

УДК 568.29:591.481.1:551.763.31(47)

ГОЛОВНОЙ МОЗГ ПРИМИТИВНОЙ ПТИЦЫ ИЗ ВЕРХНЕГО МЕЛА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2006 г. Е. Н. Курочкин*, С. В. Савельев**, А. А. Постнов***,
Е. М. Первушов****, Е. В. Попов****

*Палеонтологический институт РАН
e-mail: enkur@paleo.ru

**НИИ морфологии человека РАМН

***Физический институт РАН

****Саратовский государственный университет

Поступила в редакцию 27.12.2005 г.

Принята к печати 15.02.2006 г.

По ядру головного мозга из отложений среднего сеномана Волгоградской области России описан *Cerebavis senomanica* gen. et sp. nov. Приводятся черты сходства и различия с мозгом археоптерикса и современных веерохвостых птиц. Мозг церебависа охарактеризован мозаичным сочетанием черт примитивности и продвинутости. Его структуры показывают, что церебавис обладал сильно развитыми обонянием, слухом и зрением. Такая своеобразная конструкция мозга позднее не была реализована в эволюции, но донесла до нас еще одно свидетельство былого многообразия оперенных существ. Церебавис мог относиться к энантиорнисам (*Enantiornithes*).

Изучение нервной системы птиц и динозавров представляет значительный эволюционный и зоопсихологический интерес, поскольку головной мозг современных веерохвостых птиц крайне специализирован, а разнообразие известных ископаемых форм оперенных динозавров и птиц неимоверно выросло в последние годы (Chiappe, Witmer, 2002). Анализ даже отдельных эндокраниальных слепков или естественных отливов позволяет реконструировать различные этапы запутанного происхождения птиц (Whetstone, 1983; Курочкин, 2001; Kurochkin, 2004; Alonso et al., 2004). Именно поэтому единственный слепок эндокраниума Лондонского экземпляра археоптерикса BMNH 37001, хранящегося в Музее естественной истории, Лондон, исследовался многократно на протяжении 80 лет (Edinger, 1926; de Beer, 1954; Dechaseaux, 1968; Jerison, 1968, 1973; Whetstone, 1983; Nieuwenhuys, 1998; Alonso et al., 2004).

В настоящей работе описывается естественное эндокраниальное ядро птичьего мозга сеноманского возраста из местонахождения Меловатка-3, расположенного в Жирновском районе Волгоградской области.

МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ МЕЛОВАТКА-3

Местонахождение Меловатка-3 расположено на правом борту древней эрозионной террасы р. Медведицы, одного из самых крупных притоков р. Дон (рис. 1). Географические координаты местонахождения 50°52'50.7" с.ш. и 44°44'10.9" в.д.

(WGS 84). Оно неоднократно посещалось саратовскими и одним из московских (ЕНК) авторов статьи. Правый (западный) борт долины Медведицы представляет собой довольно высокую эрозионную террасу, прорезанную по направлению к пойме реки короткими оврагами разной глубины. В оврагах террасы обнажен разрез морских тулонских и сеноманских отложений суммарной мощностью более 70 м. Тулонские отложения представлены белыми и грязновато-желтыми мергелями (Первушов и др., 1999б); сеноманские – в основном белыми и желтоватыми кварцевоглауконитовыми и кварцевыми песками, а в нижней части также и алевролитами (Первушов и др., 1999а). Средне- и верхнесеноманские отложения в этом регионе представлены меловатской свитой, распространенной в пределах правобережного Поволжья в Пензенской, Саратовской и Волгоградской областях (Олферьев, Алексеев, 2005). По долине р. Медведицы возраст верхней части разреза сеноманских отложений, в основном по фауне моллюсков и эласмобранхий, считается среднесеноманским (Первушов, 1999а). В этом разрезе представлены несколько уровней скопления фосфоритов разных генераций и различной степени концентрации. В местонахождении Меловатка-3, в средней части этого интервала разреза, прослеживаются один или два фосфоритовых горизонта мощностью 0.3–0.6 м, насыщенные фосфоритовыми стяжениями и фосфатизированными остатками морских беспозвоночных. Местами два горизонта фосфоритов разделены желтова-

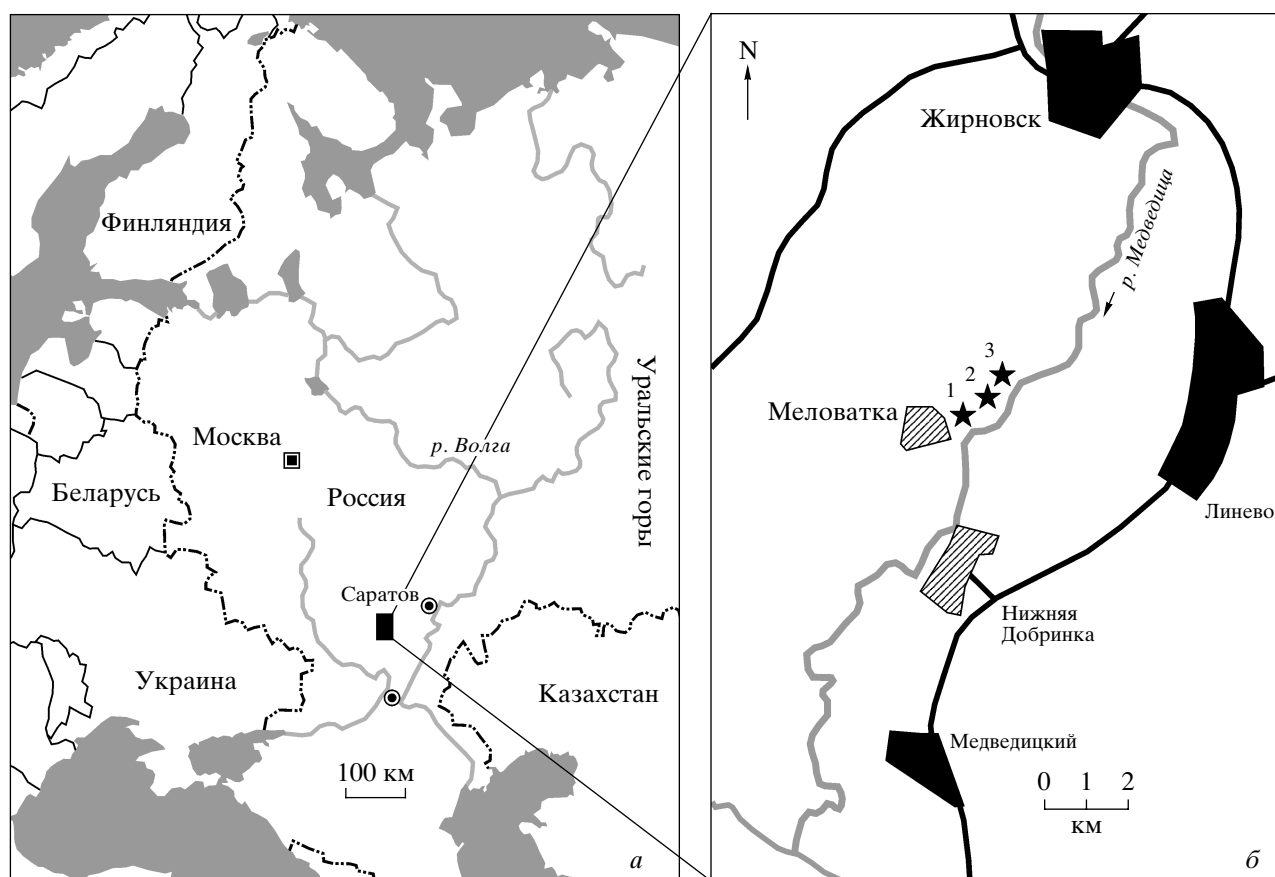


Рис. 1. Карта-схема расположения местонахождения Меловатка-3: *а* – крупномасштабная, *б* – мелкомасштабная. Звездочками обозначены местонахождения Меловатка-1, 2, 3.

тыми песками мощностью до 1 м, но иногда они сливаются в один горизонт. Для нижнего прослоя или части единого фосфоритового горизонта на отдельных участках характерна прямая диагональная слоистость, выраженная по ориентации субплоских окатышей, галек и псевдоморфоз по раковинам двустворчатых моллюсков.

Фосфоритовые конкреции представлены неправильной формы агрегатами или окатанными гальками, размером от нескольких мм до 5–10 см. Они имеют темно-бурый или почти черный цвет, как и ядра многочисленных двустворчатых моллюсков, гастропод и более редких цефалопод (?“Schloenbachia” sp.). От большинства из них сохранились только фосфатно-кальциево-кремнеземные внутренние ядра. Немногочисленны брахиоподы: замковые – ?*Rhynchonella* sp., и беззамковые – *Lingula* sp., имеющие исходно фосфатную раковину и сохранившие всю ее структуру, отличающуюся характерной темно-бордовой окраской. Остатки скелетов кремниевых губок – демоспонгий (представители родов *Jerea*, *Siphonia*, *Seliscotho* и *Phyllodermia*), немногочисленны и характеризуются плохой первичной сохранностью и различной степенью фосфатизации, что

объясняется их переотложением, как и беззамковых брахиопод и некоторых моллюсков, из ниже залегающих осадков и существенным повреждением остатков губок процессами биоэрозии, преимущественно происходившими до основной стадии фоссилизации. Ядра двустворчатых моллюсков преобладают по количеству и разнообразию. Они представлены характерными видами сеноманских морей юга и юго-востока Русской плиты: *Amphidonte conicum* (Sow.), *A. subconicum* (Glas.), *Cranocardium ventricosum* (Orb.), *C. constantii* (Orb.), *Protocardia hillama* (Sow.), *Hercodon aequilateralis* Sobetski, *Corbulamella elegans* (Sow.), *Panopea mandibula* (Sow.), *P. acutisulcata* (Desh.), *Neitheia quinquecostata* (Sow.), *Chlamys hispida* (Goldf.), *Entonium orbicularis* (Sow.), *Flaventia plana* (Sow.) (Первушов и др., 1999а). Карбонатные раковины моллюсков почти полностью растворены и только изредка сохраняются отдельные маленькие участки раковины в области замка.

Остатки позвоночных, среди которых наиболее многочисленны зубы эласмобранхий, также приурочены именно к этим фосфоритовым горизонтам. Из эласмобранхий определены *Eostriatolamia subulata* (Agassiz), *Cretolamna appendiculata*

(Agassiz), *Odontaspis* sp., *Megarhizodon* cf. *macrorhiza* (Cope), *Pseudoisurus denticulatus* (Glückman), *Palaeoanacorax volgensis* Glückman, *Paraorthacodus recurvus* (Trautschold), *Synechodus dispar* (Reuss), *Squatina* sp., *Polyacrodus* sp. Кроме зубов акул, попадаются редкие зубные пластины химер: эдафодонтид [*Edaphodon sedgwicki* Agassiz, *Ischyodus latus* Newton, *Elasmodus sinzovi* Averianov, *Elasmodectes kiprijanoffi* (Nessov)] и ринохимерид (?*Belgorodon* sp.), позвонки и зубы костных рыб (в том числе *Enchodontidae*), плезиозавров (*Elasmosauridae* indet.) и ихтиозавров (?*Platypterygius* sp.); довольно многочисленны крупные спиральные копролиты хрящевых и мелкие удлиненные – костных рыб; редко попадаются кусочки древесины, еще реже встречаются фрагменты костей птерозавров (Первушов и др., 1999а; Averianov et al., 2005; определение акул из наших сборов В.К. Голубева и Е.К. Сычевской, ПИН). Описываемый экземпляр ядра мозга был также найден в этих фосфоритовых горизонтах.

ИСКОПАЕМЫЙ МОЗГ

Образец был найден в 1993 г. экспедицией кафедры исторической геологии и палеонтологии Саратовского государственного университета и передан для изучения в Палеонтологический институт РАН (ПИН). Местами объект был покрыт пятнами и наростами необычайно крепкого фосфатизированного кремнезема, которые долгое время не удавалось снять вручную, что затрудняло детальное изучение и понимание образца. Поэтому первоначально он был принят за череп птицы. После того как образец был очищен от породы с помощью пневматической иглы в препараторской Музея естественной истории Канзасского университета в г. Лоренсе, США, стало ясно, что он представляет собой ядро практически полного головного мозга. Однако оставалось неясным, где на нем представлены фоссилизированные костные структуры черепа, а где – собственно фоссилизированный мозг? Эти вопросы удалось решить только с применением сканирующего рентгеновского микротомографа Skyscan 1072, с разрешением 6 мкм, 0.3–0.4 Å, 40–80 kV, в лаборатории Университета Антверпена (Бельгия). Была сделана серия из 1022 рентгеновских сечений образца, записанных в формате jpeg. Эти сечения мы использовали для исследования нейрокраниальных отношений между различными отделами ископаемого мозга и костными структурами черепа.

Возникает естественный вопрос: каким образом нежное мозговое вещество могло сохраниться в фоссилизированном состоянии? Установлено, что в экспериментах в теплой воде, насыщенной биогенами и минералами, при щелочной среде с pH 8–9, бактериальная фоссилизация мягких тканей животных и растений происходит

очень быстро, за считанные часы или даже минуты (Герасименко и др., 1994; Абызов и др., 2002). Вероятно, подобные условия существовали в прибрежном мелководье у островов сеноманского моря на юге современной Русской равнины. Они привели к очень быстрой кремниево-фосфатной фоссилизации мозга погибшей птицы, так же как и губок-демоспонгий и тел моллюсков, сохранив детальное строение мягких тканей. Затем костные фосфатно-кальциевые части черепа разрушились, а кремниево-фосфатное ядро головного мозга осталось. Химический анализ на SEM в Группе электронной микроскопии ПИН показал, что образец состоит главным образом из кальция (40–50%), кремния (20–35%) и фосфора (15–20%), которые очевидно входят в состав двух основных минералов: фосфата кальция – $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_3$ и кремнезема – $\text{SiO}_2(n\text{H}_2\text{O})$, составляющих ядро головного мозга.

ПОДКЛАСС SAURIURAE

?ИНФРАКЛАСС ENANTIORNITHES

Род *Cerebavis* Kurochkin et Saveliev, gen. nov.

Название рода от *cerebrum* лат. – мозг, и *avis* лат. – птица (жен. род).

Типовой вид – *Cerebavis cenomanica* sp. nov.

Диагноз. Большие полушария (*hemisphaerium cerebri*) переднего мозга (*telencephalon*) округло-овальной формы. Обонятельные тракты (*tractus olfactorius*) толстые с большими обонятельными луковицами (*bulbus olfactorius*). Межполушарная борозда (*fissura interhemisphaerica*) неглубокая, темной глаз (*organ parietalis*) хорошо выражен и расположен в пинеальном углублении (*recessus pinealis*) на каудальном скате межполушарной борозды, на крыше среднего мозга (*mesencephalon*) находятся крупные задние (слуховые) бугорки (*torus semicircularis*), эпифиз (*epiphysis cerebri*, или *glandula pinealis*) расположен между задними бугорками, передние (зрительные) бугорки (*tectum mesencephali*, или *lobi optici*) локализованы каудо-вентральнее больших полушарий и не выдаются латерально за их уровень. Средняя часть рострума парасфеноида (*rostrum parasphenoideum*) вздутая.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Мозг церебависа целесообразно и возможно сравнить только со слепком мозга Лондонского экземпляра археоптерикса (*Archaeopteryx lithographica* von Meyer, 1861), неоднократно реконструированного и изученного (Edinger, 1926; de Beer, 1954; Jerison, 1968, 1973; Alonso et al., 2004). Строение мозга энантиорнисов неизвестно. Археоптериксы также входят в состав *Sauriurae* (Martin, 1983; Kurochkin, 1995, 1996; Курочкин, 2001). В целом мозг церебависа более короткий, высокий и широкий, в основном за счет объемистых полушарий переднего мозга; обоня-

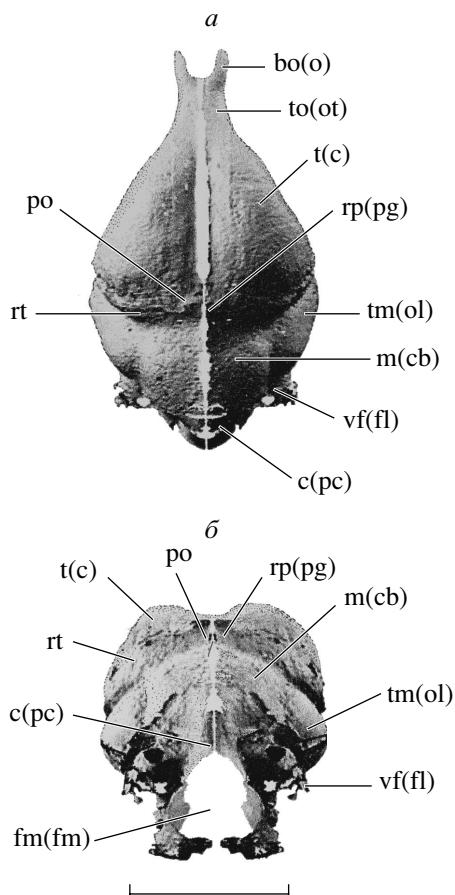


Рис. 2. Томографическая реконструкция мозга *Archaeopteryx lithographica* von Meyer, 1861 (по Alonso et al., 2004, с изменениями; с разрешения от Copyright Clearance Center, Inc.): *а* – с дорсальной стороны, *б* – с каудальной стороны. Обозначения (в скобках дается трактовка структур мозга по Alonso et al., 2004): bo(o) – bulbus olfactorius (olfactory lobe), c(pc) – cerebellum (cerebellar prominence), fm(fm) – foramen magnum, m(cb) – mesencephalon (cerebellum), po – organ parietalis, rp(pg) – recessus pinealis [pineal gland (epiphysis)], rt – recessus telencephali, t(c) – telencephalon [cerebrum (telencephalon)], tm(ol) – tectum mesencephali [optic lobes (metencephalic tectum)], to(ot) – tractus olfactorius (olfactory tract), vf(fl) – сосудистый или лимфатический пучок (flocular lobe of the cerebellum). Масштаб 10 мм.

тельные тракты более длинные, но одинаково утолщенные (табл. VI, фиг. 1–6, см. вклейку), по сравнению с эндокастом Лондонского экземпляра археоптерикса, у которого мозг в общем виде имеет вытянутую форму (рис. 2). Полушария разделены неглубокой межполушарной бороздой, приблизительно в такой же степени выраженной у археоптерикса. Каудальный скат полушарий заметно более крутой по сравнению с археоптериксом. В межполушарной борозде на каудальном скате, в хорошо выраженном углублении, выходит теменной глаз (парапинеальный орган), который представлен и у археоптерикса, но углубления в этой части межполушарной борозды у

археоптерикса почти нет. На каудодорсолатеральной поверхности полушарий имеется характерная поперечная складка (recessus telencephali), которая наблюдается и у археоптерикса, но у последнего она менее глубокая (табл. VI, фиг. 3–5; рис. 2). В крыше среднего мозга отчетливо выражено четверохолмие (lamina quadrigemina tecti), формируемое двумя парами раздвинутых друг от друга бугорков: задними (слуховыми) бугорками на дорсальной поверхности среднего мозга и передними (зрительными) на латеральных сторонах. В углублении между слуховыми бугорками находится хорошо развитый эпифиз (пинеальная железа) (табл. VI, фиг. 2, 4, 5), который не представлен на дорсальной стороне среднего мозга у археоптерикса, так же как не выражены здесь у него и задние (слуховые) бугорки (рис. 2). Передние бугорки (зрительные доли) имеют относительно и абсолютно меньший наружный объем, чем у археоптерикса, заметно не доходят до уровня латеральных поверхностей полушарий переднего мозга и лежат каудовентральнее под этими полушариями. У археоптерикса зрительные доли даже несколько выступают за латеральные стороны полушарий, что происходит из-за небольшого объема последних, и лежат каудальнее от полушарий переднего мозга под полушариями среднего мозга.

Некоторые части черепа у церебависа выполнены фосфатно-кремнеземным матриксом в виде объемных образований, они показывают существенное отличие от таковых у археоптерикса. Межглазничная перегородка (septum interorbitale) была у него высокой – от вентрального основания черепа до лобных костей, с небольшим отверстием в центре. Выпуклости слуховой области, выполненные по контурам чешуйчатой (squamosum), переднеушной (prooticum) и боковой затылочной (exoccipitale) костей, имеют большие объемы (табл. VI, фиг. 1, 4), не сравнимые с узкими и небольшими соответствующими костями археоптерикса (рис. 2, б). Объем, выполненный по базипарасфеноиду (basiparasphe-noideum), представляет собой широкую трапецевидную площадку (lamina parasphe-noidalis), из под которой отходит расширенное основание парасфеноида (parasphe-noideum), переходящее в рострум (rostrum) парасфеноида, вздутый в самом начале. От основания парасфеноида краниолатерально отходят небольшие выступы, скорее всего, представляющие собой объемы оснований базиптеригOIDных отростков (pr. basipterygoideus).

З а м е ч а н и я. Находки фоссилизированных ядер мозга – исключительная редкость, тем более для птиц или птицеподобных существ, из мезозоя таковые неизвестны. Из палеогена и неогена Европы описано несколько фосфатизированных мозговых ядер настоящих неорнисовых птиц (Neornithes), мозг которых принципиально не от-

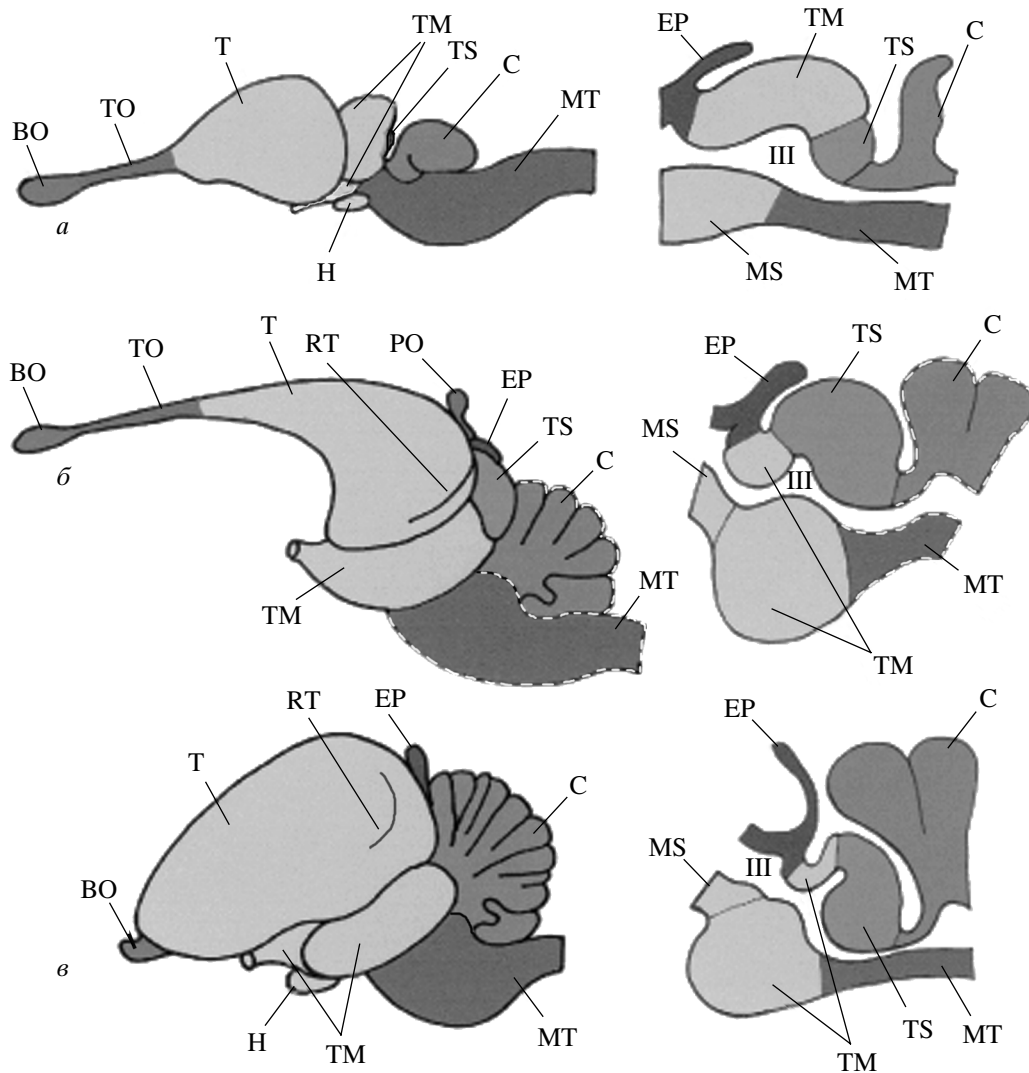


Рис. 3. Схемы строения мозга (левая колонка – латеральный вид, правая – сагиттальные сечения на уровне среднего мозга через III желудочек): *a* – крокодил, *б* – *Cerebavis cenomanica* sp. nov., *в* – голубь. Обозначения: III – ventriculus tertius, BO – bulbus olfactorius, C – cerebellum, EP – epiphysis cerebri, H – hypophysis, MS – mesencephalon, MT – metencephalon, PO – теменной глаз (organ parietalis), RT – recessus telencephali, T – telencephalon, TM – tectum mesencephali, TO – tractus olfactorius, TS – torus semicircularis. Прерывистыми линиями обозначены реконструированные отделы мозга *C. cenomanica* sp. nov.

личался от их современных потомков (Dechaseaux, 1970; Mlíkovský, 1980). У археоптерикса мозг изучался по отливкам черепа и томографически. По черепу мозг реконструировался для позднемеловых *Hesperornis regalis* Marsh, 1872 и *Ichthyornis dispar* Marsh, 1872, по части мозговой полости – для *Enaliornis barretti* Seeley, 1876 из альба Англии.

Большую часть ископаемого мозга церебависа формируют полушария переднего мозга (табл. VI, фиг. 2, 5; табл. VII, фиг. 11, 12, см. вклейку). Ширина полушарий несколько превышает их длину и они разделены хорошо выраженной, но неглубокой межполушарной бороздой (табл. VI, фиг. 4; табл. VII, фиг. 12, 13, 16, 17). По этим широким

лиссэнцефальным полушариям и вытянутому следу от мозжечка (cerebellum) общий план строения мозга церебависа с дорсальной поверхности некоторым образом более всего сходен с головным мозгом современных неорнисовых птиц. У церебависа зрительные доли погружены под основание мозга и почти так же широко расставлены в стороны, как и у неорнисовых птиц. Но, вместе с тем, между ними имеется ряд существенных различий.

Общий профиль мозга церебависа имеет грушевидную форму, несколько вытянутую краниокаудально по сравнению с неорнисовыми птицами, у которых мозг в целом шаровидный, короткий и высокий (рис. 3, *б*, *в*). Одним из основных

отличий церебависа от неорнисовых птиц служит положение среднего мозга, расположенного между полушариями переднего мозга и следом от мозжечка, с открытой с дорсальной стороны крыши (табл. VI, фиг. 4, 5; табл. VII, фиг. 16, 17). Средний мозг детально охарактеризован ниже. Другая особенность церебависа состоит в длинных и толстых обонятельных трактах и крупных обонятельных луковицах, от которых сохранились, правда, только их каудальные основания, но они указывают на крупные размеры самих луковиц. Они намного превышают относительные размеры первичных обонятельных центров современных неорнисовых птиц. Это свидетельствует о сильно развитой обонятельной системе ископаемой формы и ее сходстве с современными архозаврами (крокодилами) (рис. 3, а, б).

По сравнению с детально исследованным мозговым слепком Лондонского археоптерикса (Edinger, 1926; de Beer, 1954; Dechaseaux, 1968; Jerison, 1968; Whetstone, 1983; Nieuwenhuys, 1998; Alonso et al., 2004) мозг церебависа характеризуется более короткими и объемистыми полушариями переднего мозга и более длинными обонятельными трактами. Он сходен с мозгом археоптерикса по наличию своеобразной складки (*recessus telencephali*) на дорсальной поверхности в каудальной части полушарий (рис. 2; табл. VI, фиг. 3, 5). Эта складка указывается в ряде работ по изучению мозга археоптерикса (но не у Alonso et al., 2004), хотя ее роль остается неясной (Dechaseaux, 1968; Nieuwenhuys, 1998). По-видимому, такая складка могла возникнуть у археоптерикса и церебависа в результате опережающего развития неостриатума (*neostriatum*) (Nieuwenhuys, 1998; Савельев, 2001, 2005). На уровне *recessus telencephali* у церебависа и археоптерикса расположена каудальная топологическая граница полушарий, как у большинства современных птиц. У современных птиц на краниальной поверхности переднего мозга в большей или меньшей степени всегда выражены бороздки переднего мозга (*valleculae telencephali*), даже следы которых отсутствуют у церебависа, а тем более у археоптерикса. Кроме того, межполушарная борозда у церебависа заметно мельче, чем у неорнисовых птиц. Следовательно, передний мозг церебависа несет в себе признаки архаичного строения, но анатомически он все-таки ближе неорнисовым птицам, чем археоптериксу.

Особое внимание обращает на себя организация среднего мозга церебависа. Она принципиально отличается как от мозга современных архозавров (крокодилы), так и от мозга неорнисовых птиц (рис. 3). Крышу среднего мозга церебависа формируют две пары раздвинутых бугорков четверохолмия — задних (слуховых) и передних (зрительных), которые ясно видны как на поверхности нейрокраниального ядра (табл. VI, фиг. 3–5), так и на рентгеновских сечениях через

каудальные отделы образца (табл. VII, фиг. 13, 15). Эти две пары бугорков крыши среднего мозга хорошо известны для мозга млекопитающих (Савельев, 2005). Однако у церебависа они занимают анатомическое положение, не свойственное ни современным птицам, ни млекопитающим. Задние (слуховые) бугорки крыши среднего мозга расположены нехарактерно как для рептилий, так и для млекопитающих. Они выходят на дорсальную поверхность мозга между полушариями переднего мозга и мозжечком (следом от мозжечка — полостью на образце). Задние бугорки формируют две выраженные полусферы, между которыми выходит эпифиз (табл. VI, фиг. 2, 5). Сходно расположен средний мозг и у археоптерикса, если таковой представляют зрительные доли и два слабовыпуклых, двусторонне-сегментированных полушария, расположенные сразу за передним мозгом, скорее всего, неправильно идентифицируемые Алонсо с соавторами (Alonso et al., 2004) как мозжечок (*cerebellum*; рис. 2). Двусторонне-сегментированный мозжечок, во всяком случае, у современных рептилий и птиц вообще неизвестен. Нельзя согласиться также с трактовкой Алонсо с соавторами (Alonso et al., 2004) двух образований, заметно выступающих латерально и расположенных под каудальными основаниями зрительных долей (рис. 2), в качестве клочков мозжечка (*"flocular lobes of cerebellum"*). Томографическая реконструкция в этом случае, скорее всего, отобразила кровеносные или лимфатические сосудистые пучки. Надо заметить также, что в этой статье зрительные доли ошибочно приписаны к заднему мозгу (*"metencephalic tectum"*), тогда как они всегда входят в средний мозг (*mesencephalon*).

Мозжечок у археоптерикса, как обычно у современных рептилий, скорее всего, был представлен очень небольшим образованием, обозначенным Алонсо с соавторами (Alonso et al., 2004) как *"cerebellar prominence"*, находящимся между каудальными концами полусфер среднего мозга. Если мы правы, то тогда подтверждаются заключения тех исследователей, которые считали, что археоптериксы были неспособны к маневренному и активному машущему полету, а могли только прямолинейно планировать с одной присады на другую.

Задние (слуховые) бугорки у археоптерикса не выражены на томографической реконструкции мозга у Алонсо с соавторами (Alonso et al., 2004), на ней также не видно эпифиза. Мы полагаем, что это отвечает действительной конструкции мозга археоптерикса. Скорее всего, у него задние бугорки были погружены внутрь третьего желудочка, под *tectum mesencephali*, как это происходит у современных рептилий (рис. 3, а). Однако общим для церебависа и археоптерикса является открытый с дорсальной стороны средний мозг.

У церебависа краниальнее от эпифиза, между полушариями переднего мозга, в углублении межполушарной борозды лежит явно выраженный теменной глаз (табл. VI, фиг. 2, 4). На реконструкции мозга археоптерикса (Alonso et al., 2004), он также хорошо заметен (рис. 2), но здесь он ошибочно назван эпифизом [ibid, с. 667 – “pineal gland (epiphysis)”].

Передние бугорки (зрительные доли) четверохолмия у церебависа при взгляде с дорсальной стороны перекрываются латеральными выпуклостями полушарий переднего мозга, но лежат зрительные доли, как у большинства современных птиц, каудовентрально по отношению к полушариям (табл. VI, фиг. 3; табл. VII, фиг. 13). Их идентификация по локализации не вызывает сомнений, а относительные размеры схожи с таковыми зрительных долей современных воробьиных птиц. Передние бугорки у археоптерикса по сравнению с церебависом относительно и абсолютно крупнее, сдвинуты заметно каудальнее, краниальные их участки почти не перекрываются с дорсальной стороны полушариями переднего мозга, латеральные поверхности даже несколько выдаются за уровень латеральных выпуклостей полушарий (рис. 2), как показано Алонсо с соавторами (Alonso et al., 2004). Но это является в основном следствием относительно меньших размеров полушарий переднего мозга.

Расположение задних бугорков, как и их размеры, свидетельствуют о том, что эволюция мозга *Cerebavis* проходила по оригинальному пути, который отличался от эволюции мозга веерохвостых птиц и рептилий. У современных рептилий крыша среднего мозга не образует четверохолмия, а первичный выступ *torus semicircularis* спрятан в складке между средним мозгом и мозжечком (рис. 3, а). Практически всю крышу среднего мозга рептилий занимает *tectum mesencephali*, а *torus semicircularis* фактически не виден (только в редких случаях у варанов и крокодилов *torus semicircularis* заметен в виде небольших бугорков). Таким же образом, как у рептилий, был, очевидно, устроен этот отдел мозга и у археоптерикса, судя по опубликованным реконструкциям его мозга (de Beer, 1954; Dechaseaux, 1968; Nieuwenhuys, 1998; Alonso et al., 2004). С другой стороны, некоторые считают, что мозжечок у археоптерикса прилегает к каудальному краю полушарий переднего мозга, где выходит эпифиз (Alonso et al., 2004), что, как мы уже заметили, ошибочно. Столь высокая специализация мозга как у археоптерикса (Dechaseaux, 1968; Martin, 1995; Elzarpowski, Wellnhofer, 1996; Alonso et al., 2004), так и у птицеподобных динозавров (*Ingenia yanshini* Barsbold, 1981; Osmólska, 2004), вызывает сомнения. Возможно, данное ложное понимание мозга археоптерикса (Alonso et al., 2004) следует с Г. Джерисона (Jerison, 1968, 1973), принявшего сле-

дующие за большими полушариями доли мозга за мозжечок. Т. Эдингер (Edinger, 1926) и Г. де Бир (de Beer, 1954) считали, что у Лондонского экземпляра каудальнее полушарий переднего мозга расположен средний мозг, без выраженного *torus semicircularis* и поэтому они правильно считали мозг археоптерикса более “рептильным”, чем “птичьим”. Как правило, у рептилий мозжечок не имеет поперечных бороздок и не приближается к каудальному краю полушарий переднего мозга.

У современных веерохвостых птиц слуховые бугорки на поверхности мозга также не видны – они находятся у них внутри, так как вывернуты в полость третьего желудочка мозга (рис. 3, в). У церебависа слуховые бугорки развиты так же хорошо, как и у современных птиц, но выходят на дорсальную поверхность среднего мозга (рис. 3, б). Это приводит к тому, что *torus semicircularis* оказывается расположенным дорсально, а *tectum mesencephali* – вентрально. Таким образом, в формировании крыши среднего мозга задними парными бугорками заключается принципиальное отличие архитектуры мозга церебависа – как от современных птиц, так и от археоптерикса и современных рептилий.

Развитое четверохолмие в крыше среднего мозга формируется только у млекопитающих, но при этом обе пары бугорков (слуховых и зрительных) располагаются вдоль продольной оси мозга. У церебависа также представлены обе пары бугорков, но задние (слуховые) бугорки лежат дорсально, как у млекопитающих, а передние (зрительные) – вентрально, как у современных птиц, что отличает такое их строение от млекопитающих. Подобная же организация крыши среднего мозга, скорее всего, имела у динозавра-дромеозавриды бэмбираптора (*Bambiraptor feinbergi* Burnham et al., 2000) (см. ниже), но не известна ни у каких других современных или описанных вымерших позвоночных.

Промежуточный мозг (*diencephalon*) у церебависа представлен только эпифизом, хорошо видимым каудальнее теменного глаза (парапинеального органа) между задними (слуховыми) бугорками (табл. VI, фиг. 2, 4). Эпифиз имеет крупные размеры и был, очевидно, связан с теменным глазом при помощи асимметричного нерва. Этот пинеальный комплекс определял циркадианные ритмы активности церебависа. Обе структуры столь хорошо развиты, что можно уверенно считать их обладателя преимущественно сумеречным охотником. Следует подчеркнуть, что у большинства позвоночных эпифиз обычно расположен около заднего края полушарий переднего мозга, рострально или каудально над эпителиальным или заходит на поверхность среднего мозга. Эпифиз у церебависа лежит на крыше среднего мозга. Такое положение эпифиза харак-

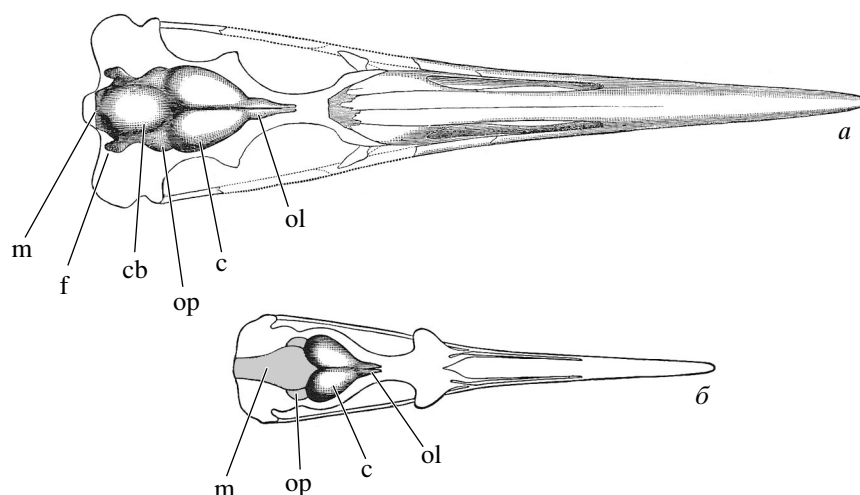


Рис. 4. Реконструкции мозга гесперорниса и ихтиорниса (по Marsh, 1880): *a* – *Hesperornis regalis*, *б* – *Ichthyornis dispar*. Обозначения: *c* – cerebrum, *cb* – cerebellum, *f* – flocculi, *m* – medulla oblongata, *ol* – bulbus olfactorius, *op* – lobi optici.

терно для млекопитающих, но не для рептилий (Савельев, 2001).

Задний мозг (metencephalon) у церебависа представлен только небольшими латеральными фрагментами и полостью от несохранившегося мозжечка (табл. VI, фиг. 1, 5; табл. VII, фиг. 13–15). Очертания этой полости показывают, что мозжечок был вытянут в дорсовентральном направлении, как у большинства современных птиц.

Можно было бы предполагать, что в сеноманских отложениях Меловатки могут встретиться как гесперорнисы, так и ихтиорнисы. Поэтому мы сравнили строение мозга церебависа и этих поздне меловых птиц. Мозг церебависа по строению обонятельных долей и зрительных бугорков, так же как и по строению крыши среднего мозга, хорошо отличается от мозга гесперорниса (*Hesperornis regalis*) и ихтиорниса (*Ichthyornis dispar*), если ориентироваться на реконструкции О. Марша (Marsh, 1880). Он реконструировал мозг гесперорниса и ихтиорниса, основываясь на исследовании строения их черепов. По Маршу, большие полушария мозга гесперорниса имели вытянутые грушевидные очертания с удлинёнными обонятельными долями (рис. 4, *a*). Мозжечок также был вытянутым, зрительные доли не выступали за латеральные границы полушарий переднего мозга. У ихтиорниса полушария переднего мозга имели более округлые очертания, но обонятельные доли были короче, чем у гесперорниса (рис. 4, *б*). Форма мозжечка и зрительных долей была сходна с таковыми гесперорниса. В целом Марш заключил, что у обеих зубатых птиц мозг был более “рептильным”, чем “птичьим”. Эдингер (Edinger, 1951), наоборот, посчитала мозг гесперорниса и ихтиорниса более “птичьим”, чем “рептильным”, и очень критически оценила реконструкции

Марша, указав, что для гесперорниса возможно было реконструировать только промежуточный мозг и область мозжечка, а для ихтиорниса – обонятельные доли и часть переднего мозга. Джерисон (Jerison, 1973), напротив, считал реконструкции Марша выдающимися и отвечающими реальной архитектуре мозга этих меловых птиц.

Эналиорнисы (Enaliornithidae) были описаны из нижнемеловых (альбских) отложений Великобритании. Систематическое положение эналиорнисов служило предметом многих дискуссий и противоречивых решений. Наиболее обоснованы доказательства (Galton, Martin, 2002) их родственных связей с гесперорнисообразными (*Hesperornithiformes*). Кроме многочисленных фрагментов костей посткраниального скелета, для эналиорнисов известно несколько каудальных фрагментов черепа. По одному из них для *Enaliornis barretti* была реконструирована каудальная часть его мозга (Elzanowski, Galton, 1991). Каудальные отделы больших полушарий, зрительные доли и продолговатый мозг эналиорниса характеризуются заметной дорсовентральной уплощённостью. При этом большие полушария были заметно меньшего размера, чем у современных неорнисовых птиц, а зрительные доли оказываются смещёнными под продолговатый мозг, что кардинально отличает мозг церебависа от такового эналиорниса.

Известны также редкие эндокраниальные ядра мозга птерозавров (Edinger, 1941), а недавно мозг птерозавра был изучен с использованием компьютерной томографии (Witmer et al., 2002). Старые и новые данные показывают, что у птерозавров, при некотором общем сходстве с мозгом современных птиц, объём больших полушарий лишь незначительно превышает объём зрительных долей, обонятельные тракты и луковичи ко-

роткие и маленькие, а задние бугорки четверохолмия не выходят на крышу среднего мозга. Этим мозг церебависа принципиально отличается от мозга птерозавров.

Представляется также целесообразным сравнить церебависа с некоторыми из тероподных динозавров. Среди них наиболее детальная информация имеется по троодонтидам и дромеозавриду бэмбипатору. Слепок мозга *Troodon formosus* Leidy, 1856 из кампана Канады вытянут краниокаудально и имеет передний мозг даже меньших размеров, чем средний и задний мозг. Причем все три отдела мозга имеют одинаковую дорсовентральную высоту (Curtie, Zhao, 1993). Базипарасфеноид и парасфеноид у *Troodon formosus*, так же как и у другого троодонтида *Sinovenator changi* Xu et al., 2002, были суженными и выдвинутыми вентрально (см. Xu et al., 2002). Следовательно, церебавис не имел ничего общего по строению мозга и базальной части черепа с троодонтидами.

Д. Бурнхэм (Burnham, 2004) реконструировал мозг дромеозаврида *Bambiraptor feinbergi* из верхнего мела США, а также предоставил нам свою неопубликованную рукопись по мозгу бэмбипатора. Слепок мозга бэмбипатора был изготовлен по его мозговой полости. Имеются стереофотографии этого слепка и рисунок с реконструкцией мозга. По абсолютным размерам мозг *S. cenomanica* заметно меньше мозга *B. feinbergi*. Полушария переднего мозга церебависа отличаются от таковых бэмбипатора более округлыми очертаниями и относительно большим объемом. Обонятельные тракты у бэмбипатора такие же утолщенные, как у церебависа, но более короткие, а обонятельные луковицы у него были, очевидно, относительно более мелкими. С каудальной стороны полушарий бэмбипатора, после их резкого свала вниз, идет крыша среднего мозга, на которой очень сходно с церебависом лежат задние (слуховые) бугорки. Латеральное и вентральное от них расположены передние (зрительные) бугорки, они относительно более крупные и округлые по сравнению с таковыми у церебависа. На наш взгляд, Бурнхэм тоже ошибочно трактует средний мозг бэмбипатора как мозжечок. Мозжечок у бэмбипатора на слепке не представлен. Следовательно, церебавис и бэмбипатор имели сходную анатомию крыши среднего мозга, но полушария переднего мозга у бэмбипатора были менее шаровидными и относительно меньшего объема.

Cerebavis cenomanica Kurochkin et Saveliev, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 1–6; табл. VII, фиг. 1–17

Название вида – от сеноманского яруса.

Голотип – ПИН, № 5028/2, эндокраниальное ядро мозга с фрагментарными остатками костной ткани и ядрами костных полостей слуховой области черепа и клиновидных костей; Россия, Волгоградская область, Жирновский район, в

2 км к востоку от с. Меловатка, местонахождение Меловатка-3; верхний мел, средний сеноман, меловатская свита, фосфоритовый горизонт.

Описание. Великолепно сохранившаяся поверхность структура ископаемого мозга позволяет морфологически определить передний мозг, обонятельные луковицы, теменной глаз, средний мозг, эпифиз и полость от мозжечка. Полушария переднего мозга округло-овальные (грушевидные), но объемистые и большие. Краниально они переходят в толстые обонятельные тракты, заканчивающиеся расширенными основаниями крупных обонятельных луковиц. На каудальном скате полушарий, в ямке межполушарной борозды располагается хорошо определяемый теменной глаз. Каудальнее от полушарий расположен объемистый средний мозг, на крыше которого между слуховыми бугорками выходит бугорок крупного эпифиза (табл. VI, фиг. 2, 4). Передние (зрительные) бугорки относительно небольшими овальными выпуклостями расположены каудовентральнее под большими полушариями. От мозжечка сохранилась только полость, расположенная сразу каудальнее среднего мозга, которая позволяет заключить, что размеры мозжечка были не слишком большими, а форма его была вытянутой дорсовентрально (табл. VI, фиг. 5; табл. VII, фиг. 16, 17). На рентгеновских сечениях видно, что поверхность мозгового ядра окаймлена тонким темным слоем, толщиной в десятые доли миллиметра, а внутренняя его часть заполнена почти однородным мелкозернистым субстратом (табл. VII, фиг. 9–15). Можно также заметить границы между отдельными его долями, так же как, похоже, и отдельные элементы их внутреннего строения. От костей черепа сохранились лишь межглазничная перегородка и редкие пятна костной ткани на наружной поверхности образца и внутри ядра (табл. VII, фиг. 2–6, 14, 15). Кроме того, объемы отдельных костных структур, а именно – слуховой области и основания черепа, представлены в виде их слепков, выполненных фосфатом кальция и кремнеземом (табл. VI, VII).

Ископаемый мозг позволяет оценить общие объемистые очертания черепа церебависа, у которого глаза были тесно сближены, разделяясь тонкой межглазничной перегородкой и располагаясь впереди мозга, что характеризует череп тропикального типа, свойственный только птицам.

Базипарасфеноид состоит типично из широкой трапециевидной пластинки. Из-под него выходит парасфеноид, переходящий в рострум со специфически вздутым основанием. У основания парасфеноида наблюдаются два выступа, направленные краниолатерально, скорее всего, представляющие основания базиптеригоидных отростков.

Размеры, мм: наибольшая ширина мозга по латеральным границам полушарий переднего мозга – 13.57, наибольшая высота образца от дорсальной поверхности полушарий переднего мозга до вентральной поверхности парасфеноида – 13.72,

наибольшая длина образца – 20.6, длина обонятельных трактов вместе с основаниями обонятельных луковиц ~8.5.

Измеренный объем ископаемого мозга составляет около 1 см^3 , что дает его массу ~1 г (Iwaniuk, Nelson, 2002). Следует учитывать, что в этот объем вошли некоторое количество неотпрепарированного матрикса, сохранившегося на образце, межглазничная перегородка и незначительные порции других костных элементов, объемы слуховых полостей и основания черепа, выполненные фосфатно-кремнеземной породой. Это означало бы несколько меньшие действительные объем и массу мозга. Но образец лишен заднего мозга, продолговатого мозга и мозжечка. Поэтому представленный объем в 1 см^3 , возможно, близок к реальному.

З а м е ч а н и я. Размеры мозга *Cerebavis cepomanica* близки к таковым мозга Лондонского экземпляра *Archaeopteryx lithographica*. Наибольшая высота мозга археоптерикса – 10.0 мм, ширина между латеральными краями зрительных долей – 14.5 мм [измерены по изображениям у Алонсо и др. (Alonso et al., 2004, рис. 3); но у Джерисона (Jerison, 1973) средняя высота мозга Лондонского археоптерикса – 7.4 мм, а ширина – 7.2 мм]. Объем мозга *C. cepomanica* составляет около 1 см^3 . У Лондонского экземпляра археоптерикса он оценивается в 1.5 см^3 по Алонсо и др. (Alonso et al., 2004), но по Джерисону (Jerison, 1973) – 0.92 см^3 , при оценке массы тела соответственно в 500 г и в 310–425 г. Оценить массу тела церебависа представляется затруднительным. Если прямо пропорционально сопоставлять размеры его черепа с современными птицами, то она должна была бы составлять от 30 г (по воробьиным птицам) до 80 г (по неворобьиным) (Iwaniuk, Nelson, 2002; Alonso et al., 2004). Подобный подход чреват возможной ошибкой, учитывая определенную примитивность строения мозга и вероятную архаичность всех других систем церебависа. Тем не менее при очертаниях черепа, пропорционально сходного во многих отношениях с современными веерохвостыми, масса тела церебависа едва ли превышала 30–80 г более чем в два раза. Это означает, что индекс энцефализации церебависа значительно превышал таковой археоптерикса.

Эндокаст мозга бэмбираптора имеет объем 14 см^3 и вычисленный вес 12.6 г, при длине мозга 55.2 мм, высоте 31.3 мм и наибольшей ширине через полушария среднего мозга (у Бурнхэма – через “полушария мозжечка”) 27.5 мм; масса тела бэмбираптора оценивается в 1860–2240 г, при высоте скелета менее 50 см и длине около 100 см, из которых 35 см приходится на хвост (Burnham, 2004). Таким образом, относительные размеры мозга церебависа были заметно более крупными.

Сравнительно-анатомические особенности строения мозга *C. cepomanica* заставляют нас обратиться к энантиорнисам (*Enantiornithes*). Для этой группы пернатых, представляющих продвинутую

группу ящерохвостых (*Sauriurae*), решение функциональных задач, связанных преимущественно с активным машущим полетом, обеспечивалось в морфологии скелета структурами, сформировавшимися параллельно веерохвостым птицам (*Ornithurae*). Такие морфологические особенности энантиорнисов возникли на основе, унаследованной от археорнисовых (*Archaeornithes*), и поэтому они отличались деталями строения всего посткраниального скелета от веерохвостых птиц, хотя в общем плане строение их скелета было очень сходным (Курочкин, 2001, 2006). Энантиорнисы имели такие же удлиненные палочковидные коракоиды, саблевидные лопатки, V-образную вилочку, бобовидную головку плечевой кости, консолидированные карпометакарпус и метатарзус, сложно-устроенные позвонки и развитый пигостиль, грудину с килем и т.д. Но каждый из этих элементов отличался существенно специфическими деталями строения по сравнению с веерохвостыми птицами. Таким образом, для энантиорнисов была характерна высокая специализация в воздушной, наземной и водной локомоции, сопоставимая с веерохвостыми птицами, но достигнута она была на общем примитивном и особом фоне строения их скелетной системы. То же самое в принципиальном плане мы отмечаем и для ископаемого мозга *C. cepomanica*. Как нами установлено, он не мог принадлежать среди известных ископаемых пернатых ни тероподным динозаврам, ни археоптериковым, ни ихтиорнисовым, ни гесперорнисовым, ни энантиорнисам, ни современным неорнисовым (*Neornithes*). По косвенным доводам среди известных ископаемых пернатых церебависа сегодня можно отнести только к энантиорнисовым. Однако под вопросом остаются примитивные раннемеловые *Ornithurae* и такие мезозойские группы пернатых, как патагоптеригиды (*Patagopterygidae*), кузжоллииды (*Kuszholiidae*), жираорнитиды (*Zhyraornithidae*), конфуциусорнитиды (*Confuciusornithidae*) и некоторые другие, для которых строение мозга остается неизвестным.

М а т е р и а л. Голотип.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Cerebavis обладал мозаичным строением мозга, в котором сочетались продвинутые особенности центральной нервной системы современных веерохвостых птиц и неспециализированных рептилий. У него было хорошо развито зрение и гиперспециализированы передние бугорки четверохолмия, которые занимали характерное для птиц анатомическое положение. Он также имел крупный передний мозг, сопоставимый по относительным размерам с таковым современных птиц, и вытянутый дорсовентрально мозжечок. Эти особенности сближают его с неорнисовыми птицами. Однако передний мозг церебависа еще сохранял грушевидную форму и имел утолщенные и удлиненные обонятельные тракты и крупные

обонятельные луковицы, что совсем не характерно для современных птиц. Очевидно, обоняние использовалось для ориентации, при добывания пищи или, возможно, при размножении. Крупный обонятельный анализатор и грушевидность больших полушарий указывают на архаичность конструкции мозга церебависа.

Следует еще раз подчеркнуть, что мозг *Cerebavis* характеризуется уникальными особенностями, которые не известны ни у рептилий, ни у современных птиц. В первую очередь это хорошо выраженные задние бугорки (которые являются возвышениями *torus semicircularis*), располагающиеся на дорсальной поверхности среднего мозга. Размеры и форма этих бугорков свидетельствуют о хорошо развитом слухе. Возможно, церебавис обладал даже наружным ухом из перьев. Не исключено, что он мог в равной степени использовать для ночной охоты зрение, обоняние и слух. На адаптации к ночному образу жизни указывают развитый эпифиз и хорошо выраженный теменной глаз. Этот комплекс регулирует суточную гормональную активность эпифиза в зависимости от уровня освещенности. Такая развитая система управления циркадианными ритмами означает ее важное жизненное значение для церебависа. Учитывая его мелкие размеры, можно допустить, что он скрывался днем и успешно охотился ночью, как это свойственно, например, многим современным пастушковым птицам. Эта небольшая птица могла быть универсальным хищником, возможными основными объектами питания которого были разнообразные мелкие наземные и водные беспозвоночные.

Своеобразная конструкция мозга церебависа позднее не была реализована в эволюции позвоночных, но донесла до нас свидетельства многообразия эволюции оперенных созданий.

Авторы выражают свою признательность Л. Мартину и Д. Бурнхэму за возможность отпрепарировать образец в лаборатории Музея Канзасского университета, Лоренс, США; Группе электронной микроскопии ПИН, в которой был выполнен химический анализ состава образца; Г.Т. Ушатинской и А.Ю. Розанову (ПИН) за консультации по быстрой бактериальной фоссилизации мягких органических тканей. Д. Бурнхэму мы весьма признательны за обсуждение материалов по строению мозга ископаемых теропод и за предоставление рукописи по мозгу бэмбипатора. Мы благодарим В.К. Голубева и Е.К. Сычевскую (ПИН) за определения материалов по эласмобранхиям и костным рыбам из Меловатки, а также А.Г. Олферьева (ПИН) за консультации по стратиграфии верхнего мела Поволжья, А.В. Мазина (ПИН) – за участие в изготовлении фотографий, и А.В. Лопатина (ПИН) – за полезные советы по рукописи статьи. Исследование было поддержано грантом РФФИ № 04-04-48829 и грантом президента России для ведущей научной школы НШ-1840.2003.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абызов С.С., Велии М., Весталл Ф. и др. Бактериальная палеонтология. М.: Палеонтол. ин-т РАН, 2002. 188 с.
- Герасименко Л.М., Гончарова И.В., Заварзин Г.А. и др. Динамика высвобождения и поглощения фосфора цианобактериями // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1 / Ред. А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов. М.: Недра, 1994. С. 348–353.
- Курочкин Е.Н. Новые идеи о происхождении и ранней эволюции птиц // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков / Ред. Е.Н. Курочкин, И.И. Рахимов. Казань: Магариф, 2001. С. 68–96.
- Курочкин Е.Н. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 3. С. 283–297.
- Олферьев А.Г., Алексеев А.С. Стратиграфическая схема верхнемеловых отложений Восточно-европейской платформы. Объяснительная записка. М.: Палеонтол. ин-т РАН, 2005. 203 с.
- Первушов Е.М., Архангельский М.С., Иванов А.В. Каталог местонахождений остатков морских рептилий в юрских и меловых отложениях Нижнего Поволжья. Саратов: Колледж, 1999а. 228 с.
- Первушов Е.М., Очев В.Г., Иванов А.В., Янин Б.Т. Палеоэколого-биостратиграфическая характеристика туронского фосфоритового горизонта в районе г. Жирновска (Волгоградская область) // Проблемы изучения биосферы. Избр. тр. Всерос. научн. конф. Саратов: Колледж, 1999б. С. 82–103.
- Савельев С.В. Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных. М.: Геотар-Мед, 2001. 271 с.
- Савельев С.В. Происхождение мозга. М.: Веди, 2005. 367 с.
- Alonso P.D., Milner A.C., Ketcham R.A. et al. The avian nature of the brain and ear of *Archaeopteryx* // *Nature*. 2004. V. 430. № 7000. P. 666–669.
- Averianov A.O., Kurochkin E.N., Pervushov E.M., Ivanov A.V. Two bone fragments of ornithocheiroid pterosaurs from the Cenomanian of Volgograd Region, southern Russia // *Acta Palaeontol. Pol.* 2005. V. 50. № 2. С. 251–256.
- Beer G.R., de. *Archaeopteryx lithographica*. A study based upon the British Museum specimen. Watford: Taylor Garnett Evans and Co., 1954. 68 p.
- Burnham D.A. New information on *Bambiraptor feinbergi* (Theropoda: Dromaeosauridae) from the Late Cretaceous of Montana // *Feathered Dragons* / Eds. P.J. Currie, E.B. Koppelhus, M.A. Shugar, J.L. Wright. Bloomington: Indiana Univ. Press, 2004. P. 67–111.
- Chiappe L.M., Witmer L.M. (eds.). *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*. Berkeley: Univ. California Press, 2002. 520 p.
- Currie P.J., Zhao X.-J. A new troodontid (Dinosauria, Theropoda) braincase from the Dinosaur Park formation (Campanian) of Alberta // *Can. J. Earth Sci.* 1993. V. 30. № 10–11. P. 2231–2247.
- Dechaseaux C. Le cerveau d'*Archaeopteryx* est-il de "type avien" ou de "type reptilien"? // *C. R. Acad. Sci. Paris. Ser. D*. 1968. T. 267. № 25. P. 2108–2110.
- Dechaseaux C. Moulages endocraniens d'oiseaux de l'Éocène supérieur du bassin de Paris // *Ann. Paléontol. Vertébr.* 1970. V. 56. № 1. P. 69–72.
- Edinger T. The brain of *Archaeopteryx* // *Ann. Mag. Natur. History*. 9th ser. 1926. V. 18. № 9. P. 151–156.
- Edinger T. The brain of *Pterodactylus* // *Amer. J. Sci.* 1941. V. 239. № 9. P. 665–682.

- Edinger T. The brains of the Odontognathae // *Evolution*. 1951. V. 5. № 1. P. 6–24.
- Elzanowski A., Galton P.M. Braincase of Enaliornis, an early Cretaceous bird from England // *J. Vertebr. Paleontol.* 1991. V. 11. № 1. P. 90–107.
- Elzanowski A., Wellnhofer P. Cranial morphology of Archaeopteryx: evidence from the seventh skeleton // *J. Vertebr. Paleontol.* 1996. V. 16. № 1. P. 81–94.
- Galton P.M., Martin L.D. Postcranial anatomy and systematics of Enaliornis Seeley, 1876, a foot-propelled diving bird (Aves: Ornithurae: Hesperornithiformes) from the Early Cretaceous of England // *Rev. Paléobiol.* 2002. V. 21. № 2. P. 489–538.
- Iwaniuk A.N., Nelson J.E. Can endocranial volume be used as an estimate of brain size in birds? // *Can. J. Zool.* 2002. V. 80. № 1. P. 16–23.
- Jerison H.J. Brain evolution and Archaeopteryx // *Nature*. 1968. V. 219. № 5161. P. 1381–1382.
- Jerison H.J. Evolution of the brain and intelligence. N.Y.: Acad. Press, 1973. 482 p.
- Kurochkin E.N. Synopsis of Mesozoic birds and early evolution of class Aves // *Archaeopteryx*. 1995. V. 13. C. 47–66.
- Kurochkin E.N. A new enantiornithid of the Mongolian Late Cretaceous, and a general appraisal of the infraclass Enantiornithes (Aves). M.: Palaeontol. Inst. Russ. Acad. Sci. Spec. Issue, 1996. 55 p.
- Kurochkin E.N. New fossil birds from the Cretaceous of Russia // 6 Intern. Meeting Soc. Avian Paleontol. and Evol. Abstracts / Eds. E. Buffetaut, J. Le Loeuff. Quillan, 2004. P. 35–36.
- Marsh O.C. Odonthornithes: a monograph on the extinct toothed birds of North America. Washington: Government Printing Office, 1880. 201 p.
- Martin L.D. The origin and early radiation of birds // *Perspectives in ornithology* / Eds. A.H. Brush, G.A. Clark. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1983. P. 291–338.
- Martin L.D. A new skeletal model of Archaeopteryx // *Archaeopteryx*. 1995. V. 13. P. 33–40.
- Mlíkovský J. Zwei Vogelgehirne aus dem Miozän Böhmens // *Casopis Mineral. Geol.* 1980. Roč. 25. Č. 4. S. 409–413.
- Nieuwenhuys R. The central nervous system of vertebrates. Berlin–Heidelberg: Springer-Verlag, 1998. 2219 p.
- Osmólska H. Evidence on relation of brain to endocranial cavity in oviraptorid dinosaurs // *Acta Palaeontol. Pol.* 2004. V. 49. № 2. P. 321–324.
- Whetstone K.N. Braincase of Mesozoic birds: 1. New preparation of the “London” Archaeopteryx // *J. Vertebr. Paleontol.* 1983. V. 2. № 4. P. 439–452.
- Witmer L.M., Chatterjee S., Franzosa J., Rowe T. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour // *Nature*. 2002. V. 425. № 6991. P. 950–953.
- Xu X., Norell M.A., Wang X.-L. et al. A basal troodontid from the Early Cretaceous of China // *Nature*. 2002. V. 415. № 6873. P. 780–784.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1–6. *Cerebavis cenomanica* sp. nov., голотип ПИН, № 5028/2, эндокраниальное ядро мозга; 1 – с левой латеральной стороны, 2 – с дорсальной стороны, 3 – с правой латеральной стороны, 4 – с дорсолатеральной стороны, 5 – с каудальной стороны, 6 – с вентральной стороны. Обозначения: ВС – костные структуры, выполненные матриксом, БО – bulbus olfactorius, BS – basisphenoideum, С – полость cerebellum, EP – epiphysis cerebri, FI – fissura interhemisphaerica, IS – septum interorbitale, MS – mesencephalon, MT – metencephalon, PO – organ parietalis, PS – parasphenoideum, RP – recessus pinealis, RS – rostrum parasphenoideum, RT – recessus telencephali, Т – telencephalon, ТМ – tectum mesencephali (lobus opticus), ТО – tractus olfactorius, TS – torus semicircularis. Масштаб 10 мм.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–17. Томография мозга и фрагментов черепа *Cerebavis cenomanica* sp. nov., голотип ПИН, № 5028/2: 1 – образец с дорсальной стороны; 2–15 – поперечные сечения образца, выполненные на рентгеновском микротомографе Skyscan 1072 (поперечные черные линии и цифры на фиг. 1 обозначают номера срезов согласно фиг. 2–15); 16, 17 – стереоизображение мозга с каудолатеральной стороны (без bulbi olfactorii). Обозначения как в табл. VI. Масштаб 10 мм для фиг. 1–15, фиг. 16, 17 – вне масштаба.

On the Brain of a Primitive Bird from the Upper Cretaceous of European Russia

E. N. Kurochkin, S. V. Saveliev, A. A. Postnov, E. M. Pervushov, and E. V. Popov

Cerebavis cenomanica gen. et sp. nov. from the Middle Cenomanian of the Volgograd Region (Russia) is described based on a brain mold. The brain of *Cerebavis* is characterized by a mosaic combination of primitive and advanced features. The brain weight is estimated as approximately 1 g. The cerebrum is relatively very large, but lacks sulci. The brain mold has long olfactory lobes with large olfactory bulbs, a well-developed epiphysis, and a parietal organ. The auditory tubercles on the dorsal surface of the midbrain are well developed. The optical lobes are located under the auditory lobes, caudoventral to the cerebral hemispheres. The cerebellum is not preserved, but its imprints just behind the midbrain suggest that it was probably relatively small and extended dorsoventrally. The brain of *Cerebavis* is similar in some features to that of *Archaeopteryx*, but is substantially more advanced and more specialized. *Cerebavis* is similar to living ornithurine birds in the large cerebral hemispheres, but differs in the absence of a well-developed neostriatum, the presence of excessively developed olfactory lobes, and in the pattern of the midbrain. Thus, senses of smell, eyesight, and hearing were well developed in *Cerebavis*. It could have been equally active in the afternoon and at night. The unique brain design demonstrated by *Cerebavis* has not been repeated in subsequent evolution. It provides evidence for a wide diversity of feathered creatures in the past. *Cerebavis* probably belongs to the Enantiornithes.