

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
«НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МЕДИЦИНСКОЙ ПРИМАТОЛОГИИ»

На правах рукописи



АНИКАЕВ АЛЕКСЕЙ ЕВГЕНЬЕВИЧ

**ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ СПОСОБНОСТЕЙ ДВУХ  
ВИДОВ НИЗШИХ ОБЕЗЬЯН**

03.03.02 – «антропология» по биологическим наукам

**ДИССЕРТАЦИЯ**

на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук  
**ЧАЛЯН Валерий Гургенович**

Сочи – 2021

**Оглавление**

<b>ВВЕДЕНИЕ</b>	<b>4</b>
Актуальность темы исследования	4
Степень разработанности темы	7
Цель настоящего исследования	11
Задачи, поставленные для выполнения исследования	11
Научная новизна работы	12
Теоретическое значение работы	13
Практическое значение работы	14
Методология и методы исследования	14
Основные положения, выносимые на защиту	17
Апробация работы	18
<b>ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ</b>	<b>22</b>
1.1. Развитие представлений о психических способностях животных	22
1.2. Современные представления о когнитивных способностях	31
1.3. Исследование когнитивных способностей обезьян	37
1.3.1. Исследование широконосых обезьян	39
1.3.2. Исследование узконосых обезьян	42
<b>ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ</b>	<b>52</b>
2.1 Объект исследования	52
2.2 Описание используемой батареи тестов	53
<b>ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ</b>	<b>60</b>
3.1. Взятие приманки	60
3.2. Прозрачный экран	62
3.3. Подтягивание приманки	70
3.4. Прозрачная трубка	78
3.5. Неисчезаемость	82
3.6. A not B error	85
3.7. Размерность фигур	93

3.8. Анализ по совокупности тестов	100
3.9. Индивидуальные различия	107
ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ	114
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	130
ВЫВОДЫ	131
СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ	132

## ВВЕДЕНИЕ

### *Актуальность темы исследования<sup>1</sup>*

Центральными отличиями *Homo sapiens* от других представителей царства *Animalia* являются высокий уровень его когнитивных способностей, наличие языка и сложной психики. Именно эти различия, а не особенности физиологии и биохимии, более всего определяют уникальность человека. При этом, очевидно, что высокоразвитый интеллект, сложнейшие коммуникативные системы, сложная и пластичная психика человека не могут являться простым следствием его генетической уникальности. Эволюционные изменения животных предков человека, завершившиеся формированием представителей рода *Homo*, должны были представлять собой результат генетической изменчивости, протекавшей на фоне изменений в условиях среды обитания и сопряженной с социальной изменчивостью. Представляется, поэтому, что любые попытки воссоздания процесса антропогенеза, должны опираться на комплексный подход, предполагающий исследование эволюции конкретных функций в сочетании с анализом природно-средовых и социальных параметров. Неотъемлемым и важнейшим звеном антропогенеза является эволюция когнитивных способностей. Между тем, отсутствуют материальные свидетельства этой эволюции и восстановление ее этапов представляет собой почти исключительно умозрительный процесс, который может опираться только на исследования

---

<sup>1</sup> При подготовке данного раздела диссертации использованы следующие публикации, выполненные автором в соавторстве, в которых, согласно Положению о присуждении ученых степеней в МГУ, отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Аникаев, А.Е., Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Сравнительное исследование когнитивных способностей павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) и макаков резусов (*Macaca mulatta*) при решении задач на манипулирование // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология, 2013. № 4. С. 93–102. (RSCI, RINC IF 2018: 0,553) (доля автора 0,33)

Аникаев А.Е., Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Показатели экспериментальной активности в исследовании когнитивных способностей макаков резусов (*Macaca mulatta*) и павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 2019. Т. 168. №. 12. С. 757-760. (RSCI, RINC IF 2018: 0,666) (доля автора 0,33)

*Переводная версия: Anikaev A. E., Chalyan V. G., Meishvili N. V. Parameters of Experimental Activity in the Study of the Cognitive Abilities of Rhesus Monkeys (Macaca mulatta) and Baboons (Papio hamadryas) // Bulletin of Experimental Biology and Medicine, 2020. T. 168. №. 6. С. 793 – 796 (Scopus IF 2019: 0,6; SJR 2019: 0,31) DOI: 10.1007/s10517-020-04804-x*

Аникаев, А.Е., Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Исследование способности к формированию навыка у павианов гамадрилов // Материалы 3-ей международной конференции «Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии», 2016. С. 107–115 (доля автора 0,33)

современных животных. Полученные при исследовании когнитивных способностей современных животных данные могут служить источником информации для реконструкции процесса возникновения и развития познавательных функций в ходе их эволюции, а также определить возможные направления дальнейшей эволюции этих функций. В этом аспекте на первый план выходит исследование когнитивных способностей тех животных, которые еще со времен К. Линнея [Linnaeus, 1758] и до наших дней, рассматриваются как систематически наиболее близкие к человеку, и входящие с ним в один отряд – отряд приматов, а именно, обезьян. Обезьяны интересны не только в силу своего морфологического, физиологического, биохимического и генетического сходства с людьми, что играет немаловажную роль в использовании их в качестве объекта исследований в самых различных направлениях биологии и медицины [Лапин и др., 1987], но и с точки зрения возможности их использования при исследовании эволюции когнитивных функций, становления человеческих познавательных способностей. В исследованиях когнитивных способностей животных, обезьянам отведено первое место. Современные представители приматов демонстрируют основные ступени эволюции отряда от полуобезьян к высшим обезьянам. Использование современных видов приматов в качестве гипотетических моделей, наиболее близких к предковым формам, дает возможность не только детально разобраться в механизмах функционирования психики человека, но и позволяет получить представление о ранних этапах становления когнитивных функций, проанализировать их развитие на разных этапах антропогенеза и эволюции отряда в целом [Зорина, Смирнова, 2011; Черниговская, 2006; Alba, 2010; Вугне, 2000; Deaner et al., 2007; Tomasello, 2000]. Чрезвычайно важным методическим приемом при этом является сравнительный подход [McLean et al., 2011; Schmitt et al. 2012]. Сопоставление когнитивных способностей современных приматов, находящихся на разных ступенях эволюционного развития и различающихся по своим морфофизиологическим характеристикам, социальной организации и экологическим условиям жизни является необходимым условием выявления центральных тенденций в эволюции когнитивных функций отряда приматов. И

хотя вопрос о социальной эволюции человека еще далек от разрешения [Бутовская, 1998], идея создания гипотетических реконструкций социальной организации ранних гоминин на основании данных о сообществах современных приматов кажется наиболее оправданной [Чалян, Мейшвили, 1989а].

Кроме антропогенетического подхода к исследованию когнитивных функций современных приматов, другим важным моментом, определяющим необходимость подобного рода исследований, является широкое использование современных обезьян в качестве лабораторных приматов. Обзор современных медико-биологических исследований показывает, что психические характеристики обезьян часто выступают не в качестве самостоятельной основной цели исследования, а лишь как способ обнаружения половых, возрастных и индивидуальных различий в реакции лабораторных приматов на различного рода воздействия и влияния [Voytko, 2000; Lacreuse, Herndon, Moss, 2000, Esworth et al., 2015; Kangas et al., 2016]. Проведение подобного рода исследований требует обязательного знания нормативных показателей когнитивных способностей используемых лабораторных приматов. Это дает возможность осуществлять эффективный выбор вида, максимально удовлетворяющего условиям эксперимента, позволяет оценить степень влияния на организм животных фармакологических препаратов и других воздействий различного характера. Широкий спектр проведенных исследований показывает, насколько контрастен может быть уровень различных когнитивных функций у разных представителей отряда [Miles, 1957; Shell, Riopelle, 1958], и даже в пределах семейства и рода (подробнее см. Главу 1). Более того, известно, насколько сильно могут варьировать психические характеристики у представителей одного вида в рамках исследуемой группы в зависимости от возраста, пола и индивидуальных особенностей [Аникаев, Чалян, Мейшвили, 2016]. Кроме того, при выборе экспериментальных животных, по нашему мнению, необходимо руководствоваться еще одним крайне важным показателем, на котором, как правило, преобладающее число исследователей не акцентирует внимание. Речь идет об уровне поведенческой активности животного в

эксперименте (далее экспериментальная активность). При этом, как показывают наши исследования [Аникаев, Чалян, Мейшвили, 2013, 2019; Anikaev, Chalyan, Meishvili, 2020], данный фактор может выступать не только как индивидуальная, но и как видовая характеристика. Вышеуказанные факты, несомненно, необходимо следует учитывать при проведении исследований, в которых в качестве показателей выступают поведение или когнитивные способности животных [Мейшвили, Чалян, Пачулия, Рожкова, 2016].

Наконец, еще одним важным источником потребности в когнитивных исследованиях является возможность по-новому взглянуть на методики содержания животных того или иного вида в питомниках и зоопарках. Работы в области изучения манипуляционной активности в различных условиях показывают, что манипуляции являются неотъемлемыми составляющими индивидуальных и социальных игр, способствуя закреплению определенного статуса в группе [Beck, 1976]. По некоторым данным обогащение условий обитания различными объектами для манипуляций положительно влияет на психическое и физическое состояние животных [Westergaard et al., 1985; Westergaard, 1992].

Следует также отметить, что окончательно решенный вопрос наличия у представителей отряда приматов таких психических характеристик, как основанные на когнитивных функциях, сознание и мышление, потребует пересмотра законов, касающихся этики обращения с лабораторными приматами, их охраны и контроля за использованием в экспериментах [Mendl, Paul, 2004; Kirkwood, Hubrecht, 2001].

### ***Степень разработанности темы***

Когнитивная эволюция в процессе антропогенеза является предметом множества исследований, направленных на установление ее этапов, определение их характеристик и выявление основных действующих сил [Dunbar, Shultz, 2017]. На сегодняшний день существует немало гипотез относительно того, что

послужило отправной точкой для когнитивной эволюции древних приматов, завершившейся формированием вида *Homo sapiens* [Вишняцкий, 2004]. К числу наиболее убедительных доказательств существования когнитивной эволюции относится факт увеличения размеров мозга и усложнения его структуры, отмеченные у современных приматов в ряду от полуобезьян до человека [Deary, 2001]. Существует ряд объяснений этого факта, которые можно объединить в 4 группы: 1) генетические; 2) связанные с длительностью детского периода; 3) экологические; 4) социальные. Другим, не вызывающим сомнения предположением, является выдвинутое Чарлзом Дарвиным [Чарльз Дарвин, 2001] и поддерживаемое в настоящее время рядом ученых [Povinelli, 1993; Byrne, 2000; Tomasello, 2000, 2009; Matsuzawa, 2001] представление о том, что познавательные способности, также, как и любые другие функции, имеют приспособительный характер. В качестве наиболее вероятной причины, определившей появление и развитие этого приспособления, рассматриваются изменения экологических условий и связанное с ними усиление внутригрупповой конкуренции, проявляющейся, в первую очередь, в отношении социальных навыков [Humphrey, 1976; Barrett et al., 2003; Flinn, Geary, Ward, 2005; Alexander, 2013]. Согласно традиционной модели, изменения экологических условий, в которых жили древние гоминины, а именно, изменения климата, приведшие к сокращению площади лесов и остепнению суши [Елинек, Фиштейн, Алексеев, 1982], послужили отправной точкой антропогенеза. Предполагается, что переход приматов от древесного образа жизни к полуназемному или полностью наземному образу жизни потребовал от них совершенствования организации, развития приспособлений к более суровым условиям среды и послужил основой для появления многих уникальных поведенческих характеристик [Фоули, 1990]. Так, у современных приматов, ведущих преимущественно наземный образ жизни, наблюдается увеличение размеров групп по сравнению с видами, ведущими древесный образ жизни. При этом связи особей в группах более выражены и сообщества более структурированы [Denham, 1971; Clutton-Brock, Harvey, 1977; van Schaik, 1989].

В пользу точки зрения об изменениях в экологии, повлекших за собой эволюцию приматов в сторону разумности, говорят основные положения «когнитивной экологии», введенной в научный обиход в 1993 году Лесом Риалом [Real, 1993]. Согласно Л. Риалу, нервная система формирует у животных определенное представление об окружающей среде, которое выступает в качестве основы для принятия решений и совершения действий, что приводит к образованию поведенческих реакций, которые как часть фенотипа оказываются подверженными естественному отбору [Real, 1992]. Успешные модели поведения способствуют более полному и эффективному использованию ресурсов среды, повышая тем самым вероятность выживания [Real, 1991].

Следует отметить, что гипотеза развития определенных функций психики в ответ на конкретные экологические условия применительна не только для приматов, она предлагает решение таких проблем, как развитие пространственной ориентации и памяти у птиц, сложные системы коммуникации у пчел и т.д. В случае с приматами сторонники данной концепции в первую очередь опираются на факт сложных условий, возникающих в связи с добыванием пищи [Herrmann et al., 2007]. Обращается особое внимание на преимущественную фруктоядность современных приматов, то есть, питание пищей, добывание которой требует более развитых когнитивных способностей, чем при питании листьями [Clutton-Brock, Harvey, 1980]. Вполне логичной кажется идея того, что при преимущественной фруктоядности возникает необходимость посещения обширных территорий для поиска пропитания, что требует большего развития когнитивных способностей, в частности, пространственной ориентации и памяти [Shettleworth, 2001].

Кроме изменений в экологии другим важнейшим фактором, определившим возможность и течение когнитивной эволюции, согласно современным представлениям, могут являться изменения в социальной жизни и в социальной организации приматов. Одной из первых теорий, рассматривающих социальные факторы как ведущие в когнитивной эволюции приматов является теория маккиавелевского интеллекта [Byrne, Whiten, 1989]. В соответствии с этой

теорией приоритетную роль в развитии когнитивной функции играла не инструментально-орудийная деятельность, а социальные взаимодействия, в частности, способность преуспеть в конкуренции за пищу и спаривание за счет умения перехитрить, способности манипулировать другими членами группы. Согласно другой теории – теории культурного интеллекта большая приспособленность у приматов обеспечивается за счет увеличения возможностей обмена информацией, то есть, культурной передачи информации [Reader et al., 2011; Muthikrishna, Heinrich, 2016]. Наконец, согласно теории социального интеллекта, когнитивная эволюция является способом решения социальных проблем, неизбежно возникающих вследствие экологических изменений [Dunbar, 1998]. Данная гипотеза находит подтверждения в исследованиях размеров мозга у приматов [Bailey, Geary, 2009; Walker et al., 2006; Kudo, Dunbar, 2001; Powell et al., 2010]. Следует отметить, что такой показатель, как размер мозга, сегодня, все чаще, связывают со сложностью социальных отношений [Dunbar, Shultz, 2007] и размерами социальных групп [Barton, 1996; Lehmann, Dunbar, 2006]. Некоторые авторы указывают на аналогию развития крупного мозга у приматов с другими млекопитающими, связывая данный факт с социальной конкуренцией, вызванной условиями среды [Barton et al., 1995; Dunbar, Bever, 1998; Connor, 2007]. Исходя из этих данных, любая функция психики неразрывно связана с социальной средой. Однако является ли разница в социальной организации видов исключительно результатом действия экологических факторов – вопрос весьма спорный. Так, исторически обитающие в сходных условиях гориллы, шимпанзе и орангутаны в корне различны по своей социальной организации [Резникова, 2000]. Это же наблюдается и у близкородственных видов павианов и гелад [Altmann, 1974], которые обитают в различных условиях. Большинство исследователей сходится во мнении, что на характер социальной организации оказывает влияние множество различных факторов [Crook, 1970; Eisenberg et al., 1972; Struhsaker, 1969], но данный вопрос остается открытым. Параллельно с усложнением социальной организации, отмечается вполне закономерное развитие различных форм коммуникаций [Тих, 1970]. Кроме того, в сообществах наземных

обезьян более ярко выражена мультисамцовость. Такая структура группы, согласно одной из точек зрения, является оптимальной для эволюции гоминин, так как она могла способствовать развитию скоординированной охоты, передаче опыта и, вероятно, давала возможность поддержки устойчивых социальных связей и распределения социальных ролей в группе [Бутовская, Файнберг 1993]. Сложная социальная организация, подразумевает «наличие сообразительности, осторожности, способности к тщательному и оперативному анализу действий членов сообщества, к оценке этих действий и прогнозу возможных последствий» [Резникова, 2000; Kummer, 1982].

### ***Цель настоящего исследования***

Сравнительное исследование когнитивных способностей двух видов низших обезьян: макаков резусов (*Macaca mulatta*) и павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) для:

1. использования полученных данных при реконструкции этапов эволюционного развития когнитивных способностей приматов,
2. апробации батареи тестов, позволяющей осуществить разносторонний анализ когнитивных способностей в экспериментах, в частности, в психофармакологических исследованиях.

### ***Задачи, поставленные для выполнения исследования***

1. Формирование батареи тестов для разносторонней оценки когнитивных способностей.
2. Исследование уровня экспериментальной активности и общего уровня когнитивных способностей самцов и самок макаков резусов двух возрастных категорий (*Macaca mulatta*).

3. Исследование уровня экспериментальной активности и общего уровня когнитивных способностей самцов и самок павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) двух возрастных категорий.

4. Межвидовой, межвозрастной и межполовой анализ уровня экспериментальной активности и когнитивных способностей у исследуемых животных.

### ***Научная новизна работы***

Впервые осуществлена разносторонняя оценка когнитивных способностей павианов гамадрилов. Впервые проведен сравнительный анализ уровня когнитивных способностей павианов гамадрилов и макаков резусов. Впервые проанализированы различия между двумя возрастными категориями обезьян обоих видов, определены внутривидовые и межвидовые различия между самцами и самками.

Впервые различия в уровне когнитивных способностей макаков резусов и павианов гамадрилов рассматриваются в качестве основы для создания гипотетической модели эволюции психики приматов при переходе от древесно-наземного к преимущественно наземному образу жизни.

Впервые произведен сравнительный анализ такого показателя как поведенческая активность в эксперименте (экспериментальная активность). Установлено достоверное преобладание по данной характеристике павианов гамадрилов над макаками резусами. Выявлена статистически значимая корреляция между экспериментальной активностью и уровнем когнитивных способностей.

Создана оригинальная батарея тестов для разносторонней оценки общего уровня когнитивных способностей в исследованиях различной направленности.

### *Теоретическое значение работы*

Полученные данные вносят вклад в эволюционную антропологию, приматологию, этологию и зоопсихологию. Результаты исследований показали преобладание павианов гамадрилов над макаками резусами, как по уровню экспериментальной активности, так и по уровню когнитивных способностей, как в целом, так и по отдельным характеристикам познавательных функций. Сопоставляя полученные данные с данными по экологии и социальной структуре исследуемых видов, можно утверждать о возможности рассмотрения имеющихся различий как модели перехода от древесно-наземного к преимущественно наземному образу жизни, то есть, в качестве модели фактора, который принимается как один из важнейших в эволюции человека.

Детальный анализ когнитивных способностей исследуемых видов существенно дополняет имеющуюся на данный момент характеристику этих животных. Особенно касательно павианов гамадрилов, которые с точки зрения познавательных функций до сих пор остаются практически неизученным видом обезьян.

Сравнительный анализ двух возрастных категорий исследуемых животных обогащает данные, касающиеся развития психических функций в онтогенезе, и подчеркивает необходимость изучения такой характеристики, как когнитивный возраст.

Установленные достоверные различия по такому показателю, как экспериментальная активность, указывают на важность уровня пластичности психики.

Полученные данные вносят существенный вклад в приматологию, антропологию, этологию, зоопсихологию, эволюционную психологию.

### ***Практическое значение работы***

Составлена батарея когнитивных тестов, направленных на разносторонний анализ познавательных способностей обезьян, и проведена ее апробация. Часть методик была модифицирована непосредственно для изучения диких, неприрученных обезьян и адаптирована под конкретные условия содержания животных Адлерского приматологического центра при ФГБНУ «Научно-исследовательский институт медицинской приматологии». Полученная батарея тестов может быть рекомендована для исследования когнитивных способностей различных видов низших обезьян.

Обнаруженные различия в уровне экспериментальной активности и уровне когнитивных способностей могут быть использованы в качестве рекомендаций при выборе вида, возраста и пола обезьян для осуществления медико-биологических исследований различного рода.

Обнаруженные видо-, возрастнo- и полоспецифичные особенности в поведении обезьян должны быть учтены в практике их содержания.

### ***Методология и методы исследования***

Исследования проводились с 2010 по 2015 год на базе Адлерского приматологического центра при ФГБНУ «Научно-исследовательский институт медицинской приматологии». На момент начала проведения эксперимента в центре на территории 84 га в 112 вольерах и в 158 групповых клетках содержалось около 4000 особей, в том числе следующие виды обезьян: макаки резусы (*Macaca mulatta*) (1773 особи), макаки яванские (*Macaca fascicularis*) (1085 особей), павианы гамадрилы (*Papio hamadryas*) (810 особей), павианы анубисы (*Papio anubis*) (306 особей), мартышки зеленые (*Chlorocebus sp.*) (183 особи) и макаки лапундеры (*Macaca nemestrina*) (86 особей).

Все использовавшиеся в работе животные родились и выросли в групповых клетках и вольерах центра. Методика разведения обезьян в Адлерском приматологическом центре подразумевает минимальное вмешательство персонала в жизнь семейных групп, поэтому, с точки зрения контакта с людьми, исследуемые животные фактически соответствовали диким, привезенным из мест естественного обитания.

На проведение исследования было получено разрешение Комиссии по этике ФГБНУ «Научно-исследовательский институт медицинской приматологии».

Объектом исследования являлись два вида низших обезьян - макаки резусы (*Macaca mulatta*) и павианы гамадрилы (*Papio hamadryas*).

Макаки резусы являются самым распространенным лабораторным видом приматов. Эти животные уже давно зарекомендовали себя как превосходная модель для исследований в различных сферах медицины, физиологии и биологии в целом [Лапин и др., 1963; Bennett et al., 1998; Wolfe-Coote, 2005; Johnsen et al., 2012]. Немалая доля работ посвящена этологии резусов, в частности, в сфере социального поведения, как в экспериментальных, так и в естественных условиях [Southwick, 1967; Mason, 1960, 1961a, б, 1962; Altmann, 1962; Vandenberg, 1967; Bernstein, Mason, 1963a, б; Schapiro et al., 1996]. В области изучения когнитивных способностей макаков резусов, также достигнуты определенные результаты, но в большей степени эти работы связаны с изучением различных аспектов биомедицины, например, в сфере нейробиологии [Diamond, Goldman-Rakic, 1989; Bourgeois et al., 1994; Lambe et al., 2000; Sanchez et al., 1998], проблем старения [Herndon et al., 1997, Rapp et al., 2003; Lacreuse et al., 2002], и лишь малая их часть посвящена непосредственно когнитивным способностям [Hampton, 2001; Hampton et al., 2004, 2005; Shields et al., 1997; Beran et al., 2006; Washburn et al., 2006].

Павианы гамадрилы используются как модель для генетических исследований [Cox et al., 2006; Rogers et al., 2000], для изучения различных аспектов медицины и физиологии [Лапин и др., 1963], таких, например, как ожирение [Comuzzie et al., 2003], старение [Bronikowski et al., 2002]. Имеется ряд

работ, посвященных различным аспектам поведения этих обезьян [Butovskaya, Chalyan, Meishvili, 2013; Kummer, Kurt, 1965; Kummer et al., 1985; Pfefferle, Fischer, 2006; Swedell, 2000]. Элементы социальных отношений павианов гамадрилов используются в качестве модельных при реконструкции социальных отношений ранних гоминид [Lovejoy, 1981]. Исследования в условиях свободного обитания показали, что павианы гамадрилы обладают существенным резервом пластичности [Chalyan, Meishvili, 2001, 2003; Swedell, 2002], который опирается не только на физиологические особенности их организма, но и на уникальные особенности их пространственного поведения и образа жизни, сложность социальной организации [Kummer, 1968], широкий диапазон коммуникативных сигналов [Тих, 1970], способность к кооперации и социальному научению [Чалян, Мейшвили, 2019]. Существуют только единичные исследования когнитивных способностей павианов гамадрилов, выполненные на единичных особях [Marsh et al., 2015; Smith et al., 2003].

Оба вида относятся к одному семейству – мартышковые (Cercopithecidae), при этом отличаются целым рядом интересующих нас характеристик.

А. Экология. Макаки резусы обитают в лесах и кустарниковых зарослях. Павианы гамадрилы – обитатели открытых полупустынь и саванн, являющиеся рекордсменами среди приматов по размерам участка обитания, протяженности дневных переходов, степени разброса источников пищи и сложности ее добывания.

Б. Социальная организация. Каждый из этих видов характеризуется жесткой социальной организацией с достаточно строгой иерархией. Но макаки резусы обладают матрилокальностью и ярко выраженной матрилинейной социальной структурой, а павианы гамадрилы – патрилокальностью и гаремной структурой стада. Размер группы у макаков до 200 особей [Фридман, 1979], у павианов гамадрилов – до 700 и более особей [Kummer, 1968].

В. Физиология. Эти два вида отличаются целым спектром физиологических и анатомических различий, включая различия в степени «цефализации», отражающей сложность нейронного строения и уровень рассудочной

деятельности [Крушинский, 1980]. По Рогинскому [Рогинский, 1933] индекс цефализации (ИЦ) у макак в целом составляет 0,427, у павианов – 1,6; коэффициент энцефализации (EQ) [Jerison, 2012] соответственно 2,1 и 2,4 [Линн, 2010].

Закономерно предположить, что у павианов гамадрилов изменения характера среды обитания в сторону более сурового наземного образа жизни, вызвало селективное давление, направленное на усложнение социальной организации, что сопровождалось повышением уровня взаимодействия между членами стада, требовало более высокой степени развития познавательных способностей, рассудочной деятельности и пластичности психики в целом, и что естественным образом отразилось на относительных размерах головного мозга.

В данной работе мы рассматриваем различия между когнитивными способностями двух видов низших обезьян - макаков резусов и павианов гамадрилов в качестве возможной гипотетической модели последствий для антропосоциогенеза такого эволюционного события как переход от древесного образа жизни к наземному. Если рассматривать следующую логическую цепь в ходе антропосоциогенеза: смена экологических условий → изменение образа жизни → усложнение социальной организации → повышение общего уровня когнитивных способностей, то выбор этих двух видов обезьян для целей нашего сравнительного исследования становится вполне очевидным.

### ***Основные положения, выносимые на защиту***

Павианы гамадрилы, живущие в более сложных экологических условиях, имеющие более сложную, по сравнению с макаками резусами, социальную организацию и отличающиеся рядом других ключевых, с точки зрения эволюционного развития характеристик, обладают более высоким уровнем когнитивных способностей.

Сравнительное преобладание по уровню экспериментальной активности павианов гамадрилов над макаками резусами свидетельствует о наличии более

высокого уровня экологической и психической пластичности павианов гамадрилов в условиях длительного стресса.

Исследуемые виды, в силу наблюдаемых между ними различий в экологии, физиологии и структуре социальной организации и предполагаемых различий в общем уровне когнитивных способностей, могут быть использованы при реконструкции этапов эволюционного развития приматов.

### ***Апробация работы***

Достоверность полученных данных подтверждается воспроизводимостью результатов, их статистической обработкой и публикацией в рецензируемых журналах.

Материалы работы доложены и обсуждены на следующих научных конференциях:

«Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии» - доклад "Исследование развития общего интеллекта у макаков резусов" (2011);

XIX международная конференция аспирантов и молодых ученых «Ломоносов 2012 - доклад "Сравнительное исследование когнитивных способностей у двух видов низших обезьян" (2012);

XX международная конференция аспирантов и молодых ученых «Ломоносов 2013 - доклад "Сравнительное исследование когнитивных способностей павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) и макаков резусов (*Macaca mulatta*) при решении задач на манипуляционную активность" (2013);

Юбилейная конференция 130 лет организации психологического общества при Московском университете - доклад "Сравнительное исследование способности к решению задачи Пиаже «A not B error» у макаков резусов (*Macaca mulatta*) и павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*)" (2015).

Материалы работы доложены и обсуждены на заседаниях научно-методического совета ФГБНУ «Институт медицинской приматологии» (2020) и научно-методического совета НИИ и Музея антропологии МГУ (2020).

Основные положения диссертации изложены в 7 публикациях, 7 из которых индексируются в международных базах RSCI, Scopus и Web of Science, 5 работ имеют переводные версии. Общий объем – 54 страницы, на долю автора приходится 18 страниц.<sup>2</sup>

1. **Аникаев, А.Е.,** Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Сравнительное исследование когнитивных способностей павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) и макаков резусов (*Macaca mulatta*) при решении задач на манипулирование // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология, 2013. № 4. С. 93–102. (RSCI, RINC IF 2018: 0,553) (доля автора 0,33)

2. **Аникаев, А.Е.,** Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Способность подростков павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) к решению модифицированной задачи Пиаже “A-not-B error”. // Российский Физиологический Журнал им.И.М.Сеченова, 2014. Т. 100. №4. С. 394-406. (RSCI, RINC IF 2019: 0,452) (доля автора 0,33)

*Переводная версия: Anikaev, A.E., Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. The Ability of Adolescent Hamadryas Baboons (Papio hamadryas) to Solve a Modified Piaget A-Not – B Error Test. // Neuroscience and Behavioral Physiology, 2015, T. 45. №. 8. С. 957-963. (Scopus IF 2019: 0,18; SJR 2019: 0,139) DOI: 10.1007/s11055-015-0170-0*

3. **Аникаев, А.Е.,** Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Сравнительное исследование способности к сознательному выбору у макаков резусов (*Macaca mulatta*) и павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*). // Вестник Московского университета. Серия 23. Антропология, 2014. № 4. С. 74-87. (RSCI, RINC IF 2018: 0,553) (доля автора 0,33)

4. **Аникаев, А.Е.,** Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Исследование способностей павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) к решению задач на предметную

---

<sup>2</sup> Часть материала, представленная в опубликованных статьях, приводится в разделе «Глава 4. Обсуждение».

манипуляцию. // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 2015. Т.159. №1. С. 95-98. (RSCI, RINC IF 2018: 0,666) (доля автора 0,33)

*Переводная версия: Anikaev, A.E., Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. Study of Hamadryas Baboons (Papio hamadryas) Ability to Solve Object Manipulation Tasks. // Bulletin of Experimental Biology and Medicine, 2015. T.159. №1. С. 95-98. (Scopus IF 2019: 0,6; SJR 2019: 0,31) DOI: 10.1007/s10517-015-2896-7*

5. **Аникаев, А.Е.,** Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Сравнение когнитивных способностей неполовозрелых и молодых половозрелых самцов павианов гамадрилов. // Российский Физиологический журнал им. И.М. Сеченова, 2017. Т.103. №6. С. 635-644. (RSCI, RINC IF 2019: 0,452) (доля автора 0,33)

*Переводная версия: Anikaev, A.E., Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. Comparison of the Cognitive Capacities of Immature and Young Mature Male Hamadryas Baboons //Neuroscience and Behavioral Physiology, 2019. T. 49. №. 3. С. 299-305. (Scopus IF 2019: 0,18; SJR 2019: 0,139) DOI: 10.1007/s11055-019-00732-0*

6. **Аникаев, А. Е.,** Чалян, В. Г., Мейшвили, Н. В. Связь когнитивных способностей самцов павианов гамадрилов с возрастом и опосредованным с ним иерархическим статусом // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 2018. Т. 165. № 4. С. 485-488. (RSCI, RINC IF 2018: 0,666) (доля автора 0,33)

*Переводная версия: Anikaev, A.E., Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. Correlation of Cognitive Abilities of Male Hamadryas Baboon with Age and Hierarchical Status //Bulletin of experimental biology and medicine, 2018. T. 165. №. 4. С. 490-492. (Scopus IF 2019: 0,6; SJR 2019: 0,31) DOI: 10.1007/s10517-018-4201-z*

7. **Аникаев А.Е.,** Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Показатели экспериментальной активности в исследовании когнитивных способностей макаков резусов (*Macaca mulatta*) и павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 2019. Т. 168. №. 12. С. 757-760. (RSCI, RINC IF 2018: 0,666) (доля автора 0,33)

*Переводная версия: Anikaev A. E., Chalyan V. G., Meishvili N. V. Parameters of Experimental Activity in the Study of the Cognitive Abilities of Rhesus Monkeys (Macaca mulatta) and Baboons (Papio hamadryas) //Bulletin of Experimental Biology*

*and Medicine, 2020. T. 168. №. 6. С. 793 – 796 (Scopus IF 2019: 0,6; SJR 2019: 0,31)*  
*DOI: 10.1007/s10517-020-04804-x*

**Объем и структура работы:**

Диссертация изложена на 174 страницах, включает 53 рисунка. Работа состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов исследования, результатов, обсуждения, заключения, выводов, списка цитируемой литературы. Список литературы включает 430 источников, в том числе 98 отечественных и 332 зарубежных.

## **ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ**

### **1.1. Развитие представлений о психических способностях животных**

Вопрос, касающийся психических способностей животных, всегда являлся предметом споров. Первые представления о психике животных и ее природе появились еще в античные времена. Основатель нейропсихизма Алкемон, связывал психику с работой мозга, но, несмотря на обнаруженную им сходность строения нервной системы человека и животных, не был склонен к отождествлению их психики. Он утверждал, что человек отличается от животных наличием разума, и находил основу этих различий в степени анатомической сложности мозга и органов чувств человека. Аристотель не только считал, что животные обладают психическими способностями, аналогичными способностям людей, но и указывал на то, что существуют различия в степени развития психики у разных видов. Он даже признавал наличие разума у некоторых животных, утверждая, что они способны к пониманию цели своего поведения. В своих наблюдениях он обнаружил, что животные обладают памятью, способностью к обучению и звуковому общению, отмечая при этом, что не все элементы поведения животных являются врожденными [цит. по: Лучинин, 2006]. Таким образом, уже древними философами были сформированы некоторые понятия о психике животных, которые на многие века легли в основу изучения у них этой функции.

В эпоху средневековья представления о психике животных оказались под серьезным давлением церковных догматов, согласно которым человек стоит над животными и лишь он обладает душой. Исходя из этого, изречения христианского философа средневековья Аврелия Августина о том, что такие функции, как воля, мышление и память заложены в душе, можно трактовать как отрицание наличия таковых у животных [цит. по: Скворцов, 1870]. В свою очередь Фома Аквинский выделил три типа души: растительную, животную и разумную, последнюю он относил только к человеку [цит. по: Бандуровский, 2011]. Профессор Оксфордского университета Уильям Оккам, выразил собственное отношение к психике в своем учении «брита Оккама», согласно которому, изучая поведение животных, не следует наделять их умом человека при наличии более простого объяснения [цит. по: Курантов, Стяжкин, 1978]. Его учение легло в основу принципа экономии в психологии.

Немалую роль в сохранении и углублении знаний и подходов к пониманию психики животного и человека, сыграли средневековые мыслители арабского Востока. И здесь, конечно, следует упомянуть Ибн Сину (Авиценну), который, подробно разбирая психику человека, утверждал, «что человеку присущи такие особенности действий, исходящих из его души, которые отсутствуют у других живых существ» [Ибн Сина, 1980].

Эпоха Средневековья сменилась эпохой Возрождения, наука и искусство освободились от догм и ограничений, наложенных на них религиозными представлениями, философы обращаются к античным мыслителям, в частности, большую популярность обретает трактат «О душе» Аристотеля. Одним из представителей данной эпохи, с именем, которого связывают переход от средневекового к ренессансному стилю мышления, является Николай Кузанский. По его мнению, ум – это система способностей, главными из которых являются чувство, рассудок и разум. Испанский врач Гомес Перейра утверждал, что поведение животных управляется не душой, а воздействиями внешней среды [цит. по: Морозов, 2005]. Несмотря на то, что представления мыслителей Возрождения о психике животных все еще носило характер размышлений, от

философов Средневековья их отличала одна общая идея, которая касалась и всей научной мысли в целом: идея обратиться к самой природе, к реальному миру, к опытному изучению, для постижения ее тайн. Эта концепция получила колоссальное развитие в эпоху Нового времени.

В XVII–XVIII веках, в связи с активно развивающейся в Европе естественно-научной культурой, получила развитие проблематика психических способностей животных. В этот период формируются два основных вектора в отношении психики животных – механицизм, согласно которому, животные – это бесчувственные машины, и антропоморфизм, приближающий животных к человеку. Следует отметить, что оба направления до сих пор являются, как это замечательно было отмечено Я. Дембовским [Дембовский, 1959, 1963], Сциллой и Харибдой зоопсихологии. Так, трудившийся на стыке эпох английский философ, политик, историк Фрэнсис Бэкон считал, что животные обладают волей, памятью, и способны к познанию окружающего мира через инстинкты [Бэкон, 2015]. Томас Гоббс, склоняясь к механицизму, все же наделял животных способностью к обдумыванию, воле, интуиции и примитивному пониманию, но отрицал наличие у них памяти. Но наиболее ярким представителем механицизма считают Рене Декарта, который был убежден, что «в животных нет никакого настоящего чувства, никакой настоящей страсти <...> они только автоматы...» [Декарт, 2015]. Английский философ Джон Локк, отрицая механицизм, высказывал мнение, что животные выживают благодаря чувствам и инстинктам. Он утверждал, что животные обладают памятью и пользуются «проникшими в ум» идеями, и способны к простейшим мыслительным процессам [Локк, 1985]. Бенедикт Спиноза утверждал, что живое тело является «мыслящим телом» и указывал лишь на разницу в степени мышления между животным и человеком [цит. по: Филиппова, 2012; Ждан, 1990]. Немецкий философ Готфрид Лейбниц, отвергая идеи Декарта о равенстве сознания и психики, считал, что животные не являются простыми автоматами, и разум им заменяют ассоциации, которые для них являются единственным способом организации знания [цит. по: Петровский, Ярошевский, 1985]. Эти идеи поддерживал Джордж Беркли, он допускал наличие

элементарной мыслительной деятельности и способности к предвидению как механизма выживания у животных [Беркли, 2015]. Дэвид Юм наделял животных рассудком, мышлением, способностью к познанию окружающего мира. По его мнению, для них также, как и для человека, характерны чувства, ощущения, способность к рассуждению, они даже могут любить и ненавидеть, но в отличие от человека в менее совершенной форме, по причине более узких потребностей [Юм, 1995].

В XVIII веке начинается активное развитие эволюционных идей. Именно этот период знаменуется началом непосредственного изучения психических способностей животных и становления зоопсихологии. Пионером в этом отношении можно считать французского философа и врача Жюльена Ламетри. Изучая различные виды млекопитающих, а также птиц, рыб и насекомых, он указывал на то, что инстинкты не зависят от размышлений и опыта и направлены на выживание вида. В середине XVIII века выходит «Трактат о животных» – труд Этьена Бонно де Кондильяка, в котором автор, рассматривая проблему происхождения инстинктов, предполагает, что инстинктивное поведение происходит от разумного, постепенно автоматизируясь [цит. по: Филиппова, 2012]. Такое представление о природе инстинктов позволило последующим исследователям рассматривать инстинктивное поведение в качестве «элементарного ума» т. е. «начала познания» [Крушинский, 1980]. Исключительную роль в развитии зоопсихологии сыграл еще один французский естествоиспытатель, Жорж Луи Бюффон. В своем труде «Всеобщая и частная естественная история» он, пытаясь создать широкую систему природы, использовал не только морфологические особенности, но и собранные в полевых исследованиях данные об образе жизни, привычках и нравах животных [Бюффон, 2011].

Следующий этап развития зоопсихологии был неразрывно связан с набирающим обороты эволюционным учением. В начале XIX века выходит в свет «Философия зоологии» Жана Батиста Ламарка, в которой не просто была изложена первая целостная теория эволюции, одними из ключевых факторов

которой он назвал поведение и психическую деятельность, но и было высказано представление о взаимосвязи психики и нервной системы [Ламарк, 1937]. На данном этапе развития зоопсихология приобретает экспериментальный характер. И в этом большая заслуга Фридриха Кювье, чьи представления об инстинкте и «умственных способностях» базировались не только на наблюдениях, но и на экспериментах. Однако решающую роль в возникновении и развитии сравнительных и экспериментальных исследований поведения и психики животных сыграли труды Чарльза Дарвина, в частности, «Выражение эмоций у человека и животных» и глава «Инстинкт» в фундаментальной работе «Происхождение видов». В них он, сопоставляя инстинкты человека и животных, указывал на общность их происхождения [Дарвин, 2001а, б].

В конце XIX века и начале XX века, на стыке эпох, большое внимание уделялось формированию теоретических основ изучения психики животных и человека. Герберт Спенсер изложил наиболее полные теоретические представления о сущности и эволюции психики. Также проблемами психики занимались Уильям Джеймс и Уильям Мак-Дугалл. Их работы содержат данные сравнительного анализа психики человека и животных, сведения о различных формах поведения животных. Эти исследователи положили начало выделению экспериментального подхода к психике животных в самостоятельное направление [цит. по: Филиппова, 2012]. К началу XX века у этого направления наметились два выраженных вектора. Первый был связан с созданием школы изучения условно-рефлекторной деятельности И.П. Павловым, а второй – с началом изучения процессов научения у животных. Первые эксперименты в этой области были осуществлены Эдвардом Ли Торндайком. В своих работах он не только заложил основы лабораторных методов исследования психики животных, но и дал сравнительную, количественную оценку скорости обучаемости у разных таксономических групп животных, указывая при этом на незначительную разницу между различными позвоночными. К этому периоду относятся также работы основоположника бихевиоризма Джона Уотсона, который подошел к количественной оценке поведения более радикально, введя в качестве основы

поведенческого акта формулу «стимул-реакция», отвергая внутренний субъективный мир животных. Одним из последователей этого направления был Берхаус Скиннер, создатель методов изучения инструментальных рефлексов [цит. по: Зорина, Полетаева, 2002]. Однако дальнейшее развитие бихевиоризма и накопление экспериментальных данных показало, что поведение животных не может быть описано только лишь формулой «стимул-реакция» [Hunter, 1913; Walton, 1915; Cowan, 1923]. Данная концепция требовала существенной корректировки. Одним из первых, кто заговорил о неполноценности схемы Дж. Уотсона, был американский исследователь Эдвард Толмен [цит. по: Мак-Фарленд, 1988]. Придерживаясь в целом изначальной идеи бихевиоризма, он добавил такие понятия, как «целенаправленность поведения» и «промежуточные переменные». Его концепцию часто называют, молярным бихевиоризмом или необихевиоризмом, а самого Э. Толмена основоположником изучения когнитивных процессов и внутренних образов-представлений у животных. Однако наряду с достаточно интересной центральной концепцией у бихевиоризма и необихевиоризма был один весьма существенный недостаток, сохранившееся в основе этого направления в течении десятилетий заблуждение, допущенное еще Э. Торндайком, что существенных различий в скорости обучаемости различных видов позвоночных нет. Это привело к тому, что данные, полученные на крысах, голубях и других лабораторных животных проецировались и на другие виды. И хотя в начале 20 века бихевиоризм, несомненно, занимал в зоопсихологии господствующее место, сравнительно небольшое число зоопсихологов поддерживало старые традиции сравнительной психологии. Американский психолог Роберт Йеркс, проведя сравнительные исследования антропоидов, дал характеристику различным психическим функциям этих животных [Yerkes, Yerkes, 1928]. Его эксперименты с высшими обезьянами стали источником дальнейших исследований этих животных. Н. Майер и Т. Шнейрла, обобщив данные в своем учебнике по зоопсихологии, проанализировали поведение самых разнообразных видов [Maier, Schneirla, 1935; Schneirla, 1952]. Подробную классификацию форм поведения, а также принципов и методов его изучения в

своей работе предоставили К. Уорден, Т. Дженкинс и Л. Уорнер [Warden, Jenkins, Warner, 1935]. Карл Лэшли исследовал физиологической основы разнообразных форм поведения [Lashley, 1929, 1930, 1938].

Генри Ниссен совместно с другими исследователями, в том числе с Р. Йерксом [Yerkes, Nissen, 1939] провел ряд исследований по решению задач шимпанзе [Nissen, Riesen, Nowlis, 1938; Nissen, Taylor, 1939]. Следует заметить, что сравнительная психология XX века, в принципе, была сосредоточена на изучении различных психических способностей антропоидов. Немецкий психолог Вольфганг Келер в своей книге «Исследование интеллекта человекоподобных обезьян», описывая механизм «инсайта» при экстренном решении задач, приходит к смелому заключению, что «шимпанзе почти человек» [Келер, 1930]. Изучением интеллекта антропоидов в последующем занимались другие ученые [Rumbaugh, 1977; Rumbaugh, Hopkins, Washburn et al., 1991; Gillan, 1981; Gillan, Premack, Woodruff, 1981]. Немалая доля исследований приходится на изучение способности к использованию и изготовлению орудий, в том числе работы Р. Йеркса [Yerkes, 1943], Н. Н. Ладыгиной-Котс [Ладыгина-Котс, 1959], К.Э. Фабри [Фабри, 1980], Э. Визальберги, Д. Фрагази, С. Севидж-Рамбо [Visalberghi, Fragaszy, Savage-Rumbaugh, 1995, Visalberghi, 1997]. В XX столетии огромную популярность приобретают исследования в сфере коммуникации, и обучении языкам посредникам высших обезьян [Kellog, Kellog, 1933; Hayes, Hayes, 1951; Premack, Premack, 1972; Patterson, 1978; Gardner, Gardner, 1985; Savage-Rumbaugh et al., 1993], а также исследования зачатков самосознания [Griffin, 1984; Gallup, 1970, 1977, 1982; Povinelli, Nelson, Boysen, 1990; Povinelli et al., 1993; Povinelli, 1993] [цит. по Зорина, Смирнова, 2006].

Началом развития научного направления, изучающего поведение и психику животных в России, принято считать середину XIX века, а основоположником данного направления – выдающегося профессора Московского университета Карла Рулье. Он придерживался эволюционных взглядов и высказывал мнение, что поведенческие и психические функции, в частности, инстинкты, возникли, как и любые другие признаки, в результате взаимодействия с окружающей средой

в ходе эволюции. Свою точку зрения он основывал на собственных наблюдениях и экспериментах [Рулье, 1954]

Множество интересных наблюдений за поведением животных, в частности, птиц, было проведено в конце XIX века учеными-зоологами М. Мензбиром, Д. Кайгородовым [Мензбир, 1922; Кайгородов, 1911]. Врач по специальности М. Паргамин, обобщив собственные наблюдения и сообщения других естествоиспытателей, опубликовал большой обзор, посвященный семейной жизни животных [цит. по: Крушинский, 1980].

В начале XX века российская зоопсихология получает новый виток развития, во многом благодаря В. А. Вагнеру. Согласно его концепции, при изучении психики и поведения животных необходимо использовать специальные методологические подходы, в частности, филогенетический и онтогенетический. Он одним из первых обратил внимание на роль в жизни животных индивидуально-приобретенного поведения и разработал набор критериев для его анализа. И хотя некоторые из выводов В. А. Вагнера были ошибочными, его «объективный биологический метод» стал основой будущих исследований отечественных зоопсихологов [Вагнер, 1998].

В 1922 году выходит книга «Эволюция и психика» А.Н. Северцова, где, проведя глубокий анализ различий между приобретённым и врожденным поведением, автор обосновал значение психики как фактора эволюции. Он подчеркивал, что изменения в поведении, играют важную роль в приспособлении к быстрым изменениям окружающей среды. А.Н. Северцов высказывал мнение, что у высокоразвитых животных существует тип поведения, который можно охарактеризовать как разумный [Северцов, 1922].

Существенный вклад в формирование представлений о закономерностях становления поведения внес Л.А. Орбели. В своих работах он проводил анализ эволюции мозговых функций во взаимосвязи с осложнением поведенческих адаптаций. Согласно утверждениям Л.А. Орбели, увеличение пластичности поведения сопровождает процесс прогрессивной эволюции [Орбели, 1949].

Огромное значение в развитии сравнительной психологии в России имели труды выдающегося ученого XX века Н. Н. Ладыгиной-Котс. Заложенные ею теоретические основы эволюции психики, были подкреплены многочисленными наблюдениями и экспериментами на животных разного филогенетического уровня. Развивая идеи и методы В. А. Вагнера, она уделяла большое внимание проблеме элементарного мышления животных как предпосылке человеческого мышления. Наиболее известными работами Н. Н. Ладыгиной-Котс, являются ее исследования шимпанзе, в том числе знаменитый труд «Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях» [Ладыгина-Котс, 1935].

Следует заметить, что в XX веке, отечественные исследователи также, как и зарубежные зоопсихологи, уделяли большое внимание изучению поведения и психики обезьян, в том числе психики высших обезьян. П.К. Денисов, М. Штодин [Денисов, 1935; Штодин, 1947], Г.З. Рогинский [Рогинский, 1948] занимались изучением интеллектуальных действий и орудийной деятельности у шимпанзе, сравнивая их с низшими обезьянами и отмечая у них появление зачатков разума. Многие исследователи занимались изучением обезьян с точки зрения антропогенеза. Так, Н. Ю. Войтонис [Войтонис, 1949], М. А. Дерягина [Дерягина, 1986] занимались проблемами манипуляционных способностей у мартышковых и антропоидов, Н. А. Тих [Тих, 1970] исследовала стадную жизнь и средства коммуникации некоторых низших обезьян. Не оставались в стороне и исследования высшей нервной деятельности высших приматов [Вацуру, 1948; Штодин, 1947]. Нельзя не отметить исследования касающиеся поведения и психики шимпанзе, проведенные Л. А. Фирсовым [Фирсов, 1972, 1983]. Особенность его экспериментов заключалась в том, что животные находились не только в лабораторных, но и в условиях, приближенных к естественным.

Конечно, спектр интересов отечественных исследователей не сводился исключительно к изучению приматов. Л. В. Крушинский [Крушинский, 1968, 1986, 1993] в своих исследованиях не только определяет основы рассудочной деятельности и мышления животных, но используя оригинальную методику,

основанную на способности животных улавливать простейшие эмпирические законы, проводит сравнительный анализ развития этих способностей в ряду позвоночных (рыб, земноводных, рептилий, птиц и млекопитающих).

## 1.2. Современные представления о когнитивных способностях

Когнитивная активность человека рассматривается, как видоспецифическая характеристика, направленная на поиск и приобретение новых знаний, с целью выживания человека как биологического вида [Меркулов, 2013]. По сути, к когнитивным способностям относятся мышление, пространственная ориентация, понимание, обучение, речь, память, внимание, интеллект и т.д. Все эти функции связывают человека с окружающим миром и позволяют составить представление о нем. Они напрямую связаны с деятельностью головного мозга и, в частности, с работой сенсорных систем и органов чувств. В когнитивной психологии существует достаточно много когнитивных моделей – от простых до достаточно сложных. Однако большинство этих моделей базируется на определенной цепочке последовательных событий: предъявление стимула, его обнаружение с помощью сенсорной системы, сохранение в памяти и реакция на него [Солсо, 2011].

Возвращаясь к когнитивным способностям животных, следует отметить, что впервые о наличии у животных неких мысленных «когнитивных» образов, заговорил Э. Толмен [Толмен, 1979]. Он высказывал мнение, идущее в разрез с господствующими тогда концепциями бихевиоризма. Рассматривая поведение как «молярный» феномен, он представлял его целевым и когнитивным [Толмен, 1980]. Э. Толмен подвергал критике популярную тогда модель поведения, сводящуюся к простой схеме «стимул-реакция». Он предположил, что в процессе приобретения опыта у животного формируются определенные знания, которые

сохраняются в виде образов, он называл это «когнитивной картой», «мысленным планом». Его утверждения опирались на ряд экспериментов, в которых он показал, что животные могут получить информацию об экспериментальной камере или лабиринте, не осуществляя соответствующего поведения. Э. Толмен утверждал, что познавательный процесс является неотъемлемым свойством любого поведенческого акта, и формирование условного рефлекса или процесса научения происходит через познание подкрепляющего фактора и путей его достижения. Он доказывал свою точку зрения тем фактом, что в случае изменения целевого фактора или средств его достижения, непременно поменяется и сам поведенческий акт. Представления Э. Толмена изложены в его трудах, ключевым из которых является книга «Целенаправленное поведение животных и человека», изданная в 1932 году. По мнению Д. Мак-Фарленда [Мак-Фарленд, 1988], Э. Толмен во многом опередил свое время и предопределил развитие современного когнитивного подхода к изучению поведения животных.

Схожие представления развивал отечественный физиолог И. С. Бериташвили (Беритов) [Бериташвили, 1974]. Его концепция строилась на исследованиях способности животных к отсроченным реакциям. Он предполагал, что решение предоставленной животному задачи осуществляется не непосредственно действующими на него стимулами, а «психонервными образами», мысленными представлениями – образами этих стимулов.

И.С. Бериташвили произвел развернутые исследования пространственной ориентации и лежащей в ее основе образной памяти у различных представителей позвоночных. Однако психонервные процессы, в отличие от Э. Толмена, он рассматривал не как элемент формирования условного рефлекса, а как процесс возникновения образа наряду с рефлекторной деятельностью. Труды И.С. Бериташвили имеют такое же фундаментальное значение, как и работы Э. Толмена [цит. по: Зорина, Полетаева, 2002].

Однако если в начале XX века идея наличия у животных когнитивных процессов рассматривались лишь как аспект изучения пространственной ориентации, то сегодня данная концепция получила более широкое определение.

Термин «когнитивные» процессы применяют для тех видов поведения, «в основе которых лежит не акт условнорефлекторного ответа на воздействие внешних стимулов, а формирование внутренних (мысленных) представлений о событиях и связях между ними» [Зорина, Полетаева, 2002, с. 86]. Круг явлений, относимых к данным процессам достаточно широк, – некоторые виды памяти (образная память), ряд форм обучения, прежде всего пространственное, а также рассудочная деятельность. По мнению Л.В. Крушинского элементарная рассудочная деятельность – это «способность животного улавливать эмпирические законы, связывающие предметы и явления внешнего мира, и оперировать этими законами в новой для него ситуации для построения программы адаптивного поведенческого акта» [Крушинский, 1986, с. 27]. По определению Д. М. Рамбо, – это «адекватное поведение, основанное на восприятии связей между предметами, на представлении об отсутствующих предметах, на скрытом оперировании символами» [Rumbaugh, Pate, 1984 с. 570]. В более широком смысле когнитивные способности рассматривают как основу мышления и сознания.

Итак, когнитивные способности – это достаточно широкое понятие, объединяющее большое количество различных психических процессов. И следует заметить, что лишь небольшой процент исследователей занимается изучением познавательных способностей сразу с различных сторон этого объемного понятия [Herrmann et al., 2007; Schmitt, Pankau, Fischer, 2012; Paule, 1990]. Однако в этих и других исследованиях, где предметом изучения становятся отдельные элементы когнитивных способностей, данная функция психики выступает как показатель, как инструмент для определения какого-либо явления или влияния, спектр которых достаточно широк.

Изучение когнитивных способностей животных представляет особый интерес не только само по себе, но также непосредственно связано с такой проблемой, которая не теряет своей актуальности и вызывает разногласия и дискуссии, а именно – наличие зачатков мышления у животных, уровень его сложности и, что наиболее важно, происхождение и развитие психической деятельности человека в процессе эволюции [Зорина, Смирнова, 2011].

Исследования различных аспектов когнитивных функций способствуют раскрытию механизмов экологической пластичности поведения. Также одним из важнейших направлений когнитивных исследований является вопрос наличия сознания у животных [Фабри, 1976]. Еще Дарвин предполагал, что сознание несет приспособительные функции, которые, как и любые другие, должны иметь непрерывную эволюционную историю [цит по: Povinelli, 1993].

Затронутая тема весьма обширна и поэтому целесообразно разобрать ее более конкретно – что же все-таки относится к когнитивным процессам. Взяв за основу классификацию, предложенную З. А. Зориной и И. И. Полетаевой [Зорина, Полетаева, 2002], можно предложить набор следующих познавательных функций и методик, применяемых для их изучения.

*Латентное обучение* – «образование связи между индифферентными стимулами или ситуациями, в отсутствии явного подкрепления» [Thorpe, 1956, с. 26]. Первые эксперименты по латентному обучению были осуществлены Б. Беркли, им же и было введено данное понятие [цит. по: Толмен, 1997]. В естественном виде латентное обучение основывается на исследовательской активности. Любой процесс обучения базируется на элементах латентного обучения [Thistlethwaite, 1951]. И поскольку без исследования объекта или обстановки, в принципе, невозможно его познание, то латентное обучение в некоторой степени является первоосновой когнитивных способностей. Очевидно, что животное, исследуя новую обстановку, накапливает сведения о ней. Способность ориентироваться на определенной местности – это вопрос выживания, ведь полученная информация может быть использована для поиска пищи, убежища, полового партнера. Предполагалось, что существует определенное «побуждение к исследованию», которое может снижаться в процессе обучения, однако однозначного мнения на этот счет нет [Halliday, 1966]. Пик исследований способности к латентному обучению пришелся на середину XX века [Seward, 1949; Reynolds, 1945; Meehl, Maccorquodale, 1948; Fehrer, 1951]. Сегодня латентное обучение, как таковое, практически не изучается, хотя, по сути, является неотъемлемым элементом при различных когнитивных исследованиях, в

частности, при исследованиях способности к ориентации в пространстве. Кроме того, имеется ряд работ в области нейропсихологии и фармакологии, связанных с изучением регуляции латентного обучения, но в основном у мышей [Nabeshima et al., 1990; Ichihara, Nabeshima, Kameyama, 1993, а, б; Noda et al., 2001].

Мысль о возможном наличии у животных *способности «представления» стимулов* при отсутствии таковых впервые была высказана В. Хантером в 1913 г. [Hunter, 1913]. Для доказательства существования данной когнитивной функции им был предложен «метод отсроченных реакций». Исследования различных видов показали, что животные действительно могут формировать свое поведение, основываясь на «мысленных представлениях», образах, хранящихся в памяти. Методика получила достаточно широкое распространение [Hunter, 1929; Tinklerpaugh, 1932; Войтонис, 1936], эксперименты на животных были дополнены исследованиями на детях [Hunter, 1917]. На сегодняшний день методика активно применяется для изучения различных характеристик памяти [Labadze, Gogoberidze, Khananashvili, 2006].

Роль мысленных представлений в поведении и психике животных была расширена в исследованиях Ж. Пиаже [Пиаже, 1969], Л.В. Крушинского [Крушинский, 1986]. В работах этих ученых широко применялись тесты на «константность свойств предметов» («object permanence»), позволяющие показать, что у объекта исследования сохраняется не только понимание о существовании невидимого стимула, но и сохраняются в памяти знания о его качествах и свойствах.

Еще одной составляющей когнитивных процессов является *пространственное обучение*. Ориентация животных в пространстве может осуществляться несколькими способами. Различают как достаточно простые, так и весьма сложные механизмы поиска пути к цели. Самый примитивный способ – это счисление пути («dead reckoning»). Существует несколько предположений относительно того, какие внутренние процессы позволяют осуществить построение траектории движения в пространстве таким способом [Wallace et al., 2002; Stackman, Herbert, 2002; Shettleworth, Sutton, 2005; Maaswinkel, Whishaw,

1999]. Еще один способ – это использование ориентиров («landmark use»), что часто сочетается со счислением пути. Данный тип ориентации рассматривают как близкий к формированию связей типа «стимул-реакция», а путь, который животное запоминает, представляют, как цепь ассоциативных связей. По данной тематике имеется ряд исследований на птицах и некоторых млекопитающих [Cheng, Spetch, 1998; Benhamou, Poucet, 1998]. Еще одна более сложная модель – это формирование у животного «когнитивной карты». Как отмечалось выше, об этом говорил Э. Толмен [Толмен, 1980], вслед за ним данное понятие использовали Дж. О'Киф и К. Надел [O'Keefe, Nadel, 1974] для определения пространственных представлений такого характера, когда для ориентации животное должно представлять, как близкие, так и далекие объекты. На сегодняшний день, для исследования данных способностей преимущественно используют методы радиального [Olton, 1977] и водного лабиринта [Morris, 1984; Frick et al., 1995]. К сожалению, данные методики, в связи с размерами экспериментальных установок, осуществимы только на некрупных животных, в основном, на грызунах [Watts, Stevens, Robinson, 1981; Crusio, Schwegler, Lipp, 1987].

Еще одним видом когнитивной деятельности является «выбор по образцу» [Ладыгина-Котс, 1923, 1935]. Данная методика основывается на формировании мысленных представлений, но не об окружающей среде, как в случае с обучением в лабиринте, а об отсутствующем в момент выбора образце и сопоставлении его с одним из предложенных стимулов. Тест находит применение в изучении способности к обобщению. В отличие от выработки двигательных навыков, «выбор по образцу» требует более длительной выработки [Фирсов, 1977], что делает данную методику привлекательной в отношении сравнительных исследований животных различного уровня организации. Впервые методика была введена Н.Н. Ладыгиной-Котс в начале XX века [Ладыгина-Котс, 1923, 1935], однако активно используется и в настоящее время. Так сравнительное исследование макаков, шимпанзе и людей показали, что данный вид когнитивной

деятельности в определенной степени доступен как низшим, так и высшим приматам [Кузнецова, Голубева, Рязанцева, 2012].

Одним из сложнейших проявлений когнитивной деятельности животных является *орудийная деятельность*, включающая использование («tool using») и изготовление орудий («toole manufacture») [Дерягина 1996; Резникова, 2005]. Основу орудийной деятельности формируют две составляющие – исследовательская и манипуляционная активность. Н.Ю. Войтонис указывал на две ступени, ведущие к развитию орудийной деятельности: стремление к манипулированию и улавливание пространственных взаимоотношений и связей между предметами [цит. по: Новоселова, 2010]. Манипуляционная активность представляет собой совокупность действий, совершаемых особью с предметом, объектом в разных сферах приспособительного поведения (пищевого, социального, исследовательского). В ходе манипулирования идет обобщение опыта животного на основе получаемой информации. В итоге животное получает комплексную информацию об объекте как едином целом, но обладающем разнокачественными свойствами. В этом проявляется значение манипулирования как основы когнитивных способностей [Моисеева, 2009].

### **1.3. Исследование когнитивных способностей обезьян**

Одним из важнейших направлений когнитивной науки является изучение данной функции у обезьян. В силу своей эволюционной и биологической близости к человеку они представляют собой уникальную и очень популярную в последние десятилетия модель для изучения влияния на когнитивную функцию человека различных фармакологических препаратов и исследования возможностей лечения заболеваний, связанных с когнитивными нарушениями [Watson, Platt, 2012; Roberts et al., 2010; Buccafusco, 2008; Schneider et al., 2006; D'Mello, Steckler, 1996; Taylor et al., 1990]. Исследование когнитивной деятельности современных приматов является источником информации для решения проблем эволюции психики и реконструкции ранних стадий

антропогенеза [Зорина, Смирнова, 2011; Черниговская, 2006; Alba, 2010; Byrne, 2000; Deaner et al., 2007; Tomasello, 2000]. Современные представители приматов демонстрируют основные ступени эволюции отряда от полуобезьян к высшим обезьянам. Данные, полученные при изучении поведения и психики обезьян, могут быть гипотетически перенесены на предковые формы, позволяя, таким образом, сформировать представление о ранних этапах становления психики человека.

Спектр представителей отряда приматов, являющихся объектом когнитивных исследований, в настоящее время довольно широк. Если в предыдущем столетии объектом такого рода исследований были в основном высшие обезьяны [Дембовский, 1963; Келер, 1930; Ладыгина-Котс, 1959; Рогинский, 1948; Фирсов, 1977; Yerkes, 1943], то в последние годы все больше внимания привлекают другие виды приматов, результаты исследования на которых иногда оказываются парадоксальными. В частности, при тестировании макаков яванских (*Macaca fascicularis*) и павианов анубисов (*Papio anubis*) по многим тестам были получены результаты, сопоставимые с результатами антропоидов [Schmitt, Pankau, Fischer, 2012]. Данные, полученные при изучении поведения и психики обезьян, могут быть гипотетически перенесены на предковые формы, позволяя, таким образом, получить представление о ранних этапах становления психики человека. Чрезвычайно важным методическим приемом, при этом, является сравнительный подход. Так, при сравнительном исследовании когнитивных способностей трех видов обезьян Старого света – макаков резусов, тонкинских макаков и павианов анубисов было установлено отставание макаков резусов в тестах на использование различных когнитивных стратегий, что объяснялось различной социальной сложностью этих видов [Petit et al., 2015]. Сравнительный подход был использован также при исследовании способностей к выполнению когнитивных тестов у 4-х видов лемуров [Sandell et al., 2011]. При этом, было установлено, что кошачьи лемуры, обладающие наиболее сложной социальной организацией, демонстрируют наилучшие результаты в тестах на социальное научение.

Современные представители приматов демонстрируют основные ступени эволюции отряда от полуобезьян к высшим обезьянам. Сопоставление когнитивных способностей современных приматов, находящихся на разных ступенях эволюционного развития и обладающих различными социальными системами, способствует выявлению центральных тенденций в эволюции социальности и когнитивных функций приматов.

### 1.3.1. Исследование широконосых обезьян

Среди широконосых обезьян большую популярность у ученых, занимающихся когнитивными исследованиями, получили различные виды капуцинов. Эти животные зарекомендовали себя как весьма ценный объект для исследований разных направлений, в том числе, изучения различных аспектов когнитивных способностей и поведения. Имеются данные об их близости по уровню способностей с антропоидами [Anderson, 1996]. Однако существует и мнение о наличии между ними определенных различий [Visalberghi, 1997].

Спектр исследований, проводимых на капуцинах очень широк и разнообразен, поэтому можно разделить имеющиеся на сегодняшний день данные на несколько категорий.

Достаточно популярным направлением является исследование *способностей к орудийной деятельности* у этих животных. Так, в своих исследованиях, Э. Визальберги (с соавторами) использует тест «прозрачная трубка», указывая на тот факт, что капуцины (*Cebus apella*), действительно обладают способностями к использованию орудий для извлечения приманки, однако ставит под сомнение целесообразность их действий [Visalberghi, Limongelli, 1994]. Г. Вестергаард (с соавторами) указывает на высокий уровень манипуляционной активности капуцинов при изготовлении и использовании орудий, а также на значимость нормальной социальной среды в данном аспекте [Westergaard, Fragaszy, 1987]. Другие эксперименты с использованием орудий для добычи приманки продемонстрировали неспособность капуцинов анализировать

пространственные отношения в тех случаях, когда в задаче задействовано более чем два элемента (орудие и пища) [Fujita, Kuroshima, Asai, 2003], но показали при этом их преимущество в данной способности над тамаринами (*Saguinus oedipus*) [Cummins-Sebree, Fragaszy, 2010]. В другом эксперименте тамарины не могли использовать сочетание нескольких орудий, хотя при этом оказались способны обучиться необходимым манипуляциям и перенести данный опыт на аналогичную задачу [Santos et al., 2005].

В когнитивных исследованиях выделяются работы, касающиеся *исследования латеральности*. Так, эксперименты на капуцинах (*Cebus apella*) и тамаринах (*Saguinus oedipus*) продемонстрировали некоторое предпочтение использования правой руки, которое, однако, утрачивается при решении сложных манипуляционных задач, требующих использования обеих конечностей [Spinozzi, Truppa, 1999; King, 1995]. Степень использования преимущественно правой руки, как показали эксперименты, у капуцинов повышается с возрастом и более выражена у животных, выбирающих двуногое перемещение в противоположность четвероногому [Westergaard et al., 1997]. А при решении тактильных и визуальных задач у капуцинов отмечается предпочтение левой руки, что, по мнению авторов, связано со специализацией правого полушария [Spinozzi, Cacchiarelli, 2000; Anderson et al., 1996].

Рядом авторов опубликованы работы о способности капуцинов (*Cebus apella*, *Cebus libidinosus*) использовать камни для раскалывания орехов и палки для отпугивания хищника (змеи) [Boinski, 1988; Ottoni, Mannu, 2001; Fragaszy et al., 2004; Moura, Lee, 2004; Waga et al., 2006; Visalberghi et al., 2007]. Данные наблюдения также показали наличие передачи опыта между животными. Однако последний тезис является спорным, так как другие работы, напротив, отрицают роль подражания и имитации при освоении капуцинами орудий [Fragaszy, Visalberghi, 1989; Visalberghi, 1987].

И в этом контексте весьма целесообразно рассмотреть исследования, касающиеся *социального обучения*. В данном отношении капуцинов ставят в один ряд с шимпанзе, орангутанами и некоторыми видами макаков [Perry, 2011].

Эксперименты указывают на высокую степень способности к обучению у капуцинов путем имитации и реконструкции продемонстрированных им движений и действий [Custance, Whiten, Fredman, 1999]. Менее выдающиеся, однако, положительные результаты показали в схожих экспериментах мармозетки (*Callithrix jacchus*) [Voelkl, Huber, 2000; Bugnyar, Huber, 1997].

Работы, касающиеся непосредственно *способности к обучению*, были достаточно популярны в начале второй половины двадцатого века, с появлением статей Г. Харлоу, в которых автор описывал методику «установки на обучение» [Harlow, 1949, 1950]. Исследования способности к обучению, проведенные на нескольких видах широконосых обезьян, показали, как отмечают авторы, что они отстают по способностям от макаков резусов, шимпанзе и человека, но превосходят мартышек [Miles, 1957; Shell, Riopelle, 1958].

На сегодняшний день исследования направлены в большей степени на изучение различных аспектов, касающихся *памяти*. Так, бразильские ученые в серии экспериментов обнаружили, что уровень данных функций у капуцинов (*Cebus apella*) сопоставим с показателями, демонстрируемыми представителями рода макаков. Кроме того, авторы провели онтогенетическое сравнение способности к запоминанию у взрослых и молодых животных, которые показали превосходство первых. Этот факт подтверждает гипотезу о наличии у животных когнитивного возраста, связанного с формированием различных когнитивных процессов на разных этапах онтогенеза, связанных, очевидно, с развитием определенных нейронных структур [Tavares, Tomaz, 2002; Resende, Tavares, Tomaz, 2003].

Исследования, посвященные изучению памяти у капуцинов путем поиска приманки, указывают на определенный контраст в реализации данной функции по отношению к людям и обезьянам Старого света. Многие исследователи сходятся во мнении, что способность поиска пищи по памяти с использованием визуальных ориентиров у обезьян Нового света (*Cebus apella*) выражена слабее. То есть капуцины не могут использовать свои собственные знания о местонахождении невидимой приманки. При этом в некоторых работах авторы

указывают на достаточно высокую степень индивидуальности в проявлении данной способности [Basile et al., 2009; Fujita, 2009; Paukner, Anderson, Fujita, 2006]. Работы, посвященные *обнаружению невидимой приманки* в различных вариациях, осуществляются и на других представителях обезьян Нового света. В западной литературе эти тесты известны как «на шесть стадий интеллектуального развития» [цит. по: Пиаже, 1969]. Так, исследователи свидетельствуют о достаточно гибком проявлении данной способности у тамаринов (*Saguinus oedipus*) [Neiworth et al., 2003] и игрунок (*Callithrix jacchus*) [Mendes, Huber, 2004]. Сравнительное исследование саймири (*Saimiri sciureus*) и орангутанов (*Pongo pygmaeus*) продемонстрировало отсутствие данной способности у первых в противоположность высокой степени проявления таковой у вторых [De Blois, Novak, Bond, 1998].

Контраст в пользу обезьян Старого света отмечается также в работах, посвященных изучению *метапознания* у животных. Так, в исследовании, посвященном изучению данной функции у макаков резусов и капуцинов, авторы свидетельствуют о высокой степени развития метапознания по сравнению с голубями [Roberts et al., 2009], отмечая при этом некоторое превосходство макаков резусов над капуцинами [Beran, Smith, 2011].

Существует ряд работ, посвященных изучению *пространственной памяти*. И хотя данные работы далеки от однозначных заключений, они все же позволяют сделать определенные выводы. Например, исследования, проведенные в естественных условиях на капуцинах, показали, что при поиске пищи преобладающим фактором является пространственная информация, то есть животные, вероятно, используют пространственную память, руководствуясь определенными ориентирами, образы которых сохранились у них в памяти [Garber, Paciulli, 1997; Janson, 1998; Vicca-Marques, Garber, 2004].

### 1.3.2. Исследование узконосых обезьян

Не менее обширны исследования когнитивных способностей обезьян Старого света. Однако, как и в случае с широконосыми обезьянами, среди узконосых существует наиболее часто используемый в экспериментах вид – макак резус (*Macaca mulatta*). Эти животные уже давно зарекомендовали себя в качестве лабораторной модели в исследованиях самых разнообразных сфер науки. Не являются исключением и работы, связанные с изучением когнитивных функций. Но при этом предметом исследования зачастую являются половые, возрастные различия или эффект от различного рода воздействий и влияний, а познавательные способности выступают лишь как один из показателей [Voутko, 2000; Lacreuse, Herndon, 2000].

Имеется ряд работ связанных с изучением *инструментальных способностей* обезьян. Японские макаки (*Macaca fuscata*) обучились использовать Т-образные грабли [Ishibashi, Hihara, Iriki, 2000] и продемонстрировали способность сочетать инструменты [Hihara, 2003]. Некоторые авторы утверждают о самостоятельном использовании камней для достижения приманки из трубки отдельной самкой и последующем перенятии данного опыта ее соплеменниками [Tokida et al., 1994]. О способности к самостоятельному обучению использования орудий путем «проб и ошибок», а также последующей передаче опыта свидетельствуют наблюдения, проведенные за группой лапундеров (*Macaca nemestrina*) [Beck, 1976]. Имеются данные, подтверждающие возможность обучению использования орудий у соплеменников в экспериментах и на некоторых других видах макаков [Zuberbühler et al., 1996; Ducoing, Thierry, 2005].

Способность различных представителей узконосых обезьян к спонтанной манипуляции подтверждается немалым количеством экспериментов и наблюдений. Имеется ряд работ, в которых авторы указывают на достаточно высокую степень развития манипуляционной активности у различных видов павианов [Vauclair, Fagot, 1993; Westergaard, 1992; Beck, 1972, 1973а, б], львинохвостых макаков (*Macaca silenus*) [Westergaard, 1988]. Г. Вестергаард даже проводит параллель между развитием манипуляционной активности у павианов и детей [Westergaard, 1993]. Имеются свидетельства об отсутствии данной

способности у мандрилов (*Mandrillus sphinx*) [Westergaard, 1988]. В области изучения манипуляционной активности существует направление, связанное с изучением предпочтений использования животными правой или левой руки. В экспериментах над макаками резусами зафиксировали преимущественное использование правой конечности, [Hörster, Ettliger, 1985; Hopkins, Washburn, Rumbaugh, 1989; Hopkins et al., 1992]. При решении тактильных, пространственных и визуальных задач у резусов наблюдают, что, как отмечалось выше, характерно и для капуцинов, смещение в сторону левой руки [Fagot, Drea, Wallen, 1991]. В работе, посвященной исследованию сразу двух этих видов, авторы указывают на более выраженную латеральность у макаков резусов по сравнению с капуцинами, отмечая, при этом, что для капуцинов характерно увеличение с возрастом степени предпочтения определенной руки [Beran, Smith 2011]. Данный факт был отмечен также в наблюдениях над гвинейскими павианами (*Papio papio*) [Vauclair, Fagot, 1987]. Эксперимент на анубисах (*Papio anubis*), не подтвердил зависимости данной функции от пола или возраста [Vauclair, Meguerditchian, Hopkins, 2005]. При этом у зеленых мартышек (*Cercopithecus aethiops*) не обнаруживается однозначного предпочтения какой-либо руки [Harrison, Byrne, 1981].

Как отмечалось выше, вопрос, касающийся *способности к обучению*, был достаточно популярен во второй половине XX века. Г. Харлоу, проведя серию экспериментов над макаками резусами, сделал вывод о возможности использования этих животных в качестве модели, в случае, когда использование человека невозможно по ряду причин [Harlow, 1959]. Как отмечают исследователи, резусы достаточно легко справляются с задачами на обучение [Butler, 1953; Harlow, McClearn, 1954]. Анализ возрастных различий показал лишь некоторое отставание пожилых обезьян от молодых в способностях при обучении прямому навыку [Rapp, 1990]. Однако обнаруживается существенное отставание взрослых животных в обучении обратному навыку: обезьянам данной категории требовалось гораздо больше времени для переучивания. Авторы объясняют этот факт ослаблением механизмов, связанных с жесткостью реакции [Bartus, Dean,

Fleming, 1979; Lai et al., 1995]. При этом у животных всех возрастов отмечаются определенные индивидуальные различия в производительности в рамках возрастных категорий [Moss, Rosene, Peters, 1988], что указывает на высокую степень индивидуальности в проявлении такой когнитивной функции как способность к обучению.

В работах, связанных с изучением *пространственной памяти* у макаков резусов, авторы указывают на то, что данная способность с возрастом угасает, причем у самцов в большей степени [Lacreuse et al., 1999; Moss et al., 1997; Herndon et al., 1997; Lai et al., 1995]. Также с возрастом у макаков резусов отмечается угасание кратковременной памяти [Bartus, Fleming, Johnson, 1978]. Данный факт связывают с дисфункцией префронтальной коры [Rapp, Amaral, 1989]. В связи с вышеуказанными данными макаков резусов можно рассматривать как подходящую модель человеческого старения [Moss, Rosene, Peters, 1988; Presty et al., 1987].

Как и в случае с обезьянами Нового света, определенные успехи достигнуты и в изучении *метапознания* у обезьян Старого света. Наблюдения за поведением в процессе обучения макаков резусов позволили сделать вывод о достаточно высокой степени развития данной функции у данного вида приматов [Morgan et al., 2014; Middlebrooks, Sommer, 2011; Hampton, Hampstead, 2006]. Как показали исследования, эти животные способны оценивать состояние собственной памяти, что отражается в решении когнитивных тестов [Templer, Hampton, 2012], и эти результаты позволяют предположить, что, как и люди, «они знают, что не знают» [Smith, 2010; Washburn, Smith, Shields 2006]. Способность оценивать собственные знания, по мнению некоторых исследователей, может быть достаточно широко распространена и среди других представителей узконосых обезьян [Hampton, Zivin, Murray, 2004].

В области исследования когнитивных способностей в немалой доле работ объектом исследования выступают самые различные представители обезьян Нового и Старого света, но основная часть экспериментов и наблюдений посвящена капуцинам и макакам резусам. Однако на первом месте среди всех

используемых обезьян в исследованиях самых различных направлений, изучающих когнитивные функции, находятся антропоиды: орангутан, горилла и шимпанзе, что вполне оправдано в силу максимальной эволюционной близости к человеку.

В исследованиях, связанных с изучением *инструментальной деятельности*, отмечается явное превосходство орангутанов (*Pongo pygmaeus*) и шимпанзе (*Pan troglodytes*, *Pan paniscus*) над капуцинами (*Cebus apella*), выражающееся в четком понимании причинно-следственных связей [Visalberghi, Fragaszy, Savage-Rumbaugh, 1995]. Однако имеются и противоречащие данному мнению факты, указывающие на неспособность антропоидов (*Pan troglodytes*, *Pongo pygmaeus*, *Pan paniscus*, *Gorilla gorilla*) избежать ловушки, в которую попадает приманка [Girndt, Meier, Call, 2008]. В целом вопрос наличия способности у антропоидов осознавать причинно-следственные связи в тестах с ловушками, на сегодняшний день остается нерешенным, а мнение ученых по этой проблеме неоднозначно. При этом шимпанзе в эксперименте оказались способными обучаться избегать ловушки [Seed et al., 2009]. Некоторые ученые пришли к выводу, что данная способность имеет высокую степень индивидуальности [Mulcahy, Call, 2006]. Кроме того, интерпретация результатов усложняется разнообразием модификаций тестов с ловушками от различных трубок до платформ, то есть одно и то же животное может решить верно один вариант, но не справиться при этом с аналогичной вариацией задачи [Martin-Ordas, Call, Colmenares, 2008]. Можно предположить, что, даже допуская факт того, что антропоиды понимают причинно-следственные связи в одном эксперименте, они не способны транспонировать эти знания на аналогичные ситуации.

Эксперимент, проведенный на 171 человекообразной обезьяне, (*Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*) продемонстрировал их способность легко решать простые инструментальные задачи без предварительного опыта и достаточно быстро обучаться решению более сложных задач. При этом отмечается факт понимания этими животными функциональной возможности того или иного инструмента, в отличие от других представителей

отряда [Herrmann, Wobber, Call, 2008]. Данный факт подтверждается исследованиями, в которых животным (*Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*) предлагалось использовать короткие палки для достижения приманки. В результате обезьяны отказывались от выполнения задачи, очевидно понимая функциональную несостоятельность данного инструмента [Mulcahy, Call, Dunbar, 2005]. Также эксперименты показали, что антропоиды (*Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Pongo pygmaeus*, *Gorilla gorilla*) способны выбирать орудие по качеству (жесткий/гибкий) в соответствии с требуемой задачей [Manrique, Gross, Call, 2010]. Наблюдая за группой орангутанов (*Pongo abelii*) ученые обнаружили, что они способны использовать воду в качестве инструмента для достижения приманки [Mendes, Hanus, Call, 2007]. Развивая данную тему, группа исследователей протестировала других антропоидов (*Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes*, *Pongo pygmaeus*), а также детей (*Homo sapiens*) нескольких возрастов. В результате лишь 20% исследуемых шимпанзе, 8% детей четырех лет и 58% восьми лет справились с задачей, а орангутаны в данном эксперименте не смогли выполнить поставленную задачу [Hanus et al., 2011]. В экспериментах по тушению огня [Денисов, 1935, Штодин, 1947; Вацуро, 1948] также не было получено однозначных результатов. Столь противоречивые данные можно в очередной раз интерпретировать в сторону высокой степени индивидуальности проявления когнитивных способностей, как у антропоидов, так и у человека. Кроме того, вполне очевидно, что немаловажную роль играет возраст испытуемых.

Эксперименты на *определение хиральности* у антропоидов показали преимущественную праворукость у шимпанзе (*Pan Troglodytes*) [Hopkins D. et al., 2001] и горилл (*Gorilla gorilla*) и леворукость у орангутанов (*Pongo pygmaeus*), что авторы объясняют влиянием некоторых экологических и биохимических факторов [Hopkins et al., 2003]. В. Хопкинс указывает, что ярко выраженная праворукость шимпанзе (*Pan troglodytes*), подтвержденная множеством наблюдений и исследований, опровергает факт человеческой праворукости как результата воспитания и культурных традиций [Hopkins et al., 2004].

Предпочтительность использования правой конечности у шимпанзе не находит зависимости от пола или возраста [Cantalupo et al., 2005], в то время как у молодых орангутанов (*Pongo pygmaeus*) отмечается низкая степень хиральности, в противоположность достаточно развитой праворукости у пожилых самок этого вида [Rogers, Kaplan, 1996]. В исследованиях бонобо (*Pan paniscus*), эволюционно более близких к человеку, также отмечается смещение предпочтений в сторону праворукости [Shafer, 1997], особенно, при локомоции и жестикуляции [Hopkins, de Waal, 1995].

Эксперименты, основанные на использовании инструментов, показали, что антропоиды (*Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Pongo abelii*) способны к планированию будущих потребностей, что до недавнего времени считалось исключительно человеческой прерогативой [Osvath, Osvath, 2008; Mulcahy, Call, 2006]. И здесь уместно перейти к обзору исследований, касающихся изучения *метапознания* у антропоидов. Д. Повинелли, М. Томаселло и ряд других авторов указывают на весьма неоднозначное проявление данной функции у шимпанзе. Проведя значительный анализ существующих данных, сравнивая результаты, полученные на шимпанзе и детях дошкольного возраста, ученые делают выводы о возможном наличии понимания, увиденного животными, однако подчеркивают необходимость дальнейшего детального изучения механизмов метапознания у антропоидов [Povinelli et al., 1996; Tomasello, Call, Hare, 2003]. Разнообразные вариации тестов, основанных на поиске пищи, проведенные на шимпанзе (*Pan troglodytes*), орангутанах (*Pongo abelii*) и детях (*Homo sapiens*) показали сопоставимость результатов для всех трех видов [Neldner, Collier-Baker, Nielsen, 2015; Marsh, MacDonald, 2012]. При этом в эксперименте над орангутанами (*Pongo pygmaeus*) справедливо отмечается значительная степень индивидуальности в проявлении способности осознания собственного опыта [Suda-King, 2008]. Несмотря на то, что большинство исследований дали спорные и неоднозначные результаты, в западной литературе можно обнаружить работы, в которых авторы делают уверенные выводы, подкрепленные экспериментальными данными, о способности антропоидов осознавать возможность собственных

ошибок [Call, 2010], принятие решений, связанных с риском [Haun, Nawroth, Call, 2011], сопоставлении слуховой и визуальной информации с нахождением приманки [Call, 2004; Call, Tomasello, 1994]. В задачах на различные вариации перемещения приманки шимпанзе (*Pan troglodytes*, *Pan paniscus*) показали превосходство над гориллами (*Gorilla gorilla*) и орангутанами (*Pongo pygmaeus*), но отставали от тридцатимесечных детей (*Homo sapiens*) [Barth, Call, 2006].

Очевидно, что данный вопрос, как и многие другие темы, касающиеся когнитивных способностей антропоидов и отряда приматов в целом, еще далек от финального решения и не раз будет уточнен, и пересмотрен в будущем.

С выше рассмотренной проблемой тесно связана тематика изучения *сознания*, которая уже достаточно давно исследуется с самых разных сторон. Существует несколько основных подходов для определения сознания. Это исследование способности к преднамеренной коммуникации (обучение языкам посредникам), эксперименты по самоузнаванию в зеркале, исследования, основанные на «теории разума», и изучение способности к целенаправленному действию, принятию волевого решения [Зорина, Смирнова, 2006]. В частности, исследования по способности к обучению языкам посредникам показали наличие определенных способностей к запоминанию слов и общению в разной степени у шимпанзе (*Pan troglodytes*) [Garner, Garner, 1985; Premack, Premack, 1972, Rumbaugh et al., 1973, Savage-Rumbaugh et al., 1993], гориллы (*Gorilla gorilla*) [Patterson, Gordon, 2002], орангутана (*Pongo pygmaeus*) [Miles, 1993]. В экспериментах на шимпанзе (*Pan troglodytes*) отмечены случаи свободного общения животных с помощью жестов, как между животными, так и с человеком [Jensvold, Gardner, 2000].

Весьма популярные эксперименты по самоузнаванию в зеркале показали, что к самоидентификации из приматов, кроме человека, способны шимпанзе (*Pan troglodytes*) [Gallup, 1970; Povinelli et al., 1993; Tomasello, Call, 1997], орангутаны (*Pongo pygmaeus*) [Povinelli, Vonk, 2004], под сомнением – гориллы (*Gorilla gorilla*) [Ledbetter, Basen 1982; Patterson, Cohn, 2006].

Не менее распространены исследования, основанные на «теории разума» («theory of mind») [Premack, Woodruff, 1978]. Д. Повинелли (с соавторами) уверенно утверждает о наличии у шимпанзе способности воспринимать психическое состояние сородичей [Povinelli, Vonk, 2003] и делает вывод, что для них данная способность может играть важную роль в социальной конкуренции [Povinelli, Eddy, 1996]. Подтверждение этому можно найти в работах других исследователей [Hare, Call, Tomasello, 2001]. М. Томаселло (с соавторами) в экспериментах на шимпанзе не отрицает данного факта, однако предостерегая от непосредственного отождествления и обращает внимание на необходимость поиска сходств и различий данной функции у антропоидов и человека [Tomasello, Call, Hare, 2003]. При этом существуют работы, в которых можно обнаружить свидетельства того, что данная способность у антропоидов приближается по уровню развития к таковой у двухлетних детей [Suddendorf T., Whiten, 2001; Suddendorf, 1997].

Обзор проведенных ранее исследований когнитивных способностей различных видов обезьян показывает, насколько при общей обширности данной проблемы, отсутствует четкая структурированность и систематичность в работах касающихся различных аспектов познавательных функций. Сравнительно хорошо изучены макаки резусы, капуцины и, конечно, антропоиды. Однако практически отсутствует возможность сопоставления полученных различными исследователями данных по этим и другим обезьянам. Это, в первую очередь, связано с отсутствием единой методики для оценки когнитивных способностей, различиями в трактовке и интерпретации используемых тестов. Несмотря на это, все же удастся проследить определенные тенденции в различиях по уровню когнитивных способностей у разных представителей отряда приматов и взаимосвязи развития психических функций с условиями среды обитания и физиологией исследуемых животных. Прослеживается разница в уровне когнитивных способностей в зависимости от пола и возраста исследуемых животных.

Произведенный анализ литературных данных служит основой для концепции данного исследования о возможности использования различных видов современных обезьян в качестве гипотетических моделей реконструкции различных стадий антропогенеза и эволюции отряда приматов в целом. Подтверждается необходимость создания универсальных методик для изучения различных аспектов когнитивных способностей обезьян. Практически полное отсутствие работ касающихся психических функций отдельных видов обезьян (в частности павианов гамадрилов), подчеркивает необходимость проведения исследования малоизученных представителей отряда.

При анализе представленных в независимых источниках данных по исследуемой тематике установлено качественное совпадение авторских результатов с результатами по вопросам, касающимся зависимости уровня отдельных аспектов когнитивных способностей от пола и возраста исследуемых животных.

В настоящем исследовании использован сравнительный анализ полученных результатов с литературными данными по рассматриваемой тематике (различия между уровнем когнитивных способностей макаков резусов и павианов гамадрилов как основа гипотетической модели перехода от древесно-наземного к преимущественно наземному образу жизни в процессе антропогенеза).

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1 Объект исследования

В качестве объекта исследования использовались неполовозрелые павианы гамадрилы (*Papio hamadryas*) (26 особей) и макаки резусы (*Macaca mulatta*) (20 особей) двух возрастов: полуторагодовалые (семь самцов и пять самок павианов, пять самцов и пять самок макаков) и трехлетние (семь самцов и семь самок павианов, пять самцов и пять самок макаков). Небольшая численность исследуемых особей обусловлена сложностью и длительностью подготовки животного (подбор, высадка из родной группы, привыкание к условиям индивидуального содержания) к эксперименту.

Период от полутора до трех лет у исследуемых видов обезьян характеризуется плавным переходом от пребывания в непосредственной близости от матери к постепенному началу становления в социальной группе и проявлению самостоятельности. Исследуемые нами возрастные категории тесно связаны с периодом полового созревания, которое у самцов гамадрилов завершается к 4 - 5 годам, у самок в 3 – 4 года, у самцов резусов завершается 3 - 4 годам, у самок в 2,5 - 3,5 года [Лапин и др., 1963; Sigg et al., 1982; Kummer et al., 1985]. Ввиду поведенческих и физиологических изменений, наблюдаемых в данный возрастной период, закономерно предположить также наличие различий в уровне экспериментальной активности и когнитивных способностей между полуторагодовалыми и трехлетними животными. Данные о сроках прорезывания

зубов у резусов [Trotter, Nixon, MacDonald, 1977] и павианов [Reed, 1973] подтверждают сопоставимость выделенных нами возрастных категорий у исследуемых видов.

Кроме того, именно неполовозрелые обезьяны зачастую используются в различных лабораторных исследованиях, поэтому полученные данные о когнитивных характеристиках могут быть применены при отборе животных.

## 2.2 Описание используемой батареи тестов<sup>3</sup>

Для оценки общего уровня когнитивных способностей были применены различные методики, собранные в батарею тестов [Аникаев, Чалян, Мейшвили, 2011]. Подбор тестов осуществлялся с целью разностороннего анализа познавательных способностей. Были использованы: 1) тест на мотивацию (№1 в батарее тестов); 2) тесты на способность установления путей достижения приманки в пространстве и определение взаимосвязи между предметами, которые мы условно обозначили как «пространственные» (№№ 2 и 3 в батарее тестов); 3) тест на манипуляционную активность и способность к использованию орудий (№4 в батарее тестов); 4) тесты на понимание простых эмпирических законов природы (по Крушинскому [Крушинский, 1986]) (№№ 5 и 7 в батарее тестов); 5) тест на способность к принятию сознательного волевого решения (№ 6 в батарее тестов).

---

<sup>3</sup> При подготовке данного раздела диссертации использованы следующие публикации, выполненные автором в соавторстве, в которых, согласно Положению о присуждении ученых степеней в МГУ, отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Аникаев А.Е., Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Сравнительное исследование способности к сознательному выбору у макаков резусов (*Macaca mulatta*) и павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) // Вестник Московского университета. Серия XXIII. Антропология, 2014; 4/2014; с. 74-87.

Аникаев, А.Е., Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Исследование развития общего интеллекта у макаков резусов. / А.Е.Аникаев, В.Г.Чалян, Н.В.Мейшвили. // Материалы 2-ой международной научной конференции «Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии.» Том.2. – Сочи- Адлер. РАМН, НИИ медицинской приматологии. - 2011. - С.268 – 275. (доля автора 0,33)

1. **Взятие приманки.** Тест, необходимый для последующей оценки когнитивных функций, отражает готовность животного к выполнению задач, уровень его заинтересованности и мотивации. В качестве приманки использовались нарезанные кусочками яблоки. Продолжительность теста – до 30 минут на выполнение.

2. **Прозрачный экран** (Рис. 1) [Banerjee et al., 2009]. Перед животным помещается прозрачная пластина, за которой в зоне досягаемости располагается приманка. В нашем случае приманка поочередно помещалась справа и слева от животного, однократно с каждой стороны. Верным решением считалось извлечение приманки из-за барьера. Правильное выполнение даже одного предъявления (правого или левого) рассматривалось как верное решение теста. Продолжительность теста – до 30 минут на каждое предъявление.

3. **Притягивание приманки за веревку** (Рис. 2). Широко известны различные вариации данного эксперимента. Одним из первых исследований в этой сфере считается классическая работа В. Келера [Келер, 1930]. Приманка прикрепляется к одному концу нити, а другой ее конец располагается непосредственно перед животным. В нашем эксперименте метод был модифицирован: конец веревки с приманкой крепился к пружине. Таким образом, мы исключили возможность случайного подтягивания приманки. Верным решением считалось фиксирование веревки и извлечение приманки. Продолжительность теста – до 30 минут на выполнение.



Рис. 1. Тест «Прозрачный экран»



*Рис. 2. Тест «Подтягивание приманки за веревку»*

4. **Прозрачная трубка** (Рис. 3). Тест известный также под названием «опыт Йеркса» [Yerkes, 1943]. В нашем эксперименте использовался самый простой вариант данной задачи. Приманку помещают в прозрачную трубку и предлагают в комплексе с шестом. Верным решением считалось извлечение приманки из трубки при помощи шеста. Продолжительность теста – до 30 минут на выполнение.

5. **Неисчезаемость**. Животному демонстрировалась приманка, затем закрывалась непрозрачным экраном и помещалась в емкость. После удаления экрана животное должно было найти приманку. Этот тест предложенный Л.В. Крушинским позволяет оценить способность животного к пониманию простых «эмпирических» законов природы [Крушинский, 1986], в данном случае о «неисчезаемости» объектов. Продолжительность теста – до 30 минут на выполнение.



*Рис. 3. Тест «Прозрачная трубка»*

6. ***A not B Error*** (Рис. 4). Тест на сознательный выбор. Сам тест является модификацией [Banerjee et al., 2009] задачи Пиаже «A not B Error», используемой для определения четвертого этапа сенсомоторной стадии когнитивного развития младенцев 8–12 месяцев [цит. по: Gruber, Vonèche, 1977]. В оригинальной постановке методика используется не только для тестирования детей, но и для сравнительных исследований человека и обезьяны в нейробиологии [Diamond, 1990; Diamond, Goldman-Rakic, 1989; Diamond, Zola-Morgan, Squire, 1989], а также предлагается для анализа межвидовых различий среди приматов [Mathieu et al., 1976]. В нашем случае применяется следующая модификация: используются две емкости, контрастно отличающиеся по цвету. В емкость «А» (красная) помещается приманка, которую предварительно демонстрируют обезьяне. Рядом ставится пустая емкость «В» (синяя). В распоряжение животному предоставляются обе емкости и позволяют найти приманку. Процедура повторяется десять раз (для выработки стойкого моторного навыка на красную емкость «А»). На каждое предъявление отводится 10 минут. Расположение емкостей всегда одинаковое, поэтому рефлекс вырабатывается не только на цвет, но и на их положение. Затем приманка помещается в емкость «В» (синяя), рядом ставится пустая емкость «А» (красная). Все манипуляции производятся



*Рис. 4 Тест «A not B error»*

демонстративно, на глазах у животного, после чего предоставляется сделать выбор. Верным решением считается выбор емкости «В». Отличие от оригинального теста заключается в демонстративности перемещения приманки из емкости «А» в емкость «В». По Ж. Пиаже испытуемый должен сам понять, что, если приманка не в «А», значит она в «В». Модифицированный тест позволяет оценить способность к сознательному, очевидному выбору, и ответить на вопрос, что доминирует в поведении животного – сформированный моторный навык или сознательное поведение. Следует отметить, что отказ от решения засчитывался животному, либо в случае абсолютного нежелания выполнять работу, либо в случае отказа от выполнения финального этапа. Редкие (от 1 до 3) отказы от выбора в течение формирования навыка не учитывались.

**7. Оперирование размерностью фигур** (Рис. 5). Еще одна методика, предложенная Л.В. Крушинским [Крушинский, 1986] и дополненная Б. А Дашевским [Дашевский, 1972] используется для оценки понимания животным простых эмпирических законов природы, в данном случае – о «вместаемости» объектов. Животному демонстрируется приманка, после чего за непрозрачным экраном, она помещается в емкость, представляющую из себя определенную объемную фигуру, рядом устанавливается проекция данной фигуры, обезьяне предоставляется выбор. В оригинальной методике использовалось до 30 вариантов



*Рис. 5. Тест «Оперирование размерностью фигур»*

фигур и их проекций, а также специальный механизм, с помощью которого два объекта разъезжались в разные стороны от животного. С целью максимального упрощения мы модифицировали тест: использовалось 5 фигур и их проекции, а именно: куб, низкий цилиндр, высокий цилиндр, конус и параллелепипед. Все комплекты предъявлялись однократно в определенной последовательности. На решение одного предъявления отводилось до 10 минут. Никакого специального механизма не применялось: фигуру с приманкой и ее проекцию, сразу, вручную, устанавливали по разные стороны от животного. Оценка выполнения задачи осуществлялась следующим образом, при правильном решении от 3-5 предъявлений животному засчитывалось верное решение. Несомненно, такое упрощение существенно сказывается на объективности результата, однако это являлось вынужденной необходимостью, так как тест представлял из себя лишь часть целой серии когнитивных задач. И в данном случае для нас было важно, в первую очередь, оценить качественный показатель, то есть наличие или отсутствие конкретной способности. Для количественного анализа, то есть степени проявления данной способности, эта модификация теста не подходит.

Все особи были экспериментально наивными, никаких предварительных тестов и наблюдений не производилось. Перед началом исследования, после отсаживания из родных групп, животных помещали на две недели в условия индивидуального содержания, где они проходили этап предварительного привыкания к новым для них условиям содержания и присутствию человека, непосредственного приручения не осуществлялось. После двух недель индивидуального содержания, для выполнения тестов животных отсаживали в отдельную, специально оборудованную клетку в изолированном помещении, состоящем из двух комнат. После установки экспериментального оборудования и постановки теста в комнате с обезьяной, экспериментатор удалялся в другую комнату. Таким образом, животные оказывались предоставленными самим себе, без какого-либо влияния со стороны исследователя. Наблюдения за ходом эксперимента проводились при помощи видеонаблюдения. Регистрация результатов осуществлялась путем протоколирования, также производилась частичная запись видеоматериала.

Тестирование одного животного осуществлялось в течение 3 дней. 1-й день – с 1 по 4 тесты, 2-й день – тесты 5 и 6, 3-й день – 7 тест. На эксперимент отводилось не более 2 часов в день. Все тесты были предъявлены однократно. В общей сложности на тестирование животных было затрачено 262 часа.

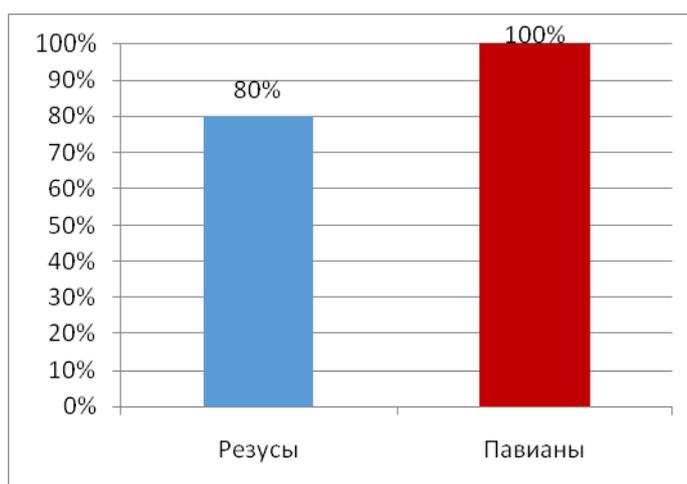
Оценка всех тестов осуществлялась по двум основным критериям: *активность* – приступает / не приступает; *успешность* – решает / не решает.

Статистический анализ данных осуществлялся путем вычисления доли определенного качественного класса в общей совокупности наблюдений ( $P$ ), стандартного квадратического отклонения ( $\sigma$ ), ошибки доли при альтернативной изменчивости ( $s$ ). Ввиду небольшой выборки и поскольку преимущественно производилось сравнение качественных признаков для оценки достоверности различий был использован точный критерий Фишера ( $F$ ) (при уровне значимости  $p \leq 0,05$ ), а также критерий Манни-Уитни ( $U$ ) (при уровне значимости  $p \leq 0,05$ ) [Гланц, 1999; Трухачева, 2012]. Использовались статистические пакеты МО EXCEL 2007 и STATISTICA 6.0.

## ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

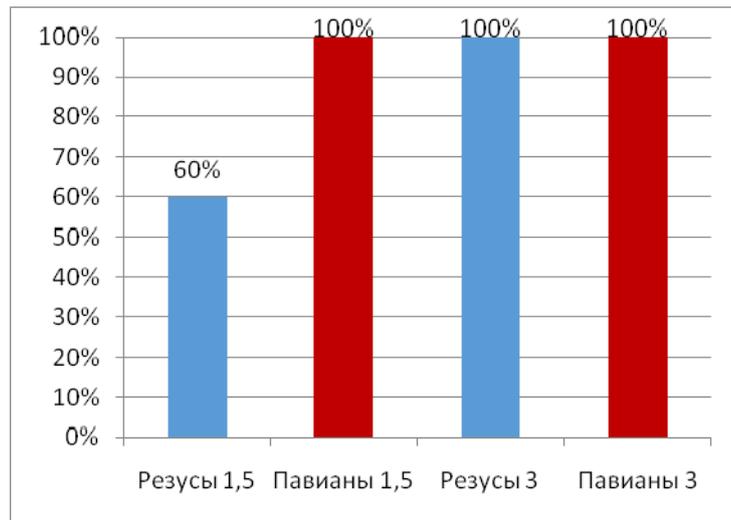
### 3.1. Взятие приманки

Поскольку в случае данного теста его выполнение, в сущности, означает верное решение, мы сочли целесообразным не разделять критерии активности и успешности. Проанализировав полученные данные, получены следующие результаты (Рис. 6). Из 20 макаков резусов с задачей справляются 16 обезьян (80%) ( $P = 0,8$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,09$ ). Из 26 павианов гамадрилов тест выполняют все животные. Таким образом разница между количеством, справляющихся с тестом, особей обоих видов достоверно составляет 20%, что указывает на более высокую активность павианов.



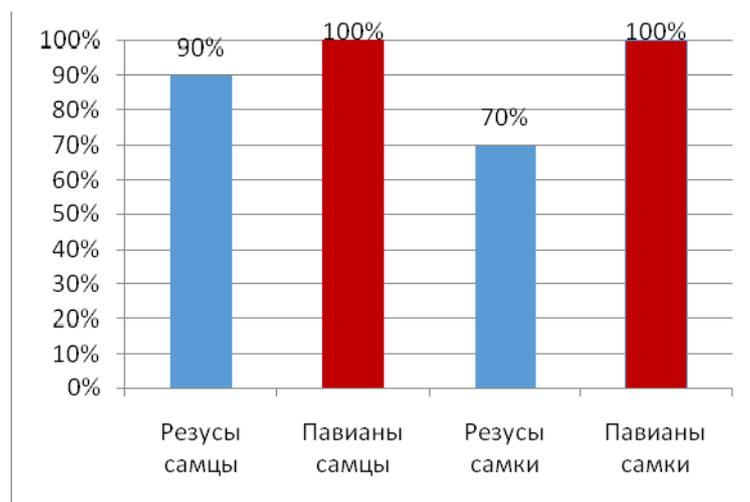
*Рис. 6. Взятие приманки. Межвидовой сравнительный анализ*

Более детальный внутривидовой анализ показывает следующее. Из 10 полуторагодовалых животных задачу выполняют только 6 (60%) ( $P = 0,6$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,15$ ), из 10 трехлетних – все. Разница в количестве выполнивших задачу животных, в обеих возрастных группах макаков резусов составляет 4 обезьяны (40%). Из 10 макаков резусов самцов задачу выполняют 9 животных (90%) ( $P = 0,9$ ;  $\sigma=0,3$ ;  $s=0,09$ ), из 10 самок – 7 особей (70%) ( $P = 0,7$ ;  $\sigma=0,46$ ;  $s=0,14$ ). Различия между самцами и самками резусов 20%. Детальный анализ младшей возрастной группы показывает. Из 5 полуторагодовалых самцов тест выполняют 4 обезьяны (80%) ( $P = 0,8$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ), из 5 самок данного возраста – только 2 (40%) ( $P = 0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ). Разница между полами в пределах младшей возрастной группы составляет 2 обезьяны (40%) и позволяет предположить наличие тенденции отставания самок. Также на этот факт указывает расчет показателей в пределах половых групп (Рис. 8). В старшей группе самок резусов наблюдается на 60% больше особей, справившихся с тестом, чем в категории полуторагодовалых самок. Что подтверждает возможность наличия тенденции роста мотивации при выполнении данного теста у самок резусов в пределах исследуемых возрастов.



*Рис. 7. Взятие приманки. Межвозрастной сравнительный анализ*

Также отставание полуторагодовалых самок макаков резусов отражается при межвидовом сравнении половых и возрастных групп (Рис. 9). Разница между полуторагодовалыми особями достоверно составляет 40%. При этом разница между полуторагодовалыми самцами – 20%, а между самками данного возраста – 60%. Следует заметить, что разница между трехлетними особями обоих видов достоверно отсутствует.



*Рис. 8. Взятие приманки. Межполовой сравнительный анализ*

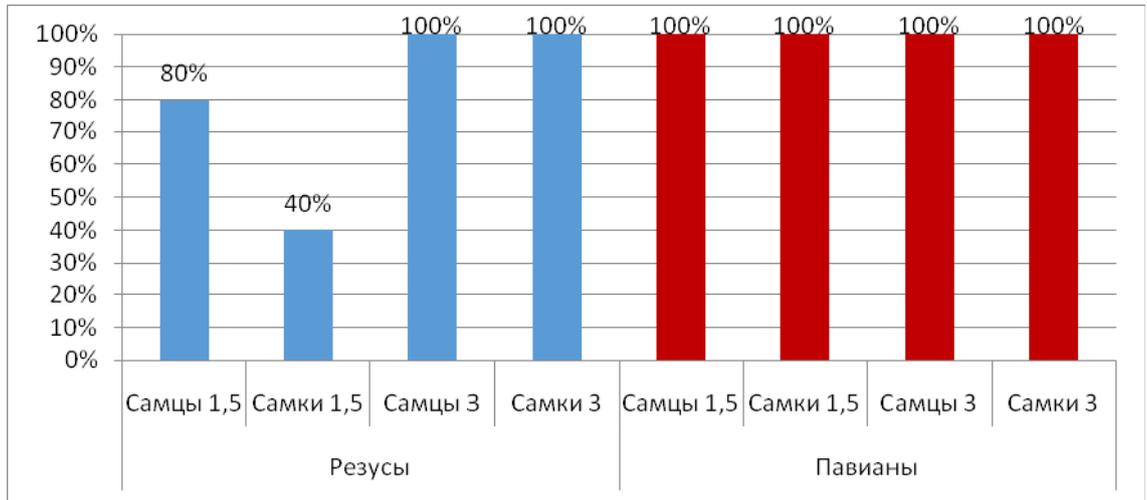


Рис. 9. Взятие приманки. Сравнительный внутривидовой анализ

### 3.2. Прозрачный экран

#### Активность

Анализ результатов активности при решении данного теста показывает следующее (Рис. 10). Из 20 макаков резусов (без учета пола и возраста) к выполнению задачи приступают 13 животных (65%) ( $P = 0,65$ ;  $\sigma=0,48$ ;  $s=0,11$ ). Из 26 павианов гамадрилов приступают все особи. Таким образом разница между сравниваемыми видами статистически достоверна и указывает на превосходство в активности павианов гамадрилов.

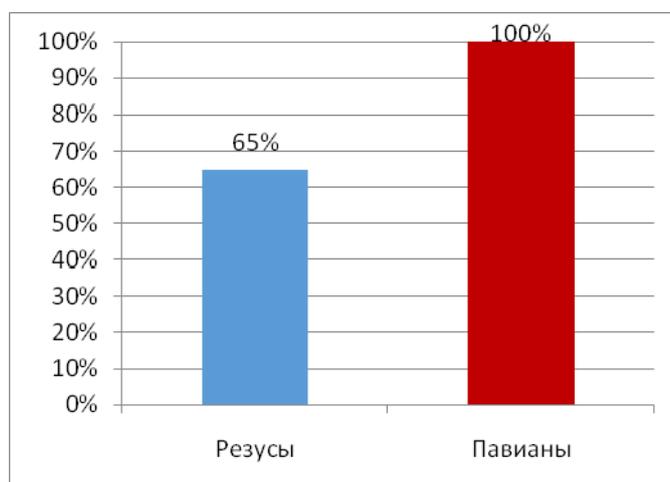
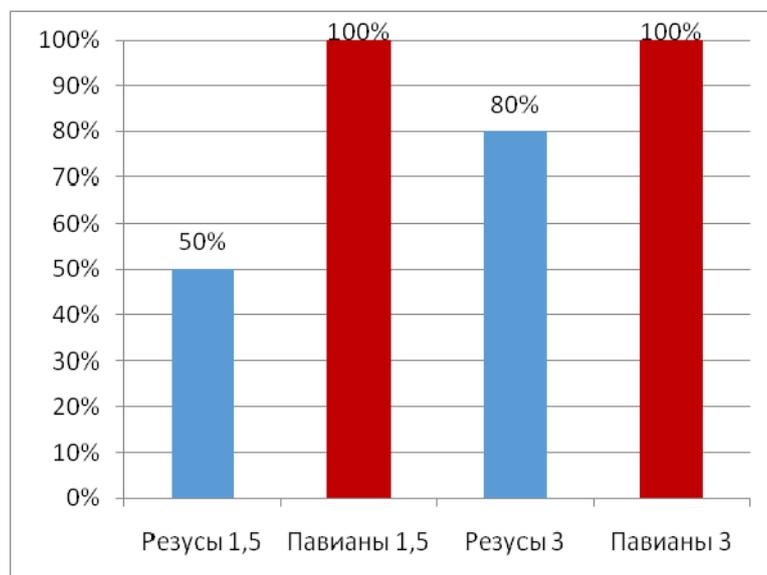


Рис. 10. Прозрачный экран. Межвидовой сравнительный анализ по критерию активности

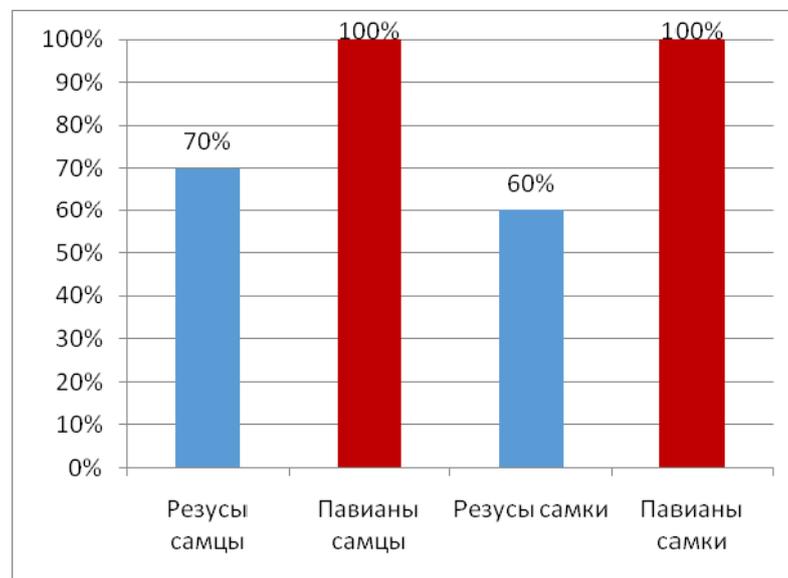
Сравнительный анализ показателей групп разных категорий макаков резусов дает следующие результаты. Из 10 полуторагодовалых макаков резусов приступают к тесту 5 животных (50%) ( $P = 0,5$ ;  $\sigma=0,5$ ;  $s=0,16$ ), из 10 трехлетних особей данного вида – 8 обезьян (80%) ( $P = 0,8$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,13$ ). Соответственно разница между резусами разного возраста составляет 3 особи (30%), и позволяет предположить наличие тенденции отставания обезьян младшей возрастной группы (Рис. 11). Из 10 резусов самцов приступают к выполнению 7 животных (70%) ( $P = 0,7$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,14$ ), из 10 самок – 6 особей (60%) ( $P = 0,6$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,15$ ). Разница между двумя этими группами достоверно отсутствует.

Межвидовой анализ возрастных групп по критерию активности при выполнении данного теста показывает следующее. Полуторагодовалые макаки резусы достоверно уступают павианам гамадрилам данного возраста. Между трехлетними макаками резусами от трехлетних павианов гамадрилами различия достоверно отсутствуют. То есть различия между макаками и резусами обусловлены в первую очередь низкими показателями критерия активности в группе полуторагодовалых макаков.



*Рис. 11. Прозрачный экран. Межвозрастной сравнительный анализ по критерию активности*

Детальный анализ обеих возрастных групп резусов показывает следующее (Рис. 13). Из 5 полуторагодовалых самцов к задаче приступают 3 обезьяны (60%) ( $P = 0,6$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ). Из 5 самок данной возрастной группы приступают к задаче 2 обезьяны (40%) ( $P = 0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ). Эти данные указывают отсутствие достоверной разницы между этими группами. При этом из трехлетних самцов и самок по 5 особей в каждой категории к тесту приступают поровну по 4 обезьяны (80%) ( $P = 0,8$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ), то есть разница в активности при выполнении задачи между особями разного пола в старшей группе отсутствует совсем. Разница между полуторагодовалыми и трехлетними самцами, как и самками разных возрастных категорий достоверно отсутствует. Таким образом, в исследуемой группе макаков резусов отсутствуют статистически значимые различия по критерию активности при выполнении данного теста. При анализе межвидовых различий по половым группам полуторагодовалых особей наблюдается следующее (Рис. 12). Достоверная разница между самцами разных видов, как и между самками отсутствует.



*Рис. 12. Прозрачный экран. Межполовой сравнительный анализ по критерию активности*

Таким образом, можно утверждать, что при решении данного теста макаки резусы оказываются менее активными, чем павианы гамадрилы, при этом менее

активными преимущественно являются полторагодовалые особи. Достоверной зависимости различий между исследуемыми видами от пола по критерию активности при выполнении данного теста не обнаруживается.

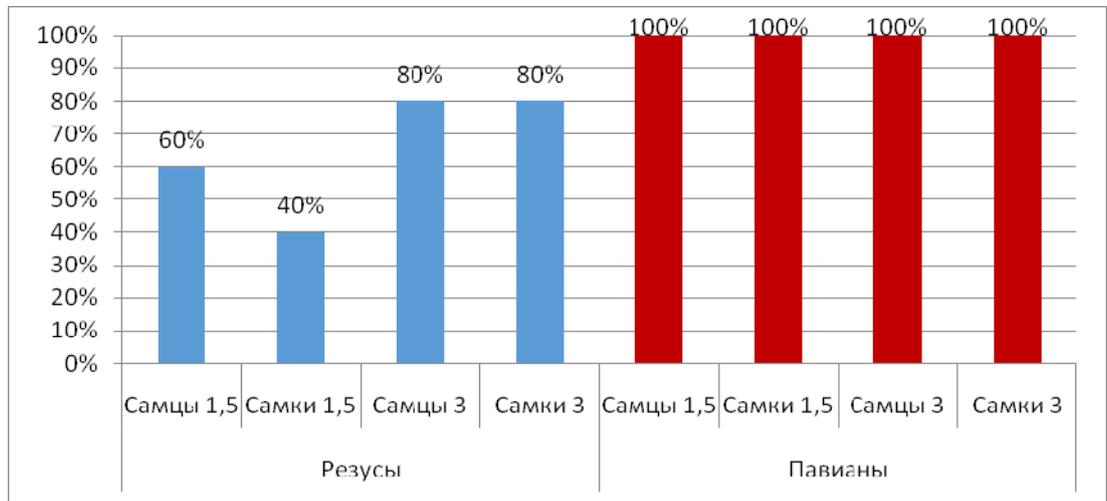
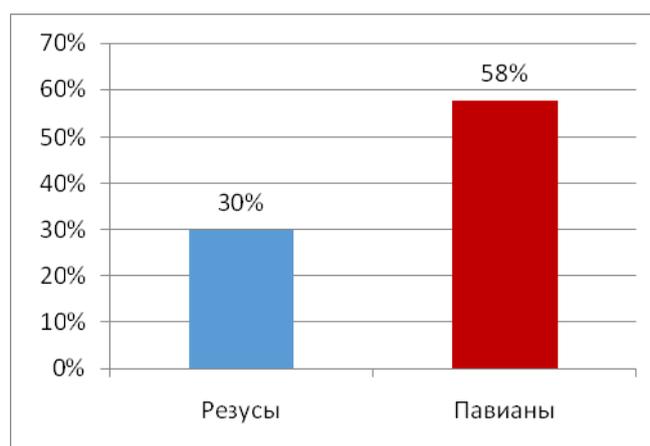


Рис. 13. Прозрачный экран. Сравнительный внутривидовой анализ по критерию активности

### Успешность

Проанализировав показатели успешности при выполнении данного теста получены следующие результаты (Рис. 14). Из 20 макаков резусов верно выполняют тест 6 особей (30%) ( $P = 0,3$ ;  $\sigma=0,46$ ;  $s=0,10$ ), из 26 павианов гамадрилов выполняют тест 15 особей (58%) ( $P = 0,58$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,097$ ). Что дает разницу по показателю успешности между сравниваемыми видами в 28%.

Наблюдаются определенные различия между возрастными (Рис. 15) и половыми (Рис. 16) группами. Так из 10 полторагодовалых резусов с задачей справляются только 2 обезьяны (20%) ( $P = 0,2$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,13$ ). Из 10 трехлетних с задачей справляются 4 особи (40%) ( $P = 0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,15$ ). Разница между возрастными группами резусов в количестве верно выполнивших данный тест обезьян составляет 2 обезьяны (20%) и позволяет предположить наличие тенденции отставания особей младшей группы.



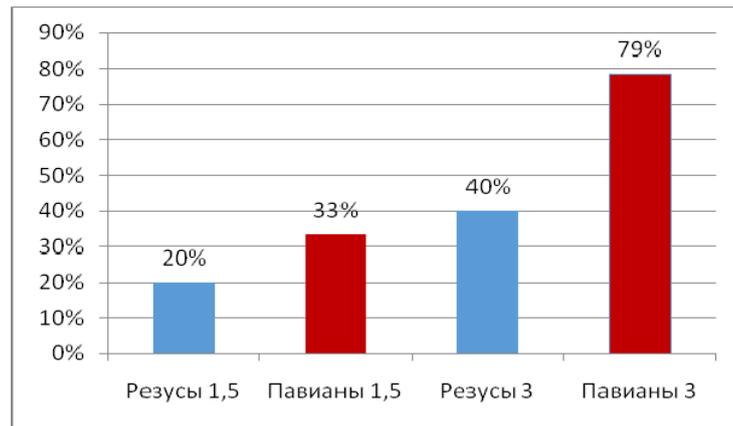
*Рис. 14. Прозрачный экран. Межвидовой сравнительный анализ по критерию успешности*

Из 12 полуторагодовалых павианов гамадрилов верное решение теста демонстрируют 4 обезьяны (33%) ( $P = 0,33$ ;  $\sigma=0,47$ ;  $s=0,14$ ), из 14 трехлетних верно справляются с задачей 11 животных (79%) ( $P = 0,79$ ;  $\sigma=0,41$ ;  $s=0,15$ ). В данном случае разница статистически достоверно составляет 46% (7 обезьян) и указывает на более низкие показатели успешности при выполнении данного теста среди павианов младшей группы. При этом из групп самцов и самок макаков резусов по 10 особей в каждой, верно решают задачу поровну по 3 особи (30%) ( $P = 0,3$ ;  $\sigma=0,46$ ;  $s=0,14$ ). Соответственно разница между этими группами достоверно отсутствует.

Из 14 самцов павианов гамадрилов выполняют тест 7 животных (50%) ( $P = 0,5$ ;  $\sigma=0,5$ ;  $s=0,13$ ), из 12 самок этого вида с задачей справляются 8 особей (66,7%) ( $P = 0,67$ ;  $\sigma=0,47$ ;  $s=0,14$ ). Разница между данными категориями по количеству верно выполнивших тест животных статистически составляет 17% (1 обезьяна).

Разница между резусами и павианами младших и старших возрастных групп статистически недостоверна и соответственно составляет 13% между полуторагодовалыми особями, и – 39% между трехлетними. В обоих случаях преимущество наблюдается в группе павианов гамадрилов. Можно предположить наличие тенденции различий в успешности, связанной с более высокими показателями у животных старших групп. Разница по этому показателю между самцами разных видов составляет 20%. Разница по этому показателю между

самками составляет 37%. В обоих случаях больший процент успешных особей наблюдается в группах павианов гамадрилов. Таким образом, отсутствуют статистически значимые различия, как между самцами, так и между самками обоих видов. Однако можно предположить наличие тенденции различий между самками резусов и павианов, обусловленную результатами, полученными при анализе разницы между трехлетними самками.



*Рис. 15. Прозрачный экран. Межвозрастной сравнительный анализ по критерию успешности*

Для подтверждения данного тезиса рассмотрим степень различий внутри каждой категории (Рис. 17). Из групп полуторагодовалых самцов и самок макаков резусов по 5 обезьян в каждой, верно решают задачу по 1 особи (20%) ( $P = 0,2$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ). Из групп трехлетних самцов и самок по 5 обезьян в каждой, выполняют тест по 2 обезьяны (40%) ( $P = 0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ). Соответственно, разница между самцами и самками макаков резусов в пределах одной возрастной группы отсутствует, а между разными возрастами статистически незначима и составляет по 20% (по 1 обезьяне). То есть, различия в пределах группы макаков резусов достоверно отсутствуют, и показатели критерия успешности при решении данного теста в исследуемой группе, не зависят от пола и не меняются в пределах исследуемых возрастов. В группе павианов получены следующие результаты. Из 7 полуторагодовалых самцов тест решают 2 обезьяны (29%) ( $P = 0,29$ ;  $\sigma=0,45$ ;  $s=0,17$ ), из 5 самок данного возраста – 2 особи (40%) ( $P = 0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ). Различия между данными категориями составили 11%. Из 7 трехлетних самцов

гамадрилов справляются с задачей 5 животных (71%) ( $P = 0,71$ ;  $\sigma = 0,45$ ;  $s = 0,17$ ), из 7 самок данной категории – 6 обезьян (86%) ( $P = 0,86$ ;  $\sigma = 0,35$ ;  $s = 0,13$ ). Между данными группами различия составили 15%.

Таким образом, как и у резусов, у павианов гамадрилов не наблюдается статистически значимых различий в зависимости от пола в пределах возрастных групп. Однако можно предположить наличие тенденции различий между возрастными группами. Между полуторагодовалыми и трехлетними самцами разница составила 42%, между самками разница составила 46%. В обоих случаях более высокие показатели успешности зарегистрированы в старших группах. То есть в пределах данного вида, можно предположить наличие тенденции различия в успешности, которая обусловлена показателями критерия успешности особями обоих полов.

Однако межвидовой анализ показал следующее: достоверно отсутствуют различия как между полуторагодовалыми самцами, так и между полуторагодовалыми самками. Также достоверно отсутствуют различия между трехлетними самцами, и между самками данного возраста. Во всех четырех случаях преимущество наблюдается в группах гамадрилов, однако, в разной степени. Так успешными при решении данного теста оказались на 9% больше полуторогодовалых самцов павианов, на 20% полуторогодовалых самок павианов, на 31% трехлетних самцов павианов и на 46% трехлетних самок павианов. Исходя из этого можно предположить наличие тенденции большей успешности павианов по сравнению макаками резусами при выполнении данного теста, связанной с показателями различий между трехлетними особями обоих полов.

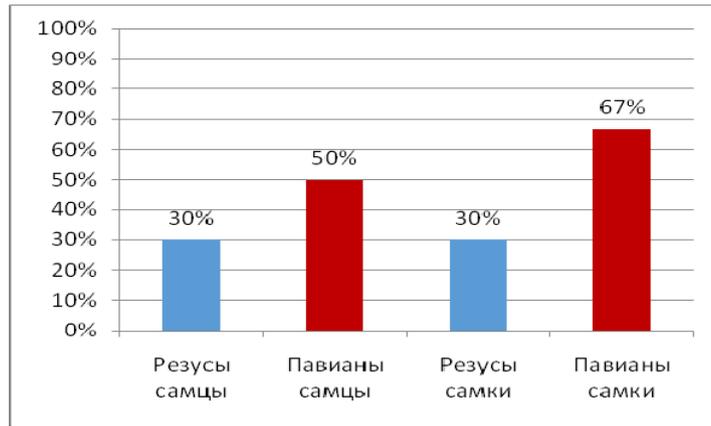


Рис. 16. Прозрачный экран. Межполовой сравнительный анализ по критерию успешности

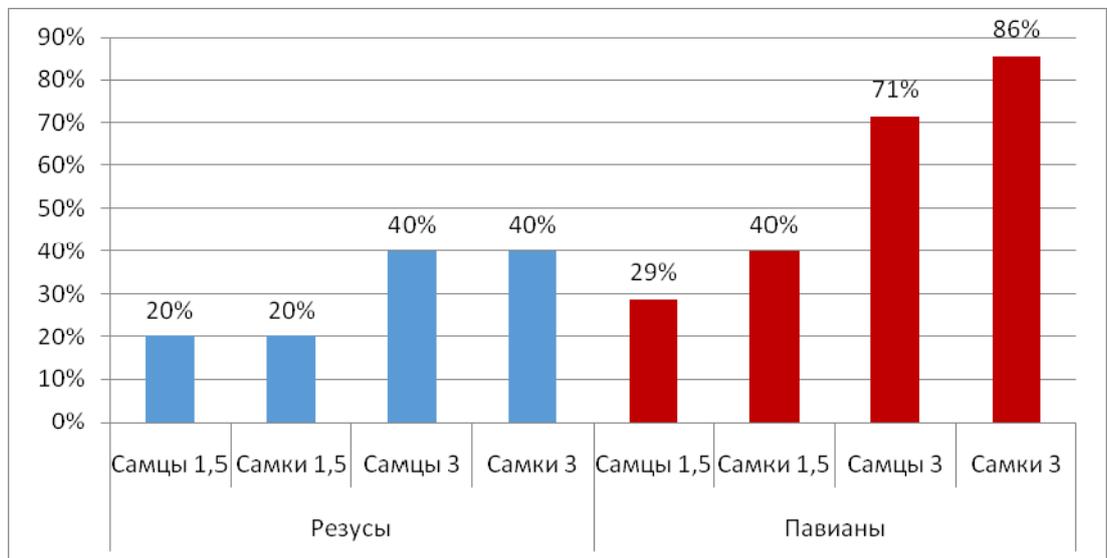


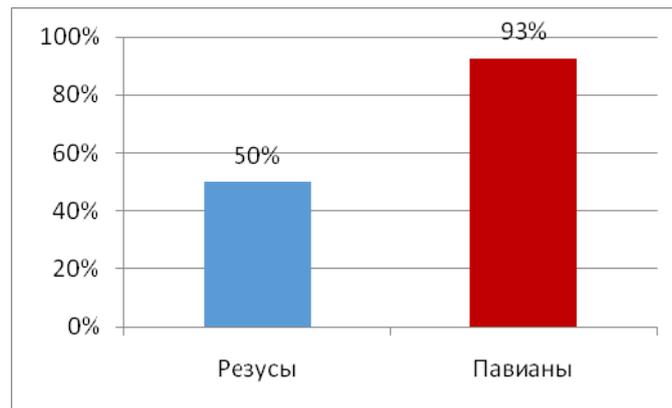
Рис. 17. Прозрачный экран. Сравнительный внутривидовой анализ по критерию успешности

### 3.3. Подтягивание приманки

#### Активность

Из 20 макаков резусов к выполнению данного теста приступают 10 обезьян (50%) ( $P = 0,5$ ;  $\sigma=0,5$ ;  $s=0,16$ ). Из 26 павианов гамадрилов – 23 особи (93%) ( $P = 0,86$ ;  $\sigma=0,35$ ;  $s=0,07$ ). Разница между видами достоверно составляет 43%, что указывает на то, что в целом павианы достоверно более активны при решении данной задачи, чем резусы. (Рис. 18).

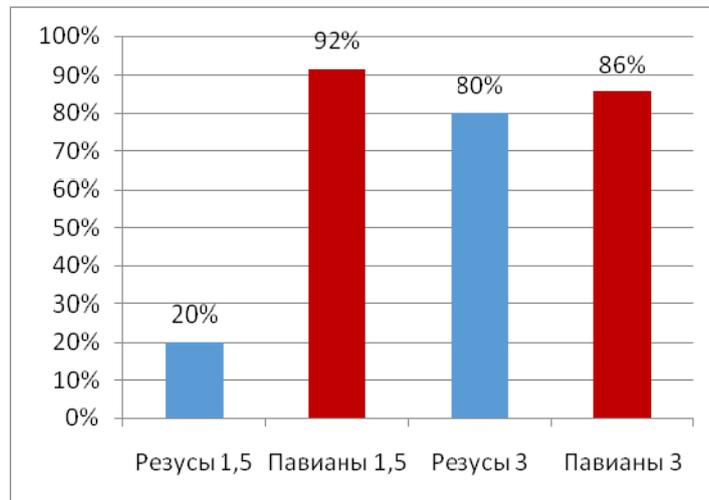
Детальный сравнительный анализ возрастных категорий дает следующие результаты (Рис. 19). Из 10 полуторагодовалых макаков резусов к задаче приступают только 2 особи (20%) ( $P = 0,2$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ), из 10 трехлетних особей данного вида – 8 животных (80%) ( $P = 0,8$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,13$ ). Старшая группа достоверно активнее младшей, разница между группами составляет 6 обезьян (60%).



*Рис. 18. Притягивание приманки. Межвидовой сравнительный анализ по критерию активности*

При этом из 12 полуторагодовалых павианов гамадрилов к выполнению теста приступают 11 обезьян (92%) ( $P = 0,92$ ;  $\sigma=0,27$ ;  $s=0,08$ ), из 14 трехлетних – 12 особей (86%) ( $P = 0,86$ ;  $\sigma=0,35$ ;  $s=0,09$ ). Что указывает на незначительные различия между старшей и младшей группой павианов. Разница между полуторагодовалыми возрастными группами обоих видов 72%, большее количество активных особей наблюдается в группе павианов. При этом между трехлетними особями обоих видов различия достоверно отсутствуют. Эти данные позволяют заключить, что разницу между видами связана, с различием показателей по критерию активности в младших возрастных группах. Наблюдается достоверное преимущество полуторагодовалых павианов над полуторагодовалыми резусами, при отсутствии статистически значимых различий между трехлетними животными обоих видов.

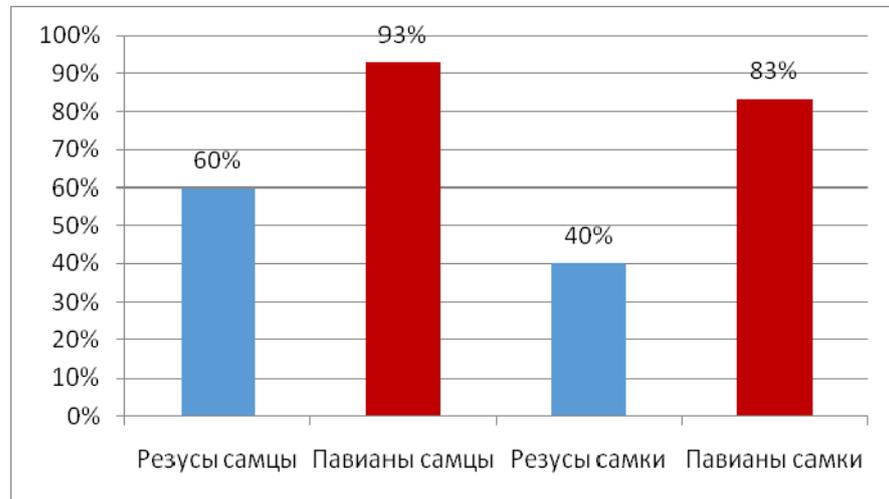
Обнаруживаются определенные различия между самцами и самками как при внутривидовом, так и при межвидовом анализе (Рис. 20). Из 10 самцов макаков резусов к решению теста приступают 6 особей (60%) ( $P = 0,6$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,15$ ), из 10 самок данного вида – 4 особи (40%) ( $P = 0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,15$ ). Разница между количеством активных особей разного пола резусов составляет 2 обезьяны (20%).



*Рис. 19. Подтягивание приманки. Межвозрастной сравнительный анализ по критерию активности*

Из 14 самцов павианов гамадрилов к выполнению задачи приступают 13 обезьян (93%) ( $P = 0,93$ ;  $\sigma=0,26$ ;  $s=0,096$ ), из 12 самок – 10 особей (83%) ( $P = 0,83$ ;  $\sigma=0,38$ ;  $s=0,17$ ). Между этими категориями различия незначительны. Однако в обоих случаях можно предположить наличие тенденции отставания самок макаков и павианов от самцов соответствующих видов по критерию активности. Достоверно отсутствует разница как между самцами обоих видов, так и между самками. При этом в обоих случаях в группах павианов наблюдается большее количество активных особей по сравнению с резусами на 33% самцов и на 43% самок. Это позволяет предположить наличие тенденции отставания по критерию активности макаков резусов от павианов гамадрилов в случае обеих половых категорий, однако, предположительно тенденция различий между самками более выражена.

Анализ результатов внутри каждой категории показывает следующее (Рис. 21). Из 5 полуторагодовалых самцов к задаче приступали 2 обезьяны (40%) ( $P = 0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ), из 5 самок данной категории не приступает к работе ни одно животное.

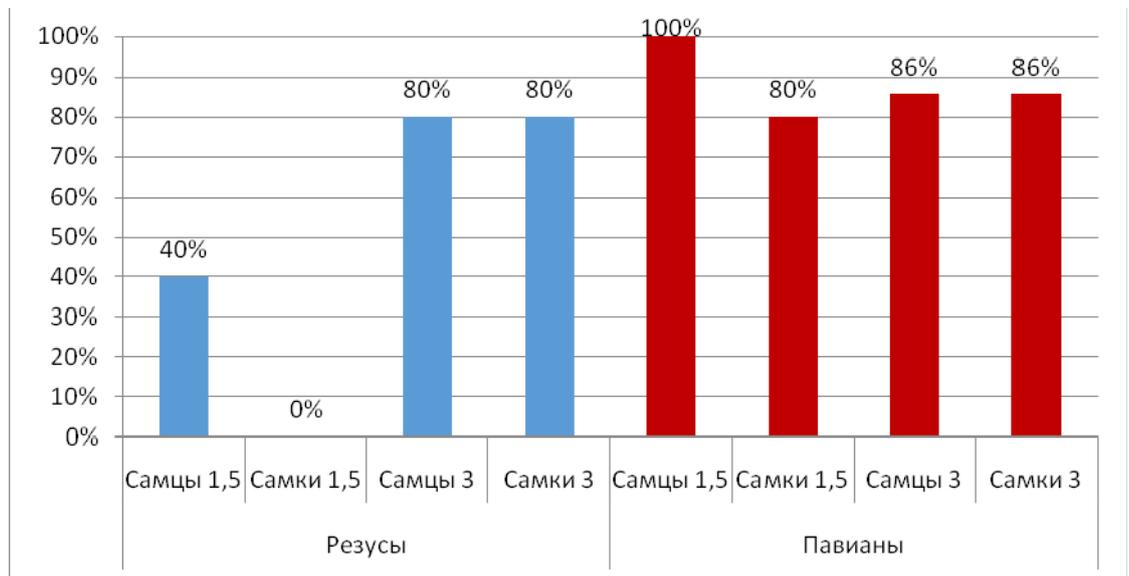


*Рис. 20. Подтягивание приманки. Межполовой сравнительный анализ по критерию активности*

В группе полуторагодовалых самцов к задаче приступают на 40% (2 обезьяны) больше животных, что в совокупности с нулевой активностью полуторагодовалых самок позволяет предположить наличие тенденции преобладания самцов над самками по критерию активности при решении данного теста в младшей категории. Из групп трехлетних самцов и самок по 5 особей в каждой к задаче приступают по 4 обезьяны (80%) ( $P = 0,8$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ), то есть различия между самцами и самками в пределах старшей группы у макаков резусов отсутствуют. При этом отсутствует значимая разница между самцами резусов разных возрастных категорий. Между полуторагодовалыми и трехлетними самками резусов разница достоверно составляет 80%. Таким образом, в пределах исследуемой группы резусов наблюдается достоверное отставание по критерию активности у полуторагодовалых самок.

Среди павианов гамадрилов наблюдается следующая ситуация. Из 7 полуторагодовалых самцов к выполнению задачи приступают все животные, из 5 самок данного возраста - 4 особи (80%) ( $P = 0,8$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ). Разница между

полуторогодовалыми самцами и самками павианов 20%. Из трехлетних самцов и самок павианов по 7 особей в каждой, к выполнению теста приступает поровну по 6 животных (86%) ( $P=0,86$ ;  $\sigma=0,35$ ;  $s=0,13$ ). Соответственно различия между полами в пределах старшей возрастной группы гамадрилов, как и у резусов, отсутствуют. Различия между самцами и самками павианов разных возрастов незначительны. Таким образом, отсутствие достоверных различий между исследуемыми категориями павианов, позволяет заключить, что исследуемая группа павианов гамадрилов при решении данного теста однородна по критерию активности.

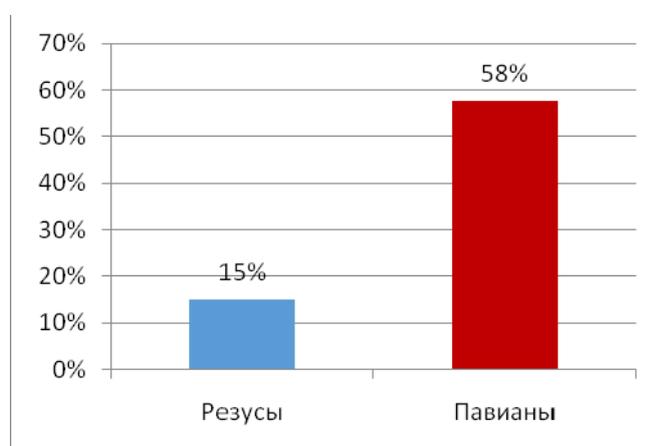


*Рис. 21. Подтягивание приманки. Сравнительный внутривидовой анализ по критерию активности*

Для завершения анализа критерия активности по данному тесту рассмотрим межвидовые различия по исследуемым категориям. Разница между количеством активных полуторогодовалых самцов резусов и павианов достоверно составляет 60%, между количеством самок данной возрастной категории достоверно – 80%. Разница между процентом приступающих к выполнению теста трехлетних самцов и самок разных видов статистически незначима и составляет в обоих случаях по 6%. Исходя из этого, можно сделать вывод, что обнаруженное выше отставание полуторогодовалых макаков резусов не связано с полом исследуемых животных.

### *Успешность*

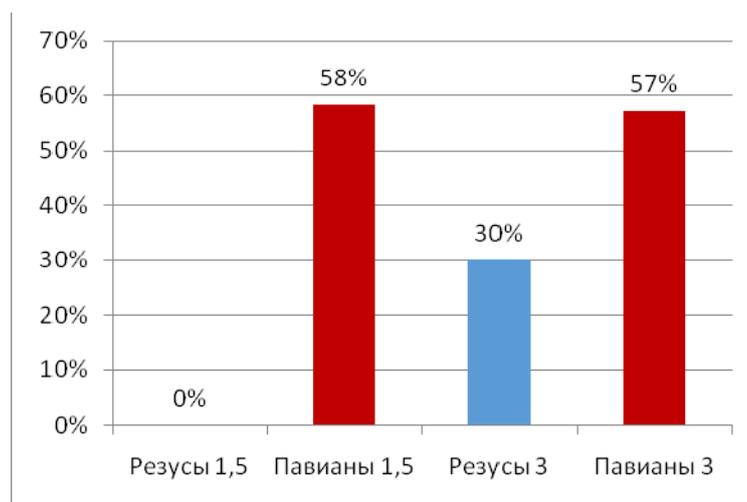
Исходя из показателей успешности при выполнении данного теста, получены следующие результаты (Рис. 22). Из 20 макаков резусов с задачей справляются только 3 особи (15%) ( $P=0,15$ ;  $\sigma=0,36$ ;  $s=0,08$ ), из 26 павианов гамадрилов верно решают тест 15 обезьян (58%) ( $P = 0,58$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,097$ ). Разница между видами по количеству успешных особей достоверно составляет 43%. Это свидетельствует о преобладании павианов над резусами по критерию успешности при выполнении данного теста.



*Рис. 22. Подтягивание приманки. Межвидовой сравнительный анализ по критерию успешности*

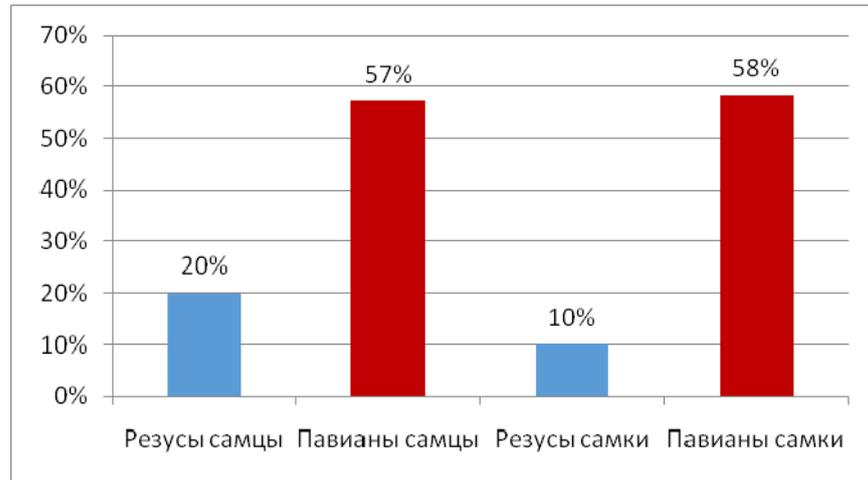
Детальный анализ исследуемых групп, позволяет выяснить, какая категория животных определяет различия между видами. Так из 10 полуторагодовалых макаков резусов с задачей не справляется ни одна обезьяна, при этом из 10 трехлетних особей 3 обезьяны (30%) ( $P = 0,3$ ;  $\sigma=0,46$ ;  $s=0,14$ ) успешно выполняют тест (Рис. 23). Разница между возрастными категориями резусов незначительна. При этом из 12 полуторагодовалых павианов гамадрилов с задачей справляется 7 обезьян (58%) ( $P = 0,58$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,14$ ), из 14 трехлетних – 8 (57%) ( $P = 0,57$ ;  $\sigma=0,495$ ;  $s=0,13$ ). Разница между полуторагодовальными и трехлетними павианами достоверно отсутствует. При сравнении количества, верно решающих тест особей в возрастных категориях обоих видов наблюдается статистически достоверная разница между процентом успешных полуторагодовалых обезьян,

которая составляет 58%. Между количеством успешных трехлетних особей обоих видов отсутствует достоверная разница. Таким образом, отставание макаков резусов, связано с достоверными различиями по критерию успешности при выполнении данного теста между полуторагодовалыми особями. Данный факт подкрепляется наблюдаемой нулевой успешностью резусов младшей группы и их отставанием в пределах исследуемой видовой группы.



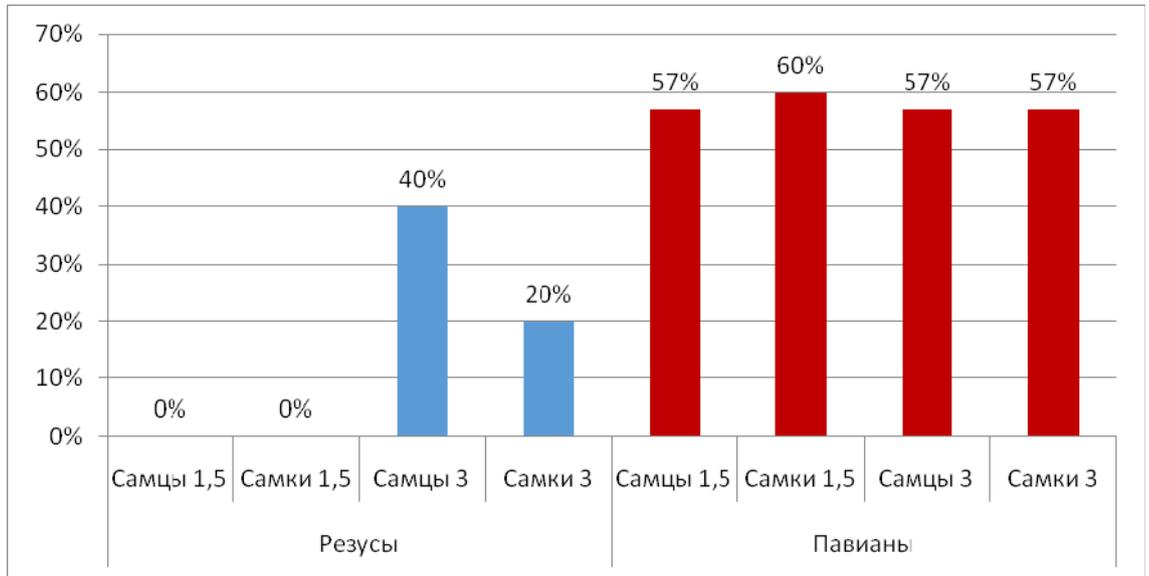
*Рис. 23. Подтягивание приманки. Межвозрастной сравнительный анализ по критерию успешности*

Анализ различий в зависимости от пола дает следующие результаты (Рис. 24). Из 10 самцов макаков резусов, верно, решают задачу 2 обезьяны (20%) ( $P = 0,2$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,13$ ), из 10 самок – 1 (10%) ( $P = 0,1$ ;  $\sigma=0,3$ ;  $s=0,09$ ). Разница между резусами разного пола 10%. Из 14 самцов павианов гамадрилов с задачей справляются 8 животных (57%) ( $P = 0,57$ ;  $\sigma=0,495$ ;  $s=0,13$ ), из 12 самок – 7 обезьян (58%) ( $P = 0,58$ ;  $\sigma=0,493$ ;  $s=0,14$ ). Разница между самцами и самками павианов – 1%. То есть в рамках исследуемых видовых групп различия по критерию успешности при решении данного теста практически отсутствуют. Разница между самцами резусов и павианов – 27%, а между самками обоих видов достоверно составляет 48%. Преимущество наблюдается среди самок павианов. Исходя из этого, можно заключить, что отставание резусов по критерию успешности при решении данной задачи связано с достоверными различиями между самками обоих видов.



*Рис. 24. Подтягивание приманки. Межполовой сравнительный анализ по критерию успешности*

Проведем сравнение показателей критерия успешности в каждой из исследуемых категорий (Рис. 25). Напомним, что из группы полторагодовалых макаков резусов с задачей не справляется ни одно животное. Соответственно различия между самцами и самками младшей группы отсутствуют. Из 5 трехлетних самцов данного вида тест решают 2 обезьяны (40%) ( $P = 0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ), из 5 самок этой категории выполняет тест только 1 обезьяна (20%) ( $P = 0,2$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ). Значимая разница между самками и самцами старшей группы, между самцами резусов разных возрастных групп и между полторагодовалыми и трехлетними самками резусов отсутствует. Следует, однако, отметить, что в старшей группе самцов наблюдается на 40% больше успешно выполнивших тест особей, чем в младшей, в то время как разница между самками резусов разных возрастных групп по этому показателю составила 20%. То есть в пределах исследуемых возрастных категорий, с точки зрения статистики, в группе резусов отсутствуют достоверные различия по критерию успешности при решении данного теста, но можно предположить наличие тенденции роста данного показателя у самцов.



*Рис. 25. Подтягивание приманки. Сравнительный внутривидовой анализ по критерию успешности*

При этом среди павианов различия по критерию успешности не обнаруживаются. Так из 7 полуторагодовалых самцов задачу решают 4 особи (57%) ( $P = 0,57$ ;  $\sigma=0,495$ ;  $s=0,18$ ), из 5 самок данного возраста выполняют тест 3 обезьяны (60%) ( $P = 0,6$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ). Соответственно разница между этими группами практически отсутствует. Из трехлетних самцов и самок по 7 особей в группе тест выполняют поровну по 4 обезьяны (57%) ( $P = 0,57$ ;  $\sigma=0,495$ ;  $s=0,18$ ), то есть разница между данными исследуемыми категориями павианов отсутствует. Исходя из вышеизложенных данных различия между самцами и самками разных возрастов соответственно не наблюдаются. Все это указывает на то, что в исследуемой группе павианов гамадрилов, в рамках данных возрастов отсутствуют статистически значимые различия в отношении критерия успешности при решении теста «Подтягивание приманки».

Исходя из выше указанных данных, произведем межвидовое сравнение по категориям. Среди полуторагодовалых самцов павианов наблюдается на 57% больше успешных особей, чем среди самцов резусов данного возраста, среди самок павианов на 60% больше обезьян, верно выполняющих задачу, чем среди самок резусов данной возрастной категории. Это позволяет предположить, что

обнаруженные выше различия по критерию успешности между полуторагодовалыми павианами и резусами не зависят от пола. Отсутствие при этом значимых различий между трехлетними самцами и самками обоих видов подтверждает факт того, что отставание резусов от павианов по критерию успешности при выполнении данного теста связано с различиями, наблюдаемыми в младших группах. Таким образом данные различия зависят от возраста испытуемых животных, но не связаны с полом.

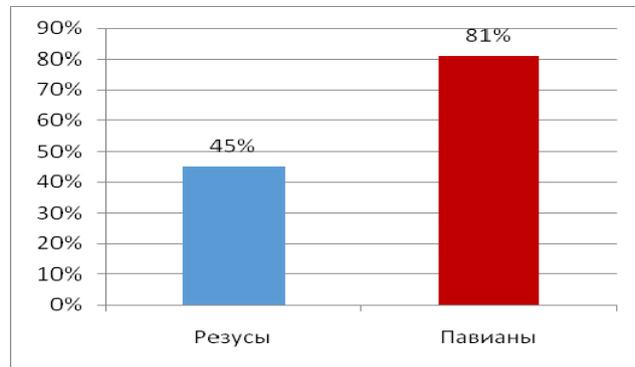
### 3.4. Прозрачная трубка

Поскольку с данной задачей не справляется ни одно из исследуемых животных. Произведен анализ показателей только критерия активности при решении данного теста.

Из 20 макаков резусов к задаче приступают 9 особей (45%) ( $P = 0,45$ ;  $\sigma=0,497$ ;  $s=0,11$ ), из 26 павианов гамадрилов – 21 обезьяна (81%) ( $P=0,81$ ;  $\sigma=0,39$ ;  $s=0,08$ ). Разница между количеством активных особей обоих видов достоверно составляет 36%. Это указывает на то, что павианы достоверно активнее макаков при выполнении данного теста (Рис. 26).

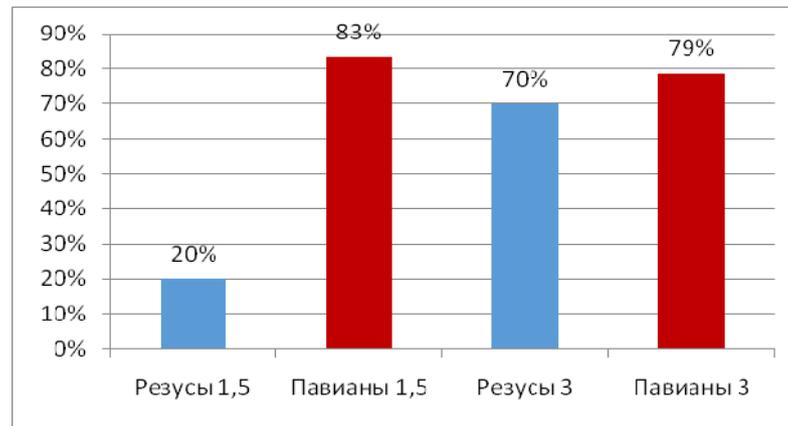
Проанализируем видовые группы по возрастным (Рис. 27) и половым (Рис. 28) категориям. Из 10 полуторагодовалых макаков резусов к решению задачи приступают 2 обезьяны (20%) ( $P = 0,2$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ), из 10 трехлетних животных этого вида – 7 (70%) ( $P = 0,7$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,14$ ). В старшей группе наблюдается на 50% больше активных обезьян. Можно предположить наличие тенденции роста активности у трехлетних резусов. Из 12 полуторагодовалых павианов гамадрилов активность при решении теста проявляют 10 обезьян (83%) ( $P = 0,83$ ;  $\sigma=0,38$ ;  $s=0,17$ ), из 14 трехлетних – 11 обезьян (79%) ( $P = 0,79$ ;  $\sigma=0,41$ ;  $s=0,15$ ). Различия между павианами разных возрастов 4%. Исходя из этих результатов разница между процентом активных полуторагодовалых животными обоих видов достоверно составляет 63%. При этом между трехлетними особями – 9%. Соответственно отставание макаков резусов по критерию активности при

решении данного теста связано с низкими, по сравнению с павианами этой же категории, результатами животных младшей группы.



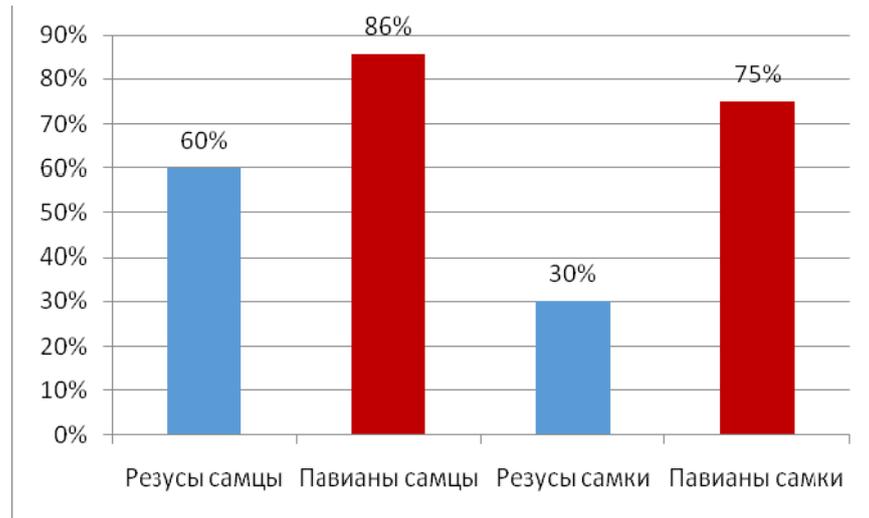
*Рис. 26. Прозрачная трубка. Межвидовой сравнительный анализ по критерию активности*

Анализ различий в зависимости от пола животных показывает следующее. Из 10 самцов резусов к задаче приступают 6 обезьян (60%) ( $P = 0,6$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,15$ ), из 10 самок – только 3 (30%) ( $P = 0,3$ ;  $\sigma=0,46$ ;  $s=0,14$ ). Разница между самцами и самками составляет 30%. Из 14 самцов павианов гамадрилов выполняют работу 12 животных (86%) ( $P = 0,86$ ;  $\sigma=0,35$ ;  $s=0,09$ ), из 12 самок - 9 (75%) ( $P = 0,75$ ;  $\sigma=0,43$ ;  $s=0,12$ ). Различия между самцами и самками павианов составляют 9%. Отсутствуют статистически значимые различия между самцами обоих видов. Достоверных различий между видами, зависящих от пола, не обнаруживаются. Однако следует заметить, что в группе самок павианов наблюдается на 45% больше активных особей, чем в группе самок резусов, для самцов данный показатель составил 26%. Исходя из этого, можно предположить наличие тенденции отставания самок резусов по критерию активности.

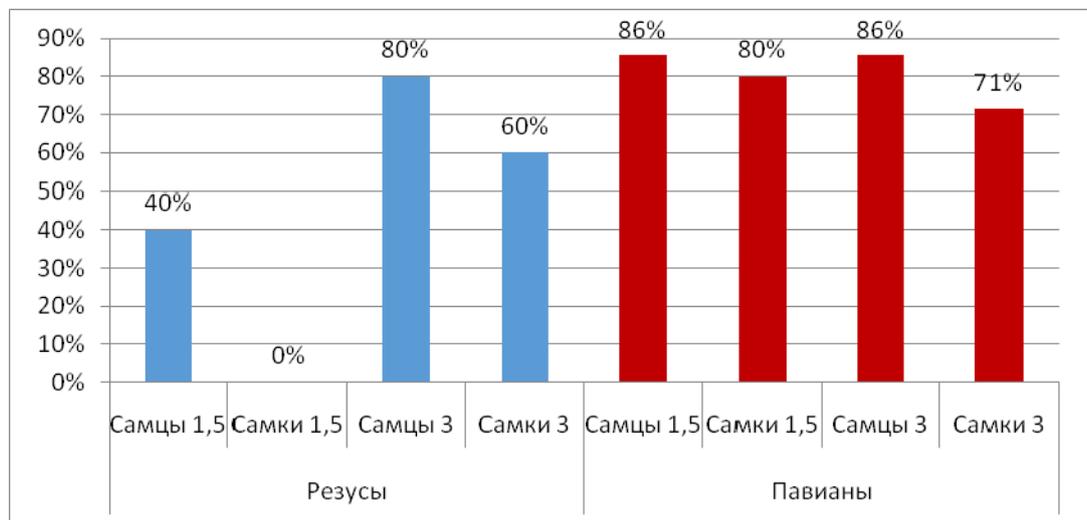


*Рис. 27. Прозрачная трубка. Межвозрастной сравнительный анализ по критерию активности*

Сравним показатели каждой отдельной категории (Рис 29). Из 5 полуторагодовалых самцов резусов проявляют активность 2 обезьяны (40%) ( $P = 0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ), при этом ни одна из пяти полуторагодовалых самок данного вида не приступает к решению. Различия между этими категориями составляют 40%, однако это 2 обезьяны. Из 5 трехлетних самцов макаков приступают к тесту 4 обезьяны (80%) ( $P = 0,8$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ), из 5 самок данной категории – 3 (60%) ( $P = 0,6$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ). Разница между самцами и самками резусов старших категорий 20%. Из 7 полуторагодовалых самцов павианов гамадрилов к решению задачи приступают 6 животных (86%) ( $P = 0,86$ ;  $\sigma=0,35$ ;  $s=0,13$ ), из 5 полуторагодовалых самок - 4 (80%) ( $P = 0,8$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ). Существенная разница между количеством активных особей разного пола в младшей группе павианов отсутствует (6%). Из 7 трехлетних самцов данного вида проявляют активность 6 особей (86%) ( $P = 0,86$ ;  $\sigma=0,35$ ;  $s=0,13$ ), из 7 трехлетних самок – 5 (72%) ( $P = 0,71$ ;  $\sigma=0,45$ ;  $s=0,17$ ). Различия между особями разного пола встаршей группы павианов – 14%. Соответственно практически отсутствуют различия между самцами павианов разных возрастов, и между самками павианов разных возрастов. То есть в исследуемой группе павианов в целом отсутствуют значимые различия, и их показатели критерия активности не зависят от пола и существенно не изменяются в пределах анализируемых возрастов.



*Рис. 28. Прозрачная трубка. Межполовой сравнительный анализ по критерию активности*



*Рис. 29. Прозрачная трубка. Сравнительный внутривидовой анализ по критерию активности*

Сравним изложенные выше показатели на предмет межвидовых различий. Достоверная разница между полуторагодовалыми самцами резусов и павианов отсутствует. Разница между количеством активных полуторагодовалых самок достоверно составляет 80%. Различия между трехлетними самцами и самками статистически незначимы. Исходя из этого, можно сделать вывод, что более низкие результаты макаков резусов в сравнении с павианами по критерию активности при выполнении данного теста связаны с различиями между полуторагодовалыми самками исследуемых видов.

### 3.5. Неисчезаемость

Как и в случае с тестом «Взятие приманки» активность при данном тесте, гарантирует его верное выполнение, поэтому критерии активности и успешности не разделяются.

Анализ результатов показывает следующее (Рис. 30). Из 20 макаков резусов задачу выполняют только 7 особей (35%) ( $P = 0,35$ ;  $\sigma=0,48$ ;  $s=0,11$ ), из 26 павианов гамадрилов – 24 обезьяны (92%) ( $P = 0,92$ ;  $\sigma=0,27$ ;  $s=0,05$ ). Разница между количеством особей обоих видов достоверно составляет 57%. Павианы при решении данного теста значительно активнее и, следовательно, успешнее.

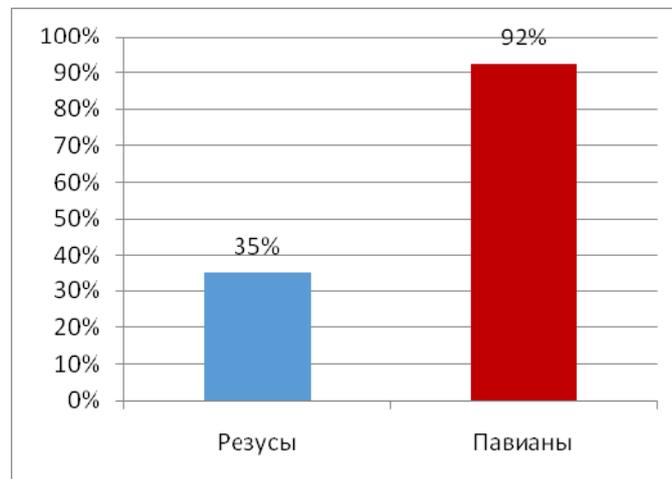
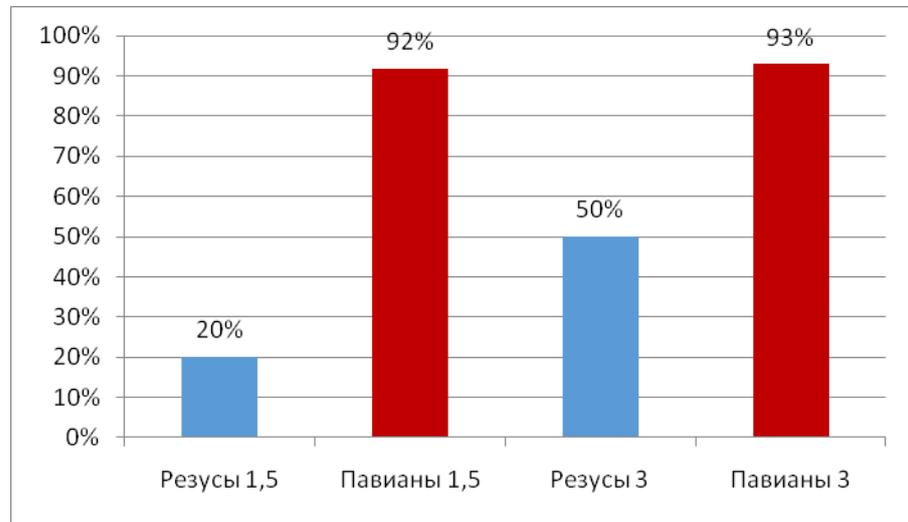


Рис. 30. Неисчезаемость. Межвидовой сравнительный анализ

Рассмотрим показатели внутривидовых и межвидовых различий в зависимости от возраста (Рис. 31) и пола (Рис. 32) исследуемых животных. Из 10 полуторагодовалых макаков резусов решают тест только 2 особи (20%) ( $P = 0,2$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ), из 10 трехлетних верно выполняют задачу 5 обезьян (50%) ( $P = 0,5$ ;  $\sigma=0,5$ ;  $s=0,16$ ). Разница между возрастными категориями составляет 30%. При этом из 12 полуторагодовалых павианов задачу выполняют 11 обезьян (92%) ( $P=0,92$ ;  $\sigma=0,27$ ;  $s=0,08$ ), из 14 трехлетних – 13 (93%) ( $P=0,93$ ;  $\sigma=0,26$ ;  $s=0,096$ ). То есть между павианами исследуемых возрастов разница отсутствует. Разница между процентом полуторагодовалых особей обоих видов достоверно составляет

72%. Между количеством трехлетних макаков и павианов разница составляет 43%, что позволяет предположить наличие тенденции различия между макаками и павианами старших возрастных категорий.

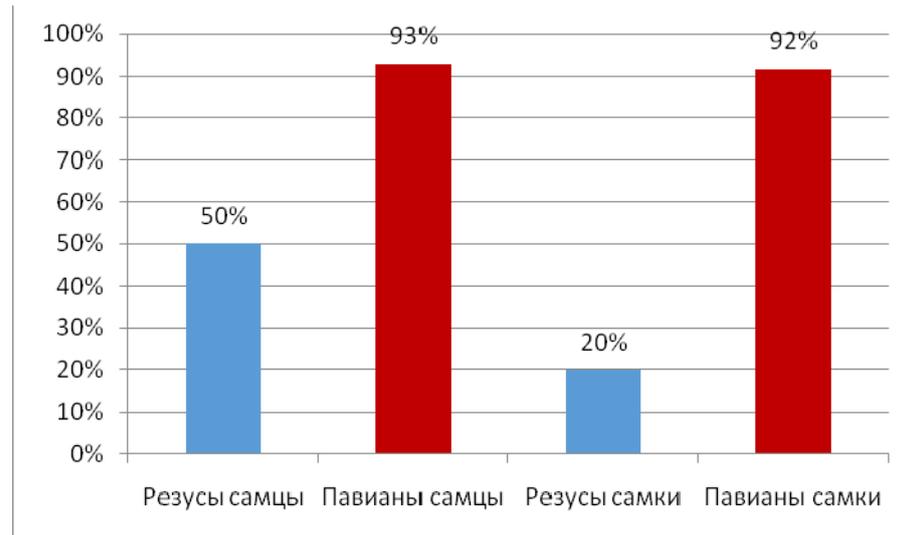


*Рис. 31. Неисчезаемость. Межвозрастной сравнительный анализ*

В зависимости от пола также наблюдаются определенные различия. Так из 10 самцов макаков резусов задачу решают 5 особей (50%) ( $P = 0,5$ ;  $\sigma=0,5$ ;  $s=0,16$ ), из 10 самок – только 2 (20%) ( $P = 0,2$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ). Разница между самцами и самками резусов составляет 30%. Из 14 самцов павианов гамадрилов задачу выполняют 13 особей (93%) ( $P = 0,93$ ;  $\sigma=0,26$ ;  $s=0,096$ ), из 12 самок данного вида справляются с тестом 11 животных (92%) ( $P = 0,92$ ;  $\sigma=0,27$ ;  $s=0,08$ ). Различия между самцами и самками павианов практически отсутствуют. Разница между самцами макаков и павианов составляет 43%. При этом различия между количеством самок макаков и павианов достоверно составляют 72%. Исходя из этого, можно сделать вывод, что низкие показатели критерия активности при решении данного теста у макаков резусов, в сравнении с павианами, обусловлены, в большей степени различиями между самками исследуемых видов.

Детальный анализ по категориям показывает следующее (Рис. 33). Из 5 полуторагодовалых самцов макаков резусов задачу выполняют 2 особи (40%) ( $P = 0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ), из 5 полуторагодовалых самок ни одна не справляется с задачей. Разница между полуторагодовалыми резусами – 40% (2 обезьяны). При

этом из 5 трехлетних самцов резусов решают тест 3 особи (60%) ( $P = 0,6$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ), из 5 самок – 2 особи (40%) ( $P = 0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ). Между трехлетними самцами и самками резусов разница составляет 20% (1 обезьяна). Не наблюдается достоверных различий между полуторагодовалыми и трехлетними самцами макаков и между самками резусов разного возраста трехлетних самок.



*Рис. 32. Неисчезаемость. Межполовой сравнительный анализ*

Внутривидовой анализ исследуемой группы павианов гамадрилов не выявляет различий и подтверждает вышеуказанную однородность исследуемой группы, как в отношении пола, так и в отношении возраста. Так из 7 полуторагодовалых самцов задачу решают 6 обезьян (86%) ( $P=0,86$ ;  $\sigma=0,35$ ;  $s=0,13$ ), из 5 самок этого возраста – все 5, значимые различия между этими категориями отсутствуют. Из категории трехлетних самцов тест выполняют все 7 особей, из 7 самок – 6 (86%) ( $P = 0,86$ ;  $\sigma=0,35$ ;  $s=0,13$ ). Разница между трехлетними особями достоверно отсутствует. Между разными возрастными категориями самцов и самок статистически достоверных различий не наблюдается.

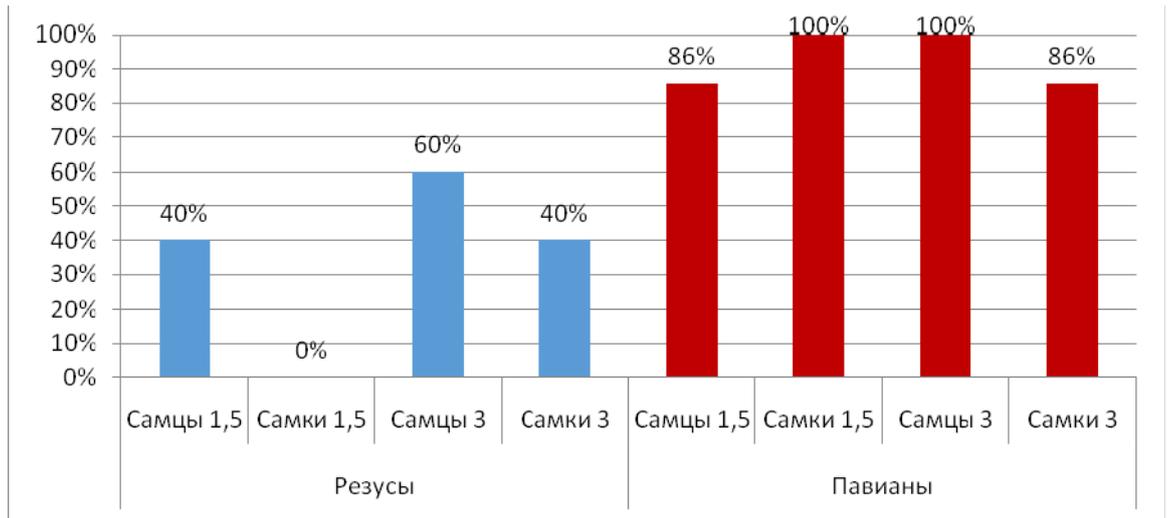


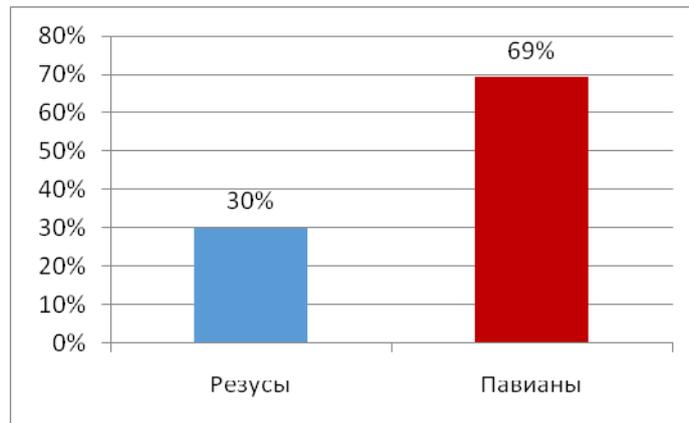
Рис. 33. Неисчезаемость. Сравнительный внутривидовой анализ

Межвидовой сравнительный анализ между категориями показывает следующее. Разница между полуторагодовалыми самцами макаков и павианов достоверно отсутствует. Между количеством самок младшей категории обоих видов различия статистически значимы, и при нулевой активности резусов составляют 100%. Между трехлетними самцами разных, и между самками данного возраста статистически достоверная разница не наблюдается. Таким образом, можно сделать вывод, что более низкие результаты макаков резусов в сравнении с павианами при выполнении данного теста связаны с различиями между полуторагодовалыми самками исследуемых видов.

### 3.6. A not B error

#### *Активность*

Из 20 макаков резусов к выполнению данного теста приступает 6 особей (30%) ( $P = 0,3$ ;  $\sigma=0,46$ ;  $s=0,10$ ), из 26 павианов гамадрилов – 18 обезьян (69%) ( $P = 0,69$ ;  $\sigma=0,46$ ;  $s=0,12$ ). Разница между количеством активных особей обоих видов достоверно составляет 39%. Следовательно, павианы гамадрилы активнее при выполнении данной задачи (Рис. 34).

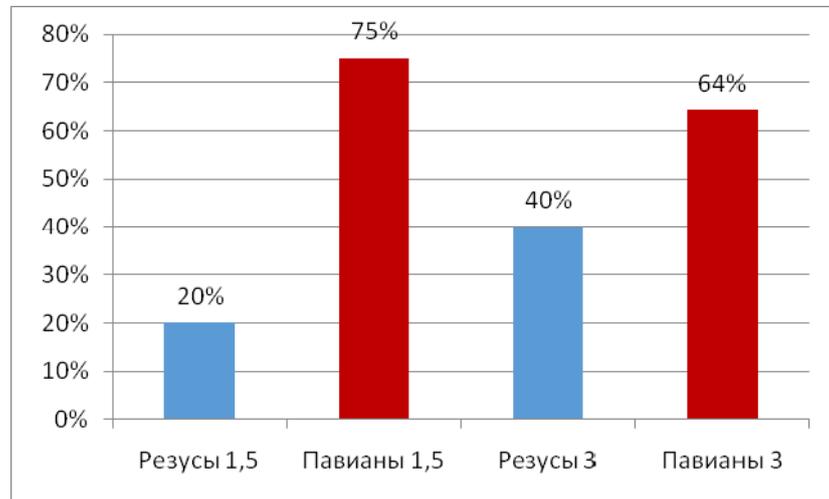


*Рис. 34. A not B error. Межвидовой сравнительный анализ по критерию активности*

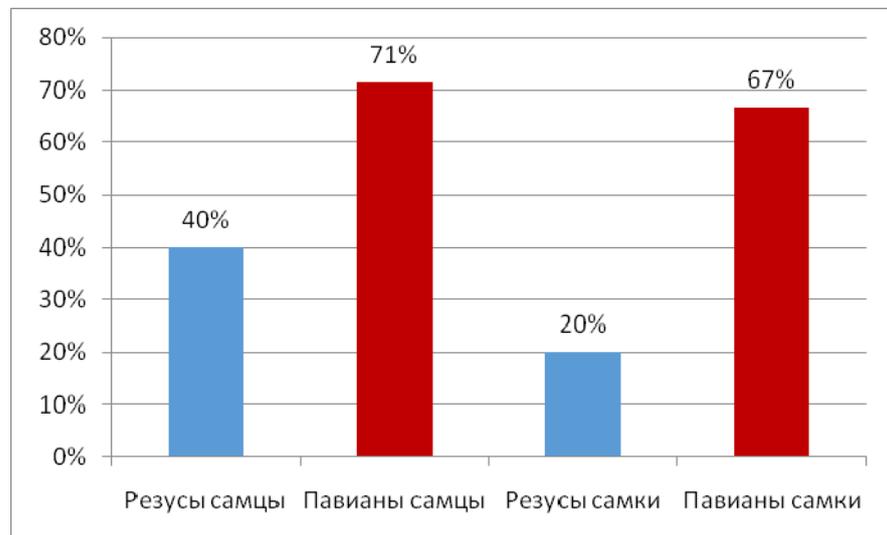
Анализ различий в зависимости от возраста дает следующие результаты (Рис. 35). Из 10 полуторагодовалых макаков резусов к тесту приступают только 2 обезьяны (20%) ( $P = 0,2$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ), из 10 трехлетних – 4 (40%) ( $P = 0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,15$ ). Разница между возрастными категориями в пределах вида незначительна и составляет 2 обезьяны (20%). Из 12 полуторагодовалых павианов гамадрилов приступают к решению 9 обезьян (75%) ( $P = 0,75$ ;  $\sigma=0,43$ ;  $s=0,12$ ), из 14 трехлетних – также 9 (64%) ( $P = 0,64$ ;  $\sigma=0,48$ ;  $s=0,13$ ). Различия между полуторагодовалыми павианами составляют 9%. При этом между количеством активных полуторагодовалых резусов и гамадрилов разница достоверно составляет 55%. Различия между трехлетними особями составляют 24%. Исходя из этого, можно заключить, что отставание макаков от павианов по критерию активности при решении данного теста, в большей степени обусловлено различиями между полуторагодовалыми животными.

Сравнение результатов активности в зависимости от пола показывают следующее (Рис. 36). Из 10 самцов макаков резусов к решению задачи приступают 4 обезьяны (40%) ( $P = 0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,15$ ), из 10 самок данного вида – 2 (20%) ( $P = 0,2$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ). Разница между самцами и самками резусов 20%. Из 14 самцов павианов гамадрилов проявляют активность 10 животных (71%) ( $P = 0,71$ ;  $\sigma=0,45$ ;  $s=0,12$ ), из 12 самок – 8 (67%) ( $P = 0,67$ ;  $\sigma=0,47$ ;  $s=0,14$ ). Разница

между самцами и самками павианов 4%. То есть в исследуемых группах макаков резусов и павианов гамадрилов при решении данного теста зависимость показателя критерия активности от пола прослеживается слабо.



*Рис. 35. A not B error. Межвозрастной сравнительный анализ по критерию активности*



*Рис. 36. A not B error. Межполовой сравнительный анализ по критерию активности*

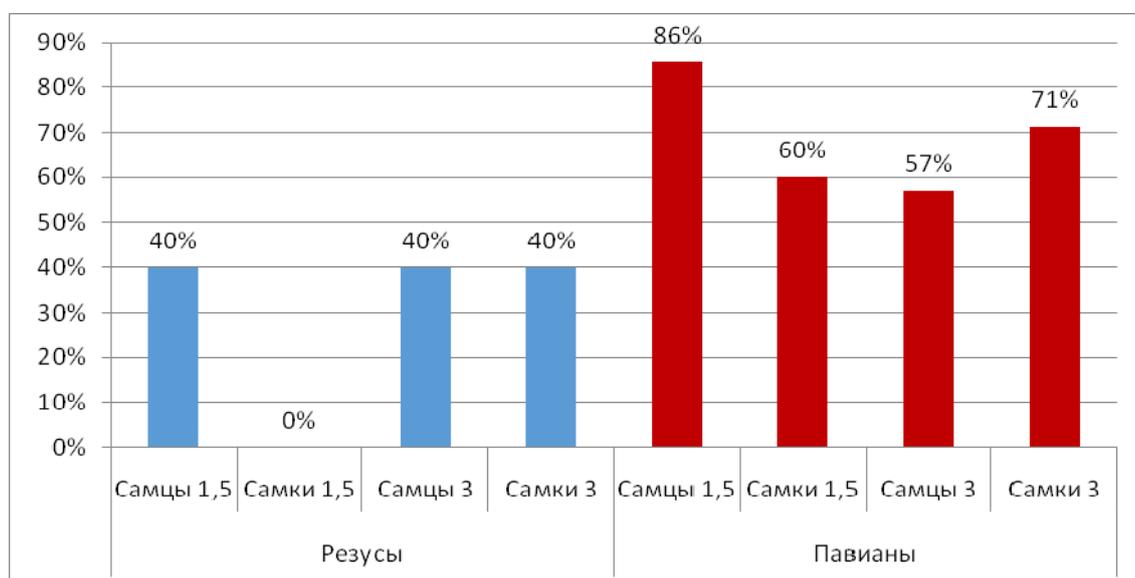
Сравнительный межвидовой анализ показывает следующее. Между самцами макаков и павианов достоверная разница отсутствует. При этом между

процентом активных самок обоих видов различия достоверно составляют 47%. Таким образом низкие показатели макаков резусов по сравнению с павианами в целом достоверно обусловлены различиями между самками этих видов.

Для уточнения вышеизложенных данных, проведем анализ показателей активности в каждой категории исследуемых животных (Рис. 37). Из 5 полуторогодовалых самцов макаков резусов приступают к решению задачи 2 обезьяны (40%) ( $P=0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ), из 5 самок данной возрастной группы не проявляет активность ни одна обезьяна. Разница между полуторогодовалыми самцами и самками резусов составляет 40% (2 обезьяны). Из групп трехлетних самцов и самок, по 5 особей в каждой, приступают к тесту поровну по 2 обезьяны (40%) ( $P=0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ). Соответственно разница самцами и самками в старшей группе резусов отсутствует. Исходя из выше указанных данных достоверные различия между самцами макаков разного возраста и между самками отсутствует. Таким образом, анализ отдельных категорий макаков резусов показывает отсутствие достоверных различий в пределах исследуемой группы. Следует отметить, что при нулевой активности среди полуторогодовалых самок резусов в группе трехлетних самок наблюдается на 40% больше активных животных. Это позволяет предположить наличие тенденции роста активности среди самок резусов старшей группы.

Сравнительный анализ в пределах группы павианов гамадрилов показывает следующее. Так из 7 полуторогодовалых самцов приступают к решению задачи 6 обезьян (86%) ( $P=0,86$ ;  $\sigma=0,35$ ;  $s=0,13$ ), из 5 самок данной категории – 3 особи (60%) ( $P=0,6$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ). Разница между самцами и самками в младшей группе павианов составляет 26%. Из 7 трехлетних самцов гамадрилов проявляют активность 4 обезьяны (57%) ( $P=0,57$ ;  $\sigma=0,495$ ;  $s=0,18$ ), из 7 трехлетних самок – 5 (71%) ( $P = 0,71$ ;  $\sigma=0,45$ ;  $s=0,17$ ). Разница между самцами и самками старшей группы составляет 14%. Достоверные различия отсутствуют как между самцами павианов разного возраста, так и между самками. Таким образом в исследуемой группе павианов по критерию активности при выполнении данного теста не

обнаруживаются значимые различия, что свидетельствует об отсутствии зависимости данного показателя от пола и возраста.



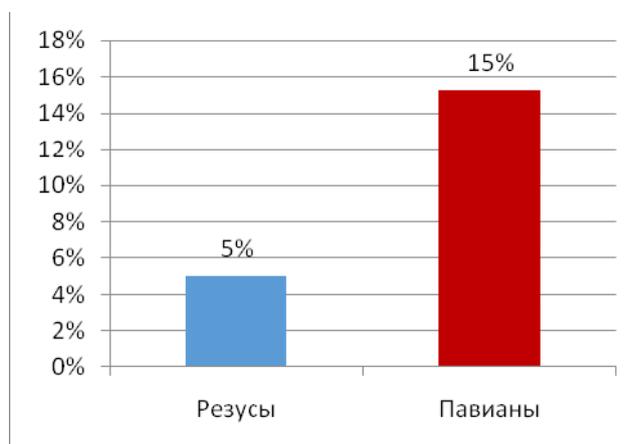
*Рис. 37. A not B error. Сравнительный внутривидовой анализ по критерию активности*

Сравним отдельные категории на предмет межвидовых различий. В группах павианов наблюдается на 46% больше активных особей среди самцов и на 60% больше среди самок, чем среди макаков. Это позволяет предположить наличие тенденции различий как между самцами, так и между самками резусов и павианов. Между старшими группами самцов и самок резусов и павианов различия незначимы. Исходя из этого, можно заключить, что при отсутствии достоверных различий между полуторагодовалыми самцами и самками резусов и павианов и трехлетними самцами, и самками резусов и павианов, возможно наличие тенденции отставания самцов и самок полуторагодовалых макаков от соответствующих категорий гамадрилов.

### *Успешность*

Анализ показателей успешности при решении данного теста дает следующие результаты (Рис. 38). Из 20 макаков резусов с задачей справляется

только 1 животное (5%) ( $P=0,05$ ;  $\sigma=0,22$ ;  $s=0,05$ ), из 26 павианов гамадрилов верно решают тест 4 особи (15%) ( $P=0,15$ ;  $\sigma=0,36$ ;  $s=0,07$ ). Разница между видами составляет 10%.

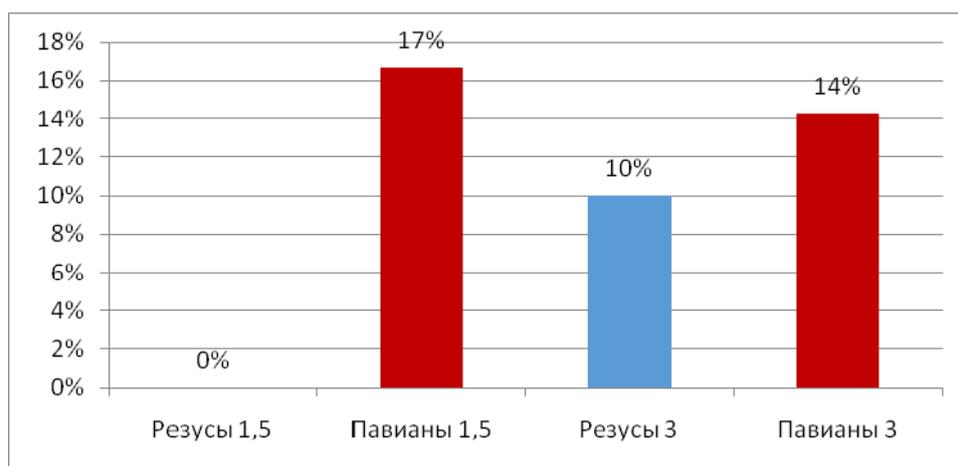


*Рис. 38. A not B error. Межвидовой сравнительный анализ по критерию успешности*

Проведем анализ различий в зависимости от возраста (Рис. 39). Из 10 полуторагодовалых макаков ни одно животное не справляется с тестом, из 10 трехлетних решает тест только 1 обезьяна (10%) ( $P=0,10$ ;  $\sigma=0,3$ ;  $s=0,09$ ). Соответственно различия между резусами младшей и старшей группы несущественны. Из 12 полуторагодовалых павианов задачу выполняют 2 особи (17%) ( $P=0,17$ ;  $\sigma=0,38$ ;  $s=0,11$ ), из 14 трехлетних – также 2 (14%) ( $P = 0,14$ ;  $\sigma=0,35$ ;  $s=0,09$ ). Разница между этими группами павианов незначительна и составляет 3%. То есть статистически значимая зависимость критерия успешности при решении данного теста от пола отсутствует как у макаков, так и у павианов.

Достоверные различия также отсутствуют между резусами и павианами младшего возраста и между группами обоих видов старшего возраста. Таким образом различия между резусами и павианами по критерию успешности не наблюдаются и на уровне возрастных групп. Если возможно предположить наличие тенденции в различии, то только между полуторагодовалыми макаками и гамадрилами (разница между количеством успешных особей в этих категориях максимальна и составила 17%).

Анализ половых различий показывает следующее (Рис. 40). Из 10 самцов макаков задачу выполняет только 1 (10%) ( $P=0,1$ ;  $\sigma=0,3$ ;  $s=0,09$ ) из 10 самок ни одна не справляется с тестом. Соответственно разница между самцами и самками резусов составляет 10%. Из 14 самцов павианов ни одно животное не решает тест, из 12 самок верно выполняют задачу 4 обезьяны (33%) ( $P = 0,33$ ;  $\sigma=0,47$ ;  $s=0,14$ ).

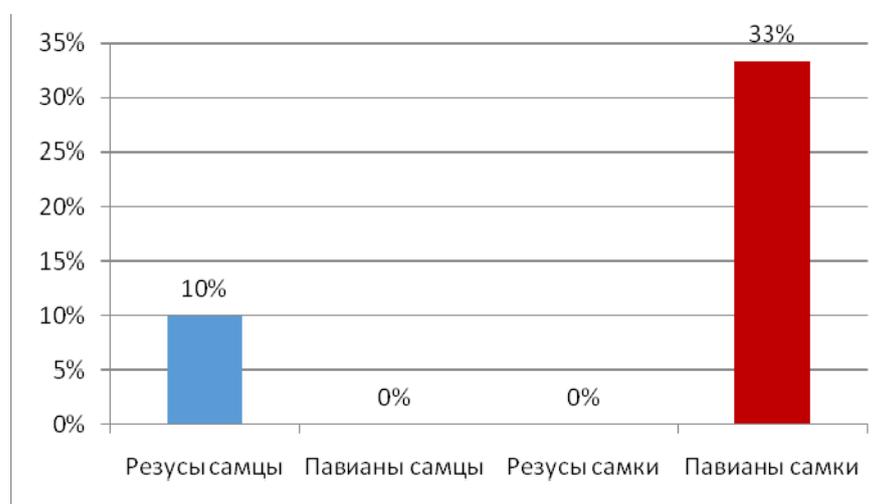


*Рис. 39. A not B error. Межвозрастной сравнительный анализ по критерию успешности*

Разница между количеством успешных самцов и самок достоверно составляет 33%. То есть у исследуемой группы павианов обнаруживается зависимость критерия успешности при выполнении данного теста от пола, с задачей справляются только самки. При этом достоверные различия между самцами резусов и павианов, а также между самками обоих видов отсутствуют. Однако среди самок павианов наблюдается на 33% больше успешных обезьян по сравнению с самками макаков, из которых ни одна особь не справилась с тестом. Это позволяет предположить наличие тенденции различия между самками исследуемых видов.

Проведем анализ на предмет наличия внутри и межвидовых различий по исследуемым категориям (Рис. 41). Поскольку из полуторагодовалых макаков резусов ни одно животное не выполняет задачу, соответственно и различия между

самцами и самками отсутствуют. Из категорий трехлетних животных данного вида с задачей справляется только 1 самец из 5 (20%) ( $P=0,2$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ).

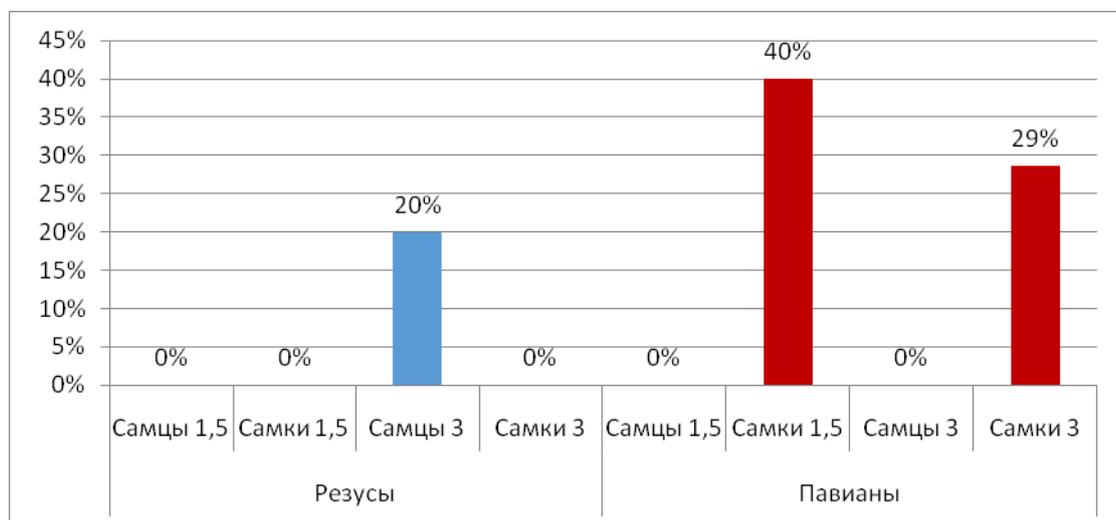


*Рис. 40. A not B error. Межполовой сравнительный анализ по критерию успешности*

Разница между самцами и самками старшей категории, равно как и между самцами резусов разного возраста незначительна. То есть без выделяющегося на общем фоне нулевой успешности макаков, самца, между исследуемыми категориями резусов разница по показателю успешности при выполнении данного теста отсутствует. Относительно павианов, из вышеизложенных результатов нам известно, что с данной задачей справляются только самки – 2 из 5 полуторагодовалых (40%) ( $P=0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ) и 2 из 7 трехлетних (29%) ( $P=0,29$ ;  $\sigma=0,45$ ;  $s=0,17$ ). В рамках исследуемых категорий гамадрилов достоверные различия отсутствуют, можно предположить наличие тенденции зависимости от пола в каждой возрастной группе. В исследуемых группах самцов и самок павианов взаимосвязь между критерием успешности и возрастом отсутствует.

Детальный межвидовой анализ показывает отсутствие достоверных различий как между полуторагодовалыми самцами и самками обоих видов, как и между трехлетними самцами и самками обоих видов. Таким образом результаты сравнения категорий, составляющих исследуемые группы резусов и павианов,

подтверждают достоверное отсутствие различий по критерию успешности при решении данного теста.

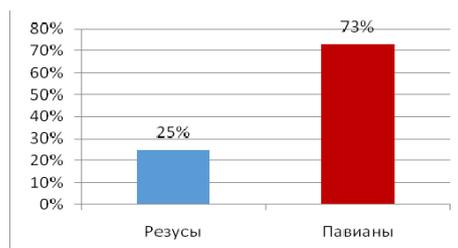


*Рис. 41. A not B error. Сравнительный внутривидовой анализ по критерию успешности*

### 3.7. Размерность фигур

#### *Активность*

Анализ критерия активности при решении данного теста дает следующие результаты (Рис. 42). Из 20 макаков резусов к решению теста приступают только 5 обезьян (25%) ( $P=0,25$ ;  $\sigma=0,43$ ;  $s=0,097$ ), из 26 павианов гамадрилов – 19 (73%) ( $P=0,73$ ;  $\sigma=0,44$ ;  $s=0,099$ ). Разница между количеством активных особей обоих видов достоверно составляет 48%.



*Рис. 42. Размерность фигур. Межвидовой сравнительный анализ по критерию активности*

Анализ критерия активности в зависимости от возраста показывает следующее (Рис. 43). Из 10 полуторагодовалых макаков резусов приступают к задаче 2 обезьяны (20%) ( $P=0,2$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ), из 10 трехлетних животных данного вида – 3 особи (30%) ( $P=0,3$ ;  $\sigma=0,46$ ;  $s=0,14$ ). Разница между этими категориями составляет 10%. Из 12 полуторагодовалых павианов гамадрилов проявляют активность 9 особей (75%) ( $P=0,75$ ;  $\sigma=0,43$ ;  $s=0,12$ ), из 14 трехлетних – 10 (71%) ( $P = 0,71$ ;  $\sigma=0,45$ ;  $s=0,12$ ). Различия между полуторагодовалыми и трехлетними павианами составляют 4%. Исходя из этого можно заключить, что у обоих видов при выполнении данного теста показатели критерия активности существенно не изменяются в пределах исследуемых возрастов. При этом между количеством полуторагодовалых макаков и павианов разница достоверно составляет 55%. А между трехлетними обезьянами обоих видов достоверные различия отсутствуют. То есть отмеченные выше различия по критерию активности между резусами и павианами достоверно связаны с разницей между полуторагодовалыми обезьянами.

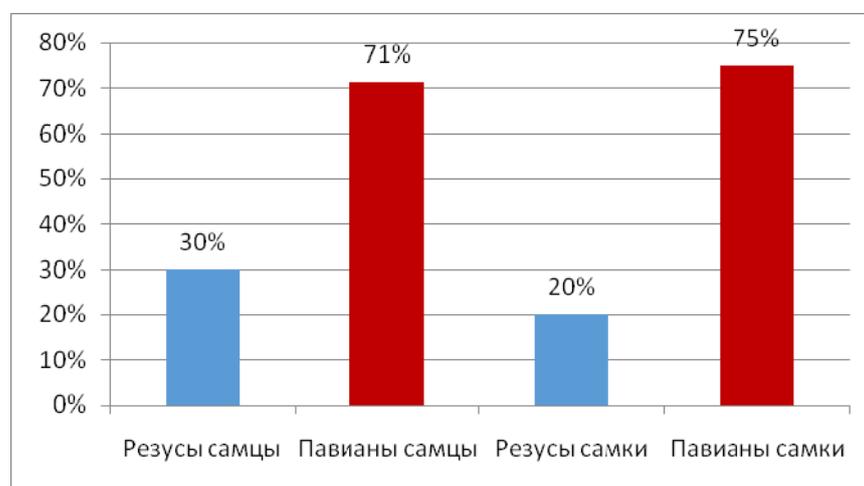


*Рис. 43. Размерность фигур. Межвозрастной сравнительный анализ по критерию активности*

При анализе половых различий наблюдается следующее (Рис. 44). Из 10 самцов резусов приступают к тесту 3 обезьяны (30%) ( $P=0,3$ ;  $\sigma=0,46$ ;  $s=0,14$ ), из 10 самок – 2 (20%) ( $P=0,2$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ). Разница между самцами и самками

резусов составляет 10%. Из 14 самцов павианов гамадрилов активность проявляют 10 обезьян (71%) ( $P=0,71$ ;  $\sigma=0,45$ ;  $s=0,12$ ) из 12 самок этого вида – 9 особей (75%) ( $P=0,75$ ;  $\sigma=0,43$ ;  $s=0,12$ ). Разница между самцами и самками в группе гамадрилов составляет 4%. То есть, как и в случае с возрастом, значимы различия в зависимости от пола отсутствуют в пределах каждой из исследуемых видовых групп. При этом между процентом активных самок обоих видов разница достоверно составляет 55%. А между самцами макаков и павианов достоверные различия отсутствуют. Таким образом различия по критерию активности между резусами и павианами достоверно связаны с разницей между самками обоих видов.

Для выявления более глубоких различий проведем детальный анализ показателей активности. (Рис. 45). Так из 5 полуторогодовалых самцов макаков резусов приступают к задаче 2 особи (40%) ( $P=0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ), из 5 самок этого возраста не проявляет активность ни одно животное.

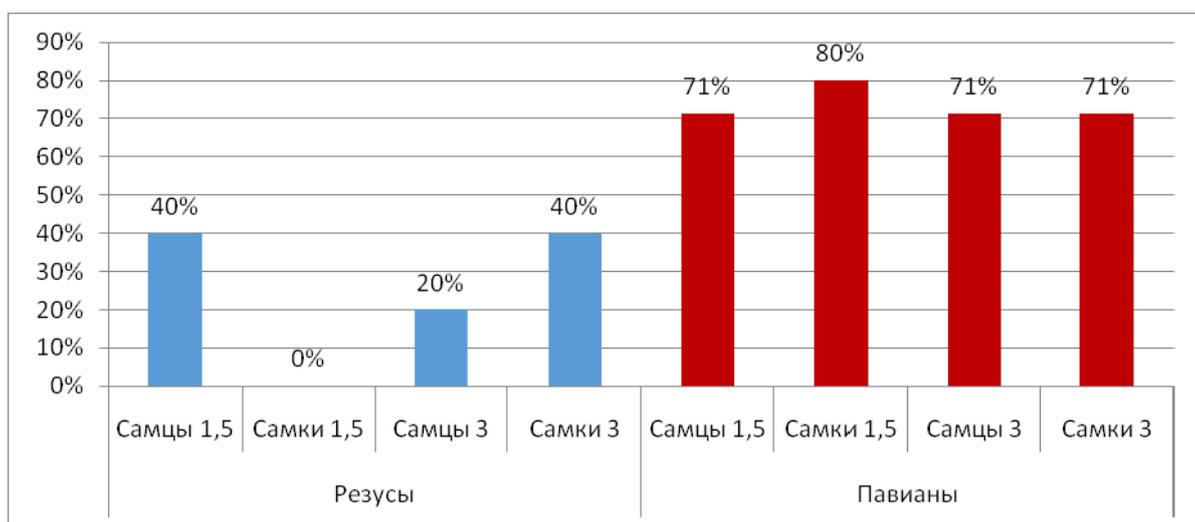


*Рис. 44. Размерность фигур. Межполовой сравнительный анализ по критерию активности*

Разница между полуторогодовалыми самцами и самками макаков 40%. Из 5 трехлетних самцов данного вида приступает к тесту только 1 животное (20%) ( $P=0,2$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ), из 5 трехлетних самок – 2 особи (40%) ( $P=0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ). Разница между самцами и самками старшей группы составляет 20%.

Обнаруживаемые при сравнении самцов и самок резусов разного возраста, различия, как и между самцами и между самками статистически незначимы. Таким образом в пределах исследуемой группы резусов различия отсутствуют. Зависимость показателя критерия активности от пола и его достоверное изменение в пределах исследуемых возрастов не обнаруживается.

Из 7 полуторагодовалых самцов павианов гамадрилов к решению задачи приступают 5 животных (71%) ( $P=0,71$ ;  $\sigma=0,45$ ;  $s=0,17$ ), из 5 полуторагодовалых самок проявляют активность 4 особи (80%) ( $P=0,8$ ;  $\sigma=0,4$ ;  $s=0,18$ ). Разница между самцами и самками младшей составляет 9%. Из групп трехлетних самцов и самок по 7 особей в каждой, активность проявляют поровну по 5 обезьян (71%) ( $P = 0,71$ ;  $\sigma=0,45$ ;  $s=0,17$ ). То есть различия в активности между самцами и самками в старшей группе отсутствуют. Также отсутствуют статистически значимые различия между полуторагодовалыми самцами и самками и трехлетними особями разного пола. Таким образом, как и в группе резусов у исследуемых павианов при решении данного теста не обнаруживается зависимости критерия активности от пола и его значения достоверно не изменяются в рамках заданных возрастов.

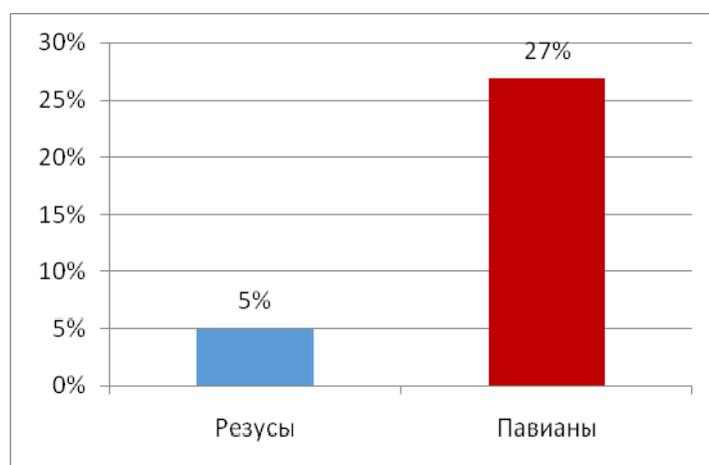


*Рис. 45. Размерность фигур. Сравнительный внутривидовой анализ по критерию активности*

Межвидовой анализ по категориям дает следующие результаты. Разница между полуторагодовальными самцами макаков и павианов незначительна. Разница между количеством активных полуторагодовалых самок обоих видов достоверно составляет 80%. Между трехлетними самцами и трехлетними самками, статистически значимые различия отсутствуют. Таким образом, можно заключить, что разница между резусами и павианами по критерию активности при выполнении данного теста, определяется достоверной разницей между полуторагодовальными самками исследуемых видов.

### *Успешность*

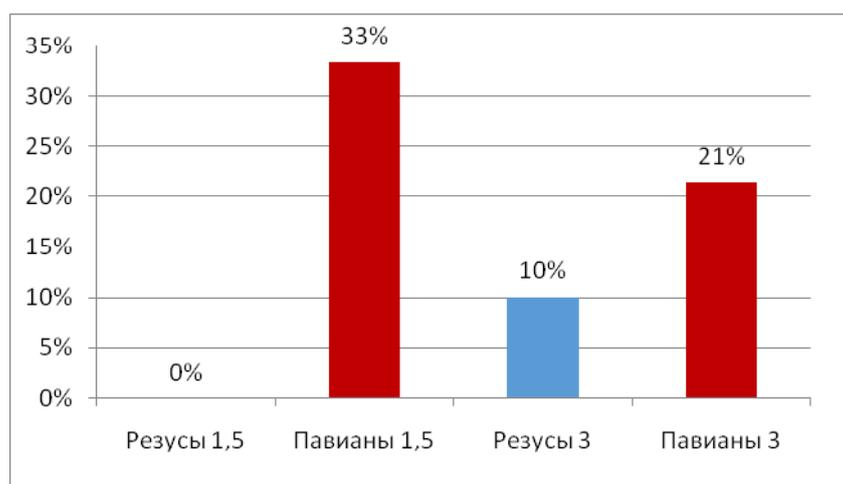
Анализ критерия успешности по данному тесту дает следующие результаты (Рис. 46). Из 20 макаков резусов задачу выполняет только 1 обезьяна (5%) ( $P=0,05$ ;  $\sigma=0,22$ ;  $s=0,05$ ), из 26 павианов гамадрилов – 7 особей (27%) ( $P = 0,27$ ;  $\sigma=0,44$ ;  $s=0,12$ ). Различия между видами составляют 22%.



*Рис. 46. Размерность фигур. Межвидовой сравнительный анализ по критерию успешности*

Анализ различий в зависимости от возраста показывает следующее (Рис. 47). Из 10 полуторагодовалых макаков резусов с тестом не справляется ни одно животное, из 10 трехлетних верно решает тест только 1 обезьяна (10%) ( $P = 0,1$ ;  $\sigma=0,3$ ;  $s=0,09$ ). Разница между полуторагодовальными и трехлетними макаками

10%. Из 12 полуторагодовалых павианов решают тест 4 особи (33%) ( $P=0,33$ ;  $\sigma=0,47$ ;  $s=0,14$ ), из 14 трехлетних с задачей справляются 3 обезьяны (21%) ( $P=0,21$ ;  $\sigma=0,41$ ;  $s=0,11$ ). Разница между младшей и старшей группой гамадрилов составляет 12%. Таким образом можно заключить, что у резусов и павианов отсутствуют значимые изменения показателя критерия успешности в пределах исследуемых возрастов. Между полуторагодовалыми резусами и павианами, как и между трехлетними животными обоих видов достоверные различия также не обнаруживаются. Однако в группе полуторагодовалых павианов наблюдается на 33% больше успешных особей, чем в соответствующей возрастной категории павианов. Можно предположить наличие тенденции различий между полуторагодовалыми группами обоих видов.



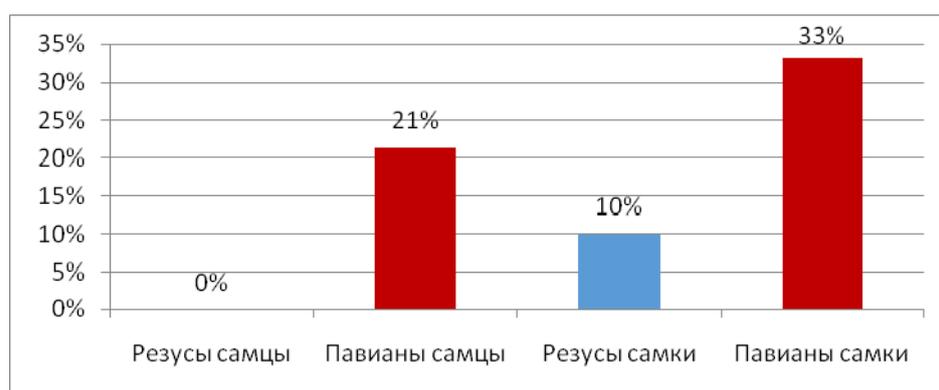
*Рис. 47. Размерность фигур. Межвозрастной сравнительный анализ по критерию успешности*

Сравним показатели успешности в зависимости от пола исследуемых животных (Рис. 48). Из 10 самцов макаков ни одно животное не демонстрирует верное решение, из 10 самок данного вида с задачей справляется только 1 (10%) ( $P=0,1$ ;  $\sigma=0,3$ ;  $s=0,09$ ). Разница между самцами и самками составляет 10%. Из 14 самцов павианов решают тест 3 особи (21%) ( $P=0,21$ ;  $\sigma=0,41$ ;  $s=0,11$ ), из 12 самок с задачей справляются 4 обезьяны (33%) ( $P=0,33$ ;  $\sigma=0,47$ ;  $s=0,14$ ). Разница между самцами и самками павианов 12%. То есть у исследуемых групп макаков и

павианов не обнаруживается статистически значимой зависимости показателя критерия успешности от пола.

При анализе межвидовых различий достоверные различия не обнаруживаются ни между самцами, ни между самками макаков и павианов. Таким образом отсутствие статистически значимых различий между резусами и павианами, подтверждается и при сравнении половых категорий исследуемых животных.

Детальный анализ позволяет конкретизировать изложенные выше данные (Рис. 49). Как уже было сказано, среди полуторагодовалых резусов успешные особи отсутствуют, соответственно различия между самцами и самками младшей группы исключены. Среди трехлетних особей с задачей справляется только 1 самка, что составляет 20% (1 из 5 обезьян). Достоверная разница между самцами и самками старшей группы резусов отсутствует. Значимые различия также отсутствуют между возрастными группами резусов, как между самцами, так и между самками. Таким образом, обнаруживается, что за исключением одной успешной трехлетней самки, в целом в исследуемой группе резусов не наблюдаются статистически значимые различия между категориями.



*Рис. 48. Размерность фигур. Межполовой сравнительный анализ по критерию успешности*

Сравнение категорий павианов показывает следующее. Из 7 полуторагодовалых самцов с задачей справляется 2 обезьяны (29%) ( $P=0,29$ ;

$\sigma=0,45$ ;  $s=0,17$ ), из 5 самок этого возраста – также 2 особи (40%) ( $P=0,4$ ;  $\sigma=0,49$ ;  $s=0,22$ ). Разница между самцами и самками младшей группы павианов составляет 11%. Из 7 трехлетних самцов верное решение демонстрирует только 1 (14%) ( $P=0,14$ ;  $\sigma=0,35$ ;  $s=0,13$ ) из 7 самок – 2 (29%) ( $P = 0,29$ ;  $\sigma=0,45$ ;  $s=0,17$ ). Разница между самцами и самками в старшей группе – 15%. Отсутствуют статистически значимые различия между самцами и самками в младшей группе и в старшей группе павианов. То есть, как и в группе резусов, между исследуемыми категориями павианов отсутствуют достоверные различия.

Детальный межвидовой анализ также не показывает наличия достоверных различий по критерию успешности при решении данного теста между исследуемыми группами резусов и павианов.

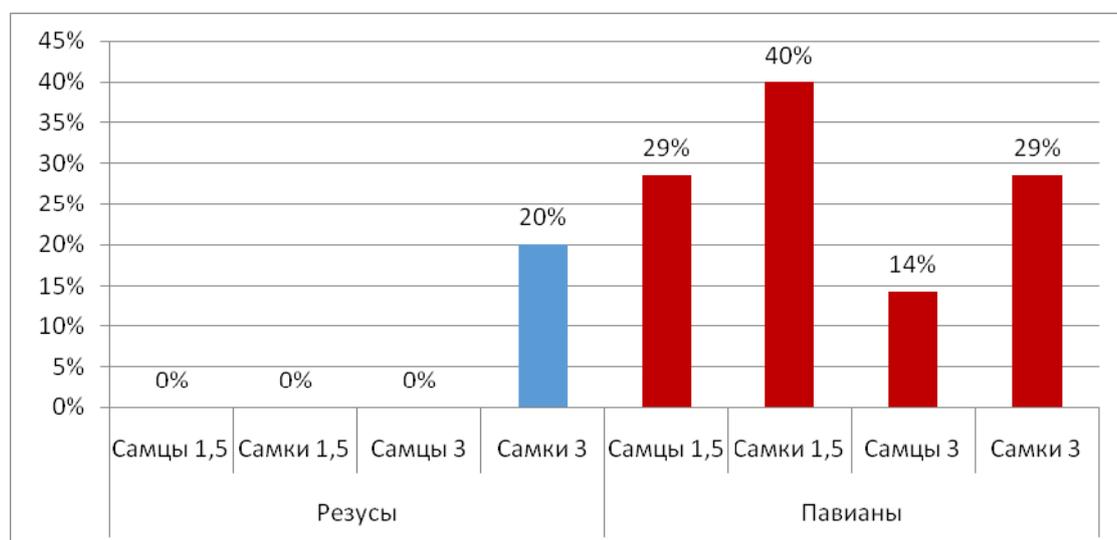


Рис. 49. Размерность фигур. Сравнительный внутривидовой анализ по критерию успешности

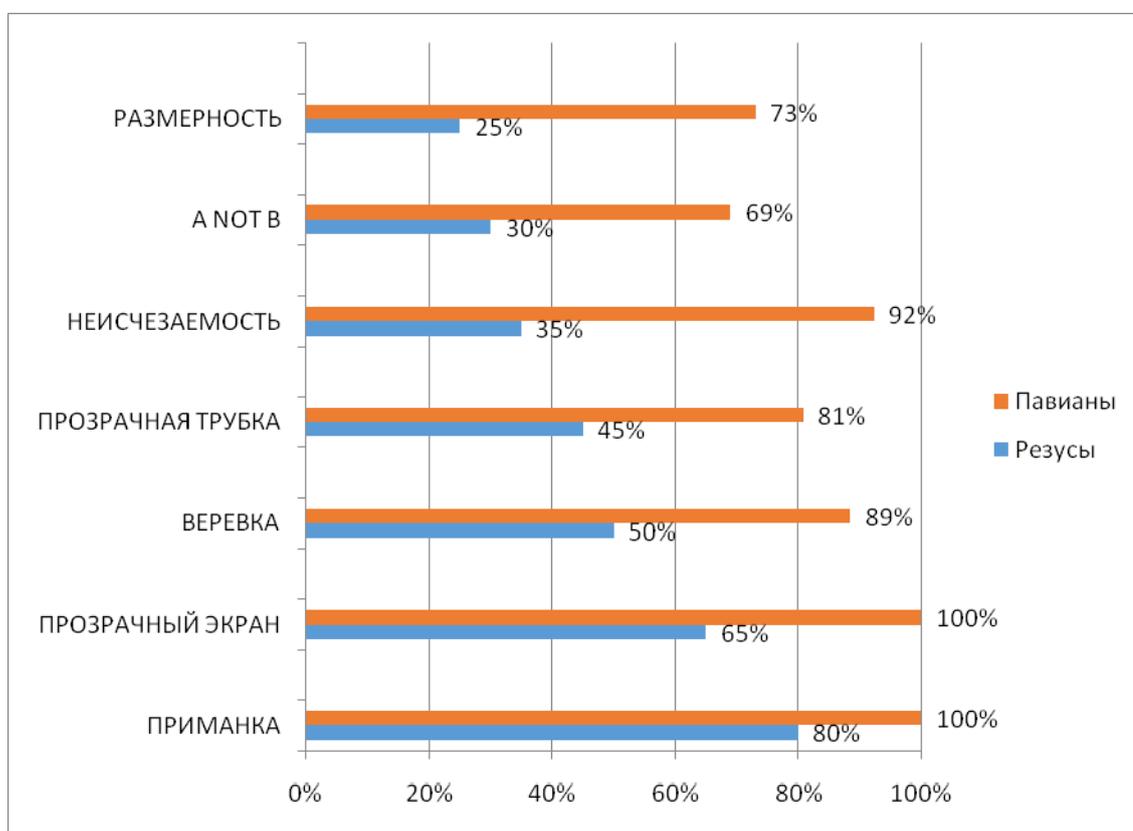
### 3.8. Анализ по совокупности тестов

#### *Активность*

Анализ результатов в совокупности по всем тестам (Рис. 50) показывает следующее. Средние значения активности в группе павианов гамадрилов достоверно выше, чем в группе резусов на 39%. Следует заметить наличие определенного спада активности при решении тестов как по порядку их

предъявления, так и по степени усложнения. Однако у макаков резусов этот спад более выражен, чем у павианов гамадрилов.

Сравнение средних показателей активности в зависимости от возраста дает следующие результаты. В группе резусов средние показатели активности старшей возрастной категории достоверно выше, чем в младшей на 34%. При этом в группе павианов между средними значениями активности разных возрастных категорий разница составляет только 3%. То есть с возрастом у резусов в среднем наблюдается рост значений критерия активности, в то время как у павианов этот показатель находится на стабильно более высоком уровне в пределах исследуемых возрастов.



*Рис. 50. Сравнительный анализ по совокупности тестов по критерию активности*

При сравнении обоих видов обнаруживаются достоверные различия между полуторагодовалыми резусами и павианами. В группе полуторагодовалых павианов наблюдается в среднем на 58% больше активных особей, чем в соответствующей группе резусов. При этом различия между трехлетними

макаками и гамадрилами незначимы. Это позволяет сделать вывод, что различия между макаками и павианами в активности по всей батарее тестов, связаны с разницей между полуторагодовальными животными обоих видов.

Относительно проявления активности по мере предъявления и усложнения тестов наблюдается следующее. В группе полуторагодовалых макаков резусов резкий спад обнаруживается уже с третьего теста, и дальше стабильно держится на низком уровне. В старшей группе также имеет место снижение активности, но более плавное. При этом в обеих возрастных группах гамадрилов наблюдается лишь небольшое падение активности, но в целом данный показатель остается на достаточно высоком уровне до последнего теста.

Рассмотрим средние показатели критерия активности по совокупности тестов в зависимости от пола. Достоверные различия между средними показателями активности у самцов и самок резусов, как и между средними у павианов обоих полов отсутствуют. Таким образом сравнение средних значений по критерию активности не показывает достоверной зависимости этого показателя от пола в исследуемых группах обоих видов.

При этом при межвидовом сравнении между средними значениями активности у самцов и самок обнаруживаются достоверные различия. Так разница между средними у самцов составляет 31%, между самками – 48%. Это позволяет сделать заключение, что различия по средним значениям критерия активности между группами резусов и павианов, достоверно не зависят от пола исследуемых животных.

Что касается динамики проявления активности, то в целом, как у резусов, так и у павианов наблюдается определенный спад. Однако у резусов он более выражен. Видимых различий между самцами и самками не наблюдается ни у макаков, ни у гамадрилов.

Анализ активности по всей батарее тестов среди различных категорий макаков резусов выявляет наличие достоверной разницы между средними значениями активности у полуторагодовалых самцов и самок равной 38%. При этом между трехлетними особями статистически значимые различия отсутствуют.

Также не обнаруживается значимой разницы между самцами резусов разных возрастов. При этом между средними показателями у самок разница достоверно составляет 52%. Таким образом в исследуемой группе резусов достоверно низкие показатели по критерию активности наблюдаются в категории полуторагодовалых самок, демонстрирующей крайне низкий (в среднем 11%) уровень активности при решении предложенной батареи тестов.

Динамика активности у разных категорий резусов в целом сходна, за исключением группы полуторагодовалых самок, у которой наблюдается резкий спад активности уже на третьем тесте, очевидно именно эта категория задает отмеченное выше снижение активности самок резусов в целом. Остальные категории демонстрируют постепенный спад активности, отмеченный у всей исследуемой группы в целом, и отличаются только уровнем данного показателя.

Среди различных категорий павианов статистически значимые различия не обнаруживаются, как между полуторагодовалыми самцами и самками, между трехлетними особями, так и между самцами, и между самками разных возрастов. То есть различия в исследуемой группе павианов в целом по батарее тестов отсутствуют, и их показатели критерия активности в целом не зависят от пола и не изменяются в рамках изучаемых возрастов. Исходя из этого очевидно, что динамика активности разных категорий гамадрилов сходна и в целом дублирует общую динамику исследуемой группы.

Анализ межвидовых различий по категориям позволяет конкретизировать изложенные выше результаты. Между средними показателями активности у полуторагодовалых самцов и самок разных видов разница достоверно составляет у самцов – 41%, у самок – 75%. При этом между средними у трехлетних особей достоверные различия не обнаруживаются, как у самцов обоих видов, так и у самок резусов и павианов. Таким образом, можно заключить, что различия между средними показателями критерия активности исследуемых групп резусов и павианов по всей батарее предложенных тестов определяются разницей между полуторагодовалыми обезьянами как самцами, так и самками.

### *Успешность*

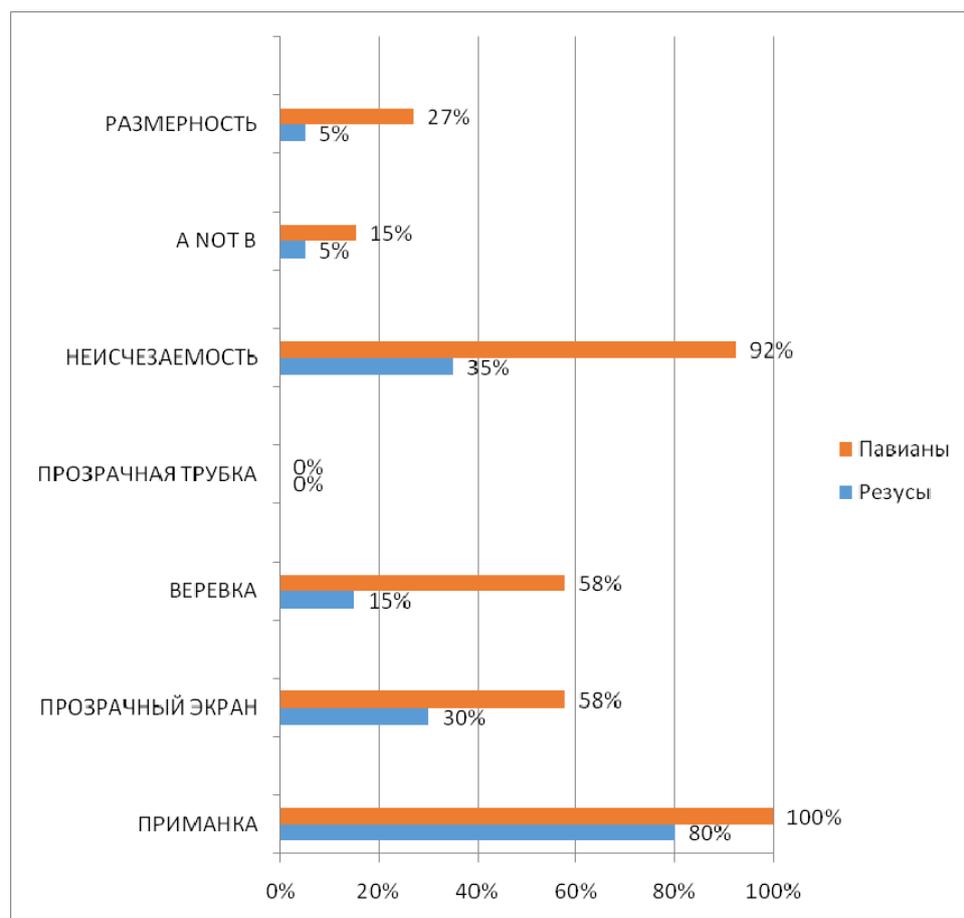
Рассмотрим результаты такого показателя как критерия успешности относительно всей батареи тестов (Рис. 51). Обе исследуемые группы демонстрируют достаточно низкий процент успешности. Средние показатели павианов гамадрилов выше средних показателей макаков резусов на 26%.

Динамика показателей критерия успешности у обеих групп в целом сходна и соотносится с динамикой активности, хоть и с некоторыми отклонениями от плавного снижения. В данном случае мы наблюдаем определенный спад уже со второго теста, на 5 тесте (Неисчезаемость) мы наблюдаем подъем, после чего снова идет снижение успешности. Провал показателей критерия успешности наблюдается на 4 тесте (Прозрачная трубка), однако здесь и впредь мы опустим этот факт при рассмотрении динамики решения тестов, поскольку данный тест оказался самым сложным и не решаемым ни для одного из исследуемых животных. Остальные тесты по степени сложности решения распределились следующим образом: для резусов, наиболее простым, и это ожидаемо, стал тест «Взятие приманки», на втором месте расположились «Прозрачный экран» и «Неисчезаемость», на третьем месте «Подтягивание приманки» (веревка), и самыми сложными оказались «А not В error» и «Размерность фигур». Для павианов не вызвали осложнений тесты «Взятие приманки» и «Неисчезаемость», на втором месте с равным процентом успешности оказались «Прозрачный экран» и «Подтягивание приманки» и на третьем месте с небольшими отличиями «А not В error» и «Размерность фигур».

Анализ критерия успешности по совокупности тестов в зависимости от возраста показывает следующее. Между средними значениями успешности у макаков резусов разных возрастных категорий достоверная разница отсутствует, однако возможно наличие тенденции преобладания особей старшей группы. Между средними показателями полуторагодовалых и трехлетних павианов достоверные различия также отсутствуют. Межвидовой сравнительный анализ дает следующие результаты. Между средними значениями полуторагодовалых резусов и павианов и между средними показателями трехлетних особями обоих

видов значимые различия отсутствуют. Однако имеет место стойкая тенденция: у полуторагодовалых особей средние значения успешности ниже таковых у трехлетних.

Динамика успешности отдельных возрастных категорий мало отличается от общих групповых. Можно отметить лишь резкий спад успешности полуторагодовалых павианов при решении теста «Прозрачный экран». По степени сложности для этой категории данная задача оказывается соизмерима с более сложной для всей группы задачей «Размерность фигур». А для полуторагодовалых резусов вся линейка тестов оказывается достаточно сложной, что проявляется в низких показателях по тестам «Взятие приманки», «Прозрачный экран», «Неисчезаемость» и нулевой успешности при решении остальных тестов.



*Рис. 51. Сравнительный анализ по совокупности тестов по критерию успешности*

Рассмотрим результаты критерия успешности исследуемых животных в зависимости от пола. Разница средних показателей у самцов и самок по совокупности тестов как в группе макаков резусов, так и в группе павианов гамадрилов составляет по 9%. Имеет место тенденция: средние показатели успешности у самок резусов ниже, чем средние показатели у самок павианов.

Динамика успешности в зависимости от пола в целом повторяет общую динамику групп. В основном различия между полами по динамике выражены в двух последних наиболее сложных тестах. Также следует отметить низкие показатели самок резусов, особенно, относительно такого достаточно простого теста, как «Неисчезаемость».

Сравнительный анализ критерия успешности по исследуемым категориям дает следующие результаты. По резусам: между средними значениями у самцов и самок в рамках возрастных категорий достоверных различий не наблюдается, между средними у полуторагодовалых разница равна 11%, у трехлетних – 6%; между средними значениями самцов разных возрастных групп значение – 17%, самок – 22%. Возможно наличие тенденции повышения средних значений у трехлетних самцов и самок обоих видов.

По динамике показателей успешности у отдельных категорий, как и, в общем, по группе наблюдается спад по мере предъявления и усложнения тестов, с подъемом на тесте «Неисчезаемость». Однако у полуторагодовалых самцов и самок спад до нулевых показателей в равной степени наблюдается, уже начиная с третьего теста (у самцов имеется подъем на тесте «Неисчезаемость»). В то время как у самцов и самок старшей группы спад успешности более плавный, и различия в динамике имеются только в двух последних тестах.

По павианам: достоверные различия отсутствуют как между средними значениями у самцов и самок в пределах возрастных групп, у полуторагодовалых разница между средними равна 9%, у трехлетних – 6%, у самцов и самок разных возрастов – 6% и между самками – 1%. Из этого следует, что исследуемая группа павианов гамадрилов в целом однородна относительно критерия успешности по

всей совокупности тестов. Данный факт подтверждает и анализ динамики, которая в целом сходна у отдельных категорий, и совпадает с общей по группе, за исключением спада у полуторагодовалых самцов и самок в тесте «Прозрачный экран», и нулевой успешности самцов обеих возрастных групп в тесте «A not B error».

В завершение анализа критерия успешности по всей батарее тестов проведем межвидовое сравнение исследуемых категорий. Достоверная разница между средними показателями полуторагодовалых самцов, трехлетних самцов и трехлетних самок отсутствует. При этом разница между средними значениями у полуторагодовалых самок обоих видов достоверно составила 45%. Таким образом, различия между средними показателями критерия успешности у исследуемых групп резусов и павианов определяются достоверной разницей между полуторагодовалыми самками обоих видов.

### 3.9. Индивидуальные различия

#### *Активность*

Анализ индивидуальных различий проводился путем подсчета процента особей приступавших, в случае активности и выполнивших, в случае успешности, определенное количество тестов.

В целом по исследуемым группам были получены следующие результаты. Макаки резусы демонстрируют достаточно высокую степень индивидуальных различий. Как видно на диаграмме (Рис. 52), активные обезьяны имеются в каждой категории, и все особи в определенной степени равномерно распределяются между проявившими активность при решении всех семи тестов и неактивными (0 тестов).

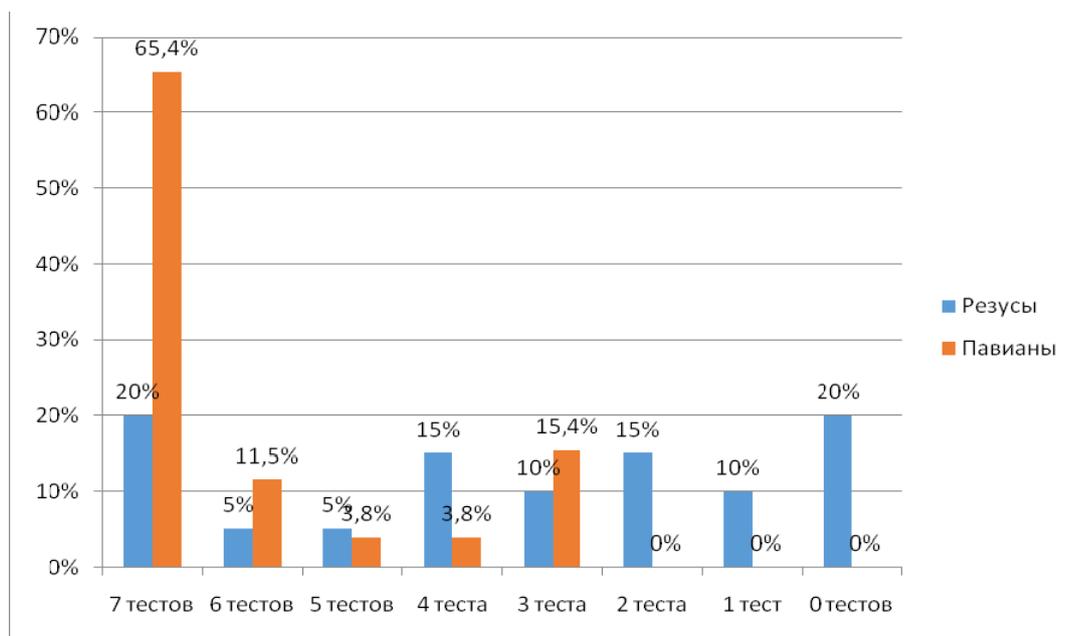


Рис. 52. Анализ индивидуальных различий по критерию активности

В свою очередь у павианов гамадрилов обнаруживается достаточно низкая степень индивидуальных различий. 65% особей проявили максимальную активность, остальные 35% распределяются между 6 и 3 тестами. Таким образом обнаруживается, что в отношении активности резусы ведут себя более разнообразно, при этом павианы преимущественно активны.

Рассмотрим данную характеристику в зависимости от возраста исследуемых животных. Из полуторагодовалых резусов, большая часть животных проявляет низкую и нулевую активность, и лишь малая часть была максимально активна. При этом у трехлетних резусов наблюдается картина сходная с общей по группе, различия менее выражены чем в младшей категории.

Павианы гамадрилы обеих возрастных групп демонстрируют сходные результаты и в целом повторяют общие групповые показатели. При сравнении межвидовых различий в индивидуальности в зависимости от возраста, обнаруживается следующее. Между полуторагодовалыми особями разница выражена менее, индивидуальные различия наблюдаются относительно слабо в обоих случаях. Однако важно напомнить, что у резусов большинство проявляет низкую активность, а у павианов, напротив – высокую. Между трехлетними

животными контраст более очевиден: сравнительно высокая степень различий у резусов, против низкой – у павианов.

Рассмотрим степень индивидуальности в зависимости от пола. У самцов и самок макаков резусов наблюдается в равной степени высокий уровень индивидуальных различий. Однако большинство у самцов, слабо, но смещено в сторону высокой активности, а у самок – в сторону низкой активности.

У павианов каждого пола наблюдается характерная для всей группы картина – индивидуальные различия слабо выражены. Разницы между самцами и самками не наблюдается.

Исходя из вышеизложенного очевидно, что разница между видами в зависимости от пола проявляется одинаково как у самцов, так и у самок: относительно высокая степень индивидуальных различий у резусов противопоставляется низкой у павианов.

Теперь разберем уровень индивидуальных различий в отдельных категориях исследуемых животных. Так у макаков резусов наименьшая степень индивидуальности проявляется у группы полуторагодовалых самок: все животные демонстрируют низкую (2 теста, 40%) или нулевую (0 тестов, 60%) активность. На втором месте по уровню индивидуальных различий оказываются полуторагодовалые и трехлетние самцы. При этом в младшей категории 40% особей проявляют максимальную активность, а остальные 60% – низкую и нулевую активность, а в старшей категории животные показывают среднюю и максимальную активность. Наиболее высокая степень индивидуальных различий наблюдается в группе трехлетних самок.

В отличие от макаков резусов у павианов гамадрилов не наблюдается столь заметного разброса между категориями. Наблюдаемые индивидуальные различия на низком уровне, сходны у отдельных групп и повторяют общую групповую картину. Возможно незначительное возрастание индивидуальности в категориях полуторагодовалых самок и трехлетних самцов.

При сравнении отдельных категории обоих видов в отношении индивидуальных различий, обнаруживается, что наиболее явная разница

наблюдается между группами трехлетних. На втором месте разница между полуторагодовальными самцами. И малозначительные различия обнаруживаются между полуторагодовальными самками и трехлетними самцами. Следует, однако отметить, что в категориях трехлетних самок, в единственном из выше указанных случаев, павианы демонстрируют несколько меньший уровень индивидуальных различий, чем резусы. Однако это, очевидно, можно объяснить поголовной крайне низкой активностью последних.

### *Успешность*

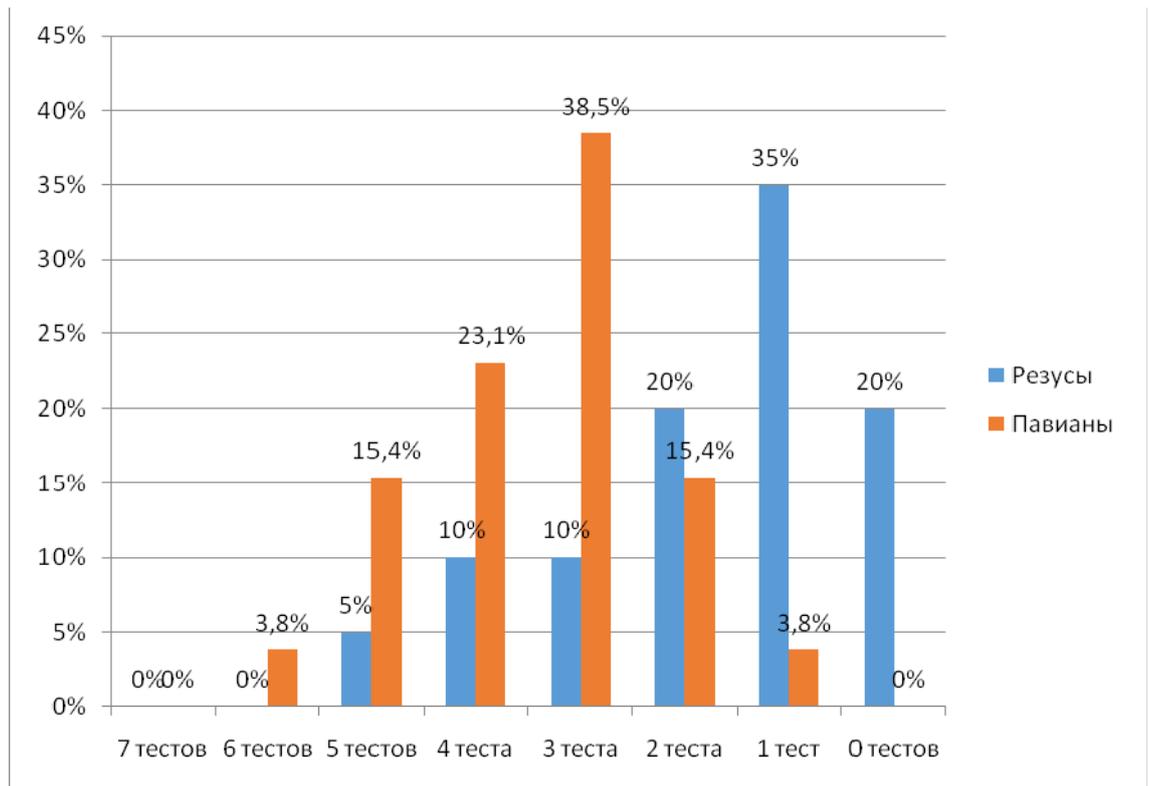
В общем, по исследуемым группам не наблюдается существенной разницы между степенью индивидуальных различий. В обоих случаях уровень индивидуальности можно расценивать, как достаточно высокий. При этом, как видно на диаграмме (Рис. 53), большинство в группе резусов смещено в сторону низкой успешности (от 2 до 0 решенных тестов), в то время как у павианов пик приходится на средний уровень успешности (38%, 3 теста), и нет животных, не решающих ни одной задачи.

Рассмотрим уровень индивидуальных различий в зависимости от возраста. Как у резусов, так и у павианов в обеих возрастных группах не наблюдается существенной разницы в степени индивидуальности. Во всех случаях индивидуальные различия на высоком уровне. Так у полуторагодовалых резусов, наблюдается разброс от 3 до 0 тестов, причем к нулевой успешности процент возрастает. У трехлетних резусов, разброс сдвинут, и приходится на интервал от 5 до 1 теста, с максимальным процентом (40%) на последнем. У младшей группы павианов наблюдается тот же разброс, но с пиком (33%) на 3 тесте. У старшей группы гамадрилов интервал приходится на значения от 6 до 2 тестов, с максимальным процентом (43%) на 3 тестах. Исходя из выше указанных данных, очевидно, что различия между особями разных видов одной возрастной категории также не значительны.

Теперь приведем анализ индивидуальных различий в зависимости от пола. У самцов резусов наблюдается достаточно широкий разброс индивидуальности,

все животные относительно равномерно распределяются в интервале от 5 до 0 тестов, наибольшие проценты приходятся на низкую успешность (2 и 1 тест. У самок резусов разброс менее значительный и в основном приходится на интервал от 2 до 0 тестов, с максимумом (40%) на 1 тесте. У самцов павианов наблюдается самый незначительный разброс индивидуальных различий, большинство (21% и 57%) демонстрирует средний уровень успешности. Самки павианов, в сравнении с самцами, показали более высокую степень индивидуальных различий, в интервале от 6 до 2 тестов. Следует отметить, что данная категория демонстрирует самые высокие показатели успешности, более 50% животных попадают в значения от 6 до 4 тестов. При сравнении особей разных видов одной половой категории, обнаруживаются интересные результаты. У самцов относительно высокая степень индивидуальных различий резусов противопоставляется сравнительно низкой у павианов. У самок, резусы, напротив, демонстрируют более низкий уровень индивидуальности, чем павианы.

Рассмотрим показатели индивидуальных различий у отдельных категорий, исследуемых животных. Среди резусов равную степень различий демонстрируют полуторагодовалые и трехлетние резусы самцы. При этом полуторагодовалые особи распределяются в интервале от средней успешности до нулевой, а трехлетние, как видно на диаграмме, смещаются в сторону высокой успешности: от 5 до 2 тестов. И все же преобладающее количество животных в обеих группах распределяются на значениях низкой успешности. Более низкий уровень индивидуальных различий демонстрируют полуторагодовалые самки, все животные распределяются в интервале от низкой до нулевой успешности, с максимумом (60%) на значении 0 тестов. Самая низкая степень различий обнаруживается у трехлетних самок, как видно животные практически поровну распределяются по двум значениям, соответствующим средней и низкой успешности.



*Рис. 53. Анализ индивидуальных различий по критерию успешности*

Среди категорий павианов не наблюдается существенной разницы в степени индивидуальных различий. Уровень индивидуальности в каждой категории можно интерпретировать как относительно средний. Однако интервалы разброса успешности у разных групп имеют определенные различия: у полуторагодовалых самцов размах приходится на значения от средней до низкой успешности, у самок младшего возраста и трехлетних самцов смещается в сторону высокой успешности, у самок старшей группы разброс составляют значения от высокой до средней активности. При этом максимум у трех из четырех категорий, как видно на диаграмме, приходится на среднюю успешность (3 теста), исключение составляет категория полуторагодовалых самок с максимумами на значениях близкой к высокой (5 тестов) и низкой (2 теста) успешности. И все же в сравнении с резусами исследуемая группа павианов более однородна по показателю индивидуальных различий в успешности.

Сравнительный анализ двух исследуемых видов по отдельным категориям показывает следующее. Наиболее существенные различия демонстрируют

категории полуторагодовалых самцов и трехлетних самок. Однако в первом случае индивидуальные различия более выражены у резусов, а во втором у павианов. На втором месте располагаются категории трехлетних самцов, с преобладанием индивидуальных различий у резусов. И самая незначительная разница обнаруживается между группами полуторагодовалых самок, где более высокий уровень индивидуальности демонстрируют павианы.

## ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ<sup>4</sup>

Анализ полученных данных показывает, что показателем, наиболее ярко отражающим различия между павианами и макаками, а также различия между животными разного возраста и пола, является их экспериментальная активность, то есть, деятельность по отношению к экспериментальной установке. Прежде всего, очевидно, что имеется достоверное преобладание в уровнях показателей экспериментальной активности павианов гамадрилов над показателями макаков резусов, отмеченной как при решении отдельных тестов, так и всей батареи в

---

<sup>4</sup> При подготовке данного раздела диссертации использованы следующие публикации, выполненные автором в соавторстве, в которых, согласно Положению о присуждении ученых степеней в МГУ, отражены основные результаты, положения и выводы исследования:

Аникаев, А.Е., Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Способность подростков павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) к решению модифицированной задачи Пиаже “A-not-B error”. // Российский Физиологический Журнал им.И.М.Сеченова, 2014. Т. 100. №4. С. 394-406. (RSCI, RINC IF 2019: 0,452) (доля автора 0,33)

*Переводная версия: Anikaev, A.E., Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. The Ability of Adolescent Hamadryas Baboons (Papio hamadryas) to Solve a Modified Piaget A-Not – B Error Test. // Neuroscience and Behavioral Physiology, 2015, T. 45. №. 8. С. 957-963. (Scopus IF 2019: 0,18; SJR 2019: 0,139) DOI: 10.1007/s11055-015-0170-0*

Аникаев, А.Е., Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Исследование способностей павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) к решению задач на предметную манипуляцию. // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 2015. Т.159. №1. С. 95-98. (RSCI, RINC IF 2018: 0,666) (доля автора 0,33)

*Переводная версия: Anikaev, A.E., Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. Study of Hamadryas Baboons (Papio hamadryas) Ability to Solve Object Manipulation Tasks. // Bulletin of Experimental Biology and Medicine, 2015. T.159. №1. С. 95-98. (Scopus IF 2019: 0,6; SJR 2019: 0,31) DOI: 10.1007/s10517-015-2896-7*

Аникаев, А.Е., Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Сравнение когнитивных способностей неполовозрелых и молодых половозрелых самцов павианов гамадрилов. // Российский Физиологический журнал им. И.М. Сеченова, 2017. Т.103. №6. С. 635-644. (RSCI, RINC IF 2019: 0,452) (доля автора 0,33)

*Переводная версия: Anikaev, A.E., Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. Comparison of the Cognitive Capacities of Immature and Young Mature Male Hamadryas Baboons //Neuroscience and Behavioral Physiology, 2019. T. 49. №. 3. С. 299-305. (Scopus IF 2019: 0,18; SJR 2019: 0,139) DOI: 10.1007/s11055-019-00732-0*

Аникаев, А. Е., Чалян, В. Г., Мейшвили, Н. В. Связь когнитивных способностей самцов павианов гамадрилов с возрастом и опосредованным с ним иерархическим статусом // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 2018. Т. 165. № 4. С. 485-488. (RSCI, RINC IF 2018: 0,666) (доля автора 0,33)

*Переводная версия: Anikaev, A.E., Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. Correlation of Cognitive Abilities of Male Hamadryas Baboon with Age and Hierarchical Status //Bulletin of experimental biology and medicine, 2018. T. 165. №. 4. С. 490-492. (Scopus IF 2019: 0,6; SJR 2019: 0,31) DOI: 10.1007/s10517-018-4201-z*

Аникаев А.Е., Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Исследование обучения навыкам разной степени сложности у павианов гамадрилов (*Papio Hamadryas*) //Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова, 2020. Т. 70. № 1. С. 71-85 (RSCI, RINC IF 2019: 0,432) (доля автора 0,33) DOI 10.31857/s0044467720010037).

*Переводная версия: Anikaev, A.E., Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. Studies of Learning Skills with Different Levels of Difficulty in Hamadryas Baboons (Papio hamadryas) //Neuroscience and Behavioral Physiology, 2020. T. 50. №. 7. С.881-891. (Scopus IF 2019: 0,18; SJR 2019: 0,139) DOI: 10.1007/s11055-020-00981-4.*

Аникаев А.Е., Чалян В.Г., Мейшвили Н.В., Аникаева Е.Н. Исследование зависимости между показателями обучения и поведенческими характеристиками у половозрелых самцов макаков-резусов (*Macaca mulatta*) // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 2020. Т. 170. № 11. С. 636-639. DOI 10.47056/0365-9615-2020-170-11-636-639. (RSCI, RINC IF 2018: 0,666) (доля автора 0,25)

целом. Непосредственным проявлением наличия различий в мотивации поведения павианов гамадрилов и макаков резусов, являются данные корреляции между уровнем активности и успешности, показатель которой у резусов выше. Необходимо также отметить, что «отказы» от решения павианов и макаков, проявлялись качественно по-разному. У макаков резусов при отказе от решения преобладала эмоциональная подавленность, выражавшаяся в форме различных измененных состояний - от депрессивного до агрессивного. Сравнительно невысокий уровень экспериментальной активности макаков резусов, по видимому, можно рассматривать как непосредственное проявление относительно невысокого уровня их исследовательской активности, а также как демонстрацию сравнительно невысокого уровня их психической пластичности, проявлением которой является отмечавшееся в условиях эксперимента длительное привыкание к условиям экспериментальной установки. Несмотря на широкое использование макаков резусов в лабораториях, исследователи указывают, что они весьма болезненно переносят отлов из родных групп и транспортировку [Лапин и др., 1987].

У павианов гамадрилов, в отличие от макаков резусов, редкие случаи отказов от решения задачи не сопровождались агрессивным или депрессивными проявлениями. Их нельзя было объяснить нежеланием получения приманки, поскольку по истечении 30 минутного интервала времени, отведенного каждой обезьяне на решение задачи, корм, свободно предоставленный животному, с удовольствием съедался. Можно предположить, что павианы просто не хотели решать тест, и их отказ являлся скорее не проявлением эмоциональной угнетенности и стресса, а свидетельствовал об «интеллектуальном истощении». Вызывает интерес и тот факт, что павианы проявляли активность и в случае «заведомых» неудач, что практически отсутствовало у макаков резусов. Представляется, что целью деятельности павианов, при этом, являлось не только достижение приманки, но и просто обследование самой экспериментальной установки, то есть, собственно исследовательская активность. Отмечаемый в эксперименте высокий уровень исследовательской активности павианов

гамадрилов можно рассматривать в качестве одной из причин их эволюционной успешности и основы их экологической пластичности. В частности, именно это свойство павианов гамадрилов было, по-видимому, одним из тех главных свойств, которые обеспечили успех предпринятому в 70-е годы эксперименту по свободному разведению павианов гамадрилов в двух лесных заказниках – Гумистинском и Гуапсинском, условия которых принципиально отличались от африканских [Чалян, 1997]. Представляется также, что высокую степень экспериментальной активности павианов гамадрилов можно рассматривать и как демонстрацию их психической пластичности, то есть, способности адекватно реагировать на стресс, испытываемый при помещении в экспериментальную обстановку. Сравнительно более высокий уровень экологической и психической пластичности павианов гамадрилов может быть как причиной их успешной эволюции в условиях наземной среды, так и результатом селективного действия этих условий. Имеются данные, что переход к наземному образу жизни, сопровождается увеличением размеров группы и усилением внутригрупповых связей, сплоченности [Бутовская, 2002], но способствует возрастанию уровня испытываемого особями социального стресса [Pride, 2005; Behie, Pavelka, Charman, 2010]. Соответственно, повышенная устойчивость к стрессу может играть значительную роль в выживании. Однако все не столь однозначно. Группа мексиканских ученых произвела измерения уровня кортизола в фекалиях у групп черных ревунов (*Alouatta nigra*) обитающих в условиях непрерывной лесополосы и фрагментированных участков леса, которые показали, что у животных, населяющих лесные фрагменты, уровень этого метаболита и, соответственно, стресса был значительно выше. Авторы отмечают, что между группами не наблюдалось различий ни в социальных взаимодействиях, ни в условиях кормления, ни в каких-либо других показателях [Martínez-Mota et al., 2007].

Схожие данные были получены для коат (*Ateles geoffroyi yucatanensis*)

[Rangel-Negrín et al., 2009], колобусов (*Ptilocolobus tephrosceles*) [Chapman et al.,

2006] и других видов приматов, страдающих от вырубке лесных массивов (Rimbach et al., 2013; Dunn et al., 2013) То есть, причиной стресса в данном конкретном случае является не изменение размеров группы, а смена условий обитания, а именно сокращение характера и площади лесов. Исходя из этого высокий уровень психической пластичности, может рассматриваться как важный показатель и на момент изменения экологических условий, и в последующем, при увеличении размеров групп. Очевидно также, что дифференцированный уровень экологической и психической пластичности приматов, обнаруживаемой в сравнении павианов гамадрилов и макаков резусов, сыграл важную роль в эволюции групп предков гоминид при их переходе к наземному образу жизни и явился своеобразным предиктором успешной когнитивной эволюции.

Внутривидовой анализ активности показывает, что у макаков резусов по всем тестам наблюдается заметный контраст в активности в пользу самцов по сравнению с самками. У павианов гамадрилов выраженные различия в активности самцов и самок практически отсутствуют, что, в определенной степени противоречит литературным данным. Так, у свободноживущих павианов анубисов, при предоставлении им возможности открыть приспособление и достать приманку, было обнаружено практически полное отсутствие активности самок по сравнению с самцами трех возрастных категорий – ювенильными, почти взрослыми и взрослыми (Laidre, 2008). Более высокая активность самцов по сравнению с самками представляется биологически оправданной. Как показали полевые наблюдения, и у макаков резусов, и у павианов именно самцы, а не самки, представляют собой наиболее активную часть групп, обеспечивающую в

большей степени исследовательскую активность, защиту от хищников и взаимодействие со средой [Чалян, Мейшвили, 2019].

Анализ возрастных различий в активности показывает, что развитие этого признака отражает видовую специфику онтогенеза животных. У макаков резусов трехлетние особи показывают большую активность по сравнению полуторагодовалыми животными, тогда как у павианов лишь по некоторым тестам можно увидеть незначительное преобладание полуторагодовалых особей [Аникаев, Чалян, Мейшвили, 2014, 2015, 2017; Anikaev, Chalyan, Meishvili, 2015, 2019]. То есть, у резусов с возрастом наблюдается заметный подъем уровня активности, который, при этом, не достигает уровня гамадрилов, активность которых выше, но с возрастом по ряду тестов имеет тенденцию к снижению. Кроме того, с возрастом активность увеличивается в большей степени у самок макаков и в меньшей степени у самцов, вследствие чего показатель активности у обоих полов выравнивается. Обнаруженные возрастные различия можно объяснить влияющими на психику и поведение физиологическими изменениями, которые происходят в организме испытуемых животных в период от полутора до трех лет, а именно, особенностями и сроками протекания пубертатного периода. Существование связанных с возрастом изменений в когнитивных способностях обезьян и людей было устанавливано в ряде исследований [Overman et al., 1996; Overman, 2004], хотя, к сожалению, большинство подобных работ обычно посвящено изучению более очевидных различий между молодыми и пожилыми особями [Kubo, Kato, Nakamura, 2006; Lacreuse et al., 1999, 2005; Moore et al., 2005]. Данные по возрастной физиологии указывают на то, что исследуемые нами возрастные категории тесно связаны с периодом полового созревания, которое у самцов гамадрилов завершается к 4 - 5 годам, у самок в 3 – 4 года, у самцов резусов завершается 3- 4 годам, у самок в 2,5 -3,5 года [Лапин и др., 1963; Sigg et al., 1982;]. Таким образом, исследуемые нами трехлетние самцы павианов гамадрилов и полуторагодовалые самцы, и самки макаков резусов в определенной степени находятся на границе начала пубертатного периода и характеризуются наименьшей активностью. В то же время более активные полуторагодовалые

самцы павианов еще не вступили в пубертат, а трехлетние самцы макаков, также, как и трехлетние самки гамадрилов попадают в верхние границы пубертатного периода. То есть, если допустить, что активность при решении задач действительно связана со сроками полового созревания, то начало пубертата наиболее негативно сказывается на активности исследуемых видов. Однако есть некоторые неувязки, нарушающие данное предположение, если старшие павианы демонстрировали свое нежелание выполнять задачу весьма сходным способом: просто сидя на месте и периодически меняя позу, то отказы от решения у некоторых резусов были связаны, либо с подавленностью, либо с агрессией, причем как у самцов, так и у самок.

При объяснении возрастных различий в активности макаков и павианов необходимо также учитывать различия в темпах их когнитивного развития, связанные с условиями и темпами протекания социального созревания. У матрилокальных макаков резусов взросление самцов связано с резким возрастанием предъявляемых к ним внешней средой требований. Полуторогодовалые самцы макаков резусов являются частью натальной группы и вместе с детенышами спокойно живут под защитой других членов группы и иерархического статуса своей матери. В 3-4-х летнем возрасте для них наступает очень сложный период жизни, в котором они, с высокой вероятностью, покидают натальную группу, после чего присоединяются либо к группе самцов холостяков, либо к другой семейной группе. Понятно, что на этом этапе возможность выживания и жизненного успеха в значительной степени зависит от их индивидуальных способностей справиться с встающими перед ними трудностями, связанными со сменой группы и социальной обстановки.

В отличие от макаков резусов, у патрилокальных павианов гамадрилов социальное развитие самцов происходит постепенно, в более медленном темпе и не связано с катастрофическими изменениями социальной среды. На протяжении всей жизни самцы остаются в предсказуемых условиях родной группы. Вплоть до 4-х летнего возраста, они входят в состав когорты подростков и находятся под защитой всего стада, обеспечивающего им эффективную защиту от возможных

опасностей. До 3-х лет 6 месяцев молодых самцов достаточно сложно отличить от самок по размерам тела и окраске. Ближе к 4-м годам у самцов начинается «взрывное» увеличение веса и размеров тела, появляются первые признаки характерной для взрослых самцов мантии. До достижения половой зрелости молодые самцы павианов гамадрилов не имеют никаких иерархических претензий и не отличаются в своем социальном статусе от других подростков и самок. Наиболее сложным этапом в жизни самцов павианов гамадрилов является период социального созревания, который начинается после достижения ими половой зрелости. В течение этого периода, который растягивается на 4-6 лет, самцы приобретают иерархический статус, соответствующий статусу взрослого самца, вместе с возможностью сформировать собственный гарем. При этом, успех каждого самца определяется не столько его собственными способностями и физической силой, но в значительной степени зависит от статуса отца и братьев.

Анализ успешности обезьян при выполнении разных тестов показал, что павианы гамадрилы демонстрируют выраженное превосходство над макаками резусами при выполнении практически всех тестов, независимо от характера тестов. Так, при выполнении наиболее простого теста - теста на мотивацию, все павианы, независимо от возраста и пола, показали стопроцентную успешность, тогда как у макаков резусов 100% успешности было продемонстрировано только животными, достигшими 3-х летнего возраста. Аналогичная закономерность обнаруживается при сравнении успешности павианов и макаков при выполнении другого простого теста – теста на «неисчезаемость», то есть, теста на понимание простых эмпирических законов природы. В целом решение этого и предыдущего теста во многом зависело от степени любопытства животных и поэтому успешность их выполнения была связана с выраженностью экспериментальной активности. Высокая экспериментальная активность павианов гамадрилов обеспечила им, в среднем, 92% успешности при выполнении теста на «неисчезаемость», которая практически не отличалась у животных разного возраста и пола. В отличие от павианов у макаков резусов при выполнении теста на «неисчезаемость» было зафиксировано только 35% успешности. Самые низкие

показатели – 20% успешности были зафиксированы у полуторагодовых животных.

Относительно второго теста из категории тестов на понимание простых эмпирических законов природы, а именно, теста на способность оперирования размерностью фигур, можно отметить сравнительно низкий уровень выполнения этой задачи и макаками, и павианами. Только 1 трехлетний самец макак резус и 7 самцов и самок павианов разного возраста справились с этим тестом, что соответствует 5% и 27%-ой средней успешности резусов и гамадрилов. Полученные результаты противоречат результатам Б. А. Дашевского [Дашевский, 1972], в эксперименте которого 100% обезьян (семь макаков резусов, один макак лапундер, один капуцин и одна зеленая мартышка) показывали верное решение, отказы от решения практически отсутствовали. Возможно, столь существенное отличие наших результатов от результатов Дашевского заключается в степени прирученности и экспериментальной опытности его животных. К сожалению, в большинстве публикуемых исследований данные о прирученности экспериментальных животных зачастую отсутствуют, что вызывает сложность в сопоставлении результатов. Тем не менее, очевидно, что в нашем исследовании, при выполнении этого теста экспериментально наивными обезьянами, павианы гамадрилы демонстрируют выраженное преимущество перед макаками резусами.

При решении двух «пространственных» тестов, то есть, тестов на способность установления путей достижения в пространстве приманки и определение взаимосвязи между предметами, все животные продемонстрировали сравнительно больший процент успешности, чем при решении задач со скрытой приманкой. Наличие видимой приманки, очевидно, является более мощной мотивацией, чем когнитивный образ этой приманки. Кроме того, в естественных условиях животные достаточно часто сталкиваются с необходимостью достижения пищи. Тем не менее, очевидны выраженные межвидовые и возрастные различия в способности решать подобного рода задачи [Аникаев, Чалян, Мейшвили, 2015; Anikaev, Chalyan, Meishvili, 2015]. Прежде всего, сохраняется преимущество в успешности павианов перед макаками, как при

решении теста на подтягивание приманки (соответственно, 58% и 15%), так и при решении теста «прозрачный экран» (соответственно, 58% и 30%). Кроме того, очевидна связанная с возрастом динамика в способности решать пространственные тесты. У макаков полуторагодовалые подростки демонстрировали более низкую успешность по сравнению с животными 3-х летнего возраста при решении обоих пространственных тестов. У павианов 1,5 годовалые подростки были менее успешны при выполнении теста «прозрачный экран», но не отличались от 3-х летних животных при выполнении теста «подтягивание приманки». Вероятной причиной обнаруженных различий в способности макаков и павианов разного возраста решать пространственные тесты, по-видимому, является возрастная динамика развития участков мозга, ответственных за пространственные способности. Подтверждением этому предположению является установленный факт, что «структура и функции фронтальных кортикальных участков мозга не развиваются полностью до достижения раннего взрослого возраста» [Weed, Bryant, Perry, 2008].

Следует отметить, что увеличение с возрастом способности успешно решать «пространственные» по своему характеру тесты, вполне биологически оправдано и у макаков резусов, и у павианов гамадрилов. Успешное выживание взрослых представителей большинства видов узконосых приматов в дикой природе, в значительной степени определяется их ловкостью и приоритетными способностями получить наиболее предпочитаемую для них пищу – плоды кустарников и деревьев, не всегда легко достигаемых. Самцы макаков резусов, в частности, в 3-4-х летнем возрасте в большинстве своем покидают группу своих родственников и дальнейшее их выживание целиком зависит от способности найти и достать пищу. Самки макаков резусов, становятся к этому возрасту репродуктивно активными, и добывание пищи беременными и кормящими самками также является основным условием их жизненного успеха.

У самцов павианов гамадрилов перипубертатного возраста потребность в решении задач, связанных с размещением пищи в пространстве, неизбежно резко увеличивается. Необходимость в повседневном успешном решении такого типа

задач обусловлена у молодых самцов тем, что этот этап их жизни характеризуется резким «взрывным» ростом и увеличением массы тела, и, следовательно, возрастанием пищевых потребностей. Представляется, что возможность добыть плоды деревьев – наиболее предпочитаемую для павианов гамадрилов и наиболее питательную составляющую естественного рациона, зависит не только от ловкости и умения лазить на деревья, но и именно от тех способностей, которые в экспериментальных условиях позволяют им успешно решать задачи на размещение приманки в пространстве. Между тем, у самцов, не достигших пубертатного возраста, которые, в основном, состоят вместе с подростками на периферии родительских гаремов, ведут менее самостоятельный образ жизни и не вступили еще в стадию «взрывного» роста, наличие такой способности не имеет принципиального значения.

При сравнении результатов павианов и макаков в ходе выполнения «пространственных» тестов, обнаруживается не только преимущество павианов в успешности, но и различия в стиле выполнения теста обезьянами разных видов. Так, при решении второго пространственного теста «подтягивание приманки за веревку» павианы гамадрилы начинали решение теста с подтягивания конца веревки, тогда как резусы дотягивались до максимально приближенной к приманке части веревки. Исходя из этого, нельзя с уверенностью утверждать, что макаки дифференцировали приманку и веревку, а не видели их как одно целое. Исследования павианов анубисов (*Papio anubis*) также показали, что обезьяны семейства мартышковых, даже при правильном решении данной задачи, не всегда в действительности улавливают причинно-следственные связи [Laidre, 2008]. Этот факт подтверждается также экспериментами на более высокоорганизованных приматах [Рогинский, 1948]. При этом, следует отметить, что способности к решению данного теста имеются не только у обезьян [Halsey, Bezerra, Souto, 2006; Laidre, 2008], но и у других животных [Bagotskaya, Smirnova, Zorina, 2012; Heinrich, Bugnyar, 2005; Irie-Sugimoto et al, 2008; Osthaus, Lea, Slater, 2005; Pepperberg, 2004; Pfuhl, 2012; Werdenich, Huber, 2006].

Одним из самых сложных и для павианов и, особенно, для макаков тестов оказался тест на способность принятия волевого сознательного решения «А not В» [Аникаев, Чалян, Мейшвили, 2014, 2015; Anikaev, Chalyan, Meishvili, 2015]. Средние показатели успешности по этому тесту составили для павианов и макаков, соответственно, 15% и 5%. Из 44 обследованных обезьян с этим тестом в нашем эксперименте успешно справились только 4 самки павианов гамадрилов и 1 самец резус. Можно предположить несколько причин столь малого процента животных, решивших тест. Первое это неспособность преодоления сформированного моторного навыка [Аникаев, Чалян, Мейшвили, 2016]. Данная версия находит подтверждение в работах некоторых исследователей. Так, например, изучение самоконтроля у саймири (*Saimiri sciureus*) показало наличие стойкого сформированного рефлекса даже спустя 8 месяцев [Anderson, Awazu, Fujita, 2004] Эксперименты по обучению манипулированию орудием, проводимые на павианах гамадрилах, при попытке применения навыка в новых условиях, завершались бессмысленными и нелепыми движениями [Дембовский, 1963; Рушкевич, 1960]. Весьма стойкую приверженность к ранее сформированным навыкам, по словам Н. Н. Ладыгиной-Котс [Ладыгина-Котс, 1959], проявляют шимпанзе. Вторая причина, по которой животные могли неверно решать задачу - отсутствие возможности увидеть то, где экспериментатор расположил приманку. Однако данный факт опровергает достаточно длительная демонстрация расположения корма, сопровождающаяся множественными манипуляциями экспериментатора. Кроме того, исследования показывают, что животным не всегда обязательно видеть, где расположена приманка, достаточно указать на нужный объект, и здесь речь идет не только о приматах [Burkart, Heschl, 2006; Byrnie, 2004; Neiworth et al., 2002; Peignot, Anderson, 1999; Vick, Anderson, 2000], но и дельфинах (*Tursiops truncatus*) [Pack, Herman, 2004; Tschudin et al., 2001], лошадях (*Equus caballus*) [Maros, Gácsi, Miklósi, 2008] и даже собаках (*Canis familiaris*) [Agnetta, Hare, Tomasello, 2000; Erdőhegyi et al., 2007]. Третья гипотетическая причина – это неспособность обезьян данных возрастных групп, их когнитивная незрелость к решению данного теста. В этом случае, подтвердить

или опровергнуть данное утверждение можно только с помощью дальнейших исследований. Следует также отметить, что наличие или отсутствие данной способности, у исследуемых павианов, достоверно не изменялось в онтогенезе в период с полутора до трех лет. Доказательством этого служат не только общие результаты по всем испытанным обезьянам, но и результаты двух самцов гамадрилов, которых нам удалось исследовать последовательно в возрасте 1,5 и 3-х лет. В возрасте 1,5 года оба павиана дали отрицательный результат, в возрасте 3х лет – один не решил тест, а второй отказался от его выполнения.

Тест «прозрачная трубка» оказался не решаемым ни для павианов, ни для макаков. И в данном случае между павианами и макаками не отмечалось никаких явных различий. Можно было бы предположить, что неспособность к выполнению данной задачи связана с дистанционной отстраненностью животных, однако решить тест им не удавалось и в том случае, когда трубка и шест были соединены, и оставалось только выполнить правильное действие. Интересным остается и тот факт, что животных в первую очередь интересовало «орудие», которое обследовалось в течение нескольких минут, и только потом предпринимались попытки извлечения приманки путем разламывания или разгрызания трубки, что также не приводило к положительному результату. Аналогичные исследования, проведенные на павианах анубисах и макаках яванских, дали схожие результаты [Laidre, 2008, Schmitt et al. 2012]. Решить подобные задачи различной степени сложности удавалось лишь шимпанзе (*Pan troglodytes*), горилле (*Gorilla gorilla*), орангутану (*Pongo abelii*) и капуцину (*Cebus apella*) [Ладыгина-Котс, 1959; Visalberghi, 1997; Völter, Call, 2012]. В связи с абсолютно отрицательным результатом, мы предполагаем либо полное исключение данной методики из сформированной батареи тестов, либо его модификацию и совершенствование с последующей апробацией.

Анализ связанных с возрастом и полом животных различий при решении всех тестов в целом, показывает, что среди подростков макаков резусов более высокий уровень способностей к решению большинства тестов наблюдается у самцов, среди подростков павианов гамадрилов – у самок. Также, как и в случае с

активностью, трехлетние резусы превосходят своих полуторагодовалых сородичей и по степени успешности, в то время как между павианами разных возрастов различия по большинству тестов, за исключением теста «прозрачный экран», практически отсутствуют. При этом с возрастом самки резусов демонстрируют более интенсивный рост способностей к выполнению большинства тестов, и в категории трехлетних практически выравниваются по степени способностей с самцами. У павианов разница между самцами и самками, также выравнивается, но в большей степени из-за ухудшения показателей трехлетних самок. Различия между видами в способностях к решению тестов особями разного пола и разного возраста, по-видимому, обусловлены видовой спецификой, различиями в их «когнитивном возрасте», который может быть связан со сроками полового и социального созревания. В частности, сравнение темпов и сроков социального созревания самцов макаков и павианов позволяет предположить существование различий в их «когнитивном возрасте». По сравнению с павианами, самцы макаков раньше достигают половой зрелости и раньше переходят к самостоятельному образу жизни, что требует более раннего когнитивного развития. Связанная с полом особей неравнозначность в решении тестов, может быть также обусловлена существующими различиями в социальных ролях самцов и самок, как у макаков резусов, так и у павианов гамадрилов [Аникаев, Чалян, Мейшвили, 2018; Anikaev, Chalyan, Meishvili, 2018]. Социальное созревание самок павианов гамадрилов значительно опережает по срокам социальное созревание самцов. С 2-3-х летнего возраста молодые самки являются объектом «ухаживаний» самцов холостяков, которые формируют с ними временные связи, так называемые, «первичные единицы». К четырехлетнему возрасту, к моменту полового созревания, самки обычно уже находятся в гаремах самцов, где оказываются в окружении других, чаще всего, неродственных самок. В этих условиях самки у павианов гамадрилов не могут рассчитывать на поддержку родственников. В итоге, вероятность жизненного успеха самок павианов зависит почти исключительно от их собственных физических и психических особенностей. Они находятся в конкуренции с

другими самками гарема за ресурсы среды и за внимание самца. Строгая иерархия требует от самок павианов гамадрилов необходимость непрерывно контролировать свое поведение. Особенно четко, это прослеживается на кормовой площадке, где в первую очередь пищу получает самец – лидер группы, затем самки, последовательно, в зависимости от ранга и качества отношений с самцом. Сложнее всех приходится низкоранговым животным, которым требуется значительный запас терпения и гибкости, чтобы противостоять соблазну взять корм раньше особи более высокого ранга. В отличие от самок павианов гамадрилов, самки макаков резусов в течение всей жизни находятся в окружении родственников, в значительной степени зависят от поддержки родственников, более того самки резусов испытывают меньшие трудности при борьбе за место в иерархии стада, чем самцы [Vandenberg, 1967].

В целом, очевидно, что при изучении уровня когнитивных способностей изучаемых животных получен достаточно конкретный результат, указывающий на сравнительное превосходство павианов гамадрилов над макаками резусами по успешности при выполнении разнонаправленных тестов, характеризующих спектр их психических свойств от «понимания простых эмпирических законов природы» до «принятия волевых сознательных решений». Во всех тестах, за исключением теста «прозрачная трубка», при выполнении которого и макаки, и павианы показали нулевой результат, павианы гамадрилы были более успешны, чем макаки резусы. Превосходство павианов гамадрилов над макаками резусами в уровне когнитивных способностей было также подтверждено в последующих исследованиях, для такого частного случая, как способность к обучению [Аникаев, Чалян, Мейшвили, 2020а, б; Anikaev, Chalyan, Meishvili, 2020].

Обнаруженные различия хорошо согласуются с различиями в величине коэффициентов энцефализации и цефализации, относительно более высокими у павианов гамадрилов по сравнению с макаками резусами. Кроме того, очевидно, что обнаруженные различия в когнитивных способностях этих двух видов приматов могут быть связаны с характером среды обитания, образом жизни и социальной организацией павианов и макаков. Представляется, что условием

выживания ведущих наземный образ жизни и живущих в условиях более сложной, разнообразной и менее предсказуемой среды обитания павианов гамадрилов являются не только физическая сила и способность к дальним переходам, но и, прежде всего, достаточно высокий уровень когнитивных способностей, позволяющий успешно запоминать расположение источников пищи и воды, места ночлега, решать задачи, связанные с использованием различных приемов для добывания пищи и защитой от хищников.

Немаловажное значение как фактор, определяющий более высокий уровень когнитивных способностей, имеет социальная среда, более сложная и менее предсказуемая у павианов, чем у макаков резусов. Для макаков резусов она для большей части особей в течение всей их жизни ограничена членами своей группы, численность которых обычно не превышает нескольких десятков родственных друг другу особей. У павианов гамадрилов численность особей в группах достигает нескольких сотен и мирное сосуществование в своих группах требует от каждого животного способности различать их и отличать от членов других групп, устанавливать с каждым членом своей группы определенные отношения, успешно сосуществовать и общаться с многочисленными неродственными членами своей группы. Предполагается, что «для успешного существования в группе животным необходимо обладать сообразительностью, осторожностью, способностью анализировать действия сородичей, предугадывать последствия их действий, запоминать членов группы» [Резникова, 2005]. Когнитивные способности представляют собой целый спектр важнейших психических характеристик, необходимых для формирования сложных социальных взаимодействий. Соответственно, чем сложнее группа, чем больше ее численность, тем выше должен быть уровень когнитивных способностей ее членов, в частности, то, что понимается под понятием социального интеллекта.

Таким образом, сравнительное исследование двух видов современных приматов, принадлежащих к одному семейству мартышковых обезьян – макаков резусов и павианов гамадрилов показывает, что ведущие наземный образ жизни и живущие большими стадами павианы гамадрилы обнаруживают более высокий

уровень экспериментальной активности и более высокий уровень когнитивных способностей, чем живущие относительно небольшими группами и ведущие преимущественно древесный образ жизни макаки резусы. Полученные результаты можно рассматривать как модель последствий очень важного для эволюции отряда приматов и происхождения человечества события - перехода ранних гоминин от древесного к наземному образу жизни. Представляется, что именно наземность и связанные с наземностью вызовы – ограниченность пищевых ресурсов, их разбросанность на большой территории, давление хищников явились, по-видимому, теми важнейшими факторами, которые определили эволюцию гоминин в направлении разумности. С этой точки зрения, полученные нами результаты, являются иллюстрацией преимуществ наземности как фактора способствующего эволюции в направлении разумности и согласуются, наилучшим образом, именно с «экологической» гипотезой о происхождении разумности, согласно которой переход к наземному образу жизни явился тем главным фактором, который привел, в итоге, к появлению на планете *Homo sapiens*. Следует учитывать также, что павианы гамадрилы демонстрируют и другой фактор, рассматривающийся исследователями в качестве движущей силы прогрессивной эволюции в направлении разумности – более сложную социальную среду, обусловленную как большими размерами групп, так и особенностями патрилинейной структуры. Исходя из этого, логично рассматривать эволюцию гоминин как результат взаимодействия двух факторов – изменения условий обитания в сочетании с усложнением социальной среды. Можно предположить, что усложнение социальности, в определенной степени, должно было явиться неизбежным следствием перехода к наземности, изменившего структуру сообществ, численность особей в группах, характер обмена особями и формы коммуникации вышедших из леса на открытые пространства приматов. Неизбежным условием выживания древних гоминин в открытых саваннах неизбежно должно было стать увеличение численности особей в группах, что, с одной стороны, обеспечило эффективность защиты от

хищников, а с другой, усложнило процесс коммуникации и потребовало развития социального интеллекта.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено сравнительное исследование экспериментальной активности и когнитивных способностей двух видов современных приматов – макаков резусов и павианов гамадрилов. Павианы гамадрилы продемонстрировали достоверно более высокие показатели экспериментальной активности, чем макаки резусы. Контраст в активности между видами, очевидно, связан с различным уровнем выраженности и характером исследовательского поведения обезьян этих видов, а также в разной степени способности к адаптации в новых условиях. В частности, он может являться следствием более низкой пластичности макаков резусов по отношению к стрессу, испытываемому в экспериментальных условиях.

Установлено также сравнительное превосходство павианов гамадрилов над макаками резусами по успешности при выполнении разнонаправленных тестов, характеризующих спектр их психических свойств от «понимания простых эмпирических законов природы» до «принятия волевых сознательных решений». Во всех тестах, за исключением теста «прозрачная трубка», при выполнении которого и макаки, и павианы показали нулевой результат, павианы гамадрилы были более успешны, чем макаки резусы.

Обнаруженные различия в когнитивных способностях этих двух видов приматов могут быть связаны с характером среды обитания, образом жизни и социальной организацией павианов и макаков. Ведущие наземный образ жизни и живущие в условиях более сложной экологической и социальной среды павианы гамадрилы обнаруживают более высокий уровень когнитивных способностей по сравнению с ведущими преимущественно древесный образ жизни и живущими в более предсказуемых социальных условиях макаками резусами. Полученные результаты можно рассматривать в качестве модели последствий перехода ранних гоминин от древесного к наземному образу жизни. Представляется, что именно наземность и связанное с наземностью усложнение социальной среды определили эволюцию гоминин в направлении разумности.

## ВЫВОДЫ

Павианы гамадрилы демонстрируют достоверно более высокий уровень экспериментальной активности, при решении когнитивных тестов, чем макаки резусы.

Уровень экспериментальной активности у павианов гамадрилов в меньшей степени, чем у макаков резусов, зависит от сложности теста и видимости подкрепления.

Для обоих видов выявлена достоверная зависимость между уровнем экспериментальной активности и способностью к решению когнитивных тестов.

Павианы гамадрилы, при решении когнитивных тестов, демонстрируют более высокую успешность, чем макаки резусы.

У макаков резусов по сравнению с павианами гамадрилами сильнее выражена половозрастная специфичность в уровне экспериментальной активности и способности решения когнитивных тестов.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аникаев, А.Е., Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Исследование развития общего интеллекта у макаков резусов. / А.Е.Аникаев, В.Г.Чалян, Н.В.Мейшвили. // Материалы 2-ой международной научной конференции «Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии.» Том.2. – Сочи- Адлер. РАМН, НИИ медицинской приматологии. - 2011. - С.268 – 275.
2. Аникаев, А.Е., Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Исследование способности к формированию навыка у павианов гамадрилов / А.Е.Аникаев, В.Г.Чалян, Н.В.Мейшвили. // Материалы 3-ей международной конференции «Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии». – 2016. – С. 107–115
3. Аникаев, А.Е., Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Сравнительное исследование когнитивных способностей павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) и макаков резусов (*Macaca mulatta*) при решении задач на манипулирование / А.Е.Аникаев, В.Г.Чалян, Н.В.Мейшвили. // Вестник Московского университета. – 2013. – № 4. – С. 93–102.
4. Аникаев, А.Е., Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Способность подростков павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) к решению модифицированной задачи Пиаже “А-not-В error”. / А.Е.Аникаев, В.Г.Чалян, Н.В.Мейшвили. // Российский Физиологический Журнал им.И.М.Сеченова 100 (4). - 2014. – № 4. - С. 394-406.
5. Аникаев, А.Е., Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Сравнительное исследование способности к сознательному выбору у макаков резусов (*Macaca mulatta*) и павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*). / А.Е.Аникаев, В.Г.Чалян, Н.В.Мейшвили. // Вестник МГУ. Серия XXIII. Антропология 4. - 2014. – С. 74-87.
6. Аникаев, А.Е., Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Исследование способностей павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*) к решению задач на предметную манипуляцию. / А.Е.Аникаев, В.Г.Чалян, Н.В.Мейшвили. // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины 159 (1). - 2015. – С. 95-98.

7. Аникаев, А.Е., Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Сравнительное исследование способности к решению задачи Пиаже “A not be B error” у макаков резусов (*Macaca mulatta*) и павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*). / А.Е.Аникаев, В.Г.Чалян, Н.В.Мейшвили. // ОТ ИСТОКОВ К СОВРЕМЕННОСТИ. 130 лет организации психологического общества при Московском университете. Сборник материалов юбилейной конференции: В 5 томах. - 2015. – Т.5. - С. 401-403.

8. Аникаев, А.Е., Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Исследование способности к формированию навыка у павианов гамадрилов. / А.Е.Аникаев, В.Г.Чалян, Н.В.Мейшвили. // Материалы Сочинской третьей международной научной конференции. «Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии». В 2-х томах. – 2016. - Т.2. - С. 208-215.

9. Аникаев, А. Е., Чалян, В. Г., Мейшвили, Н. В. Связь когнитивных способностей самцов павианов гамадрилов с возрастом и опосредованным с ним иерархическим статусом / А.Е.Аникаев, В.Г.Чалян, Н.В.Мейшвили. // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 165(4). - 2018. - С. 485-488.

10. Аникаев, А.Е., Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Сравнение когнитивных способностей неполовозрелых и молодых половозрелых самцов павианов гамадрилов. / А.Е.Аникаев, В.Г.Чалян, Н.В.Мейшвили. // Физиологический журнал им. И.М. Сеченова 103(6). - 2017. - С. 635-644.

11. Аникаев А.Е., Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Показатели экспериментальной активности в исследовании когнитивных способностей макаков резусов (*Macaca mulatta*) и павианов гамадрилов (*Papio hamadryas*)/ А.Е.Аникаев, В.Г.Чалян, Мейшвили Н.В. //Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. – 2019. – Т. 168. – №. 12. – С. 757-760.

12. Аникаев А.Е., Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Исследование обучения навыкам разной степени сложности у павианов гамадрилов (*Papio Hamadryas*) / А.Е.Аникаев, В.Г.Чалян, Мейшвили Н.В.//Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. – 2020. – Т. 70. – № 1. – С. 71-85

13. Аникаев А.Е., Чалян В.Г., Мейшвили Н.В., Аникаева Е.Н. Исследование зависимости между показателями обучения и поведенческими

характеристиками у половозрелых самцов макак-резусов (*Macaca mulatta*) / А.Е.Аникаев, В.Г.Чалян, Мейшвили Н.В. // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. – 2020. – Т. 170. – № 11. – С. 636-639.

14. Бандуровский К. В. Бессмертие души в философии Фомы Аквинского / К. В. Бандуровский. – М.: РГГУ. 2011.

15. Бериташвили, И.С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение / И.С.Бериташвили. – М.: Наука, 1974.

16. Беркли, Д. Трактат о принципах человеческого знания / Д.Беркли. – DirectMEDIA, 1978.

17. Бутовская, М.Л. Биосоциальные предпосылки социально-политической альтернативности / М.Л.Бутовская. // Цивилизационные модели политогенеза. – 2002.

18. Бутовская, М.Л. Эволюция человека и его социальной структуры / М.Л.Бутовская. // Природа. – 1998. – № 9. – С. 87–99.

19. Бутовская, М.Л., Файнберг, Л.А. У истоков человеческого общества: Поведенческие аспекты эволюции человека / М.Л.Бутовская, Л.А.Файнберг. М.: Наука, 1993.

20. Бэкон, Ф. / Ф.Бэкон. Сочинения. – Litres, 2015.

21. Бюффон, Ж. / Ж.Бюффон. Всеобщая и частная естественная история. – 2011.

22. Вагнер, В.А. Избранные труды: Сравнительная психология / В.А.Вагнер – М.: Изд-во Московского психолого-социального института, 1998.

23. Вацуро, Э.Г. Исследование высшей нервной деятельности антропоида (шимпанзе) / Э.Г.Вацуро. М.: Изд-во АМН СССР, 1948.

24. Вишняцкий, Л.Б. Человек в лабиринте эволюции / Л.Б.Вишняцкий – М.: Весь Мир, 2004.

25. Войтонис, Н.Ю. Предыстория интеллекта / Н.Ю.Войтонис. М.-Л.: Наука, 1949.

26. Войтонис, Н.Ю. Сравнительно-психологическое изучение памяти методом отсроченных реакций / Н.Ю.Войтонис. // Рефлексы, инстинкты, навыки. – 1936. – С. 195–212.
27. Гланц, С. Медико-биологическая статистика / С. Гланц //М.: Практика, 1999.
28. Дарвин, Ч. Выражение эмоций у человека и животных / Ч.Дарвин. СПб.: Питер, 2001.
29. Дарвин, Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / Ч.Дарвин. – 2-е изд., доп. – 2001.
30. Дашевский, Б.А. Решение обезьянами задач, требующих оперирования эмпирической размерностью фигур / Б.А.Дашевский. // ДАН СССР. – 1972. – Т. 204. – № 2. – С. 496–498.
31. Декарт, Р. Сочинения / Р.Декарт. – Litres, 2015.
32. Дембовский, Я. Психология животных / Я.Дембовский. М.: ИЛ., 1959.
33. Дембовский, Я. Психология обезьян / Я.Дембовский. М.: ИЛ., 1963.
34. Денисов, П.К. Анализаторная и синтетическая функция больших полушарий обезьян шимпанзе / П.К.Денисов. // Тр. XV Междунар. физиол. конгресса. – М., 1935.
35. Дерягина, М.А. Манипуляционная активность приматов / М.А.Дерягина. – М.: МГУ, 1986.
36. Елинек, Я. Большой иллюстрированный атлас первобытного человека / Я.Елинек. – Пер. Е. Фиштейна. – Прага: Артия, 1982.
37. Ждан, А.Н. История психологии: от античности до наших дней / А.Н.Ждан. – М., 1990. – С. 343–355.
38. Зорина, З.А., Полетаева, И.И. Элементарное мышление животных: Учебное пособие / З.А.Зорина, И.И.Полетаева. – М.: Аспект Пресс, 2002.
39. Зорина, З.А., Смирнова, А.А. История и методы экспериментального изучения мышления животных / З.А.Зорина, А.А.Смирнова. Современная экспериментальная психология. – М.: Институт психологии РАН, 2011. – С. 62–80.

40. Зорина, З.А., Смирнова, А.А. О чем рассказали «говорящие» обезьяны: Способны ли высшие животные оперировать символами? / З.А.Зорина, А.А.Смирнова. – М.: Языки славянских культур, 2006.
41. Кайгородов, Д.Н. Изохроны хода весеннего поступательного движения кукушки (*Cuculus canorus* L.), грача (*Trupanocorax flugilegus* L.) и белого аиста (*Ciconia alba* Briss.) по территории Европейской России / Д.Н.Кайгородов // Орнитологический вестник. – 1911. – №. 1. – С. 38–40.
42. Келер, В. Исследование интеллекта человекообразных обезьян. / В.Келер. – Пер. с нем. – М.: Издательство коммунистической академии, 1930.
43. Краткий психологический словарь / Под ред. А.В.Петровского, М.Г.Ярошевского. – М.: Политиздат, 1985.
44. Крушинский, Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности / Л.В.Крушинский. – М.: Изд-во МГУ, 1986.
45. Крушинский, Л.В. Избранные труды: В 2-х т. / Л.В.Крушинский. – М.: Наука, 1993.
46. Крушинский, Л.В. Есть ли разум у животных? / Л.В.Крушинский. // Природа. – 1968. – № 8. С. 2–15.
47. Кузнецова, Т.Г., Голубева, И.Ю., Рязанцева, Т.В. Сравнительная характеристика успешности выполнения и поведенческих реакций саморегуляции макаки, шимпанзе и детей 2–3 лет при выборе по образцу конкретных и абстрактных изображений / Т.Г.Кузнецова, И.Ю.Голубева, Т.В.Рязанцева. // Вестник психофизиологии. – 2012. – № 4. – С. 32–40.
48. Курантов А. П., Стяжкин Н. И. Оккам. / А. П. Курантов, Н. И. Стяжкин. – М.: Мысль, 1978.
49. Ладыгина-Котс, Н.Н. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян / Н.Н.Ладыгина-Котс. – М.: Наука, 1959.
50. Ладыгина-Котс, Н.Н. Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях / Н.Н.Ладыгина-Котс. – В 2-х т. – М.: Гос. Дарвиновский музей, 1935. 596 с.

51. Ладыгина-Котс, Н.Н. Исследование познавательных способностей шимпанзе / Н.Н.Ладыгина-Котс. – М.: Госиздат, 1923.
52. Ламарк, Ж.Б. Философия зоологии / Ж.Б.Ламарк. – М.-Л., 1937. – Т. 2.
53. Лапин, Б.А., Джикидзе, Э.К., Фридман, Э.П. Руководство по медицинской приматологии / Б.А.Лапин, Э.К.Джикидзе, Э.П.Фридман. – М.: Медицина, 1987.
54. Лапин, Б.А., Норкина, Л.Н., Черкович, Г.М., Яковлева, Л.А., Куксова, М.И., Алексеева, Л.В., Фуфачева, А.А., Старцев, В.Г. Обезьяна – объект медицинских и биологических экспериментов / Б.А.Лапин, Л.Н.Норкина, Г.М.Черкович, Л.А.Яковлева, М.И.Куксова, Л.В.Алексеева, А.А.Фуфачева, В.Г.Старцев. – Сухуми, 1963.
55. Линн, Р. Расовые различия в интеллекте. Эволюционный анализ / Р.Линн. – Пер. с англ. Д.О. Румянцева. – М.: Профит Стайл, 2010.
56. Локк, Д. Опыт о человеческом разумении / Д.Локк. – М.: DirectMEDIA, 1985.
57. Лучинин, А. История психологии / А.Лучинин – М: Экзамен, 2006.
58. Мак-Фарленд, Д. Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция / Д.Мак-Фарленд. – Пер. с англ. – М.: Мир, 1988. – С. 146.
59. Мейшвили, Н.В., Чалян, В.Г., Пачулия, И.Г., Рожкова, Я.Ю. К вопросу об использовании наблюдений индивидуально-содержащихся обезьян в качестве предиктора их поведения в социальных условиях среды / Н.В.Мейшвили, В.Г.Чалян, И.Г.Пачулия, Я.Ю.Рожкова. // Материалы 3-й междунар. конф. «Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии». – 2016.
60. Мензбир, М. Формы общественного строя у животных / М.Мензбир. – М.: Сабашниковы, 1922. – 62 с.
61. Меннинг, О. Поведение животных / О.Меннинг. – М.: Мир, 1982.
62. Меркулов, И.П. Когнитивные способности / И.П.Меркулов. – М.: Directmedia, 2013.
63. Моисеева, Л.А. О природе живого: зоопсихология и сравнительная психология / Л.А.Моисеева. – М.: Институт психоанализа, 2009.

64. Морозов, А.В. История психологии: учеб. пособие для вузов / А.В. Морозов. – М.: Акад. проект, 2005.
65. Новоселова, С.Л. Развитие интеллектуальной основы деятельности приматов / С.Л.Новоселова. – М.: Издательство Московского психолого-социального института, 2010.
66. Орбели, Л.А. Вопросы высшей нервной деятельности / Л.А.Орбели. – М.-Л.: АН СССР, 1949.
67. Протопопов, В.П. Исследование высшей нервной деятельности в естественном эксперименте / В.П.Протопопов. – Киев, 1950. – С. 193–200.
68. Пиаже, Ж. Избранные психологические труды / Ж.Пиаже. – М.: Просвещение, 1969.
69. Резникова, Ж.И. Интеллект и язык: Животные и человек в зеркале экспериментов / Ж.И.Резникова. – М.: Наука, 2000.
70. Резникова, Ж.И. Исследование орудийной деятельности как путь к интегральной оценке когнитивных возможностей животных / Ж.И.Резникова. // Журнал общей биологии. – 2005. – Т. 66. – № 6. С. 459–478.
71. Резникова, Ж.И. Интеллект и язык животных и человека. Основы когнитивной этологии / Ж.И.Резникова. – М.: Академкнига, 2005.
72. Рогинский, Г.З. Навыки и зачатки интеллектуальных действий у антропоидов (шимпанзе) / Г.З.Рогинский. – Л.: Наука, 1948. – 204 с.
73. Рогинский, Я.Я. Квадратический весовой указатель мозга / Я.Я.Рогинский. //Антропологический журнал. – 1933. – № 1. – С. 2.
74. Рулье, К.Ф. Избранные биологические произведения / К.Ф.Рулье. – М., 1954. – С. 317.
75. Рушкевич, Е. А. О двигательных навыках у низших обезьян / Е.А. Рушкевич //В сб.: Исследование высшей нервной деятельности в естественном эксперименте, Киев. – 1950. – Т. 121. С. 193–200.
76. Северцов, А.Н. Эволюция и психика / А.Н.Северцов. – М.: Издание М. и С. Сабашниковых, 1922.

77. Скворцов, К. И. Августин Иппонийский как психолог / К. И. Скворцов. Киев: Тип. Губ. правл. – 1870.
78. Ибн Сина (Авиценна). Избранные философские произведения / Ибн Сина (Авиценна). – М.: Наука, 1980.
79. Солсо, Р. Когнитивная психология: / Р.Солсо. – Пер. с англ. – СПб.: Издательский дом «Питер», 2011.
80. Тих, Н.А. Предыстория общества / Н.А.Тих. – М., 1970.
81. Толмен, Э. Когнитивные карты у крыс и у человека / Э.Толмен. // Хрестоматия по истории психологии [Под ред. П.Я. Гальперина и др.]. – М.: Изд-во Моск. ун-та., 1980. – С. 63–83.
82. Толмен, Э. Когнитивные карты у крыс и человека / Э.Толмен. // Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии. – М.: Росс. психол. общество, 1997. – С. 172–184.
83. Толмен, Э. Поведение как молярный феномен / Э.Толмен. // Хрестоматия по истории психологии [Под ред. П.Я. Гальперина и др.]. – М.: Изд-во Моск. ун-та., 1980. – С. 47–54.
84. Трухачева, Н. В. Математическая статистика в медико-биологических исследованиях с применением пакета Statistica. / Н.В. Трухачева. // – ГЭОТАР-Медиа, 2012.
85. Фабри, К.Э. Орудийные действия животных / К.Э.Фабри. –М.: Знание, 1980.
86. Фабри, К.Э. Основы зоопсихологии / К.Э.Фабри. – М.: Изд-во МГУ, 1976.
87. Филиппова, Г.Г. Зоопсихология и сравнительная психология / Г.Г.Филиппова. – М.: Academia, 2012. – С. 544.
88. Фирсов, Л.А. Довербальный язык обезьян / Л.А.Фирсов. // Журн. эвол. биохим. и физиол. – 1983. – Т. 19. – № 4. – С. 381–389.
89. Фирсов, Л.А. Память у антропоидов: Физиологический анализ / Л.А.Фирсов. – Л.: Наука, 1972.

90. Фирсов, Л.А. Поведение антропоидов в природных условиях / Л.А.Фирсов. – Л.: Наука, 1977. – 160 с.
91. Фоули, Р. Еще один неповторимый вид. Экологические аспекты эволюции человека / Р.Фоули. – М.: Мир, 1990.
92. Фридман, Э.П. Приматы: Современные полуобезьяны, обезьяны и человек / Э.П.Фридман. – М.: Наука, 1979.
93. Чалян, В.Г. Поведение и структура социальной организации павианов гамадрилов, свободноживущих в заказниках Черноморского побережья Кавказа. / Валерий Гургенович Чалян. – Дисс. д-ра биол. наук в виде научного доклада. – М.: 1997. – 60 с.
94. Чалян, В.Г., Мейшвили, Н.В. Демографические характеристики стада приматов как модель аналогичных образований у ранних гоминид / В.Г.Чалян, Н.В.Мейшвили. // Советская этнография. – 1989. – № 2. – С. 115–123.
95. Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Павианы гамадрилы в лесах Черноморского побережья Кавказа. – М.: Изд-во «ЯСК», 2019.
96. Черниговская, Т.В. Зеркальный мозг, концепты и язык: цена антропогенеза / Т.В.Черниговская. // Физиологический журнал им. И.М. Сеченова. – 2006. – Т. 92. – № 1. – С. 84–99.
97. Штодин, М. Материалы к вопросу о высшей нервной деятельности человекообразных обезьян (шимпанзе) / М.Штодин. // Тр. Ин-та эволюц. физиол. и патологии им. И.П. Павлова. – 1947. – Т. 11. – С. 171–183.
98. Юм, Д. Исследование о человеческом разумении / Д.Юм. – М.: Прогресс, 1995.
99. Agnetta, B., Hare, B., Tomasello, M. Cues to food location that domestic dogs (*Canis familiaris*) of different ages do and do not use / B.Agnetta, B.Hare, M.Tomasello. // *Animal cognition*. – 2000. – Т. 3. – N 2. – С. 107–112.
100. Alba, D.M. Cognitive inferences in fossil apes (Primates, Hominoidea): does encephalization reflect intelligence? / D.M.Alba. // *J. Anthropol. Sci.* – 2010. – Vol. 88. – P. 11–48.

101. Alexander, R.D. Evolution of the human psyche | R.D.Alexander. // Human Social Evolution: The Foundational Works of Richard D. Alexander. – 2013. – P. 244.
102. Altmann, S.A. A field study of the sociobiology of rhesus monkeys, macaca mulatta / S.A.Altmann. // Annals of the New York Academy of Sciences. – 1962. – Vol. 102. – N 2. – P. 338–435.
103. Altmann, S.A. Baboons, space, time, and energy / S.A.Altmann. //American Zoologist. – 1974. – Vol. 14. – N 1. – P. 221–248.
104. Anderson J.R. Chimpanzees and capuchin monkeys: comparative cognition / J.R.Anderson. // Reaching into thought: The minds of the great apes. – 1996. – P. 23–56.
105. Anderson, J.R. et al. A multi-task assessment of hand lateralization in capuchin monkeys (*Cebus apella*) / J.R.Anderson, C.Degiorgio, C.Lamarque, J.Fagot. // Primates. – 1996. – Vol. 37. – N 1. – P. 97–103.
106. Anderson, J.R., Awazu, S., Fujita, K. Squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) choose smaller food arrays: long-term retention, choice with nonpreferred food, and transposition / J.R.Anderson, S.Awazu, K.Fujita. // Journal of Comparative Psychology. – 2004. – Vol. 118. – N 1. – C. 58.
107. Anikaev, A.E., Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. The Ability of Adolescent Hamadryas Baboons (*Papio hamadryas*) to Solve a Modified Piaget A-Not – B Error Test. / A.E.Anikaev, V.G.Chalyan, N.V.Meishvili. // Neuroscience and Behavioral Physiology.– 2015. - T.45. - № 8 - - C. 957-963.
108. Anikaev, A.E., Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. Study of Hamadryas Baboons (*Papio hamadryas*) Ability to Solve Object Manipulation Thasks. / A.E.Anikaev, V.G.Chalyan, N.V.Meishvili. // Bulletin of Experimental Biology and Medicine. - 2015. - T.159. - № 1 – C. 95-98.
109. Anikaev, A.E., Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. Correlation of Cognitive Abilities of Male Hamadryas Baboon with Age and Hierarchical Status / A.E.Anikaev, V.G.Chalyan, N.V.Meishvili. //Bulletin of experimental biology and medicine. - 2018. - T.165. - № 4 - C. 490-492.

110. Anikaev, A.E., Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. Comparison of the Cognitive Capacities of Immature and Young Mature Male Hamadryas Baboons / A.E.Anikaev, V.G.Chalyan, N.V.Meishvili. //Neuroscience and Behavioral Physiology. - 2019. - T.49. - № 3 - - C. 299-305.

111. Anikaev A. E., Chalyan V. G., Meishvili N. V. Parameters of Experimental Activity in the Study of the Cognitive Abilities of Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*) and Baboons (*Papio hamadryas*) / A.E.Anikaev, V.G.Chalyan, N.V.Meishvili. //Bulletin of Experimental Biology and Medicine. - 2020. - T.168. - № 6 - C. 793 – 796.

112. Anikaev, A.E., Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. Studies of Learning Skills with Different Levels of Difficulty in Hamadryas Baboons (*Papio hamadryas*) / A.E.Anikaev, V.G.Chalyan, N.V.Meishvili //Neuroscience and Behavioral Physiology. – 2020. – T. 50. – №. 7. – C.881-891.

113. Bagotskaya, M.S., Smirnova, A.A., Zorina, Z.A. Corvidae Can Understand Logical Structure in Baited String-Pulling Tasks / M.S.Bagotskaya, A.A.Smirnova, Z.A.Zorina. // Neuroscience and Behavioral Physiology. – 2012. – Vol. 42. N 1. – P. 36–42.

114. Bailey, D.H., Geary, D.C. Hominid brain evolution / D.H.Bailey, D.C.Geary. // Human Nature. – 2009. – Vol. 20. – N 1. – P. 67–79.

115. Banerjee, K. et al. General intelligence in another primate: individual differences across cognitive task performance in a New World monkey (*Saguinus oedipus*) / K. Banerjee et al. // PLoS One. – 2009. – 4(6): e5883.

116. Barrett, L., Henzi, P., Dunbar, R. Primate cognition: from ‘what now?’ to ‘what if?’ / L.Barrett, P.Henzi, R.Dunbar. // Trends in cognitive sciences. – 2003. – Vol. 7. – N 11. – P. 494–497.

117. 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.Barth, J.Call. // Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes. – 2006. – Vol. 32. – N 3. – P. 239.

118. Barton, R.A., Neocortex size and behavioural ecology in primates / R.A.Barton. // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences.* – 1996. – Vol. 263. – N 1367. – P. 173–177.
119. Barton, R.A., Purvis, A., Harvey, P.H. Evolutionary radiation of visual and olfactory brain systems in primates, bats and insectivores / R.A.Barton, A.Purvis, P.H.Harvey. // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences.* – 1995. – Vol. 348. – N 1326. – P. 381–392.
120. Bartus, R.T., Dean, R.L., Fleming, D.L. Aging in the rhesus monkey: effects on visual discrimination learning and reversal learning / R.T.Bartus, R.L.Dean, D.L.Fleming // *Journal of Gerontology.* – 1979. – Vol. 34. – N 2. – P. 209–219.
121. Bartus, R.T., Fleming, D., Johnson, H.R. Aging in the rhesus monkey: debilitating effects on short-term memory / R.T.Bartus, D.Fleming, H.R.Johnson. // *Journal of Gerontology.* – 1978. – Vol. 33. – N 6. – P. 858–871.
122. Basile, B.M. et al. An assessment of memory awareness in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*) / B.M.Basile et al. // *Animal cognition.* – 2009. – Vol. 12. – N 1. – P. 169–180.
123. Beck, B.B. Tool use by captive pigtailed macaques / B.B.Beck. // *Primates.* – 1976. – Vol. 17. – N 3. – P. 301–310.
124. Beck, B.B. Cooperative tool use by captive hamadryas baboons / B.B.Beck. // *Science* – 1973. – Vol. 182. – N 4112. – P. 594–597 (a).
125. Beck, B.B. Observation learning of tool use by captive Guinea baboons (*Papio papio*) / B.B.Beck. // *American Journal of Physical Anthropology.* – 1973. – Vol. 38. – N 2. – P. 579–582 (6).
126. Beck, B.B. Tool use in captive hamadryas baboons / B.B.Beck. // *Primates.* – 1972. – Vol. 13. – N 3. – P. 277–295.
127. Behie, A.M., Pavelka, M.S.M., Chapman, C.A. Sources of variation in fecal cortisol levels in howler monkeys in Belize / A.M.Behie, M.S.M.Pavelka, C.A.Chapman. // *American Journal of Primatology.* – 2010. – Vol. 72. – N 7. – P. 600–606.

128. Benhamou, S., Poucet, B. Landmark use by navigating rats (*Rattus norvegicus*) contrasting geometric and featural information / S.Benhamou, B.Poucet. // *Journal of Comparative Psychology*. – 1998. – Vol. 112. – N 3. – P. 317.
129. Bennett B.T., Abee C.R., Henrickson R. (eds.) *Nonhuman primates in biomedical research: diseases* / B.T.Bennett, C.R.Abee, R.Henrickson. – Access Online via Elsevier, 1998.
130. Beran, M.J., et al. Rhesus macaques (*Macaca mulatta*) monitor uncertainty during numerosity judgments / M.J.Beran et al. // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. – 2006. – Vol. 32. – N 2. – P. 111.
131. Beran, M.J., Smith, J.D. Information seeking by rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) and capuchin monkeys (*Cebus apella*) / M.J.Beran, J.D.Smith. // *Cognition*. – 2011. – Vol. 120. – N 1. – P. 90–105.
132. Bernstein, I.S., Mason, W.A. Group formation by rhesus monkeys / I.S.Bernstein, W.A.Mason. // *Animal Behaviour*. – 1963. – Vol. 11. – N 1. – P. 28–31.
133. Bernstein, I.S., Mason, W.A. Activity patterns of rhesus monkeys in a social group / I.S.Bernstein, W.A.Mason. // *Animal Behaviour*. – 1963. – Vol. 11. – N 4. – P. 455–460.
134. Bicca-Marques, J.C., Garber, P.A. Use of spatial, visual, and olfactory information during foraging in wild nocturnal and diurnal anthropoids: a field experiment comparing *Aotus*, *Callicebus*, and *Saguinus* / J.C.Bicca-Marques, P.A.Garber. // *American Journal of Primatology*. – 2004. – Vol. 62. – N 3. – P. 171–187.
135. Boinski, S. Use of a club by a wild white - faced capuchin (*Cebus capucinus*) to attack a venomous snake (*Bothrops asper*) / S.Boinski. // *American Journal of Primatology*. – 1988. – Vol. 14. – N 2. – P. 177–179.
136. Bourgeois, J.P., Goldman-Rakic, P.S., Rakic, P. Synaptogenesis in the prefrontal cortex of rhesus monkeys / J.P.Bourgeois, P.S.Goldman-Rakic, P.Rakic. // *Cerebral Cortex*. – 1994. – Vol. 4. – N 1. – P. 78–96.

137. Bronikowski A.M. et al. The aging baboon: comparative demography in a non-human primate / A.M.Bronikowski et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2002. – Vol. 99. – N 14. – P. 9591–9595.
138. Buccafusco, J.J. Estimation of working memory in macaques for studying drugs for the treatment of cognitive disorders / J.J.Buccafusco // *J. Alzheimers Dis.* – 2008. – Vol. 15. – N 4. – P. 709–720.
139. Bugnyar, T., Huber, L. Push or pull: an experimental study on imitation in marmosets / T.Bugnyar, L.Huber. // *Animal Behaviour*. – 1997. – Vol. 54. – N 4. – P. 817–831.
140. Burkart, J., Heschl, A. Geometrical gaze following in common marmosets (*Callithrix jacchus*) / J.Burkart, A.Heschl. // *Journal of Comparative Psychology*. – 2006. – Vol. 120. – N 2. – P. 120.
141. Butler, R.A. Discrimination learning by rhesus monkeys to visual-exploration motivation / R.A.Butler // *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. – 1953. – Vol. 46. – N 2. – P. 95.
142. Butovskaya, M.L., Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. Reconciliation in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*): Testing the relationship quality hypothesis / M.L.Butovskaya, V.G.Chalyan, N.V.Meishvili. // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. – 2013. – Vol. 43. – N 4. – P. 492–496.
143. Byrne, R.W. Evolution of primate cognition / R.W.Byrne. // *Cognitive Science*. – 2000. – Vol. 24. – N 3. – P. 543–570.
144. Byrne R., Whiten A. Machiavellian intelligence: social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans / R.Byrne, A. Whiten. – Oxford science publications, 1989.
145. Byrnit, J.T. Nonenculturated orangutans' (*Pongo pygmaeus*) use of experimenter-given manual and facial cues in an object-choice task / J.T.Byrnit. // *Journal of Comparative Psychology*. – 2004. – Vol. 118. – N 3. – P. 309.
146. Call, J. Do apes know that they could be wrong? / J.Call. // *Animal cognition*. – 2010. – Vol. 13. – N 5. – P. 689–700.

147. Call, J. Inferences about the location of food in the great apes (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, and *Pongo pygmaeus*) / J.Call. // *Journal of Comparative Psychology*. – 2004. – Vol. 118. – N 2. – P. 232.
148. Call, J., Tomasello, M. Production and comprehension of referential pointing by orangutans (*Pongo pygmaeus*) / J.Call, M.Tomasello // *Journal of comparative psychology*. – 1994. – Vol. 108. – N 4. – P. 307.
149. Cantalupo, C. et al. Chimpanzees are right-handed when recording bouts of hand use / C.Cantalupo et al. // *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*. – 2005. – Vol. 10. – N 2. – P. 149–159.
150. Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. Hierarchical relationships in free-ranging hamadryas baboon males. Baltic / V.G.Chalyan, N.V.Meishvili.// *J. Lab. Anim. Sci.* – 2001. – Vol. 11. – P. 74–80.
151. Chalyan, V.G., Meishvili, N.V. Study of social structure in free-ranging hamadryas baboons / V.G.Chalyan, N.V.Meishvili. // *Anthropologie*. – 2003. – Vol. XLI. – N 1–2. – P. 25–30.
152. Chapman, C.A. et al. Do food availability, parasitism, and stress have synergistic effects on red colobus populations living in forest fragments? / C.A. Chapman et al. // *American Journal of Physical Anthropology*. – 2006. – Vol. 131. – N 4. – P. 525–534.
153. Cheng, K., Spetch, M.L. Mechanisms of landmark use in mammals and birds / K.Cheng, M.L.Spetch. – 1998.
154. Clutton-Brock T.H., Harvey P.H. Primate ecology and social organization / T.H.Clutton-Brock, P.H.Harvey. // *Journal of Zoology*. – 1977. – Vol. 183. – N 1. – P. 1–39.
155. Clutton-Brock T.H., Harvey P. Primates brain and ecology. // *J.Zool.* – 1980. – Vol.190. – P.309-323.
156. Comuzzie, A.G. et al. The baboon as a nonhuman primate model for the study of the genetics of obesity / A.G.Comuzzie et al. // *Obesity research*. – 2003. – Vol. 11. – N 1. – P. 75–80.

157. Connor, R.C. Dolphin social intelligence: complex alliance relationships in bottlenose dolphins and a consideration of selective environments for extreme brain size evolution in mammals / R.C.Connor. // *Philosophical Transactions of the Royal Society. B: Biological Sciences.* – 2007. – Vol. 362. – N 1480. – P. 587–602.
158. Cowan, E.A. An Experiment Testing the Ability of a Cat to Make Delayed Response and to Maintain a Given Response Toward a Varying Stimulus / E.A.Cowan. // *Journal of Comparative Psychology.* – 1923. – Vol. 3. – N 1. – P. 1.
159. Cox, L.A. et al. A second-generation genetic linkage map of the baboon (*Papio hamadryas*) genome / L.A.Cox et al. // *Genomics.* – 2006. – Vol. 88. – N 3. – P. 274–281.
160. Crook, J.H. Social organization and the environment: Aspects of contemporary social ethology / J.H. Crook // *Animal Behaviour.* – 1970. – Vol. 18. – P. 197–209.
161. Crusio, W.E., Schwegler, H., Lipp, H.P. Radial-maze performance and structural variation of the hippocampus in mice: a correlation with mossy fibre distribution / W.E.Crusio, H.Schwegler, H.P.Lipp. // *Brain research.* – 1987. – Vol. 425. – N 1. – P. 182–185.
162. Cummins-Sebree, S.E., Fragaszy, D.M. Choosing and using tools: capuchins (*Cebus apella*) use a different metric than tamarins (*Saguinus oedipus*) / Cummins- S.E.Sebree, D.M.Fragaszy. // *Journal of Comparative Psychology.* – 2005. – Vol. 119. – N 2. – P. 210.
163. Custance, D., Whiten, A., Fredman, T. Social learning of an artificial fruit task in capuchin monkeys (*Cebus apella*) / D.Custance, A.Whiten, T.Fredman. // *Journal of Comparative Psychology.* – 1999. – Vol. 113. – N 1. – P. 13.
164. De Blois, S.T., Novak, M.A., Bond, M. Object permanence in orangutans (*Pongo pygmaeus*) and squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) / S.T.De Blois, M.A.Novak, M.Bond. // *Journal of Comparative Psychology.* – 1998. – Vol. 112. – N 2. – P. 137.
165. Deaner, R.O. et al. Overall brain size, and not encephalization quotient, best predicts cognitive ability across non-human primates / R.O.Deaner et al. // *Brain, Behavior and Evolution.* – 2007. – Vol. 70. – N 2. – P. 115–124.

166. Deary, J. Intelligence as a very short introduction. // - 2001. – Oxford. – U.K. Oxford. – University Press.
167. Denham, W.W. Energy relations and some basic properties of primate social organization / W.W.Denham. // *American Anthropologist*. – 1971. – Vol. 73. – N 1. – P. 77–95.
168. Diamond, A. The Development and Neural Bases of Memory Functions as Indexed by the AB and Delayed Response Tasks in Human Infants and Infant Monkeys / A.Diamond. // *Annals of the New York Academy of Sciences*. – 1990. – Vol. 608. – N 1. – P. 267–317.
169. Diamond, A., Goldman-Rakic, P.S. Comparison of human infants and rhesus monkeys on Piaget's AB task: evidence for dependence on dorsolateral prefrontal cortex / A.Diamond, P.S.Goldman-Rakic. // *Experimental Brain Research*. – 1989. – Vol. 74. – N 1. – P. 24–40.
170. Diamond, A., Zola-Morgan, S., Squire, L.R. Successful performance by monkeys with lesions of the hippocampal formation on AB and object retrieval, two tasks that mark developmental changes in human infants / A.Diamond, S.Zola-Morgan, L.R.Squire. // *Behavioral neuroscience*. – 1989. – Vol. 103. – N 3. – P. 526.
171. D'Mello, G.D., Steckler, T. Animal models in cognitive behavioural pharmacology: an overview / G.D.D'Mello, T.Steckler. // *Cognitive brain research*. – 1996. – Vol. 3. – N 3. – P. 345–352.
172. Ducoing, A.M., Thierry, B. Tool-use learning in Tonkean macaques (*Macaca tonkeana*) / A.M.Ducoing, B.Thierry. // *Animal cognition*. – 2005. – Vol. 8. – N 2. – P. 103–113.
173. Dunbar R.I.M. The social brain hypothesis. // *Evol. Anthropol.* – 1998. – Vol. 6. – P. 178-190.
174. Dunbar, R.I.M., Bever, J. Neocortex size predicts group size in carnivores and some insectivores / R.I.M.Dunbar, J.Bever. // *Ethology*. – 1998. – Vol. 104. – N 8. – P. 695–708.
175. Dunbar, R.I.M., Shultz, S. Evolution in the social brain / R.I.M.Dunbar, S.Shultz. // *Science*. – 2007. – Vol. 317. – N 5843. – P. 1344–1347.

176. Dunbar, R.I.M., Shultz, S. Why are there so many explanations for primate brain evolution. // *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* – 2017. – 372. – 1727.
177. Dunn, J.C. et al. Travel time predicts fecal glucocorticoid levels in free-ranging howlers (*Alouatta palliata*)/ J.C.Dunn // *International Journal of Primatology.* – 2013. – Vol. 34. – N 2. – P. 246–259.
178. Eisenberg, J.F., Muckenhirn, N.A., Rundran, R. The relation between ecology a social structure in / J.F.Eisenberg, N.A.Muckenhirn, R.Rundran. // *Science.* – 1972. – Vol. 176. – N 4037. – P. 863–874.
179. Elsworth J.D., Groman S.M., Jentsch J.D., Leranthe C., Redmond De.Jt, Kim J.D., Diano S., Roth R.H. Primate phencyclidine model of schizophrenia: sex-specific effects of cognition, brain derived neurotrophic factor, spine synapses, and dopamine turnover in prefrontal cortex. // *Int.J.of Neuropsychopharmacology.* – 2015. – Vol. 18. – N 6. – P. 1-10.
180. Erdőhegyi, Á. et al. Dog-logic: inferential reasoning in a two-way choice task and its restricted use/ Á.Erdőhegyi. // *Animal Behaviour.* – 2007. – Vol. 74. – N 4. – P. 725–737.
181. Fagot, J., Drea, C.M., Wallen, K. Asymmetrical hand use in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in tactually and visually regulated tasks/ J.Fagot, C.M.Drea, K.Wallen. // *Journal of Comparative Psychology.* – 1991. – Vol. 105. – N 3. – P. 260.
182. Fehrer, E. Latent learning in the sophisticated rat/ E.Fehrer. // *Journal of Experimental Psychology.* – 1951. – Vol. 42. – N 6. – P. 409.
183. Flinn, M.V., Geary, D.C., Ward, C.V. Ecological dominance, social competition, and coalitionary arms races: Why humans evolved extraordinary intelligence/ M.V.Flinn, D.C.Geary, C.V. Ward. // *Evolution and Human Behavior.* – 2005. – Vol. 26. – N 1. – P. 10-46.
184. Fragaszy, D. et al. Wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) use anvils and stone pounding tools/ D.Fragaszy. // *American Journal of Primatology.* – 2004. – Vol. 64. – N 4. – P. 359-366.
185. Fragaszy, D.M., Visalberghi, E. Social influences on the acquisition of tool-using behaviors in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*)/ D.M.Fragaszy,

E.Visalberghi. //Journal of Comparative Psychology. – 1989. – Vol. 103. – N 2. – P. 159.,

186. Frick, K.M. et al. Age-related spatial reference and working memory deficits assessed in the water maze/ K.M.Frick. //Neurobiology of aging. – 1995. – Vol. 16. – N 2. – P. 149-160.

187. Fujita, K. Metamemory in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*)/ K.Fujita. //Animal cognition. – 2009. – Vol. 12. – N 4. – P. 575-585.

188. Fujita, K., Kuroshima, H., Asai, S. How do tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*) understand causality involved in tool use? / K.Fujita, H.Kuroshima, S.Asai. //Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes. – 2003. – Vol. 29. – N 3. – P. 233.

189. Gallup, G.G. Absence of self - recognition in a monkey (*Macaca fascicularis*) following prolonged exposure to a mirror / G.G.Gallup. // Developmental psychobiology. – 1977. – Vol. 10. – N 3. – P. 281–284.

190. Gallup, G. G. Chimpanzees: self-recognition / G.G.Gallup. // Science. – 1970. – T. 167. – №. 3914. – P. 86-87.

191. Gallup, G. G. Self-awareness and the emergence of mind in primates / G.G.Gallup. // American Journal of Primatology. – 1982. – T. 2. – №. 3. – P. 237-248.

192. Garber, P.A., Paciulli, L.M. Experimental field study of spatial memory and learning in wild capuchin monkeys (*Cebus capucinus*)/ P.A.Garber, L.M.Paciulli. //Folia Primatologica. – 1997. – Vol. 68. – N 3-5. – P. 236-253.

193. Gardner, B.T., Gardner, R.A. Signs of intelligence in cross-fostered chimpanzees/ B.T.Gardner, R.A.Gardner. // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences. – 1985. – Vol. 308. – N 1135. – P. 159-176.

194. Gillan, D. J. Reasoning in the chimpanzee: II. Transitive inference / D.J.Gillan // Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes. – 1981. – T. 7. – №. 2. – P. 150-164.

195. Gillan, D.J., Premack, D., Woodruff, G. Reasoning in the chimpanzee: I. Analogical reasoning/ D.J.Gillan, D.Premack, G.Woodruff. //! Exptl. Psychol. Animal. Behav. Processes. 1981. – Vol. 7. No. 1. P. 1-17.

196. Girndt, A., Meier, T., Call, J. Task constraints mask great apes' ability to solve the trap-table task/ A.Girndt, T.Meier, J.Call. //Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes. – 2008. – Vol. 34. – N 1. – P. 54.
197. Griffin, D.R. Animal Thinking/ D.R.Griffin. //Cambridge: Harvard Univ. Press, 1984.
198. Gruber, H. E., Vonèche, J. J. (ed.). The essential Piaget. / H.E.Gruber, J.J.Vonèche – London : Routledge & Kegan Paul, 1977.
199. Halliday, M. S. Effect of previous exploratory activity on the exploration of a simple maze / M.S.Halliday // Nature. – 1966. – T. 209. – №. 5021. – P. 432-433.
200. Halsey, L.G., Bezerra, B.M., Souto, A.S. Can wild common marmosets (*Callithrix jacchus*) solve the parallel strings task?/ L.G.Halsey, B.M.Bezerra, A.S.Souto. //Animal cognition. – 2006. – Vol. 9. – N 3. – P. 229-233.
201. Hampton, R.R., Hampstead, B.M. Spontaneous behavior of a rhesus monkey (*Macaca mulatta*) during memory tests suggests memory awareness/ R.R.Hampton, B.M.Hampstead. //Behavioural processes. – 2006. – Vol. 72. – N 2. – P. 184-189.,
202. Hampton, R.R., Hampstead, B.M., Murray, E.A. Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) demonstrate robust memory for what and where, but not when, in an open-field test of memory/ R.R.Hampton, B.M.Hampstead, E.A.Murray. //Learning and Motivation. – 2005. – Vol. 36. – N 2. – P. 245-259.
203. Hampton, R.R., Zivin, A., Murray, E.A. Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) discriminate between knowing and not knowing and collect information as needed before acting/ R.R.Hampton, A.Zivin, E.A.Murray. //Animal cognition. – 2004. – Vol. 7. – N 4. – P. 239-246.
204. Hanus, D. et al. Comparing the performances of apes (*Gorilla gorilla*, *Pan troglodytes*, *Pongo pygmaeus*) and human children (*Homo sapiens*) in the floating peanut task/ D.Hanus. //PloS one. – 2011. – Vol. 6. – N 6. – P. e19555.
205. Hare, B., Call, J., Tomasello, M. Do chimpanzees know what conspecifics know?/ B.Hare, J.Call, M.Tomasello. //Animal Behaviour. – 2001. – Vol. 61. – N 1. – P. 139-151.

206. Harlow, H.F. Analysis of discrimination learning by monkeys/ H.F.Harlow. //Journal of Experimental Psychology. – 1950. – Vol. 40. – N 1. – P. 26
207. Harlow, H.F. The development of learning in the rhesus monkey/ H.F.Harlow. //American Scientist. – 1959.
208. Harlow, H.F. The formation of learning sets/ H.F.Harlow. //Psychological review. – 1949. – Vol. 56. – N 1. – P. 51.
209. Harlow, H.F., McClearn, G.E. Object discrimination learned by monkeys on the basis of manipulation motives/ H.F.Harlow, G.E.McClearn. //Journal of Comparative and Physiological Psychology. – 1954. – Vol. 47. – N 1. – P. 73.
210. Harrison, K.E., Byrne, R.W. Hand preferences in unimanual and bimanual feeding by wild vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops*)/ K.E.Harrison, R.W.Byrne. //Journal of Comparative Psychology. – 2000. – Vol. 114. – N 1. – P. 13., Brooker, R.J. et al. Hand usage in a colony of bonnett monkeys, *Macaca radiata*/ R.J.Brooker. //Behavior Genetics. – 1981. – Vol. 11. – N 1. – P. 49-56.
211. Haun, D.B.M., Nawroth, C., Call, J. Great apes' risk-taking strategies in a decision making task / D.B.M.Haun, C.Nawroth, J.Call. // PLoS One. – 2011. – Vol. 6. – N 12. – P. e28801.
212. Hayes, K., Hayes, C. The intellectual development of a home-raised chimpanzee / K.Hayes, C.Hayes. // Proc. Am. Phil. Soc. –1951. – Vol. 95. – P. 105–109.
213. Heinrich, B., Bugnyar, T. Testing Problem Solving in Ravens: String-Pulling to Reach Food / B.Heinrich, T.Bugnyar. // Ethology. – 2005. – Vol. 111. –N 10. – P. 962–976.
214. Herndon, J.G. et al. Patterns of cognitive decline in aged rhesus monkeys / J.G.Herndon et al. // Behavioural brain research. – 1997. – Vol. 87. – N 1. – P. 25–34.
215. Herrmann, E. et al. Humans have evolved specialized skills of social cognition: The cultural intelligence hypothesis / E.Herrmann. // science. – 2007. – Vol. 317. – N 5843. – P. 1360-1366.
216. Herrmann, E., Wobber, V., Call, J. Great apes'(Pan troglodytes, Pan paniscus, Gorilla gorilla, Pongo pygmaeus) understanding of tool functional properties

after limited experience / E.Herrmann, V.Wobber, J.Call. // *Journal of Comparative Psychology*. – 2008. – Vol. 122. – N 2. – P. 220.

217. Hihara, S. et al. Rapid learning of sequential tool use by macaque monkeys / Hihara, S. // *Physiology & Behavior*. – 2003. – Vol. 78. – N 3. – P. 427-434.

218. Hopkins, W.D. et al. Behavioral asymmetries of psychomotor performance in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*): A dissociation between hand preference and skill / W.D.Hopkins. // *Journal of Comparative Psychology*. – 1992. – Vol. 106. – N 4. – P. 392.

219. Hopkins, W.D. et al. Chimpanzees (*Pan troglodytes*) are predominantly right-handed: replication in three populations of apes / W.D.Hopkins. // *Behavioral neuroscience*. – 2004. – Vol. 118. – N 3. – P. 659.

220. Hopkins, W.D. et al. Comparative assessment of handedness for a coordinated bimanual task in chimpanzees (*Pan troglodytes*), gorillas (*Gorilla gorilla*) and orangutans (*Pongo pygmaeus*) / W.D.Hopkins. // *Journal of Comparative Psychology*. – 2003. – Vol. 117. – N 3. – P. 302.

221. Hopkins, W. D. et al. The use of bouts and frequencies in the evaluation of hand preferences for a coordinated bimanual task in chimpanzees (*Pan troglodytes*): an empirical study comparing two different indices of laterality / W.D.Hopkins. // *Journal of Comparative Psychology*. – 2001. – Vol. 115. – N 3. – P. 294.

222. Hopkins, W.D., de Waal, F.B.M. Behavioral laterality in captive bonobos (*Pan paniscus*): Replication and extension / W.D.Hopkins, F.B.M.de Waal. // *International Journal of Primatology*. – 1995. – Vol. 16. – N 2. – P. 261–276.

223. Hopkins, W.D., Washburn, D.A., Rumbaugh, D.M. Note on hand use in the manipulation of joysticks by rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) and chimpanzees (*Pan troglodytes*) / W.D.Hopkins, D.A.Washburn, D.M.Rumbaugh. // *Journal of Comparative Psychology*. – 1989. – Vol. 103. – N 1. – P. 91.

224. Hörster, W., Ettliger, G. An association between hand preference and tactile discrimination performance in the rhesus monkey / W.Hörster, G.Ettliger. // *Neuropsychologia*. – 1985. – Vol. 23. – N 3. – P. 411–413.

225. Humphrey, N.K. The social function of intellect / N.K.Humphrey. // *Growing points in ethology*. – 1976. – P. 303–317.
226. Hunter, W.S. The delayed reaction in a child / W.S.Hunter. // *Psychological Review*. – 1917. – Vol. 24. – N 1. – P. 74
227. Hunter, W.S. The delayed reaction in animals and children / W.S.Hunter. // *Animal Behavior Monographs*. – 1913.
228. Hunter, W.S. The Delayed Reaction in Animals and Children Behavior / W.S.Hunter. // *Comp. Psych. Monog.* – 1913. – Vol. 2. – N 6. – P. 86.
229. Hunter, W.S. The Delayed Reaction Tested by the Direct Method: a Correction / W.S.Hunter. // *Psych. Bull.* – 1929. – Vol. 26. – N 7, July. – P. 546–548.
230. Ichihara, K., Nabeshima, T., Kameyama, T. Dopaminergic agonists impair latent learning in mice: possible modulation by noradrenergic function / K.Ichihara, T.Nabeshima, T.Kameyama. // *Journal of Pharmacology and Experimental Therapeutics*. – 1993. – Vol. 264. – N 1. – P. 122–128.
231. Irie-Sugimoto, N. et al. Evidence of means–end behavior in Asian elephants (*Elephas maximus*) / N.Irie-Sugimoto. // *Animal cognition*. – 2008. – Vol. 11. – N 2. – P. 359–365.
232. Ishibashi, H., Hihara, S., Iriki, A. Acquisition and development of monkey tool-use: behavioral and kinematic analyses / H.Ishibashi, S.Hihara, A.Iriki. // *Canadian journal of physiology and pharmacology*. – 2000. – Vol. 78. – N 11. – P. 958–966.
233. Janson, C.H. Experimental evidence for spatial memory in foraging wild capuchin monkeys, *Cebus apella* / C.H.Janson. // *Animal Behaviour*. – 1998. – Vol. 55. – N 5. – P. 1229–1243.
234. Jensvold, M.L.A., Gardner, R.A. Interactive use of sign language by cross-fostered chimpanzees (*Pan troglodytes*) / M.L.A.Jensvold, R.A.Gardner. // *Journal of Comparative Psychology*. – 2000. – Vol. 114. – N 4. – P. 335.
235. Jerison, H. *Evolution of the Brain and Intelligence*. / H.Jerison. // – Elsevier, 2012.
236. Johnsen, D.O., Johnson, D.K., Whitney, Jr.R.A. History of the use of nonhuman primates in biomedical research / D.O.Johnsen, D.K.Johnson,

Jr.R.A.Whitney. // *Nonhuman Primates in Biomedical Research (Second Edition)*. – 2012. – P. 1–33.

237. Kangas B.D., Leonard MZ., Shukba VG., Alapafuja SO., Nikas SP., Makriyannis A., Bergman J. Comparison of 9-Tetrahydrocannabinol and Anandamide on a Battery of Cognition – Related Behavior in Nonhuman Primates. // *The Journal of Pharmacology and Experimental Theurapeutics*. – 2016. – Vol. 357. – N. 1. – P. 125-133.

238. Kellog, W.N., Kellog, L.A. *The ape and the child* / W.N.Kellog, L.A.Kellog. // N.-Y.: McGraw-Hill. 1933.

239. King, J.E. Laterality in hand preferences and reaching accuracy of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) / J.E.King. // *Journal of Comparative Psychology*. – 1995. – Vol. 109. – N 1. – P. 34.

240. Kirkwood, J.K., Hubrecht, R. Animal consciousness, cognition and welfare. / J.K.Kirkwood, R.Hubrecht. // *Animal Welfare*. – 2001. – Vol. 10. –N 1. – P. 5–17.

241. Kubo, N., Kato, A., Nakamura, K. Deterioration of planning ability with age in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) / N.Kubo, A.Kato, K.Nakamura. // *Journal of Comparative Psychology*. – 2006. – Vol. 120. – N 4. – P. 449.

242. Kudo, H., Dunbar, R.I.M. Neocortex size and social network size in primates / H.Kudo, R.I.M.Dunbar. // *Animal Behaviour*. – 2001. – Vol. 62. – N 4. – P. 711–722.

243. Kummer H. et al. Differences in social behavior between Ethiopian and Arabian hamadryas baboons / H.Kummer // *Folia Primatologica*. – 1985. – T. 45. – №. 1. – C. 1-8.

244. Kummer, H. Social knowledge in free-ranging primates / H.Kummer. // *Animal mind—human mind*. – Springer Berlin Heidelberg, 1982. – P. 113–130.

245. Kummer H. Social organization of hamadryas baboons. / H.Kummer. – Chicago : University of Chicago Press, 1968.

246. Kummer, H., Kurt, F. A comparison of social behavior in captive and wild hamadryas baboons. / H.Kummer, F.Kurt. // The baboon in medical research. – Vol. 1: 65-80. 1965.
247. Labadze, I.D., Gogoberidze, M.M., Khananashvili, M.M. Effects of partial intraspecies deprivation of rats on short-term image memory / I.D.Labadze, M.M.Gogoberidze, M.M.Khananashvili. // Neuroscience and behavioral physiology. – 2006. – Vol. 36. – N 5. – P. 449–451.
248. Lacreuse, A. Effects of ovarian hormones on cognitive function in nonhuman primates / A.Lacreuse // Neuroscience. – 2006. – Vol. 138. – N 3. – P. 859–867.
249. Lacreuse, A. et al. Sex, age, and training modulate spatial memory in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*) / A.Lacreuse // Behavioral Neuroscience. – 2005. – Vol. 119. – N 1. – P. 118.
250. Lacreuse, A. et al. Spatial cognition in rhesus monkeys: male superiority declines with age / A.Lacreuse // Hormones and Behavior. – 1999. – Vol. 36. – N 1. – P. 70–76.
251. Lacreuse, A., Herndon, J.G., Moss, M.B. Cognitive function in aged ovariectomized female rhesus monkeys / A.Lacreuse, J.G.Herndon, M.B.Moss. // Behavioral neuroscience. – 2000. – Vol. 114. – N 3. – P. 506.
252. Lacreuse, A., Wilson, M.E., Herndon, J.G. Estradiol, but not raloxifene, improves aspects of spatial working memory in aged ovariectomized rhesus monkeys / A.Lacreuse, M.E.Wilson, J.G.Herndon. // Neurobiology of aging. – 2002. – Vol. 23. – N 4. – P. 589–600.
253. Lai, Z.C. et al. Executive system dysfunction in the aged monkey: spatial and object reversal learning / Z.C.Lai. // Neurobiology of aging. – 1995. – T. 16. – N 6. – P. 947–954.
254. Laidre M. E. Spontaneous performance of wild baboons on three novel food-access puzzles / M.E. Laidre // Animal cognition. – 2008. – T. 11. – №. 2. – P. 223-230.

255. Lambe, E.K., Krimer, L.S., Goldman-Rakic, P.S. Differential postnatal development of catecholamine and serotonin inputs to identified neurons in prefrontal cortex of rhesus monkey / E.K.Lambe, L.S.Krimer, P.S.Goldman-Rakic. // *The Journal of Neuroscience*. – 2000. – T. 20. – N 23. – P. 8780-8787.

256. Lashley, K.S. Basic neural mechanisms in behavior / K.S.Lashley. // *Psychological Review*. – 1930. – Vol. 37. – N 1. – P. 1.

257. Lashley, K.S. Brain mechanisms and intelligence: A quantitative study of injuries to the brain. / K.S.Lashley. – Chicago, IL, US: University of Chicago Press, 1929.

258. Lashley, K.S. Experimental analysis of instinctive behavior / K.S.Lashley. // *Psychological Review*. – 1938. – T. 45. – N 6. – P. 445.

259. Ledbetter, D.H., Basen, J.A. Failure to demonstrate self - recognition in gorillas. / D.H.Ledbetter, J.Basen. // *A American Journal of Primatology*. – 1982. – T. 2. – N 3. –P. 307–310.

260. Lehmann, J., Dunbar, R.I.M. Network cohesion, group size and neocortex size in female-bonded Old World primates / J.Lehmann, R.I.M.Dunbar. // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2009. – T. 276. – N 1677. – P. 4417–4422.

261. Linnaeus C. *Systema naturae per regna tria naturae: 1 Regnum animale* / C. Linnaeus // *Editio decima, reformata*. Author, Stockholm. – 1758.

262. Lovejoy C. O. The origin of man / C.O. Lovejoy // *Science*. – 1981. – T. 211. – №. 4480. – C. 341-350.

263. Maaswinkel, H., Whishaw, I.Q. Homing with locale, taxon, and dead reckoning strategies by foraging rats: sensory hierarchy in spatial navigation / H.Maaswinkel, I.Q.Whishaw. // *Behavioural brain research*. – 1999. – Vol. 99. – N 2. – P. 143–152.

264. Maier, N.R.F., Schneirla, T.C. *Principles of animal psychology*./ N.R.F.Maier, T.C.Schneirla. – London: McGraw-Hill Book, 1935.

265. Manrique, H.M., Gross, A.N.M., Call, J. Great apes select tools on the basis of their rigidity / H.M.Manrique, A.N.M.Gross, J.Call. // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. – 2010. – T. 36. – N 4. – P. 409.

266. Maros, K., Gácsi, M., Miklósi, Á. Comprehension of human pointing gestures in horses (*Equus caballus*) / K.Maros, M.Gácsi, Á.Miklósi, // *Animal cognition*. – 2008. – T. 11. – N 3. – P. 457–466.

267. Marsh, H.L., MacDonald, S.E. Orangutans (*Pongo abelii*)“play the odds”: Information-seeking strategies in relation to cost, risk, and benefit / H.L.Marsh, S.E.MacDonald. // *Journal of Comparative Psychology*. – 2012. – Vol. 126. – N 3. – P. 263.

268. Marsh H.L., Vining A.Q., Levendoski E.K., Judge P.G. Inference by exclusion in lion-tailed macaques, a hamadryas baboon, capuchins and squirrel monkeys. // *J.of Compar. Psychol.* – 2015. – Vol.129. – N 3. – P. 256-267.

269. Martínez-Mota, R. et al. Effects of forest fragmentation on the physiological stress response of black howler monkeys / R.Martínez-Mota. // *Animal Conservation*. – 2007. – Vol. 10. – N 3. – P. 374–379.

270. Martin-Ordas, G., Call, J., Colmenares, F. Tubes, tables and traps: great apes solve two functionally equivalent trap tasks but show no evidence of transfer across tasks / G.Martin-Ordas, J.Call, F.Colmenares. // *Animal Cognition*. – 2008. – Vol. 11. – N 3. – P. 423–430.

271. Mason, W.A. The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys: I. Free social behavior / W.A.Mason. // *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. – 1960. – Vol. 53. – N 6. – P. 582.

272. Mason, W.A. The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys: II. Tests of gregariousness / W.A.Mason. // *Journal of comparative and physiological psychology*. – 1961. – Vol. 54. – N 3. – P. 287.

273. Mason, W.A. The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys: III. Dominance tests / W.A.Mason. // *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. – 1961. – Vol. 54. – N 6. – P. 694.

274. Mason, W.A., Green, P.C. The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys: IV. Responses to a novel environment and to an alien species/ W.A.Mason, P.C.Green. // *Journal of comparative and physiological psychology*. – 1962. – Vol. 55. – N 3. – P. 363.

275. Mathieu, M. et al. Piagetian object-permanence in *Cebus capucinus*, *Lagothrica flavicauda* and *Pan troglodytes*. / M.Mathieu. // *Animal Behaviour*. – 1976. – Vol. 24. – N 3. – P. 585–588.

276. Matsuzawa, T. Primate foundations of human intelligence: a view of tool use in nonhuman primates and fossil hominids./ T.Matsuzawa. // – Springer Japan, 2001. – P. 3–25.

277. Meehl, P.E., Maccorquodale, K. A further study of latent learning in the T-maze / P.E.Meehl, K.Maccorquodale. // *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. – 1948. – Vol. 41. – N 5. – P. 372.

278. Mendes, N., Hanus, D., Call, J. Raising the level: orangutans use water as a tool / N.Mendes, D.Hanus, J.Call. // *Biology Letters*. – 2007. – Vol. 3. – N 5. – P. 453–455.

279. Mendes, N., Huber, L. Object permanence in common marmosets (*Callithrix jacchus*) / N.Mendes, L.Huber. // *Journal of Comparative Psychology*. – 2004. – Vol. 118. – N 1. – P. 103.

280. Mendl, M., Paul, E.S. Consciousness, emotion and animal welfare: Insights from cognitive science. / M.Mendl, E.S.Paul.// *Animal Welfare*. – 2004. – Vol. 13. – N 1. – P. 17–25.

281. Middlebrooks, P.G., Sommer, M.A. Metacognition in monkeys during an oculomotor task / P.G.Middlebrooks, M.A.Sommer. // *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*. – 2011. – Vol. 37. – N 2. – P. 325.

282. Miles, H.L. Language and the orangutan: the old “person” of the forest / H.L.Miles. // *The great ape project*. – 1993. – P. 42–57.

283. Miles, R.C. Learning-set formation in the squirrel monkey / R.C.Miles. // *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. – 1957. – Vol. 50. – N 4. – P. 356.

284. Moore, T.L. et al. Cognitive impairment in aged rhesus monkeys associated with monoamine receptors in the prefrontal cortex / T.L.Moore. // Behavioural brain research. – 2005. – Vol. 160. – N 2. – P. 208–221.
285. Morgan, G. et al. Retrospective and prospective metacognitive judgments in rhesus macaques (*Macaca mulatta*) / G.Morgan. // Animal cognition. – 2014. – Vol. 17. – N 2. – P. 249–257.
286. Morris, R.G.M. Development of a water-maze procedure for studying spatial learning in the rat / R.G.M.Morris. // J. Neurosci. Methods. – 1984. – Vol. 11. – P. 47–60.
287. Moss, M.B. et al. Recognition memory span in rhesus monkeys of advanced age / M.B.Moss. // Neurobiology of aging. – 1997. – Vol. 18. – N 1. – P. 13–19.
288. Moss, M.B., Rosene, D.L., Peters, A. Effects of aging on visual recognition memory in the rhesus monkey / M.B.Moss, D.L.Rosene, A.Peters. // Neurobiology of aging. – 1988. – Vol. 9. – P. 495–502.
289. Moura, A.C.A., Lee, P.C. Capuchin stone tool use in Caatinga dry forest / A.C.A.Moura, P.C.Lee. // Science. – 2004. – Vol. 306. – N 5703. – P. 1909–1909.
290. Mulcahy, N.J., Call, J. Apes save tools for future use / N.J.Mulcahy, J.Call. // Science. – 2006. – Vol. 312. – N 5776. – P. 1038–1040.
291. Mulcahy, N.J., Call, J. How great apes perform on a modified trap-tube task / N.J.Mulcahy, J.Call. // Animal cognition. – 2006. – Vol. 9. – N 3. – P. 193–199.
292. Mulcahy, N.J., Call, J., Dunbar, R.I.M. Gorillas (*Gorilla gorilla*) and orangutans (*Pongo pygmaeus*) encode relevant problem features in a tool-using task / N.J.Mulcahy, J.Call, R.I.M.Dunbar. // Journal of Comparative Psychology. – 2005. – Vol. 119. – N 1. – P. 23.
293. Muthikrishna M., Heinrich, J. Innovation in the collective brain. // Phil. Trans. R. Soc. B. – 2016. – 371. – 20150192.
294. Nabeshima, T. et al. Effects of benzodiazepines on passive avoidance response and latent learning in mice: relationship to benzodiazepine receptors and the

cholinergic neuronal system / T.Nabeshima. // Journal of Pharmacology and Experimental Therapeutics. – 1990. – Vol. 255. – N 2. – P. 789–794.

295. Neiworth, J.J. et al. A test of object permanence in a new-world monkey species, cotton top tamarins (*Saguinus oedipus*) / J.J.Neiworth. // Animal Cognition. – 2003. – Vol. 6. – N 1. – P. 27–37.

296. Neiworth, J.J. et al. Use of experimenter-given cues in visual co-orienting and in an object-choice task by a new world monkey species, cotton top tamarins (*Saguinus oedipus*) / J.J.Neiworth. // Journal of Comparative Psychology. – 2002. – Vol. 116. – N 1. – P. 3.

297. Neldner, K., Collier-Baker, E., Nielsen, M. Chimpanzees (*Pan troglodytes*) and human children (*Homo sapiens*) know when they are ignorant about the location of food / K.Neldner, E.Collier-Baker, M.Nielsen. // Animal cognition. – 2015. – Vol. 18. – N 3. – P. 683–699.

298. Nissen, H.W., Riesen, A.H., Nowlis, V. Delayed response and discrimination learning by chimpanzees / H.W.Nissen, A.H.Riesen, V.Nowlis. // Journal of Comparative Psychology. – 1938. – Vol. 26. – N 2. – P. 361.

299. Nissen, H.W., Taylor, F.V. Delayed alternation to non-positional cues in chimpanzee / H.W.Nissen, F.V.Taylor. // The Journal of Psychology. – 1939. – Vol. 7. – N 2. – P. 323–332.

300. Noda, A. et al. Phencyclidine impairs latent learning in mice: interaction between glutamatergic systems and sigma1 receptors / A.Noda. // Neuropsychopharmacology. – 2001. – Vol. 24. – N 4. – P. 451–460.

301. O'Keefe, J., Nadel, X. The Hippocampus as a Cognitive Map / J.O'Keefe, X.Nadel. // Oxford: Oxford Univ. Press, 1974. / D.S.Olton.

302. Olton D. S. Spatial memory / D.S.Olton. // Scientific American. – 1977. – T. 236. – №. 6. – C. 82–98

303. Osthaus, B., Lea, S.E.G., Slater, A.M. Dogs (*Canis lupus familiaris*) fail to show understanding of means-end connections in a string-pulling task / B.Osthaus, S.E.G.Lea, A.M.Slater. // Animal Cognition. – 2005. – Vol. 8. – N 1. – P. 37–47.

304. Osvath, M., Osvath, H. Chimpanzee (*Pan troglodytes*) and orangutan (*Pongo abelii*) forethought: self-control and pre-experience in the face of future tool use / M.Osvath, H.Osvath. // *Animal cognition*. – 2008. – Vol. 11. – N 4. – P. 661–674.
305. Ottoni, E.B., Mannu, M. Semifree-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*) spontaneously use tools to crack open nuts / E.B.Ottoni, M.Mannu. // *International Journal of Primatology*. – 2001. – Vol. 22. – N 3. – P. 347–358.
306. Overman, W.H. et al. Cognitive gender differences in very young children parallel biologically based cognitive gender differences in monkeys / W.H.Overman. // *Behavioral neuroscience*. – 1996. – Vol. 110. – N 4. – P. 673.
307. Overman, W.H. Sex differences in early childhood, adolescence, and adulthood on cognitive tasks that rely on orbital prefrontal cortex / W.H.Overman. // *Brain and cognition*. – 2004. – Vol. 55. – N 1. – P. 134–147.
308. Pack, A.A., Herman, L.M. Bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*) comprehend the referent of both static and dynamic human gazing and pointing in an object-choice task / A.A.Pack, L.M.Herman. // *Journal of Comparative Psychology*. – 2004. – Vol. 118. – N 2. – P. 160.
309. Patterson, F.G. Linguistic capabilities of a lowland gorilla / F.G.Patterson. // In: F. C. C. Peng (Ed.), *Sign Language and Language Acquisition in Man and Ape*/Boulder, CO: Westview Press,. 1978. P. 161–201.
310. Patterson, F.G.P., Cohn, R.H. 17 Self-recognition and self-awareness in lowland gorillas. / F.G.P.Patterson, R.H.Cohn. // *Self-awareness in animals and humans: Developmental perspectives*. 2006.
311. Patterson, F.G.P., Gordon, W. Twenty-seven years of Project Koko and Michael / F.G.P.Patterson, W.Gordon. // *All apes great and small*. – Springer Us, 2002. – P. 165–176.
312. Paukner, A., Anderson, J.R., Fujita, K. Redundant food searches by capuchin monkeys (*Cebus apella*): a failure of metacognition? / A.Paukner, J.R.Anderson, K.Fujita. // *Animal cognition*. – 2006. – Vol. 9. – N 2. – P. 110–117.
313. Paule, M.G. Use of the NCTR operant test battery in nonhuman primates / M.G.Paule. // *Neurotoxicology and teratology*. – 1990. – Vol. 12. – N 5. – P. 413–418.

314. Peignot, P., Anderson, J.R. Use of experimenter-given manual and facial cues by gorillas (*Gorilla gorilla*) in an object-choice task / P.Peignot, J.R.Anderson. // *Journal of Comparative Psychology*. – 1999. – Vol. 113. – N 3. – P. 253.
315. Pepperberg, I.M. “Insightful” string-pulling in Grey parrots (*Psittacus erithacus*) is affected by vocal competence / I.M.Pepperberg. // *Animal Cognition*. – 2004. – Vol. 7. – N 4. – P. 263–266.
316. Perry, S. Social traditions and social learning in capuchin monkeys (*Cebus*) / S.Perry. // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2011. – Vol. 366. – N 1567. – P. 988–996.
317. Petit O., Dufour V., Herrens Schmidt M., De Marco A., Sterck E.H.M., Call J. Inferences about food location in three cercopithecine species: an insight into the socioecological cognition of primates. // *Animal Cognition*. – 2015. – Vol. 18. – P. 821-830.
318. Pfefferle, D., Fischer, J. Sounds and size: identification of acoustic variables that reflect body size in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*)/ D.Pfefferle, J.Fischer. // *Animal Behaviour*. 72(1): 43–51. 2006.
319. Pfuhl, G. Two strings to choose from: do ravens pull the easier one? / G.Pfuhl // *Animal cognition*. – 2012. – T. 15. – №. 4. – C. 549-557.
320. Povinelli, D.J. et al. Self-recognition in chimpanzees (*Pan troglodytes*): distribution, ontogeny, and patterns of emergence / D.J.Povinelli. // *Journal of Comparative Psychology*. – 1993. – Vol. 107. – N 4. – P. 347.
321. Povinelli, D. J. et al. What young chimpanzees know about seeing / D.J.Povinelli, Eddy // *Monographs of the Society for Research in Child Development*. – 1995. – T. 61. – №. 3. – P. 1-152.
322. Povinelli, D.J. Reconstructing the evolution of mind / D.J.Povinelli. // *American Psychologist*. – 1993. – Vol. 48. – N 5. – P. 493.
323. Povinelli, D.J., Eddy, T.J. Chimpanzees: joint visual attention / D.J.Povinelli, T.J.Eddy. // *Psychological Science*. – 1996. – Vol. 7. – N 3. – P. 129–135.

324. Povinelli, D.J., Nelson, K.E., Boysen, S.T. Inferences about guessing and knowing by chimpanzees (*Pan troglodytes*) / D.J.Povinelli, K.E.Nelson, S.T.Boysen. // *Journal of Comparative Psychology*. – 1990. – Vol. 104. – N 3. – P. 203.
325. Povinelli, D.J., Vonk, J. Chimpanzee minds: suspiciously human? / D.J.Povinelli, J.Vonk. // *Trends in cognitive sciences*. – 2003. – Vol. 7. – N 4. – P. 157–160.
326. Povinelli, D.J., Vonk, J. We don't need a microscope to explore the chimpanzee's mind / D.J.Povinelli, J.Vonk. // *Mind & Language*. – 2004. – Vol. 19. – N 1. – P. 1–28.
327. Powell, J.L. et al. Orbital prefrontal cortex volume correlates with social cognitive competence / J.L.Powell. // *Neuropsychologia*. – 2010. – Vol. 48. – N 12. – P. 3554–3562.
328. Premack, A. J., Premack, D. Teaching Language to an Ape / A.J.Premack, D.Premack. // *Scientific American*. – 1972. – T. 227. – C. 92-99.
329. Premack, D., Woodruff, G. Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behavioral and brain sciences*. / D.Premack, G.Woodruff. // – 1978. – Vol. 1. – N 4. – P. 515–526.
330. Presty, S.K. et al. Age differences in recognition memory of the rhesus monkey (*Macaca mulatta*) / S.K.Presty. // *Neurobiology of aging*. – 1987. – Vol. 8. – N 5. – P. 435–440.
331. Presty, S.K. Optimal group size and seasonal stress in ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) / S.K.Presty. // *Behavioral Ecology*. – 2005. – Vol. 16. – N 3. – P. 550–560.
332. Rangel-Negrín, A. et al. Stress in Yucatan spider monkeys: effects of environmental conditions on fecal cortisol levels in wild and captive populations / A.Rangel-Negrín. // *Animal Conservation*. – 2009. – Vol. 12. – N 5. – P. 496–502.
333. Rapp, P.R. Visual discrimination and reversal learning in the aged monkey (*Macaca mulatta*) / P.R.Rapp. // *Behavioral neuroscience*. – 1990. – Vol. 104. – N 6. – P. 876.

334. Rapp, P.R., Amaral, D.G. Evidence for task-dependent memory dysfunction in the aged monkey / P.R.Rapp, D.G.Amaral. // *The Journal of Neuroscience*. – 1989. – Vol. 9. – N 10. – P. 3568–3576.
335. Rapp, P.R., Morrison, J.H., Roberts, J.A. Cyclic estrogen replacement improves cognitive function in aged ovariectomized rhesus monkeys / P.R.Rapp, J.H.Morrison, J.A.Roberts. // *The Journal of neuroscience*. – 2003. – Vol. 23. – N 13. – P. 5708–5714.
336. Reader S.M., Hager Y., Laland K.N. The evolution of primate general and cultural intelligence. // *Phil. Trans. R. Soc. B*. – 2011. – Vol. 366. – P. 1017-1027.
337. Real, L.A. Animal choice behavior and the evolution of cognitive architecture / L.A.Real. // *Science*. – 1991. – Vol. 253. – N 5023. – P. 980–986.
338. Real, L. A. Information processing and the evolutionary ecology of cognitive architecture / L.A.Real. // *American Naturalist*. – 1992. – P. S108–S145
339. Real, L. A. Toward a cognitive ecology / L.A.Real. // *Trends in ecology & evolution*. – 1993. – Vol. 8. – N 11. – P. 413-417.
340. Reed, O. M. *Papio cynocephalus* age determination / O. M. Reed // *American journal of physical anthropology*. – 1973. – T. 38. – №. 2. – C. 309-314.
341. Resende, M.C., Tavares, M.C.H., Tomaz, C. Ontogenetic dissociation between habit learning and recognition memory in capuchin monkeys (*Cebus apella*) / M.C.Resende, M.C.H.Tavares, C.Tomaz. // *Neurobiology of learning and memory*. – 2003. – Vol. 79. – N 1. – P. 19–24.
342. Reynolds, B.A repetition of the Blodgett experiment on 'latent learning.' / B.A.Reynolds. // *Journal of Experimental Psychology*. – 1945. – Vol. 35. – N 6. – P. 504.
343. Rimbach, R. et al. Effects of logging, hunting, and forest fragment size on physiological stress levels of two sympatric ateline primates in Colombia / R.Rimbach. // *Conservation Physiology*. – 2013. – Vol. 1. – N 1. – P. cot031.
344. Roberts, B.M. et al. Prevention of ketamine-induced working memory impairments by AMPA potentiators in a nonhuman primate model of cognitive

dysfunction / B.M.Roberts. // Behavioural brain research. – 2010. – Vol. 212. – N 1. – P. 41–48.

345. Roberts, W.A. et al. Do pigeons (*Columba livia*) study for a test? / W.A.Roberts. // Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes. – 2009. – Vol. 35. – N 2. – P. 129.

346. Rogers, J. et al. A Genetic Linkage Map of the Baboon (*Papio hamadryas*) Genome Based on Human Microsatellite Polymorphisms / J.Rogers. // Genomics. – 2000. – Vol. 67(3). – P. 237–247.

347. Rogers, L.J., Kaplan, G. Hand preferences and other lateral biases in rehabilitated orang-utans, *Pongo pygmaeus pygmaeus* / L.J.Rogers, G.Kaplan. // Animal Behaviour. – 1996. – Vol. 51. – N 1. – P. 13–25.

348. Rumbaugh, D.M. Language Learning by a Chimpanzee. / D.M.Rumbaugh. – N.-Y.: Academic, 1977.

349. Rumbaugh, D.M., Gill, T.V., von Glasersfeld, E.C. Reading and sentence completion by a chimpanzee (*Pan*) / D.M.Rumbaugh, T.V.Gill, E.C.von Glasersfeld. // Science. – 1973. – Vol. 182. – N 4113. – P. 731–733.

350. Rumbaugh, D.M. et al. Comparative perspectives of brain, cognition, and language / D.M.Rumbaugh. // Biological and behavioral determinants of language development. – Erlbaum New Jersey, 1991. – P. 145–164.

351. Rumbaugh, D.M., Pate J.L. The evolution of cognition in primates: A comparative perspective / D.M.Rumbaugh. // Animal cognition. – 1984. – P. 569–587.

352. Sanchez, M. et al. Differential rearing affects corpus callosum size and cognitive function of rhesus monkeys / M.Sanchez. // Brain research. – 1998. – Vol. 812. – N 1. – P. 38–49.

353. Sandel A.A., MacLean E.L., Hare B. Evidence from four lemur species that ringtailed lemur social cognition converges with that of haplorhine primates. // Animal Behavior. – 2011. – Vol. 81. – N5. – P. 925-931.

354. Santos, L.R. et al. Means-means-end tool choice in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*): finding the limits on primates' knowledge of tools / L.R.Santos. // Animal cognition. – 2005. – Vol. 8. – N 4. – P. 236–246.

355. Savage-Rumbaugh, E.S. et al. Language comprehension in ape and child / E.S.Savage-Rumbaugh. // *Monographs of the society for research in child development*. – 1993. – P. 1-252.
356. Schapiro, S.J. et al. Effects of social and inanimate enrichment on the behavior of yearling rhesus monkeys / S.J.Schapiro. // *American Journal of Primatology*. – 1996. – Vol. 40. – N 3. – P. 247–260.
357. Schmitt, V., Pankau, B., Fischer, J. Old world monkeys compare to apes in the primate cognition test battery / V.Schmitt, B.Pankau, J.Fischer. // *PloS one*. – 2012. – Vol. 7. – N 4. – P. e32024.
358. Schneider, J.S. et al. Effects of chronic manganese exposure on cognitive and motor functioning in non-human primates / J.S.Schneider. // *Brain research*. – 2006. – Vol. 1118. – N 1. – P. 222–231.
359. Schneirla, T.C. A consideration of some conceptual trends in comparative psychology / T.C.Schneirla. // *Psychological Bulletin*. – 1952. – Vol. 49. – N 6. – P. 559.
360. Seed, A.M. et al. Chimpanzees solve the trap problem when the confound of tool-use is removed / A.M.Seed. // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. – 2009. – Vol. 35. – N 1. – P. 23.
361. Seward, J.P. An experimental analysis of latent learning / J.P.Seward // *Journal of Experimental Psychology*. – 1949. – Vol. 39. – N 2. – P. 177.
362. Shafer, D.D. Hand preference behaviors shared by two groups of captive bonobos / D.D.Shafer. // *Primates*. – 1997. – Vol. 38. – N 3. – P. 303–313.
363. Shell, W.F., Riopelle, A.J. Progressive discrimination learning in platyrrhine monkeys / W.F.Shell, A.J.Riopelle. // *Journal of comparative and physiological psychology*. – 1958. – Vol. 51. – N 4. – P. 467.
364. Shettleworth, S.J. Animal cognition and animal behavior / S.J.Shettleworth. // *Animal behaviour*. – 2001. – Vol. 61. – N 2. – P. 277–286.
365. Shettleworth, S. J., Sutton, J. E. Multiple systems for spatial learning: dead reckoning and beacon homing in rats / S. J.Shettleworth, J. E.Sutton. // *Journal of*

Experimental Psychology: Animal Behavior Processes. – 2005. – Vol. 31. – N 2. – P. 125.

366. Shields, W.E., Smith, J.D., Washburn, D.A. Uncertain responses by humans and Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in a psychophysical same–different task / W.E.Shields, J.D.Smith, D.A.Washburn. // Journal of Experimental Psychology: General. – 1997. – Vol. 126. – N 2. – P. 147.

367. Sigg, H. et al. Life history of hamadryas baboons: physical development, infant mortality, reproductive parameters and family relationships / H.Sigg. // Primates. – 1982. – Vol. 23. – N 4. – P. 473–487.

368. Smith, B.R., Piel, A.K., Caudland D.K. Numerity of a socially housed hamadryas baboon and a socially housed squirrel monkey. // J.of Compar. Psychol. – 2003. – Vol.117. - N. 2. – P.217-225.

369. Smith, J.D. et al. Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) adaptively monitor uncertainty while multi-tasking / J.D.Smith. // Animal cognition. – 2010. – Vol. 13. – N 1. – P. 93–101.

370. Southwick, C.H. An experimental study of intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) / C.H.Southwick. // Behaviour. – 1967. – P. 182–209.

371. Spinozzi, G., Cacchiarelli, B. Manual laterality in haptic and visual reaching tasks by tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). An association between hand preference and hand accuracy for food discrimination / G.Spinozzi, B.Cacchiarelli. // Neuropsychologia. – 2000. – Vol. 38. – N 13. – P. 1685–1692.

372. Spinozzi, G., Truppa, V. Hand preferences in different tasks by tufted capuchins (*Cebus apella*) / G.Spinozzi, V.Truppa. // International Journal of Primatology. – 1999. – Vol. 20. – N 6. – P. 827–849.

373. Stackman, R.W., Herbert, A.M. Rats with lesions of the vestibular system require a visual landmark for spatial navigation / R.W.Stackman, A.M.Herbert. // Behavioural brain research. – 2002. – Vol. 128. – N 1. – P. 27–40.

374. Struhsaker, T.T. Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines / T.T.Struhsaker. // Folia Primatologica. – 1969. – Vol. 11. – N 1-2. – P. 80–118.

375. Suda-King, C. Do orangutans (*Pongo pygmaeus*) know when they do not remember? / C.Suda-King // *Animal cognition*. – 2008. – Vol. 11. – N 1. – P. 21–42.
376. Suddendorf, T. The rise of the metamind / T.Suddendorf. // *The descent of mind*. – 1997.
377. Suddendorf, T., Whiten A. Mental evolution and development: Evidence for secondary representation in children, great apes, and other animals / T.Suddendorf. // *Psychological bulletin*. – 2001. – Vol. 127. – N 5. – P. 629.
378. Swedell, L. Ranging behavior, group size and behavioral flexibility in Ethiopian hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) / L.Swedell. // *Folia Primatologica*. – 2002. – Vol. 73. – N 2-3. – P. 95–103.
379. Swedell, L. Two takeovers in wild hamadryas baboons / L.Swedell. // *Folia Primatologica*. 71(3): 169–172. 2000.
380. Tavares, M.C.H., Tomaz, C. Working memory in capuchin monkeys (*Cebus apella*) / M.C.H.Tavares, C.Tomaz. // *Behavioural brain research*. – 2002. – Vol. 131. – N 1. – P. 131–137.
381. Taylor, J.R. et al. Cognitive and motor deficits in the acquisition of an object retrieval/detour task in MPTP-treated monkeys / J.R.Taylor. // *Brain*. – 1990. – Vol. 113. – N 3. – P. 617–637.
382. Templer, V.L., Hampton, R.R. Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) show robust evidence for memory awareness across multiple generalization tests / V.L.Templer, R.R.Hampton. // *Animal cognition*. – 2012. – Vol. 15. – N 3. – P. 409–419.
383. Thistlethwaite, D.A. critical review of latent learning and related experiments / D.Thistlethwaite. // *Psychological Bulletin*. – 1951. – Vol. 48. – N 2. – P. 97.
384. Thorpe W.H. Learning and instinct in animals. – 1956.
385. Tinklepaugh, O.L. The multiple delayed reaction with chimpanzees and monkeys / O.L.Tinklepaugh. // *Journal of Comparative Psychology*. – 1932. – Vol. 13. – N 2. – P. 207.

386. Tokida, E. et al. Tool-using in Japanese macaques: use of stones to obtain fruit from a pipe / E.Tokida. // *Animal behaviour*. – 1994. – Vol. 47. – N 5. – P. 1023–1030.
387. Tomasello, M. Primate cognition: introduction to the issue / M.Tomasello. // *Cognitive Science*. – 2000. – Vol. 24. – N 3. – P. 351–361.
388. Tomasello, M., Call, J. Primate cognition. / M.Tomasello, J.Call. // Oxford University Press. 1997.
389. Tomasello, M., Call, J., Hare B. Chimpanzees understand psychological states—the question is which ones and to what extent / M.Tomasello, J.Call. // *Trends in cognitive sciences*. – 2003. – Vol. 7. – N 4. – P. 153–156.
390. Trotter, M., Hixon, B. B., MacDonald B. J. Development and size of the teeth of *Macaca mulatta* / M.Trotter, B.B.Hixon, B.J. MacDonald // *Developmental Dynamics*. – 1977. – T. 150. – №. 1. – C. 109-127.
391. Tschudin, A. et al. Comprehension of signs by dolphins (*Tursiops truncatus*) / A.Tschudin. // *Journal of Comparative Psychology*. – 2001. – Vol. 115. – N 1. – P. 100.
392. van Schaik, C.P. The ecology of social relationships amongst female primates / C.P.van Schaik. // *Comparative socioecology: The behavioural ecology of humans and other mammals*. – 1989.
393. Vandenbergh, J.G. Effect of the presence of a male on the sexual maturation of female mice / J.G.Vandenbergh. // *Endocrinology*. – 1967. – Vol. 81. – N 2. – P. 345–349.
394. Vandenbergh, J.G. The development of social structure in free-ranging rhesus monkeys / J.G.Vandenbergh. // *Behaviour*. – 1967. – P. 179–194.
395. Vauclair, J., Fagot, J. Manual and hemispheric specialization in the manipulation of a joystick by baboons (*Papio papio*). / J.Vauclair, J.Fagot. // *Behavioral Neuroscience*. – 1993. – Vol. 107. – N 1. – P. 210–214.
396. Vauclair, J., Fagot, J. Spontaneous hand usage and handedness in a troop of baboons / J.Vauclair, J.Fagot. // *Cortex*. – 1987. – Vol. 23. – N 2. – P. 265–274.

397. Vauclair, J., Meguerditchian, A., Hopkins, W.D. Hand preferences for unimanual and coordinated bimanual tasks in baboons (*Papio anubis*) / J.Vauclair, A.Meguerditchian, W.D.Hopkins. // *Cognitive Brain Research*. – 2005. – Vol. 25. – N 1. – P. 210–216.

398. Vick, S.J., Anderson, J.R. Learning and limits of use of eye gaze by capuchin monkeys (*Cebus apella*) in an object-choice task / S.J.Vick, J.R.Anderson. // *Journal of Comparative Psychology*. – 2000. – Vol. 114. – N 2. – P. 200.

399. Visalberghi, E. Acquisition of nut-cracking behaviour by 2 capuchin monkeys (*Cebus apella*) / E.Visalberghi. // *Folia primatologica*. – 1987. – Vol. 49. – N 3-4. – P. 168–181.

400. Visalberghi, E. et al. Characteristics of hammer stones and anvils used by wild bearded capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) to crack open palm nuts / E.Visalberghi. // *American Journal of Physical Anthropology*. – 2007. – Vol. 132. – N 3. – P. 426–444.

401. Visalberghi, E. Success and understanding in cognitive tasks: a comparison between *Cebus apella* and *Pan troglodytes* / E.Visalberghi. // *International Journal of Primatology*. – 1997. – Vol. 18. – N 5. – P. 811–830.

402. Visalberghi, E. Success and understanding in cognitive tasks: a comparison between *Cebus apella* and *Pan troglodytes* / E.Visalberghi. // *Intern. J. Primatol.* – 1997. – Vol. 18. – N 5. – P. 811–830.

403. Visalberghi, E., Fragaszy, D.M., Savage-Rumbaugh, S. Performance in a tool-using task by common chimpanzees (*Pan troglodytes*), bonobos (*Pan paniscus*), an orangutan (*Pongo pygmaeus*), and capuchin monkeys (*Cebus apella*) / E.Visalberghi, D.M.Fragaszy, S.Savage-Rumbaugh. // *Journal of Comparative Psychology*. – 1995. – Vol. 109. – N 1. – P. 52.

404. Visalberghi, E., Limongelli, L. Lack of comprehension of cause effect relations in tool-using capuchin monkeys (*Cebus apella*) / E.Visalberghi, L.Limongelli. // *Journal of Comparative Psychology*. – 1994. – Vol. 108. – N 1. – P. 15.

405. Voelkl, B., Huber, L. True imitation in marmosets / B.Voelkl, L.Huber. // *Animal Behaviour*. – 2000. – Vol. 60. – N 2. – P. 195–202.

406. Völter, C.J., Call, J. Problem solving in great apes (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, and *Pongo abelii*): the effect of visual feedback / C.J.Völter, J.Call. // *Animal Cognition*. – 2012. – Vol. 15. – N 5. – P. 923–936.

407. Voytko, M.L. The effects of long-term ovariectomy and estrogen replacement therapy on learning and memory in monkeys (*Macaca fascicularis*) / M.L.Voytko. // *Behavioral neuroscience*. – 2000. – Vol. 114. – N 6. – P. 1078.

408. Waga, I.C. et al. Spontaneous tool use by wild capuchin monkeys (*Cebus libidinosus*) in the Cerrado / I.C.Waga. // *Folia Primatologica*. – 2006. – Vol. 77. – N 5. – P. 337–344.

409. Walker, R. et al. Evolution of brain size and juvenile periods in primates / R.Walker. // *Journal of Human Evolution*. – 2006. – Vol. 51. – N 5. – P. 480–489.

410. Wallace, D.G. et al. Vestibular information is required for dead reckoning in the rat / D.G.Wallace. // *The Journal of neuroscience*. – 2002. – Vol. 22. – N 22. – P. 10009–10017.

411. Walton, A.C. The influence of diverting stimuli during delayed reaction in dogs / A.C.Walton. // *Journal of Animal Behavior*. – 1915. – Vol. 5. – N 4. – P. 259.

412. Warden, C.J., Jenkins, T.N., Warner, L.H. Comparative psychology: a comprehensive treatise. – 1935. / C.J.Warden, T.N.Jenkins, L.H.Warner. // – Vol. 1. – Principles and methods.

413. Washburn, D.A., Smith, J.D., Shields, W.E. Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) immediately generalize the uncertain response / D.A.Washburn, J.D.Smith, W.E.Shields. // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. – 2006. – Vol. 32. – N 2. – P. 185.

414. Watson, K.K., Platt, M.L. Of mice and monkeys: using non-human primate models to bridge mouse- and human-based investigations of autism spectrum disorders / K.K.Watson, M.L.Platt. // *Journal of Neurodevelopmental Disorders*. – 2012. – Vol. 4. – P. 21.

415. Watts, J., Stevens, R., Robinson, C. Effects of scopolamine on radial maze performance in rats / J.Watts, R.Stevens, C.Robinson. // *Physiology & Behavior*. – 1981. – Vol. 26. – N 5. – P. 845–851.

416. Weed, M.H., Bryant, R., Perry, S. Cognitive development in macaques: attentional set-shifting in juvenile and adult rhesus monkeys. / M.H.Weed, R.Bryant, S.Perry. // *Neuroscience* 157(1): 22-28. 2008.
417. Werdenich, D., Huber, L. A case of quick problem solving in birds: string pulling in keas, *Nestor notabilis*. / D.Werdenich, L.Huber. // *Animal Behaviour*. 2006. 71(4): 855–863.
418. Westergaard, G.C. Development of combinatorial manipulation in infant baboons (*Papio cynocephalus anubis*) / G.C.Westergaard. // *Journal of comparative psychology*. – 1993. – Vol. 107. – N 1. – P. 34.
419. Westergaard, G.C. et al. Posture and reaching in tufted capuchins (*Cebus apella*) / G.C.Westergaard. // *Laterality: Asymmetries of Body, Brain and Cognition*. – 1997. – Vol. 2. – N 1. – P. 65–74.
420. Westergaard, G.C. Lion-tailed macaques (*Macaca silenus*) manufacture and use tools / G.C.Westergaard. // *Journal of Comparative Psychology*. – 1988. – Vol. 102. – N 2. – P. 152.
421. Westergaard, G. C. Object manipulation and the use of tools by infant baboons (*Papio cynocephalus anubis*) / G.C.Westergaard. // *Journal of Comparative Psychology*. – 1992. – Vol. 106. – N 4. – P. 398-403.
422. Westergaard, G.C., Fragaszy, D.M. Effects of manipulatable objects on the activity of captive capuchin monkeys (*Cebus apella*). / G.C.Westergaard, D.M.Fragaszy. // *Zoo Biology*. – 1985. – T. 4. – №. 4. – C. 317-327.
423. Westergaard, G.C., Fragaszy, D.M. The manufacture and use of tools by capuchin monkeys (*Cebus apella*) / G.C.Westergaard, D.M.Fragaszy. // *Journal of Comparative Psychology*. – 1987. – Vol. 101. – N 2. – P. 159.
424. Westergaard, G.C. Object manipulation and the use of tools by infant baboons (*Papio cynocephalus anubis*) / G.C.Westergaard. // *Journal of Comparative Psychology*. – 1992. – Vol. 106. – N 4. – P. 398–403.
425. Wolfe-Coote, S. *The laboratory primate*. / S.Wolfe-Coote // – Access Online via Elsevier, 2005.

426. Yerkes, R. M., Nissen, H. W. Prelinguistic sign behavior in chimpanzee / R.M.Yerkes, H.W.Nissen //Science (New York, NY). – 1939. – T. 89. – №. 2321. – C. 585-587.
427. Yerkes, R.M., Yerkes, D.N. Concerning memory in the chimpanzee / R.M.Yerkes, D.N.Yerkes. // Journal of comparative Psychology. – 1928. – Vol. 8. – N 3. – P. 237.
428. Yerkes, R.M. Chimpanzees: A Laboratory Colony. / R.M.Yerkes. – New Haven: Yale University Press, 1943.
429. Yerkes, R.M., Yerkes, A.W. The great apes: A Study of Antropoid Life. / R.M.Yerkes, A.W.Yerkes. // – New Haven: Yale University Press, 1929.
430. Zuberbühler, K. et al. Stimulus enhancement and spread of a spontaneous tool use in a colony of long-tailed macaques / K.Zuberbühler et al. // Primates. – 1996. – Vol. 37. – N 1. – P. 1–12.