

УДК 612.821.6

DOI 10.25688/2076-9091.2019.33.1.2

Л.Н. Воронов

## Морфо-экологические особенности цитоархитектоники конечного мозга представителей ржанкообразных (*Charadriiformes*)

В статье приводятся исследования 7 видов птиц, относящихся к отряду ржанкообразные *Charadriiformes* подотряду ржанковые *Charadrii*. Для всех видов изучена топография и цитоархитектоника полей конечного мозга. Установлены закономерности закладки полей у изученных птиц и выявлены четыре морфотипа экологически разных групп куликов. Выявлена суммарная площадь профильного поля глиальных клеток, нейронов и нейроглиальных комплексов, а также черты прогрессивного строения конечного мозга данной группы птиц. Образование подобных групп определено эколого-этологическими факторами, такими как кормовое поведение, социальная организация и микростациональное распределение видов.

*Ключевые слова:* кулики; конечный мозг; глия; нейроны; нейроглиальные комплексы.

Сравнительно давно предпринимались попытки деления птиц на экологические группы, отличные от систематических, выделенных на основе филогенетического родства. Некоторые ученые считают кормовое поведение птиц системным признаком, который определяет все остальные признаки вида, является их интегральным выражением [29]. А.Г. Резанов [18], соглашаясь с этим положением, считает, что при определении стабильного диагностического признака в оценке систематического положения вида надо учитывать явления конвергенции кормового поведения. К тому же современные методы оценки кормового поведения птиц в большинстве случаев позволяют выявить лишь количественные различия в кормовом поведении близкородственных видов. По его мнению, примеры, когда между видами существуют принципиальные различия в кормовом поведении, встречаются не так часто, как можно было бы ожидать.

Чтобы разрешить данные противоречия необходимо подключить морфо-этологические методики. Материал по стереотипам кормового поведения различных видов куликов: тулеса *Pluvialis squatarola* [19], чернозобика *Calidris alpina* [20], песчанки *C. alba* [21], травника *Tringatetanus* [22] и перевозчика *Actitis hypoleucos* [23] собирали в период миграции и зимовки на Чёрном и Каспийском морях. Результаты этого изучения показывают, что для поверхностных и зондирующих клевков (при кормежке на отмели), клевков

с поверхности и из толщи воды (при кормежке на мелководье) у разных видов куликов различна, что определяется конкретными микробиотопическими особенностями биотопа сбора корма, характером, численностью и распределением в этих стациях потенциальных кормовых объектов. Перечисленные зависимости четко сформулированы и доказаны на обширном фактическом материале по самым разным группам куликов [24, 28, 32, 33, 39].

Исследователи имеют опыт создания и более частных экологических классификаций. Так, Л.П. Шапошников [30] разработал классификацию куликов *Charadrii* на основе кормового поведения: способов обнаружения и добывания пищи. По особенностям разыскивания пищи кулики разделены им на 5 групп: 1) бекасовые *Scolopacidae* — осязание; 2) ржанковые *Charadriidae* (*Pluvialis*, *Burhinidae*, *Tringa*, *Himantopus*) — только зрение; 3) песочники (*Calidris*, *Limosa*, *Numenius*) — осязание и зрение; 4) шилоклювки *Recurvirostra* — «прокашивание» (осязание включается лишь при случайном контакте); 5) камнешарки *Arenaria* и кулики-сороки *Haematopus* — расковыривание и переворачивание.

Разнообразие форм адаптаций к условиям существования выдвигает новые задачи эволюционной нейробиологии — изучение экологического развития и строения головного мозга, а также органов чувств животных, отражающих в своих структурах видовые особенности образа жизни, а также поведения. Для обнаружения закономерностей влияния экологических факторов на структуру конечного мозга птиц нами предложены представители отряда ржанкообразные подотряда кулики. Представлены разнообразные варианты кормодобывания, биотопического распределения, репродуктивного поведения, разнообразия пищи и других экологических и этологических факторов для этой группы птиц.

Много нового в развитие теоретических основ экологической морфологии птиц внесли работы Ф.Я. Дзержинского и др. [12, 13, 14]. Он составил схему соотношения формы и функции, а также факторов морфобиологической специфики частей на примере опорно-двигательной системы птиц. Предлагаемый подход отличается тем, что объясняет специфичность функциональных свойств аппарата по отношению к его конструкции.

В работах Л.К. Шапошникова [30], С.С. Шварца [31] и др. акценты делались на связь между особенностями строения мозга у разных видов птиц и их экологией. Руководствуясь такими же принципами, М.Ф. Никитенко [17] выделил 9 эколого-морфологических групп птиц. В каждой из этих групп птицы имеют схожие черты структуры головного мозга, обусловленные комплексом филогенетических, экологических и функциональных факторов. У куликов крупные размеры обонятельных луковиц и высокий индекс среднего мозга. На высокую способность к анализу зрительных восприятий и образов указывает развитие высшего отдела их зрительного анализатора. Этот тип развития мозга относится к окципито-темпоральному. Основными анализаторами в поисках пищи является либо осязание (большинство куликов), либо зрение (голенастые), а у некоторых куликов — оба анализатора в одинаковой мере.

В работах многих авторов было показано, что доля клевков с поверхности и из толщи воды (при кормежке на мелководье), поверхностных и зондирующих клевков (при кормежке на отмели) у разных видов куликов различна, что определяется конкретными «микробиотопическими» особенностями мест сбора корма, характером, количеством и распределением в этих местах потенциальных кормовых объектов [18–22, 25].

Эколого-морфологические работы, связанные со структурой конечного мозга птиц, немногочисленны. Так, было исследовано 550 птиц, принадлежащих к 48 видам, обитающих на территории, загрязненной радиоактивными веществами от Чернобыльской АЭС. Исследователи установили, что масса мозга птиц существенно меняется под воздействием радиации [38]. Еще одна группа ученых сравнивала размеры мозга у 41 вида птиц с разной дистанцией вспугивания. Четкой зависимости между этими параметрами обнаружено не было [41].

Изучение структуры полей конечного мозга с целью выявления связи с окружающей средой проводили также Т.Б. Голубева и др. [11], Корнеева и др. [15, 16]. Также исследовались и прогрессивные изменения морфологической основы сложного поведения птиц [1, 2, 6, 7]. В работах этих ученых было установлено, что количественно-качественные изменения структур мозга связаны с увеличением числа и размеров нейроглиальных комплексов, уменьшением размеров одиночных нейронов, увеличением количества одиночных клеток и разнообразием их форм. Исследования последних лет показывают, что показателями усовершенствования конечного мозга птиц также являются степень развития: асимметрии citoархитектонически их конечного мозга [8], взаиморасположения или агрегации клеток и надклеточных структур [9], а также величина комплексно-глио-нейронального индекса [10].

Оказалось, что по морфологическому строению мозга куликов информации недостаточно, а citoархитектоника количественных параметров полей конечного мозга ранее не изучалась. Таким образом, исследования, связанные с определением взаимосвязи структурного строения конечного мозга птиц и экологических условий обитания видов, являются в настоящее время весьма актуальными в области экологии и морфологии.

**Целью** нашей работы явилось изучение особенностей микроморфологии конечного мозга куликов (малый зуек, фифи, мородунка, круглоносый плавунчик, турухтан, кулик-воробей, бекас).

### Материал и методика

Для исследования выбрано 7 видов птиц, относящихся к отряду ржанкообразных *Charadriiformes* подотряда ржанковых *Charadrii*. Для всех видов изучена citoархитектоника и топография полей конечного мозга. Для изучения брали по 5 взрослых особей каждого вида. Клеточные элементы конечного

мозга мы классифицировали следующим образом: 1) одиночная глия (все виды глии без дифференциации); 2) одиночный нейрон; 3) нейроглиальные комплексы. На микропрепаратах конечного мозга птиц исследовали 7 полей: *Hyperpalliumapicale* (Ha), *Hyperpalliumdensocellulare* (Hd), *Mesopallium* (M), *Nidopallium* (N), *Striatumlaterale* (StL), *Globuspallidus* (Gp), (A) *Arcopallium*. Для дифференцировки данных структур использованы атласы [26, 27, 28]. Определение нейронного состава конечного мозга птиц осуществлялось в соответствии с классификацией нервных клеток, окрашенных по методу Ниссля [5]. Более подробно методика описана в статьях [9] и [10].

## Результаты исследований

### Структура конечного мозга малого зуйка (*Charadriusdubius*)

В поле Ha, отвечающего за высшую нервную деятельность и бинокулярное зрение, количество нейронов, передающих информацию, составляет  $2922 \pm 134$  кл/мм<sup>2</sup>, а нейроглиальных комплексов, которые обрабатывают информацию, —  $1195 \pm 83$  кл/мм<sup>2</sup>, вспомогательных глиальных клеток —  $4501 \pm 254$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле Hd, где локализованы высшая нервная деятельность, зрение и манипуляционные способности в кормовом поведении, проводящих нейронов —  $2672 \pm 145$  кл/мм<sup>2</sup>, обрабатывающих комплексов —  $1436 \pm 118$  кл/мм<sup>2</sup> и обслуживающей глии —  $3871 \pm 276$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле M, отвечающем за зрительно-двигательную активность, птенцовый импринтинг и обоняние —  $3125 \pm 173$  кл/мм<sup>2</sup> нейронов,  $1590 \pm 92$  кл/мм<sup>2</sup> — модулей обработки информации комплексов и  $3956 \pm 153$  кл/мм<sup>2</sup> — поддерживающих глиальных клеток.

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

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

### Структура конечного мозга фиши (*Tringalareola*)

В эволюционно молодом поле На отмечается: нейронов —  $2125 \pm 167$  кл/мм<sup>2</sup>, комплексов —  $953 \pm 65$  кл/мм<sup>2</sup> и глиии —  $4175 \pm 131$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле Hd количество нейронов составляет  $1932 \pm 128$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальных комплексов —  $1114 \pm 87$  кл/мм<sup>2</sup> и глиии —  $3573 \pm 135$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле М количество нейронов —  $2319 \pm 102$  кл/мм<sup>2</sup>, комплексов  $938 \pm 74$  кл/мм<sup>2</sup> и глиии —  $2753 \pm 136$  кл/мм<sup>2</sup>.

В поле N количество нейронов —  $2068 \pm 43$  кл/мм<sup>2</sup>,  $533 \pm 47$  кл/мм<sup>2</sup> комплексов и  $5754 \pm 136$  кл/мм<sup>2</sup> глиии. В поле StL количество нейронов —  $3313 \pm 77$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальных комплексов —  $583 \pm 27$  кл/мм<sup>2</sup>, глиальных клеток —  $3703 \pm 259$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле Gr  $4734 \pm 398$  кл/мм<sup>2</sup> нейронов и  $23052 \pm 215$  кл/мм<sup>2</sup> глиии. В поле А количество нейронов —  $2037 \pm 123$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальных комплексов —  $306 \pm 39$  кл/мм<sup>2</sup> и глиальных клеток —  $3743 \pm 158$  кл/мм<sup>2</sup>.

### Структура конечного мозга мородунки (*Xenuscinereus*)

Поле На конечного мозга мородунки характеризуется количеством нейронов  $3045 \pm 165$  кл/мм<sup>2</sup>. Нейроглиальных комплексов в поле На небольшое количество —  $871 \pm 64$  кл/мм<sup>2</sup>, глиальных клеток —  $2688 \pm 204$  кл/мм<sup>2</sup>. Количество нейронов в поле Hd составляет  $2868 \pm 245$  кл/мм<sup>2</sup>, глиальных клеток —  $3196 \pm 147$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле Hd количество нейроглиальных комплексов —  $1353 \pm 113$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле М количество нейронов —  $3545 \pm 77$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальных комплексов —  $1484 \pm 157$  кл/мм<sup>2</sup>, глиии —  $3962 \pm 372$  кл/мм<sup>2</sup>.

В поле N количество нейронов —  $3549 \pm 292$  кл/мм<sup>2</sup>, комплексов —  $1271 \pm 108$  кл/мм<sup>2</sup>, глиии —  $5538 \pm 213$  кл/мм<sup>2</sup>. Поле StL характеризуется наивысшими показателями количества нейронов —  $3938 \pm 165$  кл/мм<sup>2</sup>, количество нейроглиальных комплексов составляет  $1367 \pm 175$  кл/мм<sup>2</sup>, глиальных клеток —  $6267 \pm 547$  кл/мм<sup>2</sup>. Количество нейронов в поле А —  $1367 \pm 146$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальных комплексов —  $163 \pm 25$  кл/мм<sup>2</sup>, глиии —  $3358 \pm 192$  кл/мм<sup>2</sup>.

Количество нейронов в поле Gr —  $1162 \pm 46$  кл/мм<sup>2</sup>, комплексов —  $37 \pm 15$  кл/мм<sup>2</sup>, глиии —  $4255 \pm 224$  кл/мм<sup>2</sup>.

### Структура конечного мозга круглоногого плавунчика (*Phalaropuslobatus*)

Количество нейронов в поле На составляет  $3106 \pm 153$  кл/мм<sup>2</sup>, комплексов —  $794 \pm 35$  кл/мм<sup>2</sup> ( $p < 0,01$ ), а глиии —  $4037 \pm 149$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле Hd количество нейронов в поле —  $2772 \pm 158$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальных комплексов —  $1208 \pm 83$  кл/мм<sup>2</sup>, глиальных клеток —  $3088 \pm 146$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле М нейронов —  $3263 \pm 104$  кл/мм<sup>2</sup>, комплексов —  $1323 \pm 55$  кл/мм<sup>2</sup>, а глиальных клеток —  $3802 \pm 154$  кл/мм<sup>2</sup>.

В поле N наблюдается наименьшее количество нейронов —  $2578 \pm 98$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальных комплексов —  $828 \pm 39$  кл/мм<sup>2</sup>, а глиальных клеток —  $3685 \pm 97$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле StL количество нейронов составляет —  $3058 \pm 229$  кл/мм<sup>2</sup>, комплексов  $591 \pm 38$  кл/мм<sup>2</sup> и глиальных клеток —  $5028 \pm 264$  кл/мм<sup>2</sup>. Поле Gr в конечном мозге круглоносого плавунчика характеризуется отсутствием нейроглиальных комплексов, количество нейронов —  $1187 \pm 121$  кл/мм<sup>2</sup> — наименьшее среди всех полей, количество глиии  $4464 \pm 324$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле A количество нейронов составляет  $2073 \pm 119$  кл/мм<sup>2</sup> ( $p < 0,05$ ), нейроглиальных комплексов —  $177 \pm 19$  кл/мм<sup>2</sup> и глиальных клеток —  $3354 \pm 152$  кл/мм<sup>2</sup> ( $p < 0,05$ ).

### Структура конечного мозга турухтана (*Philomachuspygnae*)

В поле Na количество нейронов  $3195 \pm 435$  кл/мм<sup>2</sup>, комплексов —  $937 \pm 109$  кл/мм<sup>2</sup> и глиальных клеток —  $4397 \pm 299$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле Nd количество нейронов —  $2518 \pm 84$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальных комплексов —  $1604 \pm 79$  кл/мм<sup>2</sup> и глиальных клеток —  $4488 \pm 167$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле M количество нейронов —  $2828 \pm 103$  кл/мм<sup>2</sup>, комплексов —  $1547 \pm 55$  кл/мм<sup>2</sup>, и глиии —  $4178 \pm 184$  кл/мм<sup>2</sup>.

В поле N количество нейронов составляет  $2325 \pm 177$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальных комплексов —  $1207 \pm 54$  кл/мм<sup>2</sup>, а глиальных клеток —  $4488 \pm 206$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле StL количество нейронов —  $2946 \pm 162$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальных комплексов —  $774 \pm 134$  кл/мм<sup>2</sup> и глиальных клеток —  $5314 \pm 237$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле Gr конечного мозга турухтана количество нейронов составляет  $1058 \pm 109$  кл/мм<sup>2</sup>, глиальных клеток —  $3658 \pm 193$  кл/мм<sup>2</sup>. Нейроглиальные комплексы в поле Gr отсутствуют. В поле A количество нейронов —  $1645 \pm 37$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальных комплексов —  $378 \pm 35$  кл/мм<sup>2</sup> и глиальных клеток —  $3278 \pm 267$  кл/мм<sup>2</sup>.

### Структура конечного мозга кулика-воробья (*Calidrisminuta*)

В поле Na число нейронов —  $2987 \pm 135$  кл/мм<sup>2</sup>, комплексов —  $849 \pm 68$  кл/мм<sup>2</sup>, а глиии —  $3247 \pm 104$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле Nd количество нейронов —  $2218 \pm 128$  кл/мм<sup>2</sup>, комплексов —  $1287 \pm 78$  кл/мм<sup>2</sup> и глиальных клеток —  $2548 \pm 135$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле M число нейронов —  $2809 \pm 124$  кл/мм<sup>2</sup> ( $p < 0,05$ ), комплексов —  $1105 \pm 107$  кл/мм<sup>2</sup>, а глиальных клеток —  $3428 \pm 79$  кл/мм<sup>2</sup>.

В поле N количество нейронов —  $2819 \pm 174$  кл/мм<sup>2</sup>, комплексов —  $757 \pm 56$  кл/мм<sup>2</sup> и глиии —  $2647 \pm 139$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле StL количество нейронов составляет  $3459 \pm 229$  кл/мм<sup>2</sup>, комплексов —  $458 \pm 46$  кл/мм<sup>2</sup>, глиальных клеток —  $3035 \pm 236$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле Gr меньше количество нейронов —  $1364 \pm 138$  кл/мм<sup>2</sup> и одновременно наибольшее количество глиальных клеток —  $3598 \pm 278$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле A число нейронов —  $1827 \pm 134$  кл/мм<sup>2</sup>,

нейроглиальных комплексов  $157 \pm 34$  кл/мм<sup>2</sup>, а глиальных клеток —  $2229 \pm 129$  кл/мм<sup>2</sup>.

### Структура конечного мозга бекаса (*Gallinago gallinago*)

В поле На количество нейронов —  $2355 \pm 138$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальных комплексов —  $787 \pm 74$  кл/мм<sup>2</sup>. Количество глиальных клеток —  $2636 \pm 171$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле Hd количество нейронов —  $1894 \pm 171$  кл/мм<sup>2</sup>, комплексов —  $1544 \pm 95$  кл/мм<sup>2</sup>. Количество глиальных клеток в полях Hd составляет  $2364 \pm 247$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле М количество нейронов  $1847 \pm 69$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальных комплексов —  $1758 \pm 95$  кл/мм<sup>2</sup>, глиии —  $2527 \pm 118$  кл/мм<sup>2</sup>.

В поле N количество нейронов —  $1745 \pm 145$  кл/мм<sup>2</sup>, количество нейроглиальных комплексов составляет  $1115 \pm 92$  кл./мм<sup>2</sup>, глиальных клеток —  $2958 \pm 128$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле StL количество нейронов —  $3052 \pm 152$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальных комплексов —  $553 \pm 76$  кл/мм<sup>2</sup> и глиальных клеток —  $3468 \pm 92$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле Gr количество нейронов составляет  $1878 \pm 148$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальные комплексы отсутствуют, а глиальных клеток —  $2356 \pm 265$  кл/мм<sup>2</sup>. В поле А нейронов —  $1776 \pm 91$  кл/мм<sup>2</sup>, нейроглиальные комплексы отсутствуют, а глиальных клеток —  $2928 \pm 125$  кл/мм<sup>2</sup>.

### Обсуждение

У представителя первой экологической группы ржанковых — малого зуйка, отыскивающего пищу только при помощи зрения, — в поле На, отвечающего за бинокулярное, обзорное зрение, наблюдаются большие значения глиии и комплексов, но мало нейронов. В поле Hd, где находятся центры зрения различающие мелкие объекты, и манипуляционные способности в кормовом поведении, у зуйка большие значения глиии, нейронов и комплексов. В поле М, где сосредоточены центры зрительно-двигательной активности, у зуйка много комплексов и меньше глиии и нейронов.

У птиц второй группы — бекасовых, куда входят бекас, фифи, мородунка и круглоносый плавунчик, которые находят пищу при помощи обоняния, — в поле На наибольшие значения глиии, нейронов и комплексов имеют бекас, плавунчик и фифи, меньше — мородунка. В поле Hd большие значения нейронов и комплексов имеют мородунка и бекас, и меньше — плавунчик и фифи.

### Выводы

1. В поле Hd, где локализованы зрение и манипуляционные способности в кормовом поведении, большие значения нейронов, глиии и комплексов имеет зук из экологической группы ржанковых, отыскивающих пищу при помощи зрения.

2. Турухтан входит в экологическую группу птиц, отыскивающих питание с помощью зрения и обоняния, и у него в поле На высокие показатели глины и комплексов. У кулика-воробья, входящего в эту же группу, показатели структурных компонентов в этом поле низкие.

3. Неожиданно большие значения глины и комплексов в поле Нд обнаруживаются у мородунки и бекаса, относящихся к экологической группе куликов, питающихся преимущественно при помощи осязания.

4. Морфологические методики и особенности строения полей конечного мозга куликов могут корректировать выводы об экологических типах питания этой группы птиц.

### Литература

1. Андреева Н.Г., Обухов Д.К. Эволюционная морфология нервной системы позвоночных. СПб.: Лань, 1999. 384 с.
2. Богословская Л.С., Поляков Г.И. Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных. М.: Наука, 1981. 160 с.
3. Воронов Л.Н., Богословская Л.С., Маркова Е.Г. Сравнительное изучение морфологии конечного мозга врановых птиц в связи с их пищевой специализацией // Зоологич. журн. 1994. Т. 7. Вып. 10. С. 82–97.
4. Воронов Л.Н., Богословская Л.С., Маркова Е.Г. Морфологическое развитие конечного мозга птенцов серой вороны // Зоологич. журн. 1996. Т. 75. Вып. 12. С. 1828–1841.
5. Воронов Л.Н., Алексеев В.В. К проблеме классификации нейронов стриатума конечного мозга птиц // Журнал высшей нервной деят. 2001. Т. 51. № 4. С. 477–483.
6. Воронов Л.Н. Морфофизиологические закономерности совершенствования головного мозга и других органов птиц. М.: МГУ, 2003. 111 с.
7. Воронов Л.Н. Эволюция поведения и головного мозга птиц. Чебоксары: Изд-во ЧГПУ им. И.Я. Яковлева, 2004. 276 с.
8. Воронов Л.Н., Алексеева Н.В., Романова Н.М. Эколого-морфологические особенности асимметрии конечного мозга птиц // Изучение птиц на территории Волжско-Камского края. Чебоксары, 2007. С. 21–25.
9. Воронов Л.Н., Константинов В.Ю. Новая методика оценки взаиморасположения структурных компонентов в нервной ткани // Морфология в теории и практике: сб. материалов и тезисов. Чебоксары: Изд-во Чуваш. ун-та, 2012. С. 159–162.
10. Воронов Л.Н., Исаков Г.Н., Константинов В.Ю., Герасимов А.Е., Яндайкин С.С. Индексы структурных компонентов конечного мозга как индикатор сложного поведения птиц // Русский орнитологический журнал. 2013. Т. 22. Экспресс-выпуск 906. С. 2113–2116.
11. Голубева Т.Б., Зуева Л.В., Корнеева Е.В., Хохлова Т.В. Развитие фоторецепторных клеток сетчатки и нейронов Wulst у птенцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* // Орнитология. 2001. Т. 29. С. 188–202.
12. Держинский Ф.Я. Некоторые пути функционального анализа в морфобиологической филогенетике // Проблемы развития морфологии животных. М.: Наука, 1982. С. 121–128.
13. Держинский Ф.Я. Морфология челюстного аппарата и трофические адаптации птиц (о морфологических подходах к изучению экологии птиц) // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биол. 102. 1997. № 5. С. 5–12.

14. *Дзержинский Ф.Я., Корзун Л.П.* Современные подходы к интерпретации данных морфологии как путь для получения новых сведений по экологии и эволюции позвоночных (на примере птиц) // Эволюционная морфология от К. Гегенбаура до современности / У. Хоссфельд, Л. Олссон, О. Брайдбах, Г.С. Левит (ред.). СПб.: Finedaypress, 2004. С. 269–294.
15. *Корнеева Е.В.* Ориентация дендритов у нейронов Wulst при смене форм зрительно направляемого поведения птенцов мухоловки-пеструшки // Журнал эвол. биохим. и физиол. 1995. Т. 31. С. 642–652.
16. *Корнеева Е.В., Шулейкина К.В.* Морфогенез нейронов Wulst в условиях зрительной депривации // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 1999. Т. 49. С. 320–325.
17. *Никитенко М.Ф.* Эволюция и мозг. Минск, 1969. 342 с.
18. *Резанов А.Г.* К вопросу о филогенетической значимости признаков кормового поведения у птиц // Proktmeleactualealeprotectieisivalorificapiidurabileadeversitatiulumiianimale: materialele conf. a VI-a a Zool.DinRep.Moldova. Chisinau, 2007. С. 53–54.
19. *Резанов А.Г.* Кормовое поведение тулеса // Управление поведением животных. М., 1977. С. 256–257.
20. *Резанов А.Г., Хроков В.В.* О поведении чернозобика в период осенней миграции и зимовки // Бюлл. Моск. общества испытателей природы, отдел биол. 88. 1983. № 2. С. 8–14.
21. *Резанов А.Г., Хроков В.В.* Кормовое поведение и способы добывания пищи у песчанок *Crocethia alba Pall* в период осенней миграции // Известия АН Казахской ССР, сер. биол. 1986. № 2 (134). С. 35–40.
22. *Резанов А.Г., Хроков В.В.* Распределение и поведение травника на местах кормежки в период осенней миграции // Известия АН Казахской ССР, сер. биол. 1988. № 1. С. 43–47.
23. *Резанов А.Г.* Кормовое поведение перевозчика в период осенней миграции // Новое в изучении, биологии и распространения куликов. М., 1980. С. 162–164.
24. *Резанов А.Г.* Кормовое поведение и возможные механизмы снижения пищевой конкуренции куликов в период осенней миграции и зимовки // Фауна и экология позвоночных животных. М.: Наука, 1978. С. 59–83.
25. *Резанов А.Г.* Характер кормодобывательной деятельности ржанкообразных в период осенней миграции и зимовки // Новые проблемы зоологической науки. № 2. Ставрополь, 1979. С. 327–328.
26. *Резанов А.Г.* Кормовое поведение птиц: метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М., 2000. 224 с.
27. *Резанов А.Г., Резанов А.А.* Оценка разнообразия кормового поведения круглоносового плавунчика на пространстве ареала // Достижения в изучении куликов Северной Евразии. Мичуринск, 2008. С. 131–136.
28. *Томкович П.С.* К биологии морского песочника на Земле Франца-Иосифа // Орнитология 20. М.: МГУ, 1985. С. 3–17.
29. *Хлебосолов Е.И.* Кормовое поведение птиц как ключевой системный признак вида // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань, 2001. С. 618.
30. *Шапошников Л.К.* Строение головного мозга птиц в связи с особенностями функции отыскивания пищи // Докл. АН СССР. 1953. Т. 91, № 3. С. 26–34.

31. Шварц С.С. Метод морфо-физиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 386 с.
32. Bengston S., Swensson Bo. Feeding habits of *Calidris alpine* L. and *C. minuta* Leisl (Aves) in relation to the distribution of marine shore invertebrates // *Oikos* 19. 1986. № 1. P. 152–157.
33. Ens B.J. et al. Prey choice and search speed: why simple optimality fails to explain the prey choice of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on *Nereis diversicolor* and *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule* // *Ardea* 84 A. 1996. P. 159–176.
34. Goss-Custard J.D. The energetic of foraging by Redshank *Tringa tetanus* L. // *Staud. Avian Biol.* 1979. № 2. P. 247–257.
35. Karte H.J., Hodos W. A stereotaxic atlas of the brain of the pigeon (*Columba livia*). Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1967. P. 1–234.
36. Kuenzel W.J. A stereotaxic atlas of the brain of the chick (*Callus domesticus*). M. Masson. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1988. P. 1–124.
37. Kuenzi W. Versuch einersystematischen Morphologie des Vorhirn der Vogel. // *Rev. Suisse Zool.* 1918. Vol. 26. P. 17–116.
38. Meller A.P., Bonisoli-Alquati A., Rudolfsen G., Mousseau T. Chernobyl birds have smaller brains // *PLoS One*. 2011. Feb 4. № 6 (2). P. 16–22.
39. Prater A.J. The food and feeding habits of Knot (*Calidris canutus* L.) in Merecamble Bay // *J. Appl. Ecol.* 9. 1972. № 1. P. 179–194.
40. Stingelin W. Vergleichend Morphologische Untersuchungen am Vorderhirn der Vogel auf Cytologischer und Cytoarchitektonischer Grundlage. Basel: Helbing & Lichtenhahn, 1958. P. 193.
41. Symonds M.R., Weston M.A., Robinson R.W., Guay P.J. Comparative analysis of classic brain component sizes in relation to flightiness in birds // *PLoS One*. 2014. Mar 17. № 9 (3). P. 91–96.

### *Literatura*

1. Andreeva N.G., Obuxov D.K. E'volyucionnaya morfologiya nervnoj sistemy' pozvonochny'x. SPb.: Lan', 1999. 384 s.
2. Bogoslovskaya L.S., Polyakov G.I. Puti morfologicheskogo progressa nervny'x centrov u vy'sshix pozvonochny'x. M.: Nauka, 1981. 160 s.
3. Voronov L.N., Bogoslovskaya L.S., Markova E.G. Sravnitel'noe izuchenie morfologii konechnogo mozga vranovy'x pticz v svyazi s ix pishhevoj specializaciej // *Zoologich. zhurn.* 1994. T. 7. Vy'p. 10. S. 82–97.
4. Voronov L.N., Bogoslovskaya L.S., Markova E.G. Morfologicheskoe razvitie konechnogo mozga ptenczov seroj vorony' // *Zoologich. zhurn.* 1996. T. 75. Vy'p. 12. S. 1828–1841.
5. Voronov L.N., Alekseev V.V. K probleme klassifikacii neyronov striatuma konechnogo mozga pticz // *Zhurnal vy'sshej nervnoj deyat.* 2001. T. 51. № 4. S. 477–483.
6. Voronov L.N. Morfofiziologicheskie zakonomernosti sovershenstvovaniya golovnogogo mozga i drugix organov pticz. M.: MGU, 2003. 111 s.
7. Voronov L.N. E'volyuciya povedeniya i golovnogogo mozga pticz. Cheboksary': Izd-vo CHGPU im. I.Ya. Yakovleva, 2004. 276 s.
8. Voronov L.N., Alekseeva N.V., Romanova N.M. E'kologo-morfologicheskie osobennosti asimmetrii konechnogo mozga pticz // *Izuchenie pticz na territorii Volzhsko-Kamskogo kraja.* Cheboksary', 2007. S. 21–25.

9. *Voronov L.N., Konstantinov V.Yu.* Novaya metodika ocenki vzaimoraspolzheniya strukturny'x komponentov v nervnoj tkani // *Morfologiya v teorii i praktike: sb. materialov i tezisov.* Cheboksary: Izd-vo Chuvash. un-ta, 2012. S. 159–162.
10. *Voronov L.N., Isakov G.N., Konstantinov V.YU., Gerasimov A.E., YAndajkin S.S.* Indeksy' strukturny'x komponentov konechnogo mozga kak indikator slozhnogo povedeniya pticz // *Russkij ornitologicheskij zhurnal.* 2013. T. 22. E'kspres-vy'pusk 906. S. 2113–2116.
11. *Golubeva T.B., Zueva L.V., Korneeva E.V., Xoxlova T.V.* Razvitie fotoreceptorny'x kletok setchatki i neyronov Wulst u ptenczov muxolovki-pestrushki *Ficedulahypoleusa* // *Ornitologiya.* 2001. T. 29. S. 188–202.
12. *Dzerzhinskij F.Ya.* Nekotory'e puti funkcional'nogo analiza v morfibologicheskoy filogenetike // *Problemy' razvitiya morfologii zhivotny'x.* M.: Nauka, 1982. S. 121–128.
13. *Dzerzhinskij F.Ya.* Morfologiya chelyustnogo apparata i troficheskie adaptacii pticz (o morfologicheskix podxodax k izucheniyu e'kologii pticz) // *Byull. Mosk. o-va ispy'tatelej prirody'*, otd. biol. 102. 1997. № 5. S. 5–12.
14. *Dzerzhinskij F.Ya., Korzun L.P.* Sovremenny'e podxody' k interpretacii danny'x morfologii kak put' dlya polucheniya novy'x svedenij po e'kologii i e'volucii pozvonochny'x (na primere pticz) // *E'volucionnaya morfologiya ot K. Gegenbaura do sovremennosti / U. Xosself'd, L. Olsson, O. Brajdbax, G.S. Levit (red.).* SPb.: Finedaypress, 2004. S. 269–294.
15. *Korneeva E.V.* Orientaciya dendritov u neyronov Wulst pri smene form zritel'no napravlyaemogo povedeniya ptenczov muxolovki-pestrushki // *Zhurnal e'vol. bioxim. i fiziol.* 1995. T. 31. S. 642–652.
16. *Korneeva E.V., Shulejkina K.V.* Morfogenez neyronov Wulst v usloviyax zritel'noj deprivacii // *Zhurnal vy'sshej nervnoj deyatelnosti im. I.P. Pavlova.* 1999. T. 49. S. 320–325.
17. *Nikitenko M.F.* E'voluciya i mozg. Minsk, 1969. 342 s.
18. *Rezanov A.G.* K voprosu o filogeneticheskoy znachimosti priznakov kormovogo povedeniya u pticz // *Proktmeleactualealeprotectieisivalorificapiidurableadeve rsitatiilumiianimale: materialele conf. a VI-a a Zool.DinRep.Moldova.* Chisinau, 2007. C. 53–54.
19. *Rezanov A.G.* Kormovoe povedenie tulesa // *Upravlenie povedeniem zhivotny'x.* M., 1977. S. 256–257.
20. *Rezanov A.G., Xrokov V.V.* O povedenii chernozobika v period osennej migracii i zimovki // *Byull. Mosk. obshhestva ispy'tatelej prirody'*, otdel biol. 88. 1983. № 2. S. 8–14.
21. *Rezanov A.G., Xrokov V.V.* Kormovoe povedenie i sposoby' dobyvaniya pishhi u peschanok *CrocethialbaPall* v period osennej migracii // *Izvestiya AN Kazahskoj SSR, ser. biol.* 1986. № 2 (134). S. 35–40.
22. *Rezanov A.G., Xrokov V.V.* Raspredelenie i povedenie travnika na mestaz kormezhki v period osennej migracii // *Izvestiya AN Kazahskoj SSR, ser. biol.* 1988. № 1. S. 43–47.
23. *Rezanov A.G.* Kormovoe povedenie perevozchika v period osennej migracii // *Novoe v izuchenii, biologii i rasprostraneniya kulikov.* M., 1980. S. 162–164.
24. *Rezanov A.G.* Kormovoe povedenie i vozmozhny'e mexanizmy' snizhenie pishhevoj konkurencii kulikov v period osennej migracii i zimovki // *Fauna i e'kologiya pozvonochny'x zhivotny'x.* M.: Nauka, 1978. S. 59–83.

25. *Rezanov A.G.* Charakter kormodoby'vatel'noj deyatel'nosti rzhankoobrazny'x v period osennej migracii i zimovki // *Novy'e problemy' zoologicheskoi nauki.* № 2. Stavropol', 1979. S. 327–328.
26. *Rezanov A.G.* Kormovoe povedenie pticz: metod cifrovogo kodirovaniya i analiz bazy' danny'x. M., 2000. 224 s.
27. *Rezanov A.G., Rezanov A.A.* Ocenka raznoobraziya kormovogo povedeniya kruglosogo plavunchika na prostranstve areala // *Dostizheniya v izuchenii kulikov Severnoj Evrazii.* Michurinsk, 2008. S. 131–136.
28. *Tomkovich P.S.* K biologii morskogo pesochnika na Zemle Francza-Iosifa // *Ornitologiya* 20. M.: MGU, 1985. S. 3–17.
29. *Xlebosolov E.I.* Kormovoe povedenie pticz kak klyuchevoj sistemny'j priznak vida // *Aktual'ny'e problemy' izucheniya i ohrany' pticz Vostochnoj Evropy' i Severnoj Azii.* Kazan', 2001. S. 618.
30. *Shaposhnikov L.K.* Stroenie golovnogogo mozga pticz v svyazi s osobennostyami funkcii oty'skivaniya pishhi // *Dokl. AN SSSR.* 1953. T. 91, № 3. S. 26–34.
31. *Shvarcz S.S.* Metod morfo-fiziologicheskix indikatorov v e'kologii nazemny'x pozvonochny'x. Sverdlovsk, 1968. 386 s.
32. *Bengston S., Swensson Bo.* Feeding habits of *Calidris alpine L.* and *C. minuta Leisl* (Aves) in relation to the distribution of marine shore invertebrates // *Oikos* 19. 1986. № 1. P. 152–157.
33. *Ens B.J.* et al. Prey choice and search speed: why simple optimality fails to explain the prey choice of Oystercatchers *Haematopus ostralegus* feeding on *Nereis diversicolor* and *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule* // *Ardea* 84 A. 1996. P. 159–176.
34. *Goss-Custard J.D.* The energetic of foraging by Redshank *Tringa tetanus L.* // *Staud. Avian Biol.* 1979. № 2. R. 247–257.
35. *Karte H.J., Hodos W.* A stereotaxic atlas of the brain of the pigeon (*Columba livia*). Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1967. R. 1–234.
36. *Kuenzel W.J.* A stereotaxic atlas of the brain of the chick (*Callus domesticus*). M. Masson. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1988. R. 1–124.
37. *Kuenzi W.* Versuch eines systematischen Morphologie des Vorhirs der Vogel. // *Rev. Suisse Zool.* 1918. Vol. 26. R. 17–116.
38. *Meller A.P., Bonisoli-Alquati A., Rudolfsen G., Mousseau T.* Chernobyl birds have smaller brains // *PLoS One.* 2011. Feb 4. № 6 (2). R. 16–22.
39. *Prater A.J.* The food and feeding habits of Knot (*Calidris canutus L.*) in Merecambale Bay // *J. Appl. Ecol.* 9. 1972. № 1. P. 179–194.
40. *Stingelin W.* Vergleichend Morphologische Untersuchungen am Vorderhirn der Vogel auf Cytologischer und Cytoarchitektonischer Grundlage. Basel: Helbing & Lichtenhahn, 1958. R. 193.
41. *Symonds M.R., Weston M.A., Robinson R.W., Guay P.J.* Comparative analysis of classic brain component sizes in relation to flightiness in birds // *PLoS One.* 2014. Mar 17. № 9 (3). R. 91–96.

*L.N. Voronov*

**Morpho-Ecological Features of Cytoarchitectonic Forebrain Representatives of the Charadriiformes (*Charadriiformes*)**

The study of the seven species of birds belonging to the order of the Charadriiformes to sub-order of the Charadrii is presented in the article. Topography and cytoarchitectonics of the finite brain fields were studied for all species. The regularities of the laying of fields of the studied birds were established and four morphotypes of ecologically different groups of sandpipers were identified. The total area of the profile field of glial cells, neurons and neuroglial complexes, as well as features of the progressive structure of the final brain of this group of birds was revealed in the article. The formation of such groups is determined by ecological and ethological factors, such as feeding behavior, social organization, and micro-rational distribution of species.

*Keywords:* waders; terminal brain; glia; neurons; neuroglial complexes.