

РЕШЕНИЕ ТЕСТА РЕВЕША-КРУШИНСКОГО ЖИВОТНЫМИ РАЗНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП

© М. Г. Плескачева, З. А. Зорина

Кафедра высшей нервной деятельности
Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия
E-mail: mpleskacheva@yandex.ru

Резюме

Проведено сравнение поведения крыс, врановых птиц и обезьян разных видов при выполнении ими теста Ревеша-Крушинского (ТРК), разработанного Л. В. Крушинским для оценки способности человека к улавливанию правила дискретного перемещения скрытого целевого объекта. ТРК был введен как дополнение к тесту на экстраполяцию направления движения приманки, видимой только на начальном отрезке пути, и близок к тестам Пиаже (стадия 6), оценивающим способность к мысленному представлению и определению местоположения движущегося скрывающегося объекта. Во время ТРК приманку скрыто от животных помещали под один из 12 цилиндров, выставленных в ряд, каждый раз она находилась на новом месте, рядом с тем, где была в предыдущий раз. При 1-м предъявлении теста — под 1-й цилиндр, при 2-м — под 2-й и так далее до 12-го предъявления. Животных тестировали однократно. Показано, что они не улавливали необходимого для успешного решения правила перемещения приманки, направления и шаг ее перестановки в каждом предъявлении. Только некоторые из них решали ТРК, находили приманку и 3 и более раз подряд безошибочно или с одной ошибкой. Тем не менее у всех групп число ошибок было ниже, чем в модельной ситуации случайного поиска. Такая оптимизация была следствием универсальной для всех групп стратегии поиска в тех местах, где приманка была недавно найдена. При сходном числе ошибок крысы, птицы и обезьяны по-разному осуществляли поиск. Крысы искали приманку главным образом среди цилиндров, где ранее ее находили, тогда как обезьяны и птицы часто первыми выбирали новые цилиндры, расположенные рядом с целевым, что предполагает наличие, в слабой степени, элементов прогнозирования. Для всех групп животных ТРК оказался труднее и теста на экстраполяцию, и теста Пиаже.

Ключевые слова: рассудочная деятельность, пространственное поведение, когнитивная деятельность, пространственная память, приматы, врановые птицы, крысы.

Изучение сложных форм поведения невозможно без сравнительных исследований способностей животных разных систематических групп, различающихся по уровню развития мозга. Тесты, позволяющие проводить такие сравнения, немногочисленны из-за ограничивающих их использование видоспецифических особенностей поведения животных. Это обстоятельство требует разработки универсальных экспериментальных процедур.

Примером удачной универсальной методики может служить разработанный и примененный Л. В. Крушинским [1, 2] для животных разного уровня филогенетического развития тест на способность к экстраполяции. Способность к улавливанию направления перемещения скрывающегося из поля зрения корма и экстраполяция этой пространственной информации за пределы зоны видимости давала животному возможность планировать кратчайший путь при поиске при-

манки. Тест позволил оценить степень развития сложной когнитивной функции — элементарной рассудочной деятельности у представителей всех 5 классов позвоночных.

Эксперименты выявили высокий уровень элементарной рассудочной деятельности у врановых птиц и представителей отряда хищных млекопитающих. В то же время птицы других систематических групп (куры, утки, голуби, хищные птицы), так же как и лабораторные мыши и крысы, были неспособны к экстремному выполнению задачи на экстраполяцию или же, как крысы пасюки, демонстрировали эту способность только при первом предъявлении теста.

Разработанная Д. Олтоном [3] для крыс методика тестирования пространственной памяти в радиальном лабиринте оказалась в достаточной степени универсальной, что позволило использовать ее для оценки когнитивных способностей животных разных система-

тических групп ([4—6]; см. также обзор по птицам [7]). Врановые птицы и в этом случае успешнее голубей, кур и гусей [6—9] обучались искать приманку в гигантском радиальном лабиринте. Американские виды врановых птиц хорошо обучались и в его «аналогах» [10—11]. Показатели обучения в гигантском радиальном лабиринте серых ворон и крыс Вистар были одинаково высоки [6, 8].

Более сложная пространственная задача — тест Ревеша-Крушинского (ТРК). В этом тесте животные ищут приманку, которую экспериментатор скрыто от них помещает под один из непрозрачных цилиндров, расположенных в ряд. При каждом предъявлении ряда («попытке») корм находится лишь в одном, новом месте, соседнем с тем, где он был ранее. Успешное выполнение задачи возможно только при улавливании животными закономерности смены местонахождения корма и формировании правила поиска, основанного на интегрированной информации о недавнем местонахождении приманки, шаге и направлении ее предыдущих перемещений. Оценивается способность к экстремному решению теста, предъявляемого животным впервые, предварительно проводится лишь их ознакомление с цилиндром и выработка навыка его опрокидывания для получения приманки.

Необходимо отметить, что ТРК и два предыдущих имеют как сходные, так и отличающиеся свойства. Так же как и в тесте на экстраполяцию, для оптимального решения теста необходимо прогнозирование будущего расположения приманки, исходя из начальной информации о направлении ее перемещения. Однако в отличие от экспериментов на способность к экстраполяции, где животное видит реально непрерывное передвижение приманки, в ТРК экспериментатор скрыто от животного и дискретно меняет ее положение в ряду кормушек по определенному правилу. Как и в радиальном лабиринте, для успешного выполнения требуется хорошая рабочая пространственная память, необходимая для запоминания текущего положения кормушки. Win-shift («выиграл-перейди») стратегия ее поиска [3, 12] могла бы способствовать выполнению теста, так как приманку перемещают каждый раз в новое место. В отличие от экспериментов в лабиринте, в которых приманка в начале опыта есть в каждом из рукавов, в данном случае она каждый раз имеется только в одном из 12 близко расположенных друг к другу потенциальных мест.

Идея задачи на определение закономерности перемещения приманки по ряду позиций впервые была реализована на обезьянах Г. Ревешем [13]. В 1980-е гг. Л. В. Крушинский [14] независимо от Ревеша ввел этот тест для оценки невербального мышления у человека. Опыты на людях показали, что многие из них, хотя и не все, быстро улавливают закономерность ее перемещения и далее действуют безошибочно. Способность к такому решению формируется в процессе онтогенеза постепенно, появляясь у 6-летних детей, и достигает характерного для взрослых уровня у 15-летних [14].

Позднее были проведены эксперименты на врановых птицах [15—16] и обезьянах [17], а также на кры-

сах разных линий [18—19]. Установлено, что в отличие от человека ни один из изученных видов животных не способен к точному решению этого теста, к полному улавливанию правила, лежащего в его основе. Не менее трех подряд обнаружений приманки (безошибочно или с одной ошибкой) встречаются лишь в единичных случаях, тем не менее у многих особей каждого вида обнаружена тенденция к оптимизации поиска, число ошибок у них достоверно ниже возможного при «случайном блуждании» [16].

Для экспериментов с крысами была разработана программа подсчета и оценки допускаемых ошибок, позволившая выявить из множества параметров ключевые характеристики их поведения при решении данного теста. В первых кратких публикациях о способности птиц и приматов к решению ТРК [15—17] мы не ставили задачи подробного анализа их поведения. Обработка по единой программе исходных данных (последовательности выбора животного цилиндра при каждом предъявлении задачи) дает возможность детально оценить и сравнить способности разных групп животных.

Это послужило поводом заново пересмотреть полученные ранее результаты. Другая причина, побудившая нас вернуться к исходным архивным данным, это возросший в последние годы интерес исследователей когнитивной деятельности к изучению способности животных к формированию динамических пространственных представлений [20]. Эти способности оценивают в тестах, для успешного решения которых животным требуется определять, куда передвигаются скрываемые и перемещаемые экспериментатором объекты [21—24]. Эти исследования проводятся на основе идей Ж. Пиже [25] о ключевой роли в развитии когнитивных функций способности к мысленному представлению и реконструкции местоположения объекта, исчезающего из поля зрения («object remanence»). Выводы, полученные в этих экспериментах, во многом созвучны с представлениями Л. В. Крушинского [2] о способности животных к оперированию представлениями о физических свойствах внешнего мира и его эмпирическими законами.

Цель данного исследования — сравнить способности животных разных систематических групп к выполнению ТРК; выяснить, что лежит в основе способности высокоорганизованных представителей птиц и млекопитающих (врановых птиц и приматов) к экстремной оптимизации поиска скрытой приманки. Проверить, отличаются ли применяемые ими стратегии поведения от описанных у крыс, и какова степень их сходства у животных со столь разным уровнем структурно-функциональной организации мозга.

Материал и методика

В работе проводили сравнительную разностороннюю оценку ранее полученных данных о способности крыс, врановых птиц и обезьян к решению ТРК (табл. 1). Показатели крыс пасюков ($n = 24$) и Вистар ($n = 16$) практически не различались, и для упрощения обсуждения мы рассматриваем их без разделения по линиям. В ряде случаев отмечали осо-

Таблица 1

Исследуемые группы животных			
Группа	Вид	Пол и возраст	N
Крысы, n = 40	Пасюк <i>Rattus norvegicus</i>	♂♂, 6—7 мес	24
	Вистар <i>Rattus norvegicus</i>	♂♂, 6—7 мес	16
Врановые птицы, n = 44	Серая ворона <i>Corvus cornix</i>	?, от 1 до 3 лет	26
	Галка <i>Corvus monedula</i>	?, от 1 до 3 лет	8
	Грач <i>Corvus frugilegus</i>	?, от 1 до 3 лет	5
	Сорока <i>Pica pica</i>	?, от 1 до 3 лет	3
	Обыкновенная сойка <i>Garrulus glandarius</i>	?, от 1 до 3 лет	2
Обезьяны, n = 22	Орангутан <i>Pongo pygmaeus</i>	2 ♂ 12 и 16 лет и 2 ♀ 5 и 14 лет	4
	Обыкновенная горилла <i>Gorilla gorilla</i>	♂ 10 лет и ♀ 12 лет	2
	Макак резус <i>Macaca mulatta</i>	1 ♂ и 3 ♀	4
	Магот <i>Macaca sylvana</i>	♂	1
	Макак мавр <i>Macaca maurus</i>	♂ и ♀	2
	Черный макак <i>Macaca nigra</i>	♂ 10 лет и ♀ 8 лет	2
	Павиан анубис <i>Papio anubis</i>	2 ♀, 6 и 8 лет	2
	Зеленая мартышка <i>Chlorocebus aethiops</i>	♂ и ♀	2
	Большая белonosая мартышка <i>Cercopithecus nictitans</i>	♂ 18 лет	1
	Дымчатый мангобей <i>Cercocebus atys</i>	♀ 8 лет	1
	Бурый (?) капуцин <i>Cebus apella</i> (?)	♂ 4—5 лет	1

бенности поведения разных видов врановых и обезьян, однако оценить в полной мере их видовые характеристики не было возможности из-за небольшого количества животных в группах.

Единая процедура тестирования у животных разных групп различалась по некоторым частным признакам в связи с видовой спецификой объекта исследований (размеры животного, тип приманки, размер скрывающих ее цилиндров). Общим для всех было то, что животные должны были найти корм под одним из 12 цилиндров, выставленных в ряд на равном расстоянии друг от друга. В соответствии с правилом теста каждый раз приманку, скрыто от животного, помещали под новый цилиндр, соседний с тем, где она была в предыдущий раз. В первый раз приманка была под первым, при втором предъявлении — под вторым, затем — под третьим и так далее, до двенадцатого, когда приманку помещали под двенадцатый цилиндр. Таким образом, после обнаружения приманки в первых двух предъявлениях животные получали информацию о закономерности ее дальнейшего перемещения — подкрепляемая в данном предъявлении позиция определялась предыдущим местом нахождения приманки, а также направлением и шагом ее перемещения. В качестве приманки для обезьян использовали кусочки фруктов, для врановых — личинки мучного хрущака, для крыс — семена подсолнечника.

Методики опытов на крысах и врановых птицах были подробно описаны ранее [16, 18—19], тогда как результаты решения ТРК обезьянами опубликованы лишь в кратких тезисах [17]. В связи с этим особенности их тестирования будут рассмотрены подробнее.

Эксперименты на обезьянах проводили А. Н. Гражданкина и Н. П. Попова под руководством Л. В. Крушинского в помещениях Московского зоопарка.

Экспериментатор, которого хорошо знали обезьяны, во время опыта находился перед клеткой с обезьяной, отделенной от нее столом, на котором он расставлял в ряд 12 цилиндров (непрозрачные пластмассовые стаканы) на небольшом расстоянии друг от друга. Обезьяны предварительно были приучены их приподнимать, чтобы достать приманку.

Во время опыта животным позволяли открывать цилиндры до тех пор, пока они не находили корм. После этого обезьяну отгораживали от экспериментального стола непрозрачным экраном и вне поля ее зрения новую порцию приманки прятали под новый цилиндр, соседний с тем, где она находилась в прошлый раз.

Такая же процедура применялась и в опытах с врановыми. В экспериментах с крысами и врановыми при каждом предъявлении теста их выпускали из стартовой непрозрачной камеры, куда и возвращали после нахождения и поедания приманки. Чтобы исключить ориентацию крыс по запаху, корм подводили под цилиндр только тогда, когда животное его открывало (подробнее см. [18]).

В качестве ключевых показателей поведения были выбраны следующие:

1. Общее число цилиндров, открытых животным при поиске приманки во всех 10 предъявлениях задачи (с 3-го по 12-е, первые два предъявления рассматривали как информативные) — **сумма ошибок (СО)**. Ранее проведенный Р. М. Салимовым [16] расчет вероятностей случайного совершения СО разной величины показал, что значения, равные или меньшие 46, могут свидетельствовать об оптимизации поискового поведения данной особи, так как они достоверно ниже минимальных значений, возможных при «случайном блуждании» ($p < 0.05$).

2. **Доля выборов цилиндров, где приманка была ранее**, в процентах от общего числа ошибочных выборов (тактика возврата к местам прежнего нахождения приманки).

3. **Ошибка первого выбора (ОПВ)** — показатель, характеризующий точность поиска. Удаленность первого выбранного животного цилиндра от целевого (в каждом из предъявлений с 3-го по 12-е) вычисляли по разнице (без учета знака) между номерами позиций выбранного и целевого цилиндра.

Значение ОПВ оценивали в двух «зонах» ряда цилиндров — в новой, где приманки еще не было, и в «прежней», где она находилась ранее. При точном выборе ОПВ = 0. Для каждого животного также подсчитывали усредненные по предъявлениям (с 3-го по 12-е, исключая нулевые значения)

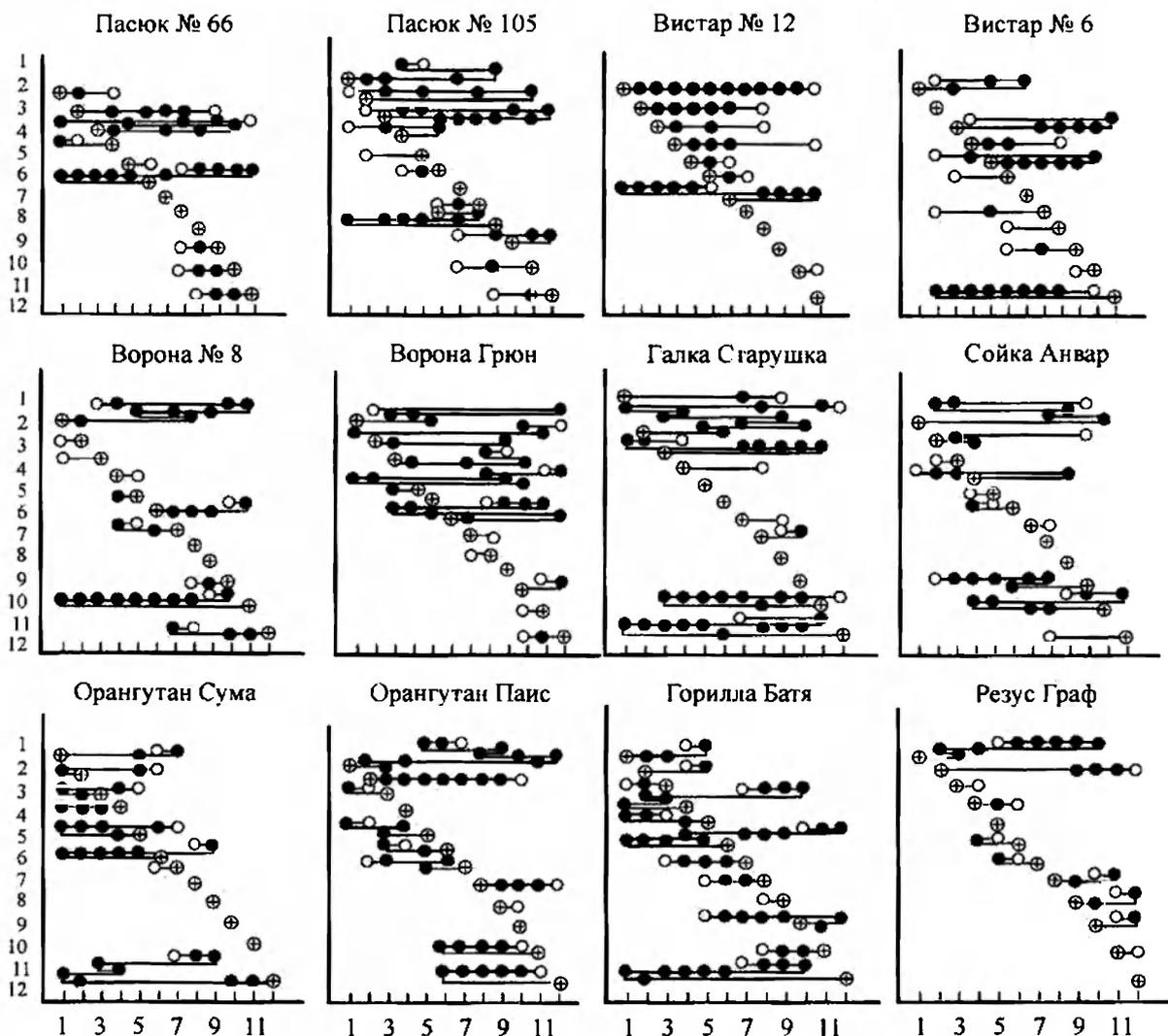


Рис. 1. Примеры индивидуальных «схем решения» животными теста Ревеша-Крушинского.

По оси абсцисс — номера цилиндра в ряду, по оси ординат — номер предъявления теста. Кружками обозначены выборы животного, белыми — первый выбор, черными — последующие, последний выбор целевого цилиндра отмечен крестиком. Все, кроме гориллы, — представители «лучшей» группы ($CO < 46$). См. также рис. 5.

значения ОПВ, а также отдельно — аналогичные показатели по каждой из зон.

4. **Доля стереотипных выборов** — суммарное количество выборов соседних цилиндров, трех и более подряд, в процентах от общего числа выборов при предъявлениях с 3-го по 12-е.

5. **Показатель направления поиска.** Для этих же предъявлений оценивали, в каком направлении (от 1-го ко 2-му выбранному цилиндру) животные осуществляли поиск — к целевому цилиндру или от него. Для каждой особи вычисляли долю выборов, направленных к целевому цилиндру, в процентах от общего числа выборов (к цели и от нее). Кроме того, этот же показатель оценивали отдельно для новой и «прежней» зон.

Индивидуальные показатели вычисляли при помощи разработанной нами ранее программы «Revesz» [18—19] и сравнивали с параметрами «случайного поиска». Ситуацию случайного поиска «целевого» числа, аналогичную поиску приманки в ТРК, моделировали, генерируя случайные неповторяющиеся числа от 1 до 12 с помощью нашей («случайный поиск 1») и другой программы (SuperCool Random Number Generator, версия 1.04. Build 8, ©CUI WEI, 2000

<http://www.supercoolbookmark.com/random/index.html>, «случайный поиск 2»).

Достоверность различий между группами оценивали с помощью программы Statistica 6.0. Для большинства показателей использовали стандартные методы параметрической статистики (t-критерий Стьюдента и дисперсионный анализ). Для сравнения значений величин ОПВ по группам использовали непараметрический критерий Манна-Уитни.

Результаты

Только отдельные особи разных видов (рис. 1) достигали критерия решения теста [не менее трех подряд обнаружений приманки безошибочно (ОПВ = 0), или с одной ошибкой (ОПВ = 1)]. Т. е. в целом животные не были способны уловить точное правило поиска целевого цилиндра. Суммарно по группам доля безошибочных выборов у крыс (10.5%), птиц (11.1%) и обезьян (12.7%) лишь незначительно превышала случайный уровень (8.6—9.6%).

Таблица 2

Средние значения показателей (\pm ошибка средней) выполнения теста Ревеша-Крушинского у животных разных групп

Группа	Крысы	Врановыс	Обезьяны	«Случ. поиск 1»	«Случ. поиск 2»
<i>n</i>	40	44	22	35	37
Сумм. ошибка СО	52.05 \pm 1.72***###	55.57 \pm 1.64***###	55.68 \pm 2.84***###	68.66 \pm 1.39	68.24 \pm 1.79
Сумм. ошибка СО (мин-макс)	32—75	34—83	26—79	47—91	50—104
Доля выборов в «прежней» зоне (%)	71.33 \pm 2.8***###	74.46 \pm 2.55***###	69.92 \pm 4.49**#	57.37 \pm 0.79	58.53 \pm 1.32
Ошибка 1-го выбора в «прежней» зоне	3.16 \pm 0.20***###	3.32 \pm 0.18***###	3.54 \pm 0.28***#	4.85 \pm 0.20	4.40 \pm 0.24
Ошибка 1-го выбора в новой зоне	3.46 \pm 0.21	3.21 \pm 0.22	2.72 \pm 0.19***#	3.76 \pm 0.16	3.49 \pm 0.21
Ошибка 1-го выбора	3.44 \pm 0.15***###	3.49 \pm 0.14***#	3.40 \pm 0.22***#	4.33 \pm 0.15	3.99 \pm 0.12

Примечание. Отличия показателей групп и «случайного поиска 1» (t-критерий Стьюдента, ** — $p < 0.01$, *** — $p < 0.001$), а также «случайного поиска 2» (# — $p < 0.05$, ## — $p < 0.01$, ### — $p < 0.001$) достоверны.

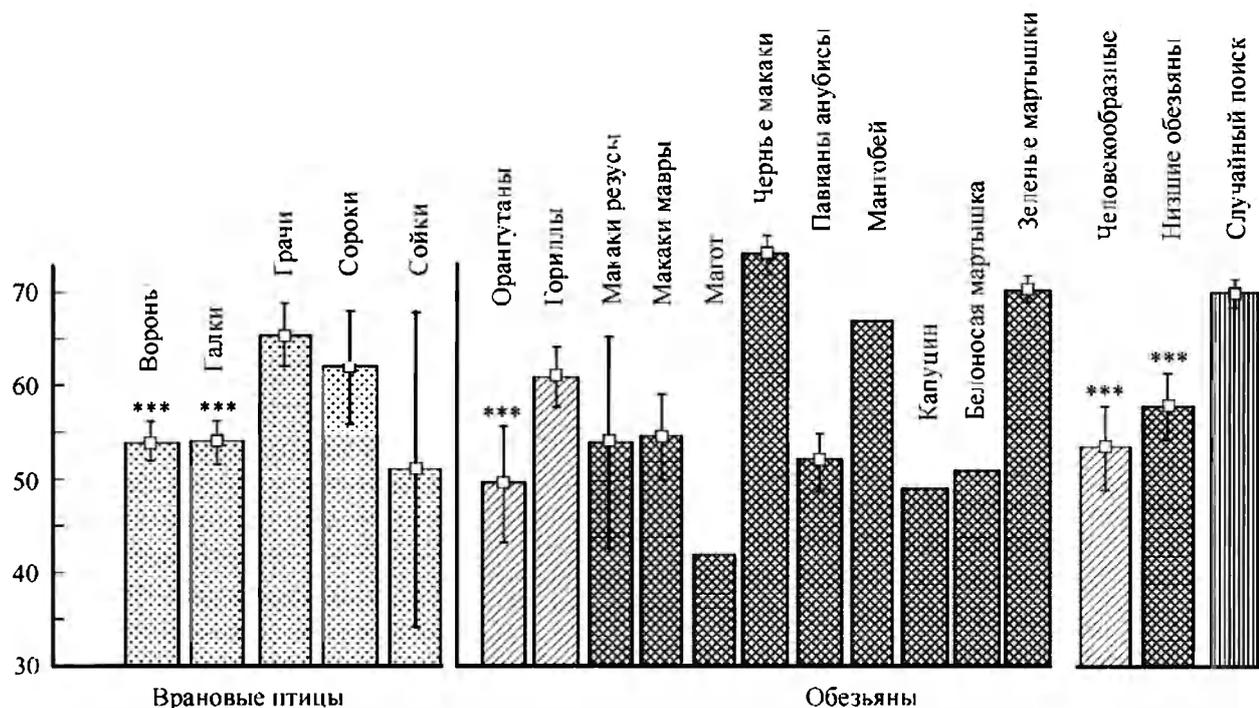
Чтобы проверить, способны ли животные всех исследуемых групп оптимизировать поиск приманки, использовали следующий ряд показателей.

Суммарное число ошибок (СО), совершенных в процессе решения теста животными каждой из изученных групп, ниже, чем предсказывают программы, имитирующие случайный поиск (табл. 2). Необходимо отметить, что этот показатель практически одинаков у крыс, врановых птиц и приматов.

У врановых обнаружена заметная вариабельность показателя СО, как индивидуальная, так и по видам. Достоверно значимые отличия от случайного уровня

выявлены только у ворон и галок (рис. 2). Наибольшее число ошибок делали грачи, их показатели достоверно превышали значения ворон [$t(29) = 2.24$, $p < 0.04$] и галок [$t(11) = 2.93$, $p < 0.02$]. Доля точных выборов варьировала от 14 (галки) до 6—8 % у сорок, соек и грачей, у ворон она составляла 11 %.

Вариабельность показателя СО высока и у обезьян, но малочисленность групп (от 1 до 4 особей каждого вида) не дает возможности в полной мере сравнивать показатели разных видов. Анализ СО у объединенных групп высших и низших обезьян позволяет говорить о том, что оптимизацию поиска наблюдали и у тех и у

Рис. 2. Показатели успешности поиска у птиц и обезьян разных видов (среднее \pm ошибка средней).

По оси ординат — суммарное число ошибок (СО). Показатели групп достоверны, по t-критерию Стьюдента, отличаются от уровня «случайного поиска» (***, $p < 0.001$).

других (рис. 2). Достоверных различий между этими группами, так же как и особенностей объединенной подгруппы (обезьян рода *Macaca* sp.), в том числе и с учетом пола приматов, не обнаружено.

Необходимо отметить, что у крыс, врановых и обезьян в отличие от «случайного поиска» число ошибок изменялось по мере предъявления теста. Дисперсионный двухфакторный анализ количества ошибок в каждом из 10 предъявлений (с 3-го по 12-е) у этих трех групп животных выявил только эффект номера предъявления [$F_{(9)} = 6.4, p < 0.001$], различий по группам и взаимодействия факторов не обнаружено. Количество ошибок снижалось к 4—5-му предъявлению до уровня в среднем около 4.5, после чего увеличивалось, достигая максимума, соответствующего случайному уровню 6.5, при 11—12-м предъявлении.

Анализ частоты всех выборов цилиндров в новой и «прежней» зоне показал, что животные запоминали местоположение приманки и снова искали ее там, где ранее уже находили. Об этом свидетельствует статистически значимое предпочтение таких выборов. Это обнаружено у крыс, птиц и обезьян (в меньшей степени у низших, см. ниже) (табл. 2). Однако ни в одной группе не обнаружено корреляций показателей СО и доли всех выборов цилиндров в «прежней» зоне. У серых ворон такие реакции составили в среднем 75 % (превышение случайного уровня 57 % достоверно при $p < 0.001$), у галок — 72 % ($p < 0.001$), грачей — 78 % ($p < 0.001$), сорок — 66 % ($p < 0.005$), а у соек — 86 %. Орангутаны предпочитали места, где корм был найден ранее, в 84 % случаев, гориллы — в 74 % (разница видов недостоверна, в обоих случаях превышение случайного уровня достоверно, $p < 0.001$). Для низших обезьян этот показатель составлял 66 %, что несколько превышало случайный уровень ($p < 0.05$). Разница показателей человекообразных и низших обезьян статистически недостоверна. Необходимо отметить очень низкие (менее 40 %) значения этого показателя у двух макаков-резусов и у одного павиана, в то же время частота выборов в «прежней» зоне у двух макаков манров и у мартышек (белоносой и зеленой) превышала 80 %. Самки и самцы обезьян по этому показателю не различались.

Анализ точности первого выбора по показателю ОПВ (см. выше) и по частоте встречности ошибок разной величины позволил выявить ряд существенных фактов.

В связи с различной успешностью поиска в начале и в конце теста анализ ошибок ОПВ провели в первой (с 3-го по 6-е предъявление ряда цилиндров) и второй его фазе (с 7-го по 12-е предъявление).

В первой фазе опыта крысы и врановые часто начинали выбор с цилиндров, где корм был ранее. Такие реакции составляли соответственно 43 и 45 % от всех выборов, что достоверно отличалось от уровня «случайного поиска» 30 % ($p < 0.001$ в обоих случаях). При этом у крыс 42 % из них — это выборы цилиндра, где корм был найден только что, в предыдущей попытке. Врановые избегали таких выборов и чаще искали корм там, где он был еще раньше (ОВП = 2). В «прежней» зоне только у крыс величины ошибок были ниже слу-

чайного уровня (здесь и далее оценка по критерию Манна-Уитни, $Z = 2.53, p < 0.02$) и показателей врановых ($Z = 2.05, p < 0.04$). Т. е. хотя и крысы, и врановые начинали поиск с тех цилиндров, где корм был ранее, выбор крыс был точнее, ближе к цели. Такие различия крыс и обезьян не достигали статистически значимого уровня ($p = 0.09$). В отличие от крыс и врановых птиц у обезьян не обнаружено при первом выборе цилиндра предпочтения какой-либо из зон, новой или «прежней». Однако в новой зоне их выбор был точнее, доля значений ОПВ от 0 до 2 составляла 61 %, что выше, чем при «случайном поиске» (31 %, $p < 0.005$). У врановых этот показатель (46 %) также был несколько выше случайного уровня ($p < 0.05$). У крыс такие ответы отмечены в 40 % случаев. Только у обезьян величины ОПВ в новой зоне были достоверно ниже случайного уровня ($Z = 3.02, p < 0.003$).

Во второй фазе эксперимента, когда приманка была уже найдена в 6 цилиндрах ряда, различия групп по предпочтениям первого выбора нивелировались. Все животные в 75—77 % случаев начинали поиск приманки с мест, где находили ее ранее, что лишь незначительно превышало случайный уровень 69 % ($p < 0.2$). Оптимизация поиска в этом случае у всех групп достигалась за счет избегания выборов удаленных от цели цилиндров. В «прежней» зоне доля значений ОПВ от 4 и более у крыс (48 %, $p < 0.002$) и врановых (51 %, $p < 0.005$) была ниже случайного 65 % уровня. У обезьян такие выборы встречались в 54 % случаев. Величины ОПВ в «прежней» зоне не различались в разных группах и были ниже случайного уровня и у крыс ($Z = 3.17, p < 0.002$), и у врановых ($Z = 2.79, p < 0.006$), и у обезьян ($Z = 2.14, p < 0.04$). В то же время в новой зоне врановые и обезьяны реже случайного уровня (38 %) выбирали цилиндры, далеко отстоящие от целевого (ОПВ ≥ 3), в 16 % ($p < 0.01$) и 15 % ($p < 0.05$) случаев соответственно. У крыс такие выборы составляли 22 %. Величины ОПВ при выборе новых цилиндров отличались от случайного уровня только у врановых ($Z = 2.34, p < 0.02$), у обезьян выявлена лишь аналогичная тенденция ($Z = 1.89, p < 0.06$).

Таким образом, во второй фазе эксперимента крысы не изменили стратегии поиска, они эффективно искали приманку только со стороны тех мест, где она была ранее. Врановые действовали успешнее, чем в первой фазе опыта, как в «прежней», так и в новой области. Обезьяны к концу эксперимента нередко меняли стратегию с достаточно точного выбора в новых местах, на поиск приманки на прежнем месте, не столь точный, как у врановых и крыс.

Для оценки индивидуальных и видовых особенностей для каждого животного рассчитывали усредненные по предъявлениям с 3-го по 12-е значения ОПВ отдельно для «прежней» и новой зон. Отметим, что в «прежней» зоне показатели групп сходны и достоверно отличаются от уровня «случайного поиска» (табл. 2). В то же время только у обезьян точность первого выбора в новой зоне была значительно выше случайного уровня и показателей крыс ($p < 0.02$). Величины таких ошибок у врановых несколько выше, чем у обезьян и ниже, чем у крыс.

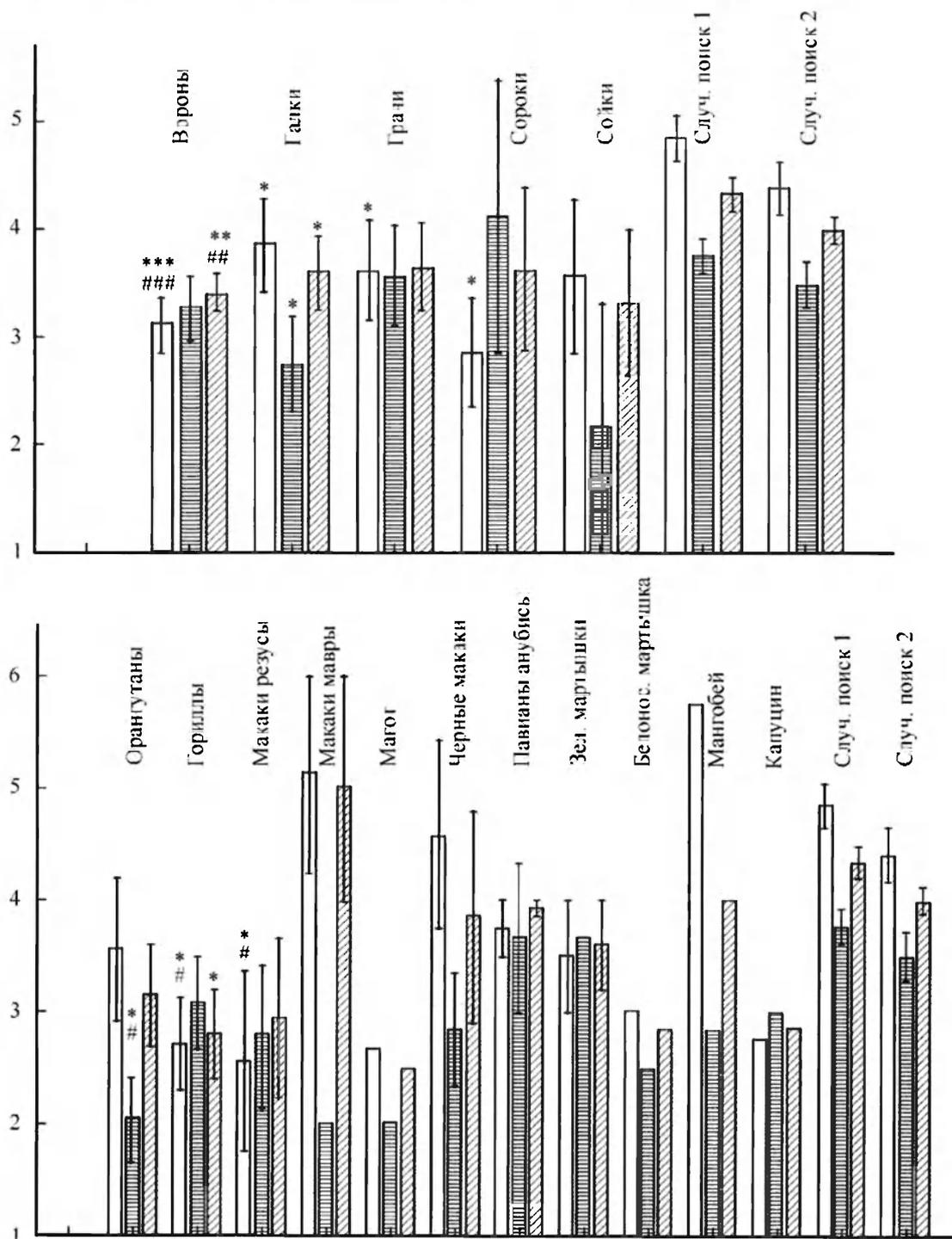


Рис. 3. Показатели (среднее \pm ошибка средней) ошибок первого выбора (ОПВ) у птиц (верхний график) и обезьян (нижний график).

Белые столбики — показатели ОПВ в «прежней» зоне, серые — в новой зоне, со штриховкой — показатель ОПВ без учета зон. По оси ординат — даны значения величины ошибки. Отличия показателей групп от «случайного поиска-1» достоверны при $p < 0.05$ (*) и $p < 0.001$ (***)
Отличия показателей групп от «случайного поиска-2» достоверны при $p < 0.05$ (#) и $p < 0.001$ (###).

Сравнение видов показало, что усредненные значения ОПВ для «прежней» зоны у серых ворон достоверно ниже случайных значений (рис. 3). У других видов птиц, за исключением соек, эти показатели были достоверно ниже случайных значений только при сравнении со «случайным поиском 1» (рис. 3). Значимые

различия между видами не обнаружены. При поиске в новой зоне наиболее точны были галки, но значимых межвидовых различий не найдено.

У обезьян наименьшие значения усредненных ОПВ для «прежней» зоны отмечены у горилл и макак резусов (рис. 3). В новой зоне наиболее точны были оран-

Таблица 3

Корреляции суммарного числа ошибок (СО) и показателей точности первого выбора (ОВП)

Показатель ошибки первого выбора	Крысы		Врановые		Обезьяны		«Случайный поиск 1»		«Случайный поиск 2»	
	<i>n</i> = 40		<i>n</i> = 44		<i>n</i> = 22		<i>n</i> = 35		<i>n</i> = 37	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
По всем зонам	0.45	0.005	0.51	0.001	0.52	0.020	0.12	0.50	0.05	0.77
В «прежней» зоне	0.52	0.001	0.35	0.020	0.57	0.006	0.08	0.63	0.08	0.65
В новой зоне	0.24	0.180	0.48	0.004	0.43	0.065	0.29	0.09	0.11	0.52

Примечание. *r* — коэффициент корреляции, жирным шрифтом выделены достоверные значения ($p < 0.05$ и ниже).

гутаны. Другие видовые различия невозможно оценить из-за малых выборок. Для объединенной группы макаков разных видов ($n = 9$) показаны более низкие по сравнению со случайным уровнем величины ОПВ для «прежней» ($p < 0.02$) и новой зон ($p < 0.005$, достоверно при сравнении со «случайным поиском 1»). Достоверных отличий этих групп от других не выявлено. У человекообразных обезьян средние величины ОПВ в «прежней» зоне составляли 3.28 ± 0.46 , у низших обезьян — 3.64 ± 0.35 (в обоих случаях достоверное отличие только относительно «случайного поиска 1», $p < 0.01$). В то же время в новой зоне эти значения у человекообразных обезьян были 2.39 ± 0.34 ($p < 0.01$ и $p < 0.05$ относительно «случайного поиска 1 и 2»), у низших обезьян — 2.87 ± 0.22 ($p < 0.01$, только относительно «случайного поиска 1»). Различия между человекообразными и низшими обезьянами не достоверны. Не обнаружено половых различий по значениям ОПВ у человекообразных обезьян, тогда как у низших эти особенности проявились: самцы были точнее самок. Небольшая разница отмечена по показателю в новой зоне: у самцов 2.22 ± 0.21 , у самок 3.43 ± 0.19 ($p < 0.002$). Аналогичная тенденция отмечена по ОПВ в «прежней» зоне (3.06 ± 0.42 и 4.1 ± 0.49 соответственно), меньше у самцов и величина ОПВ без учета зоны поиска: 2.93 ± 0.34 и 4.03 ± 0.35 ($p < 0.05$).

У всех групп животных обнаружена достоверная положительная корреляция индивидуальных усредненных значений ОПВ (без учета зон) и показателя СО, что свидетельствует о том, что точность первого выбора в значительной степени определяет успешность поиска у всех животных (табл. 3).

Аналогичная корреляция выявлена для выборов в зоне прежнего нахождения приманки (рис. 4, табл. 3). В то же время статистически значимая корреляция точности выбора в новой зоне и СО отмечена только у врановых. Сходную тенденцию наблюдали у обезьян. Слабее всего такая корреляция проявлялась у крыс, отличия от других групп не достоверны ($p > 0.2$). Необходимо отметить, что корреляции усредненных значений ОПВ для новой и «прежней» зоны не обнаружены, в том числе у врановых и обезьян. Этот факт позволяет предположить, что поиск в этих разных зонах осуществляется независимо. Точный поиск на прежних местах обычно не сопровождался точным подходом к новым цилиндрам при следующих предъявлениях теста, и наоборот.

Очевидно, что на выполнение теста могла влиять склонность животных к стереотипному выбору 3 и более соседних цилиндров одного за другим. Доля таких выборов составляла около 48 % у птиц и обезьян. Показатель стереотипности у крыс был несколько выше 56 % ($p < 0.08$). При «случайном поиске» такие выборы составили лишь 3 %.

Из птиц наибольшие значения стереотипии отмечены у грачей — 69.26 ± 3.94 , что достоверно превышает показатель ворон 45.95 ± 3.98 ($p < 0.02$). У галок он несколько выше, чем у ворон, и разница с показателями грачей не достигает значимого уровня (55.86 ± 4.73 , $p < 0.08$). Эти значения у соек и сорок составляли в среднем 38.97 ± 18.38 и 26.37 ± 16.22 . У антропоидов по сравнению с низшими обезьянами уровень стереотипии достоверно выше ($p < 0.01$): 68.0 ± 6.35 и 40.03 ± 5.59 соответственно. Однако корреляция долей стереотипных ответов и показателей СО у животных разных систематических групп не выявлена, за исключением грачей ($r = 0.96$, $p < 0.01$) и антропоидов ($r = 0.89$, $p < 0.02$). В обоих случаях такое поведение способствовало увеличению числа ошибок.

В ряде случаев отмечено, что после первого неточного выбора последующий животные совершали ближе к целевому цилиндру. Такая «коррекция» могла повысить эффективность поиска. Для оценки влияния этого фактора использовали показатель направления (без учета зон), оценивающий долю выборов в направлении «к цели». Доля правильного направления составила у крыс 70.77 ± 3.05 %, у птиц 63.09 ± 2.88 % и 56.44 ± 3.38 % у обезьян (отличия от крыс достоверно при $p < 0.005$). Обнаружено, что у крыс и врановых значение этого показателя достоверно коррелировало с величиной СО ($r = -0.36$, $p < 0.03$ и $r = -0.36$, $p < 0.02$ соответственно). Т. е. у этих животных в отличие от обезьян большая частота второго выбора в сторону целевого цилиндра способствовала успешности поиска.

Доля направления в сторону цели в «прежней» зоне составляла у животных около 60 % и не различалась по группам. В отличие от этого в новой зоне среднее значение доли правильного направления у обезьян (49.47 ± 7.87 %) было несколько ниже, чем у крыс (64.69 ± 6.25 %) и врановых (68.38 ± 5.55 %, $p = 0.054$). У врановых отмечена значимая корреляция со значениями СО и отдельно для выборов в «прежней» зоне ($r = -0.39$, $p < 0.01$).

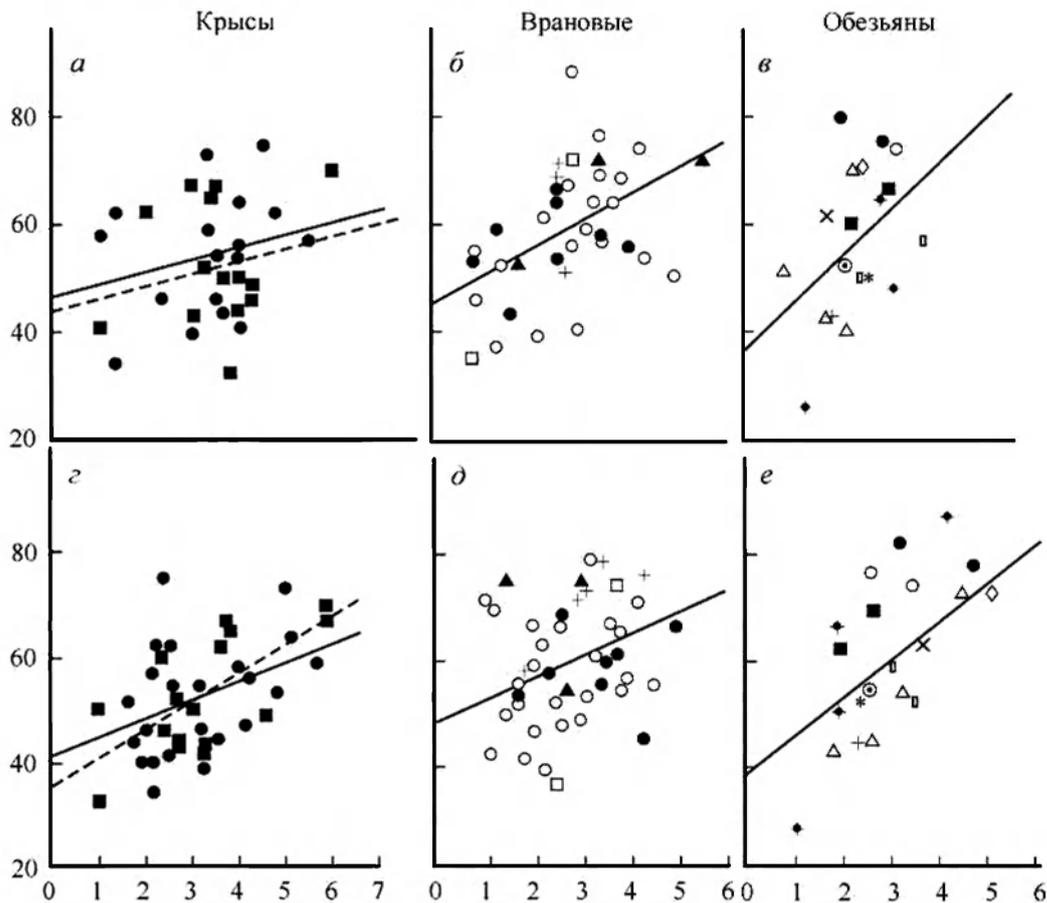


Рис. 4. Соотношение величины ошибки первого выбора (ОПВ) и успешности выполнения теста Ревеша-Крушинского у крыс (а, з), врановых птиц (б, д) и обезьян (в, е).

Графики рассеяния (по оси абсцисс — величина ошибки ОПВ, по оси ординат — суммарное число ошибок СО) и линии регрессии приведены отдельно для ОПВ в новой зоне — верхний ряд (а, б, в) и в «прежней» зоне — нижний ряд (з, д, е). Показатели крыс пасюков обозначены кружками и сплошной линией, крыс Вистар — квадратами и пунктирной линией. Врановые птицы: белые кружки — вороны, темные кружки — галки, крестики — грачи, темные треугольники — сороки, белые квадраты — сойки. Обезьяны: орангутаны — светлые треугольники, гориллы — темные квадраты, макаки резусы — темная точка с крестом, макаки мавры — символ «х», магот — крест, черные макаки — черные кружки, анубисы — светлые прямоугольники, зеленые мартышки — маленькие светлые кружки, слоновая мартышка — большой белый круг с темным центром, мангобей — светлый ромб, капуцин — звездочки.

Таким образом, успешность выполнения теста у крыс и врановых определяется не только точным первым выбором, но и поиском в направлении целевого цилиндра, тогда как у обезьян поиск велся по-иному, выбор у них, по-видимому, в меньшей степени, чем у крыс и ворон, определялся информацией о недавнем местонахождении приманки.

Возвращаясь к исходному показателю СО, напомним, что его значения, не превышающие 46, рассматривались как достоверно отличающиеся от уровня «случайного» блуждания (образцы индивидуальных «схем решения» представлены на рис. 1). Для оценки показателей ОПВ и направления поиска у таких животных и сравнения их с теми, что были у менее успешных особей, каждую из групп крыс, птиц и обезьян распределили на 3 подгруппы («лучшие» $CO \leq 46$, «средние» $46 < CO \leq 60$, «худшие» $CO > 60$). У обезьян группу лучших ($n = 5$, 23 %) составили 2 орангутана (самец и самка) и 3 макака — 2 резуса (самец и самка) и магот (самец). У врановых ($n = 9$, 20 %) в этой группе 7 ворон, галка и сойка. Наихудшие

показатели среди обезьян ($n = 9$, 41 %) отмечены у орангутана, гориллы (оба самцы), 2 макаков резусов (оба самки), 2 черных макаков обоего пола, мангобей (самка) и 2 зеленых мартышек (самец и самка). У врановых в эту группу ($n = 17$, 39 %) включены 8 ворон, 2 галки, 4 грача, 2 сороки и сойка. У крыс лучшую группу составили 16 (40 %), среднюю — 14 (35 %), худшую — 10 особей (25 %). Доля успешных крыс достоверно превышает долю успешных особей у врановых ($p < 0.05$).

У крыс успешность определяется главным образом более точным выбором мест, где приманка была ранс (рис. 5, а). Для «лучших» представителей врановых характерен более точный выбор в новой зоне (рис. 5, б). «Лучшие» представители обезьян точно осуществляют первый выбор как со стороны уже выбранных цилиндров, так и новых (рис. 5, в). Необходимо отметить, что менее успешные особи отличаются от них главным образом по низкой точности выбора в «прежней», а не в новой зоне (рис. 5, в). Во всех группах не было обнаружено различий «успешных» и «неуспешных» жи-

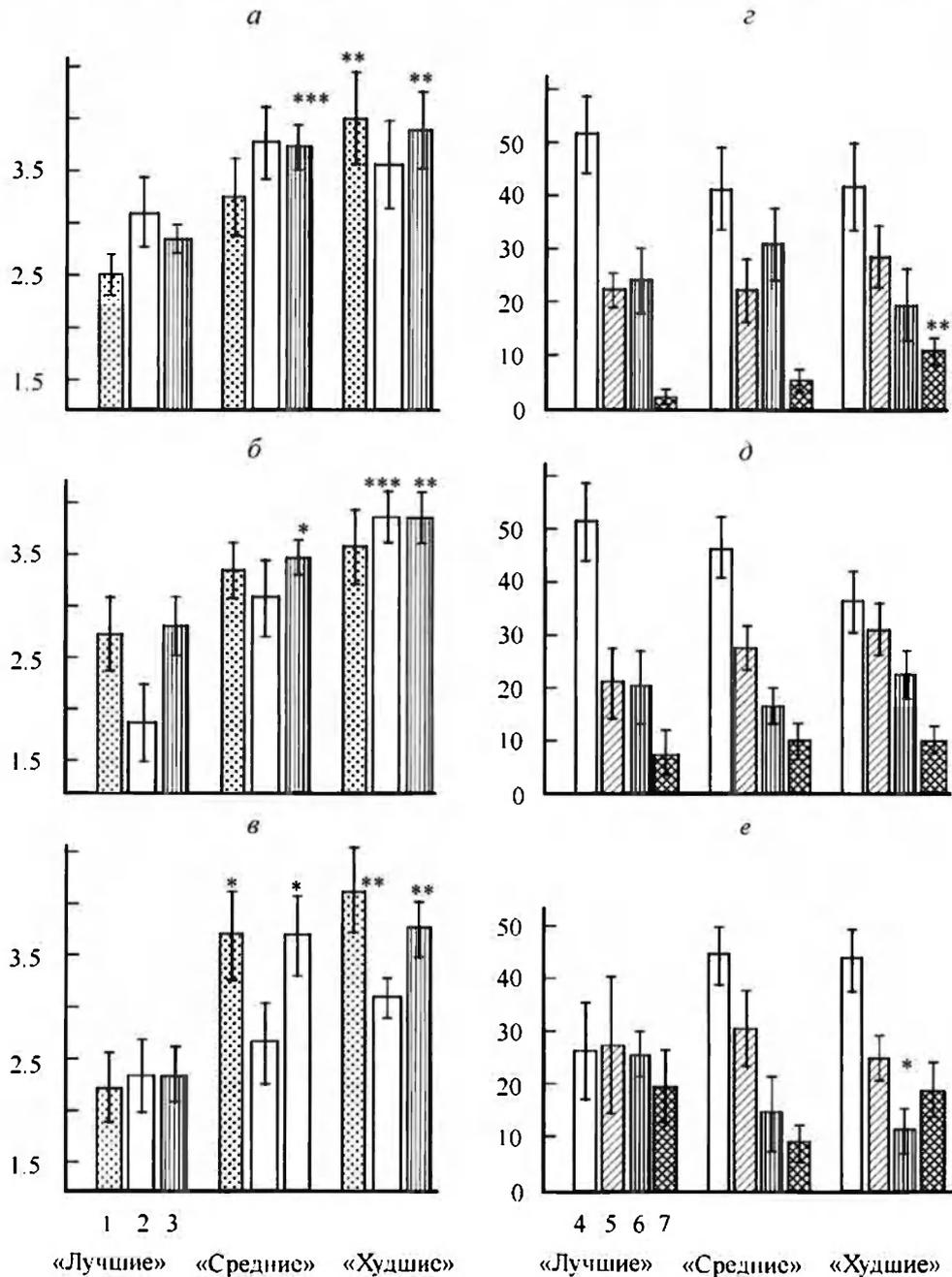


Рис. 5. Показатели успешности поиска приманки у «лучших», «средних» и «худших» представителей крыс (верхний ряд, а, г), врановых птиц (средний ряд, б, д) и обезьян (нижний ряд, в, е).

Слева (а, б, в) — графики средних ошибок первого выбора (ОВП), здесь 1, 2, 3 по оси абсцисс — ошибки в «прежней», новой зонах и ошибки без учета зоны поиска. По оси ординат — величины ОВП. Справа (г, д, е) — показатели коррекции первого выбора. Здесь 4, 5, 6 и 7 соответственно средние значения частоты выборов из «прежней» зоны в сторону цели, из «прежней» зоны от цели, из новой зоны к цели и из новой зоны от цели. По оси ординат даны значения долей (% от общего числа выборов). Звездочками помечены достоверные отличия от показателей «лучшей» группы, * — $p < 0.05$, ** — $p < 0.01$, *** — $p < 0.001$.

вотных по стереотипности и частоте поиска приманки в «прежней» зоне. В то же время у крыс и врановых для «успешных» животных при ошибочном первоначальном выборе отмечен последующий корректирующий выбор в сторону целевого цилиндра (рис. 5, г и д).

Таким образом, хотя по показателю СО крысы, врановые и обезьяны не различались, однако по способам оптимизации поиска выявлены особенности каждой группы. Крысы оперируют преимущественно инфор-

мацией о месте предыдущего нахождения приманки, они достаточно точно осуществляют первый выбор в зоне недавнего ее обнаружения, но редко ищут корм на новом месте. Поиск обезьян при первом выборе меньше привязан к местам, где ранее была найдена приманка. Они достаточно точно ищут корм под новыми цилиндрами, рядом с целевым. У многих обезьян поиск в местах прежнего нахождения корма возможен, хотя и менее эффективен, чем у крыс, особенно при

увеличении числа таких мест. У врановых, как и у обезьян, отмечены точные первые выборы новых цилиндров, но в отличие от них больше возможности коррекции неправильных выборов в «прежней» зоне. Выявлена высокая индивидуальная вариабельность, среди животных всех исследуемых групп имеются особи, использующие разные стратегии поиска.

Обсуждение

Как показали проведенные исследования, крысы, врановые птицы и обезьяны не улавливают точного правила перемещения приманки, что приводит к большому количеству ошибок при ее поиске. Очевидно, ТРК оказался более сложным для животных, чем тест на экстраполяцию направления движения приманки [2], несмотря на сходство обеих задач. И та, и другая направлены на выявление у животных и человека способности к экстремному улавливанию правила перемещения приманки и использованию этого правила для оптимального ее поиска. Однако в структуре этих тестов имеются и существенные различия, что предполагает возможность использования животными разных когнитивных механизмов при их решении.

В тесте на экстраполяцию [1, 2] в отличие от ТРК животные исходно видели приманку и направление ее перемещения на начальном отрезке пути. Потом приманка скрывалась из поля их зрения, т. е. имелась перцептивная «подсказка», которую они могли использовать для формирования мысленного представления о передвижении корма на скрытом участке. Несмотря на это, не все животные успешно справлялись с задачей, среди них — куры, голуби, мыши и крысы лабораторных линий, тогда как врановые птицы успешно решали задачу на экстраполяцию, т. е. прогнозировали будущее местонахождение приманки. Кроме того, они были способны к решению и других сложных тестов [2, 26—28]. Тем не менее успешность этих птиц при решении ТРК не выше, чем у крыс пасюков и Вистар, экстраполяционные возможности которых были весьма ограничены. Они проявлялись лишь у пасюков и только при первом предъявлении теста, тогда как при его повторении крысы не использовали информацию о направлении движения приманки, а искали ее либо на прежнем месте, либо чередовали направления поиска независимо от того, куда она передвигалась. Врановые птицы в отличие от крыс могли успешно решать тест на экстраполяцию и при повторных предъявлениях, по-видимому используя в качестве ведущей информацию о направлении движения приманки, а не о месте ее предыдущего нахождения. Этот факт позволяет предположить, что для этих птиц информация о прежнем месте нахождения приманки была менее значима для принятия решения, чем для крыс [2]. Это подтвердили и наши эксперименты. Несмотря на то что у всех протестированных нами групп животных было значительное общее предпочтение поиска корма в «прежней» зоне, врановые птицы (как и обезьяны) в отличие от крыс первый выбор в новой зоне часто делали достаточно точно, тогда как крысы здесь действовали

случайным образом. И у птиц, и у обезьян в отличие от крыс не было предпочтения первого выбора цилиндра там, где корм был только что, при предыдущем предъявлении ряда. Все это свидетельствует о разных механизмах поиска приманки.

Здесь нельзя не упомянуть о том, что, хотя структура теста была в целом одинакова для животных, тем не менее имелись некоторые методические особенности для разных групп. В частности, для обезьян ряд цилиндров размещали на столе перед ними, а для остальных животных — на полу экспериментальной камеры, так что первые выбирали цилиндры руками, а остальные перебежали по полу от цилиндра к цилиндру. Хотя мало вероятно, чтобы способ выбора определял сам выбор по сути. И крысы, и вороны легко поднимали цилиндры и свободно перемещались в пространстве.

Исследований способности к экстраполяции обезьян по стандартизированной методике Л. В. Крушинского проведено не было. Тем не менее имеется ряд доказательств, свидетельствующих о наличии у них таких способностей. Так, в экспериментах, где использовали компьютерные установки для «стрельбы» по исчезающим мишеням, движущимся по закономерной траектории, показано, что макаки-резусы способны прогнозировать будущее их местоположение [29—30]. В экспериментах с использованием сенсорного экрана шимпанзе успешно «предугадывали» будущее расположение мишени, перемещая к ней пальцем объект на мониторе [31]. Сходные данные о способности низших обезьян к экстраполяции получил Л. А. Фирсов [32].

Врановые птицы и обезьяны справлялись и с другим типом сложных задач, требующих способности к улавливанию факта перемещения на новое место невидимого объекта (*invisible displacement task*, 6-я стадия по Пиаже [25]; см. также [20—21, 33]). В этом случае в отличие от ТРК животные видели как саму приманку, которую экспериментатор на их глазах скрывал в непрозрачном контейнере, так и перемещение контейнера со спрятанной в нем приманкой, который передвигали на другое место в поле зрения животного. Предполагается, что для решения данной задачи требуются способности к мысленному представлению скрытой приманки и, на основе «непрямой» информации, к заключению о ее перемещении в новое место. Т. е. животные должны быть способны мысленно оперировать образом исчезнувшей приманки. Такая способность может базироваться на улавливании животными «эмпирических» законов неискраемости и перемещаемости [2].

Серые вороны [26, 34], сороки [35], европейские сойки [36] и вороны [37] успешно решали подобные тесты.

Многочисленные эксперименты на обезьянах (для обзора см. [38], а также [20—22, 24, 39]) позволяют утверждать, что они также способны решать такие тесты, хотя обнаружение объекта, скрываемого в контейнере, который потом передвигают (тест на «перемещаемость» по Л. В. Крушинскому или 6-я стадия по Пиаже) — достаточно сложная задача даже для этой высокоорганизованной группы млекопитающих, тре-

бующая, по мнению исследователей, мысленной реконструкции перемещения физически невоспринимаемого объекта.

Такие возможности врановых птиц и обезьян в значительной степени оказались нераскрытыми в ТРК, вероятно, из-за сложности реконструкции направленного смещения положения приманки. В данном случае исходной может быть только дискретная информация о том, где и когда приманка была ранее обнаружена. При этом животные не видели, как приманку прятали под цилиндром, а должны были ее там обнаружить. В тестах, описанных нами выше, движение объекта, самой приманки или контейнера с ней происходило реально в поле зрения животного. В нашем случае вычисление направления и шага перемещения невидимой приманки без каких-либо подсказок о реальном смещении ее положения, несомненно, оказалось сложно для животных, особенно учитывая то, что тест был для них новым.

Хотя способность животных к улавливанию направления и шага изменения положения корма в условиях ТРК весьма ограничена, но ряд фактов не позволяет полностью отрицать ее наличие. Отдельные особи разных систематических групп решали задачу, несколько раз подряд точно выбирая целевой цилиндр, не только в наших опытах. Так, в экспериментах, проведенных в 1960-е годы С. Л. Новоселовой, шимпанзе Султан в одном из опытов безошибочно нашел все приманки, хотя до этого действовал не столь успешно [40, 41]. Этот факт подтверждает наши данные о том, что приматы в отдельных случаях могут решать этот тест.

ТРК сложен и для человека. Не все взрослые люди и дети способны понять структуру задачи и безошибочно решать ее [14]. С. Л. Новоселова ([40], с. 89) писала: «Эта методика привлекла в свое время внимание А. Р. Лурии, который в своих опытах, проведенных совместно с А. Г. Поляковой, убедился, что указанную выше задачу могут решить только дети [а не обезьяны], да и то — говорящие, т. е. трех-четырех лет». Позднее Л. В. Крушинский и его коллеги [14] после серии экспериментов с детьми разных возрастов показали, что эта возрастная граница выше и составляет 6—7 лет. Необходимо отметить, что задачу Пиаже на отыскание невидимого объекта при его перемещении дети решали уже с двухлетнего возраста [25, 33].

Можно предположить, что взрослые люди и дети в возрасте 6—7 лет могли подсчитывать положение, порядковый номер целевого цилиндра в ряду, начиная от конца ряда. В этом случае задача могла решаться принципиально другим способом, путем оперирования рядом чисел, возрастающих закономерно, с шагом, равным единице. В этом случае не требуется запоминания положения приманки в пространстве и времени ее нахождения, достаточно запомнить порядковый номер текущей целевой позиции в ряду. Прогнозирование в данном варианте осуществляется уже на основе логического правила поиска приманки под цилиндром с порядковым номером, превышающим предыдущий на единицу. Способности к счету у животных достаточно ограничены [42], что может препятство-

вать решению задачи подобным образом. Кроме того, как показали наши контрольные эксперименты [19], животные, по крайней мере крысы, запоминали, где находится приманка, по ее абсолютному местоположению в пространстве, а не по относительному положению в ряду цилиндров или порядковому номеру.

Тем не менее многие особи всех исследованных видов способны к быстрой оценке происходящих в ходе теста событий и к определенной оптимизации поведения, что приводит к уменьшению числа ошибок по сравнению со «случайным поиском». Эта способность проявляется «сходу», так как в представленной работе мы оценивали показатели только первого эксперимента. Следует напомнить также, что весь тест занимал минуты.

Проведенный анализ ошибок показал, что животные разных систематических групп используют универсальную и достаточно простую стратегию — ищут приманку в тех местах, где она была ранее, и рядом с ними. Т. е. в предложенных экспериментальных условиях часто реализуется стратегия win-stay («выиграл-останься»), а не более адекватная в данных условиях стратегия поиска win-shift («выиграл-переиди»). Такая стратегия легко реализуется животными разных систематических групп в радиальном лабиринте, где небольшая приманка расположена в концах расходящихся из центра рукавов [3, 6, 7, 12 и др.]. Проявлению win-stay стратегии в ТРК, несомненно, способствует его структура: новое местоположение приманки находится рядом с тем, где она только что была найдена животным.

Поиск в местах, где ранее была приманка, способствует быстрому нахождению приманки в новом месте, но соседнем с теми, где уже был корм. Однако при последующих предъявлениях ряда цилиндров число таких мест, связанных с получением корма, увеличивается. Это приводит к уменьшению эффективности поиска целевого цилиндра, так как возрастает число ошибочных выборов в тех местах, где ранее была получена приманка. То, что кормушки располагали недалеко друг от друга в линию, само по себе затрудняло поиск и провоцировало стереотипные выборы соседних цилиндров один за другим. Такое поведение часто наблюдали в наших экспериментах у животных всех исследуемых групп. В том случае, когда животные выбирали первый цилиндр далеко от цели (грачи, антропоиды), такая стратегия способствовала увеличению количества ошибок. Затруднение, связанное с торможением неэффективного поиска в тех местах, где приманка была ранее, несомненно, увеличивало число ошибок даже при наличии хорошей памяти на место получения пищевого подкрепления.

Стереотипный последовательный поиск в соседних кормушках наблюдали у птиц в экспериментах с использованием «аналогов» радиального лабиринта, где кормушки располагали по кругу на полу вольеры [10]. У крыс такой поиск характерен в радиальных лабиринтах с короткими рукавами и широкой центральной частью, в этом случае расстояние между соседними кормушками было меньше, чем в стандартных лабиринтах [43]. Стереотипная, в том числе и ошибочная

проверка подряд соседних потенциальных мест нахождения корма, расположенных рядом, в линию, отмечена у обезьян при решении задач с невидимым перемещением приманки [33, 39]. Другое их размещение привело к снижению числа ошибок [44]. Стереотипные выборы в ТРК были преобладающей стратегией поиска у детей моложе 6 лет. Появление правильных решений (трех и более подряд точных выборов) в возрасте 6—7 лет сочеталось с резким падением доли стереотипных выборов, что, вероятно, свидетельствовало о появлении возможности использования более эффективной стратегии, опирающейся на понимание логического правила перемещения скрытой приманки [14].

Анализ точности первого выбора (ОПВ) показал, что животные всех групп в определенной степени были способны в ходе теста отличать более поздние от более ранних событий (местоположение приманки в ходе последовательных попыток) и использовать эту информацию для определения и коррекции зоны поиска перемещаемой приманки. Эта способность существенно сокращала число ошибок у животных. Однако эта информация была адекватна главным образом для коррекции зоны поиска в «прежней» зоне. В наших экспериментах наилучшим образом это осуществляли крысы и врановые птицы. Способность животных запоминать не только местоположение приманки, но и когда она была обнаружена (или спрятана в кладовку), многократно отмечалась многими исследователями [3, 45, 46 и др.]. По-видимому, оптимизация поиска в ТРК идет именно благодаря оперированию информацией о том, где и когда была обнаружена приманка. Возможно, за счет этих механизмов животные, хотя и в слабой степени, могут улавливать направление скрытой перестановки невидимой приманки. Невозможность точно запомнить место, где они ранее находили корм, как это было у крыс линии Крушинского—Молодкиной, приводила к большому количеству ошибок в ТРК [19].

Хорошая пространственная память у различных представителей врановых птиц отмечена многими исследователями ([8, 10, 11, 46, 47], см. также обзор [7]). Врановые птицы в экспериментальной ситуации точно запоминали, где, когда и что они спрятали [46]. Запасящиеся на зиму корм врановые птицы успешно отыскивают множество кладовок как в экспериментальных [48], так и в природных условиях [49]. Однако экспериментальных данных по пространственной памяти исследуемых нами видов немного. Показано, что серые вороны (*Corvus cornix*) успешно обучались поиску корма в радиальном лабиринте [8].

Человекообразные обезьяны (шимпанзе) демонстрировали очень хорошую рабочую пространственную память, отыскивая большинство из спрятанных на их глазах человеком приманок (с успешностью, в среднем 12.5 из 18) [50]. В сходных экспериментальных условиях для низших обезьян (верветки, *Cercopithecus aethiops*) показано, что объем рабочей памяти у них значительно меньше (никогда не посещали более 6 мест закладки приманки) [51], что подтвердило более ранние [52] наблюдения о значительных различиях человекообразных и низших обезьян по тому, как много

потенциальных мест они могут удержать в памяти, а также данные Л. А. Фирсова [32] о различиях в объеме образной памяти у этих двух групп обезьян.

Так же как и в тестах на способность к экстраполяции, при использовании ТРК не обнаружено значительных различий в поведении врановых разных видов. Однако необходимо отметить, что грачи совершали много ошибок, неточен был и их первый выбор, тогда как галки точнее выбирали цилиндры в новой зоне. Однако небольшие размеры выборки птиц разных видов (за исключением серых ворон) не дают возможности с уверенностью говорить о видовых особенностях решения теста. Грачи в природных условиях способны аккуратно находить семена, высаженные механической сеялкой регулярными рядами (личное сообщение Л. В. Маловичко).

Индивидуальные показатели обезьян, так же как и птиц, значительно варьировали, и это не давало возможности выявить видовые особенности приматов, в частности антропоидов. Можно отметить лишь хорошее выполнение теста orangутанами. В целом нами не обнаружено значительных различий между антропоидами и низшими обезьянами по успешности решения ТРК. В других, описанных в литературе экспериментальных ситуациях, когда обезьяны должны были искать скрываемый экспериментатором корм, передвижение которого они видели, и низшие, и человекообразные обезьяны успешно искали приманку, тогда как передвижение скрытой в контейнере приманки нарушало поиск только у низших обезьян: у макак резусов [53, 54], макак других видов (макак-крабоед, *Macaca fascicularis*, [55, 56]) (японский макак, *Macaca fuscata* [57]), у саймири (*Saimiri sciureus* [58]). Orangутаны [33, 39, 54, 58], гориллы [39, 57] и шимпанзе [33, 39 и др.] хорошо решали задачи на поиск приманки, скрытой в контейнере и перемещаемой вместе с ним. Степень различия успешности низших и человекообразных обезьян в тестах подобного рода является предметом дискуссий, некоторые авторы не считают эти отличия значительными. Предполагается, что они могут быть обусловлены лучшими способностями человекообразных обезьян затормаживать побочные реакции, например поиск в том месте, где корм был найден раньше [33, 38].

Обнаруженные нами у низших обезьян половые различия по точности первого выбора, которые могут свидетельствовать о лучших показателях рабочей пространственной памяти у самцов, подтверждают данные других авторов. Так, в экспериментах по выбору нового предмета, помещенного среди многих знакомых, самцы макаков резусов имели лучшие показатели рабочей памяти, чем самки [59].

Таким образом, у животных всех исследованных видов происходит оптимизация поиска приманки, скрытой перемещаемой по ряду позиций, на основе оперирования текущей информацией об изменениях ее местоположения. Причем такая способность проявляется экстренно, в новой ситуации, что отражает высокие адаптивные возможности исследуемых животных. Различия в стратегиях этой оптимизации, по-видимому, отражают как индивидуальные особенности опис-

рирования информацией о местах обнаружения приманки, так и, возможно, большие прогностические способности врановых и обезьян.

Выводы

1. Точное улавливание правила перемещения приманки обнаружено лишь у некоторых немногочисленных особей каждой группы.

2. У всех изученных животных наблюдали оптимизацию поиска приманки, но каждая группа имела свои особенности.

3. Наиболее типична для многих животных стратегия поиска корма в тех местах, где он уже был найден ранее. Эта стратегия доминировала у крыс, которые часто начинали поиск с тех мест, где приманка была только что.

4. Элементы «прогнозирования» (начало точного поиска в новой зоне) отмечены у обезьян, ворон и крайне редко у крыс.

5. У врановых птиц и обезьян отмечена высокая индивидуальная вариабельность используемых стратегий.

6. Тест Ревеша-Крушинского труден для животных, включая обезьян. Очевидно, улавливание правила скрытого дискретного перемещения приманки крайне сложно для них, тогда как в тесте на экстраполяцию у врановых птиц и обезьян оценка будущего направления передвижения приманки по начальному видимому отрезку ее движения была успешной.

Поддержано грантами РФФИ № 04-04-48445а и 10-04-00891-а.

Авторы выражают глубокую признательность докт. ист. н. М. Л. Бутовской за ценную консультацию по систематике и биологии приматов.

Список литературы

- [1] Крушинский Л. В. Формирование поведения животных в норме и патологии. М., 1960.
- [2] Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. М., 1986.
- [3] Olton D. S., Samuelson R. J. Remembrance of places passed: spatial memory in rats // J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Proc. 1976. V. 2. P. 97—116.
- [4] Wilkie D. M., Slobin P. Gerbils in space: performance on the 17-arm radial maze // J. Exp. Anal. Behav. 1983. V. 40. P. 301—312.
- [5] Etienne A. S., Sithon 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. V. 47. N 4. P. 401—425.
- [6] Lipp H. P., Pleskacheva M. G., Gossweiler H., Ricceri L., Smirnova A. A., Garin N. N., Perepelkina 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. V. 25. N 1. P. 83—99.
- [7] Плескачева М. Г. Поведение и пространственное обучение птиц в радиальном лабиринте // Журн. высш. нервн. деят. 2008. Т. 58. № 4. P. 389—407.
- [8] Плескачева М. Г., Купцов П. А., Смирнова А. А., Багоцкая М. С., Липп Х.-П. Обучение серых ворон (*Corvus cornix* L.) в «гигантском» 8-рукавом радиальном лабиринте // Журн. высш. нервн. деят. 2003. Т. 53. № 6. P. 808—811.
- [9] Pleskacheva M. G., Kuptsov P. A., Voronkov D. N., Dell'Omo G. and Lipp H.-P. Pigeons in a giant radial maze // FENS Forum Abstracts. 2004. 2. A182. P. 10.
- [10] 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. V. 16. P. 116—122.
- [11] 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. V. 108. N 4. P. 385—393.
- [12] Olton D. S., Handlemann G. E., Walker J. A. Spatial memory and food searching strategies // Foraging behavior: Ecological, ethological, and psychological approaches / Eds A. C. Kamil, T. D. Sargent. New York: Garland STPM Press. 1981. P. 333—354.
- [13] Revez G. G. Experimental study of abstraction in monkey // J. Comp. Psychophysiol. 1925. V. 5. P. 293—298.
- [14] Крушинский Л. В., Якименко О. О., Попова Н. П. Особенности решения логической задачи как один из критериев биологического возраста // Новые исследования по возрастной физиологии. М., 1983. № 1 (20). С. 44—48.
- [15] Крушинский Л. В., Зорина З. А. Новый метод оценки рассудочной деятельности птиц // Журн. высш. нервн. деят. 1982. Т. 32. № 5. С. 895—900.
- [16] Зорина З. А., Салимов Р. М. Оценка способности к решению теста Ревеша-Крушинского у врановых птиц // Журн. высш. нервн. деят. 1989. Т. 39. № 6. С. 1056—1060.
- [17] Зорина З. А., Гражданкина А. Н., Салимов Р. М. Сравнительная характеристика решения теста Ревеша-Крушинского у птиц и обезьян / Проблемы микроэволюции. М., 1988. С. 130—131.
- [18] Плескачева М. Г., Зорина З. А., Чебыкина Л. И., Костына З. А. Решение теста Ревеша-Крушинского крысами-пасюками // Журн. высш. нервн. деят. 1995. Т. 45. № 4. С. 701—714.
- [19] Плескачева М. Г., Зорина З. А., Чебыкина Л. И., Костына З. А. Решение теста Ревеша-Крушинского крысами разных генотипов // Журн. высш. нервн. деят. 1998. Т. 48. № 1. С. 38—46.
- [20] Call J. Representing space and objects in monkeys and apes // Cognitive Science. 2000. V. 24. P. 397—422.
- [21] Call J. Spatial rotations and transpositions in orangutans (*Pongo pygmaeus*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*) // Primates. 2003. V. 44. N 4. P. 347—357.
- [22] Beran M. J., Beran M. M., Menzel C. R. Spatial memory and monitoring of hidden items through spatial displacements by chimpanzees (*Pan troglodytes*) // J. Comp. Psychol. 2005. V. 119. N 1. P. 14—22.
- [23] Rooijackers E. F., Kaminski J., Call J. Comparing dogs and great apes in their ability to visually track object transpositions // Anim. Cogn. 2009. V. 12. N 6. P. 789—796.
- [24] Albiach-Serrano A., Call J., Barth J. Great apes track hidden objects after changes in the objects' position and in subject's orientation // Amcr. J. Primatol. 2010. V. 72. P. 349—359.
- [25] Piaget J. The construction of reality in the child. New York: Basic Books. 1954.
- [26] Крушинский Л. В., Зорина З. А., Дашевский Б. А. Способность к оперированию эмпирической размерностью фигур у птиц семейства *Corvidae* // Журн. высш. нервн. деят. 1979. Т. 29. № 3. С. 590—597.

- [27] Зорина З. А., Обозова Т. А. Новое о мозге и когнитивных способностях птиц // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 7. С. 784—802.
- [28] Зорина З. А., Смирнова А. А., Плескачева М. Г. Высшая нервная деятельность серой вороны // Серая ворона (*Corvus cornix*) в антропогенных ландшафтах Палеарктики (Проблемы синантропизации и урбанизации). Иваново: Х-Пресс, 2007. Р. 55—94.
- [29] Washburn D. A., Rumbaugh D. M. Comparative assessment of psychomotor performance: target prediction by humans and macaques (*Macaca mulatta*) // *J. Exp. Psychol. Gen.* 1992. V. 121. N 3. P. 305—312.
- [30] Filion C. M., Washburn D. A., Gulledge J. P. Can monkeys (*Macaca mulatta*) represent invisible displacement? // *J. Comp. Psychol.* 1996. V. 110. N 4. P. 386—395.
- [31] Iversen I. H., Matsuzawa T. Development of interception of moving targets by chimpanzees (*Pan troglodytes*) in an automated task // *Anim. Cogn.* 2003. V. 6. N 3. P. 169—183.
- [32] Фирсов Л. А., Воронова М. Л., Заркешев Э. Г., Левкович Ю. И., Мордвинов Е. Ф., Никитин В. С., Чижиков А. М. Механизмы условнорефлекторного и отсроченного поведения у обезьян. Л., 1979.
- [33] Call J. Object permanence in orangutans (*Pongo pygmaeus*), chimpanzees (*Pan troglodytes*), and children (*Homo sapiens*) // *J. Comp. Psychol.* 2001. V. 115. N 2. P. 159—171.
- [34] Лазарева О. Ф. Способность к транзитивному заключению и представление о «постоянстве» предметов и их свойств у птиц в разные периоды онтогенеза. Автореф. канд. дис. М., 2001. 42 с.
- [35] Pollok V., Prior H., Gunturkun O. Development of object permanence in food-storing magpies (*Pica pica*) // *J. Comp. Psychol.* 2000. V. 114. N 2. P. 148—157.
- [36] Zucca P., Milos N., Vallortigara G. Piagetian object permanence and its development in Eurasian jays (*Garrulus glandarius*) // *Anim. Cogn.* 2007. V. 10. N 2. P. 243—258.
- [37] Bugnyar T., Stowe M., Heinrich B. The ontogeny of caching in ravens, *Corvus corax* // *Anim. Behav.* 2007. V. 74. P. 757—767.
- [38] Tomasello M., Call J. *Primate cognition*. New York: Oxford University Press, 1997.
- [39] Barth J., Call J. Tracking the displacement of objects: a series of tasks with *great apes* (*Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Gorilla gorilla*, and *Pongo pygmaeus*) and young children (*Homo sapiens*) // *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.* 2006. V. 32. N 3. P. 239—252.
- [40] Новоселова С. Л., Н. Н. Ладыгина-Котс — гордость отечественной науки / Выдающиеся психологи Москвы. М., 1997. С. 76—107.
- [41] Богоявленская Д. Б., Новоселова С. Л. Поведение шимпанзе в процессе выработки реакции на отвлеченные признаки // Всерос. конф. с межд. участием «Традиции и перспективы развития зоопсихологии в России», посвящ. памяти П. П. Ладыгиной-Котс. Тезисы докладов. Пенза, 2007. С. 17—20.
- [42] Зорина З. А., Смирнова А. А., Лазарева О. Ф. Умеют ли вороны «считать»? // *Природа*. 2001. № 2. С. 72—79.
- [43] Brown M. F. The effects of maze-arm length on performance in the radial-arm maze // *Anim. Learn. Behav.* 1990. V. 18. P. 13—22.
- [44] Collier-Baker E., Suddendorf T. Do chimpanzees (*Pan troglodytes*) and 2-year-old children (*Homo sapiens*) understand double invisible displacement? // *J. Comp. Psychol.* 2006. V. 120. N 2. P. 89—97.
- [45] Kesner R. P., Novak J. M. Serial position curve in rats: role of the dorsal hippocampus // *Science* 1982. V. 218. N 4568. P. 173—175.
- [46] Clayton N. S., Dickinson A. Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays // *Nature*. 1998. V. 395. N 6699. P. 272—274.
- [47] Emery N. J. Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence // *Phil. Trans. R. Soc. B*. 2006. V. 361. C. 23—43.
- [48] Крушинская Н. Л. Некоторые сложные пищевые формы поведения кедровок после удаления у них старой коры // *Ж. эвол. биохим. и физиол.* 1966. Т. 2. С. 563—568.
- [49] Vander Wall S. B., Balda R. P. Ecology and evolution of food-storage behavior in conifer-seed-caching corvids // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1981. V. 56. P. 217—242.
- [50] Menzel E. W. Chimpanzee spatial memory // *Science*. 1973. V. 182. P. 943—945.
- [51] Cramer A. E., Gallistel C. R. Vervet monkeys as travelling salesmen // *Nature*. 1997. V. 387. N 6632. P. 464.
- [52] Tinkelpaugh O. L. Multiple delayed reaction with chimpanzee and monkeys // *J. Comp. Psychol.* 1932. V. 13. P. 207—243.
- [53] de Blois S. T., Novak M. A. Object permanence in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) // *J. Comp. Psychol.* 1994. V. 108. P. 318—327.
- [54] de Blois S. T., Novak M. A., Bond M. Can memory requirements account for species' differences in invisible displacement tasks? // *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process.* 1999. V. 25. N 2. P. 168—176.
- [55] Natale F., Antinucci F. Stage 6 object-concept and representation // *Cognitive structure and development in nonhuman primates* / Ed. Antinucci F. Hillsdale, N. J.: Lawrence Erlbaum, 1989. P. 97—112.
- [56] Schino G., Spinozzi G., Berlinguer L. Object concept and mental representation in *Cebus apella* and *Macaca fascicularis* // *Primates*. 1990. V. 31. P. 537—544.
- [57] Natale F., Antinucci F., Spinozzi G., Poti P. Stage 6 object concept in nonhuman primate cognition: A comparison between gorilla (*Gorilla gorilla*) and Japanese macaque (*Macaca fuscata*) // *J. Comp. Psychol.* 1986. V. 100. P. 335—339.
- [58] de Blois S. T., Novak M. A., Bond M. Object permanence in orangutans (*Pongo pygmaeus*) and squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) // *J. Comp. Psychol.* 1998. V. 112. N 2. P. 137—152.
- [59] Lacreuse A., Kim C. B., Rosene D. L., Killiany R. J., Moss M. B., Moore T. L., Chennareddi L., Herndon J. C. Sex, age, and training modulate spatial memory in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*) // *Behav. Neurosci.* 2005. V. 119. N 1. P. 118—126.

SOLVING OF REVESH-KRUSHINSKY TEST BY ANIMALS OF DIFFERENT TAXONOMIC GROUPS

M. G. Pleskacheva and Z. A. Zorina

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

ABSTRACT

There has been compared behavior of rats, corvid birds, and primates of different species at their performance of the Revesh-Krushinsky test (RKT) developed by L. V. Krushinsky to estimate the human capability for revealing rule of discrete translocation of hidden target object. RKT was introduced as an addition to the test for extrapolation of the movement direction of the bait seen only at the initial pathway fragment; this test is close to Piaget's tests (stage 6) evaluating the capability for mental representation and determination of location of the moving hidden object. During RKT, the bait, hidden from the animals, was placed, near where it was previous time: at the first test presentation — under the 1st cylinder, at the 2nd one — under the 2nd cylinder, etc. The animals were tested once. It was shown that they did not catch the necessary for successful solution rule of the bait translocation, direction and step of its translocation in each presentation. Only some of the animals solved RKT, found the bait 3 and more times in succession with no errors or with one error. Nevertheless, in all groups the number of errors was lower than that in the model situation of random search. Such optimization was a consequence of universal for all groups strategy of search in the places where the bait was found recently. With the similar number of errors, rats, birds, and monkeys performed the search differently. Rats were looking for bait mainly among the cylinders where they had found it previously, whereas monkeys and birds chosen the first the new cylinders located near the target one, which implies the existence, to the weak extent, of elements of prognosis. For all groups of animals, RKT turned out to be more difficult both of the test for extrapolation and the Piaget's test.

Key words: reasoning, spatial behavior, cognition, spatial memory, primates, corvid birds, rats.