

УДК 591.513

## ЗРИТЕЛЬНАЯ КАТЕГОРИЗАЦИЯ У ПТИЦ

© 2025 г. Е. А. Диффинэ<sup>1, 2, \*</sup>, А. А. Тиунова<sup>1</sup>, К. В. Анохин<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт перспективных исследований мозга,

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

<sup>2</sup>Кафедра высшей нервной деятельности, биологический факультет,

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

\*e-mail: [diffineea@my.msu.ru](mailto:diffineea@my.msu.ru)

Поступила в редакцию 12.11.2024 г.

После доработки 11.12.2024 г.

Принята к публикации 11.12.2024 г.

Категоризация – когнитивный процесс, ведущий к способности воспринимать похожие, но не идентичные стимулы как эквивалентные. Чтобы отнести объект к какой-либо категории, животное должно научиться распознавать ключевые признаки нового объекта, применяя опыт, полученный от предыдущих взаимодействий со схожими объектами. Благодаря этому категоризация избавляет от необходимости исследовать каждый новый объект заново, существенно расширяя адаптивные возможности организма. Способность к категоризации присуща животным с разными типами устройства нервной системы. В обзоре рассмотрены фундаментальные подходы к исследованию зрительной категоризации у птиц, обладающих выдающимися способностями к этому процессу. Анализ обширных данных, полученных в исследованиях зрительной категоризации в разных моделях у птиц, не только открывает возможность выявления общебиологических нервных основ и механизмов этого процесса, но и может быть использован для расширения нейроморфных свойств у систем искусственного интеллекта.

**Ключевые слова:** зрительная категоризация, категории, концепты, уровни категоризации, птицы, латерализация, доминирование полушарий, категориальное обучение, монокулярное обучение

**DOI:** 10.31857/S0044467725020016

### ВВЕДЕНИЕ

В последние годы в области изучения когнитивных способностей птиц значительное число работ посвящено зрительной категоризации и механизмам, лежащим в основе этого процесса (Pusch et al., 2023). Зрительная категоризация – это способность формировать категории и включать в них новые зрительные стимулы. Согласно современным данным, к эффективной зрительной категоризации способны как млекопитающие, так и птицы (Pusch et al., 2023). Классическими экспериментальными модельными животными в этой области являются приматы (*Papio papio*), голуби (*Columba livia*) и цыпята (*Gallus gallus domesticus*), однако рост количества экспериментальных работ ведет к открытию подобных способностей и у новых, ранее не изученных видов: игрунок (*Callithrix jacchus*; (Ash et al., 2022)), собак (*Canis familiaris*; (Range et al., 2008)), скворцов (*Sturnus vulgaris*; (Qadri et al., 2021)), западноамериканских соек (*Gymnorhinus cyanocephalus*), калифорнийских кустарниковых соек (*Aphelocoma californica*; (Vernouillet et al., 2021)), черных ворон (*Corvus corone*; (Ditz et al., 2022)), галок (*Corvus*

*monedula*; (Apostel et al., 2023)), медоносных пчел (*Apis mellifera*; (Benard et al., 2006)).

В итоге накопилось большое количество исследований, посвященных изучению зрительной категоризации не только у человека, но и у других видов животных (Soto, Wasserman, 2010; Huber, Aust, 2017). Однако нейрофизиологические механизмы, лежащие в основе зрительной категоризации, все еще остаются недостаточно изученными (Pusch et al., 2023). Более того, существует несколько различных теоретических подходов, по-разному интерпретирующих нервный процесс формирования категорий, каждый из которых находит экспериментальное подтверждение. В настоящем обзоре мы поставили цель рассмотреть современное состояние этих вопросов на примере данных о закономерностях зрительной категоризации у птиц.

### **Общие представления о процессах категоризации**

Основной биологический смысл категоризации состоит в том, что она позволяет организму более эффективно формировать отношение к разнообразным

объектам и явлениям внешнего мира и адаптивное взаимодействие с ними. Поскольку для восприятия каждого объекта или явления необходимо проанализировать огромное количество различных признаков, животное не способно воспринимать весь 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 этой категории, а с другой — на основе отличия от того, что не относится 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 особенностях составлявших его различных объектов начинает ослабевать (Luquan, 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).

В теоретических представлениях о категоризации существует важное разделение понятий категории и концепта (понятия).

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

Понятия же, или концепты (concepts), образуются путем объединения стимулов, которые могут не включать пересекающиеся перцептивные признаки (рис. 1 (б)). 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, которые формируют «семейное сходство» (family resemblance; (Huber, 2017)).

Таким образом, концепт базируется на сформированных в ходе предыдущего индивидуального опыта представлениях о категориях объектов, отражая

их взаимосвязи с другими категориями (рис. 1 (б)). 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.

При рассмотрении базовых свойств категоризации необходимо отметить, что объект или явление могут быть категоризованы на нескольких разных иерархических уровнях. Например, категоризация одного и того же объекта на базовом уровне отнесет его к категории «автомобиль», на субординатном уровне — к категории «кабриолет», и на суперординатном уровне — к категории «транспортное средство».

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

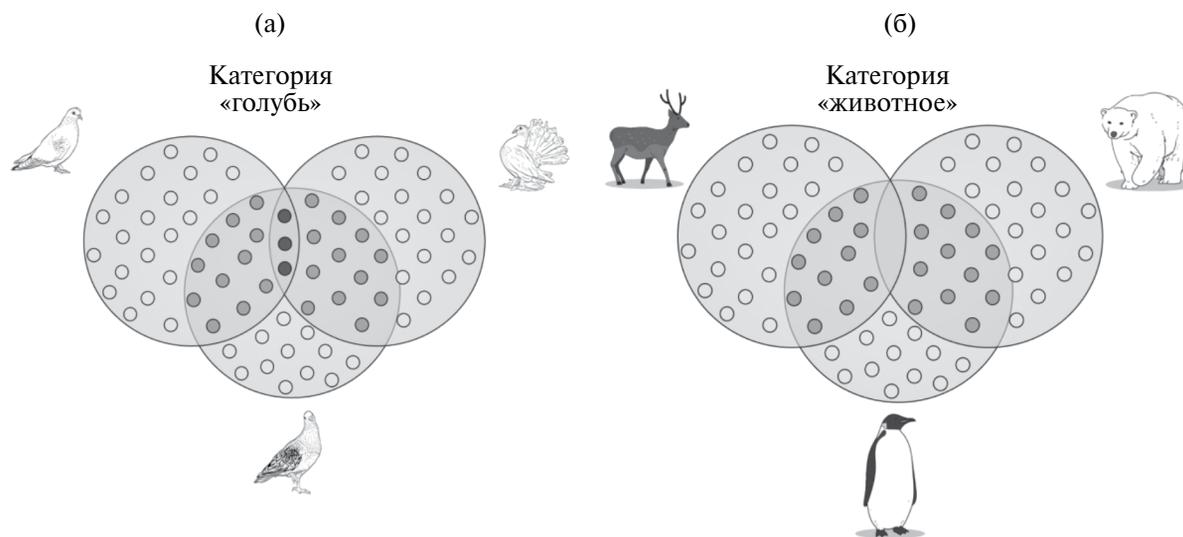
Дискриминация — это способность различать два или более явлений (объектов, стимулов) на основе обнаруженных различий, несмотря на воспринимаемое сходство между ними, т.е. выявление отличий между классами категорий.

Генерализация (или обобщение) — это способность группировать два или более явлений (объектов, стимулов) на основе обнаруженного сходства, несмотря на воспринимаемые различия между ними, т.е. выявление сходства внутри категории.

Описанные на данный момент модели зрительной категоризации базируются на том, что субъект накапливает в памяти информацию о встречаемых зрительных объектах или событиях, выделяя ключевые характеристики для дальнейшей категоризации. Чем более обобщенное представление субъект способен сформировать о явлениях (объектах, стимулах), тем более общее правило лежит в основе этой категории. Накапливаемая информация может быть сенсорной, характеризующей перцептивные свойства стимула, но может быть и ассоциативной или абстрактной, сформированной на основе ассоциативных связей и абстрактных понятий.

#### *Представление об уровнях категоризации в биологических системах*

Согласно одной из распространенных классификаций (Huber, 2017), животные могут формировать категории с помощью четырех основных механизмов: перцептивного, ассоциативного,



**Рис. 1.** Схематическое изображение принципа формирования категории и понятия. (а) — пример формирования категории «голубь». Для каждого отдельного представителя категории характерен определенный набор признаков или характеристик. Светло-серые точки отражают индивидуальные особенности каждого из трех голубей, что ведет к формированию подгрупповых признаков — серые точки. Определяющим компонентом категории «голубь» являются перекрывающиеся черты (темно-серые точки), которые являются общими для всех членов категории и ключевыми для категории «голубь». (б) — пример формирования концепта «животное». Каждому отдельному представителю присущ определенный набор признаков или характеристик. Светло-серые точки отражают индивидуальные особенности каждого из трех представителей групп, что ведет к формированию подгрупповых признаков — серые точки. Однако ни один признак не является общим для всех представителей категории. В результате формируется обобщенное представление, основанное на общем сходстве набора признаков во всех трех группах.

**Fig. 1.** Schematic representation of the principle of category and concept formation. (a) — example of formation of the category “pigeon”. Each individual representative of the category is characterized by a certain set of features or characteristics. Light gray dots reflect the individual characteristics of each of the three pigeons, which leads to the formation of subgroup features — gray dots. The defining component of the category “pigeon” is the overlapping features (dark gray dots), which are common to all members of the category and key to the category “pigeon”. (б) — example of formation of the concept “animal”. Each individual representative is characterized by a certain set of features or characteristics. Light gray dots reflect the individual characteristics of each of the three group representatives, which leads to the formation of subgroup features — gray dots. However, not a single feature is common to all representatives of the category. As a result, a generalized representation is formed, based on the general similarity of the set of features in all three groups.

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, 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, 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.

#### *Модель категоризации на основе общих элементов*

Сото и Вассерманом (Soto, Wasserman, 2010, 2012) была предложена теоретическая и нейробиологическая модель процесса категоризации

у животных, в том числе у птиц. В частности, она описывает, как зрительная система птиц разделяет объекты на категории и использует эти представления для принятия решений. Модель основывается на двух постулатах.

Во-первых, объекты, принадлежащие к той или иной категории, представлены комбинацией общих перцептивных признаков (элементов), и эти элементы могут быть отнесены к одной из категорий с разной вероятностью. Элементы, обладающие высокой вероятностью попадания в данную категорию, будут общими для многих стимулов, т.е. категориально-специфичными. Элементы, обладающие низкой вероятностью попадания в данную категорию, не будут общими для многих стимулов, т.е. они являются стимул-специфичными.

Во-вторых, в модели предполагается, что связь между элементами, определяющими категорию или стимул, и поведенческой реакцией усиливается в процессе обучения, методом проб и ошибок. Иными словами, два вида элементов — элементы, обладающие высокой вероятностью попадания в категорию, и элементы, обладающие низкой вероятностью попадания в категорию, ассоциируются с разным поведенческим ответом, который зависит от правил, выявленных на основе совершенных ошибок, и усиливается в случае совпадения предсказания субъекта в отношении элемента и проявляемой поведенческой реакции.

### **Возможные механизмы категоризации**

На сегодняшний день предложено три основных модели механизмов категоризации — категоризация по сходству с конкретным образцом (*exemplar*), по наличию ключевых признаков (*feature*), и сходству с прототипом (*prototype*).

Согласно модели образцов («*exemplar*»), категоризация новых объектов или явлений осуществляется путем их сравнения с ранее встреченными. Сравнение может происходить как с каждым отдельным стимулом (примером/экземпляром), так и с репрезентацией подмножества с определенными характеристиками. Способность к категоризации в этой модели зависит от того, помнит ли субъект каждый отдельный пример, а также категорию, к которой этот пример принадлежит (Medin, Schaffer, 1978; Pearce, 1991; Kruschke, 1992; Graham, 2022).

Данная модель подразумевает наличие у субъекта большого объема памяти, что свойственно многим птицам. Так, например, североамериканская ореховка (*Nucifraga columbiana*) может запомнить на 8–10 месяцев расположение около 3000 тайников. Подобные способности были обнаружены и у других видов, например у западноамериканской сойки (*Gymnorhinus cyanocephalus*) (Balda, Kamil, 2006). Вышеперечисленные данные доказывают высокие способности птиц к запоминанию

различных объектов как важного условия категоризации. Сравнительное исследование способности к долговременной памяти голубей (*Columba livia*) и приматов (*Papio papio*) показали, что голуби также обладают хорошей способностью к запоминанию. Например, они способны запомнить от 800 до 1200 картинок ((Cook et al., 2005; Cook, Fagot, 2006, 2009); приматы помнят 3500–5000 картинок). Авторы предполагают, что животные при этом могут категоризовать изображения по классам, хотя первоначальной целью их исследования это не являлось.

Согласно модели признаков («*feature*»), основную роль при категоризации играют ключевые характеристики примера (явления, объекта, стимула). Более ранние версии этой модели утверждают, что члены одной и той же категории характеризуются необходимым набором строго фиксированных и определяющих признаков. Согласно современной версии, ключевые признаки не имеют строгих характеристик и, соответственно, могут меняться со временем, например, в связи с получением нового опыта (Apostel et al., 2023). Иными словами, при категориальном обучении субъект выявляет ключевые признаки объекта для включения его в одну из категорий. Выявленные признаки могут меняться в зависимости от индивидуального опыта, контекста или задачи. Таким образом, субъект при категориальном обучении проявляет гибкость не только по отношению к формируемому правилу выбора ключевых признаков, но и по отношению к ключевым признакам. Ключевые признаки могут отражать только физические размерности объекта (например, его форма) в одном контексте или набор физических признаков (например, форма и цвет) в другом контексте.

Пример такой категоризации описан у серого попугая (*Psittacus erithacus*) (Алекса), который оказался способным не только к простому запоминанию множества объектов, но и их категоризации по материалам, оттенкам и форме (Pepperberg, 1983).

Согласно модели прототипов («*prototype*»), категоризация осуществляется путем формирования обобщенного объекта-прототипа, характерного для данной категории. Категоризация новых объектов должна основываться на их сходстве со сформированным прототипом. Таким образом, модель прототипов — это более обобщающая модель категоризации.

До недавнего времени считалось, что птицы не способны формировать прототипы. В последние годы, однако, группой Дж. Розэ были получены данные на галках (*Corvus monedula*), которые оказались способны к категоризации по принципу прототипа (Apostel et al., 2023).

Двух галок обучали в парадигме отсроченного сопоставления категорий с использованием нового типа искусственных стимулов — RUBubbles.

Каждый стимул RUBubble состоял из восьми цветных сфер; меняли размер, положение и цвет сфер. В каждой категории присутствовали объекты шести уровней сложности, где на каждом новом уровне стимулы все больше отличались от прототипа — усредненного по всем характеристикам стимула. Все предъявляемые стимулы принадлежали к одной из двух категорий (А и Б). При обучении птицам предъявляли в течение 1 с стимул (sample session), после чего следовал период задержки в 1 с. Затем высвечивались два стимула, из которых птицы должны были выбрать стимул, относящийся к той же категории, к которой относился образец. В обучении использовались два типа сессий — «прототип» и «пример». В сессии «прототип» галкам предъявляли сначала (в sample session) прототип категории, которую необходимо было выбрать при предъявлении двух стимулов. В каждой следующей пробе сложность повышалась, поскольку птицам предъявляли стимулы, все более удаленные от прототипа. В сессиях «пример» стимулы-образцы и стимулы, предъявляемые птицам для выбора, брались из категорий случайным образом. Такое обучение было более сложным для птиц на начальном этапе, однако к концу обучения птицы успешно справлялись с обеими задачами. По результатам анализа обучения в обоих типах сессий было показано, что обе птицы придерживались стратегии выбора стимулов на основе модели прототипа.

Несмотря на многочисленные экспериментальные данные, пока не удалось окончательно отразить все многообразие результатов в рамках одной обобщающей модели.

#### *Птицы как объект для исследования механизмов категоризации*

Птицы являются одним из самых подходящих объектов для экспериментального изучения механизмов категоризации. Как было показано в предыдущем разделе, на них получены экспериментальные данные, релевантные для сравнения всех трех ведущих теоретических моделей этого процесса. Кроме того, у птиц выявлены способности к категоризации на нескольких иерархических уровнях. В одной из основополагающих работ в этой области Лазарева с соавторами (Lasareva et al., 2004) продемонстрировала, что голуби способны формировать категории и на базовом, и на суперординатном уровнях. В экспериментах голуби относили фотографии либо к категории базового уровня (автомобили, стулья, цветы, люди), либо к категории суперординатного уровня (естественные или искусственные объекты). Голуби успешно категоризовали одни и те же стимулы на обоих уровнях. При этом птицы быстрее усвоили базовый уровень, чем суперординатный уровень категоризации, но это различие было

достоверным только для искусственных стимулов (машины и стулья), а не для естественных (цветы и люди). Кроме этого, голуби успешно относили к сформированным категориям как на базовом, так и на суперординатном уровнях новые, незнакомые стимулы.

Авторы предположили, что для правильной категоризации стимулов на базовом уровне субъект должен выявить ключевые признаки, запомнить их и сформировать общее правило для включения стимулов в данную категорию (Lasareva, Wasserman, 2009). В отличие от этого, категоризация на суперординатном уровне предполагает уже сформированные более общие представления о стимуле. На основании этих представлений формирование правил для отнесения стимулов к определенной категории на суперординатном уровне может происходить быстрее, чем на базовом, так как базовый уровень подразумевает, в частности, запоминание отдельных стимулов для отнесения их в общую категорию и выявление ключевых признаков. Авторы также предположили, что скорость отнесения стимулов к категориям на разных уровнях может зависеть от индивидуального опыта.

Дальнейшие исследования подтвердили это предположение. В случае категоризации искусственных стимулов (автомобили и стулья) голуби лучше справлялись с задачей на базовом уровне. В то же время естественные стимулы (цветы и люди) голуби различали на суперординатном уровне быстрее, чем на базовом, хотя это различие не было статистически значимым (Lasareva, Wasserman, 2009).

Таким образом, птицы представляют собой удачный экспериментальный объект для исследования процессов и нервных механизмов категоризации, в особенности зрительной. Этому способствуют четыре обстоятельства.

Во-первых, у птиц ведущая сенсорная система — зрительная (Martin et al., 2022). Во-вторых, известно, что птицы способны к быстрому и эффективному научению, в том числе и категориальному (Wasserman et al., 2024). В-третьих, благодаря практически полному перекресту зрительных нервов в области зрительной хиазмы, информация от каждого глаза поступает у птиц первоначально только в контралатеральное полушарие (Larsson et al., 2015). Такая организация зрительной системы позволяет исследовать с помощью монокулярного обучения нейробиологические механизмы категориальных процессов в полушарии, получающем зрительный вход, используя второе полушарие для контроля общемозговых процессов, не имеющих специфической роли в формировании категории. В-четвертых, изучение нервных механизмов категоризации у птиц приносит в эти исследования очень важный сравнительно-эволюционный аспект. Согласно современным представлениям,

в процессе эволюции у птиц сформировались когнитивные способности, сходные со способностями млекопитающих. В то же время, поскольку эволюция мозга птиц и млекопитающих происходила независимо и параллельно, когнитивная деятельность у птиц обеспечивается принципиально иначе организованным мозгом. Так, например, у птиц отсутствует разделение между серым и белым веществом, и обеспечение нейронных связей происходит в результате активности других структур. Именно поэтому изучение нервных механизмов категоризации у птиц дает возможность исследовать общие принципы и закономерности этого когнитивного процесса, выходящие за пределы конкретных анатомических структур и физиологических механизмов какого-то одного из таксонов, обладающих этой способностью.

### *Исследования зрительной категоризации у птиц*

Началом изучения феномена категоризации у птиц считается сравнительное 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 перенести 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 четырехбуквенных 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. Например, в вышеупомянутом исследовании Хернштейна и Лавланда (1964) голуби получали вознаграждение, только когда клевали картинку с изображением человека (стимул Go). Клевания картинка 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.

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 категоризируют 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).

В последние годы появляются работы, исследующие категоризацию с применением не только поведенческих методик, но и с использованием современных нейронаучных методов, 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, в многочисленных работах показано, что птицы могут группировать зрительные стимулы по категориям и понятиям на разных уровнях абстракции. Однако разнообразие различных задач, моделей и наборов стимулов по-прежнему оставляет открытым вопрос о едином механизме, лежащем в основе этих способностей (Huber, Aust, 2017).

### *Модели зрительной категоризации на основе раннего обучения*

#### *Импринтинг*

Запечатление, или импринтинг, — специфическая форма раннего обучения у зрелорождающихся животных, в том числе у выводковых птиц. В первые часы жизни в результате импринтинга происходит «запечатление» образа матери, формируется прочная социальная связь и реакция следования (Petrova, Markovskikh, 1986; Bateson, 1990; Horn, 2004; Tiunova et al., 2019; Cherepov et al., 2022). В ранних исследованиях импринтинга в лабораторных условиях было показано, что при этой форме обучения также происходят процессы категоризации. Так, Бейтсон и Чантри (Bateson, Chantrey, 1972) обосновали необходимое вовлечение процессов категоризации в импринтинг, поскольку в процессе импринтинга как в естественных, так и в лабораторных условиях новорожденному последовательно предъявляются разные виды импринт-объекта. Таким образом, в мозге птенца, не имеющего до этого никакого индивидуального опыта, должно произойти объединение последовательных зрительных образов в единый объект. Для проверки этой гипотезы были проведены эксперименты, в которых цыплятам с первого по пятый дни жизни предъявляли одновременно в течение 60-минутных сессий искусственные импринт-объекты двух разных цветов. В возрасте 8–12 суток этих цыплят обучали в Y-образном лабиринте, где они получали пищевое подкрепление при выборе стимула определенного цвета. Авторы обнаружили, что дискриминация между цветами, которые предъявляли в процессе импринтинга, была замедлена по сравнению с дискриминацией новых, ранее не предъявлявшихся цветов. С точки зрения авторов исследования, стимулы, предъявленные в процессе импринтинга, были «выучены, но классифицированы совместно», поскольку они предъявлялись в одном и том же контексте и имели одно

и то же значение для животных. Вследствие этого стимулы были отнесены к одной и той же категории и воспринимались как эквивалентные, что впоследствии затрудняло их дискриминацию в новой задаче (Bateson, Chantrey, 1972). Авторы подчеркивают адаптивное значение такой классификации при импринтинге, во время которого при последовательном непрерывном предъявлении разных видов одного и того же объекта мозг классифицирует его разные компоненты совместно, т.е. заносит каждый новый вид объекта в ту же категорию, что и предыдущие.

Данный аспект импринтинга был впоследствии исследован более детально (Stewart et al., 1977). В результате проведенных этими авторами экспериментов было показано, что эффект затруднения дискриминации вследствие того, что объекты в процессе импринтинга были «классифицированы совместно», зависит от таких факторов, как зрительный опыт животных, социальная изоляция, характеристики импринт-объектов (двухмерность или объем, цвет, размер, подвижность и др.), а также выбор параметра для дискриминации объектов (цвет, форма).

Кроме того, были экспериментально исследованы временные параметры, в пределах которых предъявление в процессе импринтинга двух отдельных объектов позволяет относить их к одной категории, т.е. воспринимать как эквивалентные (Bateson, Chantrey, 1972). В экспериментах Хани и соавторов (1995) цыплятам демонстрировали на мониторе два стимула, отличающихся по цвету и форме, по протоколу «раздельного» (separate) или «смешанного» (mixed) предъявления. Обучение (импринтинг) состояло из двух 53-минутных сессий, разделенных 15-минутным интервалом. При раздельном предъявлении в каждой сессии демонстрировался только один объект (А или В); при смешанном предъявлении объекты А и В предъявлялись в псевдослучайном порядке внутри каждой сессии. В обоих протоколах объекты высвечивались на экране в течение 10–30 сек с промежутками 5–15 сек. Сразу после окончания импринтинга цыплят обучали в дискриминационной задаче с тепловым подкреплением, где подкреплялось приближение только к одному из стимулов (А или В). Авторы обнаружили, что цыплята, которым предъявляли объекты по смешанному протоколу, медленнее обучались дискриминации объектов и не достигали такого же уровня обученности, как импринтированные по раздельному протоколу (Honey et al., 1995).

Таким образом, в процессе зрительного импринтинга происходит классификация отдельных зрительных образов как частей единого целого, которое в результате запоминается как импринт-объект. Адаптивность такого механизма в природе приводит в лабораторных условиях к затрудненной дискриминации животными объектов, классифицированных в процессе импринтинга как эквивалентные.

### *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).

### *Категоризация 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. 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 обучения в данной модели происходит одномоментное исключение бусины определенного цвета и размера из категории съедобных объектов. 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., 2019). Более того, у цыплят, обученных на черно-желтую полосатую бусину, не формировалось поведение избегания на желтую и черную бусины (Johnston, Burne, 2008).

Трансформация этой способности цыплят к запоминанию несъедобных объектов в модель зрительной категоризации была предложена в работе Аткинсон и соавторов (Atkinson et al., 2003). Они разработали модификацию задачи пассивного избегания для цыплят в возрасте 5–15 суток. В этом возрасте врожденная исследовательская активность по отношению к мелким 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.

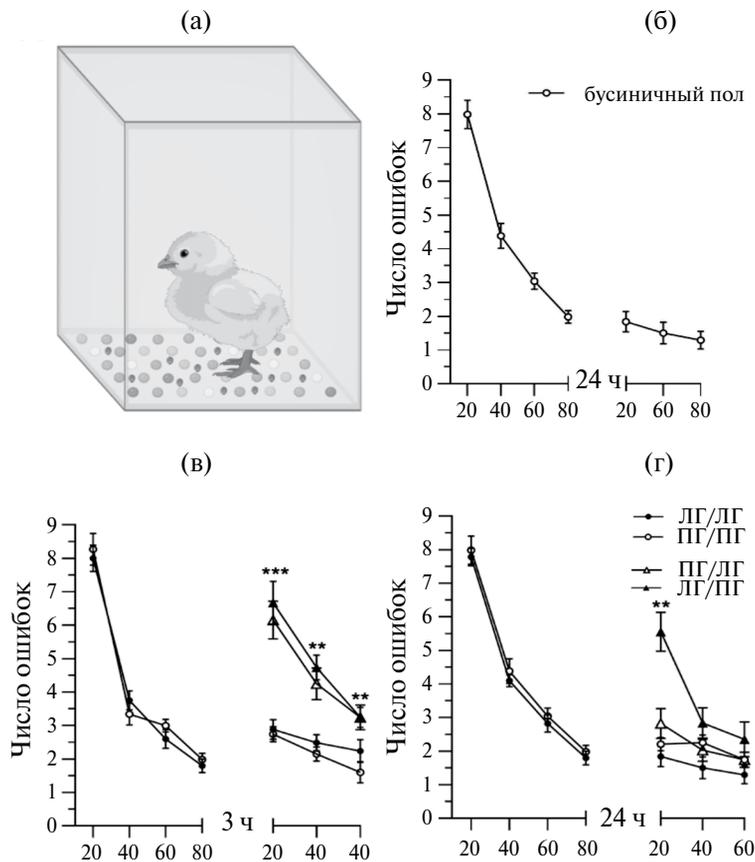
В модели гравийного пола цыплята обучаются не клевать приклеенные к полу кусочки гравия, трудно отличимые от рассыпанного между ними корма. Такое обучение требует не только тонкой зрительной дискриминации, но и выделения общих признаков несъедобных объектов, отличающих их от частиц корма. На основании 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).

В модели бусиничного пола в качестве несъедобных объектов используются более 100 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 (рис. 2 (а), (б)). 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 активности по отношению ко всем бусинам, находящимся на полу камеры. Иными словами, обучение в данной модели приводит к генерализации поведения избегания всех бусин, включая те, которые цыплята не пробовали клевать. Таким образом, обучение на бусиничном полу представляет собой форму категориального обучения, в результате которого происходит перенос поведения на новые объекты, принадлежащие к тому же классу. В отличие от работ на взрослых птицах, описанных в предыдущих разделах, эта экспериментальная модель не требует длительного обучения, включающего стадию ознакомления со структурой задачи.

#### *Особенности анатомии мозга птиц по сравнению с млекопитающими*

Конечный мозг птиц радикально отличается по своей архитектуре 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). 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



**Рис. 2.** (а) – экспериментальная модель «бусиничного пола». (б) – кривая обучения и тестирования через 24 часа после обучения. Каждая точка представляет среднее количество ошибок (клевков бусин) ( $\pm$  SEM). (в, г) – монокулярное обучение на бусиничном полу и монокулярное тестирование через 3 и 24 часа. Контрольные группы: ПГ/ПГ и ЛГ/ЛГ – при обучении и тестировании закрыт один и тот же глаз (ПГ – правый, ЛГ – левый). Экспериментальные группы: ЛГ/ПГ – при обучении закрыт левый глаз, при тестировании – правый; ПГ/ЛГ – при обучении закрыт правый глаз, при тестировании – левый (см. объяснения в разделе Латерализация). \*\*\* –  $P < 0.001$  по сравнению с контрольными группами; \*\* –  $P < 0.01$  по сравнению с контрольными группами (адаптировано из Анохин, Тиунова, 1996).  
**Fig. 2.** (а) – the experimental model of the “bead floor”. (б) – the learning and testing curve 24 hours after training. Each point represents the mean number of errors (bead pecks) ( $\pm$  SEM). (в, г) – monocular training on the bead floor and monocular testing after 3 and 24 hours. Control groups: ПГ/ПГ and ЛГ/ЛГ – the same eye is closed during training and testing (ПГ – right, ЛГ – left). Experimental groups: ЛГ/ПГ – left eye closed during training, right eye closed during testing; ПГ/ЛГ – right eye closed during training, left eye closed during testing (see explanations in the Lateralization section). \*\*\* –  $P < 0.001$  compared with control groups; \*\* –  $P < 0.01$  compared with control groups (adapted from Anokhin, Tiunova, 1996).

дорсальный желудочковый гребень (DVR), возникающий из вентрального паллиума (Reiner et al., 2004b; 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: рабочей памяти,

моторном планировании, принятии решений, оценке размеров объекта, пространственном и сенсорном восприятии и т.д. (Veit et al., 2014; Moll, Nieder, 2017; Rose, Colombo, 2005; Rinnert, Nieder, 2021; Kirschhock, Nieder, 2022; Hahn, Rose, 2023; Veit, Nieder, 2013; Moll, Nieder, 2015; Veit et al., 2015; Moll, Nieder, 2014; Ditz, Nieder, 2015; Kirschhock, Nieder, 2023; Wagener, Nieder, 2023; Veit et al., 2015a; Rinnert et al., 2019; Nieder et al., 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 враны (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 хищных певчих 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).

### *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). Различные виды дневных птиц (например, хищные птицы, такие как орлы, канюки, соколы) обладают даже двумя фовеа – глубокой фовеа в центральной области и более мелкой фовеа в височной области сетчатки (Mitkus et al., 2017; Reymond, 1985, 1987). Среди млекопитающих приматы – единственные животные, у которых присутствует фовеа, в то время как у птиц наличие фовеа – распространенная специализация сетчатки (Bringmann, 2018). Однако клеточная структура и функциональная значимость фовеа птиц до сих пор не до конца изучены.

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. Кроме того, в отличие от приматов, которые обычно имеют только одну фовеа, у большинства птиц в сетчатке две фовеа, одна из которых может повысить остроту зрения в боковом поле, а другая – в переднем поле.

От сетчатки информация попадает в зрительные структуры мозга по двум путям – тектофугальному и таламофугальному зрительным путям (рис. 3). Эти два зрительных потока у птиц разделяются сразу после сетчатки, в то время как для 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

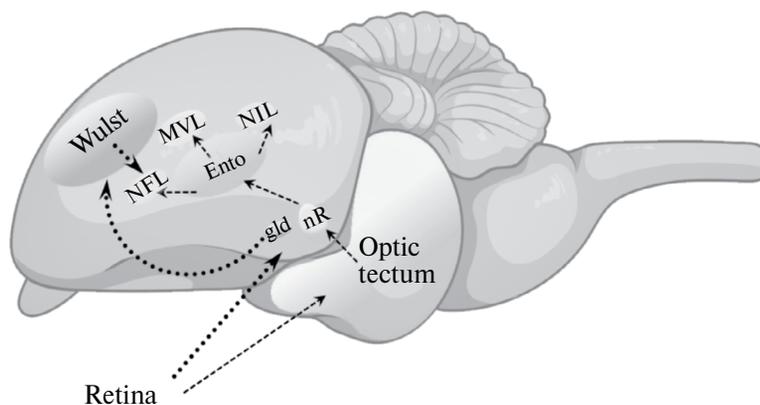
областями мозга, такими как *nidopallium frontolaterale* (NFL), *mesopallium ventrolaterale* (MVL) и *nidopallium intermediale pars lateralis* (NIL) (Stacho et al., 2016). MVL — область, которая получает проекции от энтопаллиума, — также сравнивают с экстрастриарной корой приматов (V2 и V4). Нейроны 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 детальном рассмотрении 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 колеччатое ядро дорсальной части таламуса в Вульст (Wulst) — многослойную структуру, которая содержит области обработки как зрительной, так и соматосенсорной информации (Bischof et al., 2016; Clark, Colombo, 2020). Таламофугальный путь у птиц с латерально расположенными глазами в большей степени связан с обработкой отдаленных стимулов, воспринимаемых в монокулярном поле зрения (Budzynski et al., 2002; 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 — сливаются в NFL, высшей зрительной области мозга птиц (Koenen et al., 2016). Второй областью конечного мозга птиц, в которой конвергируют оба зрительных пути, считается медиальный мезопаллиум (*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).

Кроме двух основных зрительных путей, у птиц в ходе эволюции сформировался еще один дополнительный зрительный путь. Он включает в себя ядра базального оптического корня (nucleus of the basal optic root; nBOR) и чечевицеобразное ядро (lentil nucleus). Эти структуры вовлечены в вестибуло-окулярный рефлекс (oculomotor tremor reflex) и стабилизируют изображение на сетчатке путем компенсации движений глаз. В настоящее время известно, что nBOR гомологичен медиальным и боковым терминальным ядрам у млекопитающих (medial, lateral terminal nuclei; Wylie et al., 2008), а ядра оптического тракта среднего мозга у птиц (the midbrain nuclei of the optic tract (NOT)) гомологичны чечевицеобразному ядру (lentiformis nucleus mesencephalis; nLM; (Xiao, Frost, 2009; Stacho et al., 2016)).



**Рис. 3.** Схематическое изображение двух основных зрительных путей у птиц. Таламофугальный путь изображен точечными линиями. Тектофугальный путь изображен пунктирными линиями. Gld — колеччатое ядро таламуса; nR — nucleus rotundus; Wulst — зрительное возвышение конечного мозга; NCL — каудолатеральный нидопаллиум; Optic tectum — зрительная крыша среднего мозга; Ento — энтопаллиум; NFL — фронтолатеральный нидопаллиум; MVL — вентролатеральный мезопаллиум; NIL — интрамелиальный латеральный нидопаллиум.

**Fig. 3.** Schematic representation of the two main visual pathways in birds. The thalamofugal pathway is shown as dotted lines. The tectofugal pathway is shown as dashed lines. Gld — geniculate nucleus of the thalamus; nR — nucleus rotundus; Wulst — hyperpallium — optic eminence of the telencephalon; NCL — nidopallium caudolaterale; optic tectum — optic roof of the midbrain; Ento — entopallium; NFL — nidopallium frontolaterale; MVL — mesopallium ventrolaterale; NIL — nidopallium intramelale laterale.

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

При поражении энтопаллиума у птиц падает способность различать объекты (Watanabe, 1991), то есть поражение энтопаллиума вызывает «категориально-специфическую агнозию» (Watanabe, 1991, 1992, 1996), 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 MVL в категоризации*

MVL — это зрительная область, которая получает проекции от энтопаллиума и области Wulst (Watanabe, 1991; 1992; 1996). Благодаря полученным данным при регистрации активности отдельных нейронов в MVL, известно, что нейроны в MVL кодируют, как и энтопаллиум, зрительную информацию для категоризации, 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 — участвуют в формировании 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 вовлечены больше 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 предварительным данным этой научной группы, нейроны энтопаллиума и NCL демонстрируют сильное левополушарное доминирование при категоризации, в то время как в MVL такой асимметрии нет. Коэнен с соавторами регистрировали нейронную активность в *nidopallium frontolaterale* (NFL) у птиц при решении категоризационной задачи (Koenen et al., 2016). Авторы обнаружили, что нейроны NFL также участвуют в категоризации стимулов по их признакам. 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 «собака», 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 возникла при отнесении объектов к разным категориям и при подкреплении одного из них (Kirsh et al., 2009). Таким образом, NCL, так же как и ПФК, вовлечен в формирование связи «стимул – вознаграждение».

#### ***Особенности мозговой организации зрительной категоризации у млекопитающих***

В настоящее время существует множество доказательств того, что у млекопитающих есть два основных зрительных пути от сетчатки к вышележащим областям зрительной обработки – дорсальный зрительный поток и вентральный зрительный поток (Mishkin et al., 1983).

Дорсальный поток, или путь «Где?», обрабатывает пространственную информацию, а вентральный поток «Что?» отвечает за восприятие объектов и оценку их индивидуальных особенностей (Mishkin et al., 1983; Ungerleider, Haxby, 1994).

Так, у млекопитающих поступающая зрительная информация из первичных зрительных областей обрабатывается иерархически по вентральному пути («что»), который заканчивается в экстрапиарной области, известной как нижневисочная кора (IT) (Ungerleider, Haxby, 1994; Freiwald, Tsao, 2010).

Еще в конце 80-х годов Кендрик и Болдуин (Kendrick, Baldwin, 1987) экспериментально продемонстрировали, что из 561 клетки в области височной коры овец 40 реагировали избирательно на категорию «лицо». Авторы предположили, что в височной коре присутствуют клетки, которые специализированы на лица.

В ранних фМРТ-экспериментах на макаках было обнаружено три области нижней височной коры в каждом полушарии, которые избирательно реагировали на категорию «лицо» (Tsao et al., 2003). Однако уже в более поздних экспериментах (Tsao et al., 2008) с использованием усовершенствованных

методов было выявлено шесть таких областей: задняя латеральная (posterior lateral – PL), средняя латеральная (middle lateral – ML), передняя латеральная (anterior lateral – AL), средняя фундусная (middle fundus – MF), передняя (anterior fundus – AF) и передняя медиальная (anterior medial – AM). Эти шесть областей объединили общим названием «зоны лиц» или «face-patches», которые содержат популяции нейронов, избирательно реагирующих на лица (Tsao et al., 2003; Tsao et al., 2006; Moeller et al., 2017).

В зоне PL нейроны реагируют на небольшие изменения черт лица в определенных ракурсах (Freiwald, Tsao, 2010; Chang, Tsao, 2017), в то время как нейроны передних зон реагируют на более сложные признаки (Freiwald, Tsao, 2010; Chang, Tsao, 2017). Многочисленные нейробиологические данные свидетельствуют о том, что голуби также обрабатывают зрительную информацию («что») иерархически (Nguyen et al., 2004; Stacho et al., 2016).

У макак селективно реагирующим на лица и части тела относят области, расположенные вдоль верхней височной борозды (superior temporal sulcus – STS) и средней височной извилины (middle temporal gyrus – MTG). В одном из исследований сравнивали нейронную активность при предъявлении обезьянам и людям изображений лиц, частей тела, продуктов питания, изображения лабораторных комнат и искусственных объектов. Выявленная нейронная активность как на лица, так и на части тела была связана с прилегающими и перекрывающимися областями в передней STS/MTG макак и с областями в фузиформной извилине и задней STS человека (Pinsk et al., 2009).

Таким образом, несмотря на морфологические различия, в мозге птиц и млекопитающих присутствуют структуры, специализированные на зрительной категоризации и организованные иерархическим образом.

#### ***Латерализация зрительных процессов в мозге птиц***

К настоящему времени известно, что как у цыплят, так и у голубей левое полушарие доминирует при различении мелких оптических деталей, формировании правил и категоризации зрительных стимулов, в то время как правое полушарие больше связано с пространственным вниманием 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 удобной 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 способность птиц к монокулярному обучению и полушарную специализацию.

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, 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 осуществляет категоризацию, в то время как правое полушарие, ориентированное на поиск новизны, 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 (рис. 2).

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 стимульного события 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 с помощью как правого, так и левого полушария. Механизм переключения работы между правым и левым полушариями при этом остается неясным (Güntürkün et al., 2020).

### *Взаимодействие полушарий*

Субъект может анализировать объекты и события, используя различные стратегии. 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 «междушарным конфликтом» (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 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 et al., 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).

Доминирование того или иного полушария может формироваться из-за асимметрично увеличенного количества нервных проекций, поскольку степень межполушарной асимметрии контролируется не только запрограммированными врожденными механизмами, но и онтогенетическими условиями развития – освещением, положением эмбриона и т.д. (Güntürkün et al., 2020).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обработка зрительной информации у птиц происходит в зрительных областях мозга, которые организованы иерархическим образом. Птицы способны формировать как простые перцептивные категории в первичных сенсорных областях, так и более абстрактные категории в высших ассоциативных областях (Soto, Wasserman, 2014; Clark, Colombo, 2020; Pusch et al., 2023). Общий процесс перцептивной категоризации и формирования понятий, по-видимому, основывается на выделении признаков зрительного стимула, отнесении этих признаков к формирующимся категориям и понятиям 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 категориального обучения.

## ВКЛАД АВТОРОВ

Е.А. Диффинэ – написание и редактирование текста, подготовка иллюстраций; А.А. Тиунова – написание и редактирование текста; К.В. Анохин –

концепция и руководство работой, редактирование текста.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Некоммерческого фонда содействия развитию науки и образования ИНТЕЛЛЕКТ, Государственного задания по НИР Института перспективных исследований мозга МГУ имени М.В. Ломоносова и Междисциплинарной научно-образовательной школы «Мозг, когнитивные системы, искусственный интеллект» МГУ имени М.В. Ломоносова.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы подтверждают, что выполнение работы не связано с коммерческими или финансовыми отношениями, которые могли бы создать конфликт интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Неприменимо.

## УКАЗАНИЕ НА ДОСТУПНОСТЬ ПЕРВИЧНЫХ ДАННЫХ

Неприменимо.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анохин К.В., Тиунова А.А.* Интерокулярный перенос опыта при формировании категориальной памяти у цыплят. Доклады Академии Наук. 1996. 348 (4): 564–566.
- Anderson C., Parra R., Chapman H., Steinemer A., Porter B., Colombo M.* Pigeon nidopallium caudolaterale, entopallium, and mesopallium ventrolaterale neural responses during categorisation of Monet and Picasso paintings. *Sci Rep.* 2020. 10: 15971.
- Andrew R.* Behavioral and neural plasticity: The use of the domestic chick as a model. Oxford: Oxford University Press. 1991.
- Anokhin K., Tiunova A., Rose S.* Reminder effects – reconsolidation or retrieval deficit? Pharmacological dissection with protein synthesis inhibitors following reminder for a passive-avoidance task in young chicks. *Europ. Jour. of Neurosc.* 2002. 5: 1759–1765.
- Apostel A., Hahn L., Rose J.* Jackdaws form categorical prototypes based on experience with category exemplars. *Brain Struct Funct.* 2023. 229: 593–608.

- 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*). *Behav. Brain. Res.* 2023. 430: 113920.
- Atkinson R., Bevilacqua L., Rostas J., Hunter M. Discriminative taste aversion learning: A learning task for older chickens. *Neurobiology of learning and memory.* 2003. 79: 25–31.
- Atoji Y., Wild J. Afferent and efferent projections of the mesopallium in the pigeon (*Columba livia*). *J Comp Neurol.* 2012. 520: 717–741.
- Azizi A., Pusch R., Koenen C., Klatt S., Bröker F., Thiele S. Emerging category representation in the visual forebrain hierarchy of pigeons (*Columba livia*). *Behav. Brain.* 2019. 356: 423–434.
- Balda R., Kamil A. Linking Life Zones, Life History Traits, Ecology, and Spatial Cognition in Four Allopatriic Southwestern Seed Caching Corvids. *Pap. in Behav. and Biolog. Scien.* 2006. 36.
- Bateson P. Is Imprinting Such a Special Case? *Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biological Sciences.* 1990. 329: 125–131.
- Bateson P., Chantrey D. Retardation of discrimination learning in monkeys and chicks previously exposed to both stimuli. *Nature.* 1972. 237: 173–174.
- 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. *Nat Commun.* 2020. 4715.
- Benard J., Stach S., Giurfa M. Categorization of visual stimuli in the honeybee *Apis mellifera*. *Anim Cogn.* 2006. 9: 257–270.
- Bhatt R.S., Wasserman E.A., Reynolds W.F., Knauss K.S. Conceptual behavior in pigeons: Categorization of both familiar and novel examples from four classes of natural and artificial stimuli. *Jour. of Expe. Psy.: Anim. Beh. Proc.* 1988. 14: 219–234.
- Bird C., Emery N. Insightful problem solving and creative tool modification by captive nontool-using rooks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2009. 106: 10370–10375.
- 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. 11: e0154927.
- Bringmann A., Syrbe S., Görner K., Kacza J., Francke M., Wiedemann P., Reichenbach A. The primate fovea: Structure, function and development. *Prog. Retin. Eye. Res.* 2018. 66: 49–84.
- Briscoe S., Albertin C., Rowell J., Ragsdale C. Neocortical Association Cell Types in the Forebrain of Birds and Alligators. *Curr. Biol.* 2018. 28 (5): 686–696.e6.
- Budzynski C., Bingman V. Participation of the thalamofugal visual pathway in a coarse pattern discrimination task in an open arena. *Behav. Brain.* 2004. Res. 153: 543–56.
- Budzynski C., Gagliardo A., Ioalé P., Bingman V. Participation of the homing pigeon thalamofugal visual pathway in sun-compass associative learning. *Eur. J. Neurosci.* 2002. 15: 197–210.
- Castro L., Remund Wiger E., Wasserman E. Focusing and shifting attention in pigeon category learning. *J. Exp. Psychol. Anim. Learn. Cognit.* 2021. 47: 371–383.
- Castro L., Wasserman E.A. Attentional shifts in categorization learning: Perseveration but not learned irrelevance. *Behav Processes.* 2016. 123: 63–73.
- Castro L., Wasserman E.A. Feature predictiveness and selective attention in pigeons' categorization learning. *J. Exp. Psychol. Anim. Learn. Cognit.* 2017. 43: 231–242.
- Castro L., Wasserman E.A. Pigeons' tracking of relevant attributes in categorization learning. *Jour. of Exp. Psych: Animal Lear. and Cogn.* 2014. 40: 195–211.
- Cerella J. Pigeons and perceptrons. *Pattern Recognition.* 1986. 19: 431–438.
- Cerella J. The pigeon's analysis of pictures. *Pattern Recognition.* 1980. 12: 1–6.
- Chang L., Tsao D.Y. The Code for Facial Identity in the Primate Brain. *Cell.* 2017. 169 (6): 1013–1028.e14.
- Cherepov A., Tiunova A., Anokhin K. The power of innate: Behavioural attachment and neural activity in responses to natural and artificial objects in filial imprinting in chicks. *Front. Physiol.* 2022. 13: 1006463.
- 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. *Front Psychol.* 2022. 13: 888528.
- Cook R., Fagot J. First trial rewards promote 1-trial learning and prolonged memory in pigeon and baboon. *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 2009. 106: 9530–9533.
- Cook R., Levison D., Gillett S., Blaisdell A. Capacity and limits of associative memory in pigeons. *Psych. Bull. & Rev.* 2005. 12: 350–358.
- Cook R., Patton T., Shimizu T. Functional segregation of the entopallium in pigeons. *Philosophy (london, England).* 2013. 130: 59–86.
- Daisley J.N., Mascalzoni E., Salva O.R., Rugani R., Regolin L. Lateralization of social cognition in the domestic chicken (*Gallus gallus*). *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2009. 364: 965–981.
- Dittrich L., Rose J., Buschmann J., Bourdonnais M., Güntürkün O. Peck tracking: a method for localizing critical features within complex pictures for pigeons. *Anim Cogn.* 2010. 13: 133–143.
- Ditz H., Fechner J., Nieder A. Cell-type specific pallial circuits shape categorical tuning responses in the crow telencephalon. *Communications Biology.* 2022. 5: 1–13.
- Ditz H.M., Nieder A. Neurons selective to the number of visual items in the corvid songbird endbrain. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2015. 112:7827–7832.
- Divac I., Mogensen J. The prefrontal «cortex» in the pigeon catecholamine histofluorescence. *Neuroscience.* 1985. 15: 677–682.
- Fagot J., Cook R. Evidence for large long-term memory capacities in baboons and pigeons and its implication

- for learning and the evolution of cognition. *Proceed. of the Nat. Acad. of Scien.* 2006. 103: 17564–17567.
- 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. 58: 80–100.
- 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. 528: 597–623.
- Fite K. V., Rosenfield-Wessels S.* A comparative study of deep avian foveas. *Brain, Behavior and Evolution.* 1975. 12 (1–2): 97–115.
- Freedman D.J., Riesenhuber M., Poggio T., Miller E.K.* Categorical representation of visual stimuli in the primate prefrontal cortex. *Science.* 2001; 291: 5502.
- Freedman D.J., Riesenhuber M., Poggio T., Miller E.K.* A comparison of primate prefrontal and inferior temporal cortices during visual categorization. *J. Neurosci.* 2003; 23: 5235–5246.
- Freiwald W.A., Tsao D.Y.* Functional compartmentalization and viewpoint generalization within the macaque face-processing system. *Science.* 2010. 330 (6005): 845–51.
- Gagliardo A., Bonadonna F., Divac I.* Behavioural effects of ablations of the presumed «prefrontal cortex» or the corticoid in pigeons. *Behav Brain Res.* 1996. 78: 155–162.
- Gagliardo A., Mazzotto M., Divac I.* Memory of radial maze behavior in pigeons after ablations of the presumed equivalent of mammalian prefrontal cortex. *Behav. Neurosci.* 1997. 111: 955–962.
- Graham R.* Avian vision. *Curr Biol.* 2022. 32: R1079–R1085.
- Gross C.G., Rocha-Miranda C.E., Bender D.B.* Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the macaque. *J. Neurophysiol.* 1972; 35: 96–111.
- Gross C.G., Rodman H.R., Gochin P.M., Colombo M.* Inferior temporal cortex as a pattern recognition device. In: Baum E, editor. *Proceedings of the Third Annual NEC Research Symposium.* Philadelphia: SIAM Press; 1993. 44–73.
- Gu Y., Wang Y., Zhang T., Wang S.* Stimulus size selectivity and receptive field organization of ectostriatal neurons in the pigeon. *J. Comp. Physiol.* 2002; 188: 173–178.
- Güntürkün O.* Cognitive impairments after lesions of the neostriatum caudolaterale and its thalamic afferent in pigeons: functional similarities to the mammalian prefrontal system? *J Hirnforsch.* 1997. 38: 133–143.
- Güntürkün O.* The avian ‘prefrontal cortex’ and cognition. *Curr Opin Neurobiol.* 2005. 15: 686–693.
- Güntürkün O., Bugnyar T.* Cognition without cortex. *Trends Cogn Sci.* 2016. 20: 291–303.
- Güntürkün O., Koenen C., Iovine F., Garland A., Pusch R.* The neuroscience of perceptual categorization in pigeons: a mechanistic hypothesis *Learn. Behav.* 2018. 46: 229–241
- Güntürkün O., Ströckens F., Ocklenburg S.* Brain Lateralization: A Comparative Perspective. *Physiological reviews.* 2020. 100: 1019–1063.
- Hahn L.A., Rose J.* Executive control of sequence behavior in pigeons involves two distinct brain regions. *eNeuro.* 2023. 10: 1–11.
- Hartmann B., Güntürkün O.* Selective deficits in reversal learning after neostriatum caudolaterale lesions in pigeons: possible behavioral equivalencies to the mammalian prefrontal system. *Behav Brain Res.* 1998. 96: 125–133.
- Helduser S., Güntürkün O.* Neural substrates for serial reaction time tasks in pigeons. *Behav Brain Res.* 2012. 230:132–143.
- Herculano-Houzel S.* Brains matter, bodies maybe not: the case for examining neuron numbers irrespective of body size. *Ann N Y Acad Sci.* 2011. 1225: 191–9.
- Herculano-Houzel S.* The human brain in numbers: a linearly scaled-up primate brain. *Front Hum Neurosci.* 2009. 3: 31.
- Herrnstein R., Loveland D., Cable C.* Natural concepts in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes.* 1976. 2: 285–302.
- Herrnstein R.J., Loveland D.H.* Complex visual concept in the pigeon. *Science.* 1964. 146: 549–551.
- 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 Res.* 2019. 158: 109–119.
- Honey R.C., Horn G., Bateson P., Walpole M.* Functionally distinct memories for imprinting stimuli: behavioral and neural dissociations. *Behavioral Neuroscience.* 1995. 109: 689–698.
- Horn G.* Pathways of the past: the imprint of memory. *Nat Rev Neurosci.* 2004. 5: 108–20.
- Huber L., Aust U.* Mechanisms of Perceptual Categorization in Birds. In: ten Cate C, Healy SD, eds. *Avian Cognition.* Cambridge University Press. 2017. Pp. 208–228.
- Hunt G.R.* Manufacture and use of hook-tools by new Caledonian crows. *Nature.* 1996. 379: 249–251.
- Iwaniuk A.N., Hurd P.L.* The evolution of cerebrotypes in birds. *Brain Behav Evol.* 2005. 65: 215–230.
- Jarvis E.D., Güntürkün O., Bruce L., Csillag A., Karten H., Kuenzel W., Medina L., Paxinos G., Perkel D.J., Shimizu T., Striedter G., Wild J.M., Ball G.F., Dugas-Ford J., Durand S.E., Hough G.E., Husband S., Kubikova L., Lee D.W., Mello C.V., Powers A., Siang C., Smulders T.V., Wada K., White S.A., Yamamoto K., Yu J., Reiner A., Butler A.B.* Avian Brain Nomenclature Consortium. Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nat Rev Neurosci.* 2005. 6 (2): 151–9.
- Johnston A., Burne T.* Aposematic coloration enhances memory formation in domestic chicks trained in a weak passive avoidance learning paradigm. *Brain research bulletin* 2008. 76: 313–6.

- 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*) Behav. Brain Res. 2017. 317: 382–392.
- Johnston M., Colombo M.* Entopallium. In: Vonk J, Shackelford T, editors. Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior. 2019. Berlin: Springer.
- Kabadayi C., Osvath M.* Ravens parallel great apes in flexible planning for tool-use and bartering. Science. 2017. 357: 202–204.
- Karten H.J.* Vertebrate brains and evolutionary connections: on the origins of the mammalian ‘neocortex’. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 2015. 370 (1684): 20150060.
- Katz J.S., Wright A.A., Bodily K.D.* Issues in the Comparative Cognition of Abstract-Concept Learning. Comp Cogn Behav Rev. 2007. 2: 79–92.
- Keller F.S., Schoenfeld W.N.* Principles of psychology. 1950. New York, NY: Appleton-Century-Crofts.
- Kendrick K.M., Baldwin B.A.* Cells in temporal cortex of conscious sheep can respond preferentially to the sight of faces. Science. 1987. 236 (4800): 448–50.
- Kersten Y., Friedrich-Müller B., Nieder A.* A brain atlas of the carrion crow (*Corvus corone*). J Comp Neurol. 2022. 530: 3011–3038.
- 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’. Behav. Brain Res. 2009. 198: 214–223.
- Kirschhock M.E., Ditz H.M., Nieder A.* Behavioral and Neuronal Representation of Numerosity Zero in the Crow. J Neurosci. 2021. 41: 4889–4896.
- Kirschhock M.E., Nieder A.* Association neurons in the crow telencephalon link visual signs to numerical values. Proc Natl Acad Sci USA. 2023. 120: e2313923120.
- Kirschhock M.E., Nieder A.* Number selective sensorimotor neurons in the crow translate perceived numerosity into number of actions. Nat Commun. 2022. 13: 6913.
- Koenen C., Pusch R., Bröker F., Thiele S., Güntürkün O.* Categories in the pigeon brain: A reverse engineering approach. J Exp Anal Behav. 2016. 105: 111–22.
- Kröner S., Güntürkün O.* Afferent and efferent connections of the caudolateral neostriatum in the pigeon (*Columba livia*): a retro- and anterograde pathway tracing study. J. Comp. Neurol. 1999. 407: 228–260.
- Kruschke J.* ALCOVE: an exemplar-based connectionist model of category learning. Psychological review. 1992. 99: 22–44.
- Krützfeldt N.O.E., Wild J.M.* Definition and novel connections of the entopallium in the pigeon (*Columba livia*). J. Comp. Neurol. 2005. 490: 40–56.
- 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. Proc Natl Acad Sci USA. 2022. 119(11): e2121624119.
- Larsson M.* Binocular vision, the optic chiasm, and their associations with vertebrate motor behavior. Front. Ecol. Evol. 2015. 3: 89.
- Lazareva O., Freiburger K., Wasserman E.* Pigeons concurrently categorize photographs at both basic and superordinate levels. Psychon Bull Rev. 2004. 11: 1111–7.
- Lazareva O., Wasserman E. A.* Effects of stimulus duration and choice delay on visual categorization in pigeons. Learning and Motivation. 2009. 40(2), 132–146.
- 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. J. Neurosci. Methods. 2004. 132: 161–168.
- Levenson R., Krupinski E., Navarro V., Wasserman E.* Pigeons (*Columba livia*) as trainable observers of pathology and radiology breast cancer images. PLoS ONE. 2015. 10: e0141357.
- Lombardi C.* Matching and oddity relational learning by pigeons (*Columba livia*): transfer from color to shape. Anim. Cognit. 2007. 11: 67–74.
- Lubow R.* High-order concept formation in the pigeon. Journal of the Experimental Analysis of Behavior. 1974. 21: 475–483.
- Lupyan G.* From chair to “chair”: a representational shift account of object labeling effects on memory. J Exp Psychol Gen. 2008. 137: 348–369.
- Manns M.* It is not just in the genes. Symmetry. 2021. 13: 1815.
- 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. 199: 323–332.
- Martin G.R.* Avian vision. Current biology. CB. 2022. 32: R1079–R1085.
- Matsukawa A., Inoue S., Jitsumori M.* Pigeon’s recognition of cartoons: Effects of fragmentation, scrambling, and deletion of elements. Behavioural Processes. 2004. 65: 25–34.
- Medin D. L., Aguilar C.* Categorization. In R. A. Wilson & F. C. Keil (Eds.), MIT Encyclopedia of the Cognitive Sciences. 2001. Cambridge, MA: MIT Press. Pp. 104–106.
- Medin D., Schaffer M.* Context theory of classification learning. Psychological Review. 1978. 85: 207–238.
- Mehlhorn J., Hunt G.R., Gray R.D., Rehkämper G., Güntürkün O.* Tool-making new caledonian crows have large associative brain areas. Brain Behav Evol. 2010. 75: 63–70.
- Mishkin M., Ungerleider L.G., Macko K.A.* Object Vision and Spatial Vision: Two Cortical Pathways. Trends in Neurosciences. 1983. 6: 414–417.
- Mitkus M., Olsson P., Toomey M.B., Corbo J.C., Kelber A.* Specialized Photoreceptor Composition in the Raptor Fovea. J Comp Neurol. 2017. 525: 2152–2163.
- Moeller S., Crapse T., Chang L., Tsao D.Y.* The effect of face patch microstimulation on perception of faces and objects. Nat Neurosci. 2017. 20: 743–752.

- Mogensen J., Divac I.* Behavioural effects of ablation of the pigeon-equivalent of the mammalian prefrontal cortex. *Behav Brain*. 1993. Res 55: 101–107.
- Mogensen J., Divac I.* The prefrontal «cortex» in the pigeon: behavioral evidence. *Brain Behav Evol*. 1982. 21: 60–66.
- Moll F.W., Nieder A.* Cross-modal associative mnemonic signals in crow endbrain neurons. *Curr Biol*. 2015. 25: 2196–2201.
- Moll F.W., Nieder A.* Modality-invariant audio-visual association coding in crow endbrain neurons. *Neurobiol Learn Mem*. 2017. 137: 65–76.
- Moll F.W., Nieder A.* The long and the short of it: rule-based relative length discrimination in carrion crows, *Corvus corone*. *Behav Processes*. 2014. 107: 142–149.
- 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. *Vis. Res*. 1990. 30: 529–540.
- Nieder A.* Neuroscience of cognitive control in crows. *Trends Neurosci* 2023. 46: 783–785.
- Nieder A.* Inside the corvid brain—probing the physiology of cognition in crows. *Curr Opin Behav. Sci*. 2017. 16: 8–14.
- Nieder A.* The evolutionary history of brains for numbers. *Trends in Cognitive Sciences*. 2021. 25: 608–621.
- Nieder A., Wagener L., Rinnert P.* A neural correlate of sensory consciousness in a corvid bird. *Science*. 2020. 369: 1626–1629.
- Ocklenburg S., Güntürkün O.* Hemispheric asymmetries: the comparative view. *Front Psychol*. 2012. 3: 5.
- Pearce J.M.* The acquisition of concrete and abstract categories in pigeons. In L. Dachowski C. F. Flaherty Eds., *Current topics in animal learning*. 1991. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum. Pp. 141–164.
- Pepperberg I. M.* Cognition in the African Grey parrot: Preliminary evidence for auditory/vocal comprehension of the class concept. *Animal Learning & Behavior*. 1983. 11(2): 179–185.
- Petrova L.P., Markovskikh E.P.* Bilateral imprinting in the chicks of precocial birds in response to monocular presentation of an object. *Zh Vyssh Nerv Deiat Im I P Pavlova*. 1986. 36 (4): 692–697.
- Pinsk M.A., Arcaro M., Weiner K.S., Kalkus J.F., Inati S.J., Gross C.G., Kastner S.* Neural representations of faces and body parts in macaque and human cortex: a comparative fMRI study. *J Neurophysiol*. 2009. 101 (5): 2581–600.
- Pusch R., Clark W., Rose J., Güntürkün O.* Visual categories and concepts in the avian brain. *Anim. Cogn*. 2023. 26: 153–173
- Qadri M., Cook R.* Adaptive testing of the critical features in 2D-shape discrimination by pigeons and starlings. *J Exp Psychol Anim Learn Cogn*. 2021. 47: 281–302.
- Qadri M., Cook R.* Pigeons and humans use action and pose information to categorize complex human behaviors. *Vision Research*. 2017. 131: 16–25.
- Range F., Aust U., Steurer M., Huber L.* Visual categorization of natural stimuli by domestic dogs. *Anim Cogn*. 2008. 11: 339–347.
- 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 Behav Evol*. 1991. 37: 125–134.
- Reiner A., Perkel D.J., Mello C.V., Jarvis E.D.* Songbirds and the revised avian brain nomenclature. *Ann. N.Y. Acad. Sci*. 2004. 1016: 77–108.
- Reymond L.* Spatial visual acuity of the eagle, *Aquila audax*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision Res*. 1985. 25: 1477–1491.
- Reymond L.* Spatial visual acuity of the falcon, *Falco berigora*: a behavioural, optical and anatomical investigation. *Vision Res*. 1987. 27 (10): 1859–1874.
- Rinnert P., Kirschhock M.E., Nieder A.* Neuronal correlates of spatial working memory in the endbrain of crows. *Curr Biol*. 2019. 29: 2616–2624.e4.
- Rinnert P., Nieder A.* Neural code of motor planning and execution during goal-directed movements in crows. *J Neurosci*. 2021. 41: 4060–4072.
- Rogers C.* The necessary and sufficient conditions of therapeutic personality change. *Psychotherapy: Theory, Research, Practice, Training*. 2007. 44(3): 240–248.
- Rogers L.* Development and function of lateralization in the avian brain. *Brain Res Bull*. 2008. 76: 235–244.
- 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. 177: 61–69.
- Rogers L., Anson J.* Lateralization of function in the chicken forebrain. *Pharmacology. Biochemistry and Behavior*. 1979. 10: 679–686.
- Rogers L., Zucca P., Vallortigara G.* Advantages of having a lateralized brain. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 2004. 271: S420–S422.
- Rogers L.J.* The molecular biology of early learning, development and sensitive periods with emphasis on the avian brain. *Molecular Neurobiology*. 1993. 7: 161–187.
- Rose J., Colombo M.* Neural correlates of executive control in the avian brain. *PLoS Biol*. 2005. 3: e190.
- Rugani R., Rosa Salva O., Regolin L., Vallortigara G.* Brain asymmetry modulates perception of biological motion in newborn chicks (*Gallus gallus*). *Behav. Brain Res*. 2015. 290: 1–7.
- Scarf D., Boy K., Reinert A., Devine J., Güntürkün O., Colombo M.* Orthographic processing in pigeons (*Columba livia*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2016. 113: 11272–11276.
- Scarf D., Boy K., Reinert A., Devine J., Güntürkün O., Colombo M.* Orthographic processing in pigeons (*Columba livia*). *Proc Natl Acad Sci USA*. 2016. 113: 11272–11276.
- Smirnova A., Zorina Z., Obozova T., Wasserman E.* Crows spontaneously exhibit analogical reasoning. *Curr Biol*. 2015. 25: 256–260.

- 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. 38(3): 322–328.
- Soto F., Wasserman E.* Error-driven learning in visual categorization and object recognition: a common-elements model. *Psychol Rev*. 2010. 117: 349–81.
- 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. 369(6511): 10.
- Stacho M., Ströckens F., Xiao Q., Güntürkün O.* Functional organization of telencephalic visual association fields in pigeons. *Behavioural Brain Research*. 2016. 303: 93–102.
- Stewart D.J., Capretta P.J., Cooper A.J., Littlefield V.M.* Learning in domestic chicks to both discriminanda. *J. of Comparative and Physiological Psychology*. 1977. 91: 1095–1109.
- Striedter G.F.* Evolution of the hippocampus in reptiles and birds. *J. Comp. Neurol*. 2016. 524 (3): 496–517.
- Ströckens F., Neves K., Kirchem S., Schwab C., Herculano-Houzel S., Güntürkün O.* High associative neuron numbers could drive cognitive performance in corvid species. *J Comp Neurol*. 2022. 530: 1588–1605.
- Tiunova A., Anokhin K., Rose S., Mileusnic R.* Involvement of glutamate receptors, protein kinases, and protein synthesis in memory for visual discrimination in the young chick. *Neurob. of lear. and memory*. 1996. 65 (3), 233–234.
- Tiunova A., Komissarova N., Anokhin K.* Mapping the Neural Substrates of Recent and Remote Visual Imprinting Memory in the Chick Brain. *Front. in Physiology*. 2019. 10: 351.
- 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. 39: 353–366.
- Tsao D.Y., Freiwald W.A., Knutsen T.A., Mandeville J.B., Tootell R.B.* Faces and objects in macaque cerebral cortex. *Nat. Neurosci*. 2003. 6: 989–995.
- Tsao D.Y., Freiwald W.A., Tootell R.B., Livingstone M.S.* A cortical region consisting entirely of face-selective cells. *Science*. 2006. 311: 670–674.
- Tsao D.Y., Schweers N., Moeller S., Freiwald W.A.* Patches of face-selective cortex in the macaque frontal lobe. *Nat Neurosci*. 2008. 11 (8): 877–879.
- Ungerleider L.G., Haxby J.V.* ‘What’ and ‘where’ in the Human Brain. *Current Opinion in Neurobiology*. 1994. 4 (2): 157–165.
- Ünver E., Güntürkün O.* Evidence for interhemispheric conflict during meta-control in pigeons. *Behavioural Brain Research*. 2014. 270: 146–150.
- Vallortigara G.* Comparative neuropsychology of the dual brain: a stroll through animals’ left and right perceptual worlds. *Brain Lang*. 2000. 73: 189–219.
- Vallortigara G., Andrew R.J.* Differential involvement of right and left hemisphere in individual recognition in the domestic chick. *Behav Processes*. 1994. 33: 41–57.
- Vallortigara G., Andrew R.J.* Lateralization of response by chicks to change in a model partner. *Animal Behaviour*. 1991. 41: 187–194.
- Veit L., Hartmann K., Nieder A.* Neuronal correlates of visual working memory in the corvid endbrain. *J Neurosci*. 2014. 34: 7778–7786.
- Veit L., Hartmann K., Nieder A.* Spatially tuned neurons in corvid nidopallium caudolaterale signal target position during visual search. *Cereb Cortex*. 2015. 27: 1103–1112.
- Veit L., Nieder A.* Abstract rule neurons in the endbrain support intelligent behaviour in corvid songbirds. *Nat Commun*. 2013. 4: 2878.
- Veit L., Pidpruzhnykova G., Nieder A.* Associative learning rapidly establishes neuronal representations of upcoming behavioral choices in crows. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2015. 112: 15208–15213.
- Verhaal J., Kirsch J., Vlachos I., Manns M., Güntürkün O.* Lateralized reward-related visual discrimination in the avian entopallium. *Eur. J. Neurosci*. 2012. 35: 1337–1343.
- Vernouillet A., Leonard K., Katz J., Magnotti J., Wright A., Kelly D.* Abstract-concept learning in two species of new world corvids, pinyon jays (*Gymnorhinus cyanocephalus*) and California scrub jays (*Aphelocoma californica*). *J Exp Psychol Anim. Learn. Cogn*. 2021. 47: 384–392.
- 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. *J Comp Neurol*. 2020. 528: 2929–2955.
- Wagener L., Loconsole M., Ditz H.M., Nieder A.* Neurons in the endbrain of numerically naive crows spontaneously encode visual numerosity. *Curr. Biol*. 2018. 28: 1090.e4–1094.
- Wagener L., Nieder A.* Categorical representation of abstract spatial magnitudes in the executive telencephalon of crows. *Curr Biol*. 2023. 33: 2151–2162.e5.
- Wasserman E., Brooks D., McMurray B.* Pigeons acquire multiple categories in parallel via associative learning: A parallel to human word learning? *Cognition*. 2015. 136: 99–122.
- Wasserman E., Turner B., Güntürkün O.* The Pigeon as a Model of Complex Visual Processing and Category Learning. *Neurosci Insights*. 2024. 19: 26331055241235918.
- Watanabe S.* Effect of lesions in the ectostriatum and Wulst on species and individual discrimination in pigeons. *Behav. Brain Res*. 1992. 49: 197–203.
- Watanabe S.* Effects of ectostriatal lesions on discriminations of conspecific, species and familiar objects in pigeons. *Behav. Brain Res*. 1996. 81: 183–188.
- Watanabe S.* Effects of ectostriatal lesions on natural concept, pseudoconcept, and artificial pattern discrimination in pigeons. *Vis. Neurosci*. 1991. 6: 497–506.

- Watanabe S., Mayer U., Bischof H.* Visual Wulst analyses «where» and entopallium analyses «what» in the zebra finch visual system. *Behav. Brain Res.* 2011. 222: 51–56.
- Watanabe S., Sakamoto J., Wakita M.* Pigeons' discrimination of paintings by Monet and Picasso. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior.* 1995. 63: 165–174.
- 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. 15(2): 77–84.
- Wright A.A., Lickteig M.T.* What is learned when concept learning fails: a theory of restricted-domain relational learning. *Learn. Motiv.* 2010. 41: 273–286.
- Wylie D.R., Pakan J.M., Gutiérrez-Ibáñez C., Iwaniuk A.N.* Expression of calcium-binding proteins in pathways from the nucleus of the basal optic root to the cerebellum in pigeons *Vis. Neurosci.*, 2008. 25: 701–707.
- Xiao Q., Frost B.J.* Looming responses of telencephalic neurons in the pigeon are modulated by optic flow. *Brain Res.* 2009. 1305: 40–46.
- 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. 104: 315–344.
- 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. 12: e81992.
- Zentall T., Galizio M., Critchfield T.* Categorization, concept learning, and behavior analysis: an introduction. *J. Exp. Anal. Behav.* 2002. 78: 237–248.
- 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 *Behav. Process.* 2008. 78: 185–190.

## VISUAL CATEGORIZATION IN BIRDS

**E. A. Diffine<sup>a, b, #</sup>, A. A. Tiunova<sup>a</sup>, K. V. Anokhin<sup>a</sup>**

<sup>a</sup>*Institute for Advanced Brain Studies, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

<sup>b</sup>*Department of Higher Nervous Activity, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: diffineea@my.msu.ru*

Categorization is a cognitive process that leads to the ability to perceive similar but not identical stimuli as equivalent. To classify an object into a category, an animal must learn to recognize key features of a new object using the experience gained from previous interactions with similar objects. Due to this, categorization eliminates the need to examine each new object anew, significantly expanding the adaptive capabilities of the organism. The ability to categorize is inherent in animals with different types of organization of the nervous system. The review summarizes approaches to the study of visual categorization in birds – animals that have outstanding abilities for this process. Analysis of extensive data obtained in studies of visual categorization in different models in birds opens up the possibility of not only identifying the general biological neural bases and mechanisms of this process, but can also be used to expand the neuromorphic properties of artificial intelligence.

**Keywords:** visual categorization, categories, concepts, levels of categorization, birds, lateralization, hemispheric dominance, category learning, monocular learning