

ФИЗИОЛОГИЯ ПОВЕДЕНИЯ; ОБУЧЕНИЕ И ПАМЯТЬ

УДК 612.82

**РОЛЬ ЗРИТЕЛЬНОЙ АФФЕРЕНТАЦИИ В ФОРМИРОВАНИИ
РАННИХ ФОРМ ОБОРОНИТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ПТЕНЦОВ
МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ**

© 2005 г. **Е. В. Корнеева, Л. И. Александров, Т. Б. Голубева, В. В. Раевский**

*Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва,
e-mail: Lalex@ihna.ru*

Поступила в редакцию 30.06.2004 г.

Принята в печать 04.10.2004 г.

В естественных гнездовых условиях исследовали формирование оборонительного поведения у птенцов мухоловки-пеструшки в норме и в условиях зрительной депривации. Показано, что при отсутствии адекватной зрительной афферентации у птенцов не формируется поза затаивания. У зрительно депривированных птенцов эффективность подавления пищевых реакций видоспецифическим акустическим сигналом тревоги, как правило, значительно ниже, чем у нормально развивающихся птенцов. Зрительно депривированные птенцы оказываются неспособными отличать видоспецифический сигнал тревоги от других ритмически организованных сигналов, даже в случае достаточно эффективного подавления им пищевых реакций.

Ключевые слова: онтогенез, поведение, зрение, затаивание, птицы, сигнал тревоги.

**The Role of Visual Afferentation in the Development of Early Defense Behavior
of Pied Flycatcher Nestlings**

E. V. Korneeva, L. I. Alexandrov, T. B. Golubeva, V. V. Raevsky

*Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow,
e-mail: Lalex@ihna.ru*

The development of defense behavior in normal and visually deprived pied flycatcher nestlings was studied in the wild. It was demonstrated that the young deprived of the visual afferentation did not develop the freezing posture. In the majority of cases, specific alarm call suppressed begging in visually deprived nestlings less effectively than in the control ones. Visually deprived nestlings could not discriminate between the alarm call and other rhythmically organized acoustic signals even though the latter effectively suppressed begging.

Key words: ontogeny, behavior, vision, freezing, avian, alarm call.

Процессы эмбриогенеза и раннего постнатального развития обеспечивают первоочередное формирование именно тех функциональных систем, которые необходимы для выживания новорожденного [3]. Известно, что у млекопитающих и птиц последовательность включения в поведение сенсорных систем одинакова: незрительная фоточувствительность, тактильная, вестибулярная, проприоцептивная чувствительность, обоняние, слух, зрение [16]. К моменту вылупления птенцов мухоловки-пеструшки функционируют все сенсорные системы, кроме зрительной. Онтогенез раннего поведения состоит из последовательных этапов, которым соответствует ряд постепенно усложняющихся и сменяющих друг друга механизмов сенсорного обеспечения [9]. Первая отчетливо выделяемая форма поведения птенцов мухоловки-пест-

рушки – пищевая, которая запускается в первые дни слуховой системой, а затем, с 6 сут, и зрением. Оборонительное поведение – следующий вид идентифицируемого поведения, на начальном этапе формирования тоже вызывается акустическим сигналом – сигналом тревоги, издаваемым взрослыми птицами. У незрелорождающихся птенцов возникновение оборонительного поведения регистрируется в середине гнездового периода и хронологически совпадает со временем раскрытия глаз [11, 26, 28]. У исследуемого вида мухоловки-пеструшки оборонительное поведение на видоспецифический сигнал тревоги также появляется практически одновременно с раскрытием глаз у птенцов [9]. Исследованию ключевых акустических стимулов, вызывающих оборонительное поведение птенцов, был посвящен ряд работ [8, 9, 23, 24].

Однако детального анализа возрастной динамики оборонительного поведения в этих исследованиях не проводилось. В наших предыдущих работах на основании поведенческих реакций птенцов на акустические сигналы разной частоты и феноменологических наблюдений были описаны последовательные этапы развития оборонительного поведения в гнездовой период [1, 2] и высказано предположение о том, что зрение включается в организацию оборонительного поведения, только начиная с 11 сут. С этого возраста птенцы на всем протяжении звучания сигнала тревоги держат глаза раскрытыми, и любое изменение внешней среды в отсутствие акустического сигнала также вызывает оборонительное поведение. Однако степень и характер влияния зрительной афферентации на организацию оборонительного поведения эти работы не устанавливали. Задачей настоящего исследования было определение вклада зрительного анализатора в сенсорное обеспечение оборонительного поведения в период гнездовой жизни птенцов путем сравнения развития оборонительного поведения зрительно депривированных и нормально развивающихся птенцов.

МЕТОДИКА

В условиях естественного вскармливания птенцов родителями в гнездах исследовали становление оборонительного поведения 11 нормально развивающихся выводков (53 птенца) и 8 выводков зрительно депривированных птенцов мухоловки-пеструшки (38 птенцов). Сразу же после вылупления птенцов переносили в экспериментальную дуплянку с открывающейся задней стенкой, смонтированную в специальную камеру, в которой располагались исследователь и оборудование. В течение 1-х суток взрослые птицы постепенно приучались к удалению задней стенки дуплянки и к присутствию экспериментатора. Зрительную депривацию осуществляли с 1-х суток жизни птенцов, заклеивая их глаза светонепроницаемыми колпачками. Подклеивание колпачков в первые четыре дня проводилось дважды в сутки, затем – 1 раз в сутки. В возрасте 12 сут колпачки с глаз птенцов удаляли.

Ежедневно до начала регистрации поведения всех птенцов осматривали и взвешивали. Таким образом, нормально развивающиеся и зрительно депривированные птенцы подвергались сходным манипуляциям.

Поведение птенцов регистрировали с момента вылупления, однако систематическое исследование становилось возможным только с 3-х суток жизни, так как в более раннем возрасте самка большую часть времени обогревала птенцов. Проводили непосредственное наблюдение за поведением птенцов, а также осуществляли видеозапись

для последующего детального анализа элементов поведения.

Исследовали влияние на поведение записанного на магнитофон видоспецифического сигнала тревоги с энергетическим максимумом 5 кГц, а также ритмически организованных посылок чистого тона 3.5 кГц и 7 кГц. Эти частоты располагаются за пределами спектра сигнала тревоги и являются наиболее индифферентными для вызова пищевого или оборонительного поведения [9]. Ритм и длительность тональных посылок имитировали соответствующие параметры сигнала тревоги (2 в 1 с при длительности одиночной посылки 125 мс), уровень звукового давления был равен 70–75 дБ, что также приблизительно равно давлению, регистрируемому в дуплянке при издавании сигнала тревоги родителями. Искусственные акустические сигналы генерировали с помощью компьютера, записывали на магнитофон “Panasonic” и затем воспроизводили с того же магнитофона. Каждый из сигналов предъявляли сериями по 2–5 мин 3–5 раз в сутки. Интервал между сериями составлял около 30 мин у младших птенцов и уменьшался до 15 мин у старших.

Акустические пищевые сигналы предъявляли птенцам изолированно и на фоне перечисленных выше сигналов. Определяли число птенцов, дающих пищевую реакцию, и длительность отдельных пищевых реакций. Рассчитывали среднюю продолжительность пищевой реакции целого выводка, суммируя продолжительности пищевых реакций отдельных птенцов и деля сумму на общее число птенцов в выводке. Эффективность действия акустических сигналов (т.е. подавление ими пищевых реакций) рассчитывали по следующей формуле: $1 - t/T$, где t – средняя продолжительность пищевых реакций на фоне одного из перечисленных сигналов, T – средняя продолжительность пищевых реакций на изолированные пищевые сигналы.

Для статистической обработки результатов использовали двусторонний t -критерий. Различия считали достоверными при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования в гнездах нормально развивающихся птенцов показали, что предъявление сигнала тревоги начинает вызывать видимые изменения в их поведении приблизительно с 6-х суток жизни – через небольшое время после начала его звучания птенцы вздрагивают и слегка вжимаются в гнездо. На 10-е сутки при первых же звуках сигнала тревоги птенцы принимали позу затаивания – характерное вжимание в гнездо тела и головы таким образом, что голова оказывалась ниже уровня тела. Эта поза с небольшими вариациями сохранялась практически до конца гнездового периода. Только непосредственно перед вылетом из гнезда сигнал

тревоги вызывал активное перемещение птенцов в сторону, противоположную предполагаемой опасности, и застывание на выпрямленных лапах в напряженной позе.

Наши исследования не выявили различий в становлении оборонительного поведения у птенцов в нормально развивающихся и зрительно депривированных выводках вплоть до 10-х суток. Начиная с 10–11 сут зрительно депривированные птенцы при проигрывании сигнала тревоги стремились сгруппироваться, тесно прижимаясь друг к другу. При этом птенцы могли как лежать на дне гнезда, так и приподниматься на цевках или даже стоять на полностью выпрямленных лапах. После прекращения на 12-е сутки зрительной депривации птенцы проявляли повышенную двигательную активность на протяжении нескольких часов. Сигнал тревоги вызывал у них вздрагивание и стремление сгруппироваться только в течение очень короткого периода времени (30–60 с), после чего начиналось активное перемещение птенцов по гнезду, часто сопровождаемое вокализацией. В последующие дни двигательная активность птенцов при включении сигнала тревоги снижалась, они застывали на все время его звучания, однако полноценной оборонительной позы с опущенной головой мы не наблюдали ни у одного из депривированных птенцов.

Исследование динамики эффективности сигнала тревоги (рис. 1, квадраты) в нормально развивающихся гнездах продемонстрировало повышение этого показателя между 4-ми и 5-ми сутками жизни птенцов от 0.2 до 0.6 ($p < 0.05$), после чего вплоть до 8-х суток наблюдалось незначительное его снижение до 0.45. Начиная с 9-х суток, эффективность сигнала тревоги у нормально развивающихся птенцов стремительно повышалась ($p < 0.001$), приближаясь у 11-суточных птенцов практически к единице.

Изменение эффективности сигнала тревоги в шести выводках (первая группа – 28 птенцов) зрительно депривированных птенцов в первые 8 сут напоминало динамику этого показателя у нормально развивающихся птенцов: в интервале между 3-ми и 5-ми сутками эффективность достоверно повышалась от 0.2 до 0.53 ($p < 0.05$), а затем следовало ее снижение до 0.4 к 8-м суткам и до 0.2 к 12-м суткам ($p < 0.001$; рис. 1, круги). На следующие сутки после снятия с глаз колпачков этот показатель повышался до 0.5 ($p < 0.05$) и в дальнейшем практически не менялся. Сравнение нормально развивающихся и зрительно депривированных птенцов показало достоверно более низкие значения эффективности сигнала тревоги у депривированных птенцов, начиная с 9 сут ($p < 0.001$).

Среди депривированных птенцов выделялись два выводка (вторая группа – 10 птенцов), в которых изменения эффективности сигнала тревоги

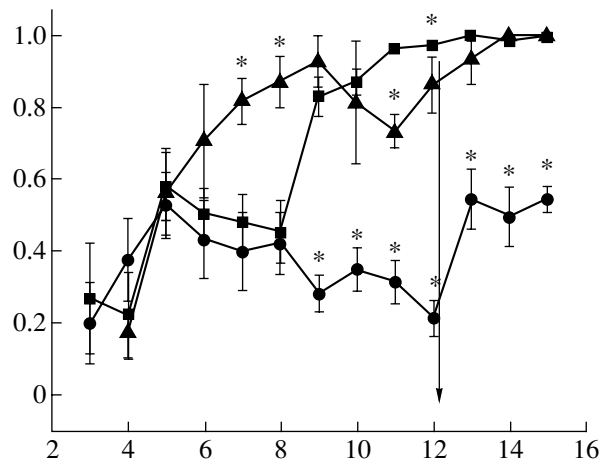


Рис. 1. Эффективность действия видоспецифического сигнала тревоги у нормально развивающихся и двух групп зрительно депривированных птенцов. Квадраты – группа нормально развивающихся птенцов, круги – первая группа зрительно депривированных птенцов, треугольники – вторая группа зрительно депривированных птенцов. По оси абсцисс – возраст птенцов, сут, по оси ординат – эффективность сигнала тревоги. * – достоверные различия между значениями контрольных и зрительно депривированных птенцов соответствующего возраста ($p < 0.05$). Стрелкой обозначен момент прекращения зрительной депривации.

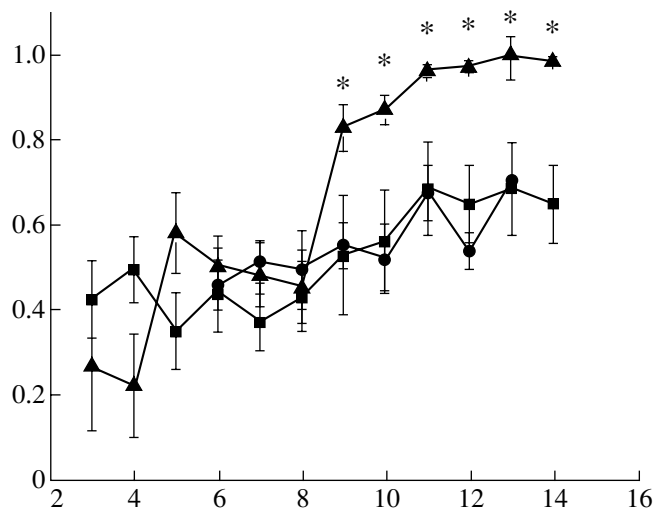


Рис. 2. Эффективность действия ритмически организованных тональных сигналов в группе нормально развивающихся птенцов. Треугольники – видоспецифический сигнал тревоги, квадраты – ритмически организованные тональные посылки частотой 3.5 кГц, круги – ритмически организованные тональные посылки частотой 7.0 кГц. По оси абсцисс – возраст птенцов, сут, по оси ординат – эффективность действия сигналов. * – достоверные различия между значениями эффективностей действия сигнала тревоги и тональных посылок ($p < 0.05$).

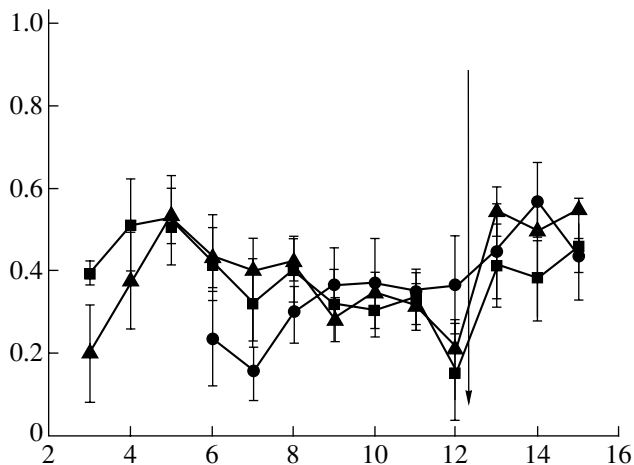


Рис. 3. Эффективность действия ритмически организованных тональных сигналов в первой группе зрительно депривированных птенцов. Стрелкой обозначен момент прекращения зрительной депривации. Остальные обозначения как на рис. 2.

кардинальным образом отличались от изменения этого показателя как у нормально развивающихся, так и у большинства зрительно депривированных птенцов (рис. 1, треугольники). В этих выводах эффективность сигнала тревоги монотонно увеличивалась до значения 0.9 на 9-е сутки. В течение 10–11-х суток показатель эффективности снижался до 0.7–0.8. После прекращения зрительной депривации эффективность сигнала тревоги вновь увеличивалась, достигая на 14-е сутки единицы. Сравнение кривых эффективности этой группы депривированных и нормально развивающихся птенцов показало достоверно большие показатели эффективности сигнала тревоги у депривирован-

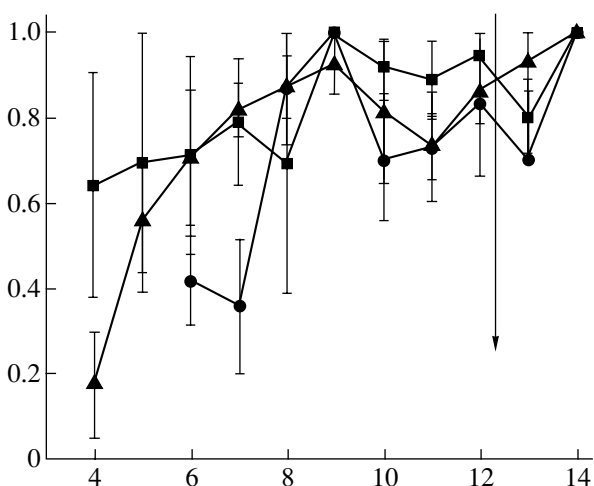


Рис. 4. Эффективность действия ритмически организованных тональных сигналов во второй группе зрительно депривированных птенцов. Обозначения как на рис. 3.

ных птенцов на 7-е и 8-е сутки ($p < 0.001$), а на 11-е и 12-е сутки этот показатель в выводах зрительно депривированных птенцов становился достоверно меньше, чем в нормальных ($p < 0.001$). После прекращения зрительной депривации разница в эффективности вновь исчезала.

Исследование эффективности подавления пищевой реакции ритмически организованными тональными сигналами у нормально развивающихся птенцов (рис. 2) показало, что в начале тестирования на 3-и сутки эффективность сигнала частотой 3.5 кГц составляла около 0.4; в дальнейшем, к 14-м суткам, она повышалась до 0.7. Ритмически организованные сигналы частотой 7.0 кГц становятся эффективными для подавления пищевых реакций только на 6-е сутки, к 14-м суткам их эффективность также несколько повышалась. Сравнение этих кривых с кривой эффективности сигнала тревоги показало, что до 8-х суток достоверная разница между ними отсутствует. На 9-е сутки эффективность действия сигнала тревоги достоверно выше как по сравнению с воздействием сигнала 3.5 кГц ($p < 0.05$), так и по сравнению с сигналом 7.0 кГц ($p < 0.001$).

Исследование изменения эффективности действия тональных сигналов частотой 3.5 кГц в первой группе зрительно депривированных птенцов выявило ее повышение с 0.4 на 3-и сутки до 0.52 на 5-е и последующее постепенное снижение до 0.16 на 12-е сутки (рис. 3). Эффективность действия посылок частотой 7.0 кГц незначительно повышалась с 0.24 на 6-е сутки до 0.37 на 12-е сутки. После прекращения зрительной депривации эффективность этих сигналов повышалась до 0.45–0.55. Сравнение динамики эффективности тональных посылок с эффективностью сигнала тревоги показало отсутствие достоверной разницы между кривыми как до, так и после раскрытия глаз.

При исследовании динамики эффективности действия тональных посылок и сигнала тревоги во второй группе зрительно депривированных птенцов наблюдалось постепенное увеличение показателей эффективности вплоть до 9-х суток, после чего она незначительно понижалась (рис. 4). Через сутки после прекращения зрительной депривации эффективность всех исследуемых сигналов составляла единицу.

Сравнение массы тела птенцов из нормальных гнезд и второй группы депривированных показало, что у зрительно депривированных птенцов на 9-е сутки масса достоверно больше ($p < 0.05$). Исследование массы тела депривированных птенцов первой группы не выявило достоверной разницы как при сравнении с нормально развивающимися птенцами, так и при сравнении со второй группой зрительно депривированных птенцов (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные исследования показали, что отсутствие адекватной зрительной афферентации приводит к изменениям в формировании оборонительного поведения, вызываемого акустическими сигналами, у незрелорождающихся птенцов мухоловки-пеструшки. Особенно важно отметить, что зрительно депривированные птенцы при звучании сигнала тревоги не принимали специфическую позу затаивания. У нормально развивающихся птенцов эта поза помимо прекращения движения включает “вжимание” тела и головы в дно гнезда и оказывается отчетливо сформированной к 10–11-м суткам жизни – времени, когда птенцы могут полноценно встать на лапы и эффективно изменять свое положение в пространстве [1].

Способность интегрировать информацию от различных сенсорных систем является фундаментальной характеристикой функций мозга [29]. Мультисенсорные нейроны, получающие афферентацию от зрительных, слуховых и соматосенсорных входов, обнаружены в различных структурах у млекопитающих [15, 17, 22] и птиц [10, 13, 14]. С учетом поступающей разномодальной информации и формируется программа будущего поведенческого акта животного. Неотъемлемыми факторами двигательной программы животного являются, с одной стороны, оценка схемы собственного тела, осуществляющаяся за счет проприоцепции, а с другой – образ пространства, в котором организм оперирует [4]. Изменение “образа пространства” за счет отсутствия зрительной составляющей этого образа и приводит, по-видимому, к неспособности птенцов адекватно изменять позу, для чего требуются, казалось бы, относительно простые движения вжимания тела и головы в гнездо. Проприоцептивная составляющая сенсорного обеспечения этого поведения при этом сохраняется, так как зрительно депривированные птенцы стремятся сгруппироваться, тесно прижимаясь друг к другу. Таким образом, проведенные исследования показали, что зрительный контроль является необходимым компонентом для формирования у птенцов позы затаивания. Важным представляется тот факт, что даже после прекращения зрительной депривации поза затаивания у птенцов не появляется. Это может быть связано с тем, что чувствительный период для формирования этого вида поведения уже закончен. С другой стороны, известны факты, когда после перерезки *n. radialis*, влекущей за собой лишение сенсорного притока от передних конечностей, у крысят ускоренными темпами созревали некоторые формы поведения [7]. Возможно, что и в данном случае у 13-суточных птенцов после прекращения зрительной депривации мы наблюдали форму оборонительного поведения, которая в норме регистрируется в более поздние сроки – на 14–15-е сутки.

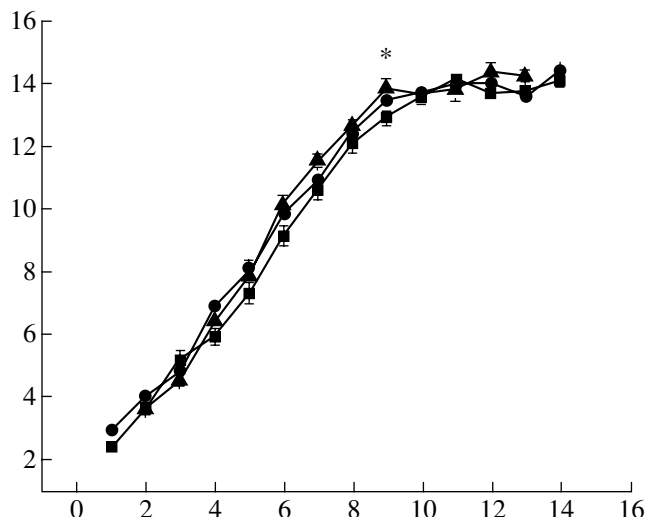


Рис 5. Динамика массы тела птенцов. Квадраты – группа нормально развивающихся птенцов, круги – первая группа зрительно депривированных птенцов, треугольники – вторая группа зрительно депривированных птенцов. По оси абсцисс – возраст птенцов, сут, по оси ординат – масса тела птенцов, г. * – достоверные различия между значениями контрольных и зрительно депривированных птенцов соответствующего возраста ($p < 0.05$).

Анализ способности сигнала тревоги подавлять пищевое поведение показал, что достоверные различия в эффективности действия этого сигнала на подавление пищевого поведения у нормально развивающихся и большей части зрительно депривированных птенцов появлялись, начиная с 9-х суток. Эти различия выражались, с одной стороны, в стремительном повышении эффективности сигнала тревоги у нормально развивающихся птенцов и, с другой стороны, в достоверном снижении его эффективности у зрительно депривированных. По-видимому, эти изменения показывают, что уже с 9-х суток зрительная афферентация начинает принимать участие в сенсорном обеспечении оборонительного поведения птенцов.

Известно, что птицы, охотящиеся в воздухе, имеют бифовеальную сетчатку, причем зона бинокулярного перекрытия полей зрения проецируется в ее темпоральную область и именно она обслуживает пищедобывательное поведение [20, 21, 27]. Морфологические исследования созревания сетчатки у мухоловки-пеструшки показали, что первыми на 5–6-е сутки созревают фоторецепторы в темпоральной ямке, прогрессивно распространяясь на всю темпоральную область так, что на 8-е сутки большая ее часть заполнена фоторецепторами [5, 6], что коррелирует с включением предметного зрения в организацию пищевого поведения [9]. В центральной ямке первые функционально зрелые фоторецепторы в ограниченной небольшой области появляются на 7-е сутки, и централь-

ная часть сетчатки, куда проецируется латеральная часть поля зрения, оказывается заполненной фоторецепторами к 9-м суткам. Совпадение по времени этого явления с полученными данными о начале вовлечения зрения в оборонительное поведение подтверждает ранее высказанное предположение о том, что центральная область сетчатки обеспечивает, по крайней мере в гнездовом периоде, оборонительное поведение птенцов [5, 6]. Это предположение подтверждается также и работой К. Денга и Л. Роджерс [12], показавших, что при разрушении эктостриатума, обеспечивающего функционирование латерального зрения [27] и, следовательно, связанного с центральной областью сетчатки, у птенцов нарушается агрессивное поведение.

Выше указывалось, что среди депривированных птенцов было два выводка, изменения эффективности сигнала тревоги в которых отличались от динамики как нормально развивающихся, так и у остальных зрительно депривированных птенцов. Поскольку оборонительное поведение на ранних этапах его развития тесно связано с пищевой мотивацией [9], можно было предположить, что нетипичное поведение птенцов в двух депривированных выводках определялось меньшим уровнем пищевой мотивации. Косвенным показателем этого уровня может служить изменение массы тела птенцов. Сравнение массы тела птенцов из контрольных и двух групп депривированных выводков не выявило значительных различий. Массы тел птенцов двух групп депривированных выводков между собой значимо не различались. В связи с этим можно считать, что количество получаемой пищи и, следовательно, уровень пищевой мотивации у птенцов во всех группах был примерно равным и, следовательно, не мог играть решающую роль в повышении эффективности оборонительного поведения. Однако мы заметили, что взрослые птицы в этих выводках были чрезвычайно пугливыми, и сигнал тревоги звучал гораздо чаще, чем в других выводках. Возможно, высокая частота исполнения сигнала тревоги приводит к увеличению эффективности оборонительного поведения, восполняя дефицит зрительной афферентации.

В литературе имеется много сведений о взаимном влиянии слуховой и зрительной афферентации. Имеются данные об изменениях структуры песни при модификации зрительного опыта молодых птиц [30]. При обучении певчих птиц песне обогащение зрительной среды приводит в дальнейшем к более активному исполнению песни [18]. У совы с модифицированным зрительным опытом при локализации звука изменяются настройки слуховых нейронов [19, 25]. В нашей работе показано, что подавление пищевых реакций ритмически организованными тональными посылками и сигналом тревоги у нормально развивающихся

птенцов к концу гнездового периода достоверно различается, в то время как у зрительно депривированных птенцов эти сигналы подавляют пищевые реакции практически в равной степени. Эти данные наводят на мысль о том, что различение акустических сигналов также является процессом, зависимым от зрительного опыта.

ВЫВОДЫ

1. Зрительная афферентация является необходимым компонентом для формирования у незрелорождающихся птенцов позы затаивания.

2. В отсутствие адекватной зрительной афферентации эффективность подавления пищевых реакций видоспецифическим акустическим сигналом тревоги, как правило, значительно ниже, чем у нормально развивающихся птенцов.

3. Зрительно депривированные птенцы оказываются неспособными отличать видоспецифический сигнал тревоги от других ритмически организованных сигналов, даже в случае достаточно эффективного подавления им пищевых реакций.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 04-04-48920).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров Л.И., Корнеева Е.В., Голубева Т.Б. Рост селективности оборонительного поведения в онтогенезе птенцов мухоловки-пеструшки // Журн. высш. нерв. деят. 2001. Т. 51. № 1. С. 110–113.
2. Александров Л.И., Корнеева Е.В. Две стадии формирования раннего оборонительного поведения у незрелорождающихся птенцов // XVIII съезд общества им. И.П.Павлова. Тезисы докладов. Казань: ГЭОТАР-МЕД, 2001. С. 7.
3. Анохин П.К. Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина, 1975. 444 с.
4. Батуев А.С. Высшие интегративные системы мозга. Л.: Наука, 1981. 255 с.
5. Голубева Т.Б., Зуева Л.В., Корнеева Е.В., Хохлова Т.В. Развитие фоторецепторных клеток сетчатки и нейронов Wulst у птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 2001. В.28. С. 188–202.
6. Зуева Л. В., Голубева Т. Б., Керов В., Зуев А. В. Гетерохронное созревание сетчатки мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* // Журн. эволюц. биологии и физиологии. 2003. Т. 39. № 6. С. 587–592.
7. Пигарева М.Л., Воробьева А.Д. Опережающее появление поведенческих реакций у сенсорно депривированных крысят // Журн. высш. нерв. деят. 1994. Т. 44. № 2. С. 985–992.
8. Хаютин С.Н., Дмитриева Л.П. Организация естественного поведения птенцов. М.: Наука, 1981. 135 с.

9. Хаютин С.Н., Дмитриева Л.П. Организация раннего видоспецифического поведения. М.: Наука, 1991. 129 с.
10. Bagnoli P., Burkhalter A. Organization of the Afferent Projections to the Wulst in the pigeon // J. Comp. Neurol. 1983. V. 214. P. 103–113.
11. Banks R.C. Development of nestling white-crowned sparrow in central coastal California // Condor. 1959. V. 61. № 1. P.96–109.
12. Deng C., Rogers L.J. Differential contributions of the two visual pathways to functional lateralization in chicks // Behav. Brain Res. 1997. V. 87. P. 173–182.
13. Deng C., Wang B. Overlap of somatic and visual response areas in the Wulst of pigeon // Brain Res. 1992. V. 582. P. 320–322.
14. Deng C., Wang B. Convergence of somatic and visual afferent impulses in the Wulst of pigeon // Exp. Brain Res. 1993. V. 96. P. 287–290.
15. Duhamel J.R., Colby C.L., Goldberg M.E. Congruent representations of visual and somatosensory space in single neurons of monkey ventral intraparietal cortex (area VIP) // Brain and Space / Ed. Paillard J. N. Y: Oxford Univ. Press, 1991. P. 223–236.
16. Gottlieb G. Roles of early experience in species specific perceptual development // Development of Perception / Ed. Aslin R.N. et.al. N.Y.: Acad. Press, 1981. V. 1. P. 5–44.
17. Graziano M.S., Yap G.S., Gross C.G. Coding of visual space by premotor neurons // Science. 1994. V. 266. P. 1054–1057.
18. Hultsch H., Schleuss F., Todt D. Auditory-visual stimulus pairing enhances perceptual learning in a songbird // Anim. Behav. 1999. V. 58. P.143–149.
19. Hyde P.S., Knudsen E.I. A topographic instructive signal guides the adjustment of the auditory space map in the optic tectum // J. Neurosci. 2001. V. 21(21). P. 8586–8593.
20. Martin G.R. The eye of passeriform bird, the European starling (*Sturnus vulgaris*): eye movement amplitude, visual fields and schematic optics // J. Comp. Physiol. 1998. V. 174. P. 787–793.
21. Martin G.R., Katzir G. Visual fields, foraging and binocularity in birds // Proc.22 Int. Ornithol. Congr. / Ed. Adams N.L., Slotow R.H. Durban, 1999. P. 2711–2728.
22. Meredith M.A., Stein B.E. Visual, auditory and somatosensory convergence on cells in superior colliculus results in multisensory integration // J. Neurophysiol. 1986. V. 56. P. 640–662.
23. Miller D.B. Alarm call responsivity of mallard ducklings. I. The acoustical boundary between behavioral inhibition and excitation // Dev. Psychobiol. 1983. V. 16. № 3. P. 185–194.
24. Miller D.B. Alarm call responsivity of mallard ducklings. II. Perceptual specificity along an acoustical dimension affecting behavioral inhibition // Ibid. 1983. V. 16. № 3. P. 195–205.
25. Miller G.L., Knudsen E.I. Early visual experience shapes the representation of auditory space in the forebrain gaze fields of the barn owl // J. Neurosci. 1999. V. 19. № 6. P. 2326–2336.
26. Nice M.M. Studies in the life-history of the song sparrow // Trans. Linnean Soc. N.Y. 1943. V. 6. № 1. P. 1–328.
27. Pettigrew J.D. The evolution of binocular vision // Visual Neuroscience. London: Cambridge Univ. Press, 1986. P. 208–222.
28. Rowan M.K. The breeding biology and behaviour of the red-winged starling // Ibid. 1955. V. 97. № 4. P. 663–705.
29. Stein B.E. Neural mechanisms for synthesizing sensory information and producing adaptive behaviors // Exp. Brain Res. 1998. V. 123. P. 124–135.
30. West M.J., King A.P. Female visual displays affect the development of male song in the cowbird // Nature. 1988. V. 334. № 6179. P. 244–246.