

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Диффинэ Екатерина Андреевна

Сравнительный анализ механизмов
зрительного категоризационного обучения у птиц

1.5.24. Нейробиология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор медицинских наук, профессор, академик РАН,
Анохин Константин Владимирович

Москва, 2026

Оглавление

1. Введение	4
2. Обзор литературы	10
2.1. Представление об уровнях категоризации в биологических системах	10
2.2. Исследования зрительной категоризации у птиц	13
2.3. Габитуация	19
2.4. Модели обучения на основе зрительной дискриминации	20
2.5. Особенности анатомии мозга птиц по сравнению с млекопитающими	24
2.6. Особенности зрительной системы птиц	29
2.7. Области мозга птиц, вовлеченные в зрительную категоризацию	32
2.8. Латерализация зрительных процессов в мозге птиц	37
2.9. Взаимодействие полушарий	39
2.10. c-Fos как маркер долговременной пластичности	41
2.11. Использование ИИ-систем для анализа поведения	42
Заключение	48
3. Материалы и методы	48
3.1. Животные и условия содержания	48
3.1.1. Новорожденные цыплята	49
3.1.2. Зебровые амадины	49
3.1.3. Сизые голуби	49
3.2. Общая схема исследования	50
3.2.1. Экспериментальная модель «бусиничного пола»	50
3.3. Анализ необходимых условий для формирования категории у цыплят	51
3.3.1. Роль предэкспозиции в экспериментальном контексте	51
3.3.2. Роль обучения без пищевого подкрепления	51
3.3.3. Роль новизны пищевых объектов и возможность параллельного формирования категорий	52
3.3.4. Роль контекста	52
3.3.5. Роль изменения размера объектов	53
3.3.6. Роль изменения формы объектов	53
3.3.7. Роль изменения цвета объектов	53
3.3.8. Последовательное предъявление монохромных множеств объектов	54

3.3.8.1. Обучение с кускусом.	54
3.3.8.2. Обучение с чиа.	54
3.3.8.3. Добавление объектов желтого цвета.	55
3.4. Адаптация модели для взрослых птиц и сравнение динамики обучения.	56
3.4.1. Новорожденные цыплята	56
3.4.2. Зебровые амадины.	56
3.4.3. Сизые голуби	57
3.4.4. Согласованность данных при регистрации поведения (Interrater reliability)	58
3.5. Анализ поведения с использованием скрытых марковских моделей	59
3.6. Анализ экспрессии c-Fos	59
4. Результаты и обсуждение	62
4.1. Роль предэкспозиции в экспериментальном контексте.	62
4.2. Роль обучения без пищевого подкрепления	63
4.3. Роль новизны пищевых объектов и возможность параллельного формирования категорий	65
4.4. Роль контекста	67
4.5. Роль размера объектов.	69
4.6. Роль формы объектов.	72
4.7. Роль изменения цвета объектов	74
4.8. Последовательное предъявление монохромных множеств.	76
4.8.1. Обучение с кускусом.	76
4.8.2. Обучение с семенами чиа.	78
4.8.3. Добавление объектов желтого цвета.	80
4.9. Адаптация модели для взрослых птиц и сравнение динамики обучения.	84
4.10. Пошаговый анализ обучения с использованием скрытых марковских моделей.	88
4.11. Анализ экспрессии c-Fos.	92
5. Заключение	98
6. Выводы	107
Список литературы	108
Список сокращений	134
Благодарности	135

1. Введение

Актуальность и степень разработанности темы

Категоризация – это базовый когнитивный процесс, позволяющий биологическим системам быстро относить объекты окружающего мира к определенному классу на основе их ключевых характеристик. Этот фундаментальный биологический механизм позволяет организму не изучать каждый объект заново, а сопоставлять его со сформированной категорией, существенно расширяет адаптивный потенциал системы (Pusch et al., 2023).

Различают несколько видов категоризации в зависимости от сенсорной модальности: обонятельная (Schreck, Ma, 2021), слуховая (Gifford et al., 2014), зрительная (Pusch et al., 2023), соматосенсорная (Malone et al., 2019), вкусовая, интерорецептивная и другие (Barrett, Miller, 2026).

Основной биологический смысл категоризации состоит в том, что она позволяет организму более эффективно формировать отношение к разнообразным объектам и явлениям внешнего мира и выстраивать адаптивное взаимодействие с ними. Поскольку для восприятия каждого объекта или явления необходимо проанализировать огромное количество различных признаков, животное не может в полном объеме обрабатывать непрерывный поток сенсорной информации, которая поступает из окружающего мира, что ведет к образованию уже на перцептивном уровне так называемого бутылочного горлышка (Wolfe et al., 2011). Категоризация позволяет решить эту проблему.

Формирование новой категории происходит, с одной стороны, на основе сходства объектов внутри этой категории, а с другой – на основе отличия от тех объектов, которые не относятся к данной категории. Иными словами, категории формируются по перекрывающимся признакам, например, общему цвету, форме или размеру. При этом, как только организм сформировал категорию, память об индивидуальных характеристиках составлявших его объектов начинает ослабевать

(Luryan, 2008). Таким образом, категоризация – это процесс включения стимулов в одну категорию на основании схожих ключевых признаков (Medin, Aguilar, 2001; Zentall et al., 2002). На поведенческом уровне категоризация приводит к демонстрации одинакового поведения по отношению ко всем объектам, принадлежащим к одной категории, и отличающегося поведения – к объектам другой категории (Keller, Schoenfeld, 1950).

За последние годы существенно увеличилось число видов, у которых была обнаружена способность к зрительной категоризации. Наряду с исследованиями на павианах (*Papio papio*), голубях (*Columba livia*) и цыплятах (*Gallus gallus domesticus*), являющихся классическими модельными объектами, получены данные и на других видах животных (Табл.1).

Таблица 1. Виды животных, у которых была исследована зрительная категоризация.

Вид	Латинское название	Источник
Гвинейский павиан	<i>Papio papio</i>	Fagot et al., 1998
Сизый голубь	<i>Columba livia</i>	Herrnstein, Loveland, 1964
Цыплята	<i>Gallus gallus domesticus</i>	Jones et al., 2001
Японский макак	<i>Macaca fuscata</i>	Pearl et al., 2024
Обыкновенная игрунка	<i>Callithrix jacchus</i>	Ash et al., 2022
Домашняя собака	<i>Canis familiaris</i>	Range et al., 2008
Обыкновенный скворец	<i>Sturnus vulgaris</i>	Qadri, Cook, 2021
Черная ворона	<i>Corvus corone</i>	Ditz et al., 2022
Западноамериканская сойка	<i>Gymnorhinus cyanocephalus</i>	Vernouillet et al., 2021
Калифорнийская кустарниковая сойка	<i>Aphelocoma californica</i>	Vernouillet et al., 2021

Обыкновенная галка	<i>Corvus monedula</i>	Apostel et al., 2024
Серый попугай (жако)	<i>Psittacus erithacus</i>	Pepperberg, 1983
Цихлидовые рыбы	<i>Cichlidae</i>	Tibbetts et al., 2024
Медоносная пчела	<i>Apis mellifera</i>	Benard et al., 2006
Земляной шмель	<i>Bombus terrestris</i>	Guiraud et al., 2025

Птицы и млекопитающие обладают схожими когнитивными способностями, несмотря на то что конечный мозг птиц радикально отличается по строению и архитектуре связей от мозга млекопитающих. Эти различия сформировались в результате независимой параллельной эволюции, происходившей в течение более чем 300 миллионов лет (Karten, 2015; Striedter, 2016; Stacho et al., 2020). Вследствие этого, у птиц и млекопитающих одни и те же когнитивные процессы реализуются на разных нейрональных субстратах. Изучение процессов формирования категорий у этих двух классов позволило бы выявить общие механизмы зрительной категоризации.

Несмотря на большое число исследований, посвященных категоризационному обучению животных (Güntürkün et al., 2018; Pusch et al., 2023), механизмы формирования категорий остаются малоизученными. Большинство работ сосредоточено на оценке способности животных к различным формам категоризации (Herrnstein, Loveland, 1964; Bhatt et al., 1988; Cook, Smith, 2006; Ditz et al., 2022), тогда как значительно меньше известно о необходимых условиях формирования категорий: роли характеристик объектов и контекста, закономерностях обобщения и нейрвных основах этого процесса.

Птицы представляют собой один из наиболее удобных объектов для изучения механизмов зрительной категоризации в силу того, что ведущей сенсорной системой у птиц является зрительная (Martin, 2022) и они способны к эффективному категоризационное научению (Wasserman et al., 2024).

Данная работа направлена на выявление механизмов и закономерностей быстрого зрительного категоризационного в модели быстрого обучения птиц.

Цель и задачи исследования.

Цель: выявление поведенческих и нейробиологических характеристик зрительного категоризационного обучения у птиц.

Были поставлены следующие задачи:

1. Экспериментально определить необходимые и достаточные условия формирования новой зрительной категории при обучении цыплят в задаче «бусиничный пол».
2. Охарактеризовать поведенческую динамику формирования зрительных категорий и вариаций этого процесса в задаче «бусиничный пол» при различной организации категоризируемого материала с разной степенью перцептивной сложности.
3. Оценить особенности формирования и использования категориального опыта в задаче «бусиничный пол» по количественным поведенческим характеристикам, включая динамику ошибок при последовательном возрастании вариативности стимулов.
4. Исследовать вызванную зрительным категоризационным обучением экспрессию c-Fos в зрительных и ассоциативных структурах переднего мозга цыплят.
5. Сопоставить характер активации паллиальных и подкорковых областей мозга с параметрами экспериментальной задачи, включая новизну контекста и сложность категоризируемых стимулов.

Научная новизна. Впервые комплексно охарактеризованы поведенческие и нейробиологические свойства быстрого зрительного категоризационного обучения у птиц. Установлена зависимость обобщения сформированной категории от перцептивных характеристик категоризируемых объектов и предшествующего опыта, выявлена фазовая организация процесса обучения, а также идентифицированы

паллиальные структуры переднего мозга, преимущественно вовлеченные в формирование новых зрительных категорий.

Теоретическая и практическая значимость. Работа выявляет условия формирования новой зрительной категории в модели быстрого категоризационного обучения у птиц. Полученные данные расширяют представления о поведенческих и нейробиологических механизмах зрительного категоризационного обучения. Кроме того, работа вносит вклад в понимание роли паллиальных структур переднего мозга птиц в обработку зрительной информации и формировании категорий, связывая динамику обучения с изменениями экспрессии маркера долговременной пластичности c-Fos.

Разработанные поведенческие и морфофункциональные критерии могут быть использованы в дальнейших исследованиях раннего обучения, зрительной дискриминации, генерализации, латерализации зрительных функций и межполушарного взаимодействия. Модель быстрого категоризационного обучения позволяет также сопоставлять влияние сложности категоризируемого материала и новизны контекста на поведение и активацию различных структур мозга, что делает ее полезным инструментом для исследования процессов обучения и формирования памяти. Предложенная модель может служить основой для последующего анализа категоризационного процесса с помощью алгоритмов машинного обучения. Использование таких методов потенциально позволяет выделять стратегии выбора и динамики обучения, которые при классической ручной или полуавтоматической обработке данных могут оставаться скрытыми.

Методология и методы. Детальная характеристика и разработка модификаций экспериментальной модели быстрого зрительного категоризационного обучения у птиц, иммуногистохимическое выявление экспрессии белка c-Fos в структурах переднего мозга птиц, математическое моделирование последовательностей поведенческих актов с использованием

скрытых марковских моделей и современные методы статистической обработки экспериментальных данных.

Положения, выносимые на защиту

1. Зрительные категории у разных видов птиц могут формироваться в течение одной сессии в задаче, основанной на перцептивных признаках категоризируемых объектов, что проявляется в изменении стратегии поведения в отношении объектов в ходе обучения и тестирования.

2. В процесс зрительной категоризации в модели быстрого категоризационного обучения вовлечены паллиальные структуры таламофугального, но не тектофугального пути мозга птиц.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность полученных результатов обеспечена использованием апробированных поведенческих и иммуногистохимических методов, достаточным объемом экспериментальных выборок, применением адекватных методов статистического анализа и воспроизводимостью выявленных закономерностей. Интерпретация результатов выполнена с учетом современных данных литературы.

Публикации. По теме диссертации опубликованы 4 статьи в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ.015.7.

Апробация материалов работы. Основные результаты диссертационной работы были представлены и обсуждены на Научных школах-конференциях молодых ученых по физиологии высшей нервной деятельности и нейрофизиологии (2023, 2025), Международных конференциях Volga Neuroscience Meeting (2023, 2025), Международном молодежном научном форуме «Ломоносов» (2024, 2025), XVI Международной орнитологической конференции Северной Евразии (2025). Диссертационная работа апробирована на заседании кафедры высшей нервной деятельности биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Личный вклад автора. Основные идеи и результаты, представленные в работе, были сформулированы и получены соискателем лично. Соискатель участвовал в планировании и проведении поведенческих экспериментов, количественном анализе полученных данных, иммуногистохимическом анализе, интерпретации результатов и подготовке публикаций по теме исследования.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 135 страницах машинописного текста и включает введение, литературный обзор, методы исследования, результаты и обсуждение, заключение, выводы и список литературных источников, состоящий из 221 наименований. Работа содержит 25 рисунков и 5 таблиц.

2. Обзор литературы

2.1. Представление об уровнях категоризации в биологических системах

В теоретических представлениях о категоризации существует важное разделение категорий и понятий.

Категории (categories) формируются благодаря перекрывающимся перцептивным признакам стимулов. Например, категория «голубь» включает такие ключевые перцептивные признаки, как форма тела, цвет оперения, форма клюва и т.д. Совокупность этих ключевых признаков позволяет отнести птицу к категории «голубь» (Рис.1.).

Понятия же, или концепты (concepts), образуются путем объединения стимулов, которые могут не включать пересекающиеся перцептивные признаки. Для абстрактных понятий перцептивные признаки редко бывают общими для всех представителей, входящих в данное понятие. Например, в концепте «животное» ни один зрительный признак не является общим для всех представителей данного понятия. В этом случае формирование концепта возникает на основании наличия у всех представителей концепта множества признаков подгруппы, основанных на более абстрактных понятиях. Другими словами, у смежных представителей

концепта существуют перекрывающиеся признаки (Рис.1), которые формируют «семейное сходство» (Huber, Aust, 2017; Pusch et al., 2023).

К механизмам, обеспечивающим формирование категорий, относятся два важных когнитивных процесса – дискриминация и генерализация.

Дискриминация – это способность различать объекты или стимулы на основании их отличительных признаков и относить их к разным категориям, несмотря на имеющееся между ними сходство. Иными словами, дискриминация обеспечивает выявление различий между категориями. Генерализация, или обобщение – это способность относить различающиеся объекты или стимулы к одной категории на основании общих признаков. Иными словами, генерализация обеспечивает выявление сходства между объектами внутри категории.

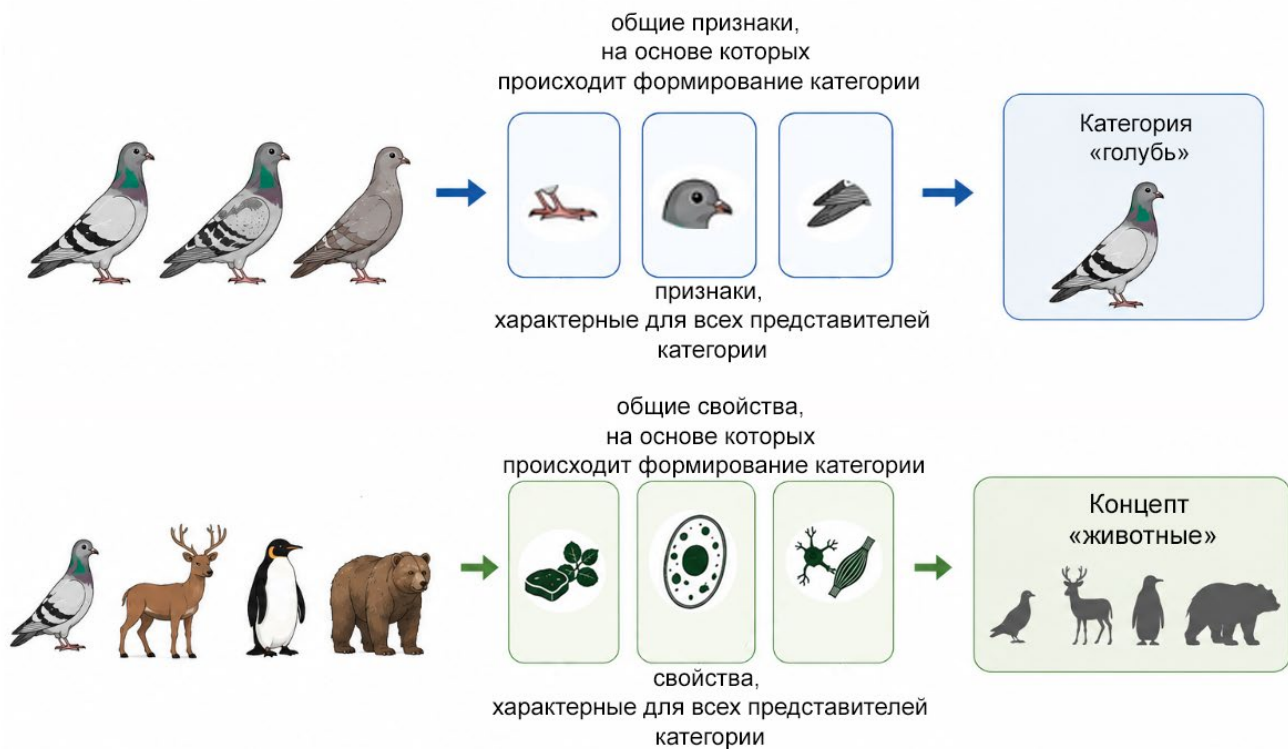


Рисунок 1. Схематическое изображение принципа формирования категории и понятия. Пример формирования категории «голубь» в верхней панели. Отдельные представители категории могут различаться по внешнему виду, окраске и другим индивидуальным особенностям, однако все они обладают рядом общих признаков, характерных для данной категории. Например, такими признаками могут быть характерное строение нижних

конечностей, формы головы и особенности окраски перьев. На основе этих общих признаков отдельные стимулы объединяются в единую категорию «голубь». Пример формирования концепта «животное» в нижней панели. В качестве отдельных представителей показаны животные, относящиеся к разным группам и существенно различающиеся по внешнему строению, образу жизни и частным признакам. Однако для всех них характерны общие биологические свойства: питание готовыми органическими веществами, отсутствие клеточной стенки в клетках и способность к активному движению и реакции на изменения окружающей среды. На основе этих фундаментальных общих свойств формируется более обобщенное представление – концепт «животное».

Таким образом, концепт базируется на сформированных в ходе предыдущего индивидуального опыта представлениях о категориях объектов, отражая их взаимосвязи с другими категориями. При этом объекты, стимулы или явления сгруппированы внутри одного концепта по общему признаку, который необязательно является перцептивным. Т. Зенталь предложил разделить концепты, или понятия, на три широких типа (Zentall et al., 2002). Перцептивные понятия формируются на основе физического сходства. Реляционные понятия возникают, когда один объект или стимул категоризуется относительно другого (например, такой же/ другой). Абстрактные понятия формируются на основе отношений между объектами или явлениями, а не на основании их физических свойств. Они могут включать в себя перцептивно разнообразные стимулы, сгруппированные по функции или ассоциации.

Согласно одной из распространенных классификаций (Huber, Aust, 2017), животные могут формировать категории с помощью четырех основных механизмов: перцептивного, ассоциативного, функционального и абстрактного; кроме того, автор дополнительно разделяет абстрактный уровень на два подуровня – аналогий и символов.

На перцептивном уровне стимулы кодируются как массивы признаков (в их собственных абсолютных значениях). Категоризация основывается на физическом сходстве объектов. Этот уровень доступен многим организмам, но он может быть

менее эффективен, чем категоризация на функциональном или абстрактном уровнях, поскольку категоризация на перцептивном уровне требует запоминания и хранения больших необработанных массивов данных (Huber, Aust, 2017).

На ассоциативном уровне стимулы группируются вместе, исходя из «последствий встречи» с этими стимулами. На этом уровне формируются приобретенные классы эквивалентности, то есть категории объектов, которые связаны друг с другом ассоциативно при получении какого-либо индивидуального опыта. Таким образом, поведение, которое было направлено на один или несколько представителей данной категории (класса), распространяется на всех представителей этой категории (класса). В результате такого обучения стимулы, включенные в одну категорию (класс), становятся взаимозаменяемыми (Huber, Aust, 2017).

На функциональном уровне категория формируется на основании того, что ее представители выполняют одну и ту же присущую им функцию во взаимоотношениях организма с окружающим миром. Наконец, на абстрактном уровне категория формируется на основании абстрактных отношений между стимулами.

Таким образом, категоризация может осуществляться на разных уровнях – от объединения стимулов на основе их перцептивного сходства до формирования функциональных и абстрактных отношений.

2.2. Исследования зрительной категоризации у птиц

Началом изучения феномена категоризации у птиц считается исследование Хернштейна и Лавланда (1964). Голубей обучали различать фотографии с изображением людей и без них. Птицы оказались способны не только различать эти две категории стимулов, но и впоследствии переносить эти знания на фотографии, которые они ранее никогда не видели. Таким образом, было показано, что птицы усвоили категорию «изображение человека». Дальнейшие исследования показали, что птицы способны: обрабатывать и классифицировать орфографию

четырёхбуквенных слов, распознавать принадлежность различных листьев к тому или иному виду дерева, а также присутствие или отсутствие дерева на различных фотографиях, различать картины Моне и Пикассо, аэрофотоснимки с изображением рукотворных сооружений и природных ландшафтов, изображения доброкачественных и злокачественных гистологических препаратов, изображения человеческих лиц, птиц и млекопитающих, разных видов кухонной посуды, обуви, персонажей мультфильмов и т.д. (Scarf et al., 2016; Herrnstein et al., 1976; Watanabe et al., 1995, 2011; Anderson et al., 2020; Lubow, 1974; Levenson et al., 2015; Troje et al., 1999; Cook et al., 2013; Cerella, 1980, 1986; Matsukawa et al., 2004; Qadri, Cook, 2017; Castro, Wasserman, 2016).

Большинство первых исследований в области зрительной категоризации было проведено с помощью методики Go/NoGo (Рис.2). Например, в вышеупомянутом исследовании Хернштейна и Лавленда (1964) голуби получали вознаграждение, только когда клевали картинку с изображением человека (стимул Go). Клевания картинки без изображения человека не подкреплялись (стимул NoGo). Другой подход – это модель выбора, в которой два стимула предъявляются одновременно. В самой простой форме животным предлагают выбрать один стимул из двух (Herrnstein, Loveland, 1964). Однако существуют и модели выбора из большего числа вариантов. Так, голуби успешно справлялись с отнесением стимула к одной из четырех категорий («кошки», «цветы», «машины» и «стулья»; Bhatt et al., 1988). В серии последующих экспериментов было обнаружено, что голуби способны формировать категории и в задаче 16-вариантного альтернативного принудительного выбора, хотя такое категориальное обучение происходило значительно медленнее (Wasserman et al., 2015).

Другая серия работ отражает способность птиц к формированию абстрактных понятий, например, «одинаковый» – «разный». В этой экспериментальной парадигме выбор зависит от соотношения стимулов внутри каждой пары. Поскольку эти пары могут не иметь никаких общих перцептивных признаков,

птицам приходится формировать правило выбора по сходству или различию в ходе обучения. Как только это правило сформировано, голуби успешно включают в него новые стимулы (Katz et al., 2007; Wright, Lickteig, 2010). Известно, что с такой задачей справляются и врановые птицы, в частности, серые вороны усваивают абстрактные правила и понятия (Veit, Nieder, 2013; Nieder, 2021; Smirnova et al., 2015).

В работе Хернштейна (Herrnstein et al., 1976) голубям предъявляли в качестве стимулов цветные изображения различных природных ландшафтов. Экспериментаторы подкрепляли только такие стимулы, на которых, например, присутствовали деревья или какая-то их часть (дерево, лес, ветка, листья). Каждая экспериментальная сессия состояла из предъявления 80 стимулов, около 40 из которых включали деревья. Стимулы для каждой сессии обучения выбирали из 500-700 изображений, относящихся к разным временам года. В результате обучения голуби успешно формировали зрительную категорию. Авторы предположили, что голуби использовали принципы категоризации, приближенные к тем, которые использует человек при отнесении стимулов к разным категориям.

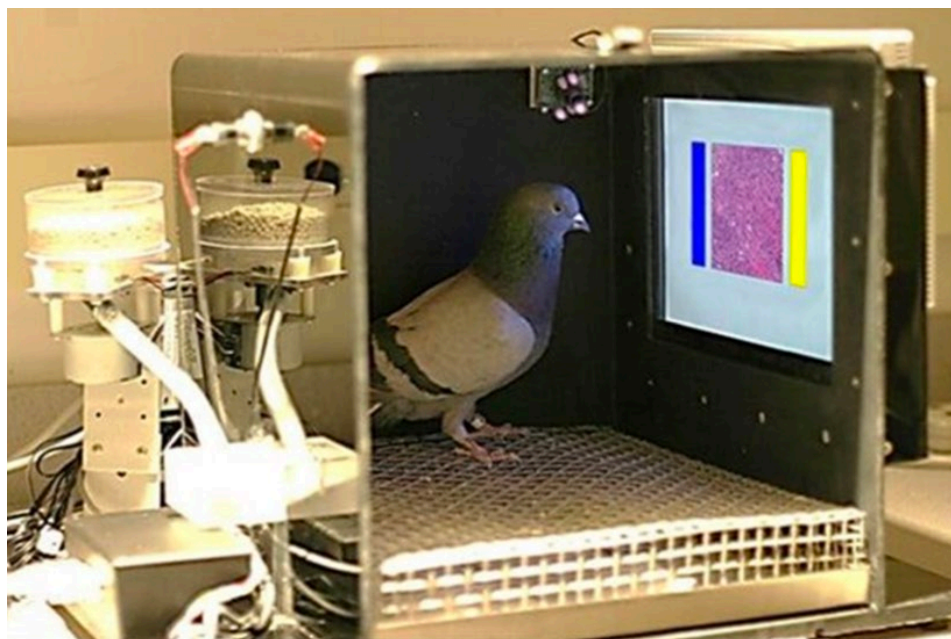


Рисунок 2. Голубь (*Columba livia*) в процессе обучения распознаванию изображений рака молочной железы. Камера для оперантного обусловливания была оборудована дозатором корма

и сенсорным экраном, на котором отображалось медицинское изображение (в центре) и кнопки выбора (синий и желтый прямоугольники; Levenson et al., 2015).

Практически во всех вышеперечисленных исследованиях птицам предъявляли большое количество обучающих стимулов для выработки правил и формирования в соответствии с ними категорий, а затем оценивали способность включать в сформированные категории новые стимулы путем предъявления птицам изображений, с которыми они ранее не встречались. Таким образом, в экспериментах проверяли способность птиц осуществлять перенос сформированного правила включения в категорию на новые изображения. Этот этап позволяет оценить, как именно птицы категорируют объекты – путем заучивания каждого отдельного элемента или выявлением ключевых характеристик для включения в категорию.

Тем не менее в таких экспериментах нельзя исключить возможность того, что птицы используют для категоризации предъявленных стимулов не правила, заданные экспериментатором, а иные признаки. Например, при категоризации фотографий с изображением человека и без него голуби могли ориентироваться не на фактор «присутствие» или «отсутствие» человека, а на наличие рукотворных сооружений, на фоне которых обычно изображают людей. В дальнейшем оказалось, что птицы действительно могут сформировать категорию «рукотворные объекты» (Lubow, 1974). Таким образом, в исследовании Хернштейна и Лавленда (1964) птицы могли оценивать фоновые перцептивные признаки (рукотворные объекты), а не присутствие человека на фотографии. Тем не менее использование и этой стратегии основано на перцептивной категоризации, но с использованием фоновых признаков, а не ключевых (по правилам экспериментатора). Таким образом, чтобы выявить механизм, лежащий в основе категоризации, необходимо подобрать такие стимулы и такую модель задачи, в которых существует надежный способ идентификации используемых зрительных стимулов.

В работе Вассермана и соавторов показано, что голуби способны параллельно распределять 128 фотографий по 16 различным категориям (Wasserman et al., 2015). Авторы обнаружили, что голуби, вероятно, параллельно формировали все 16 категорий. Последующий анализ проб показал, что подобное категориальное обучение может выражаться как в усилении связи «правильных» ассоциаций стимул-реакция, так и в ослаблении «неправильных» ассоциаций стимул-реакция. В этой же работе авторы показали влияние внешних факторов на процесс обучения, но не на процесс формирования категорий. Так, они обнаружили, что пространственное расположение стимула может влиять на процесс категоризации на начальном этапе обучения, так как в начале обучения голуби не только выявляют ключевые признаки самого стимула, но и запоминают, где он расположен. Однако эта тенденция уменьшается с каждой новой пробой, когда у животного формируется более общее представление о стимуле.

В работе Диттриха и соавторов для оценки фокуса внимания голубей следили за тем, какую часть стимула выбирают голуби в задаче категоризации «присутствие/отсутствие людей на фотографии» (Dittrich et al., 2010). Было показано, что птицы в основном клюют при выборе стимула область головы человеческих фигур. Затемнение этой области ведет к ухудшению выбора стимулов, а удаление других частей тела человеческих фигур – нет. С использованием этой методики было также продемонстрировано, что голуби преимущественно отслеживают общие признаки изображения и меньше реагируют на детали (Castro et al., 2014; 2017, 2021).

Таким образом, критериями категоризационного обучения являются:

1. Отнесение перцептивно различающихся объектов к одной категории и формирование по отношению к ним сходной поведенческой реакции (Bhatt et al., 1988; Lazareva et al., 2004).
2. Перенос выработанной поведенческой реакции на новые, ранее не предъявляемые стимулы той же категории на основании общих значимых

признаков или их сочетаний (Herrnstein et al., 1976; Bhatt et al., 1988; Troje et al., 1999; Huber et al., 2000).

3. Дискриминация объектов, принадлежащих к разным категориям, то есть формирование дифференцированных реакций на их представителей (Herrnstein, 1979; Aust, Huber, 2001).

4. Невозможность объяснить сформированное поведение исключительно запоминанием отдельных тренировочных стимулов (Cook, Smith, 2006).

5. Сохранение правильной реакции при изменении частных признаков объекта (Lazareva et al., 2006; Soto, Wasserman, 2012).

В последние годы появляются работы, исследующие категоризацию с применением не только поведенческих методик, но и с использованием современных методов нейровизуализации, например фМРТ (Behroozi et al., 2020) или оценки активности нейронов в разных областях мозга птиц (Wagener et al., 2018; Kirschhock et al., 2021).

Таким образом, многочисленные исследования показывают, что птицы способны группировать зрительные стимулы по категориям и понятиям на разных уровнях абстракции. Однако разнообразие используемых задач, моделей и наборов стимулов по-прежнему оставляет открытым вопрос о том, существует ли единый механизм, лежащий в основе такого обучения, или же разные формы категоризации опираются на частично независимые когнитивные процессы. Для анализа этого вопроса могут быть применены более простые модели раннего зрительного обучения, позволяющие проследить, как у птиц формируются первые связи между зрительным стимулом, его свойствами и последующим поведением. У новорожденных цыплят такие процессы изучают на основе врожденной склонности клевать небольшие объекты, попадающие в поле зрения, которые могут быть потенциально съедобными. Благодаря этой особенности раннего пищедобывательного поведения было разработано несколько экспериментальных парадигм. Одной из наиболее базовых моделей такого типа является габитуация –

постепенное снижение реакции на повторно предъявляемый стимул, не имеющий пищевого или иного значимого подкрепления.

2.3. Габитуация

Модель габитуации (привыкания) основана на врожденной склонности новорожденных цыплят клевать попадающие в их поле зрения мелкие объекты. Такое активное исследовательское поведение в первые дни жизни, направленное на потенциально съедобные объекты, является необходимым условием для развития пищедобывательного поведения в последующие дни (Rogers, 1993). Если объект оказывается несъедобным, то есть неприятным на вкус или недоступным для захвата и проглатывания, то направленная на него реакция постепенно угашается. Так, в экспериментах Эндрю цыплятам предъявляли последовательно одну и ту же бусину (фиолетовый светящийся диод), закрепленную на стержне: первая пара предъявлений (обозначенных А и В), с интервалом 5 сек, и вторая пара (С и D) через 120 минут. Во время каждого предъявления (длительностью 15 сек) фиксировали число клевков (Andrew, 1991). Результаты показали постепенное снижение числа клевков от 6–8 в пробе А до 1–2 в пробе D, что отражало процесс габитуации. В последующих экспериментах разным группам животных предъявляли в первой паре проб (А и В) объекты, в разной степени отличающиеся от фиолетового диода (красный диод, несветящийся диод, голый стержень). Во второй паре (С и D) предъявляли фиолетовый диод и фиксировали число клевков. Результаты показали, что предварительный опыт с другими объектами влиял на угашение поведения клевания в пробах С и D тем сильнее, чем больше сходства было между объектами, предъявленными в первой и второй паре проб. Так, кривая снижения числа клевков фиолетового диода в пробах С и D после предъявления в пробах А и В красного диода не отличалась статистически от кривой, полученной в первом эксперименте, когда в обеих парах проб предъявляли один и тот же объект. У самцов, но не у самок, такой же эффект наблюдался при предъявлении несветящегося диода. Таким образом, снижение активности по отношению к одному объекту приводило также

к снижению активности, направленной на другой, сходный с ним объект, что предполагает отнесение обоих объектов к одной и той же категории, несмотря на визуальные различия между ними (Andrew, 1991).

2.4. Модели обучения на основе зрительной дискриминации

Одной из наиболее часто используемых моделей раннего обучения у птиц является модель однократного обучения пассивному избеганию у цыплят. Обучение состоит из однократного предъявления цыпленку бусины, покрытой горьким или жгучим веществом (метилантранилатом). В результате обучения, занимающего несколько секунд, формируется долговременная память и стойкое поведение избегания бусины такого же цвета и размера при последующих предъявлениях (Anokhin et al., 2002). Таким образом, в отличие от габитуации, когда происходит постепенное угашение пищедобывательного поведения, направленного на бусину, в результате однократного взаимодействия с объектом в данной модели происходит исключение бусины определенного цвета и размера из категории съедобных объектов (Рис.3.). В то же время генерализации избегания на бусины другого цвета не происходит, т.е. новой категории несъедобных объектов не формируется: обученные цыплята не избегают бусин нового цвета (Tiunova et al., 2020). Более того, у цыплят, обученных на черно-желтую полосатую бусину, не формировалось поведение избегания на желтую и черную бусины (Johnston, Burne, 2008).

В работе Tokarev et al. (2011) классическая парадигма однократного обучения пассивному избеганию была адаптирована для взрослых зебровых амадин. В отличие от экспериментов на новорожденных цыплятах, где в качестве аверсивного стимула обычно используется бусина, покрытая неприятным веществом, в данной работе птицам предъявляли новый пищевой стимул в виде веточки зелени, обработанной метилантранилатом. После однократного клевка птицы демонстрировали аверсивное поведение (трясли головой, вытирали клюв). При последующем тестировании предъявляли тот же вид зелени, не обработанный

метилантранилатом, и птицы демонстрировали поведение избегания по отношению к нему. Предъявление во время тестирования нейтрального стимула (другого вида зелени) избегания не вызывало. Таким образом, поведение птиц отражало не снижение общей активности или неспецифическое подавление пищевого поведения, а формирование памяти об аверсивном стимуле, связанном с конкретным пищевым объектом. Эта разработанная модификация показала, что парадигма однократного обучения может быть использована не только у новорожденных цыплят, но и у взрослых певчих птиц.

Аткинсон и соавторы (Atkinson et al., 2003) модифицировали задачу пассивного избегания для цыплят в возрасте 5-15 суток. В этом возрасте врожденная исследовательская активность по отношению к незнакомым объектам снижается, и значительная часть цыплят не демонстрирует спонтанного клевания предъявленной бусины (Andrew, 1991). Модифицированная модель представляла собой пластиковый пол с приклеенными кусочками мелкого гравия (pebble floor, см. ниже), на котором были разложены пищевые гранулы двух цветов, причем гранулы одного цвета имели горький вкус. В процессе обучения цыплята успешно обучались избегать горьких гранул и приклеенного гравия, выбирая преимущественно съедобные гранулы. Таким образом, в результате обучения происходила дискриминация, во-первых, гранул от гравия, и, во-вторых, гранул одного цвета от гранул другого. В то же время формировалась новая категория съедобных объектов, включающая пищевые гранулы определенного цвета (Atkinson et al., 2003).

К сходным задачам, вовлекающим процессы зрительной категоризации, относятся еще две модели раннего обучения у цыплят – «гравийный пол» (pebble floor; Rogers et al., 2008), и «бусиничный пол» (bead floor; Tiunova et al., 1996). Обе модели основаны на необходимости дискриминировать съедобные и несъедобные объекты, причем обучение происходит в течение одной сессии длительностью 5–15 минут.

В модели гравийного пола цыплята обучаются не клевать приклеенные к полу кусочки гравия, трудно отличимые от рассыпанного между ними корма. Такое обучение требует не только тонкой зрительной дискриминации, но и выделения общих признаков несъедобных объектов, отличающих их от частиц корма. На основании этих общих визуальных признаков (например, гладкой или шероховатой поверхности, тонких цветовых различий) формируется категория «гравия» как мелких несъедобных объектов, отличающихся по ряду параметров от гранул пищи. В стандартной модификации этой модели сессия обучения состоит из 80 клевков, и число ошибок (т.е. клевков гравия) снижается приблизительно с 50% в начале до 10% в конце сессии (Rogers et al., 2007; Rogers, 2008).

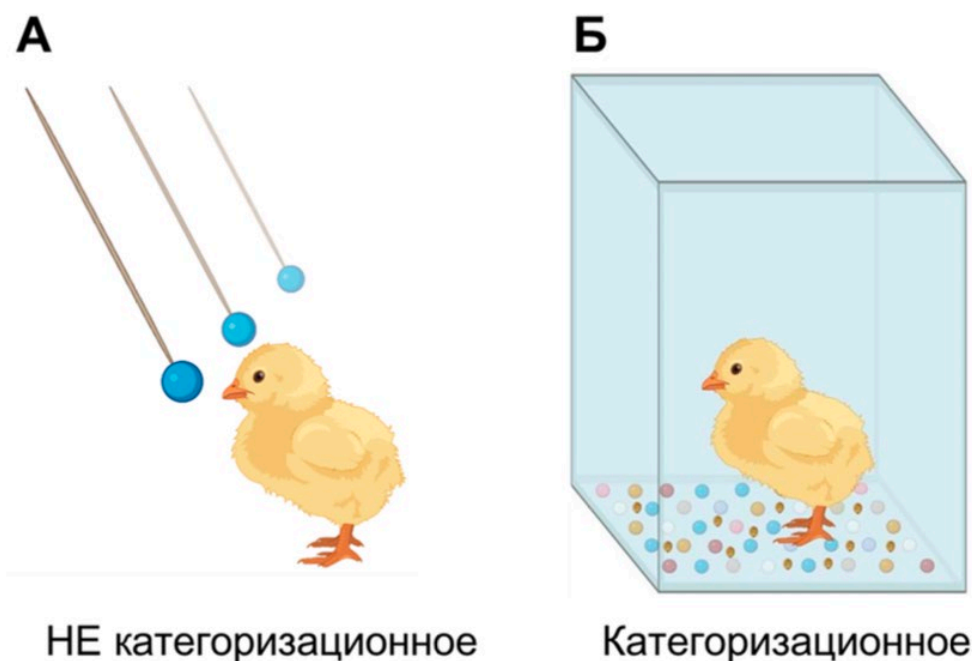


Рисунок 3. Сравнение некатегоризационного и категоризационного раннего обучения у цыплят. А – в модели однократного пассивного избегания или габитуации обучение основано на предъявлении отдельного объекта: цыпленок избегает бусину с определенными зрительными признаками, но это не приводит к формированию новой категории несъедобных объектов. Б – в модели «бусиничного пола» цыпленок обучается подавлять клевание множества приклеенных к полу бусин. Поскольку за одну сессию он клюет лишь небольшую часть бусин, последующее избегание всех бусин отражает генерализацию реакции на новые объекты того же класса и рассматривается как форма зрительного категоризационного обучения.

В модели бусиничного пола (Рис.3) в качестве несъедобных объектов используются 100 и более приклеенных к полу бусин разных цветов, диаметром 1–4 мм. Обучение на бусиничном полу не требует тонкого зрительного различения, так как бусины заметно отличаются от рассыпанного между ними корма. Несмотря на это, в начале сессии обучения число ошибок (клевков бусин) также достигает 50% и снижается к концу сессии. Такое поведение, как и в модели габитуации, направляется врожденной склонностью цыплят в первые дни жизни исследовать мелкие предметы, представляющие потенциально пищевые объекты, и запоминать их характеристики. Общее число клевков бусин за одну сессию, как правило, не превышает 20, что составляет незначительную долю от общего количества бусин. Тем не менее в результате обучения происходит подавление пищедобывательного поведения по отношению ко всем бусинам, находящимся на полу камеры. Иными словами, обучение в данной модели приводит к генерализации поведения избегания на все бусины, включая те, которые цыплята не пробовали клевать. Критерием формирования зрительной категории в модели быстрого категоризационного обучения «бусиничный пол» является не простое снижение числа клевков по бусинам, а перенос поведения на новые объекты, принадлежащие к тому же классу, объединенных общими признаками. В задаче, где цыпленку предъявляют одну конкретную бусину определенного цвета или формы (например, связанную с неприятным ощущением), память формируется о конкретном стимуле и, как правило, не переносится на бусины другого цвета или размера.

В отличие от этого, в модели «бусиничного пола» цыпленок сталкивается с множеством визуально сходных, но не идентичных объектов. После нескольких исследовательских клевков по бусинам цыплята начинают избегать не только те бусины, с которыми они взаимодействовали, но и другие бусины. На основании этого

2.5. Особенности анатомии мозга птиц по сравнению с млекопитающими

Конечный мозг птиц радикально отличается по своей цитоархитектуре и строению от мозга млекопитающих. Эти различия сформировались в результате независимой параллельной эволюции, происходившей в течение более чем 300 миллионов лет (Karten, 2015; Striedter, 2016; Stacho et al., 2020).

Рептилии и птицы – это позвоночные животные, входящие в таксон зауропсиды. Зауропсиды, в свою очередь, принадлежат к более обширной группе позвоночных животных – амниотам. В состав амниот входят также и млекопитающие. Данное эволюционное родство отражается в схожем строении паллиума в эмбриональном развитии зауропсид и млекопитающих. Так, у рептилий паллиум состоит из желудочковой зоны, промежуточной зоны и маргинальной зоны. У птиц и млекопитающих между желудочковой зоной и промежуточной зоной появляется субжелудочковая зона. Желудочковая и субжелудочковая зоны дают начало большинству паллиальных нейронов. Однако во взрослом мозге у зауропсид обнаруживаются существенные различия по сравнению с млекопитающими. Так, у зауропсид паллиум преимущественно ядерный по клеточной организации, тогда как у млекопитающих он в основном слоистый.

Эволюция паллиума амниот объясняется несколькими частично конкурирующими гипотезами. Гипотеза «четырех частей», *Tetrapartite pallium hypothesis*, предполагает, что у общего предка амниот существовали четыре основные паллиальные области - медиальная, дорсальная, латеральная и вентральная. Континуальная гипотеза, *Continuum hypothesis*, напротив, рассматривает паллиальные области птиц не как строго выраженные структуры, а как непрерывную систему областей, организованных вокруг желудочков. Гипотеза эквивалентных связей, *Equivalent circuit hypothesis* предполагает, что паллиум птиц и кора млекопитающих могут обладать схожей структурой связей, даже если эти элементы имеют разную морфологическую организацию (Zaremba et al., 2025).

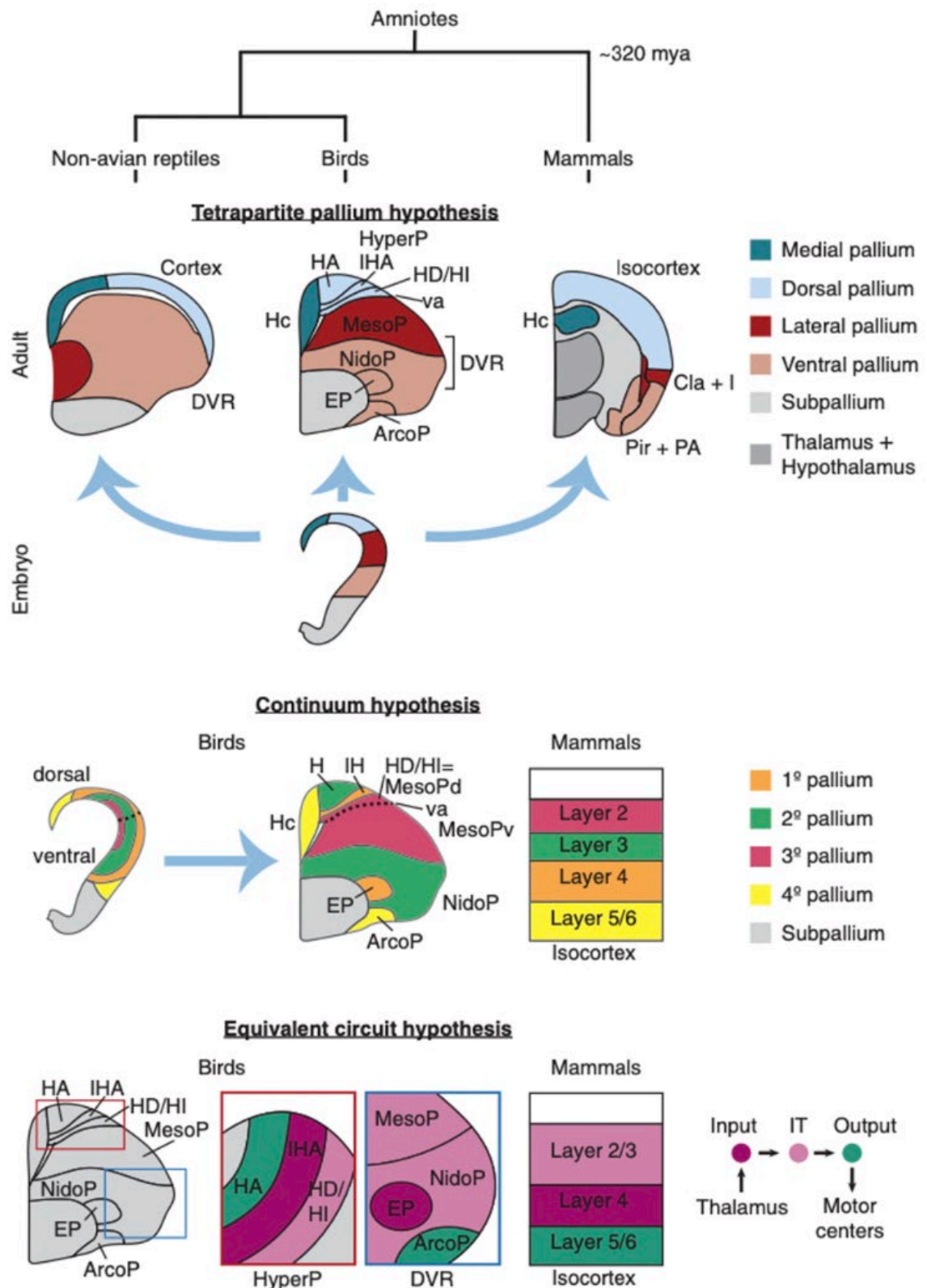


Рисунок 4. Некоторые гипотезы эволюции паллиума амниот. Муа – миллионов лет назад; DVR – дорсальный желудочковый гребень; Hc – гиппокамп; HyperP – гиперпаллиум; HA – апикальный гиперпаллиум; IHA – промежуточный апикальный гиперпаллиум; HD/HI –

плотноклеточный и вставочный гиперпаллиум; *va* – валлекула; *NidoP* – нидопаллиум; *MesoP* – мезопаллиум; *EP* – энтопаллиум; *ArcoP* – аркопаллиум; *Cla* – ограда, клауструм; *I* – инсулярная кора; *Pir* – пириформная кора; *PA* – паллиальная миндалина. *Tetrapartite pallium hypothesis*: выделены четыре области паллиума: медиальная (*medial*), дорсальная (*dorsal*), латеральная (*lateral*) и вентральная (*ventral*); *Subpallium* – субпаллиум; *Thalamus+Hypothalamus* – таламус+гипоталамус. *Continuum hypothesis*: эмбриональное развитие цыпленка. Области окрашены в соответствии с их функциональной ролью: первичный паллиум получает таламический вход; вторичный и третичный паллиум участвуют в обработке поступающей информации; четвертичный паллиум посылает выходные проекции к стволу мозга. *H* – гиперпаллиум; *MesoPd/v* – дорсальный/вентральный мезопаллиум. *Equivalent circuit hypothesis*: области окрашены в соответствии с их гомологичными структурами у птиц и млекопитающих. *Motor center* – моторные области. *IT* – внутренние корковые нейроны; *OUTPUT* – эфферентный корковый нейрон; *INPUT* – афферентные нейроны, принимающие информацию от нижележащих областей мозга (Адаптировано из: Zaremba et al., 2025).

Головной мозг амниот состоит из двух основных отделов: паллиума и субпаллиума. У птиц паллиум состоит из четырех основных отделов – гиперпаллиум, мезопаллиум, нидопаллиум и аркопаллиум, а также обонятельной области, гиппокампа и паллиальной миндалины. У млекопитающих паллиум подразделяется также на четыре основных области – дорсальный паллиум, из которого образуется преимущественно неокортекс, медиальный паллиум (гиппокамп), латеральный паллиум, который участвует в формировании обонятельной коры и части миндалины и вентральный паллиум, играющий ведущую роль в формировании ограды мозга и части миндалины. Субпаллиум у обоих классов подразделяют на два основных отдела: стриатум (полосатое тело) и паллидум (бледный шар; рис. 4).

Как у млекопитающих, так и у птиц количество ассоциативных нейронов конечного мозга, по-видимому, является косвенным показателем способности к сложному когнитивному поведению (Herculano-Houzel, 2009, 2011; Kverková et al., 2022). Однако если у млекопитающих нейроны формируют слоистый неокортекс, возникающий из дорсального паллиума, то у птиц нейроны образуют структурно и

онтогенетически отличный дорсальный желудочковый гребень (DVR), возникающий из вентрального паллиума (Reiner et al., 2004; Jarvis et al., 2005; Karten, 2015; Güntürkün, Bugnyar, 2016).

DVR – самая крупная единица паллиума птиц, выделяемая на основе молекулярно-генетических и гистологических признаков. Одним из важнейших компонентов дорсального желудочкового гребня является каудолатеральный нидопаллиум, или NCL (nidopallium caudolaterale; Kröner, Güntürkün, 1999; Farries, 2001; Fernández et al., 2020; Zemel et al., 2023).

NCL играет центральную роль в различных высших когнитивных функциях птиц, включая рабочую память, обработку правил, моторное планирование и принятие решений (Rose, Colombo, 2005; Veit, Nieder, 2013; Veit et al., 2014; Veit et al., 2015; Nieder, 2020). В исследованиях на голубях показано, что инактивация NCL может нарушать эти процессы. NCL играет также критическую роль в поведенческой гибкости, проявляемой в сложных когнитивных задачах (Mogensen, Divac, 1982, 1993; Gagliardo et al., 1996, 1997; Güntürkün, 1997; Hartmann, Güntürkün, 1998; Helduser, Güntürkün, 2012). На основании данных, полученных в этих исследованиях, сформулирована гипотеза о том, что область NCL мозга птиц является функциональным эквивалентом префронтальной коры (ПФК) млекопитающих (Güntürkün, 2005; Moll, Nieder, 2015; Nieder, 2017, 2023).

Область NCL не имеет ярко выраженных границ, и ее обычно определяют путем иммуногистохимического окрашивания по тирозингидроксилазе – ферменту, который лимитирует скорость биосинтеза дофамина и норадреналина, превращая тирозин в диоксифенилаланин (ДОФА; Divac, Mogensen, 1985; Kröner, Güntürkün, 1999). Показано, что для NCL характерны более плотные дофаминергические проекции по сравнению с соседними нидопаллиальными областями. Эта нейрохимическая характеристика также указывает на сходство NCL с префронтальной корой (Divac, Mogensen, 1985; von Eugen et al., 2020; Kersten et al., 2022). Иммуногистохимический анализ (окрашивание по тирозингидроксилазе)

позволяет выделить три зоны NCL (дорсальная, медиальная и вентральная) у врановых и других певчих птиц, в то время как у голубей область NCL однородна (von Eugen et al., 2020; Kersten et al., 2022). Дорсальная часть NCL (NCLd) ярко выражена у представителей хищных певчих птиц, таких как вороны, сойки, галки, сороки и вóроны (Iwaniuk, Hurd, 2005; Mehlhorn et al., 2010). Кроме того, абсолютное число нидопаллиальных нейронов у ворон примерно в девять раз выше, чем у голубей или кур (Rehkämper et al., 1991; Ströckens et al., 2022). Рядом исследователей было высказано предположение, что такое большое количество ассоциативных нейронов у врановых птиц по сравнению, например, с голубями, может быть движущей силой для планирования и формирования их сложного поведения, в том числе орудийного (Hunt, 1996; Bird, Emery, 2009; Kabadayi, Osvath, 2017; Ströckens et al., 2022). Таким образом, несмотря на различия на макро- и микроуровне, NCL у разных видов птиц сохраняет общие нейрохимические и функциональные характеристики, позволяющие рассматривать эту область как важнейший ассоциативный центр переднего мозга, функционально сопоставимый с префронтальной корой млекопитающих.

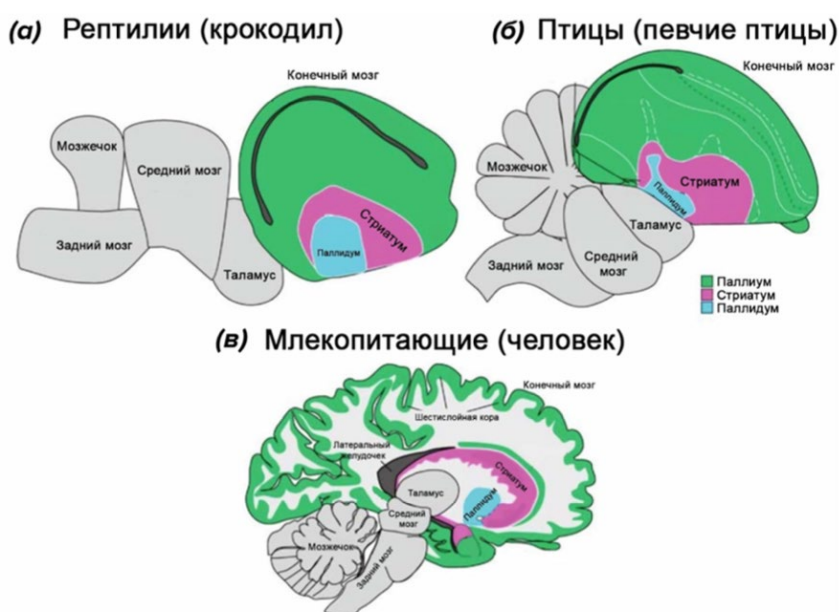


Рисунок 5. Сопоставление организации конечного мозга взрослых амниот: рептилий (а), птиц (б) и млекопитающих (в). Показаны сагиттальные срезы; цветом выделены ключевые

компоненты: паллиум (зеленый), стриатум (розовый) и паллидум (голубой). Серым показаны таламус, средний и задний мозг, мозжечок. Адаптировано из (Jarvis et al., 2005).

2.6. Особенности зрительной системы птиц

Зрительная система птиц по строению сходна со зрительной системой млекопитающих. Однако существуют и различия на всех уровнях, начиная с периферического отдела. Так, в сетчатке птиц четыре типа колбочек, в то время как у млекопитающих только три. Благодаря дополнительному типу колбочек, птицы чувствительны к ультрафиолетовому спектру, помимо красного, зеленого и синего. Плотность колбочек в сетчатке у дневных птиц выше, чем у ночных птиц, в сетчатке которых преобладают палочки (Höglund et al., 2019). В сетчатке большинства видов птиц присутствует фовеа, или ямка, – область с высокой плотностью фоторецепторов и ганглиозных клеток, используемая для тонкого зрительного анализа (Fite, Rosenfield-Wessels, 1975). Такая организация сетчатки повышает пространственное и временное разрешение зрительного восприятия (Bringmann et al., 2018).

Рядом с фовеа расположены области, в которых преобладают красные или желтые колбочки – красное и желтое поля. Эти поля проецируются на разные структуры мозга: от желтого поля начинается таламофугальная проекция, от красного – тектофугальная (см. ниже). Такая организация зрительных путей позволяет анализировать зрительный сигнал разными способами (Nalbach et al., 1990; Letelier et al., 2004; Clark, Colombo, 2022). Красное поле фовеа обеспечивает зрение с высоким разрешением в бинокулярном поле зрения и играет ведущую роль в обеспечении точного направления клюва в цель. Желтое поле ассоциировано с монокулярным боковым зрением и играет роль в восприятии далеко расположенных стимулов.

От сетчатки информация попадает в зрительные структуры мозга по двум путям – тектофугальному и таламофугальному зрительным путям (Рис. 6). Эти два зрительных потока у птиц разделяются сразу после сетчатки, в то время как у

млекопитающих фактическое разделение зрительной информации происходит в областях V1 и V2.

Тектофугальный путь мозга птиц гомологичен вентральному пути мозга млекопитающих (путь «что»; Stacho et al., 2016). Путь «что» проходит у млекопитающих через нижнюю височную кору, которая вовлечена в формирование воспоминаний о событиях («что произошло?»; Ocklenburg, Güntürkün, 2012). У птиц зрительная информация поступает от сетчатки в структуру среднего мозга – тектум, далее в круглое ядро таламуса и затем в основную проекционную зону тектофугального пути – энтопаллиум. Энтопаллиум анатомически и функционально схож с экстрастриарной корой приматов (Scarf et al., 2016; Xiao, Frost, 2009). Нейроны энтопаллиума связаны с ассоциативными областями мозга, такими как *nidopallium frontolaterale* (NFL), *mesopallium ventrolaterale* (MVL) и *nidopallium intermediale pars lateralis* (NIL) (Stacho et al., 2016). MVL – область, которая получает проекции от энтопаллиума, – также сравнивают с экстрастриарной корой приматов (V2 и V4). Нейроны MVL кодируют простые признаки объектов, такие как движение и цвет (Stacho et al., 2016). Кроме того, считается, что MVL накапливает категориальную информацию о стимулах (Azizi et al., 2019). Тектофугальный путь играет доминирующую роль в детальной оценке объектов или различных паттернов у птиц с латерально расположенными глазами и играет ведущую роль в категоризации объектов.

Таламофугальный путь у птиц гомологичен дорсальному пути мозга млекопитающих (путь «где»; Stacho et al., 2016). Путь «где» связан с восприятием пространственного положения стимулов («где произошло?»; Ocklenburg, Güntürkün, 2012). У птиц зрительная информация от сетчатки проходит через коленчатое ядро дорсальной части таламуса в зрительное возвышение, вульст (Wulst) – многослойную структуру, которая содержит области обработки как зрительной, так и соматосенсорной информации (Bischof et al., 2016; Clark, Colombo, 2020). Wulst состоит из четырех слоев: НА (*Hyperpallium apicale*), ИНА

(Hyperpallium interstitiale apicalis), HI (Hyperpallium intercalatum), HD (Hyperpallium densocellulare). Таламофугальный путь у птиц с латерально расположенными глазами в большей степени связан с обработкой отдаленных стимулов, воспринимаемых в монокулярном поле зрения (Budzynski, Bingman, 2004), и их пространственной локализацией (Bischof et al., 2016; Watanabe et al., 2011). Из вульста проекции поступают в NFL.

Оба зрительных пути – таламофугальный и тектофугальный – конвергируют в медиальном мезопаллиуме (mesopallium ventrolaterale, MVL; Atoji, Wild, 2012).

Таким образом, информация об общих характеристиках категории (цвет, форма и т.д.) попадает в высшие интегративные и аналитические области мозга по тектофугальному пути (Lombardi, 2007; Zentall et al., 2008). Пространственные характеристики (относительное положение, движение, скорость и т.д.) попадают в высшие отделы мозга по таламофугальному пути (Güntürkün et al., 2018).

Каждый из зрительных путей имеет свою специализацию. В экспериментах на голубях показано, что вклад таламофугального пути проявляется преимущественно в пространственных задачах, тогда как тектофугальный путь специализирован на распознавании паттернов (Clark, Colombo, 2022). Принято считать, что тектофугальный, но не таламофугальный, путь участвует в процессах зрительной категоризации (Clark, Colombo, 2022). Вместе с тем, Wulst, паллиальная область таламофугального пути, вовлекается во многие формы зрительного обучения, в том числе сложные. Так, область Wulst является критичной для решения задачи реверсивного обучения у голубей (Shimizu et al., 2010). Транскрипционная активация в структурах Wulst наблюдается при зрительном импринтинге у новорожденных цыплят (Cherepov et al., 2022) и при зрительно направляемом пищевом поведении 6-дневных птенцов мухоловки-пеструшки (Korneeva et al., 2017).

Таким образом, хотя тектофугальный путь традиционно связывают с распознаванием паттернов и категоризацией объектов, данные об активности Wulst

указывают на возможный вклад таламофугальной системы в сложные формы зрительного обучения.

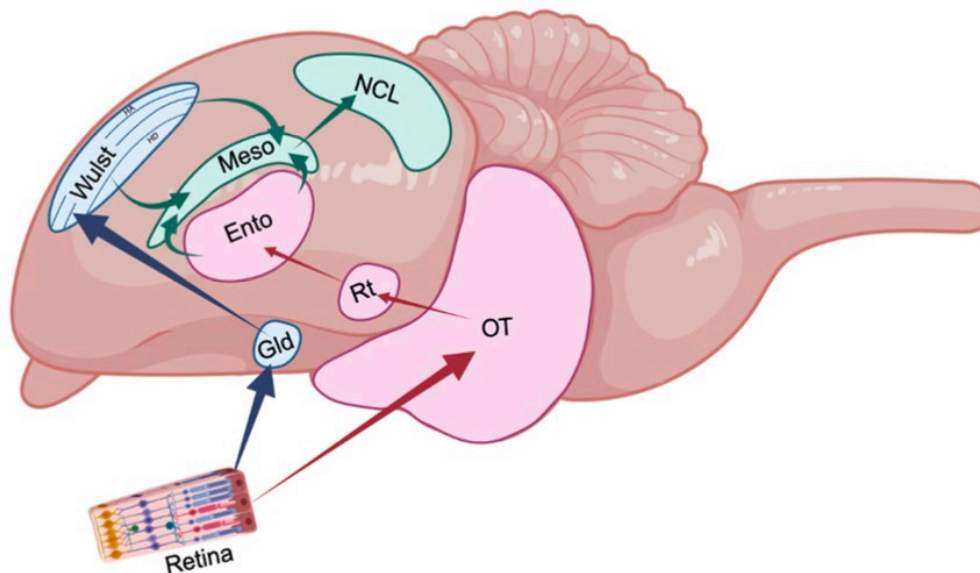


Рисунок 6. Схематическое изображение двух основных зрительных путей у птиц. Таламофугальный путь изображен синими линиями. Тектофугальный путь изображен красными линиями. Gld – коленчатое ядро таламуса; Rt – nucleus rotundus; Wulst – зрительное возвышение конечного мозга, гиперпаллиум; HA – апикальный гиперпаллиум; HD – плотноклеточный гиперпаллиум; NCL – каудолатеральный нидопаллиум; Optic tectum (OT) – зрительная крыша среднего мозга; Ento – энтопаллиум; Meso – мезопаллиум; Retina – сетчатка.

2.7. Области мозга птиц, вовлеченные в зрительную категоризацию

Центральная часть зрительной системы птиц, как и мозг в целом, обладает ядерным типом организации, то есть состоит из плотно сгруппированных клеток и принципиально отличается от шестислойного неокортекса млекопитающих (Jarvis et al., 2005; Reiner et al., 2004; Briscoe et al., 2018). Однако, несмотря на глубокое морфологическое различие, птицы демонстрируют когнитивные, в том числе категоризационные способности, сопоставимые со способностями млекопитающих (см. выше).

Роль энтопаллиума в категоризации

Энтопаллиум – одна из двух основных зрительных областей мозга птиц, которую сравнивают с некоторыми участками экстрастриарной коры приматов. Энтопаллиум, как и нижняя височная кора (IT) приматов, практически не имеет ретинотопического картирования, но содержит нейроны с большими рецептивными полями (Gross et al., 1972, 1993; Gu et al., 2002), которые участвуют в обработке движения и паттернов (Johnston, Colombo, 2019). Также известно, что некоторые области энтопаллиума проявляют активность в ответ на вознаграждение подкрепляемого стимула (Anderson et al., 2020).

У птиц в задачах зрительной категоризации доминирует левое полушарие (Vallortigara, Andrew, 1994; Vallortigara, 2000; Yamazaki et al., 2007). Так, активность нейронов энтопаллиума левого полушария выше, чем правого, при предъявлении категоризационной задачи голубям. Как только некоторые стимулы начинают ассоциироваться с вознаграждением, эта асимметрия существенно возрастает. Более успешная категоризация левополушарным тектофугальным зрительным потоком может приводить к доминированию левого полушария над нижележащими двигательными структурами через систему обратной связи, связанную с получением вознаграждения (Verhaal et al., 2012).

В ранних работах Watanabe было показано, что повреждение энтопаллиума у птиц приводит к нарушению способности категоризовать объекты (Watanabe, 1991, 1992, 1996). Так, после повреждения энтопаллиума сохранялась способность различать экологически значимые категории, тогда как способность к распознаванию искусственных объектов падала. Иными словами, поражение энтопаллиума вызывает «категориально-специфическую агнозию», особенно в отношении категорий, которые не являются экологически важными для птиц или являются новыми (неусвоенными или несформированными) категориями.

Таким образом, нейроны энтопаллиума, по-видимому, кодируют категориальную информацию, не ограничивающуюся только зрительной

составляющей, но и включающую информацию о вознаграждении (Johnston et al., 2017; Watanabe, 1991; 1992; 1996).

Роль мезопаллиума

Мезопаллиум представляет собой крупный отдел паллиума птиц, включающий несколько анатомически и функционально различающихся областей. Особое значение для обработки зрительной информации имеют области мезопаллиума, связанные с таламофугальной и тектофугальной зрительными системами, благодаря чему мезопаллиум может обеспечивать интеграцию информации, поступающей по различным зрительным путям. Одной из наиболее изученных в связи со зрительной категоризацией областей является вентролатеральный мезопаллиум (*mesopallium ventrolaterale*, MVL).

Другой функционально значимой областью мезопаллиума является промежуточный медиальный мезопаллиум (*intermediate medial mesopallium*, IMM), выделенный по функциональной активности и подробно изученный у новорожденных цыплят (Horn, 2004). В отличие от MVL, роль IMM исследована преимущественно в моделях раннего обучения и формирования памяти, прежде всего зрительного импринтинга и пассивного избегания. Показано, что IMM вовлекается в формирование и хранение приобретенной зрительной информации и является одной из ключевых паллиальных областей, связанных с пластическими изменениями при раннем обучении (Rose, 2000; Horn, 2004; Tiunova et al., 2019). Таким образом, различные области мезопаллиума могут участвовать как в обработке и категоризации зрительных признаков, так и в пластических процессах, обеспечивающих формирование нового зрительного опыта.

Роль MVL в категоризации

MVL – это зрительная область, которая получает проекции от энтопаллиума и области Wulst (Watanabe, 1991; 1992; 1996). Благодаря данным, полученным при регистрации активности отдельных нейронов в MVL, известно, что нейроны в MVL

кодируют, как и энтопаллиум, категоризационно-значимые стимулы, однако, по мнению авторов, более сложным способом (Koenen et al., 2016; Azizi et al., 2019; Anderson et al., 2020). MVL участвует в комбинированной обработке формы, цвета и движения, что дает основание сравнивать его с такими областями зрительной экстрастриарной коры приматов, как V2 и V4 (Stacho et al., 2016).

Обе области – энтопаллиум и MVL – вовлечены в формирование новых категорий. При этом MVL связан преимущественно с кодированием и категоризацией зрительных характеристик стимулов, в то время как энтопаллиум, помимо кодирования зрительной информации, вовлечен в систему вознаграждения (Anderson et al., 2020).

Взаимосвязь энтопаллиума, MVL и NCL

Энтопаллиум связан реципрокными проекциями как с NCL (Kröner, Güntürkün, 1999), так и с MVL (Krützfeldt, Wild, 2005).

Андерсон и соавторы показали, что области энтопаллиума и MVL больше вовлечены в зрительную категоризацию (например, картин Моне и Пикассо), в то время как нейроны NCL, вероятно, вовлечены в кодирование информации о вознаграждении стимула (Anderson et al., 2020). По данным этой научной группы, нейроны энтопаллиума и NCL демонстрируют сильное левополушарное доминирование при категоризации, в то время как в MVL такой асимметрии нет. Таким образом, все три области (NCL, энтопаллиум, MVL) по-разному вовлечены в одни и те же этапы процесса категоризации. Информация о подкрепляемой категории является общей для NCL и энтопаллиума, а о зрительных характеристиках стимула – для MVL и энтопаллиума (Anderson et al., 2020).

Роль NCL в категоризации

NCL считается эквивалентом префронтальной коры млекопитающих. Эти данные подтверждаются особенностями дофаминергических связей и нейронной архитектурой проекций (Güntürkün, 2005). У приматов активность ПФК связывают

в том числе и с процессами категоризации. Так, Фридман и соавторы обучали макак-резусов категоризировать несколько типов объектов в группу «кошка» или «собака» (Freedman et al., 2001; 2003). Макакам предъявляли картинки, на которых совмещали изображение кошек и собак. Макаки относили к категории «кошка» стимулы, на которых большую часть изображения занимала кошка, и к категории «собаки», если большую часть изображения занимала собака. Авторы обнаружили, что активность ПФК внутри категории «кошка» и «собака» была одинаковой, но при этом активность была разной между двумя категориями, что указывает на участие ПФК в оценке категории и сопоставлении стимула с вознаграждением. Кирш и соавторы обучали голубей схожей по структуре задаче и обнаружили, что после того, как птицы выявили структуру задачи, повышенная активность NCL возникала при отнесении объектов к разным категориям и при подкреплении одного из них (Kirsch et al., 2009). Таким образом, NCL, так же как и ПФК, вовлечен в формирование связи «стимул – вознаграждение».

Роль НР в категоризации

Гиппокампальная формация (НР) птиц играет важную роль в обработке пространственной информации, формировании пространственной памяти и анализе контекста. У новорожденных цыплят показано вовлечение гиппокампа в кодирование геометрических характеристик окружающего пространства и в пространственную навигацию (Mayer et al., 2018; Morandi-Raikova, Mayer, 2021, 2022). Обучение новым пространственным задачам сопровождается индукцией немедленных ранних генов в гиппокампе птиц (Mayer et al., 2010). Таким образом, хотя гиппокамп не рассматривается как специализированная область зрительной категоризации, его участие в обработке контекстуальной информации и формировании нового опыта позволяет предполагать его вовлечение в контекстуальные и пространственные компоненты категоризационного обучения.

Роль медиального стриатума

Медиальный стриатум (MSt) относится к субпаллиальным структурам переднего мозга птиц и участвует в сенсомоторной интеграции и регуляции поведенческого ответа. У птиц показано его вовлечение в процессы обучения, связанные с приобретением и последующим извлечением ассоциативной памяти, а также в обработку зрительных характеристик стимулов, в том числе цветовых (Izawa et al., 2001; Yanagihara et al., 2001). Таким образом, MSt может быть вовлечен в сенсомоторные и ассоциативные компоненты категоризационного обучения, связывающие зрительную информацию с выбором соответствующего поведенческого ответа.

Таким образом, электрофизиологические и иммуногистохимические исследования позволили выявить ряд структур мозга, вовлеченных в категоризационное обучение и демонстрирующих сходные закономерности активации у разных видов птиц.

2.8. Латерализация зрительных процессов в мозге птиц

К настоящему времени известно, что как у цыплят, так и у голубей левое полушарие доминирует при различении мелких зрительных деталей, формировании правил и категоризации зрительных стимулов, в то время как правое полушарие больше связано с пространственным и социальным обучением (Rogers et al., 2007; Daisley et al., 2009; Manns, Güntürkün, 2009; Rugani et al., 2015). Подобное асимметричное распределение функций принято называть латерализацией.

Мозг птиц является адекватной моделью для изучения зрительной латерализации, поскольку зрительные нервы у птиц практически полностью пересекаются, так что информация от левого глаза попадает преимущественно в правое полушарие и наоборот. Таким образом, временное закрытие одного глаза (например, путем закрытия колпачком или заклеивания клейкой лентой) позволяет исследовать полушарную специализацию, а также динамику обучения при монокулярном приобретении опыта.

Впервые функциональная асимметрия мозга цыплят (*Gallus gallus domesticus*) была исследована в работах Роджерс и Энсона. Авторы показали, что такие фармакологические агенты как циклогексимид или глутамат нарушали обучение 2-дневных цыплят в модели «гравийного пола» при введении в левое, но не в правое полушарие мозга (Rogers, Anson, 1979). В других экспериментах при обучении цыплят в модели «гравийного пола» над экспериментальной камерой перемещали бумажную модель в виде силуэта хищной птицы. Было показано, что цыплята использовали преимущественно правый глаз для пищевого поведения, а левый – для слежения за «хищником». Таким образом, левое полушарие обеспечивало поиск пищи и клевание, в то время как правое полушарие контролировало положение хищника над головой (Rogers et al., 2004). Кроме того, при монокулярном обучении было показано, что цыплята, использующие правый глаз, совершают в процессе обучения меньше ошибок, чем использующие левый глаз (Rogers et al., 2007). Как предполагают авторы, эти различия могут быть связаны с тем, что левое полушарие преимущественно связано с процессами категоризации, в то время как правое полушарие, ассоциированное с обнаружением потенциально значимых стимулов, лишь направляет поведение к исследованию незнакомых объектов (гравия).

В модели «бусиничного пола» не было выявлено различий в успешности обучения при использовании только правого или только левого глаза. Однако при тестировании через 24 часа после монокулярного обучения было обнаружено, что опыт, приобретенный при использовании левого глаза, может быть извлечен при использовании «необученного» правого глаза, но не наоборот (Анохин, Тиунова, 1996). Таким образом, информация, приобретенная через систему левого глаза (правого полушария), становится доступна «необученной» системе правого глаза (левому полушарию). Этот интерокулярный, или межполушарный, перенос происходит между 18 и 24 часами после обучения и имеет однонаправленный

характер, что указывает на латерализацию процессов категориального обучения в мозге цыплят.

Несмотря на вышесказанное, различия между левым и правым полушариями слишком сложны, чтобы их можно было обобщить простой дихотомией. Контроль левого полушария, вероятно, необходим для оценки стимула (например, отнесения его к определенной категории) и последующего выбора соответствующего поведения. Однако первоначальное обнаружение стимула часто осуществляется преимущественно правым полушарием, после чего активность левого полушария может контролировать его дальнейшую оценку. В то же время левое полушарие способно определить соответствующие свойства стимула, которые затем используются при поиске этого стимула при активности как правого, так и левого полушария. Механизм переключения работы между правым и левым полушариями при этом остается неясным (Güntürkün et al., 2020).

2.9. Взаимодействие полушарий

Анализ объектов и событий в мозге может происходить с использованием различных стратегий. Одна из них основана на детальном анализе ключевых перцептивных признаков. Другая основана на глобальной обработке сенсорной информации, включая ассоциативные и функциональные связи между стимулами. При этом оба полушария могут обрабатывать как локальную, так и глобальную информацию в зависимости от контекста. Тем не менее, несколько исследований на птицах показывают, что левое полушарие в основном вовлечено в обработку локальной информации, а правое – в обработку глобальной информации (Vallortigara, Rogers, 2005; Yamazaki et al., 2007).

В случае противоречия между информацией, поступившей в правое и левое полушарие, может возникнуть явление, названное «межполушарным конфликтом» (Бериташвили, Чичинадзе 1937; Ünver, Güntürkün, 2014). В этой работе голубей монокулярно обучали в задаче зрительной категоризации, основанной на цветовой дискриминации стимулов (forced-choice color discrimination task). В задаче

использовали две категории стимулов, которые предъявляли в поле зрения либо левого, либо правого глаза, т.е. каждому полушарию предъявляли собственный набор стимулов. Затем птиц тестировали бинокулярно, предъявляя комплексные стимулы, скомбинированные из стимулов правого и левого полушария. В случае, если оба стимула принадлежали к подкрепляемой категории, птицы реагировали на подобный «суперстимул» быстро. Если комплекс состоял из подкрепляемого и неподкрепляемого стимулов, то выбор вызывал значительную задержку проявляемой поведенческой реакции. В результате в таких ситуациях голуби преимущественно ориентировались на информацию, полученную левым полушарием. Аналогичные данные были получены также на голубях, при монокулярной категоризации стимулов с изображением кошек и собак и бинокулярном тестировании (Manns, 2021). Таким образом, было показано, что в принятии решения о принадлежности стимула к той или иной категории у голубей доминирует левое полушарие.

Подобные исследования проводили и на цыплятах. Цыплят обучали в модели зрительного импринтинга и затем тестировали. При тестировании цыплятам предъявляли либо тот же объект, на который проводили импринтинг, либо объект с измененными деталями. Тестирование проводилось монокулярно, т.е. перед тестированием цыплятам закрывали правый или левый глаз. Было обнаружено, что цыплята с открытым левым глазом замечали даже небольшие изменения в импринт-объекте. При тестировании с открытым правым глазом они замечали только большие изменения в (Vallortigara, Andrew, 1991). На основании этих данных авторы предположили, что левое полушарие преимущественно связано с категоризацией стимулов и, соответственно, детектирует только большие категориальные различия между стимулами, тогда как правое полушарие, связанное с детальным анализом зрительной информации, детектирует даже небольшие различия. Такая латерализация функций согласуется с данными, показывающими, что цыплята отличают знакомых конспецификов от незнакомых,

когда видят их левым глазом, но не правым (Vallortigara, Andrew, 1994). В целом, имеющиеся в литературе данные указывают на выраженную латерализацию ряда функций мозга птиц, прежде всего связанных со зрительно опосредованным обучением.

2.10. c-Fos как маркер долговременной пластичности

Одним из ключевых подходов к изучению нейрональных механизмов обучения и долговременной пластичности является анализ экспрессии немедленных ранних генов (immediate early genes, IEG), в том числе гена c-fos. Экспрессия РНК и белка c-fos используется как индикатор нейрональной активации и последующих процессов, связанных с перестройкой нейронных сетей (Hoffman et al., 1993). Белок c-Fos является транскрипционным фактором, который входит в состав комплекса AP-1 и регулирует экспрессию генов, связанных с синаптической пластичностью, ростом нейритов и долговременными изменениями в нейронных сетях. Его синтез быстро индуцируется вследствие нейрональной активности и активации систем вторичных мессенджеров достигая пика примерно через 90 минут после стимуляции (Kovács, 1998; McReynolds et al., 2018). Важно отметить, что экспрессия c-Fos отражает не просто факт возбуждения нейронов, но и участие этих нейронов в процессах, потенциально ведущих к долговременным изменениям, таким как формирование памяти (Khan et al., 2025). В задачах зрительной категоризации это особенно актуально, поскольку успешное выполнение задачи требует не только восприятия стимулов, но и формирования устойчивых представлений – категорий.

Как было показано в предыдущих главах, паллиум птиц, несмотря на отличия в организации по сравнению с неокортексом млекопитающих, выполняет аналогичные функции в обработке сенсорной информации и реализации сложных когнитивных процессов (Pusch et al., 2023). Зрительная информация у птиц на уровне переднего мозга обрабатывается в структурах гиперпаллиума, мезопаллиума и нидопаллиума (Jarvis et al., 2005). Исследования экспрессии гена c-

fos у птиц показывают, что обучение сопровождается не только повышением общей нейронной активности, но и ее перераспределением между функционально специализированными структурами мозга. В работе Анохина и Роуза (1991) было показано, что обучение цыплят в модели «гравийный пол» вызывает значительное повышение экспрессии генов транскрипционных факторов c-fos и c-jun в переднем мозге, причем уровень активации выше у птиц, обучающихся в этой задаче, чем у животных, воспроизводящих уже выученный навык (Anokhin, Rose, 1991). Аналогичные результаты получены на зебровых амадинах (*Taeniopygia guttata*): при пространственном обучении индукция экспрессии белков транскрипционных факторов c-Fos и ZENK наблюдается в гиппокампе, тогда как при воспроизведении уже выученной задачи уровень активации снижается по сравнению с обучающимися новой задачей птицами, указывая на переход от интенсивной пластической перестройки к более стабильным паттернам функционирования сети (Mayer et al., 2010). Эти данные подтверждают данные о связи экспрессии c-fos не просто с сенсорной или моторной активностью, а именно с процессами формирования памяти и нейрональной пластичности.

Таким образом, ген раннего ответа c-fos и его продукт представляют собой инструмент для исследования механизмов долговременной пластичности в когнитивных задачах варьирующей сложности (Grella et al., 2016; Sherry et al., 2017; Cherepov et al., 2022; McCabe, 2026).

В то же время, данные литературы об экспрессии c-Fos в задаче зрительного категоризационного обучения сравнительно редки и противоречивы (Huber, Aust, 2017).

2.11. Использование ИИ-систем для анализа поведения

Для биологических систем успешность зрительной категоризации напрямую связана с выживанием. В динамично изменяющейся окружающей среде животное должно постоянно обучаться, причем это обучение практически никогда не происходит «с чистого листа», без влияния предшествующего опыта. На процессы

категоризации влияют, с одной стороны, эволюционно сформированные врожденные поведенческие программы, а с другой стороны – накопленный индивидуальный опыт. Сочетание и взаимодействие этих факторов в процессе обучения определяют, какие признаки окажутся значимыми при формировании новых зрительных категорий.

В области искусственного интеллекта зрительная категоризация (классификация изображений и объектов) лежит в основе машинного «зрения». Сближение биологической категоризации и задачи классификации в ИИ в последние годы стало особенно заметным: глубокие нейронные сети используются как инструмент для описания зрительных представлений и сопоставления уровней обработки информации в разных системах (Сох, Dean, 2014; Kriegeskorte, 2015). В ряде работ показано, что искусственные модели могут демонстрировать сходные с биологическими системами закономерности формирования категорий (Greene, Hansen, 2018).

Для понимания принципов и алгоритмов зрительной категоризации необходимо рассматривать не только итоговую успешность распознавания объектов и формирования категории, но и динамику обучения. Отдельный интерес представляет вопрос о гибкости сформированной категории, то есть способности животных включать в нее новые объекты, отличающиеся по визуальным признакам (например, по цвету), но сохраняющие те же функциональные характеристики.

Современные методы искусственного интеллекта и статистического моделирования предоставляют удобный аппарат для формального анализа этих аспектов: (1) как предварительный опыт влияет на формирование зрительной категории, (2) как меняется структура ошибок по мере обучения и (3) какие условия обеспечивают перенос и расширение категории.

2.12. Скрытые марковские модели (НММ) и их применение в анализе поведения

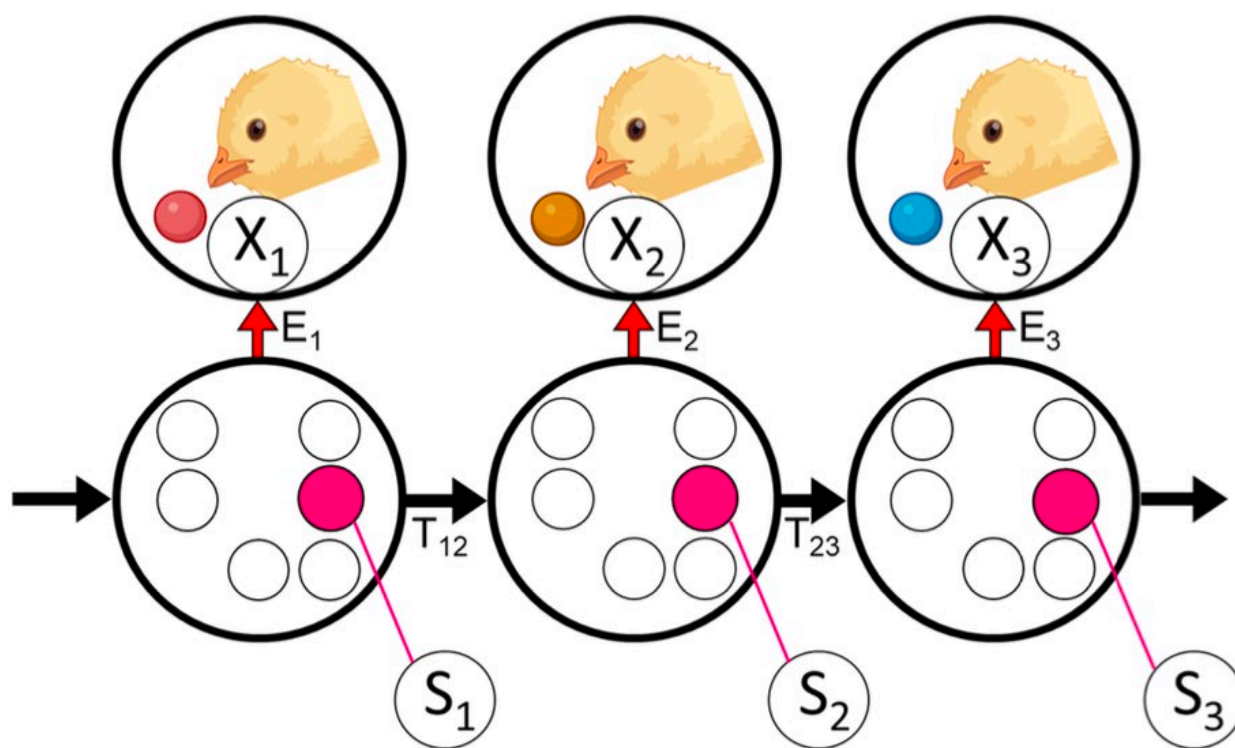


Рисунок 7. Схема переходов в скрытой Марковской модели: S_t – скрытые состояния, x_t – наблюдаемые результаты (поведенческие состояния), T_{ij} – вероятности переходов, E_i – вероятность результата; горизонтальная стрелка – переход, вертикальная стрелка – эмиссия.

Скрытые марковские модели (Hidden Markov Models, HMM) представляют собой класс статистических моделей, предназначенных для анализа последовательных данных, в которых наблюдаемые переменные зависят от скрытых состояний системы. В контексте поведенческих исследований НММ позволяют описывать динамику поведения как последовательность переходов между дискретными состояниями, которые непосредственно не наблюдаются, но могут быть реконструированы на основе измеряемых параметров (например, движений, выборов или реакций).

Такой подход особенно важен для изучения сложных когнитивных процессов, где наблюдаемое поведение является лишь косвенным отражением внутренних состояний организма. В то время как в обычной марковской модели состояние видимо наблюдателю, и вероятности переходов – это единственный параметр, в скрытой марковской модели возможно следить только за переменными,

на которые оказывает влияние данное (скрытое) состояние, то есть за наблюдаемыми состояниями. Каждое скрытое состояние имеет определенное вероятностное распределение среди всех возможных выходных значений. Поэтому последовательность символов, сгенерированная НММ, дает информацию о последовательности состояний.

Рассмотрим общую структуру НММ (Рис. 7). В кругах представлены переменные со случайным значением. Случайная переменная St представляет собой значение скрытой переменной в момент времени t . Случайная величина X – это распределение и множество значений наблюдаемой переменной x_t (значение наблюдаемой переменной в момент времени t). Стрелки на диаграмме символизируют условные зависимости, черный цвет стрелок – переход между внутренними состояниями St и $St+1$, или просто переход (Transition), красный цвет – генерация наблюдаемого состояния x_t внутренним состоянием St (Emission). Из диаграммы становится ясно, что значение скрытой переменной St (в момент времени t) зависит только от значения скрытой переменной $St-1$ (в момент $t-1$), что отражает так называемое свойство Маркова. В то же время, значение наблюдаемой переменной x_t зависит только от значения скрытой переменной St (обе в момент времени t ; Awad, Khanna, 2015).

Для осуществления и оптимизации НММ-анализа могут быть использованы дополнительные статистические и математические методы. Так, алгоритм Баума–Уэлша представляет собой частный случай алгоритма ожидания-максимизации (ЕМ) и используется для оценки параметров скрытой марковской модели на основе наблюдаемых данных (Baum et al., 1970; Dempster et al., 1977). Основное применение этого метода – поиск таких вероятностей переходов между скрытыми состояниями и вероятности эмиссии, которые максимизируют правдоподобие наблюдаемой последовательности. Алгоритм работает итеративно: на шаге ожидания вычисляются вероятности нахождения системы в каждом скрытом состоянии в каждый момент времени с учетом текущих параметров модели, а на

шаге максимизации параметры пересчитываются так, чтобы лучше соответствовать этим оценкам (Bilmes, 1997).

В контексте НММ это позволяет обучать модель без необходимости знать истинную последовательность скрытых состояний, что особенно важно для анализа поведения, где скрытые процессы недоступны прямому наблюдению (Nagaraja, 2006). Благодаря этому алгоритм Баума–Уэлша широко применяется для получения параметров НММ, аппроксимирующих эмпирические данные, включая поведенческие, нейрофизиологические и сенсорные временные ряды (Burr, 2008). Байесовский информационный критерий (Bayesian Information Criterion, BIC) используется для выбора оптимальной модели среди набора кандидатов с различным числом параметров (Schwarz, 1978). В случае скрытых марковских моделей BIC особенно важен при определении числа скрытых состояний, которое заранее неизвестно (Celeux, Durand, 2008; Pohle et al., 2017). Критерий учитывает компромисс между качеством аппроксимации модели (через значение правдоподобия) и ее сложностью (через число параметров), вводя штраф за избыточную параметризацию (Schwarz, 1978; Burnham, Anderson, 2002). Это позволяет избежать переобучения, при котором модель чрезвычайно точно описывала бы обучающие данные, но при этом не проводила бы обобщение на новые. В задачах анализа поведения применение BIC помогает выбрать такую структуру НММ, которая наилучшим образом отражает реальную организацию скрытых состояний, не вводя при этом избыточных, интерпретационно незначимых компонентов (Pohle et al., 2017; McClintock et al., 2020). Ключевым преимуществом НММ является их способность разделять процесс генерации наблюдаемых состояний (эмиссия) и процесс смены скрытых состояний (переход). Это позволяет интерпретировать поведение как результат переключения между различными «стратегиями», каждая из которых характеризуется собственными вероятностными закономерностями. В исследованиях обучения такие стратегии могут соответствовать, к примеру, различным этапам освоения задачи или различным

подходам. В современных исследованиях марковские модели применяются для декомпозиции поведения на последовательности скрытых (внутренних) состояний. Например, в работе Джиа Ли и соавторов (2025), посвященной песням бенгальских амадин (*Lonchura striata domestica*) до и после оглушения, НММ-анализ последовательностей слогов позволил установить, что слуховая система играет решающую роль в установлении контекстной зависимости в переходах между слогами. Так, марковские модели позволяют выявлять скрытую структуру последовательностей поведения (в частности, вокализаций), включая контекст-зависимые переходы между поведенческими актами, которые невозможно обнаружить при использовании более простых методов анализа (Lu et al., 2025). В другой статье, Перри и соавторы (2019) использовали НММ для анализа брачного поведения самца большого шалфейного тетерева (*Centrocercus urophasianus*), выделяя скрытые состояния из совокупности брачных демонстраций (strutting) и устанавливая взаимосвязи между ними и внешними факторами, например, различными сигналами со стороны самки. Такой анализ позволил изучить особенности процесса ухаживания в динамике и установить, что брачное поведение – регулируемое динамически, а не фиксированное (Perry et al., 2019). Внимание исследователей в том числе было уделено проверке точности анализа поведения при помощи НММ. Так, в работе Акересолы и соавторов (2024) авторы, используя модель, извлекают навигационное поведение морских птиц из данных GPS-меток. Благодаря наличию эталона (синхронных GPS-данных и реальных поведенческих наблюдений) авторы смогли валидировать модель и установили, что НММ действительно корректно восстановила как дискретные поведенческие состояния, так и динамику поведения птиц (Akeresola et al., 2024). Применение НММ в задачах сенсорного и, в частности, зрительного поведения особенно перспективно, поскольку такие модели позволяют связать изменения поведения с обработкой сенсорной информации. Так, в исследовании по восстановлению зрения у мышей после трансплантации сетчатки Шуто и соавторы использовали НММ для

выделения дискретных поведенческих состояний («покой», «исследование», «навигация») и анализа переходов между ними в задаче «кажущийся обрыв» (visual cliff test). Было показано, что по мере восстановления зрительной функции структура состояний и переходов изменяется, отражая не только сенсорное восприятие, но и обучение и адаптацию поведения (Shuto et al., 2025). Таким образом, скрытые марковские модели представляют собой универсальный инструмент для анализа поведения, позволяющий выявлять скрытую внутреннюю структуру последовательных поведенческих актов, количественно описывать процессы обучения и связывать наблюдаемое поведение с внутренними когнитивными состояниями. Кроме того, НММ позволяют количественно описывать динамику обучения. Это особенно важно в задачах категоризации, где животные могут переходить от простых сенсомоторных реакций к более абстрактным стратегиям обработки информации.

Заключение

Обработка зрительной информации у птиц происходит в областях мозга, которые организованы иерархическим образом (Soto, Wasserman, 2014; Clark, Colombo, 2020; Pusch et al., 2023). Общий процесс перцептивной категоризации и формирования концептов, по-видимому, основывается на выделении признаков зрительного стимула, отнесении этих признаков к формирующимся категориям и концептам на разных уровнях абстракции и затем – выборе поведенческого ответа в соответствии с целью и контекстом поведения. Увеличение числа работ по изучению механизмов категоризации на ранее не исследованных видах животных, в том числе на птицах, и расширение теоретических и экспериментальных подходов позволит в будущем выявить более общий и фундаментальный нейробиологический механизм категоризационного обучения.

3. Материалы и методы

3.1. Животные и условия содержания. Исследование проводили в соответствии с Директивой 2010/63/EU Европейского парламента и Совета Европейского союза о

защите животных, используемых в научных целях. Протокол одобрен Биоэтической комиссией Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (218-ж). В работе использовали птиц обоих полов: домашних цыплят (*Gallus gallus domesticus*), зебровых амадин (*Taeniopygia guttata*) и сизых голубей (*Columba livia*).

3.1.1. Новорожденные цыплята. Однодневных цыплят размещали попарно в алюминиевых пеналах размером $20 \times 25 \times 20$ см при световом режиме 12:12 ч и температуре 28-30°C, с кормом и водой в свободном доступе. Основным кормом служил кукуруз с размером частиц около 2 мм; в отдельных сериях использовали семена чиа или овсяные хлопья. Эксперименты начинали на следующее утро, в возрасте 48 ± 8 ч. За 2 ч до обучения или тестирования корм удаляли из домашних клеток.

3.1.2. Зебровые амадины. Взрослых амадин возрастом около 12 месяцев содержали по одной в клетках размером $45 \times 45 \times 60$ см при световом режиме 12:12 ч и температуре 25 °C, с кормом и водой в свободном доступе. Использовали коммерческий витаминизированный корм для мелких птиц с диаметром зерен 2-4 мм. Перед началом экспериментов птиц в течение нескольких дней приучали к присутствию экспериментатора. Обучение и тестирование проводили в домашней клетке; корм удаляли за 2 ч до сессии.

3.1.3. Сизые голуби. Эксперименты проводили в естественных условиях в местах обитания синантропных стай. Для анализа выбирали особей на периферии стаи, поведение которых можно было непрерывно отслеживать. Для исключения повторного учета фиксировали индивидуальные особенности окраски, морфологические признаки, повреждения и рубцы; птиц без надежно различимых признаков исключали из анализа.

3.2. Общая схема исследования. Работа была направлена на выявление закономерностей быстрого зрительного категоризационного обучения у птиц и определение нейрональных структур, вовлеченных в это обучение. На первом этапе у новорожденных цыплят использовали модель «бусиничного пола», позволяющую в течение одного короткого сеанса формировать новую зрительную категорию несъедобных объектов. Далее анализировали условия ее формирования, включая роль пищевого подкрепления, предварительного ознакомления с экспериментальным контекстом и новизны пищевых объектов; исследовали вклад размера, формы и цвета объектов в обобщение категории; пошагово оценивали динамику обучения с помощью скрытых марковских моделей. Затем адаптировали модель для взрослых зебровых амадин и сизых голубей. На завершающем этапе у цыплят анализировали экспрессию транскрипционного фактора c-Fos в структурах мозга, вовлеченных в зрительное категоризационное обучение.

3.2.1. Экспериментальная модель «бусиничного пола». В экспериментах с цыплятами использовали пластиковую пластину размером 20×25 см с приклеенными бусинами, между которыми равномерно распределяли частицы знакомого корма; их количество приблизительно соответствовало количеству бусин. В зависимости от серии варьировали число, размер, цвет и форму несъедобных объектов. В большинстве экспериментов применяли сферические бусины диаметром 1, 2 или 4 мм, а при исследовании роли формы использовали фрагменты пластиковых палочек размером 1×2.5 мм. Обучение начиналось с момента помещения птицы в экспериментальную камеру. Обучение считалось завершенным после того как птица совершит 80 клевков, после чего ее возвращали в домашнюю клетку. Через 24 ч, если иное не было предусмотрено протоколом серии, проводили тестирование, состоящее из 60 клевков. Птиц, не совершивших в течение 5 мин 20 клевков или 80 клевков в течение 15 минут, исключали из анализа. Последовательность обучения разделяли на четыре блока по 20 клевков, тестирования – на три блока по 20 клевков. Ошибкой считали клевок (касание) по

несъедобному объекту, успешным пробой – клевок по корму. Клевки по пластиковой поверхности и другим частям камеры не учитывали. Последовательные повторные клевки по одной бусине или одной частице корма регистрировали как один. Основной поведенческой переменной было число ошибочных клевков в каждом блоке. Его снижение от первого к последнему блоку обучения рассматривали как показатель формирования новой категории несъедобных объектов, а сохранение низкого числа ошибок через 24 ч – как показатель успешного поддержания категоризационной памяти.

3.3. Анализ необходимых условий для формирования категории у цыплят

Для определения факторов, необходимых для формирования новой категории несъедобных объектов, проводили несколько последовательных поведенческих серий.

3.3.1. Роль предэкспозиции в экспериментальном контексте.

Для проверки того, влияет ли предварительная ассоциация экспериментальной камеры с пищевым подкреплением на последующее категоризационное обучение, экспериментальную группу цыплят за 24 ч до обучения помещали в экспериментальную камеру без бусиничного пола. В этой сессии на полу находились только частицы знакомого корма, и птицам давали совершить 80 клевков. На следующий день тех же животных обучали по стандартному протоколу на бусиничном полу, содержащем бусины (6 цветов) и корм ($n=7$). Контрольных животных ($n=6$) обучали на бусиничном полу без предэкспозиции в экспериментальном контексте.

3.3.2. Роль обучения без пищевого подкрепления.

Для исследования необходимых и достаточных условий для формирования категории, цыплят обучали на бусиничном полу, не содержащем корма. Трём экспериментальным группам птиц дали совершить 5 ($n=7$), 10 ($n=7$) или 20 ($n=8$) клевков по бусинам (бусиничный пол с 5 цветами бусин). Через 24 ч птицам

предъявили тот же бусиничный пол, но с кормом. Контрольная группа (n=11) проходила стандартное обучение и тестирование на полу с бусинами и кормом.

3.3.3. Роль новизны пищевых объектов и возможность параллельного формирования категорий.

В отдельной серии оценивали способность цыплят в течение одного сеанса формировать наряду с категорией несъедобных объектов категорию съедобных объектов, отличавшихся от привычного корма по зрительным признакам. Цыплят экспериментальной группы (n=12) обучали и тестировали на полу с бусинами 6 цветов и незнакомым видом корма (овсяные хлопья). Контрольную группу (n=10) обучали и тестировали на таком же полу с обычным кормом.

3.3.4. Роль контекста.

Для исследования роли новизны контекста в следующем эксперименте цыплят обучали и тестировали в двух разных контекстах: знакомом (домашняя клетка) или новом (камера, отличающаяся от домашней клетки цветом стен и наличием двух новых пластиковых объектов разных цветов). Для нивелирования возможного влияния процесса пересадки и контакта с экспериментатором, процедуры, предшествовавшие обучению и следовавшие за ним, были выровнены между группами. Цыплят, обучавшихся в домашней клетке, за 5 мин до начала обучения брали в руки и сразу возвращали обратно. Цыплят, обучавшихся в новом контексте, за 5 мин до начала обучения переносили в незнакомую экспериментальную камеру. После завершения обучения бусиничный пол удаляли из домашней клетки или экспериментальной камеры. Птиц, обучавшихся в новом контексте, оставляли в экспериментальной камере еще на 5 мин, после чего возвращали в домашнюю клетку. Птиц, обучавшихся в домашней клетке, после удаления бусиничного пола также оставляли в клетке на 5 мин, затем брали в руки и сразу возвращали обратно. Через 24 ч после обучения проводили тестирование. Процедуры, предшествовавшие тестовой сессии и следовавшие за ней, осуществляли по той же схеме, что и при обучении, в соответствии с протоколом,

предусмотренным для каждой экспериментальной группы. В зависимости от сочетания контекстов обучения и тестирования птиц разделили на четыре группы: ДК-ДК (n = 11) – обучение и тестирование в домашней клетке; ДК–НК (n = 12) – обучение в домашней клетке, тестирование в новом контексте; НК–ДК (n = 12) – обучение в новом контексте, тестирование в домашней клетке; НК–НК (n = 9) – обучение и тестирование в новом контексте.

3.3.5. Роль изменения размера объектов.

Для оценки роли размера стимулов использовали сферические бусины трех диаметров: 1 мм (маленькие, S), 2 мм (средние, M) и 4 мм (большие, L). Пол с L содержал бусины пяти цветов, с M и S – шести цветов. Контрольные группы обучали и тестировали на объектах одного размера: L/L (n = 8), M/M (n = 7), S/S (n = 7). Экспериментальные группы обучали на одном размере, а тестировали на другом: L/S (n = 9), M/S (n = 8), S/L (n = 8), S/M (n = 8).

3.3.6. Роль изменения формы объектов.

Для оценки роли формы стимулов использовали два типа несъедобных объектов: сферические бусины диаметром 2 мм и пластиковые палочки размером 1 × 2.5 мм сходных цветовых наборов. Контрольные группы обучали и тестировали на объектах одной формы: бусины-бусины (Bead/Bead; n = 10) и палочки-палочки (Rod/Rod; n = 9); экспериментальные – на объектах разных форм: бусины-палочки (Bead/Rod; n = 10) и палочки-бусины (Rod/Bead; n = 7).

3.3.7. Роль изменения цвета объектов.

В первом эксперименте оценивали способность включения в сформированную категорию бусин нового цвета (Red Orange). Экспериментальную группу обучали на полу 1 (бусины шести цветов, HTML, Табл.2: Light Blue, Millennial Pink, Sea Green, Yellow, Black, Silver), а тестировали на полу 2, содержащем тот же набор и дополнительно бусины цвета Red Orange (n=18). Контрольную группу 1 обучали и тестировали на полу 1 (n=13), контрольную группу 2 – на полу 2 (n=20).

Таблица 2. Наборы цветов бусин, используемые в эксперименте с полной заменой цветов. Цвета обозначены по стандартной палитре HTML.

Набор 1 (HTML)	Набор 2 (HTML)
Seafoam Green	Sea Green
Dark Blue	Light Blue
Red Orange	Millennial Pink
Goldenrod	Yellow
Cornsilk	Silver
White	Black

Затем оценивали возможность переноса сформированной категории на полностью новый цветовой набор. Птиц обучали на бусинах шести цветов (Набор 1) и тестировали на бусинах шести других цветов (Набор 2; n=15; Таблица 2). Контрольную группу обучали и тестировали на исходном цветовом наборе (n=16).

3.3.8. Последовательное предъявление монохромных множеств объектов.

В этой серии экспериментов каждое животное прошло три последовательных сессии обучения, каждая на монохромном полу, содержащем бусины одного цвета.

3.3.8.1. Обучение с кукусом. В первом эксперименте обе группы получали кукус в домашней клетке, и тот же корм использовался во время обучения на монохромных бусиничных полах (оранжевый, синий, желтый). Группе 1 (n=10) бусиничные полы предъявляли в последовательности оранжевый → синий → желтый; группе 2 (n=12) предъявляли в обратном порядке (желтый → синий → оранжевый). Интервал между сессиями составлял 15–25 мин. Через 24 часа после последней сессии обучения цыплят обеих групп тестировали на полу, содержащем бусины трех других цветов (белый, розовый, зеленый).

3.3.8.2. Обучение с чиа. В втором эксперименте обе группы получали семена чиа в домашней клетке и во время обучения. Группе 1 (n=11) бусиничные полы предъявляли в последовательности оранжевый → синий → желтый; группе 2 (n=11)

предъявляли в обратном порядке (желтый → синий → оранжевый). Интервал между сессиями составлял 15–25 мин. Через 24 часа после последней сессии обучения цыплят обеих групп тестировали на полу, содержащем бусины трех других цветов (белый, розовый, зеленый).

3.3.8.3. Добавление объектов желтого цвета. В отдельном эксперименте животных контрольной группы обучали и тестировали на бусиничном полу с набором цветов №1 (n=19; HTML: Light Blue, Millennial Pink, Sea Green, Black, Silver). Для животных экспериментальной группы при тестировании к набору цветов №1 добавили новый цвет бусин (n=21; HTML: Yellow).

Таблица 3. Число животных используемых для анализ необходимых условий для формирования категории у новорожденных цыплят

Роль предэкспозиции в экспериментальном контексте		Роль обучения без пищевого подкрепления		Роль новизны пищевых объектов	
Всего	29	Всего	84	Всего	46
Включено в анализ	13	Включено в анализ	33	Включено в анализ	22
Исключено из анализа	16	Исключено из анализа	51	Исключено из анализа	24
Роль контекста		Роль изменение размера объектов		Роль изменение формы объектов	
Всего	50	Всего	114	Всего	67
Включено в анализ	44	Включено в анализ	63	Включено в анализ	38
Исключено из анализа	6	Исключено из анализа	51	Исключено из анализа	29
Изменение цвета объектов (1)		Изменение цвета объектов (2)		Обучение с кускусом	
Всего	74	Всего	67	Всего	52
Включено в анализ	51	Включено в анализ	31	Включено в анализ	22
Исключено из анализа	23	Исключено из анализа	36	Исключено из анализа	30
Обучение с чиа		Добавление желтого		Итого	
Всего	47	Всего	68	Всего	698
Включено в анализ	22	Включено в анализ	40	Включено в анализ	379
Исключено из анализа	25	Исключено из анализа	28	Исключено из анализа	319

3.4. Адаптация модели для взрослых птиц и сравнение динамики обучения

После описания характеристик модели у новорожденных цыплят ее адаптировали для взрослых птиц других видов.

3.4.1. Новорожденные цыплята

В сравнительной серии использовали пол размером 20×25 см со 110 бусинами диаметром 4 мм пяти цветов и равномерно распределенными частицами кускуса. Цыплят ($n = 20$) обучали индивидуально; в анализ включали только птиц, завершивших сеанс из 80 клевков.

3.4.2. Зебровые амадины

Взрослых зебровых амадин ($n = 26$) индивидуально обучали в домашней клетке на подвесном полу размером 16×17 см со 120 бусинами диаметром 1.5 мм шести цветов; через 90 мин птиц тестировали в одном из трех условий: на том же полу (BF1/BF1), на полу с новым набором цветов (BF1/BF2) либо на полу с более крупными бусинами (BF1/BF3).



Рисунок 8. Голубь в модели бусиничного пола.

Для изучения роли контекста взрослых зебровых амадин обучали на таком же бусиничном полу, что и цыплят (эксп. 3.4.1) либо в домашнем, либо в новом контексте. Домашним контекстом служила индивидуальная клетка, в которой птица содержалась до начала эксперимента. Новым контекстом являлась другая, ранее незнакомая птице экспериментальная клетка с измененным интерьером (другая текстура и цвет стен, помещение новых объектов на присады). Всего в эксперименте использовали 18 птиц, которых разделили на две группы: НК–ДК (n

= 9) для которых обучение проводили в новом, а тестирование в домашнем контексте; ДК–НК ($n = 9$) – обучение в домашнем и тестирование в новом контексте. За 5 минут до начала обучения птиц из группы НК–ДК перемещали из домашней клетки в новую экспериментальную клетку, открывая подвижную стенку между ними. После завершения обучения бусиничный пол убирали, а еще через 5 минут птицу возвращали в домашнюю клетку. Чтобы уравнивать воздействие, связанное с перемещением и птиц, особей, проходивших обучение в домашнем контексте, также беспокоили за 5 минут до начала и через 5 минут после окончания обучения, но не переносили в другую клетку.

3.4. 3. Сизые голуби

Полевые эксперименты проводили в нескольких точках Московского региона (Рис 8; Рис.9). Голубям ($n = 24$) предъявляли пол, аналогичный использованному у цыплят, с кормовой смесью из распространенных зерновых культур, соответствовавшей предполагаемому привычному рациону синантропных птиц. В анализ включали особей, совершивших 80 клевков.

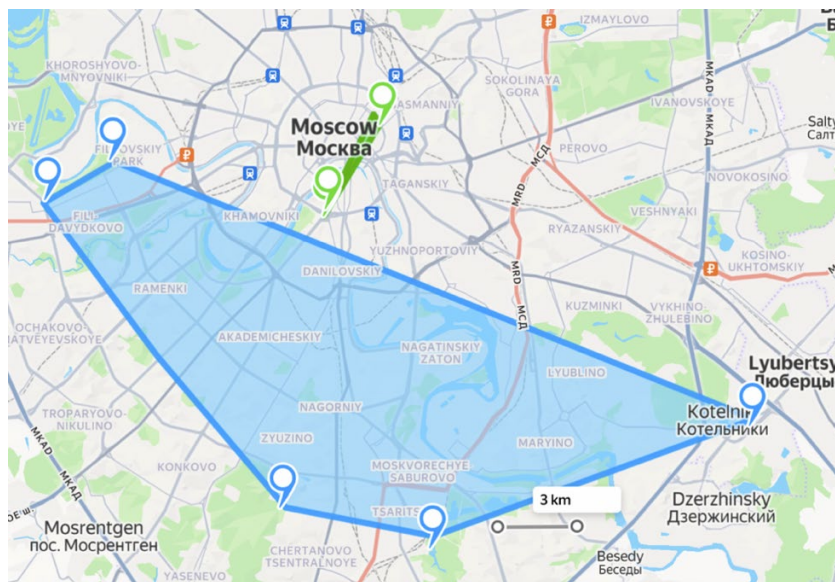


Рисунок 9. Пространственное расположение экспериментальных областей в Москве и Московской области. Области, отнесенные к пригородной области (Suburb), обозначены синим

цветом, а области, расположенные в центральной части города (Downtown) – зеленым. Полигоном показаны приблизительные границы исследуемых областей.

3.4.4. **Согласованность данных при регистрации поведения (Interrater reliability)**

Регистрацию поведенческих актов (клевков) в экспериментах проводили независимо два наблюдателя. Согласованность оценивали отдельно для каждого вида на основании бинарной классификации каждого клевка направленного либо на бусину, либо на корм. Степень согласованности рассчитывали как долю случаев, в которых оценки двух наблюдателей совпадали, от общего числа зарегистрированных клевков:

Доля совпадений, % = (число совпадающих классификаций / общее число зарегистрированных клевков) × 100.

В ходе обучения каждая птица совершала 80 клевков. Таким образом, общее число классифицированных поведенческих актов составило 1600 у цыплят (20 особей × 80 клевков), 3520 у зебровых амадин (44 особи × 80 клевков) и 1920 у голубей (24 особи × 80 клевков).

Таблица 4. Согласованность наблюдателей (Interrater reliability).

Виды птиц	Включено в анализ	Всего клевков	Согласующиеся данные	Согласованность
Цыплята	20	1600	1560	97.5
Зебровые амадины	44	3520	3430	97.44
Голуби	24	1920	1848	96.25

Расхождения между наблюдателями отмечались редко и преимущественно были связаны с тем, что один из наблюдателей не регистрировал отдельные клевки. Согласованность полученных данных была высокой во всех трех выборках и составила 97.50% у цыплят, 97.44% у зебровых амадин и 96.25% у голубей.

Таблица 5. Число животных в каждом эксперименте. Птиц исключали из анализа, если она не совершала 80 клевков в течение 15 минут, независимо от причины.

Цыплята		Зебровые амадины		Голуби		Итого	
Всего	36	Всего	51	Всего	56	Всего	143
Включено в анализ	20	Включено в анализ	44	Включено в анализ	24	Включено в анализ	88
Исключено из анализа	16	Исключено из анализа	7	Исключено из анализа	32	Исключено из анализа	55

3.5. Анализ поведения с использованием скрытых марковских моделей

По видеозаписям поведения цыплят анализировали выбор на каждом шаге обучения. Для каждого клевка фиксировали тип выбранного объекта – корм или бусину, а при ошибке дополнительно регистрировали цвет бусины. Последовательности использовали для построения скрытых марковских моделей, описывающих наблюдаемое поведение как результат смены ненаблюдаемых состояний. Предполагали переходы между состояниями, соответствующими начальному исследованию объектов, частичному снижению числа пробных клевков и устойчивому избеганию бусин. Параметры моделей оценивали алгоритмом Баума–Уэлша, а модель выбирали по информационному критерию BIC.

3.6. Анализ экспрессии c-Fos

Для выявления структур мозга, вовлекаемых в быстрое зрительное категоризационное обучение, анализировали экспрессию белка c-Fos. В этих экспериментах использовали цыплят того же возраста, что и в поведенческих сериях.

В качестве корма использовали пшеничную крупу (кускус) с диаметром гранул около 2 мм. За два часа до начала эксперимента корм удаляли из домашних клеток. Обучение и тестирование проводили в камере, аналогичной домашней

клетке, в которую был помещен «бусиничный пол» (140 бусин, диаметр 4 мм). На пол насыпали тот же корм (кускус).

Птицы были разделены на 5 групп: 3 контрольные и 2 экспериментальные.

Экспериментальные группы. Группа «монохромный пол» (Моно; $n = 11$) обучалась на полу с бусинами одного цвета – желтого. Группа «полихромный пол» (Поли; $n = 13$) обучалась на полу с бусинами пяти цветов: белый, золотой, желтый, красный, фиолетовый. Сразу после окончания сеанса обучения цыплят возвращали в домашнюю клетку, а спустя 90 минут после начала сеанса обучения цыплят декапитировали, извлекали головной мозг и замораживали в парах жидкого азота.

Контрольные группы. Группа «пассивный контроль» (ПК; $n = 10$) находилась в темноте не менее 12-ти часов. Цыплят этой группы брали для декапитации непосредственно из темной камеры. Группа «домашняя клетка» (ДК; $n = 9$) находилась в одном помещении с экспериментальными группами. Цыплят этой группы умерщвляли в светлое время цикла из домашних клеток в светлое время цикла. Цыплят группы «активный контроль» (АК; $n = 9$) брали из домашней клетки, помещали в экспериментальную камеру с кормом, но без бусиничного пола, и давали совершить 80 клевков по корму. Цыплят декапитировали спустя 90 минут после помещения в камеру.

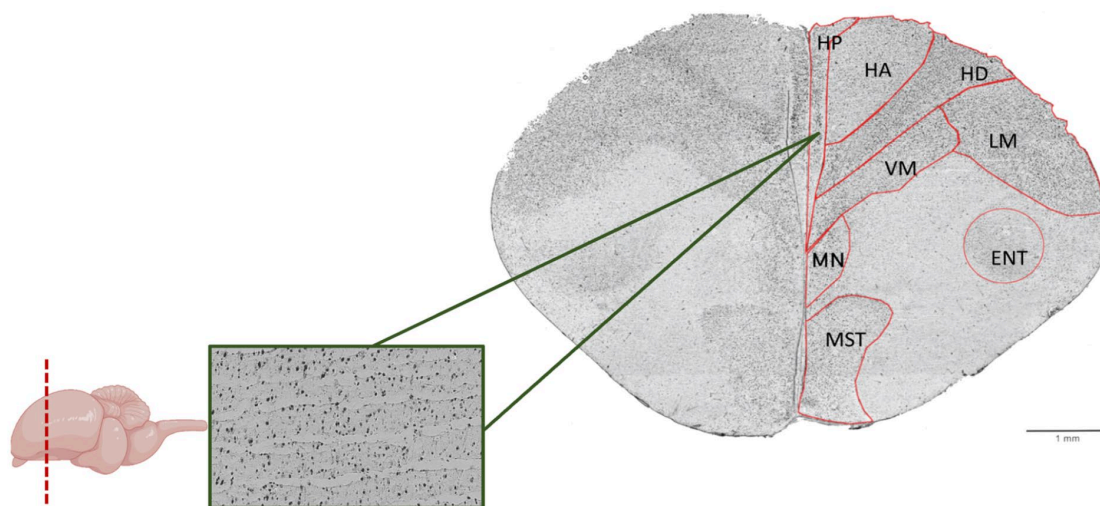


Рисунок 10. Изображение первого уровня мозга цыпленка на трех уровнях масштаба. А: Микрофотография (объектив 10х) фронтального среза мозга цыпленка на уровне *Interaural 6.16*

mm (Puelles et al., 2018); красным выделены следующие области: HP – гиппокамп, HA – апикальный гиперпаллиум; HD – плотноклеточный гиперпаллиум; VM – вентральный мезопаллиум; LM – латеральный мезопаллиум; ENT – энтопаллиум; MN – медиальный нидопаллиум; MST – медиальный стриатум. Б: Сектор микрофотографии в приближении, черным показана окраска c-Fos+ ядер после ИГХ. В: схематичное изображение мозга цыпленка; красным пунктиром показан уровень взятия срезов уровне Interaural 6.16 mm (Puelles et al., 2018).

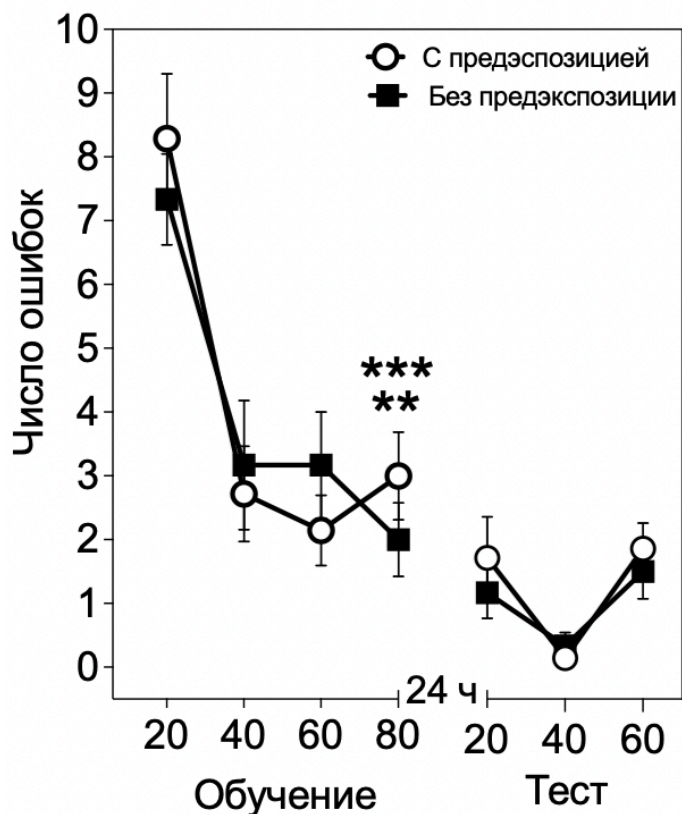
Мозг замораживали в парах жидкого азота и приготавливали фронтальные криостатные срезы толщиной 20 мкм на двух уровнях. Фронтальные срезы головного мозга толщиной 20 мкм получали на криостате RWD Minux FS800A. Срезы брали на двух уровнях, соответствующих Interaural 6.16 mm и 4.24 mm (Puelles et al., 2018). Экспрессию c-Fos выявляли иммуногистохимически с использованием первичных антител мыши к c-Fos (Santa Cruz, E8; 1:100), вторичных антител лошади против иммуноглобулинов мыши, конъюгированных с пероксидазой хрена (ImmPress KIT, Vector Labs), и диаминобензидина. Препараты оцифровывали (Olympus VS-110) при увеличении 10× и подсчитывали c-Fos-положительные ядра в программе ImagePro. Плотность экспрессии рассчитывали как число c-Fos-положительных ядер на 1 мм².

Статистический анализ данных проводили с использованием программного обеспечения GraphPad Prism 10 (GraphPad Software). Для анализа поведенческих данных применяли двухфакторный дисперсионный анализ ANOVA с повторными измерениями, в котором учитывали экспериментальную группу и блок обучения или тестирования. Для последующих множественных сравнений использовали post-hoc тест Тьюки при проведении всех попарных сравнений и поправку Шидака при проведении заданных попарных сравнений между экспериментальными условиями. Для отдельных сравнений числа ошибок между блоками обучения и тестирования в пределах одной группы использовали парный t-критерий. Для анализа экспрессии c-Fos применяли двухфакторный дисперсионный анализ ANOVA с учетом экспериментальной группы и полушария с последующими множественными сравнениями с использованием post-hoc теста Тьюки.

4. Результаты и обсуждение

4.1. Роль предэкспозиции в экспериментальном контексте

В первом эксперименте исследовали, влияет ли предварительный опыт пищедобывательного поведения в экспериментальном контексте на последующее формирование категории несъедобных объектов. В эксперименте сравнивали две группы цыплят (Рис. 11). Птиц группы с предэкспозицией за 24 ч до основного обучения помещали в экспериментальную камеру без бусиничного пола, где на полу находился только знакомый корм, и давали совершить 80 клевков по корму. На следующий день этих цыплят обучали по стандартному протоколу на бусиничном полу с бусинами шести цветов и знакомым кормом. Цыплят контрольной группы сразу, без предэкспозиции, обучали по стандартному



протоколу на таком же бусиничном полу. Через 24 ч обе группы тестировали в соответствии со стандартной схемой. В ходе обучения достоверных различий между группами выявлено не было: $F(1, 11) = 0.02$; $P = .89$. При этом в обеих группах число ошибок достоверно снижалось от первого к последнему блоку обучения: в группе с предэкспозицией с 8.29 ± 1.04 до 3.00 ± 0.69 ($P < .001$), в группе без предэкспозиции с 7.33 ± 0.69 до 2.00 ± 0.58 ($P < .01$).

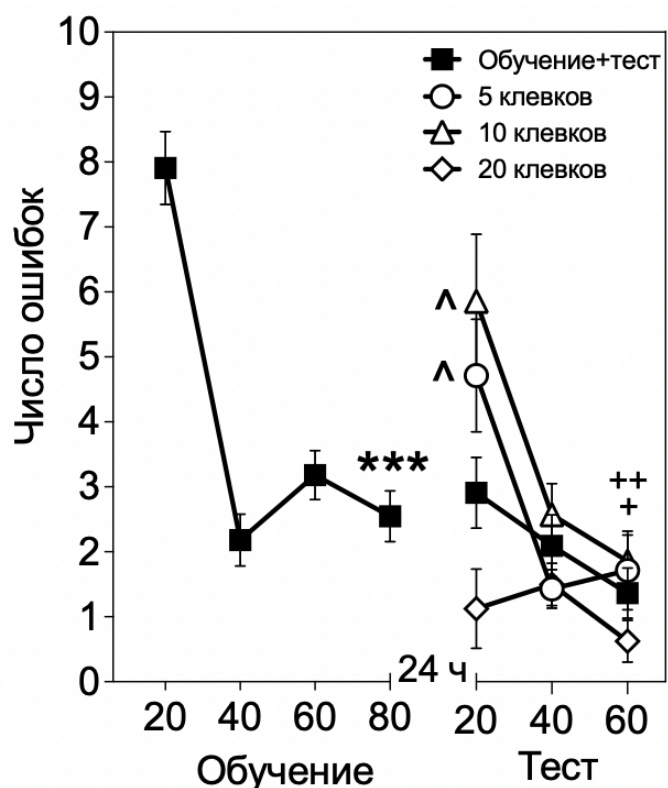
Рисунок 11. Влияние предэкспозиции на категоризационное обучение. Каждая точка представляет собой среднее число ошибок ($\pm$ SEM) в блоках по 20 клевков. *** $P < .001$ по

сравнению с первым блоком обучения в группе с предэкспозицией; $**P < .01$ по сравнению с первым блоком обучения в группе без предэкспозиции.

При тестировании через 24 ч число ошибок в первом блоке теста не отличалось от числа ошибок в последнем блоке обучения ни в одной из групп. Различий между группами при тестировании также не выявлено: $F(1, 11) = 0.48$; $P = .5$. Таким образом, предварительное знакомство с экспериментальной камерой, ассоциированной с пищевым подкреплением, не влияло ни на динамику формирования категории бусин как несъедобных объектов, ни на сохранение категоризационной памяти.

4.2. Роль обучения без пищевого подкрепления

Задачами этого эксперимента было выяснить, (1) возможно ли обучение в данной модели без пищевого подкрепления, и (2) какое минимальное количество проб будет достаточным для обучения. Для определения роли пищевого подкрепления использовали четыре группы цыплят (Рис. 12). Три экспериментальные группы обучали на бусиничном полу с бусинами пяти цветов, но без корма: птицам давали



совершить 5 клевков по бусинам (группа «5 клевков»), 10 клевков (группа «10 клевков») или 20 клевков (группа «20 клевков»). Через 24 ч всех экспериментальных животных тестировали на том же бусиничном полу, но с кормом. Контрольная группа проходила стандартное обучение на полу с бусинами и кормом и стандартное тестирование через 24 ч.

Рисунок 12. Обучение без пищевого подкрепления. Каждая точка представляет

*среднее количество ошибок ($\pm SEM$) во время обучения и тестирования. *** $P < .001$ по сравнению с первым блоком обучения; $^{\wedge}P < .05$ по сравнению с группой «20 клевков»; $^{+}P < .05$ в группах «5 клевков» и «Обучение + тест» по сравнению с первым блоком теста; $^{++}P < .01$ в группе «10 клевков» по сравнению с первым блоком теста.*

В контрольной группе, проходившей стандартное обучение с кормом, число ошибок достоверно снизилось с 7.82 ± 0.57 в первом блоке до 2.55 ± 0.43 в последнем блоке обучения ($P < .001$). При тестировании через 24 ч были выявлены достоверные различия между группами: $F(3, 29) = 6.43$; $P = .0018$, а также значимый эффект взаимодействия факторов: $F(6, 58) = 3.7$; $P = .0035$.

При тестировании число ошибок достоверно снизилось с 2.91 ± 0.55 до 1.36 ± 0.42 в контрольной группе ($P < .05$), с 4.71 ± 0.91 до 1.71 ± 0.43 в группе «5 клевков» ($P < .05$) и с 5.86 ± 1.00 до 1.86 ± 0.61 в группе «10 клевков» ($P < .01$). В группе «20 клевков» показатель изменился с 1.13 ± 0.64 до 0.63 ± 0.39 и не достиг статистической значимости. Такое снижение числа ошибок в ходе тестирования указывает на возможность дальнейшего улучшения выполнения категоризационной задачи, в том числе после стандартного обучения.

Полученные результаты показывают, что формирование категории возможно без положительного пищевого подкрепления, причем успешность обучения зависит от числа неподкрепленных исследовательских клевков.

Модель бусиничного пола основана на врожденной склонности новорожденных цыплят клевать попадающие в их поле зрения мелкие объекты. Активное исследование потенциальных пищевых объектов представляет собой важный этап формирования пищедобывательного поведения (Rogers, 1993). На этом поведении основана также другая модель раннего обучения, габитуация (привыкание). У цыплят и у птенцов перепела (*Coturnix japonica*) показано снижение реакции на многократно предъявляемый неподкрепляемый объект. При последовательном предъявлении птенцам сухой бусины количество направленных на нее клевков постепенно уменьшалось. При замене бусины на объект другой формы или цвета реакция частично восстанавливалась, свидетельствуя о

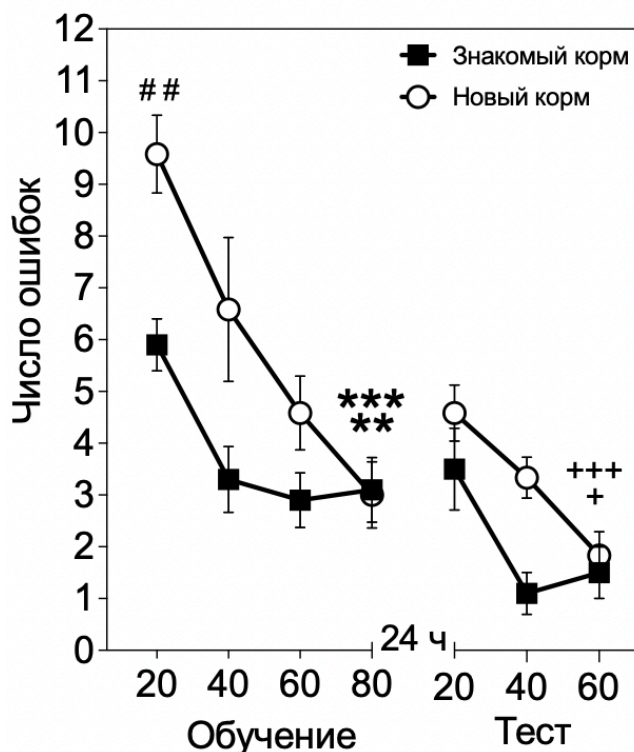
сохранении информации о зрительных характеристиках ранее предъявляемого объекта (Andrew, 1991; Sakai et al., 2000). В модификации модели бусиничного пола, использованной в данном эксперименте, неподкрепляемые объекты различаются по цвету и локации. Полученные результаты показывают, что при таком обучении, при достаточном числе проб, формируется уже не избегание отдельных объектов, а формирование новой категории, включающие бусины любого цвета и локации.

4.3. Роль новизны пищевых объектов и возможность параллельного формирования категорий

В эксперименте 3 проверяли возможность одновременного формирования двух категорий объектов – съедобных и несъедобных (Рис. 13). В этом эксперименте сравнивали две группы цыплят. Экспериментальную группу обучали и тестировали на бусиничном полу с бусинами шести цветов, используя новый для животных тип корма – овсяные хлопья, визуально отличавшиеся от привычного корма. Контрольную группу обучали и тестировали со знакомым кормом. Кривые обучения двух групп достоверно различались: $F(1, 20) = 7.5$; $P = .013$; также был выявлен значимый эффект взаимодействия факторов: $F(3, 60) = 3.2$; $P = .03$. В первом блоке обучения цыплята, получавшие незнакомый корм, совершали значимо больше ошибок, чем цыплята, обучавшиеся со знакомым кормом: 9.5 ± 0.75 против 5.9 ± 0.5 ; $P < .01$. Вместе с тем, в обеих группах количество ошибок при обучении значимо снижалось от первого к последнему блоку: $P < .01$ для контрольной группы и $P < .001$ для экспериментальной группы, что свидетельствовало об успешном формировании категорий. В последнем блоке обучения и в первом блоке тестирования различий между группами выявлено не было. Во время тестирования количество ошибок в обеих группах снижалось от первого к последнему блоку: $P < .05$ для контрольной группы и $P < .001$ для экспериментальной группы.

Таким образом, цыплята успешно обучались в категоризационной задаче как со знакомым, так и с незнакомым кормом. Более высокое число ошибок в начале обучения с незнакомым кормом, вероятно, отражало необходимость одновременно формировать две противопоставленные категории – съедобных и несъедобных объектов. Несмотря на повышенную когнитивную нагрузку, цыплята успешно сформировали обе категории в течение одной сессии. Этот результат показывает, что цыплята гибко усваивают категории, что позволяет им самостоятельно назначать функциональные атрибуты объектам окружающего мира на основе своего индивидуального опыта.

Возможность параллельной категоризации отражает естественные условия, в



которых животные должны быстро оценивать множество новых стимулов. Так, обучение взрослых голубей в задаче зрительной категоризации показано, что птицы способны категоризовать четыре или более набора стимулов одновременно (Bhatt et al., 1988; Wasserman et al., 2015).

Рисунок 13. Влияние новизны пищевых объектов на обучение и возможность параллельного формирования категорий. Каждая точка представляет среднее количество ошибок ($\pm$ SEM) во время обучения и тестирования. $***P < .001$ в группе, которой

при обучении предъявляли незнакомый корм, по сравнению с первым блоком обучения; $**P < .01$ в группе, которой при обучении предъявляли знакомый корм, по сравнению с первым блоком обучения; $##P < .01$ по сравнению с группой, получавшей знакомый корм; $+++P < .001$ в группе, получавшей незнакомый корм, по сравнению с первым блоком теста; $+P < .05$ в группе, получавшей знакомый корм, по сравнению с первым блоком теста.

4.4. Роль контекста

В данном эксперименте проверяли, влияет ли новизна контекста на формирование новой зрительной категории (Рис. 14). Для этого цыплят обучали и тестировали в знакомом контексте (домашней клетке) или в новом контексте (экспериментальной камере). При обучении достоверных различий между группами выявлено не было: $F(3, 126) = 0.4426$; $P = .7230$, что свидетельствовало о сходной динамике обучения в знакомом контексте и в новом контексте. В группе, обучавшейся в знакомом контексте, среднее количество ошибок снижалось с 6.91 ± 0.36 в первом блоке до 1.91 ± 0.34 в последнем блоке. В группе, обучавшейся в новом контексте, этот показатель снизился с 7.76 ± 0.67 до 2.05 ± 0.26 . В обеих группах количество ошибок в последнем блоке обучения было достоверно ниже, чем в первом блоке обучения: $P < .0001$. При тестировании через 24 ч в знакомом или новом контексте достоверных различий между группами также не обнаружено: $F(6, 80) = 1.033$; $P = .4105$. Таким образом, новизна контекста обучения не влияла ни на формирование новой категории, ни на поддержание и извлечение категоризационной памяти.

Исследования категоризационного обучения у голубей показывают, что по мере обучения птицы преимущественно учитывают признаки, наиболее точно указывающие на принадлежность стимула к определенной категории, и способны переключать внимание при изменении значимых характеристик задачи (Castro, Wasserman, 2017; Castro et al., 2021). В то же время, при решении категоризационной задачи поведение птиц может определяться фоновыми признаками изображения, а не характеристиками категоризируемых объектов. Например, Грин (Greene, 1983) предположил, что голуби, обученные распознавать целевой объект (людей) на фотографиях, могли реагировать на элементы фона, такие как здания, а не на человеческую фигуру.

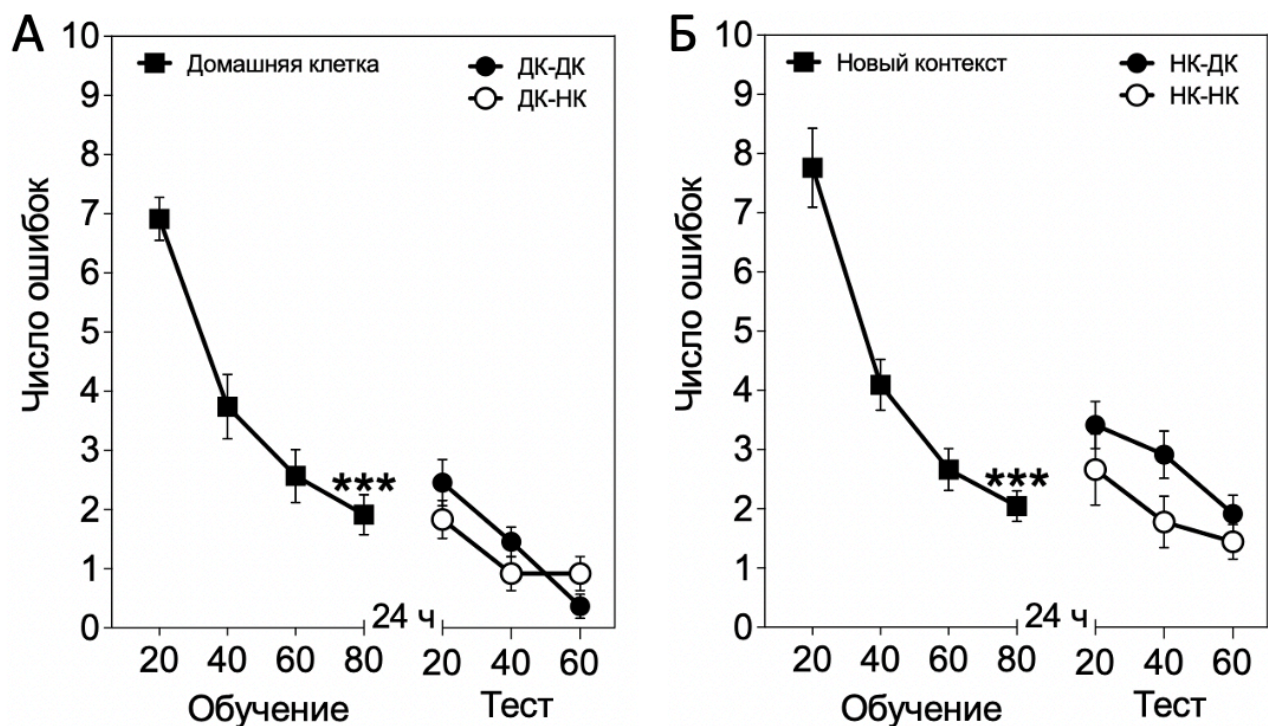


Рисунок 14. Влияние роли контекста на категоризационное обучение. Каждая точка представляет среднее количество ошибок ($\pm$ SEM) во время обучения и тестирования. *** $P < .001$ по сравнению с первым блоком обучения. Группы: ДК-ДК – обучение и тестирование в домашней клетке, ДК-НК – обучение в домашней клетке и тестирование в новом контексте; НК-НК – обучение и тестирование в новом контексте, НК-ДК – обучение в новом контексте и тестирование в домашней клетке.

Аналогичным образом, Эстли и Вассерман (1992) и Олива и Торральба (2007) показали, что на классификацию могут влиять характерные особенности окружающей среды. Соответственно, можно было предположить, что обучение в эксперименте с предэкспозицией (раздел 4.1) и обучением в новом контексте основывалось не только на отнесении бусин к категории несъедобных объектов, но и на ассоциировании пищи с контекстом экспериментальной камеры. Поскольку результаты этих двух экспериментов показали, что предварительное знакомство или смена контекста не оказали влияния на последующую категоризацию (цыплята показали сопоставимую динамику обучения и частоту ошибок), то формирование ассоциации между контекстом и пищей само по себе оказалось недостаточным для объяснения снижения числа клевков по бусинам в процессе обучения. Это

подтверждает вывод о том, что успешное решение категоризационной задачи зависело не от наличия контекстуальных подсказок, а от способности формировать новую категорию и включать в нее новые бусины.

4.5. Роль размера объектов.

В данном эксперименте проверяли, способны ли цыплята относить объекты нового размера к ранее сформированной категории (Рис. 15). Для этого использовали три варианта бусиничного пола с маленькими (S, 1 мм), средними (M, 2 мм) или большими (L, 4 мм) бусинами. Контрольные группы обучали и тестировали на бусинах одного размера (группы L/L, M/M и S/S). Экспериментальные группы обучали на бусинах одного размера и тестировали через 24 ч на бусинах другого размера (группы L/S, M/S, S/L и S/M). Обучение было успешным во всех группах, независимо от размера бусин: в каждой группе количество ошибок значимо снижалось от первого к последнему блоку обучения ($P < .001$ для каждой группы).

При обучении на больших бусинах число ошибок снизилось с 6.82 ± 0.31 до 1.53 ± 0.30 , а при обучении на средних бусинах – с 5.73 ± 0.20 до 1.27 ± 0.22 . При обучении на маленьких бусинах число ошибок снизилось с 6.00 ± 0.40 до 2.00 ± 0.36 и с 7.73 ± 0.66 до 1.20 ± 0.32 . У контрольных групп, при тестировании которых использовали бусины того же размера, что и при обучении, количество ошибок в первом блоке значимо не отличалось от количества ошибок в последнем блоке обучения (Рис. 15, группы L/L, M/M и S/S). Аналогичным образом, у цыплят, обучавшихся на бусинах большего размера при тестировании на полу с бусинами меньшего размера не наблюдалось значимого увеличения количества ошибок в первом блоке (группы L/S и M/S). Количество ошибок при тестировании в этих группах также не отличалось от соответствующих контрольных групп.

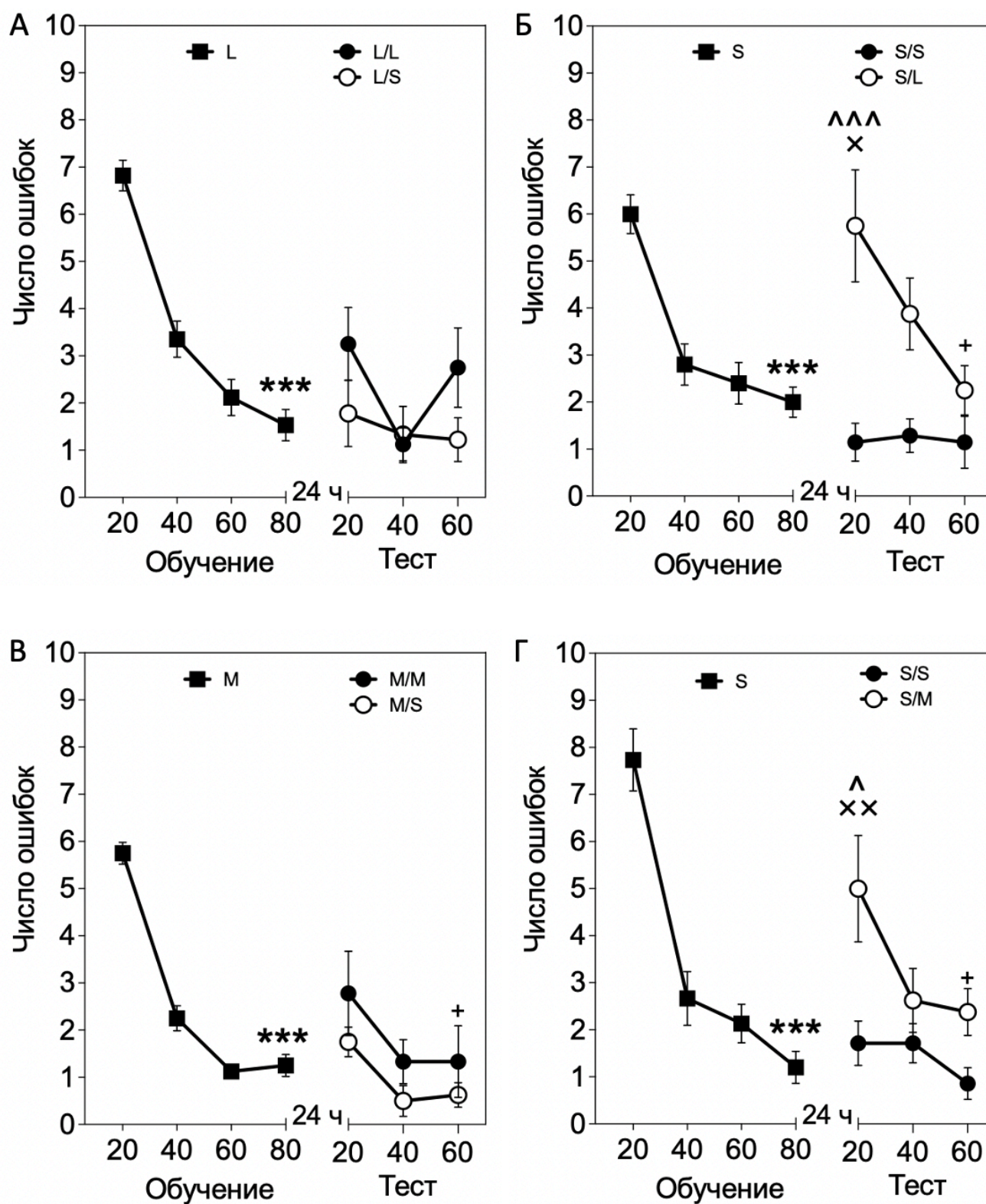


Рисунок 15. Влияние изменения размера объекта на категоризационное обучение. Каждая точка представляет среднее количество ошибок ($\pm$ SEM) во время обучения и тестирования. А: Цыплят обучали на полу с большими (L) бусинами и тестировали либо на том же полу (контрольная группа L/L), либо на полу с маленькими бусинами (L/S). Б: Цыплят обучали на полу

*с маленькими бусинами и тестировали либо на том же полу (контрольная группа S/S), либо на полу с большими бусинами (S/L). В: Цыплят обучали на полу со средними (М) бусинами и тестировали либо на том же полу (контрольная группа М/М), либо на полу с маленькими бусинами (М/С). Г: Цыплят обучали на полу с маленькими бусинами и тестировали либо на том же полу (контрольная группа S/S), либо на полу со средними бусинами (S/M). *** $P < .001$ по сравнению с первым блоком обучения в каждой группе; + $P < .05$ по сравнению с первым блоком теста в группах S/L (Б), М/С (В) и S/M (Г); ^^ $P < .001$ по сравнению с S/S группа (Б); ^ $P < .05$ по сравнению с группой S/S (Г); × $P < .05$ по сравнению с последним блоком обучения в группе S/L (Б); ×× $P < .01$ по сравнению с последним блоком обучения в группе S/M (Г).*

Напротив, цыплята, обучавшиеся бусинах меньшего размера, при тестировании на полу с бусинами большего размера совершали значимо больше ошибок по сравнению с контрольными группами. Тестирование выявило достоверные различия между группами S/S и S/L ($F(1, 13) = 18.5$; $P = .0009$), а также между группами S/S и S/M ($F(1, 13) = 8.5$; $P = .012$). Кроме того, в группах S/L и S/M количество ошибок значимо снижалось в ходе тестирования, что свидетельствовало о продолжении процесса обучения на этапе теста (группа S/L: с 5.75 ± 1.20 до 2.25 ± 0.51 , $P < .05$; группа S/M: с 5.00 ± 1.13 до 2.38 ± 0.50 , $P < .05$ по сравнению с первым блоком тестирования).

Таким образом, цыплята включали объекты другого размера в ранее сформированную категорию в том случае, когда размеры новых объектов были меньше использованных при обучении, но не тогда, когда объекты были крупнее. Эта асимметрия может отражать врожденную склонность цыплят предпочитать потенциально съедобные объекты определенного размера (Matsushima et al., 2003). Объекты, выходящие за пределы этого диапазона, могут действовать как сверхстимулы (supernormal stimuli; Tinbergen, 1951). Эта гипотеза подтверждается результатами данного эксперимента: эффект становится более выраженным по мере увеличения разницы в размерах между обученным и тестируемым объектами.

4.6. Роль формы объектов

В данном эксперименте проверяли, способны ли цыплята переносить ранее сформированную категорию на объекты новой формы (Рис. 16). Для этого при обучении и тестировании использовали два набора стимулов: один состоял из сферических бусин диаметром 2 мм пяти цветов, другой – из пластиковых палочек размером 1×2.5 мм сходного набора цветов. В контрольных группах цыплят обучали и тестировали на объектах одной формы: Bead/Bead (бусины/бусины) и Rod/Rod (палочки/палочки). В экспериментальных группах при тестировании предъявляли объекты другой формы: Bead/Rod (бусины/палочки) и Rod/Bead (палочки/бусины).

Динамика и успешность обучения были сопоставимыми в группах, обучавшихся на полу с бусинами (Bead) и с палочками (Rod). При обучении на бусинах число ошибок снизилось с 7.00 ± 0.50 до 1.35 ± 0.15 , а при обучении на пластиковых палочках – с 6.75 ± 0.34 до 1.38 ± 0.24 . В обеих группах количество ошибок значимо снижалось от первого к последнему блоку обучения ($P < .001$). При тестировании, в обеих контрольных группах (Bead/Bead и Rod/Rod) количество ошибок в первом блоке тестирования значимо не отличалось от количества ошибок в последнем блоке обучения. Напротив, цыплята экспериментальных групп (Bead/Rod и Rod/Bead) совершали в первом блоке тестирования значимо больше ошибок по сравнению с последним блоком обучения.

Кроме того, количество ошибок при тестировании в экспериментальных группах значимо отличалось от соответствующих контрольных групп: между группами Bead/Rod и Bead/Bead ($F(1, 17) = 12.5$; $P = .0025$), а также между группами Rod/Rod и Rod/Bead ($F(1, 16) = 6.2$; $P = .024$). Число ошибок в группе Bead/Rod уменьшилось при тестировании с 4.50 ± 0.55 до 1.40 ± 0.45 , $P < .001$; группа Rod/Bead: с 4.14 ± 0.58 до 2.14 ± 0.48 , $P < .01$. При сравнении групп Rod/Rod и Rod/Bead в ходе тестирования также был выявлен значимый эффект взаимодействия факторов ($F(2, 32) = 5.4$; $P = .0096$). В группе Rod/Bead количество

ошибок значительно снижалось в ходе тестирования, что свидетельствовало о продолжении процесса обучения при тестировании ($P < .01$). Аналогичное снижение количества ошибок наблюдалось в группах Bead/Rod и Bead/Bead ($P < .001$ и $P < .05$ соответственно).

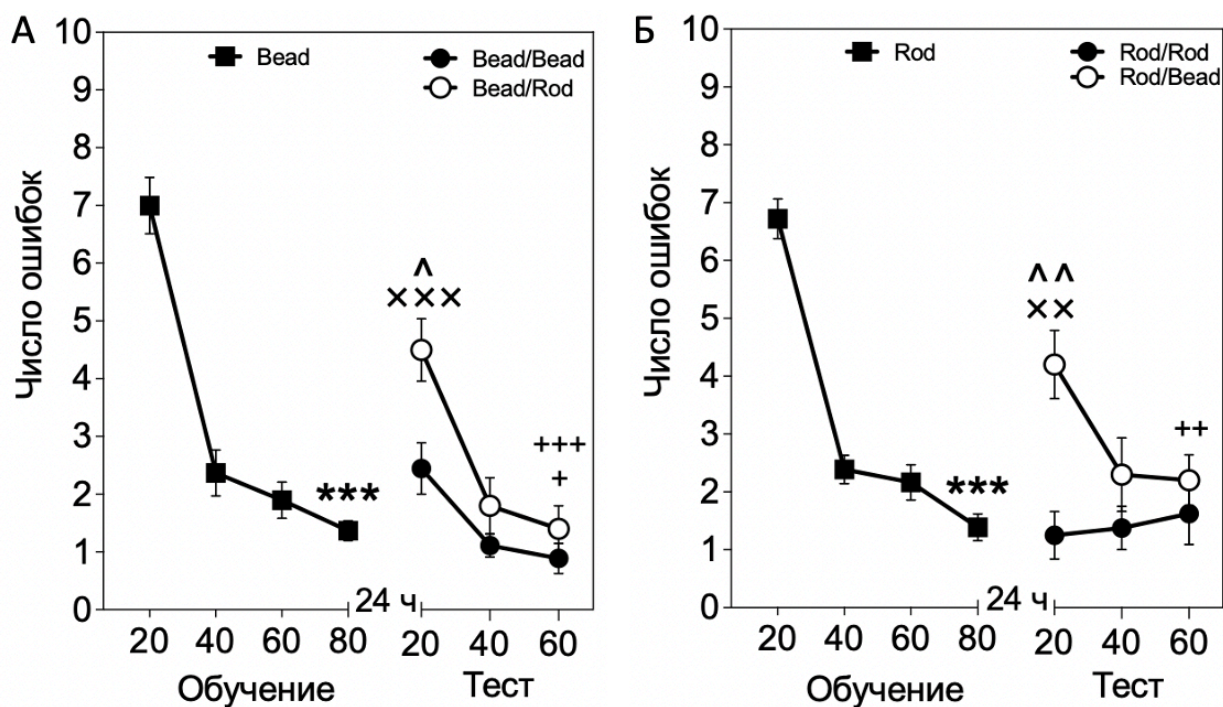


Рисунок 16. Влияние изменения формы объекта на категоризационное обучение. Каждая точка представляет среднее количество ошибок ($\pm$ SEM) во время обучения и тестирования. А: Цыплят обучали на полу с бусинами и тестировали либо на том же полу (контрольная группа, Bead/Bead), либо на полу с палочками (Bead/Rod). Б: Цыплят обучали на полу с палочками и тестировали либо на том же полу (контрольная группа, Rod/Rod), либо на полу с бусинами (Rod/Bead). *** $P < .001$ по сравнению с первым блоком обучения в каждой группе; +++ $P < .001$ в группе с Bead/Rod по сравнению с первым блоком теста; ++ $P < .01$ в группе со Rod/Bead по сравнению с первым блоком теста; + $P < .05$ в группе с Bead/Bead по сравнению с первым блоком теста; ^^^ $P < .001$ в группе Bead/Rod по сравнению с последним блоком; ^^ $P < .01$ в группе Rod/Bead по сравнению с последним блоком теста; ^ $P < .05$ по сравнению с группой Bead/Bead; ^^^ $P < .01$ по сравнению с группой Rod/Rod.

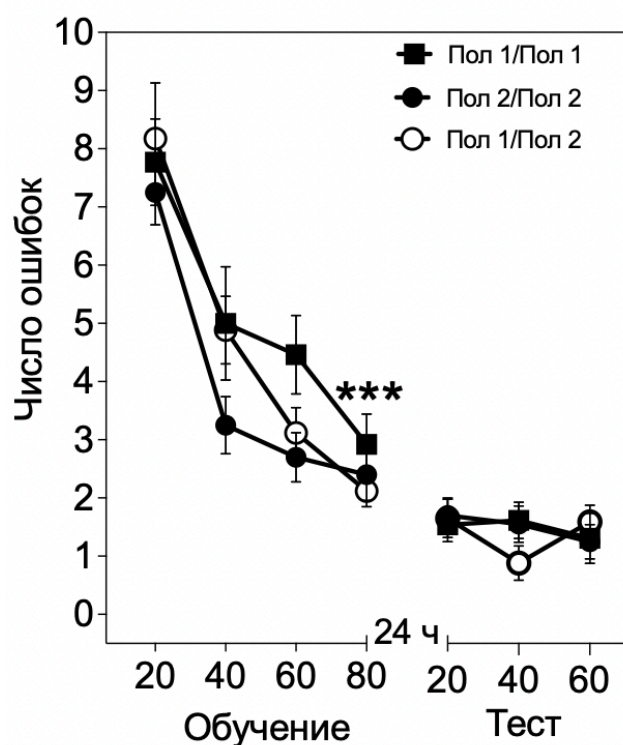
Таким образом, результаты показывают, что цыплята были неспособны включать объекты новой формы в ранее сформированную категорию, даже если их цвет соответствовал стимулам, используемых при обучении. Известно, что у

новорожденных цыплят цветовые предпочтения могут зависеть от формы объекта: из двух сферических объектов они одинаково часто выбирали красный и зеленый, тогда как из удлинённых объектов предпочитали зеленый (Gamberale-Stille, Tullberg, 2001). По мнению авторов, такие предпочтения могут отражать эволюционную адаптацию, которая помогает цыплятам различать растительную и животную пищу, например, избегать насекомых с предупреждающей окраской, но при этом предпочитать ярко окрашенные семена или ягоды. Врожденное отнесение бусин и палочек к разным классам может мешать их объединению в общую категорию.

4.7. Роль изменения цвета объектов

В следующей серии экспериментов проверяли способность цыплят включать в сформированную категорию бусины нового цвета. Цвета определяли по библиотеке HTML-цветов.

В первом эксперименте (Рис. 17) использовали три группы. Экспериментальную группу обучали на полу 1 с бусинами шести цветов – Light Blue, Millennial Pink, Sea Green, Yellow, Black и Silver, и тестировали на полу 2,



содержавшем тот же набор и дополнительный цвет Red Orange. Контрольную группу 1 обучали и тестировали на полу 1, а контрольную группу 2 – на полу 2.

Рисунок 17. Влияние добавления бусин красного цвета на категоризационное обучение. Группы: Пол 1/Пол 1 – обучение и тестирование на полу 1 с бусинами шести цветов; Пол 2/Пол 2 – обучение и тестирование на полу 2 с бусинами семи цветов; Пол 1/Пол 2 – обучение на полу 1 с бусинами шести цветов и тестирование на полу 2 с бусинами семи цветов. Каждая точка

представляет собой среднее число ошибок ($\pm$ SEM) в блоках по 20 клевков. *** $P < .001$ по сравнению с первым блоком обучения.

Во всех трех группах при обучении число ошибочных клевков достоверно снижалось от первого к последнему блоку ($P < .001$ для каждой группы). У группы Пол 1/ Пол 1 число ошибок при обучении снижалось с 7.8 ± 0.7 до 2.9 ± 0.5 , в группе Пол 1/ Пол 2 с 8.1 ± 0.8 до 2.1 ± 0.3 , а в группе Пол 2/Пол 2 с 7.2 ± 0.5 до 2.4 ± 0.4 . Межгрупповых различий в ходе обучения не выявлено. При тестировании цыплята всех групп совершали одинаково низкое число ошибок; различий между группами также не выявлено. Таким образом, бусины нового цвета (Red Orange) включались в ранее сформированную категорию без дополнительного обучения.

В следующем эксперименте (Рис. 18) использовали две группы. Экспериментальную группу обучали на наборе цветов 1: Seafoam Green, Cornsilk, Dark Blue, Red Orange, Goldenrod и White, а через 24 ч тестировали на полностью новом наборе цветов 2: Light Blue, Millennial Pink, Sea Green, Yellow, Black и Silver. Контрольную группу обучали и тестировали на наборе цветов 1. В ходе обучения обе группы одинаково успешно выполняли задачу: в каждой группе количество ошибок значимо снижалось от первого к последнему блоку ($P < .001$).

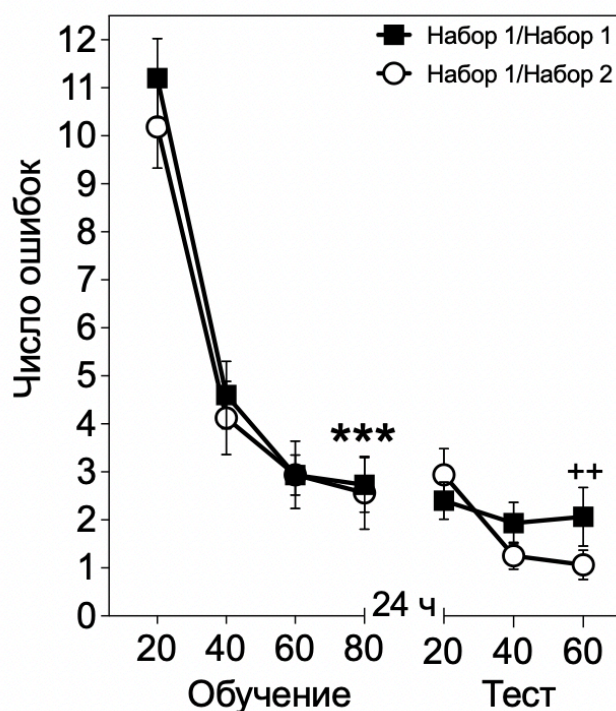


Рисунок 18. Влияние изменения всех цветов бусин на категоризационное обучение. Группы: Набор 1/Набор 1 - обучение и тестирование на полу с бусинами шести цветов; Набор 1/Набор 2 - обучение и тестирование на полу с бусинами шести цветов и тестирование на полу с бусинами шести других цветов. Каждая точка представляет собой среднее число ошибок ($\pm$ SEM) в блоках по 20 клевков. *** $P < .001$ по сравнению с первым блоком обучения; ++ $P < .01$ для группы Набор 1/Набор 2 по сравнению с первым блоком теста.

У группы Набор 1/ Набор 1 число ошибок при обучении снижалось с 11.19 ± 0.82 до 2.69 ± 0.62 , в группе Набор 1/ Набор 2 с 10.20 ± 0.87 до 2.53 ± 0.75 . При тестировании число ошибок в обеих группах не отличалось от числа ошибок в последнем блоке обучения; межгрупповых различий также не выявлено. Следовательно, цыплята переносили сформированную категорию даже на полностью новый набор цветовых стимулов.

4.8. Последовательное предъявление монохромных множеств.

В этой серии каждое животное проходило три последовательные сессии обучения на монохромных полах, каждый из которых содержал бусины одного цвета, с интервалом 15-25 мин. Через 24 ч после третьей сессии животных тестировали на полу с бусинами трех новых цветов, не встречавшихся при обучении. В двух параллельных экспериментах различался корм, который цыплята получали как в домашней клетке, так и в экспериментальной камере. В первом эксперименте использовали кускус (гранулы желтого цвета), во втором - семена чиа (черного цвета).

4.8.1. Обучение с кускусом. Обе группы получали кускус в домашней клетке, во время обучения и тестирования. Группе 1 монохромные полы предъявляли в последовательности оранжевый → синий → желтый; группе 2 в обратной последовательности желтый → синий → оранжевый (Рис. 19).

К концу первой сессии число ошибок значительно уменьшалось по сравнению с первым блоком в обеих группах ($P < .001$ для каждой группы). В первом блоке первой сессии среднее число ошибок в группе 1 (оранжевый пол) было 3.7 ± 0.6 , а в группе 2 (желтый пол) 7.9 ± 0.8 . Кривые обучения двух групп достоверно различались ($P < .05$). Во второй сессии, когда обеим группам предъявляли синие бусины, число ошибок было низким уже в первом блоке: 0.8 ± 0.3 в группе 1 и 1.5 ± 0.3 в группе 2, и сохранялось на низком уровне на протяжении всей сессии обучения.

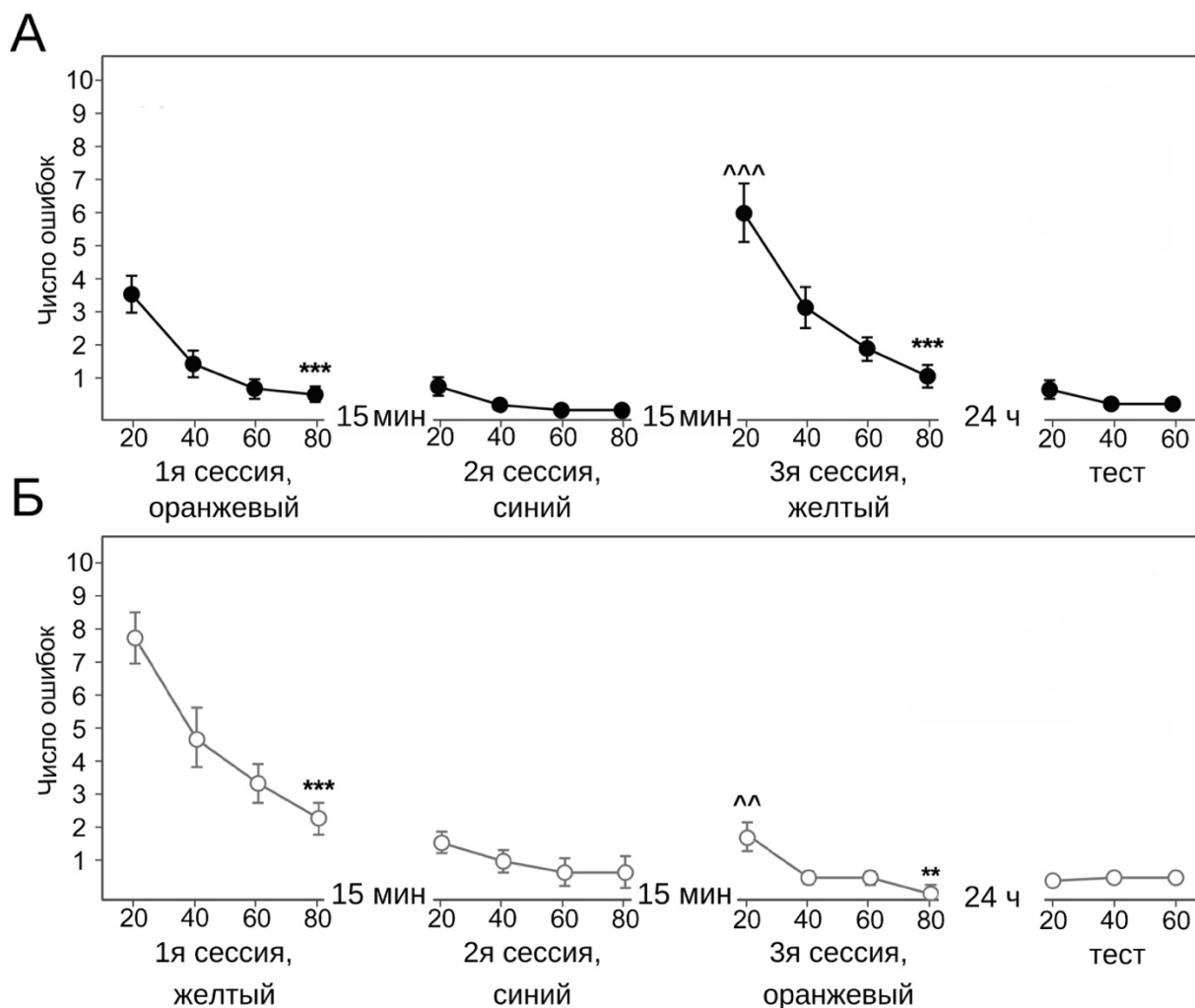


Рисунок 19. Влияние порядка предъявления цветов на категоризационное обучение в ходе последовательных сессий обучения. А: цыплятам из группы 1 во время обучения полы предъявляли в последовательности оранжевый → синий → желтый. Б: цыплятам из группы 2 во время обучения полы предъявляли в последовательности желтый → синий → оранжевый. При тестировании предъявляли пол с объектами трех новых цветов. Каждая точка представляет среднее количество ошибок ($\pm$ SEM) во время обучения и тестирования. $**P < .01$ по сравнению с первым блоком обучения в группе 2 в 3-й сессии обучения; $***P < .001$ по сравнению с первым блоком обучения в обеих группах в 1-й сессии обучения, в группе 1 в 3-й сессии обучения; $^{\wedge}P < .01$ по сравнению между последним блоком обучения и первым блоком в 3-й сессии обучения в группе 2; $^{\wedge\wedge}P < .001$ по сравнению между последним блоком обучения и первым блоком в 3-й сессии обучения в группе 1.

В третьей сессии в группе 2, которой предъявляли оранжевые бусины, число ошибок составляло 1.8 ± 0.4 и было достоверно ниже, чем в группе 1, которой

предъявляли желтые бусины (6.2 ± 0.9 ; $P < .05$). Кроме того, число ошибок в группе 1 в первом блоке третьей сессии было достоверно повышено по сравнению с концом второй сессии ($P < .001$).

При тестировании на полу с тремя новыми цветами бусин (белый, розовый и зеленый) уровень ошибок в первом блоке у обеих групп был низким, и различий между группами не обнаружено: 0.7 ± 0.3 в группе 1 и 0.5 ± 0.2 в группе 2.

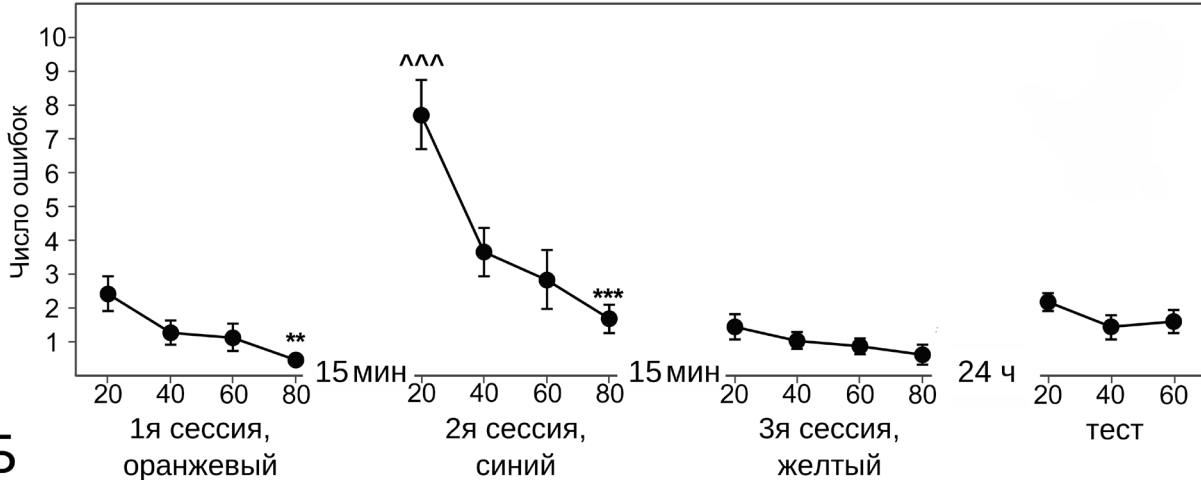
Таким образом, независимо от порядка предъявления цветов, число ошибок было максимальным при предъявлении стимулов желтого цвета, что могло быть вызвано как врожденным предпочтением, так и предшествующим индивидуальным опытом.

4.8.2. Обучение с семенами чиа. Обе группы получали черные семена чиа в домашней клетке и во время обучения. Группе 1 монохромные полы предъявляли в последовательности оранжевый → синий → желтый; группе 2 в обратной последовательности желтый → синий → оранжевый (Рис. 20).

В первой сессии число ошибок снижалось от первого к последнему блоку в обеих группах: $P < .01$ для группы 1 и $P < .001$ для группы 2. По сравнению с предыдущим экспериментом, где в качестве корма использовали кускус, число ошибок в первом блоке обучения было ниже на полу соответствующего цвета: для оранжевого пола 3.7 ± 0.6 в группе 1 эксперимента с кускусом против 2.7 ± 0.6 в группе 1 эксперимента с чиа; для желтого пола – 7.9 ± 0.8 в группе 2 эксперимента с кускусом против 2.8 ± 0.5 в группе 2 эксперимента с чиа ($P < .01$).

Во второй сессии, на полу с синими бусинами, число ошибок в первом блоке достоверно возрастало по сравнению с последним блоком первой сессии в обеих группах ($P < .001$ для каждой группы). Среднее число ошибок составляло 7.7 ± 1.0 в группе 1 и 9.3 ± 1.0 в группе 2. От первого к последнему блоку второй сессии число ошибок достоверно снижалось в обеих группах ($P < .001$ для каждой группы), что отражало новое обучение, приводящее к включению объектов синего цвета в категорию.

А



Б

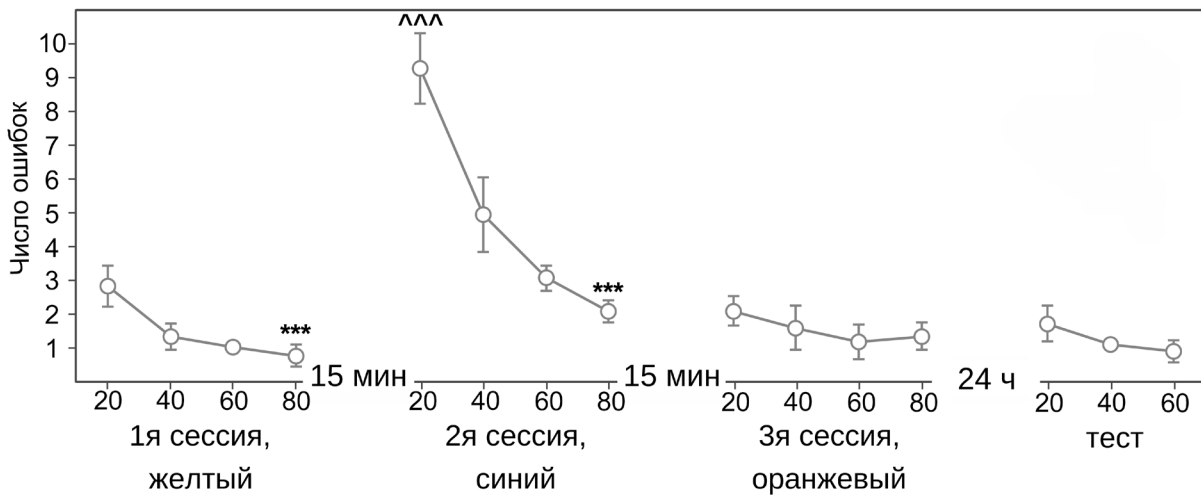


Рисунок 20. Влияние порядка предъявления цветов на категоризационное обучение в ходе последовательных сессий. А: цыплятам ($n=11$) во время обучения полы предъявляли в последовательности оранжевый → синий → желтый. Б: цыплятам ($n=11$) во время обучения полы предъявляли в последовательности желтый → синий → оранжевый. Каждая точка представляет среднее количество ошибок ($\pm$ SEM) во время обучения и тестирования. $**P < .01$ по сравнению с первым блоком обучения; $***P < .001$ по сравнению с первым блоком обучения; $^^P < .01$ по сравнению с последним блоком обучения в предыдущей сессии; $^^^P < .001$ по сравнению с последним блоком обучения в предыдущей сессии.

В третьей сессии число ошибок в первом блоке не отличалось от последнего блока второй сессии и составляло 1.3 ± 0.3 в группе 1 на желтом полу и 1.9 ± 0.4 в группе 2 на оранжевом полу. При тестировании на бусинах трех новых цветов число ошибок обе группы сохраняли низкий уровень ошибок.

Таким образом, как и в предыдущем эксперименте, частота клевков по бусинам, близким по цвету к корму, была повышена относительно других цветов. Следовательно, цветоспецифическое предпочтение у цыплят было сформировано предварительным пищевым опытом и влияло на динамику категоризационного обучения.

4.8.3. Добавление объектов желтого цвета. В этом эксперименте проверяли влияние предварительного опыта на категоризационное обучение на многоцветном полу. В эксперименте использовали две группы. Цыплят обеих групп обучали на полу с бусинами пяти цветов: Light Blue, Millennial Pink, Sea Green, Black и Silver. Контрольную группу NoY–NoY (обучение и тестирование без бусин желтого цвета) через 24 ч тестировали на том же наборе цветов. Экспериментальную группу NoY–Y (обучение без бусин желтого цвета – тестирование с добавлением желтых бусин) тестировали на том же полу, к которому добавляли бусины нового цвета (Yellow).

При обучении число ошибок в последнем блоке было значительно ниже, чем в первом ($P < .001$), что свидетельствовало об успешном формировании категории несъедобных объектов (Рис. 21). При тестировании через 24 ч группа NoY–Y совершала достоверно больше ошибок в первом блоке, чем контрольная группа NoY–NoY ($P < .05$). Кроме того, у группы NoY–Y число ошибок в первом блоке тестирования было достоверно выше, чем в последнем блоке обучения (4.43 ± 0.51 и 2.90 ± 0.36 ; $P < .05$). Следовательно, бусины нового цвета (желтые) не включались априорно в ранее сформированную категорию. Эти данные показывают, что перенос сформированной категории на объекты нового цвета зависит от предшествующего опыта и биологической значимости данного цветового признака.

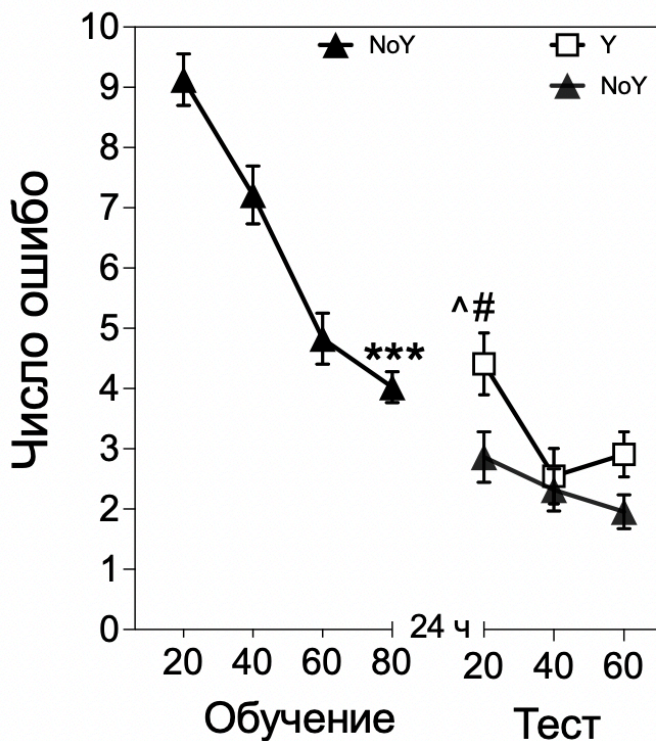


Рисунок 21. Влияние добавления нового цвета на категоризационное обучение. Тестирование через 24 часа после обучения. Каждая точка представляет среднее количество ошибок ($\pm$ SEM) во время обучения и тестирования. Группы: контрольная группа, обучавшаяся и тестирувавшаяся на полу без желтых бусин (NoY-NoY); экспериментальная группа, обучавшаяся на полу без желтых бусин и тестирувавшаяся на полу с добавлением желтых бусин (NoY-Y), *** P < .001 по сравнению с первым блоком обучения; # P < .05 в первом блоке

тестирования между группами; ^ P < .05 между последним блоком обучения и первым блоком тестирования.

Известно, что большинство видов птиц, включая цыплят, обладают превосходными способностями к различению цветов (Martin, 2022; Dawkins, Woodington, 2000). Возможность различать цвета является ключевой зрительной способностью, влияющей на проявление поведения. Например, формирование реакции избегания и подавление поискового поведения по отношению к объекту определенного цвета как правило не распространяется на объекты других цветов (Matsushima et al., 2003; Rose, 2000; Tiunova et al., 2020). Однако в модели бусиничного пола накопление опыта неподкрепляемых клевков привело к объединению зрительно непохожих стимулов, бусин разных цветов, в одну категорию. Более того, цыплята были способны расширить категорию, включив в нее как новый цвет (красный), так и совершенно новые цветовые наборы. В то же время результаты, полученные при последовательном предъявлении монохромных наборов, показывают, что возможность включения нового цвета в сформированную категорию зависела от предшествующего пищевого опыта. При

использовании желтого кускуса возрастало число клевков по желтым бусинам, тогда как при использовании черных семян чиа этот эффект был значительно менее выражен. В то же время, при использовании в качестве корма черных семян чиа число ошибочных клевков значимо возрастало при предъявлении синих бусин эксперимент 4.8.2). Влияние предшествующего опыта подтверждается и экспериментом с добавлением желтых бусин после обучения на многоцветном полу (эксперимент 4.8.3): несмотря на ранее сформированную категорию бусин как несъедобных объектов, при тестировании число ошибочных клевков вначале тестирования возрастало, и требовалось дополнительное обучение для включения желтых бусин в эту категорию.

Влияние индивидуального опыта на сенсорное обобщение ранее было показано на 7-дневных цыплятах. После обучения различать подкрепляемые и неподкрепляемые цвета стимулов цыплята предпочитали оттенки, более удаленные от неподкрепляемого стимула. При этом характер цветового обобщения быстро изменялся по мере приобретения нового опыта (Baddeley et al., 2007).

Эти данные согласуются с классификацией механизмов категоризации, предложенной Хубером и Аустом (2017), в которой выделяются четыре основных типа: перцептивный, ассоциативный, функциональный и абстрактный. Перцептивная категоризация основана на физическом сходстве объектов и доступна многим биологическим видам. Однако она зависит от хранения и обработки больших объемов первичной сенсорной информации, что может быть менее эффективным, чем стратегии более высокого порядка. Ассоциативная категоризация, напротив, предполагает группировку стимулов на основе результатов взаимодействия с ними, что позволяет животным формировать классы эквивалентности, основанные на опыте. В этом случае реакция, сформированная в отношении одного представителя категории распространяется на других представителей, что делает их взаимозаменяемыми. Категоризационное обучение

в модели бусиничного пола, вероятно, задействует как перцептивные, так и ассоциативные механизмы (Huber, Aust, 2017).

У цыплят показана врожденная склонность к активному клеванию новых мелких ярких объектов (Andrew, 1991; Rose, 2000). Соответственно, в начале обучения бусины рассматриваются как потенциально пищевые объекты и категоризируются цыплятами как съедобные. Однако в процессе обучения ассоциации, возникающие между зрительными характеристиками бусин и последствиями взаимодействия с ними, изменяют это врожденное поведение. По мере накопления этих связей, по-видимому, происходит переход от запоминания конкретных объектов к выделению их общих признаков, в результате чего цыплята формируют новую категорию несъедобных объектов. Таким образом, обучение в этой модели опирается как на перцептивные характеристики, так и на ассоциативные и функциональные механизмы. Как только категория сформирована, новые объекты могут быть отнесены к ней без прямого взаимодействия, на основе общих перцептивных признаков.

Интересно, что что новорожденные утята могут запоминать не только конкретные признаки объектов, но и концепцию взаимоотношений («одинаковые» или «разные» по форме или цвету; Martinho, Kacelnik, 2016). После импринтинга на пары одинаковых или разных стимулов утята позже предпочитали следовать за новыми парами объектов с запечатленным отношением. Исследование, проведенное на новорожденных цыплятах, показало, что цыплята также во время импринтинга не только запоминают конкретные стимулы, но и кодируют абстрактные отношения между ними (Versace et al., 2017). Как показано в другой работе, новорожденные цыплята после непродолжительного обучения демонстрируют устойчивую способность обобщать спектральные цвета и формировать цветовые категории (Jones et al., 2001). В то же время выбор цвета мог быть обусловлен врожденными предпочтениями (Wang et al., 2024). Эти результаты свидетельствуют о том, что даже на начальном этапе обучения

новорожденные птицы могут извлекать и обобщать концептуальную информацию, что позволяет предположить, что новорожденные цыплята, с еще не полностью развитым мозгом, способны к различным типам категоризации.

4.9. Адаптация модели для взрослых птиц и сравнение динамики обучения.

Для сравнительного исследования динамики категоризационного обучения были проведены параллельные эксперименты на бусиничном полу на трех видах птиц. Новорожденных цыплят индивидуально обучали на полу размером 20×25 см со 110 бусинами диаметром 4 мм пяти цветов и кускусом (Рис.22, А); сессия включала 80 клевков.

Взрослых зебровых амадин ($n = 26$) индивидуально обучали на подвесном полу размером 16×17 см со 120 бусинами диаметром 1.5 мм шести цветов. В зависимости от условий разных экспериментов амадинам меняли размер или цвет бусин при тестировании (Рис.22, Б) или контекст обучения и тестирования (Рис. 22, В).

Взрослых сизых голубей (Рис.22, А; $n = 24$) обучали в естественных условиях на полу, аналогичном использованному у цыплят. В зависимости от места обитания голубей подразделяли на группы «центр города» (Рис.22, Г; Downtown, $n = 11$) и «пригород» (Рис.22, Г; Suburb, $n = 13$).

У всех исследованных видов число ошибок выражено снижалось от первого к последнему блоку обучения. У цыплят и голубей, которых обучали на одинаковых бусиничных полах, число ошибок значительно уменьшалось по последовательным блокам ($P < .001$). Общее число ошибок различалось между видами: $F(1, 42) = 5.54$; $P = .0233$. Взаимодействие факторов не достигало статистической значимости: $F(3, 126) = 2.219$; $P = .089$. Апостериорные сравнения показали, что в первом блоке цыплята совершали больше ошибок, чем голуби ($P < .001$), тогда как в последующих блоках значимых межвидовых различий не было.

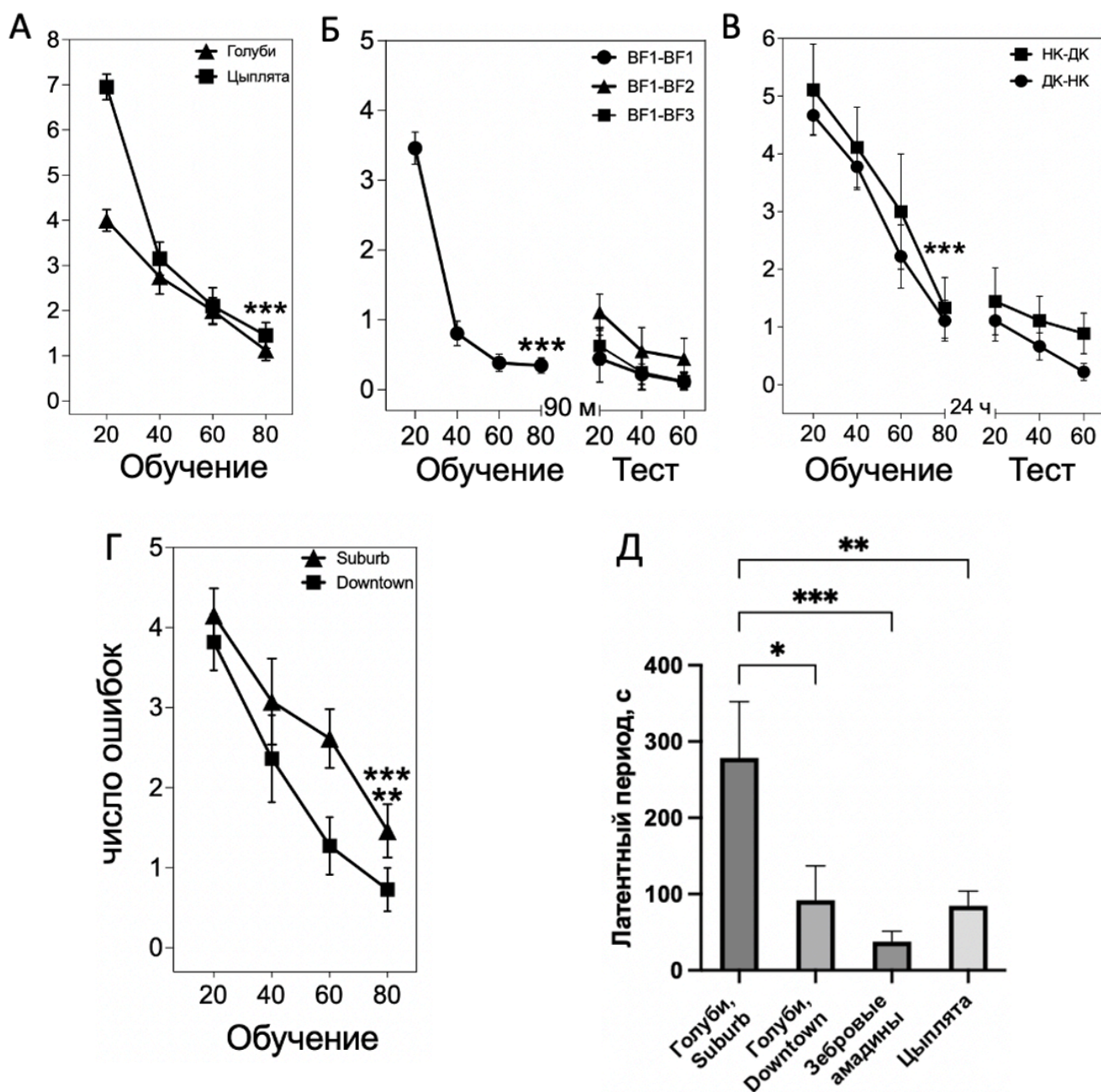


Рисунок 22. Категоризационное обучение в модели «бусиничного пола» у разных видов птиц и при изменении условий тестирования. А: динамика обучения у цыплят ($n = 20$) и сизых голубей ($n = 24$). Б: обучение и тестирование зебровых амадин при изменении цвета и размера буситн. В: обучение амадин с последующей сменой контекста. НК-ДК: обучение в новом и тестирование в домашнем контексте ($n=9$); ДК-НК: обучение в домашнем и тестирование в новом контексте ($n=9$). Г: динамика обучения голубей из центральных (Downtown, $n = 11$) и пригородных районов города (Suburb, $n = 13$). Д: латентный период до первого клевка у голубей из пригородных и центральных районов города, зебровых амадин и цыплят. На графиках обучения

каждая точка представляет собой среднее число ошибок ($\pm SEM$) в блоках по 20 клевков; на диаграмме латентного периода столбцы представляют среднее значение $\pm SEM$. A-B: $***P < .001$ по сравнению с первым блоком обучения для всех групп. Г: $**P < .01$ и $***P < .001$ по сравнению с первым блоком обучения для голубей из центральных и пригородных районов соответственно; Д: $*P < .05$ по сравнению с голубями из центральных районов города; $**P < .01$ по сравнению с цыплятами; $***P < .001$ по сравнению с зебровыми амадинами.

Для дальнейшего анализа результатов голубей разделили на две группы в зависимости от места обитания: «центр города» (Downtown) и «пригород» (Suburb). Голуби обеих групп успешно осваивали задачу. Динамика числа ошибок у птиц из центра города и пригорода не различалась: $F(3, 66) = 1.175$; $P = .33$. Вместе с тем, латентный период первого клевка у пригородных голубей был значимо больше, чем у голубей из центра города, а также чем у цыплят и зебровых амадин. Латентный период у голубей из центра города не отличался от соответствующего показателя у цыплят и амадин (Рис. 22, Д).

Зебровых амадин через 90 мин после обучения разделили на три группы и протестировали в одном из трех условий. Птиц контрольной группы тестировали на том же полу, на котором они обучались (группа BF1/BF1); птиц второй группы тестировали на полу с новым набором цветов (группа BF1/BF2); птиц третьей группы тестировали на полу с бусинами более крупного размера (BF1/BF3). При тестировании число ошибок не различалось между группами: $F(4, 46) = 0.42$; $P = .80$. Таким образом, взрослые амадины включали в сформированную категорию как объекты нового цвета, так и объекты большего размера.

Полученные результаты отличаются от данных, полученных на цыплятах. У цыплят перенос сформированной категории на стимулы другого размера был асимметричным: после обучения на более крупных бусинах птицы включали в категорию объекты меньшего размера, тогда как предъявление более крупных объектов после обучения на мелких бусинах сопровождалось увеличением числа ошибок и дополнительным обучением во время тестирования. У взрослых амадин

категория несъедобных объектов оказалась менее ограниченной размером стимулов, чем у новорожденных цыплят.

При анализе влияния экспериментального контекста на формирование новой зрительной категории у взрослых зебровых амадин при обучении достоверные различия между группами не были выявлены: $F(3, 48) = 0.1098$, $P = 0.9540$; Рис.22, В), что свидетельствовало о сходной динамике обучения в двух контекстах. В группе, которую обучали в новом контексте, а тестировали в домашней клетке (НК–ДК) среднее количество ошибок снижалось с 5.11 ± 0.79 в первом блоке до 1.33 ± 0.53 в последнем блоке обучения ($P < .001$). В группе ДК–НК этот показатель снизился с 4.67 ± 0.33 до 1.11 ± 0.35 ($P < .001$). Таким образом, зебровые амадины успешно формировали категорию несъедобных объектов как в домашнем, так и в новом экспериментальном контексте. При тестировании через 24 ч достоверные различия между группами не были выявлены: $F(2, 32) = 0.1045$; $P = .9011$. Таким образом, у амадин, как и у цыплят, новизна контекста обучения или тестирования не влияла на формирование и извлечение категоризационной памяти.

Модель «бусиничного пола» позволяет выявлять быстрое изменение поведения у трех филогенетически и экологически далеких видов птиц. В начале сессии птицы воспринимали бусины как потенциально съедобные объекты и клевали их в ходе исследовательского поведения. Однако уже после нескольких неподкрепленных клевков число ошибок резко уменьшалось. Таким образом, в процессе обучения происходила перестройка поведения: бусины переставали восприниматься как возможные пищевые объекты и включались в отдельную категорию несъедобных объектов. Следовательно, каждый выбор в данной модели отражает не только непосредственную реакцию на конкретный объект, но и сформированную в ходе обучения категоризационную оценку этого объекта.

Зебровые амадины могут включать в сформированную категорию стимулы, различающиеся по цвету или размеру. Этот результат лишь частично совпадает с данными, полученными на цыплятах: они успешно переносили сформированную

категорию на бусины новых цветов и на объекты меньшего размера, но не на более крупные. Важно, что в экспериментах на цыплятах и зебровых амадинах использовали бусины одинакового диаметра – 1.5 и 4 мм. Таким образом, различия в категоризации у цыплят и взрослых зебровых амадин позволяют предположить, что границы формируемых категорий могут различаться у разных видов и определяться совокупностью факторов, включая предшествующий индивидуальный опыт, возраст и врожденные предрасположенности (Caves et al. 2018).

4.10. Пошаговый анализ обучения с использованием скрытых марковских моделей.

** Исследование проводили совместно с к.ф-м. наук, м.н.с. Центра когнитивного моделирования Института искусственного интеллекта МФТИ Е.А. Дживеликяном. Автор диссертации провела поведенческие эксперименты, зарегистрировала и подготовила для анализа последовательности клевков, а также участвовала в биологической интерпретации результатов; Е.А. Дживеликян выполнил анализ поведенческих последовательностей с использованием скрытых марковских моделей, включая подбор числа скрытых состояний, оценку параметров моделей, их сравнение по байесовскому информационному критерию и визуализацию результатов.*

Для HMM-анализа использовали отдельную группу цыплят, обучавшихся на бусиничном полу с бусинами шести цветов: синего (HTML: Light Blue), зеленого (HTML: Sea Green), белого (HTML: White), черного (HTML: Black), желтого (HTML: Yellow) и оранжевого (HTML: Goldenrod).

Каждая птица совершала 80 клевков; для каждого клевка фиксировали выбор корма либо бусины конкретного цвета. Таким образом, обучающая выборка включала 31 последовательность по 80 поведенческих актов.

Для того чтобы определить, содержит ли порядок клевков дополнительную информацию о процессе обучения, модели строили по исходным и случайно перемешанным последовательностям (Рис. 23; А, Б). После перемешивания временная структура переходов между поведенческими актами становилась менее

выраженной. Следовательно, последовательность выбора корма и бусин не сводилась к общему соотношению разных типов клевков, а содержала закономерности, связанные с процессом обучения.

Параметры скрытых марковских моделей оценивали с помощью алгоритма Баума – Уэлша. Число скрытых состояний варьировали от одного до пяти. Для каждого варианта выполняли 20 запусков с различными случайными начальными параметрами. Оптимальную модель выбирали по байесовскому информационному критерию (Bayesian Information Criterion, BIC, Рис. 23, В), который учитывает качество соответствия модели данным и вводит штраф за избыточное число параметров. Наименьшее значение BIC было получено для модели с двумя скрытыми состояниями, что указывает на наличие двух основных фаз обучения.

Первая фаза соответствовала исследовательскому поведению (Рис. 23; Д, Г). В ней вероятность клевка по корму составляла 0.45, а суммарная вероятность клевка по бусинам – 0.55. Во второй фазе вероятность выбора корма возрастала до 0.82, тогда как суммарная вероятность клевка по бусинам снижалась до 0.18. Таким образом, переход ко второй фазе отражал выраженное изменение стратегии выбора: птицы преимущественно клевали корм и устойчиво избегали несъедобных объектов. Переход между фазами имел однонаправленный характер. Вероятность сохранения первой фазы при следующем клевке составляла 0.942, а вероятность перехода из первой фазы во вторую – 0.058. После перехода во вторую фазу возврата к первой фазе модель не выявила: вероятность сохранения второй фазы составляла 1.00. Следовательно, вторая фаза представляла собой устойчивое конечное состояние обучения, соответствующее сформированному избеганию бусин (то есть формированию категории несъедобных объектов бусин).

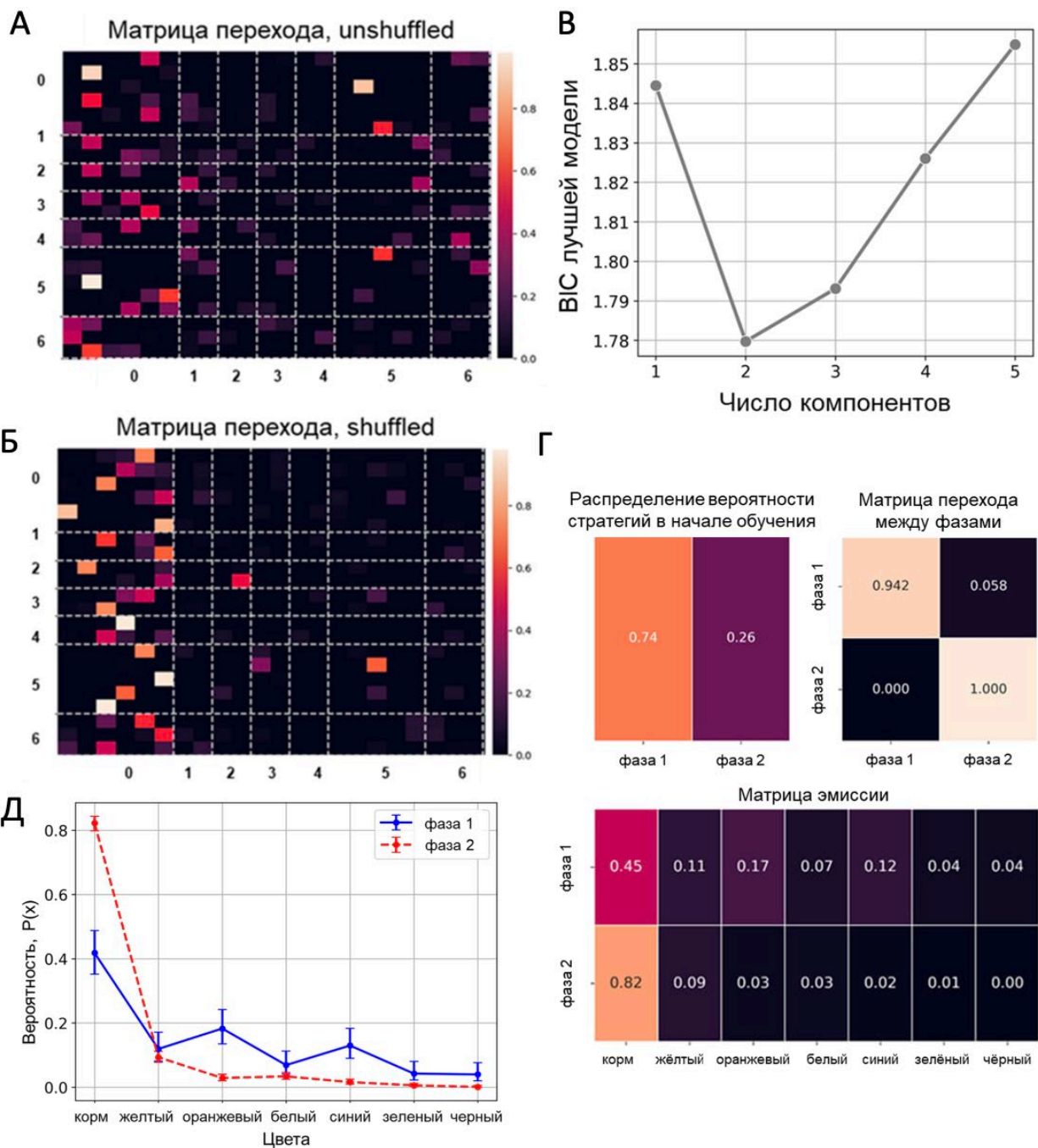


Рисунок 23. Матрицы переходов между скрытыми состояниями модели, соответствующими наблюдаемому поведению (клевков по корму или бусине определенного цвета), где ноль соответствует клевку по корму, цвета бусин: 1 – синий, 2 – зеленый, 3 – белый, 4 – черный, 5 – желтый, 6 – оранжевый. А: матрица перехода для модели, обученной на исходной (unshuffled) последовательности; Б: матрица перехода для модели, обученной на перемешанной (shuffled) последовательности. В: зависимость байесовского информационного критерия скрытой марковской модели от количества скрытых состояний (компонентов) для полученных

последовательностей клевания. По оси y – ВИС лучшей модели как функция от количества компонентов, по оси x – число компонентов (внутренних состояний модели). Г: априорное распределение, матрицы переходов и эмиссии для лучшей скрытой марковской модели. Д: распределение вероятности поведенческих актов в двух фазах обучения.

Вероятность начала обучения в первой фазе составляла 0.74, тогда как во второй – 0.26. Это указывает на индивидуальные различия исходного поведения: большинство птиц начинали с активного исследования объектов и затем переходили к их избеганию, тогда как некоторые птицы уже начинали обучение с частично сформированной категории.

После отнесения каждого клевка к одной из двух фаз по максимальной апостериорной вероятности были сопоставлены частоты отдельных поведенческих актов. Наиболее выраженные различия между фазами наблюдались для клевков по корму, а также по оранжевым и синим бусинам. Во второй фазе возрастала частота выбора корма и снижалась частота клевков по бусинам этих цветов (Рис. 23; Д, Г). Частота клевков по желтым и белым бусинам существенно не изменялась, что свидетельствует о неодинаковом изменении реакции на разные цветовые стимулы в ходе обучения.

Пошаговый анализ показал, что формирование категории несъедобных объектов происходило не как равномерное уменьшение числа ошибок, а как переход от исследовательской стратегии к устойчивому избирательному избеганию бусин. После перехода ко второй фазе возврата к исследовательскому состоянию не наблюдалось, что указывает на закрепление нового способа выбора объектов.

Плавное снижение среднего числа ошибок по блокам, вероятно, отражает различия между птицами во времени этого перехода, тогда как на уровне отдельных последовательностей изменение поведения могло происходить относительно быстро. Таким образом, в задаче «бусиничного пола» категоризация несъедобных объектов (бусин) осуществляется как динамический процесс, связанный с упорядоченной последовательностью поведенческих актов и включающий переход

от исследовательской стратегии к устойчивому поведению, соответствующему сформированной категории.

4.11. Анализ экспрессии c-Fos.

Для выявления структур и областей мозга, вовлеченных в быстрое зрительное категоризационное обучение, был проведен анализ экспрессии белка c-Fos в ряде паллиальных и субпаллиальных областей переднего мозга цыпленка.

В анализ были включены структуры, связанные с первичной и последующей обработкой зрительной информации, а также области, участвующие в ассоциативной обработке, интеграции сенсорных сигналов и формировании поведенческого ответа.

На первом уровне (Interaural 6.16 mm; Puelles et al., 2018) анализировали области зрительного Wulst – апикальный (HA) и плотноклеточный (HD) гиперпаллиум, являющиеся основными паллиальными структурами таламофугальной зрительной системы птиц и функционально сопоставимые с первичной зрительной корой млекопитающих. Эти области участвуют в обработке зрительной информации и вовлекаются в различные формы зрительного обучения у птиц (Tiunova et al., 2019; Stacho et al., 2020).

Кроме того, анализировали экспрессию c-Fos в двух областях мезопаллиума (MVL): вентромедиальном (VM) и латеральном (LM) мезопаллиуме, ассоциативных паллиальных областях, в которых конвергируют проекции как таламофугального, так и тектофугального зрительных путей (Pusch et al., 2023).

Далее, исследовали транскрипционную активность в медиальном нидопаллиуме (MN) - ассоциативной области, вовлеченной в мультимодальную интеграцию сенсорной информации, а также в гиппокампе (HP), играющем ключевую роль в обработке пространственного контекста и исследовательском поведении (Colombo, Broadbent, 2000; Mayer et al., 2018; Morandi-Raikova, Mayer, 2022).

Из субпаллиальных структур экспрессию c-Fos оценивали в медиальном стриатуме (MSt), участвующем в сенсомоторной интеграции (Izawa et al., 2001; Morandi-Raikova, Mayer, 2021).

Для оценки вклада тектофугальной зрительной системы в категоризационное обучение была исследована экспрессия c-Fos в энтопаллиуме (ENT) – основной паллиальной проекционной области тектофугального пути. Однако ни базальной, ни индуцированной обучением экспрессии c-Fos в энтопаллиуме обнаружено не было, поэтому количественный анализ для этой структуры не проводился (Рис.24).

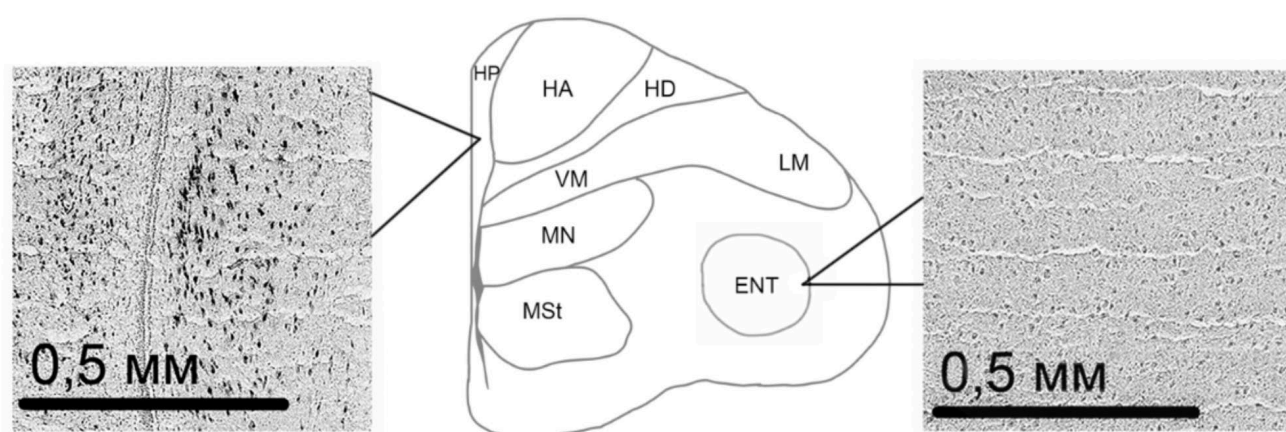


Рисунок 24. Схематическое изображение фронтального среза мозга цыпленка. Сравнение уровня экспрессии c-Fos+ клеток в гиппокампе (HP) и в энтопаллиуме (ENT).

На втором уровне (Interaural 4.24 mm (Puelles et al., 2018) анализировали уровень транскрипционной активности в промежуточном медиальном мезопаллиуме (IMM) – ассоциативной области мезопаллиума, играющей критическую роль в процессах раннего обучения у новорожденных цыплят (Rose, 2000; Horn, 2004; Tiunova et al., 2019).

Анализ экспрессии c-Fos выявил наиболее выраженную индукцию в группе Поли (Рис.25; А-3). В апикальном гиперпаллиуме (НА) группы Поли плотность c-Fos-положительных клеток была выше в левом полушарии, чем в правом ($P < .05$), а также превышала плотность клеток в группе ПК в обоих полушариях (левое: $P < .05$; правое: $P < .01$). По сравнению с группой ДК повышение плотности c-Fos-

положительных клеток было выявлено только в левом полушарии ($P < .01$). В плотноклеточном гиперпаллиуме (HD) группы Поли плотность c-Fos-положительных клеток была выше в левом полушарии, чем в правом ($P < .01$). По сравнению с группой ПК плотность c-Fos-положительных клеток была выше в обоих полушариях групп Поли ($P < .001$) и Моно (левое: $P < .01$; правое: $P < .05$). В группе Поли плотность c-Fos-положительных клеток была также выше, чем в группе ДК, в обоих полушариях ($P < .001$), а по сравнению с группой АК – только в левом полушарии ($P < .05$). В вентромедиальном мезопаллиуме (VM) плотность c-Fos-положительных клеток в группах АК, Моно и Поли была выше, чем в группе ПК (АК и Моно: $P < .05$; Поли: $P < .001$). Кроме того, в группе Поли плотность c-Fos-положительных клеток была выше в левом полушарии, чем в правом ($P < .001$), и выше, чем в левом полушарии группы ДК ($P < .01$). В латеральном мезопаллиуме (LM) в группе Поли уровень экспрессии был выше в левом полушарии, чем в правом ($P < .001$), и превышал уровень экспрессии в группе ПК в обоих полушариях ($P < .001$ и $P < .05$ для левого и правого полушарий). В левом полушарии плотность c-Fos-положительных клеток была также выше, чем в группах ДК и АК ($P < .01$), а также в группе Моно ($P < .05$). В медиальном нидопаллиуме (MN) плотность c-Fos-положительных клеток была выше, чем в группе ПК, в обоих полушариях группы Поли и в левом полушарии группы Моно ($P < .05$). Кроме того, в группе Моно плотность c-Fos-положительных клеток была выше в левом полушарии, чем в правом ($P < .01$).

В гиппокампе (HP) плотность c-Fos-положительных клеток в группах Поли и Моно была выше, чем в группе ПК, в обоих полушариях ($P < .01$). В группе Поли плотность c-Fos-положительных клеток была также выше, чем в группе ДК, в левом полушарии ($P < .05$). В медиальном стриатуме (MSt) группы Поли плотность c-Fos-положительных клеток была выше в левом полушарии, чем в правом ($P < .05$), а также превышала плотность клеток в группе ПК в обоих полушариях (левое: $P < .05$; правое: $P < .01$). По сравнению с группой ДК повышение плотности c-Fos-

положительных клеток было выявлено только в левом полушарии ($P < .05$). В промежуточном медиальном мезопаллиуме (IMM) плотность c-Fos-положительных клеток была выше, чем в группе ПК, в левом полушарии группы Моно ($P < .05$) и в обоих полушариях группы Поли (левое: $P < .01$; правое: $P < .05$). Кроме того, в левом полушарии групп Моно и Поли плотность c-Fos-положительных клеток была выше, чем в группе АК ($P < .05$).

Таким образом, выраженная индукция c-Fos по сравнению с группой активного контроля (АК) наблюдалась в области Wulst у группы Поли (НА, НД). При этом в НА число c-Fos положительных клеток было повышено только в левом полушарии. Эта асимметрия связана, по-видимому, с тем, что левое полушарие у цыплят доминирует в дискриминационных и категоризационных задачах (Rogers, 2008). Поскольку в обеих структурах Wulst, НА и НД, число c-Fos положительных клеток было повышено по сравнению с пассивным и активным контролем только в группе Поли, то основной вклад в индукцию составляло, по-видимому, усложнение категоризационной задачи (Моно vs Поли).

Анализ транскрипционной активности был проведен в двух областях мезопаллиума – латеральной (LM) и медиальной (VM), а также в граничащем с VM медиальном нидопаллиуме (MN). Области VM и MN на основании сходных паттернов активации часто рассматривают как части одного функционального региона – MNM (Behroozi et al., 2024).

Все эти паллиальные структуры относятся к ассоциативным областям, интегрирующим сенсорную информацию, в том числе зрительную, поступающую через оба зрительных пути (Clark, Colombo, 2020). Активация этих областей выявлена у групп Моно и Поли. При этом в LM у группы Поли число c-Fos-положительных клеток было выше как по сравнению со всеми контрольными группами, так и с экспериментальной группой Моно.

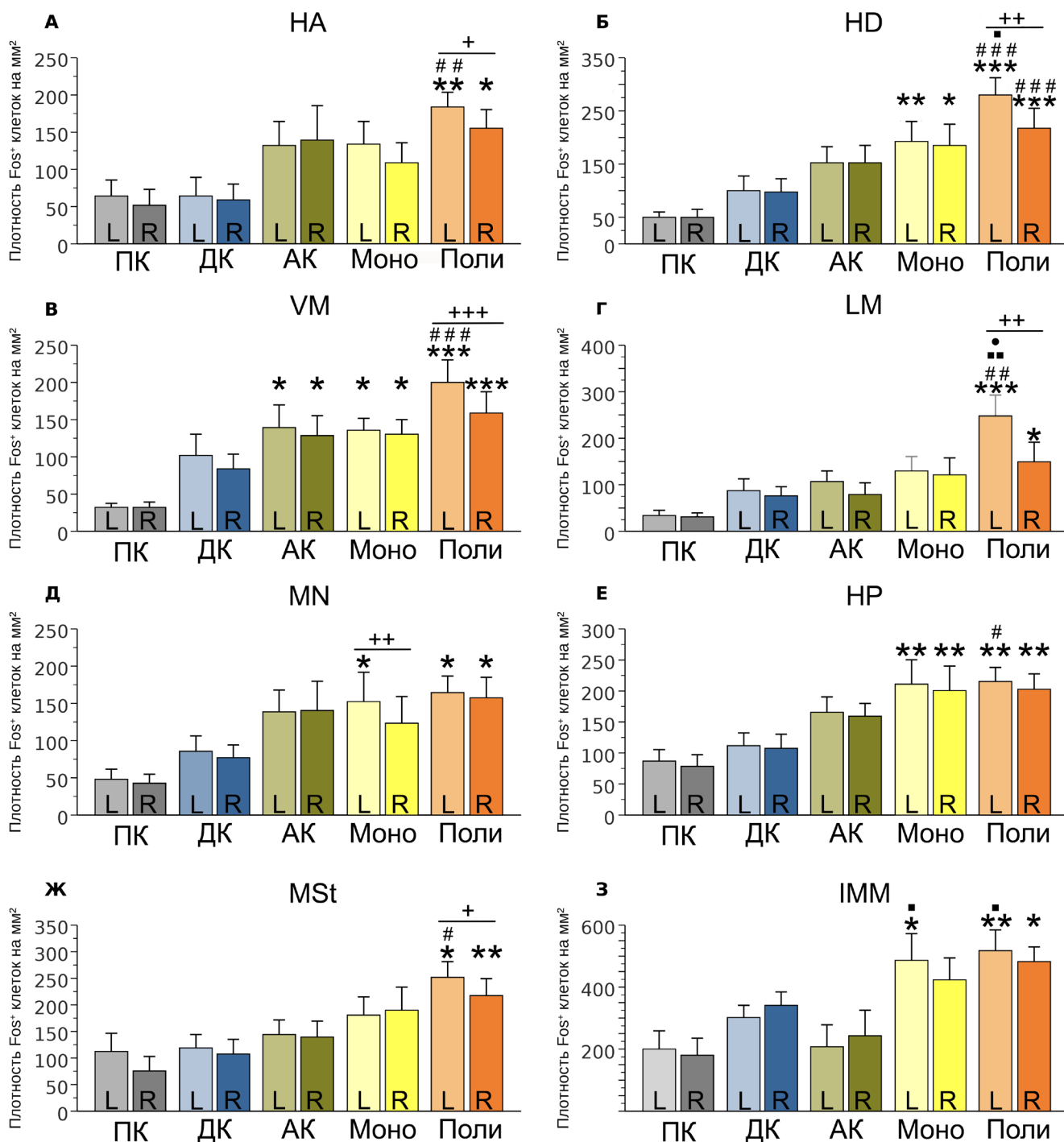


Рисунок 25. Плотность *c-Fos*⁺-клеток в структурах левого и правого полушарий мозга цыплят. По оси ординат представлено количество *c-Fos*⁺-клеток на 1 мм². А: НА, *Hyperpallium apicale*; Б: HD, *Hyperpallium densocellulare*; В: VM, *Ventral mesopallium*; Г: LM, *Lateral mesopallium*; Д: MN, *Medial nidopallium*; Е: HP, *Hippocampal formation*; Ж: MSt, *Medial striatum*; З: IMM, *Intermediate medial mesopallium*. L – левое полушарие, R – правое полушарие; ⁺*P*<.05, ⁺⁺*P*<.01, ⁺⁺⁺*P*<.001 — различия между левым и правым полушариями внутри группы,

обозначенной горизонтальной линией; * $P < .05$, ** $P < .01$, *** $P < .001$ – по сравнению с соответствующим полушарием группы ПК; # $P < .05$, ## $P < .01$, ### $P < .001$ – по сравнению с соответствующим полушарием группы ДК; ■ $P < .05$, ■■ $P < .01$ – по сравнению с соответствующим полушарием группы АК; • $P < .05$ – по сравнению с соответствующим полушарием группы Моно. Положение символа над столбцом указывает группу и полушарие, к которым относится соответствующее сравнение.

Такой паттерн активации, по-видимому, отражает вклад в формирование новой зрительной категории латерального мезопаллиума – структуры, интегрирующей абстрактную сенсорную информацию от обеих зрительных систем переднего мозга птиц (Azizi et al., 2019). Результаты, полученные при анализе экспрессии в гиппокампе (НР; Рис. 25, Е) указывают на существенную роль нового контекста в индукции транскрипционной активности c-Fos. В этой структуре уровень экспрессии повышен в двух экспериментальных группах, Поли и Моно, по сравнению с ПК.

Результаты, полученные при анализе экспрессии в гиппокампе указывают на существенную роль нового контекста в индукции транскрипционной активности c-Fos. В этой структуре уровень экспрессии повышен в двух экспериментальных группах, Поли и Моно, по сравнению с ПК. Кроме того, в левом гиппокампе группы Поли число c-Fos-положительных клеток было выше по сравнению с группой ДК. Ранее, также методом анализа c-Fos, показано, что у цыплят гиппокамп играет ключевую роль в обработке пространственно-геометрической информации, картировании пространства и его активном исследовании (Mayer et al., 2018; Morandi-Raikova, Mayer, 2022).

В медиальном стриатуме (MSt), структуре, обеспечивающей моторную интеграцию (Gao et al., 2019), также было обнаружено повышение экспрессии в экспериментальной группе Поли. Известно, что MSt вовлекается в сложные формы зрительного обучения (Izawa et al., 2001; Yanagihara et al., 2001). У новорожденных цыплят эта область необходима как для приобретения, так и для извлечения ассоциативной памяти, связанной с кодированием зрительных характеристик

стимулов, в особенности цветowych (Izawa et al., 2001; Bischof et al., 2016). Полученные нами результаты согласуются с этими данными.

В целом, полученные результаты по анализу экспрессии c-Fos предполагают, что в задаче, опирающейся на перцептивные характеристики стимула, активируется преимущественно таламофугальный зрительный путь. Функционально это проявляется как усиление транскрипционной активности в слоях Wulst, получающих таламические афференты. Кроме того, в процессе обучения, условия которого удовлетворяют формированию категории, наиболее выраженная активация экспрессии наблюдается в мезопаллиуме. Эти данные соответствуют представлениям об ассоциативной и интегративной роли мезопаллиума в формировании зрительной категории (Pusch et al., 2023).

5. Заключение

В настоящей работе впервые проведено комплексное исследование поведенческих и нейробиологических механизмов быстрого зрительного категоризационного обучения у птиц. Полученные результаты позволили охарактеризовать закономерности формирования новой зрительной категории, определить условия ее возникновения, параметры перцептивного обобщения и выявить структуры мозга, вовлеченные в данный процесс. Полученные данные показывают, что модель бусиничного пола позволяет исследовать быстрое формирование категорий у филогенетически, онтогенетически и экологически различающихся видов птиц. В одной короткой сессии обучения цыплята, зебровые амадины и голуби демонстрировали выраженное снижение количества ошибочных клевков по бусинам. В начале обучения птицы воспринимали новые объекты (бусины) как потенциально съедобные, однако уже после нескольких клевков, относили бусины к категории несъедобных объектов. Таким образом, в ходе обучения происходила реорганизация поведения: птицы исключали бусины из категории потенциально съедобных объектов и относили их к новой категории несъедобных объектов.

У новорожденных цыплят выражена склонность к клеванию мелких объектов в первые дни жизни (Andrew, 1991; Rose, 2000). На этой возрастной особенности основан ряд классических моделей раннего обучения, включая габитуацию, однократное обучение пассивному избеганию, а также модели «гравийного» и «бусиничного пола» (Andrew, 1991; Anokhin et al., 2002; Rogers et al., 2008). У новорожденных цыплят, исходя из их врожденного поведения, можно было ожидать активного взаимодействия с бусинами в начале сессии и последующего изменения поведения по мере накопления опыта. Действительно, в ходе обучения птицы постепенно переставали воспринимать бусины как потенциально съедобные объекты и начинали избегать их, что отражало формирование новой категории несъедобных объектов. В отличие от новорожденных цыплят, взрослые амадины и голуби обладали неизвестным и неконтролируемым предшествующим опытом взаимодействия с разнообразными пищевыми и непищевыми объектами. Кроме того, невозможно было предсказать заранее, будут ли для них исходно привлекательны бусины и будет ли динамика их поведения сходна с наблюдаемой у наивных новорожденных цыплят. Результаты показали, что взрослые амадины и голуби быстро начинали взаимодействовать с бусинами и в течение одной короткой сессии демонстрировали выраженное снижение числа ошибочных клевков, сходное с динамикой обучения у цыплят. Это показывает, что выявленные закономерности не ограничиваются ранним онтогенезом и врожденной исследовательской активностью новорожденных зрелорождающихся птиц. Следовательно, модель бусиничного пола может использоваться для сравнительного изучения поведенческих и нейробиологических механизмов формирования зрительных категорий у птиц разных видов и возрастов.

Каждое взаимодействие с объектом в данной парадигме можно рассматривать не только как результат поведенческой реакции на отдельный стимул, но и как показатель сформированной в результате обучения категоризационной оценки этого стимула. При обучении новорожденных цыплят, предшествующий опыт

которых можно строго контролировать в лабораторных условиях, такая интерпретация особенно актуальна. Поскольку до начала эксперимента они не встречали такие искусственные объекты как бусины, невозможно предполагать у них наличие ранее сформированной категории, соответствующей таким объектам. В ходе обучения наивный цыпленок сталкивается с большим набором мелких объектов, различающихся по цвету и пространственному расположению. Формирование поведения избегания этих объектов уже после ограниченного числа проб свидетельствует о появлении нового класса стимулов, ранее отсутствовавшего в индивидуальном опыте животного.

Важной особенностью этого обучения является то, что формирование категории не требует непосредственного взаимодействия с каждым отдельным объектом, что соответствует критериям категоризационного обучения (Huber, Aust, 2017). В стандартной сессии на бусиничном полу одновременно находится около 100 бусин, тогда как цыплята в среднем клюют приблизительно 14 из них, а голуби – около 10, то есть непосредственно исследуют лишь 10-12 % доступных объектов. Несмотря на столь ограниченный индивидуальный опыт, впоследствии птицы избегают клевать и другие бусины, с которыми ранее не взаимодействовали. По-видимому, после исследования небольшой части объектов животные выделяют их общие перцептивные признаки и переносят сформированную поведенческую реакцию на другие сходные стимулы. Такая перцептивная генерализация составляет важную часть наблюдаемого изменения поведения и может рассматриваться как поведенческая основа формирования категорий в данной модели. Следовательно, успешное решение задачи предполагает формирование обобщенного представления о классе объектов, а не простое запоминание или последовательное исключение отдельных бусин.

Эта интерпретация согласуется с результатами анализа последовательностей клевков с использованием скрытых марковских моделей. Анализ выявил две последовательные фазы обучения: первоначальную исследовательскую фазу,

характеризующуюся относительно высокой вероятностью клевков по бусинам, и устойчивую конечную фазу, в которой вероятность таких клевков резко снижалась. Переход ко второй фазе, вероятно, отражал не последовательное запоминание отдельных бусин, а формирование обобщенной реакции избегания, распространявшейся на все множество схожих объектов. Таким образом, перцептивная генерализация составляет важную часть наблюдаемого изменения поведения и может рассматриваться как поведенческая основа формирования категории в данной модели. Успешное решение задачи предполагает формирование обобщенного представления о категории объектов, а не простое запоминание или последовательное исключение отдельных бусин.

Результаты экспериментов на цыплятах позволили определить условия, необходимые для такого обучения. Предварительное формирование ассоциативной связи между экспериментальным контекстом и пищевым подкреплением не влияло ни на динамику обучения, ни на сохранение сформированной категории. Более того, категория несъедобных объектов могла формироваться и при полном отсутствии пищи на этапе обучения. Для этого было достаточно около 20 неподкрепленных клевков по бусинам, тогда как после 5 или 10 клевков формирование новой категории не завершалось полностью и продолжалось при последующем тестировании. Следовательно, критическим условием формирования новой категории является не опыт взаимодействия с категорией пищевых объектов, а накопление определенного количества непосредственных взаимодействий с несъедобными объектами.

Эти результаты показывают, что неподкрепленные исследовательские клевки выступают в качестве основного поведенческого механизма, определяющего формирование категории. При этом уменьшение числа клевков по бусинам нельзя полностью объяснить простым угасанием реакции вследствие отсутствия подкрепления. Такое объяснение предполагало бы изменение поведения по отношению к тем объектам, с которыми животное уже взаимодействовало. Однако

к концу обучения птицы избегали также бусин, расположенных в других участках пола и никогда ранее непосредственно не исследованных. Перенос реакции на такие объекты свидетельствует о том, что изменение поведения основано на воспринимаемом сходстве стимулов и их объединении в общую категорию. Этот процесс может включать как перцептивную, так и пространственную генерализацию, поскольку последствия клевания ограниченного набора бусин переносятся на другие сходные объекты, расположенные в иных участках экспериментального пространства (Ghirlanda, Enquist, 2003).

В стандартном варианте задачи категория съедобных объектов не является новой, так как в качестве пищевого подкрепления используется знакомый птицам корм. Таким образом, ключевым процессом при обучении является формирование новой перцептивной категории и перенос соответствующей поведенческой реакции на ранее не исследованные объекты. В то же время, использование при обучении незнакомого корма показало, что цыплята способны одновременно формировать две противопоставленные категории – съедобных и несъедобных объектов. В начале такого обучения они совершали больше ошибок, чем при использовании привычного корма, что, вероятно, отражало необходимость одновременно определять категоризационную принадлежность обоих типов стимулов. Тем не менее, к концу обучения разницы между группами обнаружено не было, что свидетельствует о возможности параллельного формирования двух категорий.

Динамика обучения в модели бусиничного пола также не может быть объяснена с точки зрения неофобии. Если бы избегание бусин определялось преимущественно страхом перед незнакомыми объектами, минимальный уровень клевков по бусинам наблюдался бы в начале сессии, когда все стимулы являются новыми. Однако в начале обучения птицы активно исследуют бусины, а частота ошибочных клевков постепенно снижается по мере накопления опыта взаимодействия с бусинами. Особенно выражена эта динамика у цыплят, для которых в первые дни жизни характерна исследовательская мотивация в отношении мелких незнакомых

объектов (Gallagher, Peeke, 1976; Newberry, 1999). Таким образом, снижение количества клевков по бусинам в процессе обучения связано именно с формированием категории, а не с неохобией.

Эксперименты с изменением зрительных характеристик стимулов показали, что границы формируемой категории зависели как от конкретного признака объекта, так и от предшествующего опыта животного. Цыплята включали в категорию несъедобных объектов бусины нового красного цвета и даже полностью новый цветовой набор, что свидетельствует о том, что цвет не являлся обязательным признаком принадлежности к категории. Вместе с тем, добавление только одного нового цвета, желтого, сопровождалось увеличением числа ошибочных клевков. Причины этого противоречия были выявлены в экспериментах с монохромными полами: при использовании в качестве корма желтого кускуса цыплята чаще клевали желтые бусины независимо от порядка их предъявления, тогда как при кормлении черными семенами чиа этот эффект был значительно слабее, но возрастало число ошибок при предъявлении синих бусин. Следовательно, включение нового цвета в сформированную категорию определялось не только его перцептивной новизной, но и приобретенным пищевым опытом. Ранее сформированная связь желтого цвета с кормом препятствовала априорному отнесению желтых бусин к несъедобным объектам, однако по мере накопления опыта взаимодействия с ними число ошибочных клевков снижалось. Таким образом, предшествующий опыт не препятствовал формированию категории в целом, но изменял ее границы и динамику включения отдельных цветковых стимулов.

Напротив, изменение формы стимулов при сохранении цветковых характеристик нарушало перенос категории: после обучения на сферических бусинах цыплята не включали в категорию пластиковые палочки, а после обучения на палочках – сферические бусины. Это указывает на существенную роль геометрической формы

в раннем представлении о категории для новорожденных цыплят (Gamberale-Stille, Tullberg, 2001).

Перенос по размеру имел асимметричный характер. Цыплята относили к ранее сформированной категории новые объекты меньшего размера, однако не переносили эту реакцию на более крупные стимулы.

Одно из возможных объяснений этого феномена связано с эффектом сверхнормального стимула (supernormal stimuli; Tinbergen, 1951), при котором усиление количественного признака знакомого объекта вызывает более выраженную поведенческую реакцию, чем исходный стимул. Для признаков, изменяющихся по интенсивности, включая размер, обобщение нередко имеет направленный характер: увеличенное значение признака может вызывать усиление реакции на новый объект (Ghirlanda, Enquist, 2003). Поэтому более крупные бусины могли восприниматься цыплятами не только как новые представители уже сформированной категории, но и как особенно заметные потенциально пищевые объекты, что приводило к возобновлению исследовательских клевков. Подобные реакции на сверхнормальные зрительные стимулы ранее были описаны у цыплят (Goodwin, Hess, 1969).

Таким образом, категория несъедобных объектов у цыплят не представляет собой абстрактный класс, полностью независимый от конкретных сенсорных характеристик. Она допускает широкое варьирование цвета, но в большей степени ограничена формой и размером объектов.

В отличие от цыплят, взрослые зебровые амадины переносили сформированную категорию как на бусины нового цвета, так и на бусины большего размера. Известно, что границы формируемой категории зависят от сочетания видоспецифических, возрастных и индивидуальных факторов (Caves et al., 2018).

Различия между цыплятами и зебровыми амадинами определяются не только видовой принадлежностью, но и возрастом и наличием индивидуального опыта.

Взрослые амадины, в отличие от новорожденных цыплят, обладают обширным опытом взаимодействия с пищевыми и непищевыми стимулами. Поэтому более широкий диапазон категоризации у амадин может отражать как видовые особенности категоризации, так и возрастные особенности.

Сравнение цыплят и голубей, обучавшихся на одинаковом бусиничном полу, также выявило межвидовые различия, преимущественно в начале обучения. Цыплята совершали больше ошибок в первом блоке обучения, тогда как в последующих блоках обучения межвидовые различия исчезали. Вероятно, различия в динамике обучения отражают сочетание онтогенетических и экологических факторов. Для молодых выводковых птиц, таких как цыплята, характерно активное исследовательское клевание мелких потенциально съедобных объектов, тогда как неофобия у них еще не полностью развита (Andrew, 1991). Взрослые птицы, напротив, обладают обширным опытом взаимодействия с пищей и, как правило, проявляют более выраженную осторожность по отношению к новым объектам (ManyBirds Project; Miller et al., 2025). Поэтому меньшее число ошибок у голубей в первом блоке обучения может быть связано не столько с более эффективным формированием категорий, сколько со свойственной взрослым животным неофобией.

Эта интерпретация согласуется с результатами анализа латентного периода (до первого клевка). У голубей из пригородных районов он был больше, чем у голубей из центра города, а также чем у цыплят и зебровых амадин. При этом динамика снижения количества ошибок у городских и пригородных голубей не различалась. Следовательно, условия обитания влияли прежде всего на исходную готовность птицы взаимодействовать с новой ситуацией, но не на последующий процесс обучения. Голуби из центра города, вероятно, в большей степени привыкли к присутствию людей, наличию разнообразных искусственных и рукотворных объектов, что могло сопровождаться сниженной неофобией. Эти данные согласуются с результатами исследований, показывающих зависимость реакции на

новизну от особенностей среды обитания и степени урбанизации (Tryjanowski et al., 2016; Biondi et al., 2020; ManyBirds Project; Miller et al., 2025).

Успешное применение модели у трех видов показывает, что возможность ее использования не ограничивается новорожденными зрелорождающимися птицами с выраженной склонностью клевать мелкие объекты. Модель воспроизводится у взрослых зерноядных певчих птиц в лабораторных условиях и у взрослых диких голубей непосредственно в естественной среде. Это свидетельствует о ее широкой поведенческой и этологической валидности. В отличие от многих классических категоризационных задач, требующих длительного обучения и последовательного предъявления стимулов, в модели бусиничного пола выраженное изменение поведения формируется в течение одной короткой сессии и опирается на естественную пищедобывательную и исследовательскую активность птиц.

Большинство классических моделей категоризации предполагает продолжительное обучение, при котором трудно точно определить момент формирования категории. В модели бусиничного пола новая категория формируется в пределах одной короткой сессии, а время начала обучения и число проб могут быть строго определены. Это создает возможность сопоставлять поведенческую динамику с молекулярными, клеточными и системными процессами, происходящими на разных этапах формирования категоризационной памяти.

Картирование вызванной обучением экспрессии белка c-Fos показало, что быстрое категоризационное обучение сопровождается асимметричной активацией прежде всего таламофугальной зрительной системы, ассоциативных областей переднего мозга, гиппокампа и медиального стриатума. При этом в паллиальном отделе тектофугальной системы, которая, согласно литературным данным, вовлекается в процессы зрительной категоризации (Pusch et al., 2023), транскрипционная активность отсутствовала. Полученные данные существенно

расширяют существующие представления о нейронной организации процессов зрительной категоризации у птиц и свидетельствуют о ведущем участии таламофугального пути в формировании новой зрительной категории.

Таким образом, в работе проведено сравнительное исследование зрительного категоризационного обучения на экспериментальной модели, объединяющей контролируемый анализ поведения с исследованием механизмов пластичности, лежащих в основе категоризационных процессов. Полученные результаты выявляют условия формирования и обобщения новой перцептивной категории, показывают сохранение общих принципов обучения у разных видов птиц и уточняют вклад параллельных зрительных систем переднего мозга в этот процесс. Модель может служить основой для дальнейшего изучения принципов и механизмов формирования категоризационной памяти.

6. Выводы

1. Экспериментальная модель «бусиничный пол» выявляет наличие быстрого зрительного категоризационного обучения у различных видов птиц: новорожденных цыплят (*Gallus gallus domesticus*), взрослых зебровых амадин (*Taeniopygia guttata*) и сизых голубей (*Columba livia*). Общая динамика их категоризационного обучения сходна, при этом границы перцептивного обобщения имеют видо- и возрастоспецифический характер.

2. Использование скрытых марковских моделей для анализа поведения новорожденных цыплят в модели «бусиничный пол» выявило две последовательные фазы категоризационного обучения. Первая из них отражает, по-видимому, исследовательское поведение относительно незнакомых объектов, тогда как переход ко второй фазе связан с формированием новой категории объектов со специфическими свойствами и перцептивными признаками.

3. Вариации условий обучения цыплят в модели «бусиничный пол» показали, что категория несъедобных объектов может формироваться в

отсутствие положительного подкрепления или одновременно с формированием новой категории пищевых объектов.

4. Вариации перцептивных признаков новых объектов выявили возможность переноса сформированной категории непищевых объектов на полностью новый цветовой набор стимулов, в то время как включение объектов новой формы требует дополнительного обучения. При этом предшествующий индивидуальный опыт влияет на динамику категоризационного обучения и цветовые предпочтения животных.

5. Иммуногистохимическое картирование активности транскрипционного фактора c-Fos в мозге цыплят при обучении в модели «бусиничный пол» выявило преимущественное вовлечение в данную категоризационную задачу паллиальных структур таламофугального пути.

Список литературы

1. Анохин К.В., Тиунова А.А. Интерокулярный перенос опыта при формировании категориальной памяти у цыплят // Доклады Академии наук. 1996. Т. 348, № 4. С. 564–566.
2. Бериташвили И.С., Чичинадзе Н.М. К вопросу о локализации корковых процессов, вызываемых зрительными раздражениями // Труды Института физиологии. 1937. Т. 3. С. 361–374.
3. Akeresola R.A. et al. Validating hidden Markov models for seabird behavioural inference // Ecology and Evolution. 2024. Vol. 14. Art. e111116. DOI: 10.1002/ece3.111116.
4. Anderson C., Parra R.S., Chapman H., Steinemer A., Porter B., Colombo M. Pigeon nidopallium caudolaterale, entopallium, and mesopallium ventrolaterale neural responses during categorisation of Monet and Picasso paintings // Scientific Reports. 2020. Vol. 10. Art. 15971. DOI: 10.1038/s41598-020-72650-y.

5. Andrew R.J. (ed.). *Neural and Behavioural Plasticity: The Use of the Domestic Chick as a Model*. Oxford University Press, 1991.
6. Anokhin K.V., Rose S.P.R. Learning-induced increase of immediate early gene messenger RNA in the chick forebrain // *European Journal of Neuroscience*. 1991. Vol. 3, No. 2. P. 162–167. DOI: 10.1111/j.1460-9568.1991.tb00076.x.
7. Anokhin K.V., Tiunova A.A., Rose S.P.R. Reminder effects—reconsolidation or retrieval deficit? Pharmacological dissection with protein synthesis inhibitors following reminder for a passive-avoidance task in young chicks // *European Journal of Neuroscience*. 2002. Vol. 15, No. 11. P. 1759–1765. DOI: 10.1046/j.1460-9568.2002.02023.x.
8. Apostel A., Hahn L.A., Rose J. Jackdaws form categorical prototypes based on experience with category exemplars // *Brain Structure and Function*. 2024. Vol. 229, No. 3. P. 593–608. DOI: 10.1007/s00429-023-02651-w.
9. Ash H., Chang A., Ortiz R., Kulkarni P., Rauch B., Colman R., Ferris C., Ziegler T. Structural and functional variations in the prefrontal cortex are associated with learning in pre-adolescent common marmosets (*Callithrix jacchus*) // *Behavioural Brain Research*. 2022. Vol. 430. Art. 113920. DOI: 10.1016/j.bbr.2022.113920.
10. Atkinson R., Bevilaqua L., Rostas J., Hunter M. Discriminative taste aversion learning: A learning task for older chickens // *Neurobiology of Learning and Memory*. 2003. Vol. 79. P. 25–31.
11. Atoji Y., Wild J. Afferent and efferent projections of the mesopallium in the pigeon (*Columba livia*) // *Journal of Comparative Neurology*. 2012. Vol. 520. P. 717–741.
12. Aust U., Huber L. The role of item- and category-specific information in the discrimination of people versus nonpeople images by pigeons // *Animal Learning & Behavior*. 2001. Vol. 29. P. 107–119. DOI: 10.3758/BF03192820.

13. Awad M., Khanna R. Hidden Markov Model // Efficient Learning Machines. 2015.
14. Azizi A.H., Pusch R., Koenen C., Klatt S., Bröker F., Thiele S., Güntürkün O. Emerging category representation in the visual forebrain hierarchy of pigeons (*Columba livia*) // Behavioural Brain Research. 2019. Vol. 356. P. 423–434. DOI: 10.1016/j.bbr.2018.05.014.
15. Baddeley R.J., Osorio D., Jones C.D. Generalization of Color by Chickens: Experimental Observations and a Bayesian Model // The American Naturalist. 2007. Vol. 169, Suppl. 1. P. S27–S41. DOI: 10.1086/510142.
16. Barrett L.F., Miller E.K. Categorization is “baked” into the brain // Nature Reviews Neuroscience. 2026. Vol. 27. P. 435–456. DOI: 10.1038/s41583-026-01036-2.
17. Baum L.E., Petrie T., Soules G., Weiss N. A maximization technique occurring in the statistical analysis of probabilistic functions of Markov chains // The Annals of Mathematical Statistics. 1970. Vol. 41, No. 1. P. 164–171. DOI: 10.1214/aoms/1177697196.
18. Behroozi M., Helluy X., Ströckens F., Gao M., Pusch R., Tabrik S., Tegenthoff M., Otto T., Axmacher N., Kumsta R., Moser D., Genc E., Güntürkün O. Event-related functional MRI of awake behaving pigeons at 7T // Nature Communications. 2020. Vol. 11. Art. 4715. DOI: 10.1038/s41467-020-18437-1.
19. Behroozi M., Lorenzi E., Tabrik S. et al. Functional MRI of imprinting memory in awake newborn domestic chicks // Commun. Biol. 2024. Vol. 7, No. 1. Art. 1326. DOI: 10.1038/s42003-024-06991-z.
20. Benard J., Stach S., Giurfa M. Categorization of visual stimuli in the honeybee *Apis mellifera* // Animal Cognition. 2006. Vol. 9. P. 257–270. DOI: 10.1007/s10071-006-0032-9.
21. Bhatt R.S., Wasserman E.A., Reynolds W.F. Jr., Knauss K.S. Conceptual behavior in pigeons: Categorization of both familiar and novel examples from

- four classes of natural and artificial stimuli // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1988. Vol. 14, No. 3. P. 219–234. DOI: 10.1037/0097-7403.14.3.219.
22. Bilmes J. A gentle tutorial of the EM algorithm and its application to parameter estimation for Gaussian mixture and hidden Markov models // *Tech. Rep. ICSI-TR- 97-021*, Univ. Berkeley. 1997. V. 4.
 23. Biondi L.M., Fuentes G.M., Córdoba R.S., Bó M.S., Cavalli M., Paterlini C.A., Castano M.V., García G.O. Variation in boldness and novelty response between rural and urban predatory birds: The Chimango caracara, *Milvago chimango*, as a study case // *Behavioural Processes*. 2020. Vol. 173. Art. 104064. DOI: 10.1016/j.beproc.2020.104064.
 24. Bird C., Emery N. Insightful problem solving and creative tool modification by captive nontool-using rooks // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009. Vol. 106. P. 10370–10375.
 25. Bischof H., Eckmeier D., Keary N., Lowel S., Mayer U., Michael N. Multiple visual field representations in the visual Wulst of a laterally eyed bird, the zebra finch (*Taeniopygia guttata*) // *PLOS ONE*. 2016. Vol. 11. Art. e0154927.
 26. Bringmann A., Syrbe S., Görner K., Kacza J., Francke M., Wiedemann P., Reichenbach A. The primate fovea: Structure, function and development // *Progress in Retinal and Eye Research*. 2018. Vol. 66. P. 49–84.
 27. Briscoe S., Albertin C., Rowell J., Ragsdale C. Neocortical Association Cell Types in the Forebrain of Birds and Alligators // *Current Biology*. 2018. Vol. 28, No. 5. P. 686–696.e6.
 28. Budzynski C.A., Bingman V.P. Participation of the thalamofugal visual pathway in a coarse pattern discrimination task in an open arena // *Behavioural Brain Research*. 2004. Vol. 153, No. 2. P. 543–556. DOI: 10.1016/j.bbr.2004.01.011.

29. Budzynski C.A., Gagliardo A., Ioalé P., Bingman V.P. Participation of the homing pigeon thalamofugal visual pathway in sun-compass associative learning // *European Journal of Neuroscience*. 2002. Vol. 15, No. 1. P. 197–210. DOI: 10.1046/j.0953-816x.2001.01833.x.
30. Burnham K.P., Anderson D.R. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2002. 2nd ed. Springer.
31. Burr T. Pattern Recognition and Machine Learning // *Journal of the American Statistical Association*. 2008. Vol. 103(482). P. 886–887. DOI: 10.1198/jasa.2008.s236.
32. Castro L., Remund Wiger E., Wasserman E. Focusing and shifting attention in pigeon category learning // *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*. 2021. Vol. 47. P. 371–383.
33. Castro L., Wasserman E.A. Attentional shifts in categorization learning: Perseveration but not learned irrelevance // *Behavioural Processes*. 2016. Vol. 123. P. 63–73. DOI: 10.1016/j.beproc.2015.11.001.
34. Castro L., Wasserman E.A. Feature predictiveness and selective attention in pigeons' categorization learning // *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*. 2017. Vol. 43. P. 231–242.
35. Castro L., Wasserman E.A. Pigeons' tracking of relevant attributes in categorization learning // *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*. 2014. Vol. 40. P. 195–211.
36. Caves E.M., Green P.A., Zippel M.N., Peters S., Johnsen S., Nowicki S. Categorical perception of colour signals in a songbird // *Nature*. 2018. Vol. 560. P. 365–367. DOI: 10.1038/s41586-018-0377-7.
37. Celeux G., Durand J.-B. Selecting hidden Markov model state number with cross-validated likelihood // *Computational Statistics*. 2008. Vol. 23, No. 4. P. 541–564. DOI: 10.1007/s00180-007-0097-1.

38. Cerella J. Pigeons and perceptrons // Pattern Recognition. 1986. Vol. 19, No. 6. P. 431–438. DOI: 10.1016/0031-3203(86)90041-5.
39. Cerella J. The pigeon's analysis of pictures // Pattern Recognition. 1980. Vol. 12, No. 1. P. 1–6. DOI: 10.1016/0031-3203(80)90048-5.
40. Cherepov A.B., Tiunova A.A., Anokhin K.V. The power of innate: Behavioural attachment and neural activity in responses to natural and artificial objects in filial imprinting in chicks // Frontiers in Physiology. 2022. Vol. 13. Art. 1006463. DOI: 10.3389/fphys.2022.1006463.
41. Clark W., Colombo M. Seeing the forest for the trees, and the ground below my beak: Global and local processing in the pigeon's visual system // Frontiers in Psychology. 2022. Vol. 13. Art. 888528. DOI: 10.3389/fpsyg.2022.888528.
42. Clark W.J., Colombo M. The functional architecture, receptive field characteristics, and representation of objects in the visual network of the pigeon brain // Progress in Neurobiology. 2020. Vol. 195. Art. 101781. DOI: 10.1016/j.pneurobio.2020.101781.
43. Colombo M., Broadbent N. Is the avian hippocampus a functional homologue of the mammalian hippocampus? // Neuroscience & Biobehavioral Reviews. 2000. Vol. 24, No. 4. P. 465–484. DOI: 10.1016/s0149-7634(00)00016-6.
44. Cook R.G., Smith J.D. Stages of abstraction and exemplar memorization in pigeon category learning // Psychological Science. 2006. Vol. 17, No. 12. P. 1059–1067. DOI: 10.1111/j.1467-9280.2006.01833.x.
45. Cook R.G., Wright A.A., Drachman E.E. Categorization of birds, mammals, and chimeras by pigeons // Behavioural Processes. 2013. Vol. 93. P. 98–110. DOI: 10.1016/j.beproc.2012.11.006.
46. Cox D.D., Dean T. Neural networks and neuroscience-inspired computer vision // Current Biology. 2014. Vol. 24, No. 18. P. R921–R929. DOI: 10.1016/j.cub.2014.08.026.

47. Daisley J.N., Mascalon E., Salva O.R., Rugani R., Regolin L. Lateralization of social cognition in the domestic chicken (*Gallus gallus*) // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2009. Vol. 364. P. 965–981.
48. Dawkins M.S., Woodington A. Pattern recognition and active vision in chickens // *Nature*. 2000. Vol. 403. P. 652–655. DOI: 10.1038/35001064.
49. Dempster A.P., Laird N.M., Rubin D.B. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm // *Journal of the Royal Statistical Society. Series B*. 1977. Vol. 39, No. 1. P. 1–38.
50. Dittrich L., Rose J., Buschmann J., Bourdonnais M., Güntürkün O. Peck tracking: a method for localizing critical features within complex pictures for pigeons // *Animal Cognition*. 2010. Vol. 13. P. 133–143.
51. Ditz H.M., Fechner J., Nieder A. Cell-type specific pallial circuits shape categorical tuning responses in the crow telencephalon // *Communications Biology*. 2022. Vol. 5, No. 1. Art. 269. DOI: 10.1038/s42003-022-03208-z.
52. Divac I., Mogensen J. The prefrontal «cortex» in the pigeon catecholamine histofluorescence // *Neuroscience*. 1985. Vol. 15. P. 677–682.
53. Fagot J., Kruschke J.K., Dépy D., Vauclair J. Associative learning in baboons (*Papio papio*) and humans (*Homo sapiens*): species differences in learned attention to visual features // *Animal Cognition*. 1998. Vol. 1. P. 123–133. DOI: 10.1007/s100710050017.
54. Farries M.A. The oscine song system considered in the context of the avian brain: lessons learned from comparative neurobiology // *Brain, Behavior and Evolution*. 2001. Vol. 58. P. 80–100.
55. Fernández M., Morales C., Durán E., Fernández-Colleman S., Sentis E., Mpodozis J., Karten H. J., Marín G.J. Parallel organization of the avian sensorimotor arcopallium: tectofugal visual pathway in the pigeon (*Columba livia*) // *Journal of Comparative Neurology*. 2020. Vol. 528. P. 597–623.

56. Fite K. V., Rosenfield-Wessels S. A comparative study of deep avian foveas // *Brain, Behavior and Evolution*. 1975. Vol. 12, No. 1–2. P. 97–115.
57. Freedman D.J., Riesenhuber M., Poggio T., Miller E.K. A comparison of primate prefrontal and inferior temporal cortices during visual categorization // *Journal of Neuroscience*. 2003. Vol. 23. P. 5235–5246.
58. Freedman D.J., Riesenhuber M., Poggio T., Miller E.K. Categorical representation of visual stimuli in the primate prefrontal cortex // *Science*. 2001. Vol. 291. Art. 5502.
59. Gagliardo A., Bonadonna F., Divac I. Behavioural effects of ablations of the presumed «prefrontal cortex» or the corticoid in pigeons // *Behavioural Brain Research*. 1996. Vol. 78. P. 155–162.
60. Gagliardo A., Mazzotto M., Divac I. Memory of radial maze behavior in pigeons after ablations of the presumed equivalent of mammalian prefrontal cortex // *Behavioral Neuroscience*. 1997. Vol. 111. P. 955–962.
61. Gallagher J.E., Peeke H.V.S. The ontogeny of the peck response in *Gallus gallus*: constraints on a model system of memory // *Behavioral Biology*. 1976. Vol. 18, No. 1.
62. Gamberale-Stille G., Tullberg B.S. Fruit or aposematic insect? Context-dependent colour preferences in domestic chicks // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2001. Vol. 268, No. 1485. P. 2525–2529. DOI: 10.1098/rspb.2001.1814.
63. Gao M., Pusch R., Güntürkün O. Blocking NMDA-receptors in the pigeon's medial striatum impairs extinction acquisition and induces a motoric disinhibition in an appetitive classical conditioning paradigm // *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. 2019. Vol. 13. Art. 153. DOI: 10.3389/fnbeh.2019.00153.
64. Ghirlanda S., Enquist M. A century of generalization // *Animal Behaviour*. 2003. Vol. 66, No. 1. P. 15–36. DOI: 10.1006/anbe.2003.2174.

65. Gifford A.M., Cohen Y.E., Stocker A.A. Characterizing the impact of category uncertainty on human auditory categorization behavior // PLOS Computational Biology. 2014. Vol. 10, No. 7. Art. e1003715. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1003715.
66. Goodwin E.B., Hess E.H. Stimulus Generalization and Responses to “Supernormal” Stimuli in the Unrewarded Pecking Behavior of Young Chicks // Behaviour. 1969. Vol. 34, No. 4. P. 255–266. DOI: 10.1163/156853969X00152.
67. Greene M.R., Hansen B.C. Shared spatiotemporal category representations in biological and artificial deep neural networks // PLOS Computational Biology. 2018. Vol. 14, No. 7. Art. e1006327. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1006327.
68. Greene S.L. Feature memorization in pigeon concept formation // Quantitative Analysis of Behavior. Vol. 4: Discrimination Processes / Eds. M.L. Commons, R.J. Herrnstein, A.R. Wagner. Cambridge, MA: Ballinger, 1983. P. 209–229.
69. Grella S.L., Guigueno M.F., White D.J., Sherry D.F., Marrone D.F. Context-dependent Egr1 expression in the avian hippocampus // PLOS ONE. 2016. Vol. 11, No. 10. Art. e0164333. DOI: 10.1371/journal.pone.0164333.
70. Gross C.G., Rocha-Miranda C.E., Bender D.B. Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the macaque // Journal of Neurophysiology. 1972. Vol. 35. P. 96–111.
71. Gross C.G., Rodman H.R., Gochin P.M., Colombo M.W. Inferior temporal cortex as a pattern recognition device // Computational Learning & Cognition: Proceedings of the Third NEC Research Symposium. 1993. P. 44–73.
72. Gu Y., Wang Y., Zhang T., Wang S. Stimulus size selectivity and receptive field organization of ectostriatal neurons in the pigeon // Journal of Comparative Physiology A. 2002. Vol. 188. P. 173–178.

73. Guiraud M.-G., Gallo V., Quinsal-Keel E., MaBouDi H. Bumble bee visual learning: Simple solutions for complex stimuli // *Animal Behaviour*. 2025. Vol. 221. Art. 123070. DOI: 10.1016/j.anbehav.2024.123070.
74. Güntürkün O. Cognitive impairments after lesions of the neostriatum caudolaterale and its thalamic afferent in pigeons: functional similarities to the mammalian prefrontal system? *Journal für Hirnforschung*. 1997. Vol. 38. P. 133–143.
75. Güntürkün O. The avian ‘prefrontal cortex’ and cognition // *Current Opinion in Neurobiology*. 2005. Vol. 15. P. 686–693.
76. Güntürkün O., Bugnyar T. Cognition without cortex // *Trends in Cognitive Sciences*. 2016. Vol. 20. P. 291–303.
77. Güntürkün O., Koenen C., Iovine F., Garland A., Pusch R. The neuroscience of perceptual categorization in pigeons: A mechanistic hypothesis // *Learning & Behavior*. 2018. Vol. 46, No. 3. P. 229–241. DOI: 10.3758/s13420-018-0321-6.
78. Güntürkün O., Ströckens F., Ocklenburg S. Brain Lateralization: A Comparative Perspective // *Physiological Reviews*. 2020. Vol. 100. P. 1019–1063.
79. Hartmann B., Güntürkün O. Selective deficits in reversal learning after neostriatum caudolaterale lesions in pigeons: possible behavioral equivalencies to the mammalian prefrontal system // *Behavioural Brain Research*. 1998. Vol. 96. P. 125–133.
80. Helduser S., Güntürkün O. Neural substrates for serial reaction time tasks in pigeons // *Behavioural Brain Research*. 2012. Vol. 230. P. 132–143.
81. Herculano-Houzel S. Brains matter, bodies maybe not: The case for examining neuron numbers irrespective of body size // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2011. Vol. 1225. P. 191–199.
82. Herculano-Houzel S. The human brain in numbers: a linearly scaled-up primate brain // *Frontiers in Human Neuroscience*. 2009. Vol. 3. P. 31.

83. Herrnstein R.J. Acquisition, generalization, and discrimination reversal of a natural concept // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1979. Vol. 5, No. 2. P. 150–164.
84. Herrnstein R.J., Loveland D.H. Complex visual concept in the pigeon // *Science*. 1964. Vol. 146, No. 3643. P. 549–551. DOI: 10.1126/science.146.3643.549.
85. Herrnstein R.J., Loveland D.H., Cable C. Natural concepts in pigeons // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1976. Vol. 2, No. 4. P. 285–302. DOI: 10.1037/0097-7403.2.4.285.
86. Hoffman G.E., Smith M.S., Verbalis J.G. c-Fos and related immediate early gene products as markers of activity in neuroendocrine systems // *Frontiers in Neuroendocrinology*. 1993. Vol. 14, No. 3. P. 173–213. DOI: 10.1006/frne.1993.1006.
87. Höglund J., Mitkus M., Olsson P., Lind O., Drews A., Bloch N. I., Kelber A. Strandh M. Owls lack UV-sensitive cone opsin and red oil droplets, but see UV light at night: retinal transcriptomes and ocular media transmittance // *Vision Research*. 2019. Vol. 158. P. 109–119.
88. Horn G. Pathways of the past: The imprint of memory // *Nature Reviews Neuroscience*. 2004. Vol. 5. P. 108–120.
89. Huber L., Aust U. Mechanisms of Perceptual Categorization in Birds // *Avian Cognition*. 2017. P. 208–228. DOI: 10.1017/9781316135976.012.
90. Huber L., Troje N.F., Loidolt M., Aust U., Grass D. Natural categorization through multiple feature learning in pigeons // *Quarterly Journal of Experimental Psychology B*. 2000. Vol. 53. P. 341–357. DOI: 10.1080/713932733.
91. Hunt G.R. Manufacture and use of hook-tools by new Caledonian crows // *Nature*. 1996. Vol. 379. P. 249–251.
92. Iwaniuk A.N., Hurd P.L. The evolution of cerebrotypes in birds // *Brain, Behavior and Evolution*. 2005. Vol. 65. P. 215–230.

93. Izawa E., Yanagihara S., Atsumi T. et al. The role of basal ganglia in reinforcement learning and imprinting in domestic chicks // *NeuroReport*. 2001. Vol. 12, No. 8. P. 1743–1747. DOI: 10.1097/00001756-200106130-00045.
94. Jarvis E.D., Güntürkün O., Bruce L. et al. Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution // *Nature Reviews Neuroscience*. 2005. Vol. 6, No. 2. P. 151–159.
95. Johnston A.N.B., Burne T.H.J. Aposematic coloration enhances memory formation in domestic chicks trained in a weak passive avoidance learning paradigm // *Brain Research Bulletin*. 2008. Vol. 76. P. 313–316.
96. Johnston M., Anderson C., Colombo M. Neural correlates of sample-coding and reward-coding in the delay activity of neurons in the entopallium and nidopallium caudolaterale of pigeons (*Columba livia*) // *Behavioural Brain Research*. 2017. Vol. 317. P. 382–392.
97. Johnston M., Colombo M. Entopallium // *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior* / Eds. J. Vonk, T. Shackelford. Berlin: Springer, 2019. DOI: 10.1007/978-3-319-47829-6_1219-1.
98. Jones C.D., Osorio D., Baddeley R.J. Colour categorization by domestic chicks // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2001. Vol. 268, No. 1481. P. 2077–2084. DOI: 10.1098/rspb.2001.1734.
99. Kabadayi C., Osvath M. Ravens parallel great apes in flexible planning for tool-use and bartering // *Science*. 2017. Vol. 357. P. 202–204.
100. Karten H.J. Vertebrate brains and evolutionary connectomics: on the origins of the mammalian ‘neocortex’ // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2015. Vol. 370, No. 1684. Art. 20150060.
101. Katz J.S., Wright A.A., Bodily K.D. Issues in the Comparative Cognition of Abstract-Concept Learning // *Comparative Cognition & Behavior Reviews*. 2007. Vol. 2. P. 79–92.

102. Keller F.S., Schoenfeld W.N. Principles of Psychology: A Systematic Text in the Science of Behavior. Appleton-Century-Crofts, 1950.
103. Kersten Y., Friedrich-Müller B., Nieder A. A brain atlas of the carrion crow (*Corvus corone*) // Journal of Comparative Neurology. 2022. Vol. 530. P. 3011–3038.
104. Khan Z.U., Carretero-Rey M., Muñoz de León-López C.A., Navarro-Lobato I. Memory-associated immediate early genes: Roles in synaptic function, memory processes, and neurological diseases // Molecular Neurobiology. 2025. Vol. 62, No. 12. P. 15885–15915. DOI: 10.1007/s12035-025-05203-x.
105. Kirsch J.A., Vlachos I., Hausmann M., Rose J., Yim M.Y., Aertsen A., Güntürkün O. Neuronal encoding of meaning: establishing category-selective response patterns in the avian ‘prefrontal cortex’ // Behavioural Brain Research. 2009. Vol. 198. P. 214–223.
106. Kirschhock M.E., Ditz H.M., Nieder A. Behavioral and Neuronal Representation of Numerosity Zero in the Crow // Journal of Neuroscience. 2021. Vol. 41. P. 4889–4896.
107. Koenen C., Pusch R., Bröker F., Thiele S., Güntürkün O. Categories in the pigeon brain: A reverse engineering approach // Journal of the Experimental Analysis of Behavior. 2016. Vol. 105. P. 111–122.
108. Korneeva E.V., Tiunova A.A., Aleksandrov L.I. et al. Activation of Wulst in pied flycatcher nestlings during feeding behavior evoked by a patterned visual stimulus // Neurosci. Behav. Physiol. 2017. Vol. 47. P. 421–426. DOI: 10.1007/s11055-017-0415-1.
109. Kovács K.J. c-Fos as a transcription factor: A stressful (re)view from a functional map // Neurochemistry International. 1998. Vol. 33, No. 4. P. 287–297. DOI: 10.1016/S0197-0186(98)00023-0.

110. Kriegeskorte N. Deep neural networks: A new framework for modeling biological vision and brain information processing // *Annual Review of Vision Science*. 2015. Vol. 1. P. 417–446. DOI: 10.1146/annurev-vision-082114-035447.
111. Kröner S., Güntürkün O. Afferent and efferent connections of the caudolateral neostriatum in the pigeon (*Columba livia*): a retroand anterograde pathway tracing study // *Journal of Comparative Neurology*. 1999. Vol. 407. P. 228–260.
112. Krützfeldt N.O.E., Wild J.M. Definition and novel connections of the entopallium in the pigeon (*Columba livia*) // *Journal of Comparative Neurology*. 2005. Vol. 490. P. 40–56.
113. Kverková K., Marhounová L., Polonyiová A., Kocourek M., Zhang Y., Olkowicz S., Straková B., Pavelková Z., Vodička R., Frynta D., Němec P. The evolution of brain neuron numbers in amniotes // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2022. Vol. 119, No. 11. Art. e2121624119.
114. Lazareva O.F., Freiburger K.L., Wasserman E.A. Effects of stimulus manipulations on visual categorization in pigeons // *Behavioural Processes*. 2006. Vol. 72, No. 3. P. 224–233. DOI: 10.1016/j.beproc.2006.03.004.
115. Lazareva O.F., Freiburger K.L., Wasserman E.A. Pigeons concurrently categorize photographs at both basic and superordinate levels // *Psychonomic Bulletin & Review*. 2004. Vol. 11. P. 1111–1117. DOI: 10.3758/BF03196745.
116. Letelier J., Marin G., Sentis E., Tenreiro A., Fredes F., Mpodozis J. The mapping of the visual field onto the dorso-lateral tectum of the pigeon (*Columba livia*) and its relations with retinal specializations // *Journal of Neuroscience Methods*. 2004. Vol. 132. P. 161–168.
117. Levenson R., Krupinski E., Navarro V., Wasserman E. Pigeons (*Columba livia*) as trainable observers of pathology and radiology breast cancer images //

- PLoS ONE. 2015. Vol. 10, No. 11. Art. e0141357. DOI: 10.1371/journal.pone.0141357.
118. Lombardi C. Matching and oddity relational learning by pigeons (*Columba livia*): transfer from color to shape // *Animal Cognition*. 2007. Vol. 11. P. 67–74.
119. Lu J., Surendralal S., Bouchard K.E., Jin D.Z. Partially observable Markov models inferred using statistical tests reveal context-dependent syllable transitions in Bengalese finch songs // *Journal of Neuroscience*. 2025. Vol. 45, No. 9. Art. e0522242024. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.0522-24.2024.
120. Lubow R. High-order concept formation in the pigeon // *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. 1974. Vol. 21, No. 3. P. 475–483. DOI: 10.1901/jeab.1974.21-475.
121. Lupyan G. From chair to “chair”: a representational shift account of object labeling effects on memory // *Journal of Experimental Psychology: General*. 2008. Vol. 137. P. 348–369.
122. Malone P.S., Eberhardt S.P., Wimmer K. et al. Neural mechanisms of vibrotactile categorization // *Human Brain Mapping*. 2019. Vol. 40, No. 10. P. 3078–3090. DOI: 10.1002/hbm.24581.
123. Manns M. It is not just in the genes // *Symmetry*. 2021. Vol. 13. Art. 1815.
124. Manns M., Güntürkün O. Dual coding of visual asymmetries in the pigeon brain: The interaction of bottom-up and top-down systems // *Experimental Brain Research*. 2009. Vol. 199. P. 323–332.
125. ManyBirds Project, Miller R., Šlipogor V., Caspar K.R., Lois-Milevicich J., Soulsbury C. et al. A large-scale study across the avian clade identifies ecological drivers of neophobia // *PLOS Biology*. 2025. Vol. 23, No. 10. Art. e3003394. DOI: 10.1371/journal.pbio.3003394.
126. Martin G.R. Avian vision // *Current Biology*. 2022. Vol. 32, No. 20. P. R1079–R1085. DOI: 10.1016/j.cub.2022.06.065.

127. Martinho A. III, Kacelnik A. Ducklings imprint on the relational concept of “same or different” // *Science*. 2016. Vol. 353, No. 6296. P. 286–288. DOI: 10.1126/science.aaf4247.
128. Matsukawa A., Inoue S., Jitsumori M. Pigeon’s recognition of cartoons: Effects of fragmentation, scrambling, and deletion of elements // *Behavioural Processes*. 2004. Vol. 65, No. 1. P. 25–34. DOI: 10.1016/S0376-6357(03)00147-5.
129. Matsushima T., Izawa E.-I., Aoki N., Yanagihara S. The Mind Through Chick Eyes: Memory, Cognition and Anticipation // *Zoological Science*. 2003. Vol. 20, No. 4. P. 395–408. DOI: 10.2108/zsj.20.395.
130. Mayer U., Bhushan R., Vallortigara G., Lee S.A. Representation of environmental shape in the hippocampus of domestic chicks (*Gallus gallus*) // *Brain Structure and Function*. 2018. Vol. 223, No. 2. P. 941–953. DOI: 10.1007/s00429-017-1537-5.
131. Mayer U., Watanabe S., Bischof H.-J. Hippocampal activation of immediate early genes *Zenk* and *c-Fos* in zebra finches (*Taeniopygia guttata*) during learning and recall of a spatial memory task // *Neurobiology of Learning and Memory*. 2010. Vol. 93, No. 3. P. 322–329. DOI: 10.1016/j.nlm.2009.11.006.
132. McCabe B.J. Filial imprinting: Behaviour and neurobiology // *Behavioral Sciences*. 2026. Vol. 16, No. 5. Art. 741. DOI: 10.3390/bs16050741.
133. McClintock B.T., Langrock R., Gimenez O., Cam E., Borchers D.L., Glennie R., Patterson T.A. Uncovering ecological state dynamics with hidden Markov models // *Ecology Letters*. 2020. Vol. 23, No. 12. P. 1878–1903. DOI: 10.1111/ele.13610.
134. McReynolds J.R., Christianson J.P., Blacktop J.M., Mantsch J.R. What does the Fos say? Using Fos-based approaches to understand the contribution of stress to substance use disorders // *Neurobiology of Stress*. 2018. Vol. 9. P. 271–285. DOI: 10.1016/j.ynstr.2018.05.004.

135. Medin D.L., Aguilar C.M. Categorization // The MIT Encyclopedia of the Cognitive Sciences. 2001. P. 104–106.
136. Mehlhorn J., Hunt G.R., Gray R.D., Rehkämper G., Güntürkün O. Tool-making new caledonian crows have large associative brain areas // Brain, Behavior and Evolution. 2010. Vol. 75. P. 63–70.
137. Mogensen J., Divac I. Behavioural effects of ablation of the pigeon-equivalent of the mammalian prefrontal cortex // Behavioural Brain Research. 1993. Vol. 55. P. 101–107.
138. Mogensen J., Divac I. The prefrontal «cortex» in the pigeon: behavioral evidence // Brain, Behavior and Evolution. 1982. Vol. 21. P. 60–66.
139. Moll F.W., Nieder A. Cross-modal associative mnemonic signals in crow endbrain neurons // Current Biology. 2015. Vol. 25. P. 2196–2201.
140. Morandi-Raikova A., Mayer U. Selective activation of the right hippocampus during navigation by spatial cues in domestic chicks (*Gallus gallus*) // Neurobiology of Learning and Memory. 2021. Vol. 177. Art. 107344. DOI: 10.1016/j.nlm.2020.107344.
141. Morandi-Raikova A., Mayer U. Spatial cognition and the avian hippocampus: Research in domestic chicks // Frontiers in Psychology. 2022. Vol. 13. Art. 1005726. DOI: 10.3389/fpsyg.2022.1005726.
142. Nagaraja H.N. Inference in Hidden Markov Models // Technometrics. 2006. Vol. 48(4). P. 574–575. DOI: 10.1198/tech.2006.s440.
143. Nalbach H.O., Wolf-Oberhollenzer F., Kirschfeld K. The pigeon's eye viewed through an ophthalmoscopic microscope: orientation of retinal landmarks and significance of eye movements // Vision Research. 1990. Vol. 30. P. 529–540.
144. Newberry R.C. Exploratory behaviour of young domestic fowl // Applied Animal Behaviour Science. 1999. Vol. 63, No. 4. P. 311–321. DOI: 10.1016/S0168-1591(99)00016-7.

145. Nieder A. Absolute numerosity discrimination as a case study in comparative vertebrate intelligence // *Frontiers in Psychology*. 2020. Vol. 11. Art. 1843. DOI: 10.3389/fpsyg.2020.01843.
146. Nieder A. Convergent circuit computation for categorization in the brains of primates and songbirds // *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*. 2023. Vol. 15, No. 12. Art. a041526. DOI: 10.1101/cshperspect.a041526.
147. Nieder A. Inside the corvid brain-probing the physiology of cognition in crows // *Current Opinion in Behavioral Sciences*. 2017. Vol. 16. P. 8–14.
148. Nieder A. The evolutionary history of brains for numbers // *Trends in Cognitive Sciences*. 2021. Vol. 25. P. 608–621.
149. Ocklenburg S., Güntürkün O. Hemispheric asymmetries: The comparative view // *Frontiers in Psychology*. 2012. Vol. 3. Art. 5. DOI: 10.3389/fpsyg.2012.00005.
150. Pearl J.E., Matsumoto N., Hayashi K., Matsuda K., Miura K., Richmond B.J., Saunders R.C. Neural correlates of category learning in monkey inferior temporal cortex // *Journal of Neuroscience*. 2024. Vol. 44, No. 49. Art. e0312242024. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.0312-24.2024.
151. Pepperberg I. M. Cognition in the African Grey parrot: Preliminary evidence for auditory/vocal comprehension of the class concept // *Animal Learning & Behavior*. 1983. Vol. 11, No. 2. P. 179–185.
152. Perry A.C., Krakauer A.H., McElreath R., Harris D.J., Patricelli G.L. Hidden Markov models reveal tactical adjustment of temporally clustered courtship displays in response to the behaviors of a robotic female // *The American Naturalist*. 2019. Vol. 194. P. 1–16. DOI: 10.1086/703518.
153. Pohle J., Langrock R., van Beest F.M., Schmidt N.M. Selecting the number of states in hidden Markov models: Pragmatic solutions illustrated using animal movement // *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*. 2017. Vol. 22. P. 270–293. DOI: 10.1007/s13253-017-0283-8.

154. Puelles L., Martinez-de-la-Torre M., Martinez S., Watson C., Paxinos G. The Chick Brain in Stereotaxic Coordinates and Alternate Stains: Featuring Neuromeric Divisions and Mammalian Homologies. 2nd ed. Elsevier, 2018.
155. Pusch R., Clark W., Rose J., Güntürkün O. Visual categories and concepts in the avian brain // *Animal Cognition*. 2023. Vol. 26. P. 153–173. DOI: 10.1007/s10071-022-01711-8.
156. Qadri M.A.J., Cook R.G. Adaptive testing of the critical features in 2D-shape discrimination by pigeons and starlings // *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*. 2021. Vol. 47, No. 3. P. 281–302. DOI: 10.1037/xan0000307.
157. Qadri M.A.J., Cook R.G. Pigeons and humans use action and pose information to categorize complex human behaviors // *Vision Research*. 2017. Vol. 131. P. 16–25. DOI: 10.1016/j.visres.2016.09.011.
158. Range F., Aust U., Steurer M., Huber L. Visual categorization of natural stimuli by domestic dogs // *Animal Cognition*. 2008. Vol. 11. P. 339–347. DOI: 10.1007/s10071-007-0123-2.
159. Rehkämper G., Frahm H.D., Zilles K. Quantitative development of brain and brain structures in birds (galliformes and passeriformes) compared to that in mammals (insectivores and primates) (part 1 of 2) // *Brain, Behavior and Evolution*. 1991. Vol. 37. P. 125–134.
160. Reiner A., Perkel D.J., Mello C.V., Jarvis E.D. Songbirds and the revised avian brain nomenclature // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2004. Vol. 1016. P. 77–108.
161. Rogers L. Development and function of lateralization in the avian brain // *Brain Research Bulletin*. 2008. Vol. 76. P. 235–244.
162. Rogers L., Andrew R., Johnston A. Light experience and the development of behavioural lateralization in chicks III. Learning to distinguish pebbles from grains // *Behavioural Brain Research*. 2007. Vol. 177. P. 61–69.

163. Rogers L.J. The molecular biology of early learning, development and sensitive periods with emphasis on the avian brain // *Molecular Neurobiology*. 1993. Vol. 7. P. 161–187.
164. Rogers L.J., Anson J. Lateralization of function in the chicken forebrain // *Pharmacology Biochemistry and Behavior*. 1979. Vol. 10, No. 5. P. 679–686. DOI: 10.1016/0091-3057(79)90320-4.
165. Rogers L.J., Zucca P., Vallortigara G. Advantages of having a lateralized brain // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2004. Vol. 271. P. S420–S422.
166. Rose J., Colombo M. Neural correlates of executive control in the avian brain // *PLOS Biology*. 2005. Vol. 3. P. e190.
167. Rose S. God's organism? The chick as a model system for memory studies // *Learning & Memory*. 2000. Vol. 7, No. 1. P. 1–17. DOI: 10.1101/lm.7.1.1.
168. Rugani R., Rosa Salva O., Regolin L., Vallortigara G. Brain asymmetry modulates perception of biological motion in newborn chicks (*Gallus gallus*) // *Behavioural Brain Research*. 2015. Vol. 290. P. 1–7.
169. Sakai S., Yanagihara S., Kabai P., Koga K., Matsushima T. Predisposed visual memory of shapes in quail chicks // *Zoological Science*. 2000. Vol. 17, No. 8. P. 1045–1051. DOI: 10.2108/zsj.17.1045.
170. Scarf D., Boy K., Reinert A.U., Devine J., Güntürkün O., Colombo M. Orthographic processing in pigeons (*Columba livia*) // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 2016. Vol. 113, No. 40. P. 11272–11276. DOI: 10.1073/pnas.1607870113.
171. Schreck M., Ma M. Sensory neuroscience: Early value-based odor categorization // *Current Biology*. 2021. Vol. 31. P. R396–R398. DOI: 10.1016/j.cub.2021.03.016.
172. Schwarz G. Estimating the dimension of a model // *The Annals of Statistics*. 1978. Vol. 6, No. 2. P. 461–464. DOI: 10.1214/aos/1176344136.

173. Sherry D.F., Grella S.L., Guigueno M.F., White D.J., Marrone D.F. Are there place cells in the avian hippocampus? // *Brain, Behavior and Evolution*. 2017. Vol. 90. P. 73–80. DOI: 10.1159/000477085.
174. Shimizu T., Patton T.B., Husband S.A. Avian visual behavior and the organization of the telencephalon // *Brain, Behavior and Evolution*. 2010. Vol. 75, No. 3. P. 204–217. DOI: 10.1159/000314283.
175. Shuto H., Mandai M., Yamada T., Sho J., Hayakawa C., Koike C., Takahashi M., Matsuyama T. Hidden Markov model-based behavioral classification reveals visual function recovery after retinal organoid transplantation in mice // *Journal of Neuroscience Research*. 2025. Vol. 103, No. 7. Art. e70068. DOI: 10.1002/jnr.70068.
176. Smirnova A., Zorina Z., Obozova T., Wasserman E. Crows spontaneously exhibit analogical reasoning // *Current Biology*. 2015. Vol. 25. P. 256–260.
177. Soto F., Wasserman E. A category-overshadowing effect in pigeons: Support for the Common Elements Model of object categorization learning // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 2012. Vol. 38, No. 3. P. 322–328.
178. Soto F.A., Wasserman E.A. Mechanisms of object recognition: What we have learned from pigeons // *Frontiers in Neural Circuits*. 2014. Vol. 8. Art. 122. DOI: 10.3389/fncir.2014.00122.
179. Stacho M., Herold C., Rook N., Wagner H., Axer M., Amunts K., Güntürkün O. A cortex-like canonical circuit in the avian forebrain // *Science*. 2020. Vol. 369, No. 6511. Art. eabc5534. DOI: 10.1126/science.abc5534.
180. Stacho M., Ströckens F., Xiao Q., Güntürkün O. Functional organization of telencephalic visual association fields in pigeons // *Behavioural Brain Research*. 2016. Vol. 303. P. 93–102.
181. Striedter G.F. Evolution of the hippocampus in reptiles and birds // *Journal of Comparative Neurology*. 2016. Vol. 524, No. 3. P. 496–517.

182. Ströckens F., Neves K., Kirchem S., Schwab C., Herculano-Houzel S., Güntürkün O. High associative neuron numbers could drive cognitive performance in corvid species // *Journal of Comparative Neurology*. 2022. Vol. 530. P. 1588–1605.
183. Tibbetts E.A., Harris O.K., Morehouse N.I., Caves E.M. The evolution of simplifying heuristics in visual cognition: Categorization, specialization, and visual illusions // *Annual Review of Vision Science*. 2024. Vol. 10, No. 1. P. 123–144. DOI: 10.1146/annurev-vision-100923-015932.
184. Tinbergen N. *The Study of Instinct*. Oxford: Clarendon Press, 1951. 228 p.
185. Tiunova A.A., Anokhin K.V., Rose S.P.R., Mileusnic R. Involvement of glutamate receptors, protein kinases, and protein synthesis in memory for visual discrimination in the young chick // *Neurobiology of Learning and Memory*. 1996. Vol. 65, No. 3. P. 233–243. DOI: 10.1006/nlme.1996.0028.
186. Tiunova A.A., Bezryadnov D.V., Gaeva D.R., Solodovnikov V.S., Anokhin K.V. Memory reacquisition deficit: Chicks fail to relearn pharmacologically disrupted associative response // *Behavioural Brain Research*. 2020. Vol. 390. Art. 112695. DOI: 10.1016/j.bbr.2020.112695.
187. Tiunova A.A., Komissarova N.V., Anokhin K.V. Mapping the neural substrates of recent and remote visual imprinting memory in the chick brain // *Frontiers in Physiology*. 2019. Vol. 10. Art. 351. DOI: 10.3389/fphys.2019.00351.
188. Tokarev K., Tiunova A., Scharff C., Anokhin K. Food for song: Expression of c-Fos and ZENK in the zebra finch song nuclei during food aversion learning // *PLOS ONE*. 2011. Vol. 6, No. 6. Art. e21157. DOI: 10.1371/journal.pone.0021157.
189. Troje N.F., Huber L., Loidolt M., Aust U., Fieder M. Categorical learning in pigeons: The role of texture and shape in complex static stimuli // *Vision*

Research. 1999. Vol. 39, No. 2. P. 353–366. DOI: 10.1016/S0042-6989(98)00153-9.

190. Tryjanowski P., Møller A.P., Morelli F. et al. Urbanization affects neophilia and risk-taking at bird-feeders // *Scientific Reports*. 2016. Vol. 6. Art. 28575.

DOI: 10.1038/srep28575.

191. Ünver E., Güntürkün O. Evidence for interhemispheric conflict during meta-control in pigeons // *Behavioural Brain Research*. 2014. Vol. 270. P. 146–150. DOI: 10.1016/j.bbr.2014.05.016.

192. Vallortigara G. Comparative neuropsychology of the dual brain: a stroll through animals' left and right perceptual worlds // *Brain and Language*. 2000. Vol. 73. P. 189–219.

193. Vallortigara G., Andrew R.J. Differential involvement of right and left hemisphere in individual recognition in the domestic chick // *Behavioural Processes*. 1994. Vol. 33. P. 41–57.

194. Vallortigara G., Andrew R.J. Lateralization of response by chicks to change in a model partner // *Animal Behaviour*. 1991. Vol. 41. P. 187–194.

195. Vallortigara G., Rogers L.J. Survival with an asymmetrical brain: Advantages and disadvantages of cerebral lateralization // *Behavioral and Brain Sciences*. 2005. Vol. 28, No. 4. P. 575–589. DOI: 10.1017/S0140525X05000105.

196. Veit L., Hartmann K., Nieder A. Neuronal correlates of visual working memory in the corvid endbrain // *Journal of Neuroscience*. 2014. Vol. 34. P. 7778–7786.

197. Veit L., Hartmann K., Nieder A. Spatially tuned neurons in corvid nidopallium caudolaterale signal target position during visual search // *Cerebral Cortex*. 2015. Vol. 27. P. 1103–1112.

198. Veit L., Nieder A. Abstract rule neurons in the endbrain support intelligent behaviour in corvid songbirds // *Nature Communications*. 2013. Vol. 4. Art. 2878.

199. Veit L., Pidpruzhnykova G., Nieder A. Associative learning rapidly establishes neuronal representations of upcoming behavioral choices in crows // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2015. Vol. 112. P. 15208–15213.
200. Verhaal J., Kirsch J., Vlachos I., Manns M., Güntürkün O. Lateralized reward-related visual discrimination in the avian entopallium // *European Journal of Neuroscience*. 2012. Vol. 35. P. 1337–1343.
201. Vernouillet A., Leonard K., Katz J.S., Magnotti J.F., Wright A.A., Kelly D.M. Abstract-concept learning in two species of New World corvids, pinyon jays (*Gymnorhinus cyanocephalus*) and California scrub jays (*Aphelocoma californica*) // *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*. 2021. Vol. 47, No. 3. P. 384–392. DOI: 10.1037/xan0000283.
202. Versace E., Spierings M.J., Caffini M., ten Cate C., Vallortigara G. Spontaneous generalization of abstract multimodal patterns in young domestic chicks // *Animal Cognition*. 2017. Vol. 20, No. 3. P. 521–529. DOI: 10.1007/s10071-017-1079-5.
203. von Eugen K., Tabrik S., Güntürkün O., Ströckens F. A comparative analysis of the dopaminergic innervation of the executive caudal nidopallium in pigeon, chicken, zebra finch, and carrion crow // *Journal of Comparative Neurology*. 2020. Vol. 528. P. 2929–2955.
204. Wagener L., Loconsole M., Ditz H.M., Nieder A. Neurons in the endbrain of numerically naive crows spontaneously encode visual numerosity // *Current Biology*. 2018. Vol. 28, No. 7. P. 1090–1094.e4. DOI: 10.1016/j.cub.2018.02.023.
205. Wang S., Vasas V., Freeland L., Osorio D., Versace E. Spontaneous biases enhance generalization in the neonate brain // *iScience*. 2024. Vol. 27, No. 7. Art. 110195. DOI: 10.1016/j.isci.2024.110195.

206. Wasserman E.A., Brooks D.I., McMurray B. Pigeons acquire multiple categories in parallel via associative learning: A parallel to human word learning? // *Cognition*. 2015. Vol. 136. P. 99–122.
207. Wasserman E.A., Turner B.M., Güntürkün O. The pigeon as a model of complex visual processing and category learning // *Neuroscience Insights*. 2024. Vol. 19. Art. 26331055241235918. DOI: 10.1177/26331055241235918.
208. Watanabe S. Effect of lesions in the ectostriatum and Wulst on species and individual discrimination in pigeons // *Behavioural Brain Research*. 1992. Vol. 49. P. 197–203.
209. Watanabe S. Effects of ectostriatal lesions on discriminations of conspecific, species and familiar objects in pigeons // *Behavioural Brain Research*. 1996. Vol. 81. P. 183–188.
210. Watanabe S. Effects of ectostriatal lesions on natural concept, pseudoconcept, and artificial pattern discrimination in pigeons // *Visual Neuroscience*. 1991. Vol. 6. P. 497–506.
211. Watanabe S., Mayer U., Bischof H. Visual Wulst analyses «where» and entopallium analyses «what» in the zebra finch visual system // *Behavioural Brain Research*. 2011. Vol. 222. P. 51–56.
212. Watanabe S., Sakamoto J., Wakita M. Pigeons' discrimination of paintings by Monet and Picasso // *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. 1995. Vol. 63, No. 2. P. 165–174. DOI: 10.1901/jeab.1995.63-165.
213. Wolfe J.M., Vo M.L.H., Evans K.K., Greene M.R. Visual search in scenes involves selective and non-selective pathways // *Trends in Cognitive Sciences*. 2011. Vol. 15, No. 2. P. 77–84.
214. Wright A.A., Lickteig M.T. What is learned when concept learning fails: a theory of restricted-domain relational learning // *Learning and Motivation*. 2010. Vol. 41. P. 273–286.

215. Xiao Q., Frost B.J. Looming responses of telencephalic neurons in the pigeon are modulated by optic flow // *Brain Research*. 2009. Vol. 1305. P. 40–46.
216. Yamazaki Y., Aust U., Huber L., Hausmann M., Güntürkün O. Lateralized cognition: asymmetrical and complementary strategies of pigeons during discrimination of the “human concept” // *Cognition*. 2007. Vol. 104. P. 315–344.
217. Yanagihara S., Izawa E., Koga K. et al. Reward-related neuronal activities in basal ganglia of domestic chicks // *NeuroReport*. 2001. Vol. 12, No. 7. P. 1431–1435. DOI: 10.1097/00001756-200105250-00027.
218. Zaremba B., Fallahshahroudi A., Schneider C. et al. Developmental origins and evolution of pallial cell types and structures in birds // *Science*. 2025. Vol. 387, No. 6735. Art. eadp5182. DOI: 10.1126/science.adp5182.
219. Zemel B. M., Nevue A. A., Tavares L. E. S., Dagostin A., Lovell P. V., Jin D. Z., Mello C. V. Motor cortex analogue neurons in songbirds utilize Kv3 channels to generate ultranarrow spikes // *eLife*. 2023. Vol. 12. Art. e81992.
220. Zentall T., Galizio M., Critchfield T. Categorization, concept learning, and behavior analysis: an introduction // *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. 2002. Vol. 78. P. 237–248.
221. Zentall T.R., Singer R.A., Miller H.C. Matching-to-sample by pigeons: the dissociation of comparison choice frequency from the probability of reinforcement // *Behavioural Processes*. 2008. Vol. 78. P. 185–190.

Список сокращений

ИИ – искусственный интеллект

AP-1 – activator protein 1 (транскрипционный фактор/комплекс AP-1)

BIC – *Bayesian Information Criterion* (байесовский информационный критерий)

c-Fos – белок c-Fos / продукт экспрессии раннего немедленного гена *c-fos*

DVR – *Dorsal Ventricular Ridge* (дорсальный желудочковый гребень)

GLd – *nucleus Geniculatus Lateralis pars Dorsalis* (дорсальная часть латерального коленчатого ядра таламуса)

HA – *Hyperpallium Apicale* (апикальный гиперпаллиум)

HD – *Hyperpallium Densocellulare* (плотноклеточный гиперпаллиум)

HMM – *Hidden Markov Model* (скрытая марковская модель)

HP – *Hippocampus* (гиппокамп)

IEG – *immediate early genes* (немедленные ранние гены)

IMM – *Intermediate Medial Mesopallium* (промежуточный медиальный мезопаллиум)

LM – *Lateral Mesopallium* (латеральный мезопаллиум)

MAP – *Maximum A Posteriori* (апостериорно наиболее вероятная последовательность состояний)

MN – *Medial nidopallium* (медиальный нидопаллиум)

MSt – *Medial striatum* (медиальный стриатум)

MVL – *Mesopallium Ventrolaterale* (вентролатеральный мезопаллиум)

nBOR – *nucleus of the Basal Optic Root* (ядро базального оптического корня)

NCL – *Nidopallium Caudolaterale* (каудолатеральный нидопаллиум)

NFL – *Nidopallium Frontolaterale* (фронтолатеральный нидопаллиум)

NIL – *Nidopallium Intermediale pars Lateralis* (латеральная часть промежуточного нидопаллиума)

nLM – *nucleus Lentiformis Mesencephali* (чечевицеобразное ядро среднего мозга)

OT – *Optic Tectum* (зрительная крыша среднего мозга)

Rt – *nucleus Rotundus* (круглое ядро таламуса)

SEM – *Standard Error of the Mean* (стандартная ошибка среднего)

VM – *Ventral mesopallium* (вентральный мезопаллиум)

Wulst – зрительное возвышение, вульст, паллиальная структура таламофугального зрительного пути

ZENK – Zif-268, Egr-1, NGFI-A, Крох-24, транскрипционный фактор, продукт IEG *zif-268*

Благодарности

Я выражаю глубокую благодарность своему научному руководителю, Константину Владимировичу Анохину, за научное руководство, ценные рекомендации, поддержку исследовательской работы и возможность профессионального развития.

Особую признательность я выражаю Анне Александровне Тиуновой за всестороннюю помощь на всех этапах выполнения работы, внимательное обсуждение полученных результатов, поддержку научных инициатив и неоценимый вклад в подготовку диссертационного исследования.

Я искренне благодарю Евгения Александровича Дживеликяна за помощь в анализе экспериментальных данных с использованием скрытых марковских моделей, содержательные консультации и участие в обсуждении результатов исследования.

Благодарю Матвея Алексеевича Пузика за помощь в проведении экспериментов, ответственное отношение к работе и непосредственное участие в получении экспериментальных данных.

Выражаю признательность Виоле Михайловне Егиковой за помощь в решении многочисленных организационных вопросов, возникавших в ходе выполнения исследования.

Я благодарю Владимира Сергеевича Попова за предоставленную возможность проведения экспериментальной работы в виварии и содействие в организации исследований с использованием животных.

Выражаю искреннюю благодарность Ольге Геннадьевне Астаховой и Татьяне Александровне Замориной за помощь в освоении микроскопического оборудования и поддержку при проведении анализа полученных образцов.

Выражаю глубокую признательность сотрудникам кафедры высшей нервной деятельности: Александру Васильевичу Латанову, Зое Александровне Зориной, Дмитрию Владимировичу Евтихину, Дмитрию Анатольевичу Напалкову и

Патриции Олеговне Ратмановой – за профессиональную поддержку, ценные советы и вклад в мое научное и профессиональное становление.

Также я благодарю всех коллег, принимавших участие в обсуждении результатов, проведении экспериментов и подготовке настоящей работы, за профессиональную и доброжелательную поддержку.

Работа выполнена при финансовой поддержке Фонда развития науки и образования «Интеллект».