

История изучения моторных асимметрий у птиц

А.Н.Гилёв, К.А.Каренина, Е.Б.Малашичев

Андрей Николаевич Гилёв. E-mail: Angil_1305@mail.ru. Карина Андреевна Каренина, Егор Борисович Малашичев. Кафедра зоологии позвоночных, биолого-почвенный факультет, Санкт-Петербургский университет, Университетская набережная, 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Поступила в редакцию 23 июня 2011

Двигательная или моторная асимметрия заключается в неравноценном участии левой и правой половин тела в общей двигательной активности организма (Брагина, Доброхотова 1981; Nudo *et al.* 1992). Наиболее изученным и широко известным проявлением моторной асимметрии является рукость человека. Рукость является типом функциональной асимметрии, проявляющимся в предпочтении использовать одну из рук для выполнения различных двигательных задач (Guiard 1987; Sainburg, Kalakanis 2000). Считается, что рукость связана с влиянием асимметрии коры головного мозга на латеральные проекции двигательной системы, представленные в различных отделах конечности (Geschwind, Galaburda 1987). У большинства людей (около 90% популяции) правая рука превосходит левую по силе, скорости реакции и тонкости двигательной координации, к тому же движения правой руки лучше осознаются, являются более индивидуализированными (Брагина, Доброхотова 1981; Annett 1985; Porac, Coren 1981). Анализ остатков материальной культуры позволил определить, что, по всей видимости, выраженное преобладание правшей в популяции существовало уже у неандертальцев *Homo neanderthalensis*, а возможно, и на ещё более ранних этапах эволюции человека (Uomini 2009).

Ранее считалось, что рукость, являясь следствием уникального строения мозга, существует только у человека. С этим, в первую очередь, связано сохранявшееся долгое время скептическое и противоречивое отношение к факту существования рукости у других видов млекопитающих (Warren 1980). Однако впоследствии представления об уникальности этого феномена претерпели значительные изменения, вызвавшие волну интереса к изучению моторной латерализации как у млекопитающих, так и у позвоночных животных вообще. К настоящему времени стало известно, что функциональное предпочтение в использовании одной передней или задней конечности характерно для большого числа видов, принадлежащих к различным таксономическим группам (Hook 2004; Rogers 2000; Rogers 2009).

Под предпочтением конечности понимается статистически значимая склонность особи использовать левую или правую конечность при

выполнении определённого задания (Fagot, Vauclair 1991). Так же в этом значении иногда используются термины моторное и мануальное предпочтение. Предпочтение конечности на популяционном (или групповом) уровне, подразумевающее, что большинство особей популяции (или исследованной группы) предпочитают пользоваться одной и той же (левой или правой) конечностью в различных типах заданий (Hook 2004), у животных по аналогии с человеком иногда называют «рукостью» или «ногостью» (англ. «handedness» или «footedness»).

Среди млекопитающих наиболее детально с точки зрения моторных предпочтений изучены приматы, в особенности человекообразные (Hopkins 2006; Parademetriou *et al.* 2005; Rogers 2009). По всей видимости, это связано с желанием учёных выявить предпосылки человеческой рукости, а также ответить на вопрос, существует ли у других видов моторные предпочтения настолько сильно выраженные, чтобы их можно было бы сопоставить с рукостью человека. Однако, как показали многолетние исследования, яркое проявление асимметрии в использовании конечностей значительно чаще встречается среди представителей другой группы позвоночных животных – птиц.

В первую очередь это относится к видам, относящимся к отряду попугаеобразных Psittaciformes. Типичное поведение попугаев при питании – балансирование на одной задней конечности и одновременное использование второй для манипулирования пищей – и стало предметом наиболее детального изучения.

В основе современных представлений о ногости птиц лежит ряд статей, демонстрирующих, что подавляющее большинство исследованных видов попугаев (18 из 23) значительно чаще пользуются левой ногой при манипулировании. Левоногими являются как исследованные южноамериканские (*Aratinga leucophthalmus*, *Ara* spp., *Amazona* spp., *Brotogeris* spp.) так и австрало-азиатские попугаи (*Melopsittacus undulatus*, *Psittacula* spp., *Cacatua* spp.). Только два вида австралийских попугаев: *Tanygnathus megalorhynchos* и *Platycercus elegans*, – оказались правоногими (Friedman, Davis 1938; Rogers 1980; Snyder, Harris 1997; Snyder, Bonner 2001; Sazima 2008; Randler *et al.* 2009). При этом и левоногость, и правоногость у попугаев ярко выражена не только на уровне популяции, но и на индивидуальном уровне. Большинство особей проявляют стабильное предпочтение одной конечности, сопоставимое по значимости с наблюдаемым у правшей и левшей среди людей. В то же время у птиц, принадлежащих к другим систематическим группам, проявление левоногости и правоногости сильно варьирует между таксонами и даже у одного и того же вида при выполнении различных типов заданий (Fisher 1957; Güntürkün *et al.* 1988; Harris 1989). Причины такой неравномерности проявления предпочтений на видовом уровне между попугаями и другими птицами остаются пред-

метом исследования до сих пор. В подавляющем большинстве современных работ ногость птиц рассматривается в нейробиологической перспективе и предпочтение в использовании одной конечности связывают с асимметричным функционированием головного мозга. Однако публикации, в которых упоминается сам факт ногости у птиц, появились задолго до того, как стало известно о функциональной асимметрии мозга. Впервые вопрос был поставлен ещё в XIX веке, в XX веке были обнаружены нейрофизиологические основы этого явления, а к началу XXI века стало очевидно, что наблюдаемый феномен является частью более общего круга явлений. Далее будут кратко рассмотрены наиболее значимые исследования в истории изучения моторной асимметрии у попугаев и других птиц.

Первые свидетельства моторной асимметрии у птиц (XIX – начало XX века). Основной вопрос – Что? По всей видимости, первое опубликованное свидетельство ногости у попугаев относится к 1871 году. Британский врач-невролог Виллиам Огл наблюдал за поведением попугаев в зоопарке Лондона, многократно предлагая каждой особи кусочки еды. Собрав данные по 86 особям (вид попугаев не учитывался), он пришел к выводу, что 63 попугая при питании предпочитали стоять на правой ноге, при этом манипулируя левой. В то же время оставшиеся 23 птицы проявляли устойчивое «правоное» предпочтение в манипулировании пищей. Огл предположил, что ногость является характерной чертой попугаев и отметил, что подобного он не смог выявить у других птиц (Ogle 1871). Автор предположил, что такую асимметрию определяет не предпочтение манипулировать определённой конечностью, а предпочтение использовать одну из ног для опоры, так как молодые попугаи ещё не пользуются конечностями для манипулирования пищей, но, отдыхая, стоят на одной лапке.

Американский психолог и философ Д.М.Болдвин также интересовался вопросом ногости у этих птиц. В своей статье 1906 года он отмечал, что попугаи, живущие у него дома, предпочитают стоять на правой ноге, манипулируя пищей с помощью левой (Baldwin 1906). Год спустя британский врач Джеймс Кричтон-Браун, воодушевлённый статьей В.Огла, посетил Лондонский зоопарк, где последний проводил свои наблюдения и, опросив работников, много лет содержащих попугаев, выяснил, что большинство птиц действительно предпочитают пользоваться левой ногой для удерживания пищи и даже берут пищу из рук людей с помощью левой лапы (ссылка по: Harris 1980). Помимо упомянутых выше публикаций, в XIX – начале XX веков известны ещё ряд упоминаний о моторной латерализации у птиц (см. обзор: Harris 1989), однако большинство из них имели форму кратких заметок без описания методов и результатов исследования.

Первые же появившиеся сообщения о моторных предпочтениях у птиц были подвергнуты критике, подкреплённой, однако, только теоретическими предположениями. Так, американский врач-офтальмолог Джордж Гулд высказал предположение, что результаты, полученные Оглом (1871), являются ошибочными, так как подобное предпочтение «было бы скорее недостатком, чем помогало бы животным в их выживании» (Gould 1908). Американский зоолог Дэвид Джордан предположил, что обнаруженное Оглом левостороннее предпочтение может быть обусловлено преобладанием правшей среди людей; так, работники зоопарка, предлагая попугаям корм правой рукой, неумышленно приучили птиц использовать левую конечность (как наиболее близкую к предлагаемой пище) (ссылка по: Harris 1989).

Изучение распространённости явления и его механизмов (1940-1990 годы). Основной вопрос – Как? В 1938 году зоологи из Национального зоологического парка Вашингтона Г.Фрайдмен и М. Дэвис провели длительные наблюдения за 20 особями попугаев, принадлежащими к 15 южноамериканским видам. Несмотря на то, что статистический анализ не проводился, ярко выраженная ногость на индивидуальном уровне позволила авторам оценить и групповое предпочтение. В результате исследования было обнаружено, что 15 особей демонстрировали предпочтение использовать левую ногу для манипулирования, 3 особи оказались правоногими, а два попугая не проявляли выраженного предпочтения (Friedman, Davis 1938). Авторы предположили, что левоногость может являться характерной чертой всех видов отряда Psittaciformes.

Публикация Фрайдмена и Дэвиса получила достаточно широкую известность, и многие исследователи поведения птиц (в большинстве своём орнитологи) стали отмечать предпочтения в использовании конечностей у различных видов птиц при питании, подтягивании предметов в эксперименте и манипулировании гнездовым материалом (Fisher 1957; Meyerriicks 1959; Vince 1964; Newton 1967). Однако эти наблюдения не были направленными, предпочтения отмечались на уровне одной-двух особей и зачастую носили исключительно характер заметок без выявления предпочтения при помощи обчёта данных.

Существовавшее ранее представление о том, что общеизвестное преобладание правшей в человеческой популяции может быть обусловлено более крупными размерами костей правой руки относительно левой (Jolicoeur 1963), первоначально были распространены также и на птиц. Морфологи Р.МакНейл и Д.Мартинез (McNeil *et al.* 1971) провели исследование длины и веса костей левой и правой ног у попугаев *Amazona amazonica* – вида, для которого, согласно Фрайдмену и Дэвису (Friedman, Davis 1938), характерна левоногость. У этих попугаев

была обнаружена асимметрия костей конечностей на групповом уровне, причём кости левой ноги были тяжелее и длиннее, чем правой. Позже связь ногости с морфологической асимметрией также была показана у коричневощёкой аратинги *Aratinga pertinax*. У особей, демонстрировавших в тестах склонность к использованию правой лапы, кости этой конечности были длиннее и тяжелее и, наоборот, кости левой конечности у левоногих птиц оказались крупнее по сравнению с правой (McNeil *et al.* 1971). Однако проследив развитие такой морфологической асимметрии в онтогенезе, авторы заключили, что размер костей у этих птиц может различаться из-за большей нагрузки на одну конечность, которая, в свою очередь, может быть обусловлена существующим моторным предпочтением. То есть то, что предположительно являлось причиной, оказалось лишь следствием. Важно также отметить, что исследования, направленные на выявление взаимосвязи между асимметрией скелетных структур и функциональной асимметрией конечностей, активно проводились не только на птицах, но на ряде позвоночных животных других классов (Falk *et al.* 1988; Костылев, Малашичев 2007).

Зоолог Л.Ф.Баптиста в 1976 году показал, что у воробьиных птиц Passeriformes также существует латерализованное использование конечностей на видовом уровне. Оказалось, однако, что у тиарисов (семейство Emberizidae) направление предпочтения существенно варьирует между разными видами. Так, кубинские тиарисы *Tiaris canorus* при манипулировании пищей демонстрируют групповое предпочтение в использовании правой лапы, а золотолицие тиарисы *T. olivaceus* – в использовании левой (Baptista 1976). Впоследствии орнитологи К.Банч с соавторами при изучении питания у североамериканской кедровки *Nucifraga columbiana* обнаружили проявление ярко выраженных индивидуальных предпочтений: извлекая семена из сосновых шишек, большинство птиц чаще пользовались правой задней конечностью (Bunch *et al.* 1983).

В 1980-х годах британскими, австралийскими и немецкими нейрофизиологами был опубликован ряд работ, где описана единая схема функциональных асимметрий головного мозга птиц, т.н. «паттерн латерализации мозга». Изначально в качестве модельного объекта использовались цыплята домашней курицы *Gallus gallus domesticus* (Rogers, Anson 1979; Andrew, Brennan 1983; Rogers *et al.* 1985; Rashid, Andrew 1989). Позже выводы, основанные на данных по цыплятам, получили подтверждение и на других видах птиц (Güntürkün 1985; Güntürkün, Böhringer 1987; Bischof 1988; Güntürkün, Kesch 1987; von Fersen, Güntürkün 1990). Стало очевидно, что мозг птиц функционирует асимметрично, и функциональная специализация полушарий проявляется в различных аспектах когнитивной деятельности.

Развитие представлений о латерализации мозга не могло не отразиться на исследованиях моторной асимметрии у птиц. Произошло переосмысление ногости птиц в контексте нейрофизиологических основ этого явления. Нейрофизиолог из Австралии Лесли Роджерс в 1980 году опубликовала работу (Rogers 1980), в которой была заново проанализирована статья Г.Фрайдмена и М.Девиса (Friedman, Davis 1938). Последние не использовали статистическую обработку данных, делая вывод о предпочтении конечности у попугаев, однако в работе были предоставлены исходные данные по каждой особи, что позволило Л.Роджерс сделать пересчёт данных отдельно по каждому виду. Её результаты по южноамериканским попугаям оказались очень близки к полученным Фрайдменом и Девисом: 6 видов демонстрировали значимое предпочтение в использовании левой ноги, тогда как всего один вид был правоногим. Л.Роджерс также представила собственные результаты по 9 видам австралийских попугаев. Оказалось, что австралийские попугаи также преимущественно левоногие: 8 видов в эксперименте достоверно чаще пользовались левой ногой при питании, тогда как только один вид, *Tanygnathus megalorhynchos* – правой (Rogers 1980). Здесь, с учётом сведений об асимметричности функционирования мозга птиц, левоногость попугаев рассматривалась уже как одно из проявлений моторной латерализации, связанной с неравноценным вкладом полушарий мозга в управление движениями конечностей.

В 1988 году немецкими нейрофизиологами под руководством Онура Гюнтюркюна было проведено исследование ногости у домашних голубей *Columba livia domestica* (Güntürkün *et al.* 1988). В связи с тем, что голуби не проявляют такой выраженной манипулятивной активности при питании, как попугаи, для изучения моторных предпочтений у голубей была разработана особая методика: в эксперименте птицы одной ногой смахивали бумажную полоску, прикреплённую на кончик клюва. Было обнаружено отсутствие предпочтения одной из конечностей на групповом уровне, и более того, не было выявлено даже достоверных индивидуальных склонностей. Эту же методику с использованием бумажной полоски применили и к попугаям. Оказалось, что все три исследованных вида попугаев, которых Фрайдмен и Девис определили как левоногих (Friedman, Davis 1938), и в таком эксперименте предпочитали пользоваться левой ногой. Авторы предположили, что асимметричность функционирования моторной коры, выражающаяся в ногости, может проявляться только у птиц с выраженной манипулятивной активностью, каковыми голуби не являются (Güntürkün *et al.* 1988). Австралийцы Л.Роджерс и Л.Воркман в 1993 году проверили эту гипотезу на курицах, для которых характерно активное использование конечностей при питании, однако не настолько выраженное, как у попугаев. При использовании методики, сходной с той, что была

использована Гюнтюркюном, у этого вида была обнаружена правоногость, однако менее выраженная, чем левоногость, известная для попугаев (Rogers, Workman 1993). Такие результаты подтвердили, что выраженность манипулятивной активности отражается на степени проявления моторного предпочтения у вида.

Связь ногости и функциональной специализации полушарий мозга у птиц была продемонстрирована американскими специалистами по нейробиологии П.Дж.Шнайдером и Л.Дж.Харрисом. Авторы провели исследование 524 попугаев, принадлежащих к 6 родам, и обнаружили, что у видов, для которых характерно преобладание правоногих особей, «правши» легче обучаются новым звукам по сравнению с «левшами» (Snyder, Harris 1997). Показано, что использование правой лапы у правойшей ведёт к постоянной активации контралатерального левого полушария, в котором у попугаев происходит анализ и запоминание звуковых стимулов. Эти результаты ясно подтвердили существование у птиц взаимосвязи между моторным предпочтением и асимметрией высших нервных функций.

Выявление причин возникновения и значения моторной асимметрии (конец XX – начало XXI века). Основной вопрос – Зачем? К концу XX века усилиями итальянских, немецких и австралийских нейробиологов, помимо данных о моторной латерализации, было накоплено множество свидетельств асимметричной обработки зрительной информации у птиц (Vallortigara *et al.* 1999; Rogers 2002).

При исследовании пищевого поведения использовался т.н «тест гравий-зерно». Цыплятам закрывали один из глаз непрозрачным материалом, а затем выпускали на площадку с наклеенными на неё на равных расстояниях друг от друга мелкими камешками и рассыпанным между ними зерном. В эксперименте учитывалось число успешных клевков (направленных на зёрна, а не на гравий) с закрытым левым или правым глазами. При использовании правого глаза у большинства особей таких успешных клевков было значительно больше, чем при использовании левого. Таким образом, было обнаружено, что в точном различении пищевых объектов от непищевых превалирующую роль играет правый глаз и соответственно левое полушарие (Mench, Andrew 1986; Güntürkün, Kesch 1987; Alonso 1998). В другой серии опытов со ссаживанием двух незнакомых друг другу особей было обнаружено, что цыплята демонстрируют предпочтение держать особь своего вида в левом латеральном поле зрения перед проявлением агрессивного поведения. К тому же при монокулярном тестировании (один глаз закрыт непрозрачным колпачком) число агрессивных реакций на незнакомую особь своего вида было больше, если у цыплёнка был открыт левый глаз (Vallortigara 1992). Также при блокирующей инъекции

глутамата в правое полушарие (воспринимающее информацию в основном из левого глаза) происходило подавление активации агрессивного поведения (Rogers 1997). Такие результаты подтвердили доминирующую роль правого полушария в контроле агрессивного поведения у куриц. В ряде исследований у цыплят также было продемонстрировано асимметричное восприятие нового (незнакомого) стимула. Было обнаружено, что у цыплят левый глаз и правое полушарие мозга также отвечают за реакцию на объекты, которые они никогда ранее не видели. Например, такая латерализованная реакция проявлялась при предъявлении цыплятам новой пищи, по-новому окрашенных предметов, или светящейся лампочки (Vallortigara, Andrew 1991; Dharmaretnam, Andrew 1994; Regolin, Vallortigara 1996).

В ходе активного изучения зрительной латерализации возникло предположение, что моторные предпочтения у птиц могут быть обусловлены функционированием не моторной, а сенсорной коры головного мозга. Это предположение дало толчок к проведению ряда исследований, посвящённых связи между ногой и асимметричным использованием глаз у птиц.

Использование конечностей во время поиска пищи у куриц было исследовано итальянскими нейробиологами Лукой Томмаси и Джорджио Валлортигарой, при этом животным в эксперименте аккуратно закрывали один из глаз пластырем (Tommasi, Vallortigara 1999). Было показано, что цыплята без такой «повязки» предпочтительно использовали правую ногу, что совпадало с данными по моторному предпочтению у этого вида, полученными ранее (Rogers, Workman 1993). Однако особи с одним заклеенным глазом использовали конечность, контралатеральную заклеенному глазу, т.е. цыплята с закрытым левым глазом использовали правую ногу и наоборот. Авторы предположили, что у куриц за счёт поступления зрительной информации происходит активация полушария, контралатерального открытому глазу, что впоследствии приводит к предпочтительному использованию контралатеральной этому полушарию конечности. Таким образом, стало очевидно, что асимметричное использование конечностей у цыплят связано с латерализацией зрительного анализатора. Позднее эти результаты были подтверждены и на других видах.

У хищных птиц было выявлено предпочтение в использовании одной задней конечности при пищевом поведении. В 2004 году орнитолог Давид Кзермели из университета Пармы (Италия) при наблюдении за хищными птицами в условиях неволи обнаружил, что обыкновенная пустельга *Falco tinnunculus* и канюк *Buteo buteo* (Falconiformes), а также сипуха *Tyto alba* (Strigiformes) проявляют групповое предпочтение использовать правую ногу при схватывании добычи (Csermely 2004). Автор предположил, что наблюдаемое предпочтение может

отражать специализацию левого полушария в обработке информации о пищевом объекте.

Австралийские зоологи Калам Браун и Мария Магат при исследовании питания у 16 видов австралийских попугаев обнаружили, что предпочтительное использование ноги у этих птиц связано с предпочтением в использовании одного глаза. Другими словами, левонogie попугаи при питании значительно чаще используют левый глаз для осматривания пищи, а правонogie предпочитают пользоваться для этого правым глазом (Brown, Magat 2011).

Таким образом, стало понятно, что ногость у птиц является одним из проявлений более широкого феномена – функциональной асимметрии головного мозга. Когда же стало очевидно, что ногость попугаев отражает специализацию полушарий мозга, возник вопрос, как проявляется ногость у птиц в естественных условиях, и насколько такая латерализация важна для выживания вида. Это послужило предпосылкой к началу исследования моторной асимметрии у диких птиц.

Немецкий орнитолог Кристоф Рендлер в 2007 году исследовал птиц, отдыхающих стоя на одной ноге. Наблюдения за 25 видами болотных и водоплавающих птиц, останавливающимися во время перелёта вдоль берегов Северного моря, показали, что птицы 4 видов – шилоклювка *Recurvirostra avosetta*, широконоска *Anas clypeata*, кулик-сорока *Haematopus ostralegus* и большой кроншнеп *Numenius arquata* – предпочитают стоять на правой ноге. Тогда как у 21 исследованного вида птиц (*Tringa* spp., *Larus* spp., *Limosa* spp., *Pluvialis* spp., *Calidris* spp., *Anas* spp., *Charadrius hiaticula*, *Vanellus vanellus*, *Numenius phaeopus*, *Branta leucopsis*, *Tadorna tadorna*, *Anser anser*, *Fulica atra*, *Platalea leucorodia*) латерализации в таком поведении обнаружено не было. Сравнив длительность такого поведения между разными видами, Рендлер обнаружил, что именно четыре латерализованных вида дольше других отдыхают на одной ноге. Автор предположил, что подобная латерализация проявляется у тех видов, для которых отдых на одной ноге особенно характерен и по каким-то причинам имеет наибольшее значение (Randler 2007).

В 2008 году бразильский зоолог Иван Сасима исследовал использование конечностей при питании фруктами у диких попугаев тирик *Brotogeris tirica* (Sazima 2008). А двумя годами позже К.Рэндлер провёл наблюдения за свободно живущими кольчатými попугаями, *Psittacula krameri* из интродуцированной в Германии популяции (Randler et al. 2010). В обеих работах было обнаружено значимое предпочтение левой ноги на популяционном уровне, и большинство особей были классифицированы как левши. Эти исследования показали, что в естественных условиях попугаи проявляют латерализацию в использовании конечностей, сходную с наблюдаемой в условиях неволи.

Ряд работ был посвящен исследованию значения латерализованного использования конечностей для отдельной особи вида. В 2009 году австралийские зоологи Мария Магат и Калам Браун, изучая индивидуальную успешность питания у 8 видов австралийских попугаев, обнаружили, что латерализованные особи, левши или правши, имеют преимущество в скорости и качестве разделывания плодов. Таким образом, особи, имеющие предпочтение в использовании конечностей, съедают больше пищи за единицу времени, чем попугаи без предпочтения, что в конечном итоге повышает успех выживания у латерализованных птиц (Magat, Brown 2009). Это исследование дало объяснение, почему латерализация у попугаев настолько выражена и имеет такое широкое распространение в этой группе птиц.

По всей видимости, и у других птиц моторная латерализация даёт преимущества для выживания особи. Итальянские зоологи из университета Кьети под руководством Луки Томасси в 2010 году обнаружили, что африканские страусы *Struthio camelus* предпочитают начинать движение с правой ноги, а также ставить правую ногу впереди левой в состоянии покоя (Baciadonna *et al.* 2010). Такая латерализация проявляется у ювенильных и половозрелых особей, причём как на индивидуальном, так и на групповом уровнях. Авторы исследования показали, что обнаруженная асимметрия использования конечностей связана с известной для птенцов этого вида склонностью при вылуплении разбивать скорлупу яйца правой лапой (Cooper 2001), что, вероятно, может увеличивать эффективность (скорость) вылупления и таким образом влиять на выживаемость птенцов.

Заключение. Приведённый в данной работе краткий исторический обзор исследований феномена ногости у птиц позволяет условно выделить три основных периода развития знаний в данной области. К первому периоду относятся публикации, в которых ставится вопрос о существовании этого явления как такового. Как правило, такие работы выполнялись зоологами общего профиля или вовсе не биологами, а людьми, попросту интересовавшимися этим вопросом. Так, например, Виллиам Огл и Томас Двайт были врачами, а Джеймс Марк Болдвин – психологом и философом. Во втором периоде происходило накопление данных о распространённости этого явления у разных видов и в различных типах поведения животных; здесь к проблеме подключились специалисты в области морфологии, физиологии и нейробиологии. В ходе исследования возникают гипотезы о причинах существования и различного проявления ногости у птиц. Из наиболее значимых исследователей здесь следует выделить Онура Гюнтюркюна из университета Бохума (Германия), Лесли Роджерс из университета Нового Южного Уэльса (Австралия), а также Ричарда Эндрю из университета Сассекса

(Великобритания). Будучи во главе трёх крупных лабораторий, специализирующихся в области нейрофизиологии и поведения животных, эти учёные смогли описать единую схему асимметричного функционирования мозга птиц. К третьему периоду относятся подробные исследования уже изученных ранее видов с привлечением новых методик, распространённых в смежных областях биологии, что позволило выявить некоторые фундаментальные механизмы проявления моторных предпочтений у птиц. Исследованиями в этой области вновь начинают заниматься зоологи, в интересы которых входит широкий круг биологических проблем. Наибольшее влияние на развитие вопроса в этот период оказали нейробиолог Джорджио Валлортигара из университета Триеста (Италия), а также зоологи Калам Браун и Мария Магат из университета Маккуори (Австралия), показав, что нюгость птиц связана с общими принципами асимметричного функционирования мозга.

Закономерности, наблюдаемые в истории изучения нюгости у птиц, по всей видимости, не случайны. Так как поведенческая асимметрия, согласно изначальным представлениям, воспринималась как отклонение от «нормального» симметричного функционирования организма, неудивительно, что такая «аномалия», как нюгость птиц, изначально привлекла внимание именно врачей, а не зоологов. К тому же врачи сталкивались с проявлением функциональной асимметрии человека в своей практической деятельности, что могло стать для них предпосылкой к изучению этого явления у животных. Тот факт, что во втором периоде исследовательская инициатива переходит в руки нейробиологов, также имеет свои причины. Когда отпали сомнения в самом существовании рассматриваемого явления и его широкой распространённости, потребовалось понять, какие механизмы лежат в основе неравноценного участия ног в манипулятивной активности у птиц. И в третьем периоде, уже с учётом известных нейробиологических механизмов функционирования моторной латерализации, зоологи уже смогли изучить, какую роль играет нюгость в жизни вида, насколько для особи важно быть левшой или правшой.

В ходе истории изучения моторной латерализации у птиц происходили и некоторые изменения в методологических подходах. Исследование Виллиама Огла (Ogle 1871), посвящённое нюгости у попугаев, долгое время служило образцом для последующих поколений учёных, работавших в данной области. До сих пор в исследованиях моторной латерализации у птиц чаще всего используется простая схема: наблюдения за индивидуально идентифицированными особями и подсчёт частоты использования левой и правой конечности при манипулировании объектами (в основном пищевыми). Впоследствии такая методика была лишь дополнена. Так, в начале XX века особей разных видов перестали объединять в единую группу при обработке данных и

выраженность моторных предпочтений стали описывать для каждого отдельного вида. Во второй половине XX века в исследования латерализованного поведения вошла статистическая обработка данных в современном понимании. К концу XX века большое внимание стало уделяться созданию симметричных условий эксперимента, в целях нивелирования возможного влияния на результат исследования окружающей среды и самого экспериментатора. В начале же XXI века одним из необходимых условий для получения корректных результатов стал подбор выборки из неродственных особей в целях исключения эффекта основателя, когда наблюдаемые свойства группы могут не описывать видовой признак. Несмотря на такие дополнения, общий принцип выявления латерализации остался тем же, что был использован В.Оглом.

Интересна также и эволюция отношения к месту феномена ногости птиц в общей картине знаний и причин его возникновения. Изначально предполагалось, что у попугаев существует некое предпочтение одной конечности при содержании в неволе, которое, возможно, связано с влиянием руки человека, контактирующего с птицей (Ogle 1871). Впоследствии было выдвинуто предположение, что наблюдаемая ногость может являться побочным эффектом скелетной асимметрии конечностей (McNeil *et al.* 1971). После того, как стало очевидно, что птицы разных видов в той или иной степени предпочитают использовать одну конечность чаще, чем другую (Fisher 1957; Meyerriecks 1959; Vince 1964; Newton 1967), появились предположения, что предпочтение одной конечности в манипуляциях является отражением функциональной асимметрии мозга, существующей наряду с сенсорной латерализацией, но независимо от неё (Rogers 1980; Güntürkün *et al.* 1988; Malashichev, Wassersug 2004). К настоящему же времени показано, что ногость птиц является частью единой схемы асимметричного функционирования мозга (Tommasi, Vallortigara 1999; Brown, Magat 2011) и даёт преимущества для выживания каждой особи вида (Magat, Brown 2009; Baciadonna *et al.* 2010).

Работа выполнена при поддержке Федеральной целевой программы "Развитие научного потенциала высшей школы" (Госконтракт № П2379).

Литература

- Брагина Н.Н., Доброхотова Т.А. 1981. *Функциональные асимметрии человека*. М.: 1-287.
- Костылев М.А., Малашичев Е.Б. 2007. Корреляция асимметрии плечевого пояса у *Xenopus laevis* с асимметрией скелета конечностей // *Докл. РАН* **416**, 5: 709-712.
- Alonso Y. 1998. Lateralization of visual guided behavior during feeding in zebra finches (*Taeniopygia guttata*) // *Behav. Proc.* **43**: 257-263.
- Andrew R.J., Brennan A. 1983. The lateralization of fear behaviour in the male domestic chick: A developmental study // *Anim. Behav.* **31**: 1166-1176.

- Annett M. 1985. *Left, right, hand and brain: the right shift theory*. New York: 1-474.
- Baciadonna L., Zucca P., Tommasi L. 2010. Posture in ovo as a precursor of footedness in ostriches (*Struthio camelus*) // *Behav. Proc.* **83**, 1: 130-133.
- Baldwin J.M. 1906. *Mental development in the child and the race*. New York: 1-477.
- Baptista L.F. 1976. Handedness, holding and its possible taxonomic significance in grassquits, *Tiaris* spp. // *Ibis* **118**, 2: 218-222.
- Bischof H.-J. 1988. The visual field and visually guided behaviour in the zebra finch (*Taeniopygia guttata*) // *J. Compar. Physiol.* **163**: 329-337.
- Brown C., Magat M. 2011. Cerebral lateralization determines hand preferences in Australian parrots // *Biol. Lett.* (in press.).
- Bunch K.G., Sullivan G, Tomback D.F. 1983. Seed manipulation by Clark's Nutcracker // *Condor* **85**: 372-373.
- Cooper R.G. 2001. Handling, incubation, and hatchability of ostrich (*Struthio camelus* var. *domesticus*) eggs: a review // *J. Appl. Poult. Res.* **10**: 262-273.
- Csermely D. 2004. Lateralisation in birds of prey: adaptive and phylogenetic considerations // *Behav. Proc.* **67**: 511-520.
- Dharmaretnam M., Andrew R.J. 1994. Age- and stimulus-specific use of right and left eyes by the domestic chick // *Anim. Behav.* **48**, 6: 1395-1406.
- Fagot J., Vauclair J. 1991. Manual laterality in nonhuman primates: a distinction between handedness and manual specialization // *Psychol. Bull.* **109**: 76-89.
- Falk D., Pyne L., Helmkamp R.C., DeRousseau C.J. 1988. Directional asymmetry in the forelimb of *Macaca mulatta* // *Amer. J. Phys. Anthropol.* **77**: 1-6.
- Fersen L., von, Güntürkün O. 1990. Visual memory lateralization in pigeons // *Neuropsychologia* **28**: 1-7.
- Fisher H.I. 1957. Footedness in domestic pigeons // *Wilson Bull.* **69**: 170-177.
- Friedman H., Davis M. 1938. «Left-handedness» in parrots // *Auk* **55**: 478-480.
- Geschwind N., Galaburda A.M. 1987. *Cerebral lateralization: biological mechanisms, associations, and pathology*. Cambridge: 1-296.
- Gould G.M. 1908. *Righthandedness and lefthandedness*. Philadelphia: 1-204.
- Güntürkün O. 1985. Lateralization of visually controlled behavior in pigeon // *Physiol. Behav.* **34**: 575-577.
- Güntürkün O., Böhringer P.G. 1987. Lateralization reversal after intertectal commissurotomy in the pigeon // *Brain Res.* **408**: 1-5.
- Güntürkün O., Kesch S. 1987. Visual lateralization during feeding in pigeons // *Behav. Neurosci.* **101**: 433-435.
- Güntürkün O., Kesch S., Delius J. D. 1988. Absence of footedness in domestic pigeons // *Anim. Behav.* **36**, 2: 602-604.
- Guiard Y. 1987. Asymmetric division of labor in human skilled bimanual action: the kinematic chain as a model // *J. Mot. Behav.* **19**: 486-517.
- Harris L.J. 1989. Footedness in parrots: three centuries of research, theory, and mere surmise // *Can. J. Psychol.* **43**: 369-396.
- Harris L.J. 1980. Left handedness: Early theories, facts and fancies // *Neuropsychology of left handedness*. New York: 3-78.
- Hook M.A. 2004. The evolution of lateralized motor functions // *Comparative Vertebrate Cognition*. New York: 325-370.
- Hopkins W.D. 2006. Comparative and familial analysis of handedness in great apes // *Psychol. Bull.* **132**: 538-559.

- Jolicoeur P. 1963. Bilateral symmetry and asymmetry in limb bones of *Martes americana* and man // *Rev. Canad. Biol.* **22**: 409-432.
- Magat M., Brown C. 2009. Laterality enhances cognition in Australian parrots // *Proc. Royal Soc.: Biol. Sci.* **276**: 4155-4162.
- Malashichev Y.B., Wassersug R.J. 2004. Left and right in the amphibian world: which way to develop and where to turn? // *BioEssays* **26**: 512-522.
- McNeil R., Rodriguez R. J., Figuera D.M. 1971. Handedness in the brown-throated parakeet *Aratinga pertinax* in relation to skeletal asymmetry // *Ibis* **109**: 493-497.
- Mench J.A., Andrew R.J. 1986. Lateralization of a food search task in the domestic chick // *Behav. Neural. Biol.* **46**: 107-114.
- Meyerriecks A.J. 1959. Foot-stirring feeding behavior in herons // *Wilson Bull.* **71**: 153-158.
- Newton I. 1967. The adaptive radiation and feeding ecology of some British finches // *Ibis* **109**: 33-98.
- Nudo R.J., Jenkins W.M., Merzenich M.M. *et al.* 1992. Neurophysiological correlates of hand preference in primary motor cortex of adult squirrel monkeys // *J. Neurosci.* **12**: 2918-2947.
- Ogle W. 1871. On dextral pre-eminence // *Transactions of the Royal Medical and Chirurgical Society of London* **54**: 279-301.
- Papademetriou E., Sheu C.F., Michel G.F. 2005. A meta-analysis of primate hand preferences, particularly for reaching // *J. Comp. Psychol.* **119**: 33-48.
- Porac C., Coren S. 1981. *Lateral preferences and human behavior*. New York: 1-283.
- Randler C. 2007. Foot preferences during resting in wildfowl and waders // *Laterality* **12**, 2: 191-197.
- Randler C., Braun M., Lintker S. 2010. Foot preferences in wild living Ring-necked Parakeets (*Psittacula krameri*, Psittacidae) // *Laterality* **16**: 201-206.
- Rashid N., Andrew R.J. 1989. Right hemisphere advantage for topographical orientation in the domestic chick // *Neuropsychologia* **27**: 937-948.
- Regolin L., Vallortigara G. 1996. Lateral asymmetries during responses to novel-colored objects in the domestic chick: a developmental study // *Behav. Proc.* **37**: 67-74.
- Rogers L.J. 1980. Lateralisation in the avian brain // *Bird Behav.* **2**: 1-12.
- Rogers L.J. 1997. Early experiential effects on laterality: research on chicks has relevance to other species // *Laterality* **2**, 3/4: 199-219.
- Rogers L.J. 2000. Evolution of side biases: motor versus sensory lateralization // *Side bias: a neuropsychological perspective*. The Netherlands: Kluwer: 3-40.
- Rogers L.J. 2002. Lateralization in vertebrates: Its early evolution, general pattern and development // *Advances in the study of behavior*. San Diego: 107-162.
- Rogers L.J. 2009. Hand and paw preferences in relation to the lateralized brain // *Phil. Trans. R. Soc. B* **364**: 943-954.
- Rogers L.J., Anson J.M. 1979. Lateralization of function in the chicken forebrain // *Pharmacol. Biochem. Behav.* **10**: 679-686.
- Rogers L.J., Workman L. 1993. Footedness in birds // *Anim. Behav.* **45**: 409-411.
- Rogers L.J., Zappia J.V., Bullok S.P. 1985. Testosterone and eye-brain asymmetry for copulation in chicks // *Experimentia* **41**: 1447-1449.
- Sainburg R.L., Kalakanis D. 2000. Differences in control of limb dynamics during dominant and nondominant arm reaching // *J. Neurophysiol.* **83**: 2661-2675.

- Sazima I. 2008. The parakeet *Brotogeris tirica* feeds on and disperses the fruits of the palm *Syagrus romanzoffiana* in Southeastern Brazil // *Biota Neotrop.* **8**, 1: 231-234.
- Snyder P.J., Bonner J.A. 2001. Postnatal development of lateralized motor preference in the African grey parrot (*Psittacus erithacus*) // *Brain Cognit.* **46**: 276-279.
- Snyder P.J., Harris L.J. 1997. Lexicon size and its relation to foot preference in the African Grey parrot *Psittacus erithacus* // *Neuropsychologia* **35**: 919-926.
- Tommasi L., Vallortigara G. 1999. Footedness in binocular and monocular chicks // *Laterality* **4**: 89-95.
- Uomini N.T. 2009. The prehistory of handedness: archaeological data and comparative ethology // *J. Hum. Evol.* **57**: 411-419.
- Vallortigara G. 1992. Right hemisphere advantage for social recognition in the chick // *Neuropsychologia* **9**: 761-768.
- Vallortigara G., Andrew R.J. 1991. Lateralization of response by chicks to change in a model partner // *Anim. Behav.* **41**: 187-194.
- Vallortigara G., Rogers L.J., Bisazza A. 1999. Possible evolutionary origins of cognitive brain lateralization // *Brain Res. Rev.* **30**, 1.2: 164-175.
- Vince M.A. 1964. Use of the feet in feeding by the Great Tit *Parus major* // *Ibis* **106**: 508-529.
- Warren J.M. 1980. Handedness and laterality in humans and other animals // *Physiol. Psychol.* **8**: 351-359.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2011, Том 20, Экспресс-выпуск 664: 1165-1167

Зимовка дрофы *Otis tarda* в Алакольской котловине в 2010/11 году

Н.Н.Березовиков, Ю.П.Левинский

Николай Николаевич Березовиков. Лаборатория орнитологии и герпетологии, Институт зоологии, Министерство образования и науки, проспект Аль-Фараби, 93, Алматы, 050060, Казахстан.
E-mail: berezovikov_n@mail.ru

Юрий Петрович Левинский. Алакольский государственный природный заповедник, г. Ушарал, Алакольский район, Алматинская область, 060200, Казахстан

Поступила в редакцию 24 июня 2011

Прошедшей зимой нами был продолжен мониторинг за состоянием популяции зимующих дроф *Otis tarda* в западной части Алакольской котловины, ведущийся с 2004 года (Березовиков, Левинский 2005, 2009а,б, 2010; Березовиков, Левинский, Грачёв 2007).

Осень 2010 года по всем фенологическим параметрам затянулась минимум на месяц. Октябрь стоял сухой и тёплый со средними температурами +10°C и лишь в конце месяца произошло понижение температур до +3°. Первая половина ноября была также относительно сухой с температурами в среднем +7°. Лишь 19 ноября начались похолодания