым специалистам встать на ноги, и некоторые ученики Андреева стали крупными учёными. Так, в 2011 году на конференции в США я познакомился с профессором Евгением Роальдовичем Потаповым (сыном Роальда Леонидовича Потапова), который является признанным во всем мире специалистом по хищным птицам. Он был учеником Александра Владимировича и будучи молодым исследователем работал под его руководством в низовьях Колымы. Евгений с особой теплотой и уважением отзывался об Андрееве как о человеке широкой души, пытливого ума, образца творческого отношения к науке.

Огромную и неоценимую помощь Александр Владимирович Андреев оказал и мне в становлении как исследователя. В начале пути в науку мне попалась совместная статья А.В.Андреева и Х.Линдена статья о зимней экологии глухаря, которая, по сути, определила направление моих будущих исследований. Будучи аспирантом, в 1990 году я ездил к

А.В.Андрееву в Магадан, и с тех пор мы постоянно были на связи, я получал консультации и дельные советы. Александр Владимирович, выступая официальным оппонентом моей докторской диссертации (Исаев 2014), был первым, кто подробно ознакомился с её черновым вариантом. Как он рассказывал, во время его стационарных работ на острове Талан лето выдалось дождливым и у него хватало времени основательно посидеть над моей рукописью. Его справедливые замечания и мудрые советы помогли довести работу «до ума».

В качестве эксперта А.В.Андреев принимал участие в инспекции соколиного питомника «Мурас» (Киргизия). После этих работ у него возник план организации широкомасштабных исследований хищных птиц на всему Северо-Востоку России. О своих планах об этом Андреев нам рассказывал, когда в 2014 году по приглашению члена-корреспондента РАН Никиты Гавриловича Соломонова приезжал в Якутск. Впоследствии по рекомендации Андреева меня привлекли в качестве эксперта по хищным птицам в Рабочую группу при Минприроды Российской Федерации. Спустя время можно сказать, что планы Андреева послужили своеобразным толчком к действию, и мы приступили к исследованиям этой группы птиц.

Александр Владимирович Андреев был замечательным другом и наставником, его любили и глубоко уважали друзья, коллеги и все, с кем ему приходилось общаться. Светлая память о нём как о крупном учёном и незаурядном человеке сохранится вечно в наших сердцах.

Аркадий Петрович Исаев, доктор биологических наук, заведующий отделом зоологии Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

В 1980 году я закончил учёбу на биолого-географическом факультете Якутского государственного университета и начал работать лаборантом в Институте биологии ЯФ СО АН СССР. Темой моих исследований были эколого-физиологические адаптации птиц к экстремальным климатическим условиям. Как раз в том году была издана монография Александра Владимировича Андреева «Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики» (1980), за которую он был удостоен премии Ленинского комсомола. Она сразу же стала моей настольной книгой. Я ещё не был лично знаком с А.В.Андреевым, но он уже был непререкаемым авторитетом и примером. Работая в Магадане в таких же экстремальных условиях, он добился выдающихся результатов. Молодой и энергичный, он собрал коллектив единомышленников, увлечённых и талантливых спе-

циалистов. В те годы зимние температуры в Якутске часто подолгу опускались ниже минус 50°С. Я исследовал адаптации мелких воробьиных птиц в уличных вольерах, ставил эксперименты по балансу энергии при разных температурах, научились измерять потребление кислорода в масс-спектрометре.

От моего руководителя Никиты Гавриловича Соломонова Александр Владимирович Андреев узнал о моём существовании и проводимых мною экспериментальных работах с воробьиными птицами. Однажды зимой он неожиданно прилетел в Якутск. Я, конечно, был очень рад знакомству со своим кумиром. Он уже был заместителем директора Института биологических проблем Севера в Магадане. Мы долго беседовали, у нас было много общих тем. Я проводил эксперименты в Ботаническом саду в старом здании вивария, огороженном высоким забором. Там я своими руками построил вольеры, делал специальные клетки для птиц со счётчиками активности, газоанализатором. Здание было старым, обветшавшим, там раньше было полно крыс, которых я еле истребил. Клетки с птицами стояли на стеллажах. Я неделями проводил эксперименты. Обычно с вечера ставил эксперименты в старом здании вивария, а ночевал в лабораторном домике примерно в 200 метрах, через лесок. Когда с А.В.Андреевым мы поставили эксперименты, он так увлёкся, что остался в виварии, сказал, что ещё поработает, а я пошёл в лабораторию ставить чай и готовить ночлег. Потом, замотавшись, в ожидании Александр Владимирович уснул. Проснулся утром от приезда институтской машины. Вошли Н.Г.Соломонов и другие товарищи, спрашивают, а где Александр Владимирович? Я ответил, что не пришёл с вивария. Пошли туда. Оказывается, Андреев притулился между стеллажами и крепко спал – настолько он увлекался делом и был неприхотлив к бытовым условиям. Конечно, коллеги меня потом долго упрекали: что за лаборант такой, к нему приехал замдиректора института, а он заставил ночевать его между клеток...

В культуре речи Александра Владимировича Андреева ясно ощущалась интеллигентность ленинградца. В моем представлении тогда ленинградские орнитологи были лидерами в биоэнергетике, экологической физиологии птиц. Всегда отмечал какие-то изысканные манеры, речь, например Виктора Рафаэльевича Дольника (1938-2013) и его коллег. После совместных экскурсий по тайге Андреев очень много писал в полевом дневнике. Я удивлялся. Сам я просто отмечал, что видел то-то, такие-то виды птиц и всё. А у него дневник был полон наблюдений — от видового разнообразия растений до тонкостей поведения птиц. Меня тогда буквально поражали его изысканный слог, богатый словарный запас и обширные знания. В какой-то мере эта его интеллигентность сковывала нас. Мы то привыкли простым языком общаться. Но однажды, в его очередной приезд в Якутск, мы поехали поохотиться на зайцев. С

нами был Геннадий Прокопьевич Ларионов. Получилось так, что выскочил заяц и между кустов помчался в сторону Андреева. Раздались два выстрела, а потом крик: «Ушёл...». Тогда мы переглянулись с Прокопычем, выдохнули — наш человек.

По рабочим делам я несколько раз ездил в Магадан. В Институте биологических проблем Севера ДВО РАН проходила апробация и предзащита моей кандидатской диссертации. Познакомился с коллегами орнитологами — Евгением Роальдовичем Потаповым, Александром Владимировичем Кондратьевым и другими. Вместе с молодыми коллегами жил в общежитии на лыжной базе. Был и на их полевой базе по Магаданской трассе, где проводились наблюдения за токованием каменных глухарей. А.В.Андреев внимательно следил за моими исследованиями, давал очень ценные советы, была заметна его заинтересованность в развитии исследований экологической физиологии птиц в экстремальном климате. В Магадане я часто бывал у него дома. Они как-то интересно соединили две квартиры и имели выход в разные подъезды. Сначала даже был в замешательстве: один раз вошли в один подъезд, я его точно запомнил, но на другой день зашли в квартиру с другого подъезда.

Как-то зимой прилетели в Магадан с Аркадием Петровичем Исаевым. На такси с аэропорта доехали до центральной гостиницы, по-моему, тоже с названием «Магадан». Свободных мест, как обычно, не было, и вдруг с улицы зашли молодые люди. Спрашивают, вы же из Якутии, двое? Вот вы где, а мы подготовили гостиницу и вас везде ищем. Мы очень удивились, вроде нас никто не должен был встречать, но поехали. Нас увезли в темноте к странному зданию, которое было всё в решётках. Когда заходили, за нами захлопывались решётки и на дверях. Оказывается, местные следователи ожидали двух коллег из Якутска и нас перепутали. Поселили в какой-то ведомственной гостинице у СИЗО. Хорошо, что якутские следователи вообще не приехали и мы без проблем прожили там всю командировку. Зато когда из города нас подвозили на пойманной на улице машине, водители, подъехав к следственному изолятору, отказывались принимать оплату.

Александр Владимирович Андреев с коллегами много работал на Чукотке, в Якутии в низовьях Колымы. Там в летнее время было сложно с авиабилетами и доставками грузов, возникали вопросы с погранзоной или с администрациями улусов. Тогда я уже руководил республиканской Службой спасения, и когда Александр Владимирович обращался с вопросами по логистике организации полевых экспедиций на Колыму, я, конечно, с удовольствием старался решить возникающие вопросы.

Последнее наше общение с Александром Владимировичем было в 2016 году. Я организовывал экспедицию Русского географического общества «Полюс холода соединяет океаны», от устья реки Охота добирался на лодках до устья Индигирки. Есть удивительная река Делькю,

которая впадает в два океана, вот по протокам этой реки мы и путешествовали. Мне было интересно, насколько в орнитологическом плане исследован бассейн рек Охота и Охота-Куйдусунская. Александр Владимирович дал ценные советы, даже прислал аудиозаписи голосов птиц, так как в густой листве их сложно заметить. Во время той экспедиции нам удалось обнаружить семь жилых гнёзд белоплечего орлана, наблюдать рыбного филина.

В моей памяти Александр Владимирович остаётся примером настоящего учёного с мировым именем. Очень интеллигентный, энциклопедически образованный и опытный полевик. Я очень рад судьбе, что был знаком и дружил с таким неординарным человеком.

Николай Александрович Находкин, кандидат биологических наук, Почётный полярник Российской Федерации, Лауреат премии Русского географического общества

Работа выполнена в рамках Проекта «Популяции и сообщества животных водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий» (тема № 0 297-2021-0044, ЕГИСУНИОКТР №121020500194-9).

#### Литература

- Андреев А.В. 1977. *Адаптации птиц к зимним условиям Субарктики*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: 1-22.
- Андреев А.В. 1980. Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики. М.: 1-176.
- Андреев А.В. 1993. Экологическая энергетика и адаптивные стратегии северных птиц. Автореф. дис. докт. биол. наук. Л. 1-42.
- Андреев А.В. 2018. Роальд Леонидович Потапов (к 85-летию со дня рождения) // Рус. орнитол. журн. 27 (1559): 357-366. EDN: YLBAZC
- Андреев А.В., Линден X. 1986. Зимняя энергетика глухаря в Лапландии // *Актуальные про- блемы орнитологии*. М.: 49-70.
- Боркин Л.Я., Кондратьев А.В., Соколов Л.В. 2021. Памяти Александра Владимировича Андреева (12.11.1948 07.12.2020) // Зоол. журн. **100**, 6: 711-720.
- Гермогенов Н.И. Андреев Александр Владимирович (орнитолог, эколог; 1948-2020) // Электронная энциклопедия Якутии. http://opac.nlrs.ru/enc/
- Ильичёв В.Д. 1982. Орнитология на современном этапе. XVIII Конгресс в Москве, 16–25 августа 1982 г. // Вести. АН СССР 7: 113-121.
- Исаев А.П. 2014.  $Тетеревиные \ nmuцы \ Якутии: распространение, численность, экология.$  Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск: 1-38.
- Находкин Н.А. 1988. Эколого-физиологические аспекты адаптации зимующих воробыных птиц Центральной Якутии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: 1-24.



# Птицы-дуплогнездники заброшенных воинских частей юго-запада Приморского края и влияние на них травяных палов

# Д.А.Беляев, Ю.Н.Глущенко

Дмитрий Анатольевич Беляев. Приморский государственный аграрно-технологический университет, Уссурийск, Россия. Объединённая дирекция государственного природного биосферного заповедника «Кедровая падь» и национального парка «Земля леопарда» им. Н.Н.Воронцова, Владивосток, Россия. E-mail: d\_belyaev@mail.ru

Негорий Николаевич Глущенко. Тихоокеанский институт географии ДВО РАН,
Владивосток, Россия. E-mail: yu.gluschenko@mail.ru

Поступила в редакцию 15 декабря 2023

Птицы-дуплогнездники представляют собой довольно большую и разнородную в систематическом плане группу. Гнездование в дуплах предоставляет таким видам как преимущества – защищённость потомства от большинства хищников, так и недостатки (Поливанов 1981). Так, одним из факторов, которые ограничивают рост популяций птиц-дуплогнездников является недостаток подходящих для выведения птенцов гнездовых убежищ. Как правило, в лесах имеется довольно большое количество дупел, однако лишь около 35% от их общего числа занимаются птицами (Поливанов 1981). Птицы-дуплогнездники предъявляют жёсткие требования к гнездовому убежищу, поэтому большинство имеющихся в природе дупел им не подходит. В связи с этим среди дуплогнездников существует сильная конкуренция за подходящие дупла между особями как одного, так и разных видов. К этому добавляется конкуренция со стороны других животных, поселяющихся в дуплах – летяги *Pteromys* volans, белки Sciurus vulgaris, азиатского бурундука Eutamias sibiricus, шершней Vespa spp., муравьёв Formicidae, куньих Mustelidae, летучих мышей и др. (Поливанов 1981; Дорофеев 1999; Родимцев 2005; Фетисов 2018; наши данные).

Антропогенное воздействие на окружающую среду как правило оказывает негативное влияние на популяции птиц-дуплогнездников — например, при санитарных рубках леса уничтожаются дуплистые деревья, что ещё сильнее лимитирует возможность размножения дуплогнездников (Формозов 1981). Кроме рубок, на количество дуплистых старых деревьев огромное влияние оказывают природные пожары, как лесные, так и травяные, в результате которых такие деревья сгорают или усыхают и со временем падают (Бромлей, Нечаев 1976; Глущенко 1988; Глущенко, Бочарников 1989; Курдюков, Волковская-Курдюкова 2012; Фетисов 2017б). На Дальнем Востоке проблема природных пожаров издавна стоит очень остро, губительное влияние их на леса и луговые

ландшафты Приморья отмечались ещё первыми исследователями края, такими как Н.М.Пржевальский и В.К.Арсеньев (Бромлей, Нечаев 1976). Актуальности эта проблема не потеряла до сегодняшнего дня: за период 2009-2020 годов в Приморском крае было зафиксировано 4562 лесных пожара, выгоревшая площадь составила 487472 га, а основной причиной возгорания остаётся антропогенный фактор (Матвеева 2021). На землях только Уссурийского лесничества за 11 лет (2010-2021) выгорело 50194 га (Данилова, Войко 2022). Пожароопасный период в крае обычно длится практически всё тёплое время года — с середины апреля до середины октября (Данилова, Войко 2022), но в ряде случаев возгорания происходят как раньше, так и позже этих сроков: нередко пожары начинаются сразу после схода снегового покрова, а если зима выпадает малоснежная, то и в течение зимнего времени (Юдин, Юдина 2007).

Травяным пожарам обычно уделяется меньше внимания, чем лесным, а между тем, они очень сильно влияют на экосистемы, особенно на сообщества открытых пространств (рис. 1).



Рис. 1. Весенний травяной пал. Окрестности села Красный Яр, Уссурийский городской округ. 16 апреля 2022. Фото Д.А.Беляева

На травяные пожары приходится бо́льшая часть ландшафтных пожаров в весеннее время (Глушков и др. 2021). Однако в официальную статистику по ландшафтным пожарам они, как правило, не попадают, поскольку «положение, согласно которому случаи горения сухой травы рассматривались как загорания, не подлежащие официальному статистическому учёту, исключено из действующего законодательства только в октябре 2018 года, а положение, согласно которому пожары в лесах на землях сельскохозяйственного назначения, землях запаса и некоторых других не рассматривались и не учитывались как лесные пожары, исключено из действующего законодательства только в январе 2021 года» (Глушков и др. 2021, с. 10). Как правило, эти пожары имеют антропогенное происхождение: чаще всего таким образом пытаются очистить поля и пастбища от отмершей растительности, ошибочно полагая, что так можно улучшить травяной покров (Бромлей, Нечаев 1976), либо пытаются оградить населённые пункты от палов, как ни парадоксально это звучит (по принципу: «лучше я сам сожгу эту траву, чем другие в моё отсутствие»), либо это поджигают дети и подростки из шалости. Часто поджогами сухой травы занимаются сборщики металлолома и папоротника-орляка. Эти пожары очень скоротечны, распространяются очень быстро, имеют обычно низкую интенсивность, но служат причиной возникновения всех остальных видов пожаров. Как правило, такие пожары действуют на очень значительных площадях с огромной протяжённостью горящей кромки (Головкина, Беляев 2020).

Опасность сельскохозяйственных палов заключается в том, что они способны вспыхнуть от любой искры. Огонь возникает моментально и распространяется на открытых участках с сухой растительностью со скоростью примерно 5 км/ч (Головкина, Беляев 2020), а при сильном ветре — до 8-10 км/ч (Юдин, Юдина 2007). Травяные пожары нередко приводят к пожарам в лесах и на торфяниках (Головкина, Беляев 2020; Глушков и др. 2021). Очень сильно от травяных палов страдают птицы открытых и околоводных пространств Приханкайской низменности (Глущенко 1988; Глущенко, Бочарников 1989; Курдюков, Волковская-Курдюкова 2012; Юдин, Юдина 2007). В частности, травяные и тростниковые пожары приводят к значительному ухудшению гнездовых стаций таких видов, как японский *Grus japonicus* и даурский *G. vipio* журавли, тростниковая сутора *Paradoxornis polivanovi*, фазан *Phasianus colchicus*, практически всех водоплавающих птиц (Глущенко 1988; Глущенко, Бочарников 1989; Юдин, Юдина 2007).

В результате ежегодного повреждения огнём выпадают крупные деревья, которые служат основой для гнёзд дальневосточного аиста *Ciconia boyciana* и орлана-белохвоста *Haliaeetus albicilla* (Глущенко 1988; Глущенко, Бочарников 1989; Курдюков, Волковская-Курдюкова 2012; Юдин, Юдина 2007; Юдин 2015). Наиболее губительны так называемые средневесенние палы с момента полного снеготаяния и до появления молодой травянистой растительности (примерно с 6 по 22 апреля). В это время растительная ветошь быстро высыхает и легко загорается, гибнут гнёзда наземно-гнездящихся видов птиц, моллюски, членистоногие, млекопитающие, сгорают семена и корневища растений, а выгоревшие участки становятся непригодными для обитания животных до тех пор, пока не отрастёт на должную высоту новая трава (Бромлей, Нечаев 1976; Юдин, Юдина 2007; Юдин 2015). Надо сказать, что травяные пожары оказывают не только негативное влияние. Положительным моментом

является то, что травяные пожары поддерживают существование необходимого ряду птиц для обитания или добывания корма редкого травостоя. Из 38 видов птиц открытых пространств Приханкайской низменности для 23 нужны частые либо более редкие травяные пожары (Курдюков, Волковская-Курдюкова 2012). Для многих лесных животных пожары на небольших площадях также улучшают условия обитания, делая лесные угодья более мозаичными (Формозов 1981; Пушкин, Машкин 2014). Однако сплошное ежегодное выжигание растительности на больших площадях ведёт к резкому ухудшению защитных свойств данных биотопов (Бромлей, Нечаев 1976; Формозов 1981; Глущенко 1988; Глущенко, Бочарников 1989; Юдин, Юдина 2007; Юдин 2015).

Нами с 2022 года проводится обследование заброшенных воинских частей на юго-западе Приморского края как мест обитания позвоночных животных, в первую очередь птиц. Некоторые результаты были опубликованы ранее (Беляев и др. 2023; Комарькова, Беляев 2023; Мадреимов и др. 2023). В основном наше внимание было сосредоточено на птицах, заселяющих непосредственно руины построек военных городков. Однако нельзя не обратить внимание на птиц, обитающих в дуплах деревьев, которые были высажены для озеленения бывших воинских частей. В основном для этой цели использовался тополь чёрный *Populus nigra*. Лёгкость размножения, высокая скорость роста и неприхотливость обеспечили тополям популярность в качестве декоративного и ветрозащитного растения в озеленении (Синчук, Курченко 2021) (рис. 2).



Рис. 2. Общий вид заброшенной воинской части в селе Покровка Октябрьского района. Видны ряды тополей, использовавшихся для озеленения части, а также следы травяного пала. 4 мая 2023. Фото Д.А.Беляева

Со временем тополя, которые не отличаются долголетием, становились дуплистыми как по естественным причинам, так и в результате гнездостроительной деятельности разных дятлов. В дальнейшем дупла заселялись пассивными дуплогнездниками. Концентрация в одном месте старых дуплистых деревьев создала уникальные условия для гнездования этих птиц. К сожалению, каждую весну территории бывших военных городков, расположенные на окраинах населённых пунктов, подвергаются травяным палам. Огонь перекидывается и на тополя, в результате чего старые дуплистые деревья повреждаются пламенем и в дальнейшем выпадают.

Целью нашей работы было выявление видового состава птиц-дуплогнездников, заселяющих старые тополя в бывших воинских частях, а также оценка ущерба от ежегодных палов.



Рис. 3. Общий вид заброшенной воинской части в селе Чернятино Октябрьского района. 20 июня 2023. Фото Д.А.Беляева

В весенне-летние периоды 2022 и 2023 годов нами обследованы заброшенные воинские части в сёлах Покровка (2 воинские части), Чернятино, Новогеоргиевка Октябрьского района, Корфовка Уссурийского городского округа, Раздольное Надеждинского района, а также военные городки, расположенные в посёлке Пограничный (Северный военный городок и бывший 13-й укрепрайон) и селе Барано-Оренбургское Погра-

ничного района. Обследовались все постройки на территории воинских заброшенных частей на предмет обнаружения гнёзд птиц, а также различных следов пребывания иных позвоночных животных. Учитывались все гнёзда, определялась их принадлежность и заселённость. Ниши и дупла в деревьях обследовались с помощью эндоскопа. Кроме того, учитывались все виды птиц, населяющие и посещающие территории воинских частей. Модельной для нас служила территория заброшенной воинской части в селе Чернятино, которая обследовалась в период с 2017 по 2023 год (рис. 3).

На этой территории в ноябре 2023 года проведён тотальный учёт тополей на площади 13 га. Определялась степень их поражения огнём по трём категориям (сильно повреждённые — кора повреждена более чем на 1/2 комлевой части ствола, имеются комлевые дупла от воздействия огня, обнажена древесина; слабо повреждённые — кора повреждена менее чем на 1/2 комлевой части ствола, обнажения древесины незначительные; и неповреждённые — видимых повреждений ствола нет), а также количество выпавших от воздействия огня стволов. Кроме того, было подсчитано количество дупел и гнёзд сороки *Pica pica* на этих тополях, поскольку они используются и другими птицами для гнездования (Глущенко и др. 2023) и, соответственно, падают вместе с деревьями, повреждёнными огнём.

Приморский край населяют 33 вида облигатных и около 15 видов факультативных птиц-дуплогнездников, из которых активными дуплогнездниками (способными сами выдолбить дупло) являются только 9 видов дятлов, а остальные – пассивные дуплогнездники, заселяющие готовые дупла (Поливанов 1981). Кроме того, сами делают дупла пухляки Poecile montanus (Поливанов 1981; Глущенко и др. 2016) и многие косматые поползни Sitta villosa (Глущенко и др. 2016). За время исследования нами были отмечены 65 видов птиц, посещающих территории заброшенных воинских частей (Мадреимов и др. 2023), из которых 43 вида гнездятся здесь (Беляев и др. 2023; Мадреимов и др. 2023). Из этих видов к дуплогнездникам относятся 15. В это число не попали такие виды, как пустельга Falco tinnunculus, амурский кобчик Falco amurensis, ушастая сова Asio otus, удод Upupa epops, синяя мухоловка Cyanoptila cyanomelana, сибирская горихвостка Phoenicurus auroreus и полевой воробей Passer montanus. Они хотя и являются факультативными дуплогнездниками (Поливанов 1981; наши данные), но либо вообще не гнездятся в заброшенных воинских частях, являясь лишь посетителями, либо не были обнаружены нами гнездящимися в дуплах на территориях военных городков, заселяя руины построек и старые гнёзда сорок.

На территориях бывших воинских частей бо́льшая часть дупел была выдолблена чёрным  $Dryocopus\ martius$ , а также седым  $Picus\ canus$ , большим пёстрым  $Dendrocopos\ major$  и малым пёстрым  $D.\ minor\ дятлами$ .

Дупла расположены на разной высоте от земли и охотно заселяются различными пассивными дуплогнездниками. Самые многочисленные обитатели дупел в заброшенных воинских частых – это серые скворцы Sturnus cineraceus, которые охотно заселяют как дупла, выдолбленные дятлами, так и естественные, расположенные довольно высоко. Гнёзда серых скворцов мы находили практически во всех обследованных нами заброшенных военных городках: 6-8 пар найдено нами в воинской части в селе Новогеоргиевка, приблизительно по 10 пар – в военных городках, расположенных в сёлах Корфовка и Чернятино, около 20 пар – в селе Покровка, а в воинских частях Пограничного района мы обнаружили около 70 пар этих птиц. Кроме дупел, серые скворцы охотно гнездятся в нишах в развалинах строений воинских частей (Нечаев 1975а; Беляев 2023). Дупла, выдолбленные желной, в воинской части в Чернятино активно заселяют даурские галки Corvus dauuricus, часто поселяясь на незначительной высоте (рис. 4). Изредка они гнездятся и в нишах стен заброшенных казарм (Беляев 2023) и других пустующих зданий бывшего военного городка (Глущенко и др. 2018).



Рис. 4. Даурская галка *Corvus dauuricus* в старом дупле желны *Dryocopus martius*. Заброшенная воинская часть, село Чернятино, Октябрьский район. 14 мая 2023. Фото Д.А.Беляева

В старых дуплах желны селится и мандаринка Aix galericulata, а также мелкие совки — восточная Otus sunia и ошейниковая O. bakkamoena (= O. semitorques). Кроме того, дупла служат местом днёвок для этих сов. Так, 14 мая 2023 в селе Чернятино мы обнаружили гнездо ошейниковой совки с 4 птенцами в старом дупле желны (рис. 5), а взрослая птица отдыхала в соседнем дупле на том же дереве. Кроме того, взрослые совки этих видов часто используют для дневного отдыха развалины казарм.



Рис. 5. Птенец ошейниковой совки *Otus bakkamoena*, выглядывающий из старого дупла желны *Dryocopus martius*. Заброшенная воинская часть, село Чернятино, Октябрьский район. 14 мая 2023. Фото Ю.Н.Глущенко



Рис. 6. Вход в гнездовое дупло болотной гаички *Poecile palustris* в торце спиленного ствола ильма *Ulmus* sp. 13-й укрепрайон, посёлок Пограничный. 19 мая 2023. Фото Д.А.Беляева

На высоких тополях строят гнёзда сороки. В дальнейшем эти гнёзда используются другими птицами: полевыми воробьями, амурскими кобчиками, реже обыкновенными пустельгами, чеглоками Falco subbuteo, ушастыми совами, даурскими галками (Глущенко и др. 2023). Для заброшенных воинских частей нами отмечено гнездование в старых гнёздах сорок даурских галок и амурских кобчиков. Последние на юге Приморья вообще не селятся в дуплах, но охотно занимают постройки сорок и других врановых птиц (Шохрин и др. 2020). Даурские галки занимают старые гнёзда сорок очень редко, лишь при недостатке подходящих дупел (Нечаев 1975б). Так, в заброшенной воинской части в селе Новогеоргиевка в 2023 году в сорочьих гнёздах гнездилось 6-8 пар амурских кобчиков (рис. 7) и 1-2 пары даурских галок (рис. 8), в селе Чернятино — 4-5 пар кобчиков, в военных городках села Покровка — 3-4 пары амурских кобчиков и 1-2 пары даурских галок.



Рис. 7. Самка амурского кобчика *Falco amurensis* у занятого ею старого гнезда сороки *Pica pica*. Село Новогеоргиевка, Октябрьский район. 14 мая 2023. Фото Ю.Н.Глущенко

Основной опасностью для таких популяций птиц-дуплогнездников являются травяные палы, которые регулярно совершают местные жители. Территории заброшенных воинских частей покрыты густыми зарослями полыни *Artemisia* sp. и другой рудеральной растительностью. Весной эти сухие стебли представляют собой отличный горючий материал. Территории бывших воинских частей полностью выгорают, а огонь перекидывается на растущие здесь деревья. Территории всех военных городков, обследованных нами в весеннее время, имели следы травяных палов (рис. 9).



Рис. 8. Даурская галка *Corvus dauuricus* у занятого ею старого гнезда сороки *Pica pica*. Село Новогеоргиевка, Октябрьский район. 14 мая 2023. Фото Ю.Н.Глущенко



Рис. 9. Территория заброшенной воинской части в селе Чернятино, Октябрьский район. Видны следы травяного пала. 9 апреля 2023. Фото Д.А.Беляева

Тотальный учёт тополей нами был проведён 22 ноября 2023 на площади около 13 га в заброшенной воинской части в селе Чернятино. Насаждения здесь представлены старыми тополями чёрными высотой 20-25 м, средний диаметр ствола на высоте груди — 62.8 см. Из 675 тополей, учтённых в военном городке, к категории «неповреждённые» не было отнесено ни одного дерева, к категории «слабо повреждённые» —

62 (9.2%), к категории «сильно повреждённые» — 457 стволов (67.7%). На тополях обнаружено 129 дупел и 22 сорочьих гнезда. При этом далеко не все дупла были доступны для осмотра. Практически все стоящие тополя поражены различными стволовыми гнилями и некрозами, на многих имеются плодовые тела трутовых грибов, а там, где кора отпала, видны ходы личинок усачей Cerambycidae (рис. 10).



Рис. 10. Стволы тополя чёрного *Populus nigra*, повреждённые ежегодными травяными палами. Заброшенная воинская часть в селе Чернятино, Октябрьский район. На фото 4 видно плодовое тело трутового гриба, на фото 6 – ходы личинок усачей Cerambycidae. 22 ноября 2023. Фото Д.А.Беляева

Тополя вообще считаются малоустойчивыми к различным заболеваниям и вредителям (Синчук, Курченко 2021), что приводит к быстрому выпадению деревьев. Воздействие огня приводит к механическому повреждению коры тополей, что позволяет спорам патогенных грибов проникать в древесину и вызывать болезни ствола и ветвей (Фёдоров, Ба-

шар 1994; Синчук, Курченко 2021). В заброшенной воинской части в Чернятино нами осенью 2023 года отмечено 156 стволов (23.1%), выпавших от воздействия огня, стволовых болезней и вредителей. Естественное возобновление тополей здесь отсутствует полностью, древесная растительность возобновляется в основном редкими экземплярами ильма низкого  $Ulmus\ pumila$ , однако эти деревца ещё небольшие и не могут удовлетворить потребность птиц в гнездовых дуплах, к тому же они тоже страдают от травяных палов.



Рис. 11. Типичный саваннообразный ландшафт Октябрьского района Приморского края. 1 – окрестности села Чернятино, 4 июня 2022; 2 – окрестности села Новогеоргиевка, 8 июня 2022. Фото Д.А.Беляева

По всей вероятности, при сохранении современной традиции выжигания сухой травы тополя со временем выпадут полностью и уникальные сообщества птиц-дуплогнездников будут утрачены. Это особенно критично для юго-запада Приморья. Обследованная нами часть края по геоботаническому районированию относится к области Даурско-Маньчжурской лесостепи, где естественная древесная растительность представлена в основном низкорослыми дубняками (Куренцова 1968), которые малопригодны для гнездования средних и крупных птиц-дуп-

логнездников. Октябрьский район Приморья, где проходила основная часть нашей работы, вообще является одним из самых малолесных районов края, его лесистость составляет всего 6.7% (Об утверждении Лесного плана... 2019) (рис. 11).

На некоторые тополях нами обнаружены сразу по 2-3 дупла, выдолбленных дятлами, что опять же является признаком дефицита деревьев, пригодных для устройства дупел, особенно для такого крупного вида, как желна (Фетисов 2018). Соответственно, гибель старых дуплистых тополей крайне негативно скажется на популяциях дуплогнездников в данном районе, которые лишаются удобных мест для гнездования.

#### Литература

- Беляев Д.А. 2023. Интересные случаи гнездования птиц в постройках заброшенных воинских частей на юго-западе Приморского края // Рус. орнитол. журн. **32** (2372): 5533-5541. EDN: EEGQXX
- Беляев Д.А., Комарькова А.А., Глущенко Ю.Н. 2023. Предварительные данные о заселении позвоночными животными строений заброшенных воинских частей на юго-западе Приморья // Ветеринарные и биологические аспекты в диагностике и лечении диких животных. Уссурийск: 121-130.
- Бромлей Г.Ф., Нечаев В.А. 1976. О влиянии палов на птиц и млекопитающих в Приморском крае // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР. Владивосток: 136-148.
- Глушков И.В., Лупачик В.В., Журавлёва И.В., Ярошенко А.Ю., Комарова А.Ф., Дроздовская М.А., Дроздовский А.Н., Пилипенко А.В., Баракова Н.Ю., Васильева М.Ю., Кольцов Д.Б., Зенкевич Ю.Э., Зудкин А.Г., Андреева А.А. 2021. Оценка масштабов ландшафтных пожаров 2020 года на территории России // Вопросы лесной науки 2: 1-17.
- Глущенко Ю.Н. 1988. О негативных воздействиях антропогенных факторов на редких птиц Приханкайской низменности // Изменения растительного и животного мира под воздействием хозяйственной деятельности в условиях Дальнего Востока. Хабаровск: 66-75.
- Глущенко Ю.Н., Бочарников В.Н. 1989. Травяные пожары на Приханкайской низменности и рекомендации по борьбе с ними // Проблемы краеведения (Арсеньевские чтения). Уссурийск, 2: 64-66.
- Глущенко Ю.Н., Коробов Д.В., Ходаков А.П., Тиунов И.М., Вялков А.В., Сотников В.Н., Шохрин В.П. 2023. Гнездящиеся птицы Приморского края: сорока *Pica pica || Pyc. орнитол. журн.* **32** (2332): 3521-3541. EDN: UTMEWN
- Глущенко Ю.Н., Нечаев В.А., Редькин Я.А. 2016. Птицы Приморского края: краткий фаунистический обзор. М.: 1-523.
- Глущенко Ю.Н., Сотников В.Н., Коробов Д.В., Акулинкин С.Ф., Малышок В.М. 2018. Орнитологические наблюдения в Приморском крае в 2017 году // Рус. орнитол. журн. 27 (1588): 1485-1495. EDN: YQYROB
- Головкина Т.В., Беляев Д.А. 2020. Экологическая роль травяных пожаров в Приморском крае // Роль аграрной науки в развитии лесного и сельского хозяйства Дальнего Востока. Уссурийск, 1: 208-213.
- Данилова А.А., Войко В.А. 2022. Анализ горимости и причины возникновения пожаров на территории Уссурийского филиала КГКУ «Примлес» // Охрана биоразнообразия и экологические проблемы природопользования. Пенза: 38-41.
- Дорофеев С.А. (1999) 2019. Обитатели дупел дятлов в Белорусском Поозерье // Рус. орнитол. журн. **28** (1801): 3517-3520. EDN: GOVSWC
- Комарькова А.А., Беляев Д.А. 2023. Предварительные данные о заселении птицами строений заброшенных воинских частей на юго-западе Приморья // Инновации молодых развитию сельского хозяйства. Уссурийск, 2: 68-73.

- Курдюков А.Б., Волковская-Курдюкова Е.А. (2012) 2016. Влияние травяных пожаров на население птиц в открытых ландшафтах Южного Приморья // Рус. орнитол. журн. 25 (1387): 5143-5147. EDN: XELCWH
- Куренцова Г.Э. 1968. Растительность Приморского края. Владивосток: 1-192.
- Мадреимов А.У., Беляев Д.А., Комарькова А.А. 2023. Заброшенные воинские части югозапада Приморья как среда обитания птиц: результаты полевого сезона 2023 года // Лесные экосистемы: состояние, проблемы и пути их решения в современных условиях. Уссурийск: 40-48.
- Матвеева А.Г. 2021. Динамика лесных пожаров на Дальнем Востоке России // *Сибирский лесной журнал* 6: 30-38.
- Нечаев В.А. 1975а. О биологии серого скворца *Spodiopsar cineraceus* (Тетт.) в Приморье // *Орнитологические исследования на Дальнем Востоке*. Владивосток: 63-82.
- Нечаев В.А. 1975б. Даурская галка Coloeus dauuricus Pall. // Орнитологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: 114-160.
- Об утверждении Лесного плана Приморского края на 2019-2028 годы. Распоряжение Губернатора Приморского края от 30.04.2019 № 119-рг. Т. 1. Владивосток: 1-171.
- Поливанов В.М. 1981. Экология птиц-дуплогнездников Приморья. М.: 1-171.
- Пушкин А.В., Машкин В.И. 2014. К вопросу изучения влияния природных пожаров на охотничью фауну // Леса России и хозяйство в них 4 (51): 17-22.
- Родимцев А.С. 2005. Некоторые аспекты биологии размножения птиц-дуплогнездников на юго-востоке Западной Сибири // Рус. орнитол. журн. 14 (292): 602-606. EDN: IBMXIR
- Синчук Н.В., Курченко В.П. 2021. Устойчивость различных видов тополей (*Populus* spp.) к заболеваниям и комплексу вредителей // Экобиотех 4 (3): 210-220.
- Фетисов С.А. 2017а. О гнездовых дуплах и эволюции гнездостроения у дятлов Picidae: Свойства древесины и выдалбливание гнездовых дупел // Рус. орнитол. журн. 26 (1444): 1933-1966. EDN: YMFTXV
- Фетисов С.А. 2017б. О гнездовых дуплах и эволюции гнездостроения у дятлов Picidae: Роль фаутного древостоя и деревьев с «мягкой» древесиной для гнездования дятлов // Pyc. орнитол. журн. 26 (1499): 3867-3901. EDN: ZFDDDZ
- Фетисов С.А. 2017в. О гнездовых дуплах и эволюции гнездостроения у дятлов Picidae: Характеристики размещения гнездовых дупел на деревьях // Рус. орнитол. журн. 26 (1527): 4835-4856. EDN: ZRQFJR
- Фетисов С.А. 2018. О гнездовых дуплах и эволюции гнездостроения у дятлов Picidae: Контакты дятлов с другими животными, встречающимися в их дуплах // *Рус. орнитол.* журн. **27** (1570): 817-839. EDN: YNUSRC
- Формозов А.Н. 1981. Изменение населения животных человеком // Проблемы экологии и географии животных. М.: 5-52.
- Фёдоров Н.И., Башар А.Д. 1994. Грибные болезни тополей в зелёных насаждениях города Минска // Лесное хозяйство: труды БГТУ. Сер. 1. 2: 107-112.
- Шохрин В.П., Глущенко Ю.Н., Тиунов И.М., Коробов Д.В., Коробова И.Н., Сотников В.Н. 2020. Гнездящиеся птицы Приморского края: соколиные Falconidae // Рус. орнитол. журн. 29 (1979): 4479-4513. EDN: YNLTTJ
- Шохрин В.П., Глущенко Ю.Н., Тиунов И.М., Сотников В.Н., Коробов Д.В. 2022. Гнездящиеся птицы Приморского края: мандаринка Aix galericulata // Pyc. орнитол. журн. 31 (2146): 3-28. EDN: BGWHLX
- Юдин В.Г. 2015. Дальневосточный лесной кот. Владивосток: 1-443.
- Юдин В.Г., Юдина Е.В. 2007. Пожары как фактор деградации биоты Приханкайской равнины // *Приморские зори-2007*. Владивосток, **2**: 184-188.



# Сравнительный анализ строения мозга и когнитивных способностей птиц

## Л.Н.Воронов, Г.В.Воронова

Леонид Николаевич Воронов, Галина Владимировна Воронова. Чувашский государственный университет им. И.Н.Ульянова, Чебоксары, Россия. E-mail: lnvoronov@mail.ru

Поступила в редакцию 16 декабря 2023

На рубеже XX-XXI веков произошли радикальные сдвиги в представлениях о структуре мозга и психике птиц. До начала 1980-х годов существовало противоречие между известными фактами высокой адаптивности поведения птиц (включая проявления незаурядной сообразительности) и тенденцией рассматривать их поведение преимущественно как результат инстинктивных программ, дополняемых в ограниченной мере способностью к обучению (Зорина, Обозова 2013). До недавнего времени психику птиц традиционно недооценивали из-за специфики строения их мозга, лишённого шестислойной новой коры и развивавшегося в эволюции за счёт преобразования ядер стриатума. Это заставляло большинство авторов рассматривать мозг птиц как примитивную структуру, не предназначенную для осуществления высших когнитивных функций, которые выполняет новая кора млекопитающих (Elliot-Smith 1901). Пути морфологического прогресса мозга птиц исследовались многими авторами в основном по общей массе (Ricklefs 2004; Nealen, Ricklefs 2001; Isler, Schaik 2009), соотношению отделов мозга (Portmann 1946, 1947) или объёма основных полей (Stingelin 1958; Rehkamper et al. 1991, 2001). Появились работы по совершенствованию цитоархитектоники основных нервных центров (Богословская, Поляков 1981; Андреева, Обухов 1999; Обухов 1999; Воронов 2003, 2025, 2016, 2017).

Что касается эколого-морфологических работ, то Сол с соавторами (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 активность конечного мозга птиц усиливается при новых условиях существования. Эти результаты являются убедительным доказательством гипотезы о том, что увеличение мозга даёт преимущество в освоении изменяющейся среды. В другой работе этих авторов (Sol et al. 2007) представлены гипотезы о том, что большой мозг улучшает выживание животных благодаря более гибким когнитивным реакциям. Используя обширную информацию о смертности взрослых птиц в естественных популяциях, было показано, что виды с большим мозгом (относительно размера тела) испытывают более низкую смертность, чем виды с меньшим мозгом. Мюллер

с соавторами (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. При изучении этой проблемы они использовали 550 экз. птиц из 48 видов и сделали выводы, что низкая доза радиации может оказать значительное влияние на нормальное развитие мозга, выраженное в уменьшении его размеров и, следовательно, потенциально влияет на когнитивные способности птиц. Лендвай с соавторами (Lendvai et al. 2013) считают, что позвоночные реагируют на непредсказуемые вредные воздействия окружающей среды повышением секреции глюкокортикоидов (CORT) и поэтому усложнение поведения имеет связь с нейроэндокринной системой В работе Т. Фристое с соавторами (Fristoe et al. 2017) предполагается, что изменчивость среды может быть основной движущей силой эволюции сознания, поскольку повышенная способность пластичного поведения облегчает процесс адаптации в сложной экологической обстановке. Был использован дополнительный демографический и эволюционный анализ, чтобы показать, что среди птиц динамика популяции более стабильна и менее подвержена влиянию экологических изменений у птиц с большими относительными размерами мозга.

Цель настоящей статьи – показать, каковы современные представления о мозге птиц и основные подходы к изучению усложнения этой структуры в связи с наличием у них высших когнитивных функций и особенностей экологии.

### Современные представления об организации мозга птиц

Леонид Викторович Крушинский (1911-1984) в 1960-1970-е годы представил в своих работах факты, которые привели к пересмотру традиционных представлений о структуре и функциях мозга птиц, не позволяя рассматривать его просто как «разросшийся стриатум» млекопитающих. Он ссылался как на классические, так и на современные ему данные о том, что наряду с ядрами, гомологичными стриатуму млекопитающих, у птиц имеются филогенетически молодые образования, не похожие ни на одну из структур мозга млекопитающих, но по своим связям и функциям аналогичные различным зонам коры больших полушарий. Морфологи относили их также к стриатуму, в связи с чем они получили название нео- и гиперстриатума, которые, в свою очередь, подразделялись на ряд ядер или полей (Зорина, Обозова 2013).

Доказательства функциональной аналогии ядер нео- и гиперстриатума и новой коры были получены также в работах X.Картена (Karten

1969). При изучении проекционных связей в мозге совы и голубя он установил аналогии ряда проводящих путей мозга птиц и млекопитающих и выявил в нео- и гиперстриатуме птиц проекционные зоны зрительного и слухового анализаторов. По его мнению, основное различие между гиперстриатумом птиц и новой корой млекопитающих заключается не в свойствах отдельных нейронов или нейронных популяций, а в способах их пространственного распределения, что выражается в отсутствии у птиц шестислойной коры. Это представление получило развитие и подтверждение в его более поздних работах (Karten 1991).

Л.В.Крушинский одним из первых отечественных исследователей привлёк внимание к особенностям морфофизиологии мозга птиц, а также к корреляции между рядом показателей развития мозга (относительный вес мозга, степень развития гиперстриатума, сложность строения нейронов) и способностью вида к рассудочной деятельности.

На этом основании он высказал предположение о параллелизме в эволюции рассудочной деятельности и мозга у птиц и млекопитающих, перекликавшееся с классическими представлениями Д.П.Филатова и А.А.Заварзина, Л.С.Богословской и Г.И.Полякова (1981). В 2000-е годы такую же гипотезу высказали (независимо от Л.В.Крушинского) и продолжают развивать Эмери и Клэйтон (Emery, Clayton 2004, 2005, 2006, 2009). В настоящее время это представление рассматривается как общепринятое (Timmermans *et al.* 2000; Ricklefs 2004; Seed *et. al.* 2009).

Таким образом, классики, стоящие на прочном фундаменте эволюционной морфологии, высказались о параллелизме, или аналогии в эволюции рассудочной деятельности мозга птиц и млекопитающих. Однако их современные коллеги явно поспешили, заявив, что мозговые структуры млекопитающих и птиц являются не только функциональными аналогами, но и прямыми гомологами новой коры. Напомним, что этому способствовали исследования, проведённые большой группой морфологов, нейрогенетиков и нейробиологов (более 15 авторов, в том числе A.Reiner, D.Perkel, L.Bruce, A.Butler, O.Guturkun, E.Jarvis и др.), которые составили «The Avian Brain Nomenclature Consortium» (Jarvis et al. 2005; Reiner et al. 2004; 2005). Их предложения стали предметом конструктивного обсуждения на Avian Brain Nomenclature Forum (Duke University, USA, 2002) и были утверждены в 2004 году на Avian Brain Meeting в Вене. После этого номенклатура названий структур мозга птиц была упорядочена. Согласно проекту «Forum 2004» переименован ряд структур, например, Hyperstiatum в Hyperpallium, Neostriatum в Nidopallium, Ectostriatum в Entopallial nucleus и т.д. (см. Зорина и др. 2006). Названия подкорковых ядер приведены в точное соответствие с номенклатурой подкорковых ядер млекопитающих, например Paleostriatum primitivum переименован в Globus Pallidus, точным гомологом которого он является (Reiner et al. 2004, 2005).

Следует заметить, что в данных работах есть сравнительно морфологические и онтогенетические исследования, но для эволюционных заключений не хватает самых основных – филогенетических. А в филогенезе видно, что корковые формации занимают у рептилий, в целом, половину полушарий, далее в направлении эволюции к млекопитающим корковые формации занимают всю поверхность полушарий, а у птиц, наоборот, уменьшаются. Надо просто понимать логику эволюции. У млекопитающих сформировались модули обработки информации в виде вертикальных колонок шестислойной коры (Маунткасл 1981) потому, что млекопитающие, в основном ходящие по земле, могут «позволить» себе столь громоздкую конструкцию, как колонки. У летающих птиц модули обработки информации представляют из себя как бы скрученные в шар колонки (Богословская, Поляков 1981; Воронов 2003, 2004) потому, что близкое расположение клеток оптимизирует и делает быстрым обработку сигнала. То есть птицы, в свою очередь, как бы облегчают и, может быть, упрощают свои модули обработки сигналов из-за энергоёмкого полёта. Где же здесь гомология – это же принципиально иной путь эволюции структуры мозга, связанный с полётом.

Л.С.Богословская и Г.И.Поляков (1981) утверждали, что гомология устанавливается Картеном на основе последовательности афферентных связей, ярко выраженной специфичности биоэлектрических ответов, природы медиаторов и цитологии. По Картену, специфические ансамбли нейронов, складывающиеся по слоям и формирующие отдельные корковые поля у млекопитающих, являются морфологически сложно организованной совокупностью нескольких обособленных популяций нейронов разной природы и происхождения. Этот свой взгляд на неокортекс Картен не подкрепляет убедительными доказательствами; по существу, это скорее декларация, чем серьёзный, хорошо обоснованный аргумент.

Кроме этого, основу рассуждений составляет предположение о возможности двух путей миграции и развития клеточных элементов дорсального гипопаллиального бугра: в направлении корковых отделов (млекопитающие) и в направлении стриарных ядерных отделов (птицы). Конечно, нельзя не согласиться с точкой зрения Картена на единый эмбриональный источник, поставляющий материал для развития того или другого вариантов больших полушарий высших позвоночных. Однако в центральной нервной системе позвоночных все центры образуются в результате миграции нейробластов, происходящих из нескольких пролиферативных областей. Что касается переднего мозга, то стоит напомнить следующие факты: медиальный отдел бледного шара млекопитающих (гомолога поля J птиц, или Gp по новой номенклатуре) мигрирует в полушарие из межуточного мозга, в то же время в латеральный таламус направляются потоки нейробластов из дорсального гипопаллиального бугра, и, следовательно, часть нейронов межуточного мозга происходит

из пролиферативного центра, лежащего в конечном мозге и дающего эмбриональный материал для корковых и подкорковых его структур (Sidman, Rakic 1973).

Таким образом, только указав для стриатума и неокортекса общий источник развития, нельзя решить проблему гомологии этих образований, поскольку в мозге позвоночных все нейроны возникают в местах, отличных от мест их локализации в зрелом нервном центре.

Скорее всего, что напрямую сравнивать конечный мозг птиц и млекопитающих не вполне правомерно. Данные палеонтологии и зоологии говорят о том, что эти две совершенно самостоятельные линии развития теплокровных животных разделились на уровне древних рептилий, к доступным для нашего времени формам которых нужно обратиться для сравнительного анализа и решения сложной проблемы гомологии или аналогии мозга птиц и млекопитающих. Кроме того, если утверждается, что у птиц и млекопитающих существует параллелизм в когнитивном поведении (Крушинский 1987), то почему надо выводить гомологию, а не аналогию для мозговых структур этих групп животных.

В данном случае высказывание Райнера (Reiner 2009, с. 123) о том, что как только провели прямую гомологию структур мозга птиц и млекопитающих, то сразу поменялось мнение о их когнитивных способностях — звучит несколько поверхностно. Скорее всего, мозг птиц сконструирован для быстрой обработки информации, а мозг млекопитающих — для медленной.

Сравнительная характеристика строения мозга птиц и критерии совершенствования мозга в филогенезе

Класс птиц весьма обширен и разнообразен по своему составу, и разные виды находятся на разных уровнях филогенетического развития (Зорина, Обозова 2013). Их мозг имеет разные уровни организации, начиная от самой древней и архаичной (голубе- и курообразные) и кончая наиболее прогрессивно развитой у филогенетически молодых видов (врановые, совы, попугаи). Как известно, развитие мозга в процессе филогенеза происходило за счёт совершенствования целого ряда показателей (Богословская, Поляков 1981; Андреева, Обухов 1999; Воронов 2003; Stingelin 1958; Rehkamper  $et\ al.\ 1991$ ; 2001). К ним относятся, в частности: увеличение относительного веса мозга (Ricklefs 2004; Nealen, Ricklefs 2001; Isler, Schaik 2009) и относительного объёма больших полушарий (Portmann 1946, 1947); совершенствование и увеличение относительной площади филогенетически молодых структур переднего мозга (neopallium, согласно новой номенклатуре – Rehkamper et al. 2001), усложнение цитоархитектоники, увеличение численности нейроглиальных комплексов (Андреева, Обухов 1999; Обухов 1999; Воронов 2003), увеличение плотности нейронов и т.д.

Соответственно, мозг современных видов птиц характеризуется разными уровнями морфофизиологического развития, однако системные сравнительные исследования остаются пока делом будущею. Все указанные параметры полностью изучены и сопоставлены только у врановых и голубей, причём установлено, что первые превосходят последних по всем показателям. Мозг подавляющего большинства остальных видов птиц до сих пор практически не исследован. Для некоторых видов получены только отдельные характеристики, но в силу своей фрагментарности (Воронов 2003; Воронов и др. 2007) они мало способствуют созданию единой картины развития мозга в пределах класса птиц, которую можно было бы сопоставлять с развитием у них когнитивных способностей (Зорина, Обозова 2013).

Следует уточнить, что в 2004 году вышла монография Л.Н.Воронова «Эволюция мозга и поведения птиц», правда, совсем небольшим тиражом. В ней проведён гистологический анализ конечного мозга 80 особей из 6 отрядов, 7 семейств и 15 видов птиц. 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 Ansseriformes, семейство Anatidae, кряква Anas platyrhynchos — 6 взрослых; домашняя утка Anas platyrhynchos domesticus – 5 взрослых. II. Отряд Galliformes, семейство Phasianidae, перепел Coturnix coturnix – 5 экз., курица домашняя Gallus gallus domesticus – 5 экз. III. Отряд Columbiformes, семейство Columbidae, сизый голубь Columba livia – 5 экз. IV. Отряд Piciformes, семейство Picidae, белоспинный дятел Dendrocopos leucotos – 4 экз. V. Отряд Passeriformes, семейство Corvidae, серая ворона Corvus cornix – 5 экз, грач Corvus frugilegus – 6 экз., сорока Pica pica – 5 экз., галка Corvus monedula-5 экз.; семейство Paridae, большая синица  $Parus\ major-10$  экз., лазоревка Cyanistes caeruleus – 4 экз., пухляк Poecile montanus – 5 экз.; семейство Fringillidae, зяблик Fringilla coelebs – 5 экз., снегирь Pyrrhula pyrrhula – 5 экз. VI. Отряд Psittaciformes, семейство Psittacidae, волнистый попугайчик Melopsittacus undulatus.

После выхода этой работы количественные данные о структуре конечного мозга птиц значительно расширились за счёт издания четырёх монографий и статей, которые представлены в соответствующих разделах данной работы.

В настоящее время мы предлагаем следующие основные критерии совершенствования конечного мозга птиц: І. Увеличение: 1) количества, плотности и площади профильного поля нейроглиальных комплексов; 2) звёздчатых клеток (данная методика описана в: Воронов 2003, 2004); 3) полиморфизма типов и классов нейронов (данная методика описана

в: Воронов, Алексеев 2001)]; 4) комплексно-нейро-глиального индекса (данная методика описана в: Воронов и др. 2013); 5) асимметрии структурных компонентов мозга (данная методика описана в: Воронов, Алексеева 2006). II. Особенности пространственного распределения клеток и надклеточных структур (взаиморасположения структурных компонентов — глии, нейронов и комплексов; данная методика описана в: Воронов, Константинов 2015). III. Уменьшение площади профильного поля нейронов (данная методика описана в: Воронов 2003,2004).

# Полушарный индекс Портмана и уровни развития мозга птиц

Из замечательного обзора Т.А.Обозовой и З.А.Зориной (2013) следует, что для сравнительной характеристики уровня сложности мозга птиц разных видов Л.В.Крушинский ещё в 1960-е годы стал использовать полушарный индекс Портмана (Portmann 1946, 1947). Этот индекс представляет собой отношение веса больших полушарий к весу ствола мозга птицы из отряда курообразных, которая имеет такой же вес тела, как и исследуемая. Тем самым исключается (или минимизируется) влияние различий в весе тела, хотя вопрос о возможной зависимости от этого фактора требует дополнительной проверки.

Произведённый Портманом подсчёт этого показателя у 829 представителей 219 видов, относящихся к 23 отрядам, показал, что минимальные значения характерны для самых эволюционно древних видов (в том числе у кур и голубей он составляет 3-4, обозначим это как «низший» уровень развития), а максимальные — для видов, возникших в процессе эволюции позднее (попугаи до 28; врановые до 18; совы до 17 — «высший» уровень). Таким образом, у древних видов этот индекс в 5-6 раз ниже, чем у птиц, относящихся к филогенетически более молодым группам. У остальных видов этот индекс имеет промежуточные значения. Предполагалось, что индекс Портмана может отражать прогрессивные изменения в структуре мозга, которые происходили в классе птиц в процессе эволюции.

В 1950-е годы В.Штингелин (Stingelin 1958) высказал предположение, что относительный объём филогенетически молодых структур неопаллиума (по старой терминологии гипер- и неостриатум) и степень их дифференциации закономерно увеличиваются в процессе эволюции и коррелируют с величиной индекса Портмана. Однако, как отмечал уже в те годы Л.В.Крушинский (1977), это представление Штингелина было скорее гипотезой и не имело достаточной экспериментальной основы.

Чтобы понять, насколько надёжна такая корреляция и можно ли прогнозировать уровень развития когнитивных способностей вида исходя из значения полушарного индекса (в сочетании с другими характеристиками, например, относительным объёмом отделов неопаллиума), необходимо исследовать большее число видов с разными значениями этого показателя. Как уже отмечалось, практически нет данных о когнитивной деятельности птиц, обладающих средними значениями полушарного индекса и занимающих промежуточное положение между представителями «высшего» и «низшего» уровня. Первые такие попытки предпринял Л.В.Крушинский ещё в 1960-е годы. Совместно с Л.Н.Молодкиной и студентами (О.К.Арцеулова, А.В.Боровик и др.) он исследовал способность к экстраполяции у нескольких видов хищных птиц и у аистов (индекс Портмана 8.24-9.78 и 7.91-14.22, соответственно). Опыты были проведены на небольшом числе особей, однако установлено, что птицы обеих групп практически не способны к решению этого теста.

Для более полной сравнительной характеристики когнитивных способностей класса птиц необходимо расширить спектр сравниваемых объектов и исследовать не только птиц с высшими и низшими (врановые и голуби), но и с промежуточными характеристиками развития мозга.

Таблица 1. Показатели комплексно-глио-нейронального индекса в полях конечного мозга птиц с различно развитой рассудочной деятельностью (\*  $-P \le 0.05$ ; \*\*  $-P \le 0.01$ )

Поле	Функции	Птица с высокоразвитой рассудочной деятельностью (Corvus cornix)	Птица со среднеразвитой рассудочной деятельностью (Parus major)	Птица с низкоразвитой рассудочной деятельностью (Columba livia)
На	Высшая нервная деятельность; бинокулярное зрение	0.57±0.11*	0.37±1.29*	0.44±0.15*
Hd	Высшая нервная деятельность; зрение; манипуляционные способности в кормовом поведении	4.70±0.32**	3.49±0.63**	0.74±0.11**
M	Зрительно-двигательная активность; птенцовый импринтинг; обоняние	2.31±0.75*	1.43±0.87*	0.32±0.25*
N	Слух (вторичные слуховые ядра); вокализация; тактильная информация из орального региона; поддержание пищевого поведения (контроль клевания); обработка третичной зрительной информации	0.76±0.39*	0.71±0.24*	0.33±0.25*
StL	Слух (первичные слуховые ядра); тактильная и пространственная ориентация; память; видоспецифическое поведение	0.72±0.36	0.12±0.11	0.68±0.41

В таблице 1 показан комплексно-нейро-глиальный индекс (КГИ), рассчитанный для видов птиц с высоко-, средне- и низкоразвитой рассудочной деятельностью. Как видим, в отличие от индекса Портмана, с помощью КГИ можно анализировать конкретное морфофункциональное значение и развитие управления основных анализаторов и других систем органов птиц с различно развитой рассудочной деятельностью. Например, по показателям поля Hd — высшая нервная деятельность,

зрение и манипуляционные способности в кормовом поведении лучше развиты у серой вороны, несколько хуже у большой синицы и ещё хуже у сизого голубя, зато по КГИ поля StL- слух, тактильная и пространственная ориентация лучше развиты у сизого голубя по сравнению с большой синицей.

Если учесть тот факт, что данный коэффициент рассчитан для основных пяти полей конечного мозга 30 видов птиц, относящихся к 9 отрядам, с различно развитой рассудочной деятельностью и другими адаптациями, то уже возможно анализировать очень тонкие различия в механизмах их видоспецифического поведения.

### «Низший» уровень развития мозга птиц

Когнитивные способности птиц. Как известно, Л.В.Крушинский (1986) выделял три группы по уровню развития рассудочной деятельности: первая — врановые птицы; вторая — хищные птицы (пустельга, кобчик, канюк, степной орёл и осоед), а также утки и куры. В целом эти птицы при первых предъявлениях экстраполяционной задачи не могли её решить, однако при многократном предъявлении они обучались решению. Третья группа — голуби, с наиболее слаборазвитой элементарной рассудочной деятельностью. Однако и у этих птиц удаётся обнаружить некоторые способности к решению простых тестов.

Т.А.Обозовой с соавторами (2011) были проведены эксперименты в природных условиях на вольных птицах с применением стандартных методик, точно соответствующих ранее использованным в лаборатории при изучении когнитивных способностей ворон. Эти опыты проводили на острове Топорков (Командорский заповедник) совместно с Ю.Б.Артюхиным. На этом острове серокрылые чайки Larus glaucescens практически не боятся человека, поэтому для проведения экспериментов не потребовалось их долгого приручения, необходимого в большинстве случаев. Важно также, что в период размножения для чаек характерна строгая территориальность и чёткое доминирование самца над самкой, что позволяет экспериментатору персонально узнавать подопытных птиц, не отлавливая их для мечения.

Когнитивные способности чаек до сих пор практически не исследованы. Для их всесторонней характеристики Т.А.Обозова использовала практически весь комплекс когнитивных тестов, ранее предъявлявшихся другим птицам и млекопитающим (Крушинский 1986; Зорина и др. 2007).

Оказалось, что чайки не решают один из простейших (базовых) когнитивных тестов — тест на неисчезаемость или на «постоянство свойств» предметов (object permanence). В отличие от врановых, они, как и голуби, не ищут приманку, на их глазах накрытую непрозрачной фигурой. Как и голуби, чайки 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.

При исследовании другого аспекта элементарного мышления — способности к обобщению и абстрагированию — было показано, что у чаек можно достаточно быстро выработать условно-рефлекторные дифференцировки относительных размеров объёмных фигур — они успешно обучаются выбирать большую (а в другой группе — меньшую) фигуру. Они могут обобщать признаки «больше» и «меньше» и «переносить» выработанные реакции на новые стимулы той же категории (коробки других размеров, цвета и формы). Однако применить это обобщение к стимулам другой категории — множествам разной величины — чайки не смогли (Ободоча et al. 2011). Следовательно, высший уровень обобщения — образование довербальных понятий — чайкам, как и голубям, недоступен.

Таким образом, несмотря на различия в характере кормового поведения и на разную степень его пластичности, птицы со сходными «низшими» показателями развития конечного мозга (чайки и голуби) способны преимущественно к допонятийному уровню обобщения. В целом они обладают сходным и весьма ограниченным спектром способностей к решению когнитивных тестов разной природы.

Таблица 2. Морфометрические показатели структурных компонентов в поле Hd конечного мозга птиц с низко развитой рассудочной деятельностью (\* –  $P \le 0.05$ ; \*\* –  $P \le 0.01$ . Данные в мкм². Площадь контрольного поля 4.4100 мм²)

Вид	Площадь профильного поля глии	Площадь профильного поля нейронов	Площадь профильного поля комплексов	Индекс комплексно-нейроглиальный
Серый гусь	10.55±0.56*	17.22±2.43	51.32±3.22*	1.84±0.13*
Домашний гусь	11.36±0.46	18.25±3.21*	50.45±3.54	1.70±0.14
Кряква	12.44±0.67**	20.31±1.22	48.33±4.12	1.48±0.15*
Домашняя утка	13.58±0.76	22.36±1.54*	47.13±2.24**	1.31±0.13
Курица	14.02±1.45**	20.54±1.32	38.15±3.54	1.10±0.14*
Перепел	14.31±1.55	21.32±1.54	34.10±4.23**	0.96±0.16
Сизый голубь	15.78±1.68*	22.31±1.76*	28.13±2.54**	0.74±0.11

**Морфологические особенности мозга птиц с низко развитой рассудочной деятельностью**. Изучены птицы с низко развитой рассудочной деятельностью: сизый голубь, кряква, домашняя утка, серый гусь *Anser anser*, домашний гусь, домашняя курица, перепел.

Морфологические особенности конечного мозга птиц с низко развитой рассудочной деятельностью представлены в следующих работах (Воронов 2003, 2004; Воронов, Архипова 2003; Воронов, Алексеева 2006; Воронов, Исаков 2009, 2015; Алексеев, Воронов 2014).

### Морфометрические особенности структурных компонентов.

А. Общие отличия. У птиц с низко развитой рассудочной деятельностью (НРРД) площадь профильного поля (ППП) глии имеет довольно

высокие значения по сравнению с птицами со средне развитой рассудочной деятельностью (СРРД) — от 10.55 до 15.7 мкм² (табл. 2, 3), ППП нейронов в среднем такая же, как у птиц со СРРД; ППП комплексов значительно меньше, чем у птиц с СРРД (28.13-51.32 мкм²).

<u>Б. Межвидовые отличия</u>. По основному критерию развития рассудочной нервной деятельности — нейроглиальным комплексам птицы подразделяются по убыванию этого параметра следующим образом: домашний гусь (51.32), серый гусь 50.45), домашняя утка (1.48), кряква (1.31), курица (1.10), перепел (0.96), сизый голубь (0.74) (табл. 3).

Комплексно-нейроглиональный индекс. Данный индекс меньше, чем у птиц со СРРД и высоко развитой рассудочной деятельностью (ВРРД) и уменьшается в ряду: домашний гусь (1.84), серый гусь (1.70), домашняя утка (1.48), кряква (1.31) курица (1.10), перепел (0.96), сизый голубь (0.74).

**Полиморфизм нейронов**. У сизого голубя — наибольшее разнообразие классов нейронов выявлено в полях Hd и M (по 5 классов), Ha, Ne (по 6 классов); у курицы в поле A (5 классов), N и StL (по 6 классов); у перепела (6 классов) выявлено в поле StL; у домашней утки в поле N (7 классов), в полях Ha и M (по 6 классов); у кряквы (7 классов) в поле Ha.

Асимметрия мозга птиц. Коэффициент асимметрии плотности структурных компонентов в поле Hd. У сизого голубя: коэффициент плотности нейронов 0.097, нейроглиальных комплексов 0.090. Коэффициент площади профильного поля нейронов: веретеновидных 0.083, пирамидных 0.1 звёздчатых 0.068, нейроглиальных комплексов 0.117. У курицы: коэффициент плотности нейронов 0.085, нейроглиальных комплексов 0.115. Коэффициент площади профильного поля нейронов: веретеновидных 0.098, пирамидных 0.061, звёздчатых 0.083, нейроглиальных комплексов 0.116. У домашней утки: коэффициент плотности нейронов 0.109, нейроглиальных комплексов 0.106. Коэффициент площади профильного поля нейронов: веретеновидных 0.073, пирамидных 0.108, звёздчатых 0.056, нейроглиальных комплексов 0.058. У кряквы: коэффициент плотности нейронов 0.083, нейроглиальных комплексов 0.101. Коэффициент площади профильного поля нейронов: веретеновидных 0.066, пирамидных 0.080, звёздчатых 0.053, нейроглиальных комплексов 0.032.

### Средний уровень развития мозга птиц

**Когнитивные способности птиц**. Когнитивные способности мелких воробьиных, в том числе клестов *Loxia curvirostra*, до сих пор практически никто не исследовал. Для работы с ними Т.А.Обозова с соавторами (Обозова, Смирнова 2007; Обозова и др. 2009) разработали оригинальную неинвазивную методику, позволяющую исследовать мало приручённых птиц, проводя эксперименты прямо в жилой клетке. Про-

грамма экспериментов с максимальной точностью повторяла предложенную ранее воронам (Зорина, Смирнова 1995; Зорина и др. 2006), что обеспечивало возможность корректного сопоставления результатов и получение сравнительной характеристики.

Таблица 3. Морфометрические показатели структурных компонентов в поле Hd конечного мозга птиц со средне развитой рассудочной деятельностью (\*  $-P \le 0.05$ ; \*\*  $-P \le 0.01$ ; данные в мкм²; площадь контрольного поля 4.4100 мм²

Вид	Площадь профильного поля глии	Площадь профильного поля нейронов	Площадь профильного поля комплексов	Индекс комплексно-нейроглиальный
Большая синирца	3.12±0.12*	19.31±2.13*	92.43±3.54**	3.49±0.63
Лазоревка	7.95±0.24**	18.25±1.67*	92.50±3.65	3.53±0.43
Зяблик	4.15±0.43	17.45±1.43	91.25±4.23*	3.56±0.33
Зеленушка	8.23±0.21**	19.33±2.45*	90.54±2.34	3.29±0.24*
Щегол	8.06±0.24	18.14±1.52	77.42±3.76**	2.95±0.38
Клёст-еловик	5.82±0.14**	21.14±1.11**	69.68±4.54	2.59±0.43
Чиж	8.90±0.54	19.28±1.36*	69.24±2.12	2.46±0.32*
Чечётка	7.93±0.23*	17.64±1.08	68.33±2.32**	2.67±0.54

Пять клестов Loxia curvirostra в процессе выработки условно-рефлекторной дифференцировки научились на значимо неслучайном уровне выбирать любое множество, содержащее большее число элементов, при предъявлении разных пар множеств в диапазоне 1-10, то есть обобщили признак «большее множество». В тесте «на перенос обобщения» птицам предъявляли новые стимулы, также содержавшие разное число элементов того же диапазона, но по ряду второстепенных признаков (цвет, форма, величина, характер расположения составляющих множества элементов) значительно отличавшиеся от использованных при обучении. Без дополнительного обучения клесты выбирали большее множество, даже если суммарные площади обоих стимулов были выровнены, и они не могли воспользоваться этим количественным признаком, сопряжённым с числом.

Столь же успешно клесты решали задачи при предъявлении стимулов другой категории — одиночных геометрических фигур разной площади, то есть у них сформировалось довербальное понятие «больше вообще». В этом отношении их поведение в данном тесте сопоставимо с поведением ворон и превосходит возможности голубей и чаек. Однако в отличие от ворон, только один клёст смог применить усвоенное правило выбора к множествам из нового диапазона (10-20), тогда как все вороны с этим легко справлялись.

Таким образом, впервые показана способность представителей мелких лесных воробьиных птиц (на примере клеста-еловика) к формированию обобщения «больше по числу элементов». Важно отметить, что в этом отношении клесты существенно превосходят чаек и голубей, которые не способны к переносу обобщения на новые стимулы других кате-

горий, тогда как клесты с ним справляются, хотя их показатели несколько ниже, чем у ворон. Таким образом, когнитивные способности этих птиц, обладающих средним уровнем развития мозга, также можно оценить как «средние» или промежуточные между показателями врановых и голубей (Обозова и др. 2009; Обозова, Смирнова 2007). Также было показано, что и при решении протоорудийных задач клесты продемонстрировали более низкие результаты, чем серые вороны.

Изучен мозг птиц со средне развитой рассудочной деятельностью: большая синица, лазоревка, пухляк, зяблик, снегирь, клёст-еловик, щегол Carduelis carduelis, зеленушка Chloris chloris, чечётка Acanthis flammea, чиж Spinus spinus, мухоловка-пеструшка Ficedula hypoleuca, ласточка-береговушка Riparia riparia.

Морфологические особенности мозга птиц со средне развитой рассудочной деятельностью. Морфологические особенности конечного мозга птиц со средне развитой рассудочной деятельностью представлены в следующих работах (Воронов, Алексеева 2005), (Воронов. Константинов 2011; Воронов, Самсонова, Константинов 2011; Воронов, Константинов 2011, 2012, 2014 2015; Воронов, Герасимов 2012; Когпееva *et al.* 2016, 2017).

### Морфометрические особенности структурных компонентов.

А. Общие отличия. У птиц с СРРД, ППП глии заметно меньше, чем у птиц с НРРД (3.12-7.93); значения ППП нейронов примерно такое же, как у птиц с НРРД, а комплексов значительно больше (68.33-92.50).

Б. Межвидовые отличия. ППП нейроглиальных комплексов уменьшается в ряду: большая синица (92.43), лазоревка (92.50), зяблик (91.25), зеленушка (90.54), щегол (77.42), клёст-еловик (69.68), чиж (69.24), чечётка (68.33). Показателем степени прогрессивного развития конечного мозга выорковых птиц является площадь профильного поля нейроглиальных комплексов в эволюционно молодых полях, позволяющая выделить следующий иерархический ряд: чечётка, зеленушка, щегол, чиж, клёст-еловик. Наибольшая ППП нейроглиальных комплексов в самом эволюционно молодом поле НА наблюдается у чечётки (118.3 мкм²), далее следуют зеленушка (103.1), щегол (102.4), чиж (94.5) и клёст-еловик  $(55.5 \text{ мкм}^2)$ . Среди эволюционно молодых полей наивысшая ППП нейроглиальных комплексов отмечена в поле М у всех видов птиц (кроме чижа): зеленушка (148.4 мкм²), чечётка (134.8), щегол (134.5), чиж (119.0), клёст-еловик (100.6 мкм²). Наибольшая плотность распределения нейроглиальных комплексов в поле НА выявлена у зеленушки (1837 кл./мм<sup>2</sup>), далее по данному показателю следуют чиж (1660), щегол (1574), чечётка (1048), клёст-еловик (499 кл./мм<sup>2</sup>).

Морфофизиологические исследования удельной площади профильного поля комплексов высших центров обработки информации в конечном мозге изученных птиц (Wulst) позволили выделить следующие

морфотипы: а) зеленушка; б) чечётка и щегол; с) чиж и клёст; д) серая ворона; в эволюционно молодом поле М, где заложена зрительно-двигательная активность, птенцовый импринтинг и обоняние, выделены следующие морфотипы: а) зеленушка и серая ворона; б) чиж и чечётка; в) щегол; г) клёст-еловик. Наиболее скоррелированными признаками оказались показатели глии щегла и чижа.

В эволюционно промежуточном поле N, где расположены вторичные слуховые ядра, вокализация, контроль пищевого поведения, обработка зрительной информации, выделены следующие морфотипы: а) зеленушка; б) серая ворона; в) чиж и чечётка; г) щегол; д) клёст. Наиболее скоррелированными показателями оказались комплексы у клеста, зеленушки и чечётки.

В эволюционно старых полях, таких как StL, где сосредоточены первичные слуховые ядра, тактильная и пространственная ориентация, память и видоспецифичное поведение, выделяются следующие морфотипы: а) зеленушка; б) серая ворона; в) чиж и чечётка; г) щегол; д) клёстеловик. Скоррелированными при этом являются параметры нейронов чижа и щегла, а также комплексы клеста. В поле Gp, где находятся центры регуляции инстинктов и полового поведения, выделяются следующие морфотипы: а) чечётки; б) зеленушки; в) щегла; г) серой вороны и клеста-еловика; д) чижа. Скоррелированными признаками являются параметры нейронов серой вороны, щегла и чижа. В поле A, где существуют очаги агрессии, зрение, пение и дыхание, выделяются следующие морфотипы: а) зеленушки; б) чечётки и щегла; б) серой вороны; г) чижа; е) клеста-еловика. При этом наиболее скоррелированными признаками являются комплексы чижа и клеста.

**Комплексно-нейроглиональный индекс**. Этот индекс в среднем больше, чем у птиц с НРРД и уменьшается в ряду: большая синица (3.49), лазоревка (3.53), зяблик (3.56), зеленушка (3.29), щегол (2.95), клёст-еловик (2.59), чиж (2.46), чечётка (2.67).

Полиморфизм нейронов. У большой синицы большой наибольшее разнообразие классов нейронов (7 классов) наблюдается в поле A, несколько меньше (6 классов) — в ядре Hd; у лазоревки максимальное значение (5 классов) выявлено в поле StL; у пухляка (5 классов) отмечено в полях На и A; у зяблика (6 классов) наблюдается в поле N; у снегиря (6 классов) выявлено в Поле A.

Пространственное распределение клеток и надклеточных структур. Самая сильная агрегация нейронов в поле НА характерна для чижа (0.80), далее следуют зеленушка (0.84), щегол (0.86), чечётка (0.90), клёст-еловик (0.93). Агрегация комплексов в поле НА является самой сильной у щегла (0.84), далее следуют чечётка (0.86), чиж (0.86), зеленушка (0.87), клёст (1.00). Самая сильная ассоциация глиальных клеток и нейронов в поле НА свойственна чижу (0.74), далее следуют

чечётка (0.79), зеленушка (0.82), клёст-еловик (0.91), щегол (0.95). По сравнению с серой вороной, у вьюрковых птиц комплексы ассоциируются с нейронами и глией только в одном поле A, а не во всех полях.

Пространственное распределение клеток и надклеточных структур мозга отражает степень их функциональной взаимосвязи, поэтому его необходимо учитывать для правильной характеристики цитоархитектоники конечного мозга птиц.

От эволюционно молодых полей Hd и M, промежуточного N к старому StL агрегация клеток постепенно увеличивается в ряду: чиж, чечётка, зеленушка, щегол. Однако, агрегация клеток по типу глия-нейрон самого эволюционно молодого поля Ha похожа на показатели самого старого поля A, что требует дополнительного осмысления

### Высший уровень развития мозга птиц

Когнитивные способности птиц. О наличии сходства врановых и попугаев по способности к обобщению и символизации свидетельствует близость результатов тестов (Смирнова и др. 2002; Зорина, Смирнова 2008; Smirnova et al. 2000) с результатами упомянутых выше исследований Пепперберг (Pepperberg 2002; 2009). В специальных сериях опытов более детально сопоставляются способности врановых и попугаев к обобщению и абстрагированию, исследуя их одинаковыми экспериментальными методами. К настоящему времени получены данные о том, что венесуэльские амазоны  $Amazona\ amazonica$  успешно обучаются выбору по образцу точно по такой же методике, которая применяется в опытах на врановых (Смирнова, Обозова 2012). Показано, что попугаи успешно обобщают признак «сходство», и по динамике формирования этого обобщения они не отличаются от ворон. Эти птицы проявили такую же способность к выявлению сходства по аналогии в структуре сложных двухкомпонентных стимулов (Obozova et al. 2011), какую обнаружили у серых ворон (Zorina, Smirnova 2005). 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 её лишь путём длительного обучения (Зорина, Смирнова 2008).

К группе птиц с «высшим» уровнем развития мозга относятся также совы, когнитивные способности которых до сих пор не исследованы. На базе ООО «Питомник редких видов птиц Витасфера» начаты (совместно с Е.И.Сарычевым) исследования способности бородатой неясыти *Strix nebulosa* решать некоторые когнитивные задачи. По предварительным данным (Obozova, Zorina 2013), поведение сов разительно непохоже на поведение других птиц с относительно крупным мозгом: они не решают тест на «неисчезаемость» и на подтягивание приманки с помощью нити. Когнитивные способности сов требуют дальнейших исследований.

Таблица 4. Морфометрические показатели структурных компонентов в поле Hd конечного мозга птиц с высоко развитой рассудочной деятельностью (\*  $-P \le 0.05$ ; \*\*  $-P \le 0.01$ ; данные в мкм²; площадь контрольного поля 4.4100 мм²)

Вид	Площадь профильного поля глии	Площадь профильного поля нейронов	Площадь профильного поля комплексов	Индекс комплексно-нейроглиальный
Серая ворона	6.85±0.43**	19.35±1.32	123.25±6.75**	4.70±0.32*
Волнистый попугайчик	6.25±0.54	18.44±1.54**	101.51±3.44	4.11±0.43
Галка	6.31±0.23	17.54±1.25*	100.31±3.21	4.21±0.11*
Сорока	7.59±0.65**	16.35±1.54	97.31±2.35**	4.10±0.44
Грач	7.22±0.23	16.22±1.76	94.43±2.65	4.03±0.12*

Морфологические особенности мозга птиц с высоко развитой рассудочной деятельностью. Изучены следующие птицы с высоко развитой рассудочной деятельностью: серая ворона, грач, сорока, галка, волнистый попугайчик. Морфологические особенности конечного мозга птиц с высоко развитой рассудочной деятельностью представлены в следующих работах: (Воронов 1986, 1989, 2017; Воронов и др. 1994, 1996, 2012; Воронов, Алексеев 2001; Воронов, Алексеева 2005; Воронов, Самотаев 2010; Воронов, Константинов 2012; Константинов и др. 2015).

### Морфометрические особенности структурных компонентов.

А. Общие отличия. У птиц с высоко развитой рассудочной деятельностью (ВРРД), ППП глии заметно меньше, чем у предыдущих групп птиц (6.85-7.22); ППП нейронов несколько меньше, чем у птиц с СРРД, а ППП нейроглиальных комплексов значительно больше, чем у остальных групп птиц (94.43-123.25)

 $\underline{\text{Б. Межвидовые отличия}}$ . ППП нейроглиальных комплексов уменьшается в ряду: серая ворона (123.25), волнистый попугайчик (101.51), галка (100.31), сорока (97.31), грач (94.43).

**Комплексно-нейроглиональный индекс**. Этот индекс в целом больше, чем у остальных исследуемых групп птиц (4.03-4.7) и уменьшается в ряду: серая ворона (4.70), волнистый попугайчик (4.11), галка (4.21), сорока (4.10), грач (4.03).

**Полиморфизм нейронов**. У галки наибольшее разнообразие классов нейронов (по 9 классов) выявлено в полях StL и A; у грача (по 9 классов) отмечено в полях Ha, Hd, N и StL; у серой вороны в полях Ha и M (по 10 классов), Hd, Ne и Ar (по 9 классов).

Коэффициент асимметрии плотности структурных компонентов в поле Hd. У серой вороны коэффициент плотности нейронов составляет 0.153, нейроглиальных комплексов -0.173. Коэффициент площади профильного поля нейронов: веретеновидных -0.093; пирамидных -0.089, звёздчатых -0.087; нейроглиальных комплексов -0.151. У галки коэффициент плотности нейронов -0.122, нейроглиальных комплексов -0.160. Коэффициент площади профильного поля нейронов: ве-

ретеновидных — 0.092, пирамидных — 0.096, звёздчатых — 0.083, нейроглиальных комплексов — 0.144.

Пространственное распределение клеток и надклеточных **структур**. В зоне НА межклассовые расстояния «комплексы-глия» и «пирамиды-веретена» у клеста-еловика меньше, чем у серой вороны, а расстояния «комплексы-веретена» и «звёзды-веретена» – больше. В зоне Hd межклассовые расстояния «комплексы-глия», «комплексы-пирамиды» и «пирамиды-веретена» у клеста меньше, чем у вороны, а расстояния «звезды-веретена» и «веретена-глия» больше. В зоне М межклассовые расстояния комплексов меньше у вороны. Межклассовые расстояния «звезды-глия», «пирамиды-глия» и «веретена-глия» меньше у вороны, а расстояния «звезды-веретена» и «пирамиды-веретена» меньше у клеста. В зоне N межклассовые расстояния комплексов, глии, веретеновидных, пирамидных и звездчатых нейронов у серой вороны меньше, чем у клеста-еловика. В зоне StL межклассовые расстояния комплексов, веретён, «пирамиды-глия» у вороны меньше, чем у клеста. В зоне Gp межклассовые расстояния комплексов меньше у вороны, а межклассовые расстояния «звёзды-глия», «звёзды-веретена», «пирамиды-глия» и «пирамиды-веретена» меньше у клеста. В зоне А межклассовые расстояния глии и нейронов всех типов у клеста меньше, чем у вороны (за исключением расстояния «звёзды-комплексы», которое меньше у вороны).

В заключение приводим таблицу 5, в которой впервые демонстрируется абсолютное количество нейронов в мозге птиц.

Таблица 5. Основные количественные показатели цитоархитектоники конечного мозга птиц с высоко и низко развитой рассудочной деятельностью (\*  $-P \le 0.05$ ; \*\*  $-P \le 0.01$ )

Показатель	Серая ворона	Грач	Сорока	Галка	Сизый голубь
Абсолютное количество нейронов	660530000*	585058000*	537676000*	407860000*	306586000*
Удельная плотность нейронов на 0.001 мм²	178.43	190.59	126.94	164.91	86.49
Коэффициент вариации нейронов	54.42	52.17	48.12	57.29	55.68

### Обсуждение

Изменение экологических условий существования каждого класса позвоночных животных приводит необходимости выработки новых форм адаптаций. Один из таких путей — развитие мозга, приведший к возникновению и развитию рассудочной деятельности. Последняя вместе с другими формами высшей нервной деятельности дала большие преимущества в борьбе за существование (Крушинский 1986).

В обзоре З.А.Зориной и Т.А.Обозовой (2013) рассмотрены сравнительные характеристики и критерии совершенствования мозга птиц в ходе филогенеза. Проанализирована возможность использования полушарного индекса Портмана в качестве одного из показателей уровня

организации мозга у разных видов и обоснована необходимость изучения новых модельных видов птиц со «средним» (лазоревка и клёст-еловик) и «низшим» (серокрылая чайка) уровнями развития для создания полноценной сравнительной характеристики когнитивных способностей в классе птиц. Приведён обзор основных экспериментальных доказательств наличия элементарного мышления и некоторых других когнитивных функций у высших представителей класса птиц.

Мы своими исследованиями дополнили этот материал новыми данными о строении мозга птиц разных систематических групп и предложили дополнительные критерии для определения черт прогрессивного развития мозга птиц. При этом важным оказалось выяснить проблему аналогии или гомологии структур мозга птиц и млекопитающих. Мы считаем, что высказывание Райнера (Reiner 2009) о том, что как только провели прямую гомологию структур мозга птиц и млекопитающих, то сразу поменялось мнение о их когнитивных способностях, звучит несколько поверхностно. Скорее всего, мозг птиц сконструирован для быстрой обработки информации, а мозг млекопитающих – для медленной. Сравнивая особенности строения мозга птиц с различно развитой рассудочной деятельностью, мы предлагаем в дополнение к индексу Портмана применять комплексно-нейро-глиальный индекс. С помощью данного индекса можно анализировать конкретное морфофункциональное значение и развитие управления основных анализаторов и других систем органов птиц с различно развитой рассудочной деятельностью.

Количественная выработка критериев совершенствования конечного мозга птиц основывалась на теоретически разработанных принципах дополнительности, структурной переходности и полиморфизма нейронов (Богословская, Поляков 1981). В эти критерии вошли: І. Увеличение: 1) количества, плотности и площади профильного поля нейроглиальных комплексов; 2) звёздчатых клеток; 3) полиморфизма типов и классов нейронов; 4) комплексно-нейро-глиального индекса; 5) асимметрии мозга структурных компонентов. П. Особенности пространственного распределения клеток и надклеточных структур (взаиморасположения структурных компонентов — глии, нейронов и комплексов). ПІ. Уменьшение площади профильного поля нейронов. Все эти критерии соответствуют разработанной Л.В.Крушинским и З.А.Зориной теории о поведении птиц с низко, средне и высоко развитой рассудочной деятельностью.

При практическом использовании этих критериев важно учитывать масштабы проведения экологических исследований. До сих пор в популяционных работах учёные использовали только массу и размер мозга. Они установили связь размера конечного мозга со способностью птиц осваивать новые экологические ниши (Sol *et al.* 2005, 2007) и даже связь с влиянием радиации (Møller *et al.* 2011). При этом для установления факта уменьшения мозга у радиационно заражённых птиц пришлось

использовать 550 экз. 48 видов. Учитывая слабую информативность размеров мозга в экологических исследованиях, мы считаем использование такого большого количества птиц без подробных цитоархитектонических исследований этически неприемлемым. Для дальнейших эколого-морфологических исследований в качестве индикаторов прогрессивного развития мозга мы рекомендуем в первую очередь пользоваться увеличением цитоархитектонического индекса и нейроглиальных комплексов. Изучение мозга с использованием его асимметрии и ассоциации структурных компонентов потребует гораздо больше времени.

### Выводы

Установлено, что уровни элементарной рассудочной деятельности у разных видов птиц, обусловленные количественно-качественной специализацией структур их конечного мозга, определяют прогрессивные адаптивные функции организма.

У птиц с низко развитой рассудочной деятельностью в эволюционно молодых полях конечного мозга находятся нейроглиальные комплексы сравнительно небольших размеров — 0.74-51.32 мкм²; комплексно-нейро-глиальный индекс — 0.74-51.32; полиморфизм нейронов — 5-7 классов; коэффициент асимметрии мозга (плотности нейронов 0.097 и комплексов 0.09).

У птиц со средне развитой рассудочной деятельностью в конечном мозге нейроглиальных комплексов в аналогичных структурах -68.33-92.43 мкм²; комплекснонейро-глиальный индекс -2.67-3.49 мкм²; полиморфизм нейронов -6-7 классов; агрегация нейронов в поле  $\mathrm{Ha}-0.8$ , а комплексов -0.84.

У птиц с высоко развитой рассудочной деятельностью в конечном мозге основных полей стриатума подсчитано нейроглиальных комплексов  $94.43 \cdot 123.25 \text{ мкм}^2$ , комлексно-нейро-глиальный индекс  $-4.03 \cdot 4.7$ ; полиморфизм нейронов  $-9 \cdot 10 \text{ классов}$ , коэффициент асимметрии мозга: плотности нейронов -0.153 и нейроглиальных комплексов -0.173, агрегация нейронов в поле Ha-0.93, комплексов -1.0.

При помощи предложенного нами метода установлены прогрессивные изменения в структурах головного мозга птиц, которые описываются следующими морфологическими параметрами: увеличением количества, плотности и площади профильного поля нейроглиальных комплексов, звёздчатых клеток, полиморфизма типов и классов нейронов, комплексно-нейро-глиального индекса, асимметрии мозга структурных компонентов, а также особенностями пространственного распределения клеток и надклеточных структур.

### Литература

Андреева Н.Г., Обухов Д.К. 1999. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных. СПб.: 1-384.

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.: 1-384.

Воронов Л.Н. 1986. К изучению архитектоники полей головного мозга некоторых видов врановых // Изучения птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Л., 1: 135-136.

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

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

Воронов Л.Н. 2017. Морфологические адаптации вороновых птиц // Экология врановых птиц в естественных и антропогенных ландшафтах Северной Евразии. Казань: 72-74.

- Воронов Л.Н., Алексеев В.В. 2001. К проблеме классификации нейронов стриатума конечного мозга птиц // Журн. высш. нерв. деят. **51**, 4: 477-483.
- Воронов Л.Н., Алексеева Н.В. 2006. Асимметрия морфометрических показателей конечного мозга сизого голубя // Вести. Чуваш. пед. ун-та 4 (51): 24-27.
- Воронов Л.Н., Алексеева Н.В. 2005. Влияние синантропизации на поведение и морфотипы некоторых видов синиц // *Вести. Чуваш. пед. ун-та.* Чебоксары: 24-34.
- Воронов Л.Н., Архипова М.Н. 2003. Сравнительное изучение конечного мозга домашней утки и кряквы // Вестн. Чуваш. пед. ун-та 3 (37): 68-76.
- Воронов Л.Н., Богословская Л.С., Маркова Е.Г. 1994. Сравнительное изучение морфологии конечного мозга врановых птиц в связи с их пищевой специализацией // Зоол. журн. 73, 10: 82-97.
- Воронов Л.Н., Богословская Л.С., Маркова Е.Г. 1996. Морфологическое развитие конечного мозга птенцов серой вороны // Зоол. журн. 75, 12: 1828-1841.
- Воронов Л.Н., Исаков Г.Н. 2009. Морфологические особенности закладки полей конечного мозга куликов // Науч.-информ. вестн. докт., аспиран., студентов 1 (13): 20-24.
- Воронов Л.Н., Исаков Г.Н. 2015. Экологоморфологические особенности структуры конечного мозга представителей ржанкообразных. Чебоксары: 1-116.
- Воронов Л.Н., Исаков Г.Н., Константинов В.Ю., Герасимов А.Е., Яндайкин С.С. 2013. Индексы структурных компонентов конечного мозга как индикаторы сложного поведение птиц // Рус. орнитол. журн. 22 (906): 2113-2116. EDN: PGUSXP
- Воронов Л. Н., Герасимов Е.А. 2012. Цитоархитектонические особенности конечного мозга трясогузки белой (Motacilla alba) и зяблика обыкновенного (Fringilla coelebs) // Вестн. Чуваш. пед. ун-та 2 (74): 31-33.
- Воронов Л.Н., Константинов В.Ю. 2011. Морфофизиологические особенности конечного мозга клеста-еловика (Loxia curvirostra) // Вести. Чуваш. пед. ун-та 2 (70), 1. 70-75.
- Воронов Л.Н., Константинов В.Ю. 2011. Пространственное расположение клеток конечного мозга клеста-еловика (*Loxia curvirostra*) // Фундаментальные исслед. **10**, 3: 586-589.
- Воронов Л.Н., Константинов В.Ю. 2012. Новая методика вычисления расстояния между классами клеток нервной ткани для уточнения степени прогрессивного развития конечного мозга врановых птиц // Врановые птицы в антропогенных и естественных ландшафтах Северной Евразии. М.; Казань: 106-110.
- Воронов Л.Н., Константинов В.Ю. 2014. Эколого-морфологические особенности гистологического строения мозга птиц семейства Вьюрковые (Fringilidae) // Мордов. орнитол. вестн. 4. 44-52.
- Воронов Л.Н., Константинов В.Ю. 2015. Экологическая морфология конечного мозга птиц семейства выороковые (Fringillidae). Чебоксары: 1-163.
- Воронов Л.Н., Константинов В.Ю. 2016. Метод вычисления расстояния между классами структурных компонентов конечного мозга птиц // Журн. высш. нерв. деят. 66: 113-124.
- Воронов Л.Н., Константинов В.Ю., Герасимов А.Е., Яндайкин С.С. 2012. К вопросу классификации некоторых представителей врановых птиц на основе выявления особенностей строения их конечного мозга // Врановые птицы в антропогенных и естественных ландшафтах Северной Евразии. М.; Казань: 55-58.
- Воронов Л.Н., Константинов В.М., Пономарёв В.А. и др. 2015. Галка (Corvus monedula L.) в антропогенных ландшафтах Палеарктики. М.; Иваново: 1-296.
- Воронов Л.Н., Самотаев А.А. 2010. Структурно-функциональные различия в организации большой системы морфометрических характеристик конечного мозга серой вороны и сизого голубя // Орнитология в Северной Евразии. Оренбург: 32-38.
- Воронов Л.Н., Самсонова М.Л., Константинов В.Ю. 2011. Особенности конечного мозга зяблика (Fringilla coelebs) и мухоловки-пеструшки (Ficedula hypoleuca) в постнатальном онтогенезе // Вести. Чуваш. пед. ун-та 2 (70), 1: 136-140.
- 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. М.: 115-148.
- Зорина З.А., Смирнова А.А. 1995. Количественные оценки у серых ворон: обобщение по относительному признаку «большее множество» // Журн. высш. нервн. деят. 45, 3: 490-499.

- Зорина З.А., Смирнова А.А., Плескачева М.Г. 2007. Высшая нервная деятельность серой вороны // Серая ворона (Corvus cornix) в антропогенных ландшафтах Палеарктики (Проблемы синантропизации и урбанизации). Иваново: 205-265.
- Зорина З.А., Смирнова А.А., Плескачева М.Г., Дубынина Е.В. 2006. Новое в исследованиях мозга и высшей нервной деятельности врановых птиц (2002—2005) // Экология врановых птиц в условиях естественных и антропогенных ландшафтов России. Казань: 16-43.
- Корнеева Е.В., Тиунова А.А., Александров Л.И., Голубева Т.Б. 2016. Активация WULST у птенцов мухоловки-пеструшки при пищевом поведении, вызываемом оформленным зрительным стимулом // Журн. высш. нервн. деят. 66, 1: 74-78.
- Крушинский Л.В. 1986. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: 1-345.
- Крушинский Л.В. 2006. Записки московского биолога: Загадки поведения животных. М.: 1-254.
- Маунткасл В. 1981. *Организующий принцип функции мозга* элементарный модуль и распределённая система. Разумный мозг. М.: 1-135.
- Обозова Т.А., Смирнова А.А. 2007. Сравнительная характеристика способности к обобщению у серых ворон и клестов // Экология врановых в естественных и антропогенных ландшафтах. Сочи: 192-194.
- Обозова Т.А., Смирнова А.А., Зорина З.А. 2009. Клесты-еловики (Loxia curvirostra) способны к обобщению признака «больше» // Журн. высш. нервн. деят. **59**, 3. 318-325.
- Обозова Т.А., Смирнова А.А., Зорина З.А. 2011. Экспериментальный подход к изучению когнитивных способностей птиц в естественной среде обитания: относительные оценки размера стимулов у серокрылых чаек // Орнитология 36: 244-249.
- Обухов Д.К. 1999. Эволюционная морфология конечного мозга позвоночных. СПб.: 1-267.
- Смирнова А.А., Лазарева О.Ф., Зорина З.А. 2002. Исследование способности серых ворон к элементам символизации // Журн. высш. нерв. деят. **51**, 2: 241-254.
- Смирнова А.А., Обозова Т.А. 2012. Символизация у птиц: серая ворона и попугай способны установить симметричность эквивалентных отношений // Врановые птицы в антро-погенных и естественных ландшафтах Северной Евразии. М.; Казань: 237-240.
- Clayton N.S., Emery N.J. 2009. Do jays know about other minds and other times? #Neurobiology of «Umwelt». Berlin: 109-123.
- Elliot-Smith G. 1901. Notes upon the natural subdivisions of the cerebral hemisphere #J. Anat. *Physiol.* 35: 431-454.
- Emery N.J., 2006. Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence # Phil. Trans. R. Soc. Lond. Biol. Sci. **361** (1465): 23-43.
- Emery N.J., Clayton N.S. 2005. Evolution of the avian brain and intelligence # Curr. Biol. 15, 23: 946-950.
- Emery N.J., Dally J.M., Clayton N.S. 2004. Western scrub jays (*Aphelocoma californica*) use cognitive strategies to protect their caches from thieving conspecifics # Anim. Cogn. 7: 37-43
- Fristoe T. S., Iwaniuk A.N., Botero C.A. 2017. Big brains stabilize populations and facilitate colonization of variable habitats in birds // Nature Ecology & Evolution 1, 11:1706-1715.
- Isler K., van Schaik C.P. 2009. Why are there so few smart mammals (but so many smart birds) # Biol. Letters 5: 125-129.
- Jarvis E.D., Gunturkun O., Bruce L. et al. 2005. The Avian Brain Nomenclature Consortium // Nature Rev. Neurosc. 6: 151-159.
- Karten H.J. 1969. The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon *|| Ann. N.Y. Acad. Sci.* **167**, 1: 163-179.
- Karten H.J. 1991. Homology and evolutionary origins of the neocortex # Brain Behav. Evol. 8: 264-272.
- Korneeva E.V., Tiunova A.A., Aleksandrov L.I., Golubeva T.B. 2017. Activation of Wulst in Pied Flycatcher nestlings during feeding behavior evoked by a patterned visual stimulus // Neuroscience and Behavioral Physiology 4: 421-427.
- Lendvai Á.Z., Bókony V., Angelier 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.

- Møller A.P., Bonisoli-Alquati A., Rudolfsen G., Mousseau T.A. 2011. Chernobyl birds have smaller brains #PLoS One 6, 2: e16862.
- Nealen P.M., Ricklefs R.E. 2001. Early diversification of the avian brain: body relationship #J. Zool. **253**: 391-404.
- Obozova T., Zorina Z. 2011. Great Grey Owls do not comprehend the functional role of the string-pulling tasks # 18th annual international conference on comparative cognition. Melbourne.
- Obozova T., Zorina Z. 2013. Do Great Grey Owls comprehend means end relationships? # Intern. J. Comp. Psychol. 26: 199-203.
- Pepperberg I.M. 2009. Alex and me: How a scientist and a parrot uncovered a hidden world of animal intelligence and formed a deep bond in the process. N.Y.: 1-235.
- Portmann A. 1946. Etudes sur la cerebralisation chez les oiseaux. I # Alauda 14. 2-20.
- Portmann A. 1947. Etudes sur la cerebralisation chez les oiseaux. II. III # Alauda 15: 1-15, 161-171.
- Rehkamper G. Frahm H.D., Cnotka J. 2001. Evolutionary constraints of large telencephala # Brain Evolution and Cognition. New York: 49-77.
- Rehkamper G. Frahm H.D., Zilles K. 1991. Quantitative development of brain and brain structures in birds (Galliformes and Passeriformes) compared to that in mammals (Insectivores and Primates) # Brain Behav. Evol. 37: 125-143.
- Reiner A. 2009. Avian evolution: from Darvin's finches to a new way of thinking about avian forebrain organization and behavioral capabilities # Biol. Letters 5: 122-124.
- Reiner A., Perkel D.J., Brus L.L. *et al.* 2004. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei # J. Comp. Neurol. 473: 377-414.
- Reiner A., Yamamoto K., Karten H.J. 2005. Organization and evolution of the avian forebrain // *Anat. Record* A. **287**, 1: 1080-1102.
- Ricklefs R. E. 2009. The cognitive face of avian life histories. The 2003 Margaret Morse Nice Lecture # Wilson Bull. 116, 2: 119-196.
- Seed A., Emery N., Clayton N.S. 2004. Intelligence in corvids and apes: A case of convergent evolution? *|| Ethology* **115**: 401-420.
- Sidman R.L., Rakic P. 1973. Neuronal migration, with special reference to developing human brain: a review # Brain Res. 62: 1-35.
- Sidman V., Rauzin R., Lazar R., Cunningham S., Tailby W., Carrigan P. 1982. A search for symmetry in the conditional discriminations of rhesus monkeys, baboons, and children # J. Exp. Analysis of Behav. 37, 1: 23-44.
- Smirnova A.A., Lazareva O.F., Zorina Z.A. 2000. Use of number by crows: investigation by matching and oddity learning # J. Exp. Analysis of Behav. 73: 163-176.
- 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.
- Sol D., Székely T., Liker A., Lefebvre L. 2007. Big-brained birds survive better in nature # Proc. Biol. Sci. 274 (1611): 763-769.
- Stingelin W. 1958. Vergleichend morphologische Untersuchungen am Vorderhirn der Vögel auf cytologischer und cytoarchitektonischer Grundlage. Basel: 1-215.
- Timmermans S., Lefebvre L., Boire D., Basu P. 2000. Relative size of the hyperstriatum ventral is the best predictor of feeding innovation rate in birds # Brain Behav. Evol. **56**, 4: 196-203.
- Zorina Z.A., Smirnova A.A. 2005.Concept-formation in crows # 9-th European Congress of Psychology. Granada: 155.



# Кризис традиционных представлений об изменчивости: на пути к новой парадигме

### О.Н.Тиходеев

Олег Николаевич Тиходеев. Кафедра генетики и биотехнологии, Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербуог, Россия. E-mail: tikhodeyev@mail.ru

Второе издание. Первая публикация в 2012\*

Несмотря на впечатляющие успехи современной генетики, общая теория изменчивости до сих пор не построена и перспективы её создания довольно туманны. Дело в том, что целый ряд ключевых представлений, в течение многих десятилетий считавшихся аксиомами и, казалось бы, составлявших основу этой теории, требуют в настоящее время серьёзного пересмотра. В частности, в соответствии с классической концепцией, принято различать наследственную и ненаследственную изменчивость, отводя им принципиально разную эволюционную роль (Тимофеев-Ресовский и др. 1977; Шмальгаузен 1968; Darwin 1859). Ещё недавно считалось само собой разумеющимся, что их механизмы должны быть кардинально различны. Однако такие ожидания не оправдались (Инге-Вечтомов 2010а). Оказалось, что сходные молекулярные события способны приводить к обеим формам изменчивости. И, напротив, за одной и той же формой изменчивости могут скрываться совершенно разные молекулярные механизмы. Наконец, обнаружен широкий спектр явлений, сочетающих элементы наследственной и ненаследственной изменчивости и потому выходящих за рамки традиционной классификации.

Тот факт, что классическая концепция изменчивости устарела, не означает, что она должна быть полностью отвергнута. Но её необходимо существенно переосмыслить. В представлениях об изменчивости требуется новая парадигма (Инге-Вечтомов 2010а), то есть новый, нестандартный взгляд на старую проблему. В настоящей статье предложены контуры такой парадигмы.

### Разнообразие классификаций изменчивости

Ситуация с понятием «изменчивость» парадоксальна. Несмотря на широкое использование в научной литературе, это понятие не имеет однозначной интерпретации (Зеликман 1966; Парамонова 1979; Langlet 1971). Иногда его трактуют как всеобщее свойство живого изменяться в ряду поколений или в онтогенезе, иногда — как процесс, приводящий к возникновению различий, иногда — как конечные результаты такого

<sup>\*</sup> Тиходеев О.Н. 2012. Кризис традиционных представлений об изменчивости: на пути к новой парадигме // Экологическая генетика 10, 4: 56-65.

Таблица 1. Разнообразие традиционных классификаций изменчивости (по: Парамонова 1979; с изменениями)

Принцип классификации изменчивости	Конкретные варианты классификации	Соответствующие формы изменчивости	Их традиционные синонимы
По сопостопилании	По таксономической принадлежности	Внутривидовая	_
По сопоставляемым биологическим	сопоставляемых единиц	Межвидовая	_
единицам	По объёму	Индивидуальная	_
	сопоставляемых единиц	Групповая	_
		Морфологическая	Структурная
	По характеру	Физиологическая	Функциональная
	исследуемых признаков	Этологическая	Изменчивость поведения
		Молекулярная	_
	По характеру проявления	Прерывистая	Качественная, альтернативная
	исследуемых признаков	Непрерывная	Количественная, рядовая
По внешним	По характеру связей между	Коррелятивная	Соотносительная, сопряжённая, связная, зависимая
проявлениям изменчивости	разными признаками	Некоррелятивная	-
	По характеру проявления	Клинальная	-
	в пространстве	Дискретная	_
	По характеру проявления	Направленная	_
	во времени	Ненаправленная	_
	По наследуемости	Наследственная	Генотипическая, неопределённая, колеблющаяся
	различий	Ненаследственная	Модификационная, определённая, паратипическая
		Обусловленная разнообразием генотипов	Наследственная, генотипическая, неопределённая, колеблющаяся
	По факторам, определяющим фенотип	Обусловленная закономерностями индивидуального развития	Онтогенетическая
По причинам возникновения		Обусловленная воздействиями внешней среды	Ненаследственная, модификационная, определённая, паратипическая
различий	По молекулярным механизмам	Мутационная и комбинативная	Наследственная, генотипическая, неопределённая, колеблющаяся
		Связанная с изменением экспрессии генов	Эпигенетическая*
	По роли исследователя	Спонтанная	-
	то роли носледователи	Индуцированная	_

<sup>\* –</sup> этот термин нередко используют в разных смыслах. Мы придерживаемся исходной точки зрения, что любые события, называемые эпигенетическими, являются результатами регуляции действия генов (Waddington 1942; Nanney 1958).

процесса. Зачастую все эти трактовки используются вперемежку, что дополнительно дезориентирует читателей.

Нет единства и в оценке масштабов рассматриваемого явления. Некоторые авторы понимают его очень широко, как любые аспекты биологического разнообразия (Вавилов 1935; Инге-Вечтомов 2010б), некоторые сводят к разнообразию в пределах вида (Тейлор и др. 2002; Филипченко 1926; Darwin 1859; Dobzhansky 1950), а некоторые – к внутрипопуляционному разнообразию (Маут 1942).

Наконец, изменчивость — настолько многогранное явление, что каждый биолог, в зависимости от своих интересов, сосредотачивается лишь на отдельных её аспектах. В результате существуют различные классификации изменчивости (табл. 1). Некоторые из них заметно перекрываются, но многие в значительной степени или полностью автономны. В связи с этим невозможно создать единую классификацию, охватывающую все аспекты изменчивости сразу. Для каждого аспекта необходима своя классификация.

## Как классифицировать изменчивость с генетической точки зрения?

Для генетика наиболее важны три аспекта изменчивости: способность различий наследоваться в ряду поколений (для краткости мы будем называть её наследуемостью различий); факторы, непосредственно определяющие фенотип и тем самым лежащие в основе возникновения различий; конкретная молекулярная природа изучаемых различий. В течение долгого времени было принято считать, что эти аспекты изменчивости очень близки, и потому соответствующие классификации дублируют друг друга (наследственная изменчивость = генотипическая изменчивость = мутационная + комбинативная изменчивость; ненаследственная изменчивость = изменчивость за счёт регуляции экспрессии генов). Осложнял ситуацию лишь один нерешённый вопрос: что делать с онтогенетической изменчивостью, которая совершенно не вписывается в данную схему.

	Изменчивость				
Наследственная			H	енаследственная	
	Мутационная	Комбинативная	Онтогенетическая		

Классификация форм изменчивости по Инге-Вечтомову, 1989

Эту проблему пытались решить различными способами. Некоторые авторы придерживались той точки зрения, что любые изменения, возникающие в онтогенезе, имеют отношение не к изменчивости, а к раз-

витию — другому всеобщему свойству живых существ (Мамаев 1972; Парамонова 1979). Получается, что онтогенетической изменчивости нет, и тогда все три классификации легко совместимы. Некоторые авторы решали проблему иначе. Признавая существование онтогенетической изменчивости, они включали её в общую схему как особую форму, промежуточную между наследственной и ненаследственной (Инге-Вечтомов 1989; см. рисунок).

Искусственность обоих подходов вполне очевидна. В первом использован сугубо формальный повод, чтобы избавиться от «неудобной» формы изменчивости. Во втором происходит смешение разных классификаций: онтогенетическая изменчивость поставлена в один ряд с мутационной и комбинативной, хотя принципы их вычленения сильно разнятся (табл. 1).

Нет сомнений, что нужно искать иные пути. В этом плане особого внимания заслуживает концепция, предложенная недавно С.Г.Инге-Вечтомовым (2007, 2010а,б). Автор отмечает, что каждая из перечисленных классификаций изначально отражала лишь внешние проявления изменчивости, то есть была сугубо феноменологической. В дальнейшем, по мере развития молекулярной генетики, стало ясно, что ни одна из этих классификаций с конкретными механизмами изменчивости не коррелирует. Например, непосредственной основой мутационной изменчивости могут служить не только точковые мутации, но и хромосомные перестройки, миграции транспозонов, изменения степени метилированности ДНК и целый ряд других молекулярных событий (Ауэрбах 1978; Миронова 2010; Чураев 2010; Richards 2006; Walbot 2000). Стойкие изменения конформации прионных белков у некоторых объектов, таких как дрожжи-сахаромицеты, относятся к механизмам наследственной изменчивости, а у некоторых, таких как овцы, - к механизмам ненаследственной (Миронова 2010; Chernoff 2007). Автор предлагает отказаться от привычных классификаций, изначально целиком основанных на феноменологии, и перейти к современной, то есть молекулярной.

Предлагаемый подход вызывает много вопросов. Положив в основу классификации молекулярные механизмы, мы рано или поздно дойдём и до феноменологии и в итоге неизбежно окажемся перед необходимостью отличать наследственную изменчивость от ненаследственной, онтогенетическую от модификационной и т.д. Отказаться от «старых» классификаций все равно не удастся. Тем не менее, здесь есть отчётливое конструктивное зерно: разные классификации изменчивости несопоставимы, поскольку отражают разные аспекты проблемы и в принципе не могут быть сведены в единую схему.

Развивая эту мысль, мы приходим к следующей концепции. В современной генетике для описания изучаемых различий широко используют три классификации изменчивости (табл. 2). Первая из них отра-

жает наследуемость различий. В этом плане выделяют наследственную и ненаследственную изменчивость. Вторая классификация иллюстрирует важнейшие факторы, непосредственно определяющие фенотип конкретного организма. Речь идёт о наследственных задатках, закономерностях индивидуального развития и воздействиях внешней среды. В соответствии с этим, принято вычленять генотипическую, онтогенетическую и модификационную изменчивость. Третья классификация является молекулярной: она отражает конкретную природу изучаемых различий.

Таблица 2. Автономные классификации изменчивости, используемые в современной генетике\*

Принцип классификации	Основные формы изменчивости	Их современные синонимы
По наследуемости	Наследственная	_
различий	Ненаследственная	-
По факторам,	Обусловленная разнообразием генотипов	Генотипическая
определяющим	Обусловленная закономерностями индивидуального развития	Онтогенетическая
фенотип	Обусловленная воздействиями внешней среды	Модификационная**
	Реализуемая посредством точковых мутаций (транзиций, трансверзий, вставок или выпадений нуклеотидов)	Мутационная***
По молекулярным механизмам	Реализуемая через новые сочетания носителей генетической информации. Реализуемая посредством молекулярной рекомбинации (гомологичной, гомеологичной, незаконной, сайт-специфической и т.д.) Реализуемая через изменение копийности носителей генетической информации (эуплоидию, анэуплоидию, амплификацию и т. д.)	Комбинативная***
	Реализуемая посредством модификации ДНК Реализуемая посредством модификации гистонов Реализуемая посредством малых РНК и т.д.	Эпигенетическая

<sup>\* –</sup> Мы рассматриваем изменчивость как способность живых существ изменяться в филогенезе или онтогенезе. Каждая из представленных в таблице форм изменчивости отражает определённую сторону этой способности. Например, под наследственной изменчивостью мы понимаем способность живых существ претерпевать разного рода наследуемые изменения, под онтогенетической изменчивостью – способность живых существ изменяться в силу закономерностей индивидуального развития, под эпигенетической изменчивостью – способность живых существ регулировать экспрессию генов и т д. Любые конкретные варианты возникающих изменений мы рассматриваем как результаты соответствующих способностей.

Многочисленные факты убедительно свидетельствуют о том, что эти классификации в значительной степени автономны. Бесперспективно жёстко увязывать их друг с другом. Вместо этого их нужно накладывать друг на друга, получая большое разнообразие форм изменчивости.

<sup>\*\* –</sup> Некоторые факторы внешней среды (например, радиация) оказывают существенное влияние на генотип организма. В этом случае фенотип определяется не внешней средой, а индуцированным ею изменением наследственных задатков. Соответствующая изменчивость не является модификационной.

<sup>\*\*\* –</sup> Оба термина крайне расплывчаты и требуют уточнения. Дело в том, что некоторые молекулярные события (например, встраивание транспозона в промотор гена) с точки зрения производимого эффекта рассматриваются как мутации, а с точки зрения конкретных механизмов – как рекомбинации. В данной таблице мы отталкиваемся от механизмов.

Предложенный подход устраняет все противоречия, характерные для традиционных представлений об изменчивости, и может рассматриваться в качестве фундамента новой парадигмы. Вместе с тем, каждая из трёх упомянутых классификаций требует существенного уточнения и дополнения. В настоящей статье мы остановимся только на первой, а две остальные рассмотрим в последующих публикациях.

### Классификация изменчивости по наследуемости различий

Традиция делить изменчивость на наследственную и ненаследственную сложилась ещё в середине XIX века. Правомочность такого деления, казалось бы, очевидна. Наследственная изменчивость реализуется в виде различий, способных стабильно передаваться от предков потомкам в ряду потенциально неограниченного числа поколений. Ненаследственная изменчивость реализуется принципиально иначе: возникающие различия потомкам не передаются.

Вместе с тем существуют и явления промежуточного характера. Один из классических примеров описан у дафний: недостаточное питание приводит у этих ракообразных к возникновению морфологических аномалий у потомства. Такие аномалии не наследуются половым путём, но сохраняются в нескольких партеногенетических поколениях (Woltereck 1911). Сходные явления, называемые длительными модификациями, обнаружены и у целого ряда других объектов, например у многих инфузорий (Женермон 1970; Полянский, Орлова 1948; Franceschi 1964; Jollos 1921) и цветковых растений (Henderson et al. 2003). Во всех этих случаях наблюдается сходная закономерность: возникшие изменения не наследуются при половом размножении, но сохраняются хотя бы в нескольких поколениях при бесполом.

У растений описано явление сомаклональной изменчивости (Evans 1989; Hammerschlag 1992; Larkin, Scowcroft 1981). Его суть заключается в высоком фенотипическом разнообразии, наблюдаемом среди регенерантов из клеточных культур. Получаемые при этом изменения крайне гетерогенны. Некоторые из них нестойки и быстро утрачиваются, некоторые стабильно наследуются в ряду поколений и при вегетативном, и при половом размножении, а некоторые способны сохраняться лишь при клонировании (Bozorgipour, Snape 1997; Dix 1977; Hammerschlag 1992; Wersuhn et al. 1988). Нетрудно заметить, что изменения последнего рода вполне соответствуют длительным модификациям.

Известны и более сложные примеры. В частности, резкое изменение минерального питания вызывает у проростков льна направленные аномалии, способные сохраняться в нескольких половых поколениях. В дальнейшем полученные аномалии, как правило, затухают и в конечном итоге могут исчезнуть полностью. Данное явление было названо генотрофией (Durrant 1962, 1971; Evans *et al.* 1966). Сходные эффекты, вы-

званные температурным стрессом или немутагенными химическими соединениями, обнаружены у дрозофилы (Светлов, Корсакова 1962; Хесин, Башкиров 1979; Jollos 1934) и некоторых цветковых растений (Махмудова и др. 2012; Hoffman 1927).

У многих животных описаны соматические мутации. С одной стороны, по своей молекулярной природе они относятся к числу классических наследственных изменений и, в принципе, могут сохраняться неограниченно долго как в клеточных, так и в клональных поколениях. С другой стороны, те же самые соматические мутации являются типичными примерами ненаследственных изменений, поскольку половому потомству не передаются (у животных соматические клетки чётко обособлены от клеток зародышевого пути).

Очевидно, что в каждом из перечисленных выше явлений сочетаются элементы и наследственной, и ненаследственной изменчивости. Таким образом, все они носят промежуточный характер. Тем не менее, до сих пор в генетической литературе их рассматривают в качестве примеров ненаследственной изменчивости. Возникает вполне естественный вопрос: почему? Такая традиция обусловлена тремя причинами. Вопервых, деление изменчивости на наследственную и ненаследственную считалось настолько общепризнанным и несомненным, что любые явления, имеющие промежуточный характер, подгоняли, хотя и с трудом, под эту классификацию. Во-вторых, многие явления промежуточного характера возникают под действием факторов внешней среды и потому воспринимаются как некие модификации, а они, по классическим представлениям, наследоваться не должны. И в-третьих, все закономерности формальной генетики изначально были выявлены у эукариот при анализе потомства, полученного половым путём. Поэтому вопрос о наследуемости любых изменений было принято решать именно гибридологическим методом. И если оказывалось, что те или иные изменения не передаются при скрещивании половому потомству, их с полной уверенностью квалифицировали как ненаследуемые.

Сегодня подобный подход уже неприемлем. Обсуждая вопрос о наследуемости конкретного изменения, необходимо отчётливо разграничивать три параметра: 1) способность изменения передаваться половому потомству; 2) способность изменения передаваться бесполому потомству; 3) степень стабильности данного изменения.

Таким образом, с точки зрения наследуемости различий можно выделить по меньшей мере 6 форм изменчивости (табл. 3). Кратко рассмотрим каждую из них по отдельности.

Стабильно-наследственная изменчивость. Различия, характерные для этой формы изменчивости, независимо от их конкретной молекулярной природы, способны стабильно наследоваться в ряду поколений как при бесполом, так и при половом размножении. Данное явление по

своей феноменологии полностью совпадает с классической наследственной изменчивостью и потому не требует более подробного описания. Отметим лишь, что в соответствии с современными представлениями в основе такой изменчивости может лежать очень широкий спектр молекулярных событий, от разнообразных точковых мутаций до стойких изменений конформации белков (Ауэрбах 1978; Миронова 2010; Чураев, 2010; Richards 2006; Walbot 2000).

Таблица 3. Разнообразие форм изменчивости, классифицируемых по наследуемости различий

		Способность различий передаваться потомству при половом размножении			
Параметры наследуемости		+		-	
		Способность различий передаваться потомству при бесполом размножении		Способность различий передаваться потомству при бесполом размножении	
		+	-	+	-
Стабильность различий	Высокая	Стабильно-наследствен- ная изменчивость* (класси- ческие примеры наслед- ственной изменчивости независимо от их конкрет- ных молекулярных меха- низмов)	Неизвестна	Асексуальная стабильно-на- следственная изменчивость (со- матические мутации, стойкие длительные модификации, не- которые примеры сомакло- нальной изменчивости)	Необратимая нена- следственная измен- чивость (морфозы, некоторые виды тер- минальной диффе- ренцировки)
	Низкая	Нестабильно-наследственная изменчивость (генотрофия и сходные с ней явления)	Неизвестна	Асексуальная нестабильнона- следственная изменчивость (по- степенно угасающие длитель- ные модификации)	Обратимая ненаслед- ственная изменчи- вость (классические адаптивные модифи- кации)

<sup>\* –</sup> в скобках представлены примеры соответствующих явлений.

Нестабильно-наследственная изменчивость. Главная отличительная особенность этого явления – сравнительно невысокая стабильность возникающих изменений при их потенциальной способности передаваться потомкам как половым, так и бесполым путём. Здесь необходимо специально остановится на том, что понимать под «сравнительно невысокой стабильностью». За редкими исключениями, такими как протяжённые делеции, наследуемые изменения не бывают абсолютно стабильными, поскольку возможны реверсии, хотя бы и единичные. Иногда вероятность реверсий весьма велика. Например, инсерции ДНК-транспозона Ас ревертируют у кукурузы в клетках эндосперма с частотой до нескольких процентов за одно деление (Kunze et al. 1997; Walbot 2000). Тем не менее, даже через много десятков поколений исходная инсерция сохраняется у некоторых потомков в своём изначальном, строго неизменном виде. Такую изменчивость можно считать стабильно-наследственной. В случае нестабильно-наследственной изменчивости возникшее изменение сохраняется лишь в нескольких поколениях, а затем начинает постепенно ослабевать и в конечном итоге утрачивается полностью.

Данное явление исследовано крайне слабо. В частности, до сих пор остаётся неясным, какие механизмы лежат в его основе. Возможно, это некие обратимые перестройки генома. Дело в том, что наиболее стабиль-

ные генотрофы льна отличаются от нормы количеством ядерной ДНК, в том числе — копийностью многих повторяющихся последовательностей (Cullis 1973, 2005). Как показывают исследования на разных модельных объектах, подобные изменения, действительно, индуцируются стрессом (Ратнер, Васильева 2000; Bassi 1991; DeBolt 2010; Fogel, Welch 1982; Grandbastien 1998; Hastings et al. 2000, 2009; Johnston 1996; Natali et al. 1995; Tani et al. 2008) и, в принципе, могут сохраняться в ряду поколений. Но обычно они не обладают высокой стабильностью, и после прекращения действия стрессового фактора структура генома постепенно нормализуется. Вполне вероятно, что именно такие события и являются основой нестабильно-наследственной изменчивости. Впрочем, нельзя исключать и другие механизмы, например, некие направленные эпигенетические изменения, возникающие под действием стрессового фактора и затем постепенно затухающие в ряду поколений.

Асексуальная стабильно-наследственная изменчивость. Для этой формы изменчивости характерны различия, достаточно стабильные в ряду митотических поколений, но не способные наследоваться половым путём. Подобного рода изменчивость может быть обусловлена двумя совершенно разными причинами. Так, соматические мутации у высших животных половому потомству не передаются, поскольку затрагивают сому, а не зародышевый путь, и тем самым физически не могут оказаться в гаметах. В данном случае важна не природа изучаемых изменений, а специфика клеток, в которых они возникают. Сходное явление описано у инфузорий. Несмотря на свою одноклеточную организацию, эти протисты имеют и сому, и зародышевый путь (макронуклеус и микронуклеус, соответственно). Изменения, возникающие в генетическом материале макронуклеуса, способны стабильно сохраняться в митотических поколениях, но не могут наследоваться при половом процессе (макронуклеус подвергается в мейозе полному разрушению — Betermier 2004).

Совершенно иная причина лежит в основе асексуальной стабильнонаследственной изменчивости, наблюдаемой при стойких длительных модификациях или среди растений-регенерантов. Вероятнее всего, это некие эпигенетические изменения, стабильные в митозе, но полностью утрачиваемые в мейозе (Dix 1977; Kaeppler et al. 2000; Miguel, Marum 2011; Paszkowski, Grossniklaus 2011). Один из возможных механизмов – метилирование гистонов. Такая гипотеза опирается на следующие факты. У многих цветковых растений умеренного пояса продолжительное действие холода на семена, луковицы, клубни, проростки и т.п. способствует более раннему переходу к цветению (Henderson et al. 2003). Этот фенотипический эффект сохраняется у прививок, вегетативных потомков и даже растений-регенерантов, но половому потомству не передаётся. Судя по результатам исследований на арабидопсисе, главную роль в регуляции ответа на холод играют гены FRI и FLC (Burn et al. 1993; Непderson  $et\ al.\ 2003$ ). В клетках, подвергнутых длительному воздействию холода, происходит тройное метилирование гистона H3, что ведёт к подавлению экспрессии гена FLC и в итоге — к ускоренному запуску цветения (Bastow  $et\ al.\ 2004$ ). Триметилированное состояние данного гистона стабильно воспроизводится в ряду митотических поколений благодаря белковому комплексу PRC2 (Crevillen, Dean 2010; Kim  $et\ al.\ 2009$ ), но полностью утрачивается и в женских, и в мужских гаметофитах, поскольку в мейозе этот комплекс не функционирует (Choi  $et\ al.\ 2009$ ; Sheldon 2008). Безусловно, возможны и другие эпигенетические механизмы, приводящие примерно к такой же феноменологии.

Асексуальная нестабильно-наследственная изменчивость. Данная форма изменчивости близка к предыдущей, но отличается от неё одним существенным нюансом — сравнительно невысокой стабильностью возникающих изменений. Соответствующие различия наследуются лишь бесполым путём, постепенно угасают и в итоге утрачиваются полностью. Типичный пример — нестойкие длительные модификации, индуцируемые скудным питанием у дафний (Woltereck 1911). Механизмы подобных явлений пока неизвестны. Предполагают, что это направленные изменения цитоплазмы (Jollos 1935), не способные передаваться потомкам через мейоз и медленно угасающие в ряду митотических поколений.

Необратимая ненаследственная изменчивость. Для этого явления характерны фенотипические изменения, способные стабильно сохраняться в онтогенезе, но не наследуемые ни половым, ни бесполым путём. Яркий пример – разнообразные морфозы (стабильные неадаптивные ненаследуемые изменения). Подобные события могут возникать спонтанно (Чадов и др. 2004), но обычно они индуцированы каким-либо стрессом, например, высокой температурой или антибиотиками (Breugel et al. 1975; Goldschmidt 1945; Hoenigsberg 1968; Queitsch et al. 2002). Принято считать, что в условиях жёсткого стресса происходит кратковременный сбой в экспрессии генов, принимающих участие в контроле развития организма. Однако он приводит к морфозу только в том случае, когда захвачена определённая стадия онтогенеза, критическая для формирования данного признака. Так, генотипически нормальные личинки дрозофилы, потребляющие пищу с добавкой нитрата серебра, развиваются в имаго с жёлтым цветом тела, и затем этот признак от пищи уже не зависит (Рапопорт 1939; Di Stefano 1943). Но если личинки получают обычную пищу, цвет тела оказывается нормальным, то есть серым независимо от характера питания имаго. В данном случае чувствительна только личиночная стадия, а именно – первый и начало второго возраста личинки (Hemat, Seminani 2003).

Некоторые стрессовые факторы действуют направленно, вызывая один и тот же тип морфозов с очень высокой частотой, до 100% (Di Stefano 1943). Некоторые приводят к широкому спектру морфозов и имеют

при этом сравнительно низкую эффективность (Queitsch  $et\ al.\ 2002$ ). Таким образом, несмотря на общность феноменологии, разные морфозы отличаются своими механизмами.

Понятие «морфоз» обычно используют по отношению к животным. Однако похожие события нетрудно обнаружить и у других объектов, включая микроорганизмы. Например, у некоторых мутантов дрожжейсахаромицетов осмотический стресс запускает программу спаривания: клетка заметно округляется, прекращает делиться и в итоге останавливается на стадии G<sub>0</sub> (O'Rourke, Herskowitz 1998). Единственный возможный выход из этого состояния – гибридизация с клеткой противоположного типа спаривания. В результате образуется обычная зигота, дающая начало новым поколениям клеток. Её потомки как митотические, так и мейотические тоже демонстрируют нормальную способность к делению, что указывает на ненаследственный характер индуцированного стрессом состояния. Подобные события вполне соответствуют морфозам: возникающие изменения стабильны в онтогенезе, имеют неадаптивный характер и не наследуются. Некоторые виды терминальной дифференцировки (в частности, созревание эритроцитов у млекопитающих или формирование сосудов у цветковых растений) тоже сопровождаются необратимыми ненаследуемыми изменениями. Таким образом, проявления данной формы изменчивости и механизмы её реализации весьма разнообразны.

Обратимая ненаследственная изменчивость. Различия, обусловленные этой формой изменчивости, не способны передаваться следующим поколениям и к тому же легко обратимы в онтогенезе. Чаще всего в основе подобных различий лежат нестабильные изменения экспрессии генов, не затрагивающие структуру генетического материала. Однако встречаются и более сложные ситуации. Например, а-тип спаривания у дрожжей-сахаромицетов может кратковременно меняться на противоположный в результате успешно репарируемых повреждений ДНК (Степченкова и др. 2009). Точно такие же повреждения, не подвергшиеся репарации, способны приводить к стабильным изменениям генотипа и тем самым — к кардинально иной феноменологии. Таким образом, рассмотренная нами классификация изменчивости отражает лишь сугубо внешние аспекты явления и не связана ни с исходными молекулярными событиями, ни с факторами, непосредственно лежащими в основе различий.

### Заключение

Кризис традиционных представлений об изменчивости обусловлен изначально неверной идеей о том, что наследуемость различий, их молекулярные механизмы и факторы, лежащие в основе этих различий, должны очень тесно коррелировать между собой. На самом же деле

жёсткой корреляции нет. Соответственно, каждый из перечисленных аспектов изменчивости необходимо рассматривать строго по отдельности, и для каждого из них нужна своя классификация.

В настоящей статье мы провели подробный анализ лишь одного из используемых в генетике аспектов изменчивости, а именно — наследуемости фенотипических различий. Мы показали, что этот аспект неоднороден. Он охватывает как минимум три автономных параметра: способность изменений передаваться половому потомству, способность изменений передаваться бесполому потомству, а также степень стабильности возникающих изменений. Таким образом, более чем столетняя традиция подразделять изменчивость на наследственную и ненаследственную нуждается сегодня в существенной детализации (табл. 3).

Наложение разных классификаций друг на друга широко применяют при описании генетических явлений. Ярким примером могут служить различные мутации. Как известно, существует множество классификаций мутаций: по молекулярной природе, по проявлению в гетерозиготе, по сцеплению с полом, по производимому эффекту и т.д. (Жимулёв 2002; Инге-Вечтомов 2010б; Лобашов 1964; Ayala, Kiger 1984). И все они практически полностью независимы друг от друга. Поэтому, давая описание конкретной мутации, генетик комбинирует несколько разных классификаций. В частности, в гене quaking у мышей нуклеотидная замена  $qk^{k14}$  является точковой рецессивной аутосомной летальной мутацией (Chen, Richard 1998). Сходным образом нужно описывать и изменчивость. Например, у дрожжей-сахаромицетов элиминация [PSI]-фактора под действием гуанидин гидрохлорида (Инге-Вечтомов и др. 1988) является результатом стабильно-наследственной модификационной изменчивости посредством изменения конформации белков. А созревание эритроцитов у млекопитающих – результат необратимой ненаследственной онтогенетической изменчивости посредством эвакуации ядра.

Безусловно, было бы ошибкой утверждать, что разные классификации изменчивости абсолютно независимы. Между некоторыми из них существуют определённые корреляции. В частности, генотипическая изменчивость достаточно тесно коррелирует со стабильно-наследственной, а модификационная — с обратимой ненаследственной. Однако все эти корреляции не абсолютны, что свидетельствует об автономности разных классификаций (автономность не означает полной независимости).

Именно в таком подходе к описанию изменчивости заключается фундамент новой парадигмы, позволяющей уйти от недостатков традиционной концепции.

Работа поддержана грантами  $\Phi$ ЦП (ГК 02.740.11. 0698), грантом Президента РФ по поддержке ведущих научных школ.

Литература

Ауэрбах Ш. 1978. Проблемы мутагенеза. М.: 1-464.

- Вавилов Н.И. 1935. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.; М.: 1-56.
- Женермон Ж. 1970. Проблема длительных модификаций у простейших // Журн. общ. биол. **31**: 661-671.
- Жимулёв И.Ф. 2002. Общая и молекулярная генетика. Новосибирск: 1-459.
- Зеликман А.Л. 1966. Незаслуженно забытые идеи Ч.Дарвина в области изменчивости организмов // Генетика 3: 142-153.
- Инге-Вечтомов С.Г. 1989. Генетика с основами селекции. М.: 1-592.
- Инге-Вечтомов С.Г. 2007. Механизмы модификационной изменчивости ∥ Экол. генетика **5**, 1: 21-24.
- Инге-Вечтомов С.Г. 2010а. Что мы знаем об изменчивости? // Экол. генетика 8, 4: 4-9.
- Инге-Вечтомов С.Г. 2010б. Генетика с основами селекции. 2-е изд. СПб.: 1-720.
- Инге-Вечтомов С.Г., Тиходеев О.Н., Тихомирова В.Л. 1988. Нонсенс-супрессия у дрожжей при смене источников углерода и понижении температуры, опосредованная нехромосомными генетическими детерминантами // Генетика 24: 2110-2120.
- Мамаев С.А. 1972. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: 1-283.
- Махмудова К.Х., Богданова Е.Д., Кирикович С.С., Левитес Е.В. 2012. Оценка стабильности признаков, индуцированных тритоном X-100 у мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Вавилов. журн. генетики и селекции **16**, 1: 193-201.
- Миронова Л.Н. 2010. Белковая наследственность и регуляция экспрессии генов у дрожжей // Экол. генетика 8, 4: 10-16.
- Парамонова Н.П. 1979. О классификации явлений внутривидовой изменчивости // Палеонтол. журн. 3: 12-20.
- Полянский Ю.И., Орлова А.Ф. 1948. Об адаптивных изменениях и длительных модификациях у инфузорий *Paramecium caudatum*, вызванных действием высоких и низких температур // Докл. Акад. наук СССР **59**: 1025-1028.
- Рапопорт И.А. 1939. Специфические морфозы у *Drosophila melanogaster*, вызванные химическими соединениями // Бюл. эксперим. биол. и медицины 7: 415-417.
- Ратнер В.А., Васильева Л.А. 2000. Индукция транспозиций мобильных генетических элементов стрессовыми воздействиями // Соросовский образовательный журн. **6**, 6: 14-20.
- Светлов П.Г., Корсакова Г.Ф. 1962. Действие кратковременного повышения температуры среды мутантов «forked» Drosophila melanogaster на признаки их потомства  $/\!\!/$  Докл. Акад. наук СССР 143: 961-964.
- Степченкова Е.И., Коченова О.В., Инге-Вечтомов С.Г. 2009. «Незаконная» гибридизация и «незаконная» цитодукция у гетероталличных дрожжей Saccharomyces cerevisiae как система для анализа генетической активности экзогенных и эндогенных факторов в «альфа-тесте» // Вест. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. Биол. 4: 129-139.
- Тейлор Д., Грин Н., Стаут У. 2002. Биология. М., 3: 1-451.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В., 1977. *Краткий очерк теории эво- люции*. М.: 1-302.
- Филипченко Ю.А. 1926. Изменчивость и методы её изучения, 2-е изд. Л.: 1-272.
- Хесин Р.Б., Башкиров В.Н. 1979. Влияние направления скрещиваний, дополнительного гетерохроматина в геноме родителей и температуры их развития на эффект положения гена white у потомства Drosophila melanogaster // Генетика 15, 2: 261-272.
- Чадов Б.Ф., Чадова Е.В., Копыл С.А. и др. 2004. Гены, управляющие онтогенезом: морфозы, фенокопии, диморфы и другие видимые проявления мутантных генов // Генетика 40: 353-365.
- Чураев Р.Н. 2010. Эпигены наследственные единицы надгенного уровня // Экол. генетика 8, 4: 17-24.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: 1-451. Ayala F.J., Kiger J.A. 1984. Modern Genetics. 2nd ed. Benjamin / Cummings: I-XVIII, 1-1012.
- Bassi P. 1991. Repetitive non-coding DNA: A possible link between environment and gene expression in plants? #Biol. Zentralblatt 110: 1-13.
- Bastow R. Mylne J.S., Lister C. *et al.* 2004. Vernalization requires epigenetic silencing of *FLC* by histone methylation // *Nature* 427: 164-167.
- Betermier M. 2004. Large-scale genome remodelling by the developmentally programmed

- elimination of germ line sequences in the ciliate *Paramecium* # Research in Microbiology **155**: 399-408.
- Bird A. 2007. Perception of epigenetics // Nature 447: 396-398.
- Bozorgipour R., Snape J.W. 1997. An assessment of somaclonal variation as a breeding tool for generating herbicide tolerant genotypes in wheat (*Triticum aestivum L.*) # Euphytica 94: 335-340.
- Breugel F.M.A., Vermet-Rozeboom E., Gloor H. 1975. Phenocopies in *Drosophila hydei* induced by actinomycin D and fluorouracil with special reference to Notch mutants # Dev. Genes Evol. 178: 309-320.
- Burn J.E., Smyth D.R., Peacock W.J., Dennis E.S. 1993. Genes conferring late flowering in *Arabidopsis thaliana* // *Genetica* 90: 145-157.
- Chen T., Richard S. 1998. Structure-function analysis of Qk1: a lethal point mutation in mous quaking prevents homodimerization  $/\!/Mol$ . Cell. Biol. 18: 4863-4871.
- Chernoff Y. (Ed.) 2007. Protein-Based Inheritance. New York: 1-154.
- Choi J., Hyun Y., Kang M.J. *et al.* 2009. Resetting and regulation of *FLOWERING LOCUS C* expression during *Arabidopsis* reproductive development // *Plant J.* **57**: 918-931.
- Crevillen P., Dean C. 2011. Regulation of the floral repressor gene *FLC*: the complexity of transcription in a chromatin context // *Curr. Opin. Plant Biol.* **14**: 38-44.
- Cullis C.A. 1973. DNA differences between flax genotrophs // Nature 243: 515-516.
- Cullis C.A. 2005. Mechanisms and control of rapid genomic changes in flax # Ann. Bot. (Lond.) **95**: 201-206.
- Darwin C.R. 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life. London: 1-510.
- DeBolt S. 2010. Copy number variation shapes genome diversity in *Arabidopsis* over immediate family generational scales // *Genome Biol. Evol.* 2: 441-453.
- Di Stefano H.S. 1943. Effects of silver nitrate on the pigmentation of *Drosophila # Amer. Naturalist* 77: 94-96.
- Dix P.J. 1977. Chilling resistance is not transmitted sexually in plants regenerated from *Nicotiana sylvestris* cell lines # Zeitschrift für Pflanzenphysiologie 84, 3: 223-226.
- Dobzhansky T. 1950. Heredity, environment, and evolution # Science 111: 161-166.
- Durrant A. 1962. The environmental induction of heritable changes in *Linum || Heredity* 17: 27-61.
- Durrant A. 1971. Induction and growth of flax genotrophe # Heredity 27: 277-284.
- Evans D.A. 1989. Somaclonal variation genetic basis and breeding applications // *Trends Genet*. **5**, 2: 46-50.
- Evans C.M., Durrant D.A., Rees H. 1966. Associated nuclear changes in the induction of flax genotrophs // Nature 212: 697-699.
- Fogel S., Welch J.W. 1982. Tandem gene amplification mediates copper resistance in yeast # Proc. Natl. Acad. Sci. USA 79: 5342-5346.
- Franceschi T. 1964. Nuovi studi sull'effetto dell'autogamia in linee durevolmente modificate di *Paramecium aurelia*, syngen 1 // Bol. di zoologia 31. 1: 1-14.
- Goldschmidt R.B. 1945. Additional data on phenocopies and genic action #J. Exp. Zool. 100: 193-201.
- Grandbastien M.A. 1998. Activation of plant retrotransposons under stress conditions # Trends in Plant Science 3: 181-187.
- Hammerschlag F.A. 1992. Somaclonal variation #Bio-technology of Perennial Fruit Crops. Wellingford: 35-55.
- Hastings P.J., Bull H.J., Klump J.R., Rosenberg S.M. 2000. Adaptive amplification: An inducible chromosomal instability mechanism # Cell 103: 723-731.
- Hastings P.J., Lupski J.R., Rosenberg S.M., Grzegorz I. 2009. Mechanisms of change in gene copy number # Nat. Rev. Genet. 10: 551-564.
- Hemat M., Seminani A. 2003. Determination of the phenocritical period for silver nitrate in producing the yellow body phenocopy in *Drosophila melanogaster* # Iran. J. Sci. and Technol. A Science. 27: A1.
- Henderson I.R., Shindo C., Dean C. 2003. The need for winter in the switch to flowering #Ann. Rev. Genet. 37: 371-392.

- Hoenigsberg H.F. 1968. Temperature induction of phenodeviantsin *Drosophila melanogaster* mutants # J. Genet. **60**: 1-9.
- Hoffman F.W. 1927. Some attempts to modify the germ plasm of *Phaseolus vulgaris* # Genetics 12: 284-294.
- Johnston J.S., Jensen A., Czeschin D.G., Price H.J. 1996. Environmentally induced nuclear 2C DNA content instability in *Helianthus annus* (Asteraceae) # Amer. J. Bot. 83: 1113-1120.
- Jollos V. 1921. Experimentelle Protistenstudien # Arch. für Protistenk. 43, 2: 1-222.
- Jollos V. 1934. Inherited changes produced by heat treatment in *Drosophila melanogaster* # Genetica 16: 476-494.
- Jollos V. 1935. Studien zum Evolutionsproblem II. Dauermodifikation, "plasmatische Vererbung" und ihre Bedeutung für die Entstehung der Arten # Biol. Zentralblatt 55, 7/8: 390-436.
- Kaeppler S.M., Kaeppler H.F., Rhee Y. 2000. Epigenetic aspects of somaclonal variation in plants # Plant Mol. Biol. 43: 179-188.
- Kim D.H., Doyle M.R., Sung S., Amasino R.M. 2009. Vernalization: winter and the timing of flowering in plants // Ann. Rev. Cell Dev. Biol. 25: 277-299.
- Kunze R., Saedler H., Lonnig W.-E. 1997. Plant transposable elements #Adv. Bot. Res. 27: 331-470
- Langlet O. 1971. Revising some terms of intra-specific differentiation // Hereditas 68, 2: 277-280.
- Larkin P.J., Scowcroft W.R., 1981. Somaclonal variation a novel source of variability from cell cultures for plant improvement // Theor. Appl. Genet. 60: 197-214.
- Mayr E. 1942. Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist. New York: 1-334.
- Miguel C., Marum L. 2011. An epigenetic view of plant cells cultured in vitro: somaclonal variation and beyond # J. Exp. Bot. 62: 3713-3725.
- Nanney D.L. 1958. Epigenetic control systems # Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 44: 712-717.
- Natali L., Giordani T., Cionini G. et al. 1995. Heterochromatin and repetitive DNA frequency variation in regenerated plants of *Helianthus annus* L. // *Theor. Appl. Genetics* 91: 395-400.
- O'Rourke S.M., Herskowitz I. 1998. The *Hog1 MAPK* prevents cross talk between the *HOG* and pheromone response *MAPK* pathways in *Saccharomyces cerevisiae* # *Genes Dev.* **12**: 2874-2886.
- Paszkowski J., Grossniklaus U. 2011. Selected aspects of transgenerational epigenetic inheritance and resetting in plants # Current Opinion in Plant Biology 14: 1-9.
- Queitsch C., Sangster T.A., Lindquist S. 2002. *Hsp*90 as a capacitor of phenotypic variation // *Nature* 417 (6889): 618-624.
- Richards E.J. 2006. Inherited epigenetic variation revisiting soft inheritance // Nature Reviews. Genetics 7: 395-401.
- Sheldon C.C., Hills M. et al. 2008. Resetting of FLOWERING LOCUS C expression after epigenetic repression by vernalization # Proc. Natl. Acad. Sci. USA 105: 2214-2219.
- Tani A., Inoue C., Tanaka Y. *et al.* 2008. The crucial role of mitochondrial regulation in adaptive aluminium resistance in *Rhodotorula glutinis* // *Microbiology* **154**: 3437-3446.
- Waddington C.H. 1942. The epigenotype # Endeavour 1: 18-20.
- Walbot V. 2000. Saturation mutagenesis using maize transposons # Current Opinion in Plant Biology 3: 103-107.
- Wersuhn G., Nhi H.H., Tellhelm E., Reinke G. 1988. Aluminium-tolerant regenerants from potato cell cultures // Potato Res. 31: 305-310.
- Woltereck R. 1911. Beitrag zur Analyse der Vererbung erworbener Eigenschaften: Transmutation und Praeinduction bei *Daphnia # Verh. D. Zool. Ges.*: 141-172.

### 80 03