

УДК 612.821.6

ПОВЕДЕНИЕ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ ОБУЧЕНИЕ ПТИЦ В РАДИАЛЬНОМ ЛАБИРИНТЕ

© 2008 г. М. Г. Плескачева

*Кафедра высшей нервной деятельности Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова,*

e-mail: marina_pleskacheva@yahoo.com

Поступила в редакцию 16.03.2007 г.

Принята в печать 27.02.2008 г.

Обзор посвящен исследованиям пространственной памяти и обучения птиц, проведенным с использованием методики радиального лабиринта. Даны описания различных его вариантов (стандартный и “гигантский” лабиринты туннельного типа, а также неструктурированные “аналоги”), обсуждаются методические проблемы тестирования птиц. Проводится сравнение показателей поведения птиц и лабораторных крыс как “эталонного” объекта радиального лабиринта. Сопоставляются особенности пространственного обучения птиц разных систематических групп (голуби, синицы, врановые, куры и др.). Особо рассматриваются исследования, посвященные изучению пространственной памяти близкородственных видов птиц, различающихся по экологическим признакам: по способности к запасанию корма и отысканию кладовок через длительные интервалы времени, а также немногочисленные сведения о результатах опытов с птицами-мигрантами и почтовыми голубями.

Ключевые слова: птицы, радиальный лабиринт, пространственное обучение, пространственная память, голуби, врановые птицы.

Behavior and Spatial Learning of Birds in Radial Maze

M. G. Pleskacheva

Department of Higher Nervous Activity, Lomonosov State University, Moscow,

e-mail: marina_pleskacheva@yahoo.com

Studies of spatial learning and memory of birds in radial maze are reviewed. The radial maze variants (standard, giant and open-field analog) are described; procedural problems of bird testing are discussed. Radial maze task performance of birds is compared with that of laboratory rats as a well-studied standard. Specific features of spatial learning in various taxonomic avian groups (pigeons, tom-tits, corvids, chickens and others) are considered. The results of spatial memory studies in closely-related species with different ecology (food storing behavior, degree of caching specialization) and experiments with migrant birds and homing pigeons are discussed.

Key words: birds, radial maze, spatial learning, spatial memory, pigeon, corvids

Интерес к пространственной памяти и способности к обучению птиц достаточно велик и продолжает расти в связи с необходимостью решения фундаментальных проблем, стоящих перед орнитологами и специалистами по сравнительным исследованиям ВНД позвоночных.

Первое направление исследований связано с изучением механизмов, обеспечивающих перелеты птиц на дальние расстояния во время миграции. Хорошая ориентация в пространстве – основа их успешного осуществления.

Как удобную модель для изучения механизмов ориентации, общих для всех птиц, часто используют хоминг почтовых голубей [94]. Процессы, лежащие в основе способности птиц к дальним миграциям, очень сложны, разнообразны и во многом неясны, несмотря на достаточно долгую историю их изучения [5, 68, 94, 98]. Отметим, что многочисленные факты свидетельствуют о существенной роли компасной ориентации по солнцу, предполагается, что птицы могут ориентироваться по геомаг-

нитным полям [98], звездному небу, запахам [68]. Компасная ориентация у птиц, имевших опыт миграции и хоминга, может существенно дополняться запоминанием зрительных ландшафтных ориентиров [41, 52]. В связи с этим необходимым компонентом этой области исследования является экспериментальная количественная оценка пространственной памяти птиц – дальних мигрантов и почтовых голубей.

Второе направление, потребовавшее количественной оценки пространственной памяти, связано с изучением экологии и видоспецифических особенностей поведения птиц (кедровки, сойки, синицы), запасующих на зиму корм [13, 22, 92]. В контексте поиска механизмов, обеспечивающих возможность запоминания и успешного отыскания кладовок, проводятся сравнительные исследования гиппокампа и памяти. Считается, что запасующие корм птицы обладают хорошей пространственной памятью. Показано, что разрушение гиппокампа существенно нарушало у кедровок (*Nucifraga caryocatactes*) память о местонахождении кладовок [6]. К настоящему времени накоплены многочисленные сравнительные данные о размере гиппокампа у близкородственных видов птиц, запасующих и незапасующих корм, и во многих исследованиях установлено, что эта структура больше у первых [15, 38, 39, 49, 53]. Тем не менее вопрос о том, определяется ли размер гиппокампа птиц их способностью к отысканию многочисленных кладовок, остается дискуссионным [22, 34, 73].

Третье, наиболее представленное в литературе направление разрабатывается в связи с изучением сравнительных аспектов когнитивной деятельности позвоночных и особенностей строения их мозга. Как известно, передний мозг птиц в отличие от млекопитающих построен по ядерному, а не по корковому типу (см. обзор [1]), что давало повод *a priori* приписывать птицам более примитивный уровень ВНД, чем характерный для них в действительности. Ряд исследований свидетельствовал об аналогии функций ряда ядер гиперстриатума птиц и новой коры млекопитающих. Новые методы позволили существенно уточнить данные о функциональной аналогии, а также доказать наличие гомологии ряда отделов. Это привело к значительному пересмотру номенклатуры структур мозга птиц (например, к замене термина “гиперстриатум” на “гиперпаллиум”, поскольку указанный отдел имеет в эмбриогенезе совершенно иное, паллиальное происхождение, так же как новая кора, но не

полосатые тела млекопитающих, подробнее см. [4, 78]). Несмотря на иной тип организации высших отделов переднего мозга, некоторые когнитивные способности, например, врановых птиц и попугаев сопоставимы с приматами [3, 29, 30, 100]. Сопоставление ВНД и развития мозга у птиц разных отрядов также требует анализа и количественных оценок.

Особое место занимают исследования роли отдельных структур мозга, в частности гиппокампа, в обеспечении пространственного поведения птиц [19, 54]. Многочисленные данные, полученные на млекопитающих, свидетельствуют о ведущей роли этой структуры в пространственном обучении и памяти [59, 61, 67]. Разрушение гиппокампа существенно ухудшало хоминг у почтовых голубей [18]. Оценка влияния удаления этой и других, связанных с гиппокампом, структур у птиц и млекопитающих была проведена с использованием радиального лабиринта (РЛ).

Необходимо отметить, что сравнительные экспериментальные исследования ВНД птиц были и остаются немногочисленными, главным образом из-за методических сложностей. Применяемый метод исследования должен быть адекватен как для тестирования птиц разного размера, разных таксономических и экологических групп, так и для млекопитающих. Успешный пример сравнительных исследований – это оценка элементарной рассудочной деятельности птиц разных систематических групп в сопоставлении с млекопитающими [7, 8]. В этих экспериментах изучали способность животных в новой ситуации оперировать пространственной информацией о положении прямолинейно перемещающейся и скрывающейся из поля зрения приманки (способность к экстраполяцией). Уровень выполнения теста врановыми оказался сопоставим с характеристиками высших млекопитающих (хищные млекопитающие, дельфины), тогда как показатели кур, уток, голубей и хищных были ближе к уровню лабораторных мышей и крыс или несколько им уступали.

Разработанная позже Д. Олтоном и его коллегами [63, 66] методика РЛ позволила оценить другие аспекты пространственного поведения животных: запоминание местоположения корма и формирование стратегий его поиска при дисперсном распределении в пространстве нескольких его источников. Для оптимального поиска приманок, расположенных в концах каждого из радиально расходящихся от центральной части РЛ рукавов (обычно их во-

семь), требовалось запомнить их местоположение. Поскольку приманка в течение опыта не возобновлялась, то успешное решение теста определялось способностью животных избегать повторных заходов в рукава, запоминая пространственное расположение тех, где корм уже был найден и съеден. Критерием обучения служило снижение числа повторных заходов в рукава, где уже нет корма. Эти эксперименты позволили сопоставить характеристики пространственного обучения и памяти млекопитающих и птиц разных систематических групп. В настоящее время тест широко используется исследователями разных стран, число публикаций составляет более 1500 только по базе Medline. Высокая степень унифицированности процедуры проведения экспериментов предоставляет хорошую возможность для сопоставления и анализа этих данных.

Исходный вариант методики был разработан для лабораторных крыс. Как показали эксперименты Д. Олтона и других исследователей [66, 99], крысы очень быстро достигают высокого уровня выполнения теста (после 10 опытов они выполняют в среднем 7.6 правильных выборов в первых 8 визитах в рукава). Уже в первой работе [66] были сформулированы основные направления будущих исследований, впоследствии выполненных Д. Олтоном и его последователями. Признавалась необходимость сравнительных исследований, хотя на тот момент предложенный тест показался авторам недостаточно трудным, чтобы оценить пределы памяти у животных. Тем не менее исследования на других видах вскоре были проведены (песчанки [63, 95], мыши [57]).

Исследователи достаточно быстро столкнулись с проблемой интерпретации причин межвидовых различий способностей к выполнению данного пространственного теста. В одной из этих работ [95] обсуждались возможные подходы к решению этой проблемы. Первый – это апелляция к филогенетической шкале способностей (a phylogenetic scale of ability [20]). Второй – обращение к адаптивным специализациям в когнитивных способностях (adaptive specializations in cognitive abilities [83]), таким как пространственная память. Третий подход предполагает, что видоспецифические особенности фуражировки, их преобладающие типы (т.е. “win-shift” стратегия [65], см. ниже) – это основные детерминанты четкого выполнения теста в РЛ. Необходимость оценки этих необязательно взаимоисключающих гипотез требу-

ет сравнительных исследований на многих видах животных. Как показали исследования на птицах, все три фактора, хотя и в разной степени, могут влиять на успешность решения задачи в РЛ.

Цель настоящего обзора – обобщить и проанализировать данные литературы об особенностях обучения птиц в РЛ; сопоставить их показатели и характеристики млекопитающих; сравнить успешность выполнения теста у птиц разных таксономических групп, различающихся по уровню развития структур переднего мозга и/или особенностям видоспецифического пищедобывательного поведения, в частности запасательного.

1. ЭКСПЕРИМЕНТЫ В КЛАССИЧЕСКОЙ ВЕРСИИ РАДИАЛЬНОГО ЛАБИРИНТА

1.1. Опыты с голубями и горлицами (отряд Голубеобразных – *Columbiformes*)

Первыми представителями класса птиц, которых протестировали в РЛ, стали голуби (*Columba livia*). Этих птиц к тому времени часто использовали в лабораторных исследованиях памяти и обучения [42, 80, 86]. Первый же эксперимент выявил значительные различия в поведении голубей породы *Silver King* и крыс Long-Evans [21]. Животных тестировали в одном и том же приподнятом 8-рукавном РЛ (диаметр центральной платформы 54 см, длина рукава 160 см, ширина 22 см), по размерам превышающем (приблизительно в 2 раза) оригинальный вариант Олтона. В отличие от его РЛ с открытыми лучами в установке Бонда от центральной платформы отходили рукав-туннели из металлической сетки высотой 34 см. Предметы, находящиеся в комнате, могли служить зрительными ориентирами. В последних 10 опытах (обучение длилось 3 недели) среднее значение числа правильных выборов из первых 8 посещений рукавов у крыс (так же как и в экспериментах Д. Олтона [66]) составило 7.55, тогда как у голубей – лишь 6.28. Тем не менее этот показатель достоверно отличался от случайного уровня 5.25, рассчитанного для 8-лучевого РЛ [63].

Авторы предложили три способа анализа факторов, обеспечивающих такой уровень выполнения теста крысами и голубями. Вначале с использованием метода моделирования Монте-Карло оценивали, в какой степени уровень выполнения теста определялся предпочтительным выбором рукавов в каком-либо

направлении. Птицы нередко заходили в рукава (часто они были соседними), передвигаясь по кругу в центральной части РЛ по или против часовой стрелки. Обнаружено, что такая склонность животных могла приводить к превышению результатов над случайным уровнем, однако реальные показатели у крыс и в меньшей степени у голубей были выше, т.е. не могли быть объяснены только за счет такой стратегии выбора.

В качестве второго способа анализа предлагалась математическая модель памяти, которая допускала, что животное запоминает определенное число предыдущих выборов, а далее выбирает случайным образом среди оставшихся рукавов. Модель позволяла получить грубые оценки необходимого объема памяти (memoгy set size) для каждого животного, показатели крыс (в среднем 6.2) и голубей (3.2) достоверно различались. Третий способ анализа применен для проверки гипотезы, что причина низких показателей голубей – это недостаточная обученность. Тенденции к улучшению этих результатов в последние дни экспериментов не выявлено.

Низкие показатели голубей привели авторов к заключению, что успешное выполнение теста крысами не является универсальным для всех позвоночных животных (позднее это было подтверждено и в опытах на мышах [57]). Авторы предположили, что низкие показатели голубей – это не только следствие ограниченных возможностей пространственной памяти, они могли обуславливаться иными причинами, такими как неадекватности дизайна РЛ для птиц, недостаточной мотивацией. В качестве негативного фактора рассматривали и видоспецифические особенности фуражировочного поведения, которое определяется типом распределения по территории и обилием пищевых ресурсов. Для стай голубей характерно [35] многократное, в течение многих месяцев, возвращение к источнику обильного корма. Авторы предположили, что экологические характеристики голубей принципиально отличаются от тех, что свойственны крысам, которым, вероятно, необходимо избегать мест, где недавно был найден и съеден корм. Проверка этого предположения требует специальных сравнительных исследований в РЛ птиц с разными характеристиками пищевого поведения. Вороны и черные дрозды были предложены как возможный “экологический аналог” серой крысе. Нам не удалось

обнаружить сведений о тестировании в РЛ дроздов, а о воронах речь пойдет ниже.

Попытки сопоставления способности к пространственному обучению и особенностей фуражировочного поведения в природе предпринимались неоднократно. Отмечалось, что способность животных к пространственному обучению может быть существенна для формирования пищедобывательных стратегий в природных условиях [47, 65, 85]. В зависимости от характера распределения корма (богатые и обширные источники пищи или корм, размещенный мелкими порциями на большой территории) и от темпов его возобновления разные типы стратегий могут быть использованы млекопитающими и птицами. Win-stay стратегия многократного возвращения к месту кормления будет наиболее эффективной для богатых источников. Если порция корма может быть съедена сразу и требуется время для его возобновления, то более адекватной будет стратегия *win-shift*, когда животное ищет корм на новом месте. В обоих случаях животные должны запоминать местоположение источника корма. Не останавливаясь на этих работах, отметим, что многие факты (например, [17]) свидетельствуют о том, что в естественных условиях животные способны перестраиваться на использование фуражировки, наиболее адекватной типу пищевого ресурса, что не исключает врожденной предрасположенности к какой-либо стратегии. Таким образом, на результаты тестирования животных в лабиринтах могут оказывать влияние оба этих фактора – наследственный и приобретенный.

Наряду с этим отметим, что некоторые авторы [32] предполагают, что выбор в лабиринте (по крайней мере у крыс) может быть детерминирован двумя процессами, имеющими аддитивное действие. С одной стороны, *shifting* в лабиринтах радиального типа (или Т-образных) может быть следствием феномена спонтанного чередования визитов в рукава, идущие в разных направлениях [26]. Его рассматривают обычно как проявление исследовательской активности – предпочтение нового рукава. С другой стороны, наличие или отсутствие в рукавах награды может влиять на проявление такого чередования. Таким образом, в данной интерпретации допускается, что *win-shift* стратегия в РЛ обуславливается не только видоспецифическими особенностями фуражировки.

Низкие показатели голубей в экспериментах А. Бонда [21] привели исследователей к разработке процедур, более адекватных для

тестирования птиц. Один из подходов – интенсивное предварительное обучение и добавление стимулов, облегчающих различение рукавов. Другой – тестирование птиц в радиальных лабиринтах с меньшим числом рукавов. Третий – использование так называемых аналогов РЛ, сохраняющих многие компоненты процедуры, но исключающих необходимость передвижения по направляющим рукавам – туннелям. “Гигантский” РЛ [51], размеры которого позволяют животным свободно передвигаться, также позволил минимизировать негативные эффекты узких рукавов (см. ниже).

Удалось показать, что голуби (8 *White King* и 2 *Silver King*), если их предварительно тренировали, способны хорошо справляться с задачей в небольшом приподнятом восьмирукавном РЛ [82]. Он уступал по размерам варианту А. Бонда (32 см диаметр центра), имел более короткие (76 см) открытые сверху рукава высотой 31 см, так что птицы могли видеть обстановку комнаты. Для облегчения дифференцировки в конце каждого рукава помещали карточки разного цвета. Голубей предварительно обучали в том же РЛ выбирать один из двух рукавов (посещенный ранее и новый, с приманкой), потом увеличили число рукавов до четырех. На каждой предварительной фазе голуби достигали критерия 80% правильных выборов.

Во время основного эксперимента [82] показатели птиц значительно превысили те, что наблюдали в опытах А. Бонда [21]. Средние значения числа правильных выборов у голубей достигали 7.13 (1–18-й дни эксперимента) и улучшались по мере обучения – 7.37 (19–36-й дни), приближаясь к показателям крыс, достигнутых после 10 опытов. Так же как и в работе А. Бонда, выявлена склонность выбирать соседние рукава по кругу (по или против часовой стрелки) или через один от того, из которого они вышли. Анализ с помощью метода Монте-Карло также показал, что эта склонность не определяет реальных показателей голубей. Вычисленные величины необходимой памяти (memory set size) превышали представленные Бондом значения (5.9–6.2). У птиц, как и у крыс [79], выявлен эффект проактивной интерференции (proactive interference): предыдущие эксперименты ухудшали результаты последующих, проведенных с коротким интервалом (1 мин) между ними.

Другой вариант тестирования (эксперимент по типу “навязанного” выбора) позволил оценить у голубей способность удерживать в па-

мяти пространственную информацию [82]. Птицам предоставляли возможность съесть корм в четырех выбранных экспериментатором рукавах. После отсрочки (3 или 6 мин) открывали все рукава и позволяли найти оставшиеся приманки, оценивая число правильных выборов при последующих 4 посещениях рукавов. Обнаружено, что эти небольшие отсрочки значительно ухудшали показатели. В этом голуби уступали крысам, сохранявшим достаточно высокий уровень выполнения даже при отсрочке в 4 ч [16].

Дополнительные эксперименты показали, что как внутрилабиринтные стимулы (цветные карточки в рукавах), так и внешние ориентиры важны для успешного решения теста голубями. Если во время 1-минутной отсрочки меняли расположение карточек, то число правильных выборов несколько снижалось, но превышало случайный уровень.

Голуби успешно справлялись и с другим вариантом задачи, где оценивали возможности рабочей и референтной памяти. В этом случае в четырех рукавах РЛ корма никогда не было. Рабочую память оценивали по числу ошибочных визитов в рукава, где приманка была найдена ранее. Ошибками референтной памяти считались заходы в рукава, где приманки никогда не было. В одном из вариантов такой задачи в разные рукава помещали приманку разного веса. Показано, что голуби, так же как и крысы [43], быстро обучались выбору рукавов в соответствии с размером находящегося там корма, выбирая первыми рукава с большой приманкой. Авторы, отмечая положительный эффект интенсивного предварительного обучения, пришли к выводу, что голуби обладают хорошей пространственной памятью [82].

Интенсивное приучение (30–70 опытов) голубей (*White Carneaux*) применил и другой исследователь [25], который тестировал птиц в крестообразном РЛ с большим центром (диаметр 1.1 м) и короткими (47 см) широкими (30 см) рукавами (высотой 36 см), сделанными из сетки. В основных опытах поиск последней приманки был возможен только после отсрочки. Как и в опытах других авторов [82], голуби успешно ее находили только при отсрочке не более 5 мин. Вращение РЛ в период отсрочки при сохранении исходного направления рукавов не нарушало выполнение теста. Автор пришел к выводу, что голуби преимущественно ориентировались не по внутрилабиринтным, а по внешним дистантным зрительным

стимулам, что совпадает с данными экспериментов, проведенных на крысах [66.99].

Отсутствие в комнате экспериментатора (применяли видеонаблюдение) облегчило приучение к лабиринту почтовых голубей и птиц породы *White Carneaux* [55]. Голубя помещали под купол над центральной частью, который можно было поднимать из соседней комнаты, открывая входы в восемь рукавов (длиной 110 см), закрытых сверху прозрачным пластиком. Оценивали ошибки рабочей и референтной памяти (пять рукавов никогда не содержали приманки). Птицы обеих групп успешно обучались, к 12–16-му эксперименту у них значительно уменьшалось число ошибок обоих типов, хотя они и сохранялись (среднее значение ошибок референтной памяти – около 2, рабочей памяти – 0–1). Существенных межпородных различий голубей не выявлено, несмотря на то, что почтовые голуби имеют больший, чем птицы других пород, размер гиппокампа [77]. В то же время введение NMDA антагониста МК-801 ухудшало референтную память только у непочтовых голубей.

Почтовых голубей обучали в 8-лучевом РЛ (диаметр центра около 34 см, длина рукава с прозрачной верхней частью 71 см, высота 32 см) [33]. В основных экспериментах (2 опыта в день с интервалом 1 ч, 33 дня) корм был только в четырех рукавах, три никогда не содержали приманку, один рукав использовали как стартовый. Птицы успешно выполняли тест, среднее число ошибок было не более 1.2. У части голубей билатерально удалили кортикоидную пластинку и область постеро-дорзального неостриатума (PDLNS, в новой классификации – *nidopallium caudolaterale* – структура, нейрохимически и функционально сходная с префронтальной корой млекопитающих [27, 78]). Это привело к значительному увеличению ошибок референтной при сохранности рабочей памяти. Полученные данные частично согласуются с показателями млекопитающих, у которых удаление префронтальной коры нарушало не только референтную, но и рабочую память.

Другого представителя отряда Голубеобразных кольчатую горлицу (*Streptopelia risoria*) обучали в лабиринте, по конструкции напоминающем скорее аналог РЛ [96]. От его центральной части (диаметр 82 см, высота 73 см), сделанной из металлической сетки, отходили (как рукава) два ряда по семь коротких картонных трубок (длина 14 см, диаметр 8 см, расстояние между трубками и рядами 30 см).

Около каждой имелся насест. Горлицы достигли асимптотического уровня выполнения (75–80% правильных ответов), достоверно превышающего случайный (64.5% для 14-рукавного РЛ), только после 100 экспериментов.

1.2. Опыты с саванной овсянкой (отряд Воробьинообразных *Passeriformes*, сем. Овсянковые *Emberizidae*)

Помимо голубей только саванных овсянок *Passerculus sandwichensis* обучали в лабиринтах, сходных с классическим вариантом Олтона. Авторы исследования [58] интересовали характеристики рабочей памяти у птиц-мигрантов. Тестировали взрослых особей, имевших опыт миграции (перелеты из северных в южные части США). Покрытый сеткой 8-лучевой приподнятый РЛ (диаметр центра 60 см, длина рукава 120 см) был расположен под открытым небом. Опыты проводили при ясной погоде через 2.5 ч после восхода солнца. Птиц предварительно обучали заходить в рукава. Показано, что 4 из 5 птиц к 10-му опыту находили семь приманок (личинки мучного хрущака) в первые восемь визитов, средний уровень выполнения достигал достаточно высоких значений – 80–85%. Анализ последовательности выборов не выявил какого-либо алгоритма. Авторы предположили, что овсянки выбирали рукава, используя зрительные дистантные ориентиры.

2. ЭКСПЕРИМЕНТЫ В АНАЛОГАХ РАДИАЛЬНОГО ЛАБИРИНТА

Пытаясь адаптировать для птиц экспериментальную процедуру, исследователи приходят к вариантам опытов в обстановке, где отсутствуют рукава, навязывающие передвижение только по прямой к приманке и от нее снова в центр. В новом варианте кормушки располагали в комнате по периметру, птицы могли свободно перемещаться от одной к другой, что, как полагали авторы, более соответствовало их естественному кормовому поведению. За такими методиками закрепилось название “аналогов” РЛ, так как основные приемы тестирования сохранены: кормушки с приманкой помещают в пространственно разнесенные позиции (обычно равноудаленные от соседних кормушек), съеденную приманку не возобновляют. Как и в стандартных тестах, птицы не могли увидеть приманку, ее прятали в кормушках так, чтобы она могла быть легко обнаружена при поиске в нужном месте.

2.1. Опыты с голубями

В первом таком исследовании [87] голубей (*White Carneaux*) обучали находить приманку, расположенную на восьми площадках-насестьях, развешанных по трем сторонам комнаты на высоте 36 см от уровня пола. Корм был накрыт крышками, которые могли быть дистантно открыты экспериментатором, находившимся в другой комнате и наблюдавшим за птицами через окно. К 20–25-му опыту показатели голубей достигали в среднем 6,2–7 правильных выборов (выше случайного уровня) – результата, близкого тому, что получено в стандартном РЛ [21]. Некоторые птицы часто выбирали площадки, перемещаясь по кругу в одном направлении, но как и в случае со стандартным РЛ [21, 82], эта склонность не определяла уровня выполнения теста. Тех же голубей протестировали в ситуации “навязанного” выбора (экспериментатор по своему выбору открывал четыре кормушки, после чего птицам позволяли свободно найти оставшиеся четыре приманки), что затрудняло использование стратегии последовательного выбора соседних кормушек. Правильные выборы и в этом случае составили около 70% (при первых четырех свободных визитах): птицы действительно запоминали места, где они ранее находили корм, и избегали их. Показатели крыс также не изменялись в условиях “навязанного” выбора [64 и др.]. При 5-минутной отсрочке свободного выбора число ошибок у голубей было несколько выше, чем при более коротких интервалах. Несмотря на то что птицы неплохо обучались без интенсивных дополнительных тренировок, авторы предположили, что разработанный ими вариант эксперимента не создает идеальных условий для тестирования. Голуби медленно совершали выбор и подолгу сидели на насестах. В связи с этим в другом эксперименте кормушки помещали в коробки, расставляя их на полу комнаты по кругу (1-я и 2-я фазы эксперимента) или, в дальнейшем, в две параллельные линии по четыре. Птица могла увидеть корм, только заглянув в коробку через отверстие. Вначале голубей тестировали с разноцветными коробками, потом только с черными. При круговом расположении кормушек к 15–25-му дню обучения показатели превышали случайный уровень (6,9–7,7) и были выше, чем в экспериментах с подвешенными кормушками. Замена разноцветных коробок на черные не повлияла на показатели. В дальнейших экспериментах две параллельные линии кормушек размеща-

ли или на большом расстоянии друг от друга вдоль стен комнаты, или рядом, в ее центре. Уровень выполнения оказался достаточно высоким (7–8 правильных выборов), причем в первом случае успешность была выше, но замена цветных коробок на черные несколько снизила показатели.

Таким образом, в аналоге РЛ подтверждено, что голуби хорошо запоминали расположение кормушек, которые они ранее посещали, преимущественно используя пространственные ориентиры, хотя и не исключалось использование дополнительной информации (цвет коробок). Авторы предположили, что нередко наблюдаемая ими стратегия последовательного посещения соседних мест может быть более эффективной, так как приводит к минимизации общей длины пути. Наряду с этим замечено, что голуби могут успешно находить приманки, используя разные стратегии выбора. В ситуации с близко расположенными линиями при высоких показателях выполнения теста выбор соседних кормушек был редким. Таким образом, вариант эксперимента с наземным расположением кормушек оказался более адекватным для голубей, чем тот, где птицы были вынуждены взлетать на насесты, чтобы найти корм. По мнению авторов, это связано с особенностями естественного пищевого поведения голубей, которые кормятся главным образом на земле, переходя с места на место. Необходимо отметить, что, несмотря на усовершенствование процедуры тестирования, голуби по успешности выполнения теста все же уступали крысам, которым для достижения такого же уровня требовалось значительно меньше опытов.

Позднее, используя вариант с наземным круговым расположением кормушек, исследовали влияние стабильности пространственных стимулов на рабочую память голубей – девять птиц породы *White King* и одна – *Silver King* [88]. На стенах развешивали плакаты, между коробками на полу раскладывали предметы: камень, палку, деревянный брусок и миску. Вначале птиц обучали по стандартной схеме со свободным выбором восьми кормушек (10 опытов), далее использовали процедуру “навязанного” выбора. Одну группу обучали при стабильных пространственных ориентирах, другой от опыта к опыту меняли расположение плакатов на стенах и предметов на полу. В стабильных условиях при свободном поиске голуби в среднем совершали 7 правильных выборов, при навязывании выбора правильно нахо-

дили по крайней мере три кормушки при четырех посещениях (уровень выполнения 75–80%). При варьировании ориентиров ошибок было больше, чем в стабильной ситуации, особенно в опытах с “навязанным” выбором, ограничивающим выборы подряд соседних кормушек. Несмотря на ухудшение, выполнение теста превышало случайный уровень: по мнению авторов, это могло быть связано с неизменностью положения некоторых ориентиров (дверь, окна, геометрия комнаты). Таким образом, сохранение стабильной карты пространства в референтной памяти улучшало точность рабочей памяти голубей.

В другом эксперименте проверяли предположение, что резкое ухудшение результатов у голубей при короткой отсрочке связано с неадекватностью процедуры тестирования [82, 87]. Показано, что при наземном расположении кормушек и в условиях стабильных пространственных стимулов результаты были значительно лучше. Слабое их ухудшение наблюдали при отсрочке 32 мин, только после 2 ч отсрочки голуби выполняли тест на случайном уровне, уступая по этому показателю как крысам [16], так и кедровкам Кларка, которые сохраняли информацию в течение более 6 ч [12] (см. ниже).

Методика другого аналога РЛ позволила оценить влияние удаления гиппокампа [23]. В этом опыте восемь кормушек были прикреплены к столу, по три вдоль длинной стороны и две в центре. За 2 недели до эксперимента у голубей удаляли гиппокамп и *area parahippocampalis*. Удаление не повлияло на успешность предварительного обучения (горох клали в кормушки и рядом с ними, 6–8 опытов). Во время основного опыта, когда приманку прятали в кормушке, оперированные голуби уступали успешно справлявшимся с тестом контрольным птицам. Критерий обученности был достаточно высок: не более 3 ошибок за 2 последовательных дня обучения. Птицам с удаленными структурами потребовалось в среднем в 2 раза больше опытов (42), чтобы достичь критерия, чем контрольным (18). Анализ траекторий передвижения в последние 2 дня эксперимента показал, что в отличие от контрольных оперированные голуби во 2-й день в значительной степени повторяли маршрут от кормушки к кормушке, выбранный в 1-й день. Такая склонность к навязчивым стереотипным передвижениям по лабиринту характерна и для крыс с повреждениями гиппокампа и связанных с ним структур [44, 67 и др.].

Тестирование рабочей памяти голубей на местоположение приманки и на зрительные (цветные) сигналы проводили по методике, сходной с аналогом РЛ [75]. Приманку располагали в одной из двух кормушек разного цвета, разделенных перегородкой. Пары кормушек расставляли в 16 местах, частично разделенных перегородками. В первой фазе эксперимента приманку помещали всегда в кормушки одного и того же цвета. В дальнейшем его меняли от опыта к опыту. Показатели голубей в обоих случаях значительно превысили случайный уровень. Птицы быстро обучались выбору кормушки определенного цвета, но его варьирование привело лишь к слабому ухудшению результатов.

В последующем эксперименте оценивали эффект латерализации на выполнение теста. Голубям особым образом закрывали один глаз, что позволяло существенно перекрыть доступ зрительной информации в контралатеральное полушарие. Это возможно из-за отсутствия у птиц мозолистого тела и практически полного перекреста зрительного нерва. Показано, что доля правильных выборов кормушек по цвету была слабо (но достоверно) снижена в первых (2–6) выборах у голубей с закрытым правым глазом и в промежуточных (7–11) – у всех птиц с закрытым глазом. В то же время пространственных ошибок голуби с одним закрытым глазом (независимо от стороны) делали значительно больше на последних выборах. Это позволило сделать вывод, что левое полушарие эффективнее справляется с ситуацией, когда меняется сигнальное значение цвета кормушки, тогда как приток зрительной информации в оба полушария необходим для правильного выполнения пространственной задачи.

2.2. Опыты с представителями отряда Воробьинообразных

Разработка аналога РЛ позволила протестировать птиц, представителей семейства Врановых – *Corvidae* (кедровки, сойки разных видов, серые вороны, галки), Синицевых (большая синица, лазоревка, московка, гаичка) – *Paridae*, Бьюрковых (зеленушка) – *Fringillidae* и Овсянковых (зонотрихия) – *Emberizidae*.

2.2.1. Обучение врановых птиц

Кедровок Кларка (*Nucifraga columbiana*) тестировали в комнате площадью около 10 м² [12]. Восемь отверстий в полу диаметром 5 см располагали по кругу на расстоянии 23 см друг

от друга, между ними раскладывали камни, деревянные бруски и бревна. В отверстия вставляли заполненные песком кормушки, в которых прятали приманку (семена сосны). В центре помещали насест высотой 1 м. Птиц выпускали, открывая окно между экспериментальной комнатой и жилой клеткой. Экспериментатор из другой комнаты наблюдал за птицами через окно с односторонней видимостью. Кедровок предварительно обучали вылетать и залетать назад в клетку по специальному сигналу (вспышка света или хлопанье дверки), а также находить семена, закопанные в песок.

Эксперименты осуществляли по схеме “навязанного” выбора (поиск оставшихся четырех приманок после 5-минутной отсрочки, во время которой кедровки находились в своих клетках). В первых 10 опытах птицы показали достаточно умеренные результаты (в среднем 3.2 ошибки) и часто предпочитали искать корм в соседних кормушках, передвигаясь от одной к другой. Для ограничения таких переходов между кормушками положили дополнительные бревна и камни, что улучшило показатели (в среднем 1.5–1.7 ошибок). В опытах с отсрочками (5, 15, 45, 90 мин; 3, 6 и 24 ч) обнаружено, что высокий уровень выполнения теста (1.5 ошибки) сохранялся даже при 3 ч отсрочки. После 6 ч правильные выборы все еще составляли около 70 %. Спустя 1 сут выполнение теста было на случайном уровне. Чаще всего кедровки ошибались (43.8% от общего числа ошибок), повторно выбирая первую кормушку (обычно наиболее предпочитаемую), где они нашли корм до отсрочки. Значимых корреляций числа последовательных проверок соседних кормушек и величины отсрочки не обнаружено, но через 1 сут у двух птиц доля таких выборов составляла более 75%.

Отмечено, что характеристики памяти (ее объем) в данном эксперименте значительно уступали полученным при исследовании способности к запоминанию местоположения кладовок, сделанных самими кедровками [45]. Птицы легко и надолго запоминали до 30 кладовок в комнате, где было 180 аналогичных потенциальных мест для их устройства. Высокий уровень выполнения сохранялся и через 10–15 дней. Авторы предположили, что различия обусловлены разными системами запоминания, используемыми птицами. В случае аналога РЛ необходимо избегать мест, где приманка была съедена, и искать ее в новых, тогда как в другой ситуации требуется запомнить местоположение своих кладовок и потом

найти их. К тому же затруднить запоминание в РЛ могло изменение положения приманок от опыта к опыту, проводимых с достаточно короткими интервалами.

Показатели кедровок значительно превышали характеристики голубей [82, 87] в том случае, когда требовалось сохранять информацию на длительный срок. Особо отмечено, что на результаты могли повлиять как видоспецифические особенности памяти (способность запоминать места кладовок), так и филогенетические различия врановых и голубей. Подчеркивая необходимость сравнительных исследований птиц в РЛ, авторы предположили, что у видов, запасающих корм, показатели должны быть выше, чем у незапасающих птиц.

Зависимость успешности обучения кедровки Кларка от стратегии выбора и величины отсрочки оценивала Д. Олсон и ее коллеги [62] в обстановке, сходной с описанной выше [12], за исключением того, что отверстий в полу было 12 и они располагались на расстоянии около 50 см друг от друга. После того как кедровки находили корм в первых двух из четырех кормушек, свет в комнате выключали, вынуждая птиц залетать в освещенную домашнюю клетку, после 5 мин отсрочки им позволяли найти еще две приманки. Часть птиц (“stay”-группа) обучали находить семена (лежащие на поверхности или слегка присыпанные), помещенные в прежние кормушки. Другим кедровкам (“shift”-группа) давали приманку в кормушках, расположенных на новом месте.

Во время эксперимента (60 опытов) процедура тестирования была сходной, но семена прятали в песке. Набор из четырех кормушек меняли от попытки к попытке. В последующих 60 опытах число кормушек увеличили, птицы после отсрочки выбирали четыре кормушки из восьми. Достоверных различий птиц, обучавшихся разным стратегиям поиска, не обнаружено, к концу обучения и те и другие достигали высокого уровня – 75 и 80% соответственно, но на всем протяжении обучения показатели “stay”-группы уступали характеристикам “shift”-группы. Авторы отметили тенденцию к большей результативности при использовании *win-shift*-стратегии. Сходные выводы были сделаны Д. Олтоном для крыс [65], но для них *win-shift*-задача оказалась намного легче, чем *win-stay*-вариант.

Постепенное увеличение (или случайное варьирование) отсрочки уменьшало число

правильных ответов у птиц обеих групп. При ее максимальной величине (6 ч) правильные выборы составляли у них около 60%. Таким образом, кедровки способны достаточно долго сохранять в памяти информацию о местоположении выбранных ранее кормушек, независимо от используемой стратегии выбора. При увеличении отсрочки до 24 ч доля правильных ответов все еще слабо превышала случайный уровень (достоверно только для суммарных результатов всех птиц).

Авторы пришли к выводу, что кедровки Кларка лучше справились с задачей, чем синицы [40] (см. ниже), имея в виду эксперименты с отсрочками. Важно, что синицы и кедровки показали сходный уровень выполнения при отсрочке 24 ч, хотя в природных условиях кедровки запоминают места своих кладовок на несколько месяцев [93], а синицы обычно возвращаются к ним в пределах 3 дней [90]. Так же как и другие авторы [12], Д. Олсон и ее коллеги в качестве негативного фактора, снижающего успешность выполнения теста, рассматривали возможность ретроактивной интерференции [62].

Сравнение характеристик пространственной памяти врановых разных видов (кедровок Кларка, а также соек – западноамериканской, *Gymnorhinus cyanocephalus*, *Gc*; голубой кустарниковой, *Aphelocoma coerulescens*, *Ac* и мексиканской кустарниковой, *A. ultramarina*, *Au*) проводили, используя сходный вариант аналога РЛ [46]. В эксперименте, проведенном по методике “навязанного” выбора [12], птицы после 5-минутной отсрочки должны были найти четыре оставшиеся приманки. Для кедровки и сойки *Gc* это были семена сосны, а для других соек – личинки мучного хрущака. Хотя все птицы улучшали показатели по мере обучения, выявлены значимые видовые различия. Кедровки и сойки *Gc* успешнее, чем другие птицы, выполняли тест, особенно кедровки, достигавшие критерия 80% правильных ответов приблизительно после 25 опытов (сойки *Gc* – после 40). Кустарниковые сойки *Ac* и особенно *Au* существенно им уступали (только 55–60% к 25-му опыту), к концу обучения (после 50 опытов) они достигали в среднем уровня 70% и ниже (у кедровок и соек *Gc* – 85–90%). Сойки *Au* были в большей степени склонны к выбору соседних отверстий. Авторы не проводили сравнения своих данных с тем, что получено на голубях в аналогах РЛ [87, 88], возможно, из-за методических различий экспериментов. Тем не менее необходимо отметить, что в

последней из упомянутых работ уровень голубей при коротких отсрочках достигал 75–80% (к 20-му опыту), что сопоставимо с показателями кедровок и соек *Gc*, но значительно выше, чем у соек *Ac* и особенно *Au*. Кустарниковые сойки уступали и синицам [40].

Кедровки и сойки *Gc* лучше, чем кустарниковые сойки, выполняли и тесты с отсрочками 5 и 60 мин, при более длительных интервалах различия нивелировались. При отсрочке 5 ч выполнение теста птицами всех видов еще значительно отличалось от случайного уровня (60–70%). Результативность поиска сильно снизилась через 24 ч: даже после дополнительной тренировки достоверное превышение случайного уровня отмечено лишь у кедровок (54%). Эти показатели близки тем, что наблюдали у синиц [40], но при отсрочке 2 ч они уступали врановым (особенно наиболее успешным). Это могло быть следствием более длительного обучения врановых до теста с отсрочками, на момент начала тестирования они находили корм с меньшим числом ошибок, чем синицы. Возможны и иные объяснения, базирующиеся на более высоких когнитивных способностях кедровок и соек *Gc*, позволивших им при продолжении обучения существенно улучшить показатели. Авторы предположили, что высокие показатели кедровок и соек *Gc* связаны, в частности, с особенностями их видоспецифического запасательного поведения: запоминание местонахождения кладовок существенно для выживания этих птиц зимой. Сойки *Gc*, так же как и кедровки Кларка, прячут десятки тысяч семян в тысячах дисперсно расположенных кладовок, их число у соек рода *Aphelocoma* значительно меньше. Низкие способности соек *Ac* к поиску кладовок проявились и в лабораторных условиях [13]. Морфометрические исследования мозга показали, что размер (относительный объем) гиппокампа у кедровки Кларка больше, чем у соек [15], несмотря на это, не обнаружено существенных различий кедровок и соек *Gc* по успешности обучения в РЛ.

Позднее с теми же видами (и с теми же особями, за исключением мексиканских соек) проведены опыты в трехмерном аналоге РЛ [14]. Для проверки предположения о связи способностей к запасанию (и нахождению) корма в естественных условиях и характеристик пространственной памяти требовался иной более сложный экспериментальный контекст. В комнату помещали пять искусственных деревьев, каждое из которых имело по

шесть веток с прикрепленными к ним кормушками, где прятали семена. Птицы должны были найти корм в восьми из них. Для успешного выполнения данного теста требовалась высокая точность как из-за большего числа мест, где потенциально могла быть приманка (30, а не 12, как в предыдущем случае), так и из-за большей энергетической цены моторного акта выбора. Центральный насест отсутствовал, и птицы в полете выбирали кормушки (в предыдущем случае птицы их видели и могли переходить от одной к другой). Вначале кормушки прикрепляли на четырех случайно выбранных экспериментатором ветках. После нахождения птицами корма и 10-минутной отсрочки (они находились вне экспериментальной комнаты) им предъявляли восемь кормушек, корм был только в четырех из них, расположенных в новом месте. Всего провели 60 экспериментов. По мере обучения выполнение теста всеми птицами улучшалось, но показатели кедровок Кларка и соек *Gc* (70–80% правильных выборов, у последних к концу тестирования – 90%) и в этом случае превышали уровень выполнения соек *Ac* к 30-му опыту (60–65%). Эксперимент с отсрочками (10, 60 мин; 3 и 5 ч) выявил у всех птиц снижение точности выполнения при увеличении отсрочки. Тем не менее сойки *Gc* выполняли тест очень точно (около 80% правильных выборов) даже при отсрочке 3 ч, у других видов правильные ответы составили лишь 60%. Такой уровень сохранялся у птиц всех видов и при отсрочке 5 ч. Полученные данные подтвердили представления о более высоких способностях кедровок Кларка и соек *Gc* по сравнению с сойками *Ac* к обучению в аналогах РЛ.

Одно из исследований [37] не дало четкого подтверждения предположению о связи способности врановых к запасанию и обучения в РЛ. Автору потребовалось оценить показатели пространственной памяти вида, для которого не характерно запасание корма (галка, *Corvus monedula*), все ранее исследованные виды в разной степени используют кладовки для питания в зимнее время. Появилась возможность попарного сравнения близкородственных видов, различающихся по способности к запасанию (кедровка Кларка > галка и сойка *Gc* > сойка *Ac*). К тому же изучаемые виды различались по социальному поведению: галки и сойки *Gc* в отличие от других птиц – это социальные виды.

Методика проведения эксперимента была сходна с той, что применяли А. Кэмил с колле-

гами [46], но использованная версия пространственной задачи позволяла оценивать не только рабочую, но и референтную память. Кормушки вставляли в 12 расположенных по овалу отверстий в полу, между которыми раскладывали препятствующие прямым переходам предметы. Корм (семена сосны для кедровки и сойки *Gc* или личинки мучного хрущака – для галок и соек *Ac*) прятали в опилках, заполнявших кормушки. Процедура приучения заняла от 5 до 13 опытов. Во время основного эксперимента открывали шесть отверстий (их местоположение каждый раз случайным образом меняли), давая возможность птицам найти спрятанную приманку, после 5-минутной отсрочки открывали доступ ко всем 12 отверстиям, но корм прятали в новых четырех отверстиях. В двух кормушках (их положение никогда не меняли) приманки никогда не было. Все птицы обучились выполнению теста, но успешность решения у разных видов различалась. Наибольшее число ошибок (главным образом рабочей памяти) допускали галки, наименьшее – сойки обоих видов, показатели кедровок были несколько ниже таковых у соек (за счет ошибок и рабочей, и референтной памяти – подходы к кормушкам, где никогда не было корма). Характеристики разных видов соек были сходны и превышали 70%-ный уровень после 15 дней обучения, а у кедровок стабильное выполнение теста (около 65%) достигалось после 20 опытов. Таким образом, не найдено подтверждения факту, что кедровки Кларка лучше, чем сойки *Ac*, обучались в аналоге РЛ [46]. Успешное выполнение теста сойками *Gc* отмечено всеми авторами [14, 37, 46], тогда как сойки *Ac* в предыдущих исследованиях уступали сойкам *Gc* [14, 47]. Автор предположила, что это могло быть вызвано индивидуальными особенностями птиц. Не подтвердилась гипотеза о том, что представители запасующих видов лучше справлялись с пространственными задачами такого типа, отмечена скорее близость показателей родственных видов.

Недавно проведены эксперименты, где в аналоге РЛ тестировали соек *Gc*, имевших разный опыт запасания семян сосны на зиму и проживания в природных условиях. Молодые птицы (8 мес.) не имели опыта запасания, некоторые из них 2 мес. жили в природных условиях, другие – 5 мес. Сойки в возрасте более трех лет имели опыт запасания семян. Птицы всех групп выполняли тест на одинаково высоком уровне. Авторы работы [89] пришли к вы-

воду, что пространственная память полностью развивается к 8 мес. Опыт запасаения и проживания в природных условиях не был обязательен для обучения в РЛ.

2.2.2. Обучение синиц и зеленушек

Аналог РЛ использовали другие авторы [40] для обучения зеленушек (*Carduelis chloris*), а также синиц, два вида которых (болотная гаичка *Parus palustris* и московка *P. ater*) относятся к видам, запасающим корм, два других (большая синица *P. major* и лазоревка *P. caeruleus*) – нет. Восемь помостов (высотой 60 см) с коробкой, внутрь которой помещали приманку (семя подсолнечника) расставляли по кругу (диаметром 180 см) в комнате с многочисленными предметами, которые могли служить ориентирами. В центре стоял стартовый помост с освещенным лампой насестом. Экспериментатор наблюдал за птицами через окно с односторонней видимостью. Птиц приучали начинать поиск, слетая с насеста, и возвращаться на него после посещения кормушки. Все птицы достигли асимптотического уровня выполнения стандартной пространственной задачи к 20–22-му опыту. В последние 5 дней средние значения правильных выборов (первые 8 посещений) составили: для гаички и московки – 6.5, для лазоревки – 6.8, для большой синицы – 6.6, а для зеленушки – 6.25. Все показатели достоверно превышали случайный уровень 5.3 [63]. Различия зеленушек и синиц были выражены слабо, достоверных межвидовых различий синиц не выявлено. Отметим, что по уровню выполнения теста синицы и зеленушки сходны или несколько уступали голубям [87, 88], но показатели всех видов были значительно ниже, чем у крыс [66].

У птиц, как и у крыс [66], порядковый номер выбора кормушек влиял на частоту ошибок: повторные посещения кормушек, выбранных первыми или последними, отмечены реже, чем тех, где приманка была съедена в середине опыта (primacy-, recency-эффекты, см. [48]). Необходимо отметить, что primacy-эффект в таких условиях у крыс не выявлялся [66, 81]. Склонности птиц к каким-либо стратегиям выбора не выявлено, возможно, из-за необходимости возврата на насест.

Чтобы оценить возможности сохранения в памяти пространственной информации, с теми же птицами провели эксперимент с отсроченным поиском оставшихся четырех приманок (через 30 с, 2 или 24 ч). Успешность оценивали

по частоте правильных выборов при четырех посещениях кормушек после отсрочки [88], случайный уровень в этом случае составлял 45.5%. Отсрочка 2 ч значительно ухудшила показатели большой синицы и гаички (до 59 и 55%), у других видов синиц они были выше – 63%. 24-часовая отсрочка привела к еще большему снижению уровня показателей большой синицы (до 52%), тогда как у других видов синиц результативность хотя и понизилась до 54% (лазоревка) и 56% (“запасающие” синицы), но достоверно превышала случайный уровень. Показатели зеленушек достигали уровня 60–62% и 57% (при отсрочках 2 и 24 ч, отличие от случайного уровня недостоверно). “Запасающая” и “незапасающая” группы синиц существенно не различались. Тем не менее авторы сочли необходимым отметить ряд тенденций: “незапасающие” успешнее справлялись с тестом при короткой отсрочке, но через 1 сут их результаты по сравнению с “запасающими” видами ухудшались в большей степени. Несомненно, показатели синиц и зеленушек уже при отсрочке 2 ч значительно уступали характеристикам кедровок Кларка [12]. Авторы работы [40] пришли к заключению, что тип предложенной задачи или диапазон выбранных показателей недостаточно хорошо выявляет специфические характеристики пространственной памяти видов, запасающих корм.

2.2.3. Обучение подвидов зонотрихии *Zonotrichia leucophrys*

Оригинальную win-stay версию аналога РЛ использовали для оценки пространственной памяти двух подвидов белоголовой зонотрихии, один из которых – *Z. leucophrys gambelii* осуществляет дальние миграции из Канады и Аляски в Калифорнию, другой – *Z. l. nuttalli* – оседлый подвид [74]. Птицам предъявляли коробки-кормушки, расставленные на доске, приподнятой над уровнем пола на 1.2 м. В 1-м опыте пять кормушек располагали полукругом, в последующем восемь стояли по кругу, в одну из них помещали корм. Птицы могли видеть их содержимое с насеста, равноудаленного от кормушек. После нахождения корма птицу возвращали в домашнюю клетку. Через 1 ч, во время теста все коробки разворачивали, чтобы птица не видела их содержимое, целевую кормушку оставляли на прежнем месте. Птицы мигрирующего подвида быстрее находили корм, в среднем ошибочно проверяя одну кормушку, особи другого подвида ошибались чаще (обычно не менее 2 ошибок). В случае

непространственной задачи (целевая кормушка была розового цвета, и ее положение меняли) показатели подвидов не различались. Объем гиппокампа (относительно переднего мозга) и число нейронов у мигрантов был больше, чем у оседлого подвида. Авторы, как и другие исследователи, экспериментально показавшие лучшие характеристики долговременной пространственной памяти у славок-мигрантов *Sylvia borin* по сравнению с близкородственным немигрирующим видом *S. melanocephala tomus* [56], предположили, что хорошая пространственная память – это существенный компонент комплексной навигационной системы мигрирующих птиц.

Несмотря на методические преимущества аналогов РЛ, результаты исследований, проведенных с их помощью, трудно сопоставлять с данными, полученными в РЛ классического типа. Наличие потенциальной возможности (несмотря на некоторые преграды) непосредственного перехода от одной кормушки к другой, несомненно, влияет на выполнение теста, так как соседние кормушки могут быть привлекательны из-за близкого их расположения к той, где ранее обнаружена приманка.

3. ЭКСПЕРИМЕНТЫ В ГИГАНТСКОМ РАДИАЛЬНОМ ЛАБИРИНТЕ

Другой подход, позволивший проводить прямое сравнение поведения птиц и млекопитающих в РЛ, стал возможен после конструирования аппарата нового типа – “гигантского” РЛ [51], сходного с вариантом Д. Олтона [66], но имевшего принципиально иные размерные характеристики. От его центральной части (диаметр 2.5 м) отходили восемь рукавов (из пластиковой сетки) длиной 6.5 м, шириной 0.8 м и высотой 1.7 м. Такой дизайн РЛ, с одной стороны, позволял птицам свободно по нему перелетать и ходить, а с другой – сохранялась возможность сопоставления показателей с данными многочисленных экспериментов, проведенных на лабораторных крысах и мышках.

Гигантский РЛ был установлен под открытым небом на территории биостанции “Чистый лес” в Тверской области. Большие его размеры позволили исследовать поведение достаточно крупных птиц, представителей отряда Курообразных (*Galliformes*): домашних кур породы плимутрок, карликовых шабо и кохинхинов, цесарок; домашних гусей (отряд Гусеобразные – *Anseriformes*), а также серых ворон (*Corvus cornix*, отряд Воробьинообразных

– *Passeriformes*) и сравнить с поведением классических объектов – лабораторных крыс Вистар [10, 51, 69, 70]. Всех животных обучали по стандартной одинаковой схеме. В качестве приманки заранее выбирали наиболее предпочитаемый корм для представителей каждого вида. Для предотвращения развития стратегии стереотипного выбора соседних рукавов ограничивали передвижения животных по РЛ: когда птицы после нахождения приманки возвращались в центральную часть, все двери, ведущие в рукава, с помощью панели управления закрывали на 10 с. Период предварительного приучения был недолгим (несколько дней) и заканчивался, когда животные начинали свободно передвигаться по лабиринту и поесть корм, открыто помещенный в центре и в рукавах РЛ. Обнаружено, что уже после 9 дней эксперимента показатели поведения птиц начинали различаться. Наиболее высокого уровня, сопоставимого с результатами крыс, они достигали у серых ворон. У цесарок и гусей к 15-му опыту не обнаружено признаков обучения (5.3 из первых 8 выборов, что соответствовало случайному уровню). Голуби и куры к концу тестирования (9–15-й опыты) научились искать приманку с меньшим числом ошибок (в среднем 6.6 и 6.3 правильных выборов соответственно), но их результаты уступали показателям ворон и крыс Вистар. Видно, что по характеру ошибок вороны отличаются от голубей, кур, гусей и крыс. Ошибочные выборы рукавов у ворон носили скорее случайный характер и практически не были предопределены (как это наблюдали у других животных) “правилом возврата” на место, где приманка была ранее найдена. В наших экспериментах, как и в опытах Д. Олтона [66 и др.], при поиске последних приманок крысы ошибочно заходили в рукава, которые они выбирали в первую очередь. Закономерный возврат в опустошенный рукав с определенным, но более коротким, чем у крыс, интервалом отмечали и у голубей, кур, цесарок и гусей. Прогноз Д. Олтона [66] о возможности использования РЛ для получения сравнительных характеристик исходно был пессимистическим. Предполагалось, что предложенная задача слишком проста, чтобы выявить межвидовые различия в ее выполнении. Тем не менее эта методика позволила оценить способности к пространственному обучению у ряда представителей млекопитающих и птиц и обнаружить ряд существенных различий. Среди млекопитающих песчанки [95], хомяки [31], кролики [51] вы-

полняли задачу так же успешно, как и крысы, тогда как лабораторные мыши многих линий [24, 57, 84] и ежи [51] хуже справлялись с тестом. Опыты с птицами показали, что они также могут обучаться в РЛ, используя (как и крысы) для запоминания местонахождения корма преимущественно дистантные пространственные зрительные ориентиры, дополняя их “внутрилабиринтной” информацией о цвете кормушек и карточек в рукавах [25, 75, 82, 88].

При попытках сопоставления характеристик обучения разных видов исследователи сталкивались с рядом методических проблем. На успешность обучения птиц в РЛ оказывал влияние дизайн эксперимента. Так, изменение расположения кормушек (на полу, а не на стенах комнаты) улучшило показатели у голубей [87, 88]. Отмечено [40], что диапазон показателей, используемых для оценки эффективности выполнения теста, например число правильных ответов при первых 8 посещениях (обычно от 6 до 8) или ошибок после отсрочки (в первых 4 выборах), может быть недостаточен для выявления межвидовых различий. Со сходными проблемами сталкивались исследователи при обучении в РЛ мышей [24].

Различия в структуре самого РЛ, типе задач и методах оценки ошибок нередко затрудняли прямые сопоставления показателей разных видов, тем не менее представленные данные позволяют сделать ряд выводов. Из всех протестированных птиц только врановые достигали высоких результатов, сопоставимых с уровнем “эталонного” для РЛ объекта – крыс. Это серые вороны [10, 51], а также, вероятно, кедровки Кларка и сойки *Gymnorhinus cyanocephalus* [46], хотя прямых сопоставлений с крысами в аналоге РЛ не проводилось. В то же время сойки рода *Aphelocoma* [46] делали много ошибок, как и галки в эксперименте, где оценивали рабочую и референтную память [37]. Показатели мелких представителей отряда Воробьинообразных (синицы, зеленушки, овсянки) [40, 58] уступали серым воронам в гигантском РЛ [51]. В аналоге РЛ синицы при коротких отсрочках выполняли тест несколько хуже, чем кедровки Кларка и сойки *Gc* [12, 46, 62], но успешнее, чем сойки рода *Aphelocoma* [46]. 2-часовая отсрочка резко ухудшила показатели у синиц, но не врановых птиц.

Голубеобразные (голуби [21, 82], горлицы [96]) в структурированных РЛ уступали серым воронам, хотя прямые сравнения были проведены только в гигантском РЛ [10, 51, 70]. В аналогах РЛ результаты голубей были или со-

поставимы с синицами, кедровками Кларка и сойками *Gc* [88], или несколько им уступали (в другом аналоге РЛ [87]). В отличие от синиц и запасающих видов врановых птиц, а также крыс даже короткая 5-минутная отсрочка серьезно ухудшала поиск голубями оставшихся приманок в стандартном РЛ [25, 82], а в его аналогах при 2-часовой отсрочке выполнение было на уровне случайного выбора [88].

Полученные нами факты позволили подтвердить выводы других авторов [21] о том, что показатели у голубей ниже, чем у крыс, несмотря на то, что в гигантском РЛ условия тестирования были более благоприятны для них, чем для крыс. Курообразные выполняли тест или на уровне голубей (домашние куры разных пород), или практически не обучались (цесарки), как и домашние гуси [51, 69]. Среди млекопитающих только у мышей некоторых линий не было улучшения результатов после длительного обучения в РЛ [84].

Рассматривая факторы, определяющие уровень выполнения пространственной задачи в РЛ, можно предположить, что ведущим может быть скорее степень развития у животных ВНД, чем наличие частных адаптаций, например видоспецифических особенностей памяти, связанных с запасанием на зиму и обнаружением кладовок, а также со способностью к хомингу и дальним миграциям. Такие адаптации в меньшей степени определяют успешность обучения в РЛ, но, вероятно, могут его в какой-то степени облегчать. На успешность выполнения теста в РЛ могут повлиять и врожденные особенности пищедобывательных стратегий, определяющих характер посещения источников корма (в каком порядке и с какой частотой). Наличие доминирующей *win-shift* стратегии будет давать преимущество при выполнении *win-shift* типа задач в РЛ, тогда как видоспецифическая склонность к *win-stay* стратегиям в этой ситуации может стать причиной дополнительных ошибок. Ограничение пластичности, что делает невозможным подстройку стратегии к разным типам источников корма, различающихся по объему ресурса, скорости его возобновления и распределению в пространстве, может стать серьезным барьером и при выполнении теста в РЛ.

Превосходство врановых над курами, голубями и гусеобразными при решении многих, в том числе и более сложных, чем РЛ когнитивных тестов, отмечалось и ранее [3, 4, 7, 8, 36, 72, 97, 100]. Полученный к настоящему времени массив данных позволяет достаточно уве-

ренно говорить о высоком уровне когнитивной деятельности врановых, сопоставимом с низшими обезьянами, а по некоторым тестам и с антропоидами [3, 29, 30, 100]. В связи с этим можно предположить, что у врановых высокие показатели решения пространственных задач в РЛ отражают скорее общий уровень развития ВНД и пластичности поведения, обусловленный развитием структур переднего мозга. Действительно, значения полушарных индексов Портмана [71] свидетельствуют о прогрессивном развитии переднего мозга Воробьинообразных (большая синица и лазоревка – 8.9 и 8.8) и особенно врановых (от 12 до 18, у ворон *Corvus corone* – 15.4) по сравнению с дикими курами (*Gallus gallus*), голубями (*Columba livia*) и гусями (*Anser anser*), индексы которых гораздо ниже – 3.3, 4.0, 7.1 соответственно. Строение высших отделов переднего мозга врановых (*Wulst*, вентрального гиперстриатума и неостриатума, в новой классификации – гиперпаллиума, мезопаллиума и нидопаллиума [78]) значительно сложнее, чем у кур, голубей и гусей [2, 4, 9, 76].

Очевидно, неспособность животных улучшать поиск приманки в условиях РЛ и его аналогов может быть связана не только с проблемами памяти как таковой, но скорее с невозможностью оптимизации стратегии поиска корма, например с упорным возвратом на потенциально привлекательные места, где корм был ранее найден, но не возобновлялся. Даже такая относительно простая перестройка поискового пищевого поведения оказалась недоступной для домашних цесарок, гусей и была достаточно трудна для голубей и кур. Возможно, это следствие ограниченной гибкости пищедобывательного поведения этих птиц при несравнимо более высокой пластичности у врановых. Косвенно подтверждают этот вывод данные Л. Лефевра [50, 60], проанализировавшего по многочисленным источникам литературы факты использования птицами разных систематических групп необычных источников питания и способов добывания корма (*feeding innovations*). Индексы *feeding innovations*, рассчитанные Л. Лефевром, в определенной степени отражают пластичность пищедобывательного поведения птиц. Показана сходная с нашими данными градация отрядов птиц: именно Голубеобразные, Гусеобразные и Курообразные птицы отличались значительной консервативностью пищедобывательного поведения, тогда как Воробьинообразные и особенно врановые демонстрировали широкие способности

к добыванию разнообразного корма (см. также [11]). Сравнение этих показателей с индексами Портмана [71] выявило значительные положительные корреляции. Наилучшим образом предсказывает уровень *feeding innovations* у птиц относительный размер мезопаллиума [91].

В качестве дополнительной причины низких результатов у домашних птиц нельзя исключать и эффект доместикиции, обычно приводящий к уменьшению размеров мозга, особенно его высших отделов. Показана существенная редукция многих отделов мозга домашних птиц [28, 76] по сравнению с их дикими предками.

В то же время способность к запасанию и отысканию кладовок, что предполагает наличие хорошей пространственной памяти, могла дополнительно повлиять на успешность обучения в РЛ внутри узкой систематической группы. Действительно, в ряде экспериментов [14, 46] врановые с более развитой способностью к запасанию (кедровка Кларка и сойка *Gc*) выполняли тесты значительно лучше, чем представители слабо запасующих видов (кустарниковые сойки рода *Aphelocoma*). Однако выводы других исследователей не позволяют дать однозначного ответа на вопрос о соотношении способностей к запасанию и успешности обучения в РЛ: кедровки Кларка хуже обучались в аналоге РЛ, чем сойки (*A. coerulescens*) [37]. Для серой вороны запасание корма на длительный срок не является облигатным. В опытах с синицами не обнаружено существенных различий запасующих и незапасующих видов [40].

Другой тип частных адаптаций – способность некоторых видов к дальним миграциям и хомингу – также не является определяющим для решения данного класса задач. Так, не выявлено существенного преимущества почтовых голубей над голубями “непочтовой” породы при обучении в РЛ [55]. В то же время обнаружено, что особи мигрирующего подвида белоголовой зонотрихии точнее, чем представители оседлого подвида, запоминали положение одиночной кормушки в аналоге РЛ [74].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, с нашей точки зрения, приведенные данные свидетельствуют о том, что применение метода РЛ позволяет получить характеристики, относящиеся скорее к общему уровню ВНД и пластичности поведения жи-

вотных. Для понимания роли видоспецифических особенностей очевидна необходимость дополнительных экспериментов на близкородственных видах или подвидах, различающихся по стратегиям фуражировки, способностям к запасанию и поиску кладовок, а также по другим характеристикам, которые могут быть легко проиндексированы по степени нагрузки на процессы пространственного обучения и памяти. Оценка степени развития структур мозга у близкородственных групп позволит уточнить роль таких структур в обеспечении видоспецифического поведения. РЛ несомненно останется в арсенале средств для тестирования пространственной памяти и обучения животных, хотя необходимость тонкого анализа поведения потребует от исследователей как доработки дизайна самих лабиринтов, так и разработки новых процедур обучения, позволяющих получать более четкие оценки поведения.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 04-04-48445 и 07-04-01287).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Богословская Л.С., Поляков Г.И. Пути морфологического прогресса нервных центров у высших позвоночных. М.: "Наука", 1981. 159 с.
2. Воронов Л.Н., Богословская Л.С., Маркова Е.Г. Сравнительное изучение морфологии конечного мозга врановых птиц в связи с их пищевой специализацией. Зоол. журн. 1994. 7(10): 82–97.
3. Зорина З.А. Мышление животных: эксперименты в лаборатории и наблюдения в природе. Зоол. журн. 2005. 84(1): 134–149.
4. Зорина З.А., Смирнова А.А., Плескачева М.Г., Дубынина Е.В. Новое в исследовании мозга и высшей нервной деятельности врановых птиц (2002–2005). Экология врановых птиц в условиях естественных и антропогенных ландшафтов России. Труды 7-й Всероссийской научной конференции по изучению экологии врановых птиц России. Под ред. Константинова В.М., Рахимова И.И. Казань: "Новое знание", 2006: 16–43.
5. Ильичев В.Д., Вилкс Е.К. Пространственная ориентация птиц. М.: "Наука", 1978. 286 с.
6. Крушинская Н.Л. Некоторые сложные пищевые формы поведения кедровок после удаления у них старой коры. Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1966. 2(6): 563–568.
7. Крушинский Л.В. Формирование поведения животных в норме и патологии. М.: Изд-во МГУ, 1960. 264 с.
8. Крушинский Л.В. Биологические основы расщепленной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1986. 270 с.
9. Обухов Д.К. Современные представления о структурно-функциональной организации конечного мозга птиц. Морфогенез и реактивная перестройка нервной системы. Под ред. Сотникова О.С. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 1996: 113–133.
10. Плескачева М.Г., Купцов П.А., Смирнова А.А., Багоцкая М.С., Липп Х.-П. Обучение серых ворон (*Corvus cornix* L.) в "гигантском" 8-рукавном радиальном лабиринте. Журн. высш. нерв. деят. 2003. 53(6): 808–811.
11. Резанов А.Г. Кормовое поведение: метод цифрового кодирования и анализа базы данных. М.: Издат-Школа, 2000. 223 с.
12. Balda R.P., Kamil A.C. The spatial memory of Clark's nutcrackers (*Nucifraga columbiana*) in an analog of the radial-arm maze. Anim. Learn. Behav. 1988. 16: 116–122.
13. Balda R.P., Kamil A.C. A comparative study of cache recovery by three corvid species. Anim. Behav. 1989. 38: 486–495.
14. Balda R.P., Kamil A.C., Bednekoff P.A., Hile A.C. Species differences in spatial memory performance on a three-dimensional task. Ethology. 1997. 103: 47–55.
15. Basil J.A., Kamil A.C., Balda R.P., Fite K.V. Differences in hippocampal volume among food storing corvids. Brain Behav. Evol. 1996. 47(3): 156–164.
16. Beatty W.W., Shavalia D.A. Spatial memory in rats: time course of working memory and effect of anesthetics. Behav. Neural Biol. 1980. 28: 454–462.
17. Bell K.E., Baum W.M. Group foraging sensitivity to predictable and unpredictable changes in food distribution: past experience or present circumstances? J. Exp. Anal. Behav. 2002. 78(2): 179–194.
18. Bingman V.P., Jones T.J., Strasser R., Gagliardo A., Ioale P. Homing pigeons, hippocampus and spatial cognition. Behavioural Brain Research in Naturalistic and Semi-Naturalistic Settings: Possibilities and Perspectives. Eds Allewaert E., Fasolo A., Lipp H.P., Nadel L., Ricceri L. Dordrecht: Kluwer. 1995: 207–224.
19. Bingman V.P., Hough G.E., Kahn M.C., Siegel J.J. The homing pigeon hippocampus and space: in search of adaptive specialization. Brain Behav. Evol. 2003. 62(2): 117–127.
20. Bitterman M.E. Phyletic differences in learning. Am. Psychol. 1965. 20: 396–410.
21. Bond A.B., Cook R.G., Lamb M.R. Spatial memory and the performance of rats and pigeons in the radial-arm maze. Anim. Learn. Behav. 1981. 9(4): 575–580.
22. Brodin A., Lundborg K. Is hippocampal volume affected by specialization for food hoarding in birds? Proc. Biol. Sci. 2003. 270(1524): 1555–1563.

23. *Colombo M., Broadbent N.J., Taylor C.S., Frost N.* The role of the avian hippocampus in orientation in space and time. *Brain Res.* 2001. 919(2): 292–301.
24. *Crusio W.E., Schwegler H., Lipp H.P.* Radial-maze performance and structural variation of the hippocampus in mice: a correlation with mossy fibre distribution. *Brain Res.* 1987. 425(1): 182–185.
25. *Dale R.H.* Spatial memory in pigeons on a four-arm radial maze. *Can. J. Psychol.* 1988. 42(1): 78–83.
26. *Dember W.N., Fowler H.* Spontaneous alternation behavior. *Psychol. Bull.* 1958. 55: 412–428.
27. *Divac I., Mogensen J., Bjorklund A.* The prefrontal 'cortex' in the pigeon. Biochemical evidence. *Brain Res.* 1985. 332(2): 365–368.
28. *Ebinger P., Lohmer R.* A volumetric comparison of brains between greylag geese (*Anser anser* L.) and domestic geese. *J. Hirnforsch.* 1987. 28(3): 291–299.
29. *Emery N.J.* Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2006. 361(1465): 23–43.
30. *Emery N.J., Clayton N.S.* The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science.* 2004. 306(5703): 1903–1907.
31. *Etienne A.S., Sibon S., Dahn-Hurni C., Maurer R.* Golden hamsters on the eight-arm maze in light and darkness: the role of dead reckoning. *Q. J. Exp. Psychol. (B).* 1994. 47(4): 401–425.
32. *Gaffan E.A., Davies J.A.* The role of exploration in win-shift and win-stay performance on a radial maze. *Learn. Motiv.* 1981. 12: 282–299.
33. *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.
34. *Garamszegi L.Z., Eens M.* The evolution of hippocampus volume and brain size in relation to food hoarding in birds. *Ecol. Lett.* 2004. 7(12): 1216–1224.
35. *Goodwin D.* Pigeons and Doves of the World. L.: British Museum (Natural History). 1967. 446 c.
36. *Gossette R.L., Gossette M.F., Riddell W.* Comparisons of successive discrimination reversal performances among closely and remotely related avian species. *Anim. Behav.* 1966. 14(4): 560–564.
37. *Gould-Beierle K.* A comparison of four corvid species in a working and reference memory task using a radial maze. *J. Comp. Psychol.* 2000. 114(4): 347–356.
38. *Hampton R.R., Sherry D.F., Shettleworth S.J., Khurjel M., Ivy G.* Hippocampal volume and food-storing behavior are related in parids. *Brain Behav. Evol.* 1995. 45(1): 54–61.
39. *Healy S.D., Krebs J.R.* Development of hippocampal specialization in a food-storing bird. *Behav. Brain Res.* 1993. 53(1–2): 127–131.
40. *Hilton S.C., Krebs J.R.* Spatial memory of four species of *Parus*: performance in an open-field analogue of a radial maze. *Q. J. Exp. Psychol. (B).* 1990. 42(4): 345–368.
41. *Holland R.A.* The role of visual landmarks in the avian familiar area map. *J. Exp. Biol.* 2003. 206(Pt 11): 1773–1778.
42. *Honig W.K.* Studies of working memory in the pigeon. *Cognitive Processes in Animal Behavior.* Eds Hulse S.H., Fowler H., Honig W.K. Hillsdale, N.J.: Erlbaum. 1978: 211–248.
43. *Hulse S.H., O'Leary D.K.* Serial pattern learning: teaching an alphabet to rats. *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.* 1982. 8: 260–273.
44. *Janis L.S., Bishop T.W., Dunbar G.L.* Medial septal lesions in rats produce permanent deficits for strategy selection in a spatial memory task. *Behav. Neurosci.* 1994. 108: 892–898.
45. *Kamil A.C., Balda R.P.* Cache recovery and spatial memory in Clark's nutcrackers (*Nucifraga columbiana*). *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.* 1985. 11: 95–111.
46. *Kamil A.C., Balda R.P., Olson D.J.* Performance of four seed-caching corvid species in the radial-arm maze analog. *J. Comp. Psychol.* 1994. 108(4): 385–393.
47. *Kamil A.C., Yoerg S.I.* Learning and foraging behavior. *Persp. Ethol.* 1982. 5: 325–346.
48. *Kesner R.P., Chiba A.A., Jackson-Smith P.* Rats do show primacy and recency effects in memory for lists of spatial locations: a reply to Gaffan. *Anim. Learn. Behav.* 1994. 22: 214–218.
49. *Krebs J.R., Sherry D.F., Healy S.D., Perry V.H., Vaccarino A.L.* Hippocampal specialization of food-storing birds. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1989. 86(4): 1388–1392.
50. *Lefebvre L., Whittle P., Lascaris E., Finkelstein A.* *feeding innovations* and forebrain size in birds. *Anim. Behav.* 1997. 53(3): 549–560.
51. *Lipp H.P., Pleskacheva M.G., Gossweiler H., Ricceri L., Smirnova A.A., Garin N.N., Perepiolkina O.P., Voronkov D.N., Kuptsov P.A., Dell'Omo G.* A large outdoor radial maze for comparative studies in birds and mammals. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 2001. 25(1): 83–99.
52. *Lipp H.P., Vyssotski A.L., Wolfer D.P., Renaudineau S., Savini M., Troster G., Dell'Omo G.* Pigeon homing along highways and exits. *Curr. Biol.* 2004. 14(14): 1239–1249.
53. *Lucas J.R., Brodin A., de Kort S.R., Clayton N.S.* Does hippocampal size correlate with the degree of caching specialization? *Proc. Biol. Sci.* 2004. 271(1556): 2423–2429.
54. *Macphail E.M.* The role of the avian hippocampus in spatial memory. *Psicologica.* 2002. 23: 93–108.
55. *Meehan E.F.* Effects of MK-801 on spatial memory in homing and nonhoming pigeon breeds. *Behav. Neurosci.* 1996. 110(6): 1487–1491.
56. *Mettke-Hofmann C., Gwinner E.* Long-term memory for a life on the move. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2003. 100(10): 5863–5866.
57. *Mizumori S.J., Rosenzweig M.R., Kermisch M.G.* Failure of mice to demonstrate spatial memory in the

- radial maze. *Behav. Neural. Biol.* 1982. 35(1): 33–45.
58. Moore F.R., Osadchuk T.E. Spatial memory in a passerine migrant. *Avian Navigation*. Eds Papi F., Wallraff H.G. N.Y.: Springer. 1982: 319–325.
59. Morris R.G., Garrud P., Rawlins J.N., O'Keefe J. Place navigation impaired in rats with hippocampal lesions. *Nature*. 1982. 297: 681–683.
60. Nikolakakis N., Lefebvre L. Forebrain size and innovation rate in European birds: feeding, nesting and confounding variables. *Behaviour*. 2000. 137: 1415–1429.
61. O'Keefe J., Nadel L. *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford: Oxford Univ. Press. 1978. 570 c.
62. Olson D.J., Kamil A.C., Balda R.P. Effects of response strategy and retention interval on performance of Clark's nutcrackers in a radial maze analogue. *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.* 1993. 19(2): 138–148.
63. Olton D.S. Characteristics of spatial memory. *Cognitive Processes in Animal Behavior*. Eds Hulse S.H., Fowler H., Honig W.K. Hillsdale, N.J.: Lawrence Erlbaum Assoc. 1978: 341–373.
64. Olton D.S., Collison C., Werz M.A. Spatial memory and radial arm maze performance of rats. *Learn. Motiv.* 1977. 8: 289–314.
65. Olton D.S., Handlemann G.E., Walker J.A. Spatial memory and food searching strategies. *Foraging Behavior: Ecological, Ethological, and Psychological Approaches*. Eds Kamil A.C., Sargent T.D. N.Y.: Garland STPM Press. 1981: 333–354.
66. Olton D.S., Samuelson R.J. Remembrance of places passed: spatial memory in rats. *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Proc.* 1976. 2: 97–116.
67. Olton D.S., Walker J.A., Wolf W.A. A disconnection analysis of hippocampal function. *Brain Res.* 1982. 233: 241–253.
68. Papi F. Recent experiments on pigeon navigation. *Behavioural Brain Research in Naturalistic and Semi-Naturalistic Settings: Possibilities and Perspectives*. Eds Alleva E., Fasolo A., Lipp H.P., Nadel L., Ricceri L. Dordrecht: Kluwer. 1995: 225–238.
69. Pleskacheva M.G., Dell'Omo G., Kuptsov P.A., Voronkov D.N., Garin N.N., Lipp H.-P. Domestic birds in a giant radial maze: spatial learning in chickens, guinea fowls and geese. *Society for Neuroscience Abstracts*. 2001. 27: Program № 536.6.
70. Pleskacheva M.G., Kuptsov P.A., Voronkov D.N., Dell'Omo G., Lipp H.-P. Pigeons in a giant radial maze. *FENS Forum Abstracts*. 2004. 2: A182.10.
71. Portmann A. Etudes sur la cerebralisation chez les oiseaux. II. Les indices intra-cerebraux. *Alauda*. 1947. 15(1): 1–15.
72. Powell R.W., Kelly W. Responding under positive and negative response contingencies in pigeons and crows. *J. Exp. Anal. Behav.* 1976. 25(2): 219–225.
73. Pravosudov V.V., de Kort S.R. Is the western scrub-jay (*Aphelocoma californica*) really an underdog among food-caching corvids when it comes to hippocampal volume and food caching propensity? *Brain Behav. Evol.* 2006. 67(1): 1–9.
74. Pravosudov V.V., Kitaysky A.S., Omanska A. The relationship between migratory behaviour, memory and the hippocampus: an intraspecific comparison. *Proc. Biol. Sci.* 2006. 273(1601): 2641–2649.
75. Prior H., Gunturkun O. Parallel working memory for spatial location and food-related object cues in foraging pigeons: binocular and lateralized monocular performance. *Learn. Mem.* 2001. 8(1): 44–51.
76. Rehkamper G., Frahm H., Mann M.D. Evolutionary constraints of large telencephala. *Brain Evolution and Cognition*. Eds Roth G., Wullimann M. New York, Heidelberg: John Wiley and Sons; Spektrum Akad. Verlag. 2001: 49–77.
77. Rehkamper G., Haase E., Frahm H.D. Allometric comparison of brain weight and brain structure volumes in different breeds of the domestic pigeon, *Columba livia* f.d. (fantails, homing pigeons, strassers). *Brain Behav. Evol.* 1988. 31(3): 141–149.
78. Reiner A., Perkel D.J., Bruce L.L., Butler A.B., Csillag A., Kuenzel W., Medina L., Paxinos G., Shimizu T., Striedter G., Wild M., Ball G.F., Durand S., Gunturkun O., Lee D.W., Mello C.V., Powers A., White S.A., Hough G., Kubikova L., Smulders T.V., Wada K., Dugas-Ford J., Husband S., Yamamoto K., Yu J., Siang C., Jarvis E.D., Gunturkun O. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei. *J. Comp. Neurol.* 2004. 473(3): 377–414.
79. Roberts W.A., Dale R.H.I. Remembrance of place lasts: Proactive inhibition and pattern of choice in rat spatial memory. *Learn. Motiv.* 1981. 12: 261–281.
80. Roberts W.A., Grant D.S. Studies of short-term memory in the pigeon using the delayed matching-to-sample procedure. *Processes of Animal Memory*. Eds Medin D.L., Roberts W.A., Davis R.T. Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Assoc. 1976: 79–112.
81. Roberts W.A., Smythe W.E. Memory for lists of spatial events in the rat. *Learn. Motiv.* 1979. 10: 313–336.
82. Roberts W.A., Van Veldhuizen N. Spatial memory in pigeons on the radial maze. *J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc.* 1985. 11(2): 241–260.
83. Roitblat H.L., Tham W., Golub L. Performance of *Betta splendens* in a radial arm maze. *Anim. Learn. Behav.* 1982. 10: 108–114.
84. Roulet P., Lassalle J.M. Radial maze learning using exclusively distant visual cues reveals learners and nonlearners among inbred mouse strains. *Physiol. Behav.* 1995. 58(6): 1189–1195.
85. Shettleworth S.J. Learning and behavioural ecology. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. 2 Ed. Eds Krebs J.R., Davis N. Oxford: Blackwell Scientific, 1994: 170–194.
86. Skinner B.F. Autoshaping. *Science*. 1971. 173(998): 752–753.

87. *Spetch M.L., Edwards C.A.* Spatial memory in pigeons (*Columba livia*) in an open-field feeding environment. *J. Comp. Psychol.* 1986. 100: 266–278.
88. *Spetch M.L., Honig W.K.* Characteristics of pigeons' spatial working memory in an open-field task. *Anim. Learn. Behav.* 1988. 16: 123–131.
89. *Stafford B.L., Balda R.P., Kamil A.C.* Does seed-caching experience affect spatial memory performance by pinyon jays? *Ethology.* 2006. 112(12): 1202–1208.
90. *Stevens T.A., Krebs J.R.* Retrieval of stored food by marsh tits *Parus palustris* in the field. *Ibis* 1986. 128: 513–525.
91. *Timmermans S., Lefebvre L., Boire D., Basu P.* Relative size of the hyperstriatum ventrale is the best predictor of feeding innovation rate in birds. *Brain Behav. Evol.* 2000. 56(4): 196–203.
92. *Vander Wall S.B., Balda R.P.* Ecology and evolution of food-storage behavior in conifer-seed-caching corvids. *Z. Tierpsychol.* 1981. 56: 217–242.
93. *Vander Wall S.B., Hutchins H.E.* Dependence of Clark's nutcracker, *Nucifraga columbiana*, on conifer seeds during the postfledging period. *Can. Field Naturalist.* 1983. 97: 208–214.
94. *Wallraff H.G.* Navigation by homing pigeon: updated perspective. *Ethol. Ecol. Evol.* 2001. 13(1): 1–48.
95. *Wilkie D.M., Slobin P.* Gerbils in space: performance on the 17-arm radial maze. *J. Exp. Anal. Behav.* 1983. 40(3): 301–312.
96. *Wilkie D.M., Spetch M.L., Chew L.* The ring dove's short-term memory capacity for spatial information. *Anim. Behav.* 1981. 29: 639–641.
97. *Wilson B.J., Mackintosh N.J., Boakes R.A.* Transfer of relational rules in matching and oddity learning by pigeons and corvids. *Q. J. Exp. Psychol. (B).* 1985. 37: 313–332.
98. *Wiltschko R., Wiltschko W.* Avian navigation: from historical to modern concepts. *Anim. Behav.* 2003. 65(2): 257–272.
99. *Zoladek L., Roberts W.A.* The sensory basis of spatial memory in the rat. *Anim. Learn. Behav.* 1978. 6: 77–81.
100. *Zorina Z.A.* Reasoning in Birds. Amsterdam: Overseas Publ. Assoc. 1997: 1–47.