

Московский государственный университет  
имени М.В. Ломоносова  
Биологический факультет  
Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского  
Зоологический институт РАН  
Биологическая станция «Рыбачий»

**Энергетика и годовые циклы птиц  
(памяти В.Р. Дольника)**

**Energetics and annual cycles of birds  
(in memory of V.R. Dolnik)**

**Материалы международной конференции**

**Звенигородская биологическая станция МГУ,  
24–29 сентября 2015 г.**

**Товарищество научных изданий КМК  
Москва ❖ 2015**

УДК  
ББК  
Э

**Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В.Р. Дольника).**

Материалы международной конференции. Москва: Т-во научных изданий КМК. 2015. 292 с., ил., портрет.

**Редакторы:** Н.С. Чернецов, Т.В. Дольник, Т.Б. Голубева, В.М. Гаврилов.

Выдающийся отечественный ученый, Виктор Рафаэлевич Дольник, в память о котором проводится конференция, внес большой вклад в изучение годовых циклов и биоэнергетики птиц. На конференции представлены доклады, посвященные исследованиям в области биоэнергетики, экофизиологии, ориентации и навигации, демографии и экологии птиц. Конференция направлена на возрождение интереса к общей и экспериментальной орнитологии и зоологии.

**Energetics and annual cycles of birds (in memory of V.R. Dolnik).**

Materials of the International conference. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2015. 292 p., il., portrait.

**Editors:** N.S. Chernetsov, T.V. Dolnik, T.B. Golubeva, V.M. Gavrilov.

An outstanding Russian researcher, Victor R. Dolnik, to whose memory this conference is dedicated, has made a most important contribution to the study of annual cycles and bioenergetics of birds. Contributions on bioenergetics, ecophysiology, orientation and navigation, demography and ecology of birds are presented at the meeting. This conference is aimed at a revival of interest towards general and experimental ornithology and zoology.

*Публикация осуществлена при финансовой поддержке Российского  
Фонда Фундаментальных Исследований, грант № 15-04-20701*

*With financial support by Russian Foundation for Basic Research,  
grant No. 15-04-20701*

ISBN 978-5-xxxxxx-x-x

© Товарищество научных изданий  
КМК, издание, 2015  
© Коллектив авторов, 2015

# КОГНИТИВНЫЕ КАРТЫ ЖИВОТНЫХ: ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЗООЛОГИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ

**М.Г. Плескачева<sup>1</sup>, Н.С. Чернецов<sup>2,3</sup>**

<sup>1</sup> *Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,*

<sup>2</sup> *Биологическая станция “Рыбачий” ЗИИ РАН;*

<sup>3</sup> *Санкт-Петербургский государственный университет*

## COGNITIVE MAPS OF ANIMALS: PHYSIOLOGICAL AND ZOOLOGICAL APPROACHES

**M.G. Pleskacheva<sup>1</sup>, N.S. Chernetsov<sup>2,3</sup>**

<sup>1</sup> *Lomonosov Moscow State University,*

<sup>2</sup> *Biological Station Rybachy, Zoological Institute RAS;*

<sup>3</sup> *St. Petersburg State University*

*e-mail: mpleskacheva@yandex.ru nikita.chernetsov@gmail.com*

Гипотеза о возможности формирования у животных ментального представления о среде, «когнитивной карты» (cognitive map) была сформулирована Э. Толменом на основе экспериментов по обучению лабораторных крыс в лабиринтах (Tolman, 1948). Когнитивная карта, по его мнению, создается в процессе освоения среды на основе переработки сенсорной информации, обучения животного. Интегрированный характер представления о среде, ориентирах, путях, о расположении ключевых объектов позволяет обеспечить поведенческую гибкость при передвижении в пространстве, выбор наиболее адекватного пути к цели, быстроту ее достижения с разных стартовых позиций, а также устойчивость к изменению отдельных элементов среды. Эти идеи послужили теоретической предпосылкой для физиологических исследований, в результате которых в мозге лабораторных крыс были найдены функциональные элементы, ответственные за формирование, поддержание и изменение когнитивной карты. В гиппокампе и связанных с ним структурах (медиальная энторинальная кора, субкулиарный комплекс) обнаружены пространственно-специфичные нейроны. Их активность проявляется только тогда, когда животные находятся в определенной области экспериментальной среды (клетки места, place cells, O’Keefe, Nadel, 1978; клетки-решетки, grid cells, а также приграничные клетки, border cells, Moser et al., 2008, 2014).

Несмотря на исключительную научную значимость этих работ (в 2014 г. Джон О’Киф, Эдвард Мозер и Мэй-Бритт Мозер стали лауреатами Нобелевской премии по физиологии и медицине), их применимость к пони-

манию процессов, происходящих в природных условиях при ориентации и навигации животных, ограничена. Эксперименты проводят на лабораторных крысах и, реже, на лабораторных мышах, исследования на других млекопитающих и птицах крайне редки. Клетки места и клетки-решетки обнаружены у летучих мышей (Ulanovsky, Moss, 2007; Yartsev et al., 2011). В гиппокампе почтовых голубей в лабораторных опытах найдены нейроны, демонстрирующие пространственно-специфичную активность (Siegel et al., 2005), хотя и меньшую, чем у крыс. Интерпретация причин межвидовых различий весьма затруднительна по ряду причин. Для птиц остаются нерешенными проблемы функциональных аналогов и гомологов со структурами мозга млекопитающих, в частности, это касается гиппокампа (Herold et al., 2014). Важный фактор — различия в биологии, экологической специализации видов. Трехмерная среда обитания большинства птиц может потребовать и другой тип картирования среды. Единственная подобная работа была сделана на летучих мышах (Yartsev, Ulanovsky, 2013), свободно летающих в вольере. Показано трехмерное кодирование пространства клетками места гиппокампа, имеющими большие поля активности. Кроме того, возможно разное картирование среды сенсорными системами (например, зрение и эхолокация), дающими разную информацию с разной степенью пространственного разрешения (Geva-Sagiv et al., 2015).

Изучение нейробиологических основ когнитивных карт обычно проводят с использованием арен или лабиринтов небольшого размера, поведение животных, обучение и пространственная память исследуется в малом масштабе. Подробное картирование таких небольших участков необходимо, например, для точной локализации спрятанного корма, скрытых убежищ и др. Однако у многих животных размеры индивидуальных участков, дальность миграций и других передвижений значительно превышают эти размеры и осуществляются на другом масштабе, что подразумевает наличие иных механизмов формирования когнитивных карт (Geva-Sagiv et al., 2015). Гипотезы о наличии крупномасштабных когнитивных карт у египетских летучих собак (*Rousettus aegyptiacus*; Tsoar et al., 2011) и почтовых голубей (Blaser et al., 2013) подтверждаются с помощью спутникового прослеживания. О нейробиологических механизмах, обеспечивающих дальние миграции и хоминг, особенно при передвижении по неизвестному маршруту, известно крайне мало.

Необходимо отметить, что в зоологической литературе по миграциям и хомингу птиц термин «карта» используется в ином смысле. В концепции Г. Крамера «карты и компаса» (Kramer, 1953, 1957) рассматривается навигация по реальной физической карте, построенной на способности птиц (или иных животных, совершающих дальние перемещения)

к определению значений и градиентов физических факторов среды (магнитных полей, запахов и др.), различающихся в разных областях земного шара (Кишкинев, Чернецов, 2014; Kishkinev, 2015). Нейробиологические механизмы этого явления неясны. Возможно, навигационная карта мигрирующих птиц, которая формируется на основе индивидуального опыта (принято считать, что у птиц есть карта только тех районов, которые они уже посещали; Perdeck, 1958; Thorup et al., 2007), устроена принципиально так же, как и когнитивная карта небольших районов. Однако размер не может не иметь значение: когнитивная карта пути миграции пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*), занимающего несколько тысяч километров, не может быть столь же детальной, как когнитивная карта лабораторной крысы, и не может быть одинаково детальной на всём своём протяжении. Как работают клетки пространственные клетки в такой ситуации, в настоящее время можно только предполагать (Geva-Sagiv et al., 2015).

Можно ожидать, что будущий прогресс в исследовании работы мозга при навигации и ориентации возможен при тесной кооперации лабораторных нейробиологов и полевых зоологов. Нейробиологические технологии и теоретические наработки должны быть направлены на изучение процессов освоения территории, контроля границ, пространственной памяти и стратегий передвижения в естественной среде обитания. Вопрос о том, как соотносятся нейробиологические механизмы ориентации и навигации на разных масштабах (десятки длин тела животного vs. миллионы длин тела животного), является в настоящий момент одним из наиболее интригующих.

Поддержано грантами РФФИ № 13-04-00747, № 15-04-05386, СПбГУ 1.37.149.2014, при участии ЗИН РАН (гостема № 01201351182).

## Список литературы

- Кишкинев Д.А., Чернецов Н.С., 2014. Магниторецепторные системы у птиц: обзор современных исследований // Журн. общей биол. Т. 75. № 2. С. 104–123.
- Blaser N., Dell’Omo G., Dell’Ariccia G., Wolfer D.P., Lipp H.-P., 2013. Testing cognitive navigation in unknown territories: homing pigeons choose different targets // J. Exp. Biol. Vol. 216. P. 3123–3131.
- Geva-Sagiv M., Las L., Yovel Y., Ulanovsky N., 2015. Spatial cognition in bats and rats: from sensory acquisition to multiscale maps and navigation // Nature Rev. Neurosci. Vol. 16. P. 94–108.
- Herold C., Bingman V.P., Ströckens F., Letzner S., Sauvage M., Palomero-Gallagher N., Zilles K., Güntürkün O., 2014. Distribution of neurotransmitter receptors and zinc in the pigeon (*Columba livia*) hippocampal formation: A basis for further comparison with the mammalian hippocampus // J. Comp. Neurol. Vol. 522. No. 11. P. 2553–2575.

- Kishkinev D.*, 2015. Sensory mechanisms of long-distance navigation in birds: a recent advance in the context of previous studies // *J. Ornithol.* In press. doi: 10.1007/s10336-015-1215-4
- Kramer G.*, 1953. Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwertet? // *J. Ornithol.* Bd. 94. S. 201–219. — 1957. Experiments in bird orientation and their interpretation // *Ibis.* Vol. 99. P. 196–227.
- O'Keefe J., Nadel L.*, 1978. *The Hippocampus as a Cognitive Map.* Oxford University Press.
- Moser E.I., Kropff E., Moser M.B.*, 2008. Place cells, grid cells, and the brain's spatial representation system // *Annu. Rev. Neurosci.* Vol. 31. P. 69–89.
- Moser E.I., Roudi Y., Witter M.P., Kentros C., Bonhoeffer T., Moser M.B.*, 2014. Grid cells and cortical representation // *Nat. Rev. Neurosci.* Vol. 15. No. 7. P. 466–481.
- Perdeck A.C.*, 1958. Two types of orientation in migrating starlings, *Sturnus vulgaris* L., and chaffinches, *Fringilla coelebs* L., as revealed by displacement experiments // *Ardea.* Vol. 46. No. 1. P. 1–37.
- Siegel J.J., Nitz D., Bingman V.P.*, 2005. Spatial-specificity of single-units in the hippocampal formation of freely moving homing pigeons // *Hippocampus.* Vol. 15. No. 1. P. 26–40.
- Thorup K., Bisson I.-A., Bowlin M.S., Holland R.A., Wingfield J.C., Ramenofsky M., Wikelski M.*, 2007. Evidence for a navigational map stretching across the continental U.S. in a migratory songbird // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* Vol. 104. No. 46. P. 18115–18119.
- Tolman E.C.*, 1948. Cognitive maps in rats and men // *Psychol. Review.* Vol. 55. No. 4. P. 189–208.
- Tsoar A., Nathan R., Bartan Y., Vysotski A., Dell'Omo G., Ulanovsky N.*, 2011. Large-scale navigational map in a mammal // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* Vol. 108. No. 37. P. E718–E724.
- Ulanovsky N., Moss C.F.*, 2007. Hippocampal cellular and network activity in freely moving echolocating bats // *Nat. Neurosci.* Vol. 10. No. 2. P. 224–233.
- Yartsev M.M., Ulanovsky N.*, 2013. Representation of three-dimensional space in the hippocampus of flying bats // *Science.* Vol. 340. P. 367–372.
- Yartsev M.M., Witter M.P., Ulanovsky N.*, 2011. Grid cells without theta oscillations in the entorhinal cortex of bats // *Nature.* Vol. 479. P. 103–107.