

На правах рукописи

Черникова Надежда Анатольевна

**КОГНИТИВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ОБЕЗЬЯН В ПРОЦЕССЕ
РАСПОЗНАВАНИЯ ВЕЛИЧИНЫ И КОЛИЧЕСТВА ЗРИТЕЛЬНЫХ
СТИМУЛОВ**

03.00.13 – Физиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург - 2009

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Институте эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН (директор – член-корреспондент РАН Н.П. Веселкин).

Научный руководитель: доктор биологических наук
Малюкова Ирина Васильевна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор,
Геннадий Аркадьевич Куликов

доктор биологических наук
Аристакесян Евгения Аветиковна

Ведущее научное учреждение: **Учреждение Российской академии наук
Институт физиологии им. И.П. Павлова
РАН**

Защита состоится «13» октября 2009 года в 13 часов на заседании Диссертационного совета (Д 002.127.01) при Институте эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН по адресу: 194223, г. Санкт-Петербург, Пр. М. Тореза, 44

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова.

Автореферат разослан «_____» _____ 2009 г.

Ученый секретарь Диссертационного Ученого совета,
доктор биологических наук, профессор

М.Н. Маслова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования

Исследование интеллектуальной деятельности приматов является одним из важнейших направлений в современной биологии, поскольку способствует пониманию процесса возникновения и развития когнитивной функции у человека. Данной проблеме посвящено большое количество работ отечественных и зарубежных ученых. Первые исследования познавательных способностей приматов были проведены в начале XX в. на представителях человекообразных обезьян – шимпанзе (Келер, 1960; Ладыгина-Котс, 1923; Павлов, 1951). Далее в приматологии сформировалось несколько направлений изучения сложных форм поведения обезьян: 1) этологические наблюдения в естественных условиях (Фосси, 1983; Гудолл, 1992), которые позволили установить, что животным доступны разумные поступки в обстоятельствах, для которых нет «готового» решения; 2) изучение орудийной деятельности (Воронин, 1977; Фирсов, 1982; Limongelli et. al., 1995), которая является свидетельством наличия мышления у животных; 3) обучение антропоидов языку с помощью жестов или знаков, символизирующих слова (Gardner, 1989; Fouts, 1989; Savage-Rumbaugh, 1989); 4) изучение когнитивной деятельности приматов в условиях лаборатории с использованием зрительных задач разной степени сложности (Menzel, 1984; Premack, 1984; Povenelli, Hughes, 1992). Среди перечисленных направлений исследований наиболее перспективным является выявление степени развития у приматов высших форм довербального интеллекта, таких как способность к обобщению и абстрагированию в экспериментальных условиях. Известно, что способность к обобщению является основой для абстрактных представлений и возможности использования символов (Фирсов, 1982; 1993). Данные способности являются важными элементами мышления человека, однако было установлено, что ими обладают и животные (Протопопов, 1950; Фирсов, 1974).

На протяжении многих лет эти формы когнитивной деятельности исследовались у человекообразных обезьян. Показано, что шимпанзе способны обобщать различные зрительные стимулы, как по абсолютным, так и по относительным признакам. Также высшие приматы обладают способностью к межмодальному переносу и выделению количественных признаков различных объектов. В экспериментальных условиях установлено, что антропоиды способны к категоризации зрительных стимулов и формированию понятий: они выделяют категории, основываясь на комбинации частных признаков, а не на запоминании конкретных примеров (Medin, Dewey, 1984). Способность к обобщению и абстрагированию была выявлена также и у приматов, стоящих на более низкой ступени эволюционного развития. Так, различными исследователями было установлено, что низшие обезьяны способны обобщать зрительные стимулы по признаку «больше» и по признаку «новизна» (Воронин, 1977). На

протяжении многих лет межинститутской группой физиологии поведения приматов проводилось изучение эволюционных закономерностей становления интеллектуальной деятельности приматов разного уровня филогенеза, которое позволило выявить общие закономерности процессов обучения и особенности формирования функций обобщения и абстрагирования у представителей разных видов обезьян (Малюкова и др., 2000).

Особый интерес для исследователей представляет проблема возникновения и развития математических способностей человека (распознавание множеств, символизация, счет). Ранее считалось, что математические способности человека уникальны и непосредственно связаны с речью. Однако к настоящему времени накоплено большое количество экспериментальных данных (Келер, 1960; Boyzen, et al., 1996), свидетельствующих о том, что высшим, человекообразным приматам доступны такие формы количественной оценки, как узнавание определенного числа элементов и символизация (способность устанавливать соответствие между арабскими цифрами и множествами разной природы). Некоторые числовые представления также были обнаружены и у низших обезьян. Например, у макак-резусов и бурых капуцинов выявлена способность распределять по порядку множества, содержащие от 1 до 9 элементов (Brannon, Terrace, 1998), а у белчих саймири – способность отождествлять пищевые объекты определенного количества с арабскими цифрами (Olthof et al., 1997). Прimitивные формы символизации были выявлены также и у представителей других видов низших обезьян (Brannon et al., 2006). Однако, несмотря на появление большого количества работ, посвященных арифметическим способностям животных (в частности, обезьян), данные об их числовых представлениях остаются неполными, фрагментарными. В связи с этим, представляется актуальным комплексное исследование количественных представлений у низших обезьян.

Цели и задачи исследования

Настоящая работа проводилась с целью изучения способности низших обезьян к обобщению и дифференцированию по признакам величины и количества зрительных стимулов при варьировании таких параметров как цвет, форма, объемность, пространственное расположение элементов. В структуру исследования входили 3 задачи:

1. Исследование когнитивной деятельности макак-резусов и бурых капуцинов при дифференцировании по величине пар двумерных и трехмерных зрительных стимулов разного цвета.
2. Исследование когнитивной деятельности макак-резусов и бурых капуцинов при распознавании множеств в виде плоскостных и объемных геометрических фигур красного, желтого и зеленого цвета, а также натуральных объектов в диапазоне от 1 до 9 элементов.

3. Исследование способности низших обезьян к установлению эквивалентности между плоскостными и объемными множествами, содержащими от 1 до 5 элементов и знаками – арабскими цифрами, т.е. к символизации.

Научная новизна исследования

Впервые, в ходе изучения способности низших обезьян к обобщению зрительных сигналов по признакам величины и количества исследовалось влияние таких параметров стимулов, как форма, цвет и объемность (двумерные и трехмерные стимулы). Полученные результаты позволяют утверждать, что макаки-резусы и бурые капуцины способны сопоставлять по количеству объекты, варьирующиеся по цвету и форме, а также имеющие разные пространственные характеристики. В работе впервые приведены результаты многопланового исследования числовых представлений у низших обезьян. Установлено, что макаки-резусы и бурые капуцины способны производить количественную оценку изоморфных и гетероморфных множеств, представленных в виде геометрических фигур и натуральных объектов. Также было показано, что данным представителям низших обезьян доступна одна из форм символизации – установление соответствия между арабскими цифрами и множествами разного типа, содержащими от 1 до 5 элементов.

Таким образом, полученные данные могут свидетельствовать о том, что у исследуемых видов обезьян в процессе обучения формируются довербальные понятия о числе, свойственные начальным этапам развития интеллекта человекообразных приматов.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Низшие обезьяны (макаки-резусы и бурые капуцины) при обучении выбору из плоскостных стимулов большего по величине выделяют относительный признак размерности независимо от цвета сигналов и переносят выработанный навык на трехмерные объекты.
2. Макаки-резусы и бурые капуцины способны осуществлять количественную оценку множеств, содержащих разное число элементов, представленных в виде плоскостных и объемных объектов разного цвета и формы.
3. Макаки-резусы и бурые капуцины способны сопоставлять по количеству множества, состоящие из геометрических фигур (квадраты и цилиндры), а также изображений и муляжей натуральных объектов (фрукты).
4. Представителям низших обезьян доступна такая форма символизации, как установление соответствия между арабскими цифрами и множествами, представленными в виде изоморфных и гетероморфных элементов.

Теоретическая и практическая значимость

Полученные экспериментальные данные представляют собой большой научный интерес для физиологии высшей нервной деятельности приматов и эволюционной физиологии, поскольку способствуют расширению представлений о развитии когнитивной функции. У низших обезьян была выявлена способность обобщать различные объекты по количественному признаку. Теоретические изыскания работы могут служить предпосылкой для исследования истоков функции счета в эволюционном ряду приматов. Представленные результаты исследований о числовых представлениях у приматов могут быть использованы при разработке методических программ для развития счетной функции у детей в педагогике и дефектологии, а также быть использованы в качестве лекционного материала для студентов биологических и медицинских специальностей.

Апробация работы

Материалы диссертации докладывались на: конференции «Молодые биологи к 300-летию Петербурга». С-Петербург, 2003; VI Российской конференции молодых ученых по медико-биологическим проблемам. С-Петербург, 2004; Всероссийской конференции молодых исследователей «Физиология и медицина». С-Петербург, 2005; IX Всероссийской медико-биологической конференции молодых ученых «Человек и его здоровье». С-Петербург, 2006; XIII Международном совещании и VI Школе по эволюционной физиологии. С-Петербург, 2006; XX Съезд физиологического общества им. И.П.Павлова. Москва, 2007; 19-й конференции «Современные проблемы физиологии человека и животных». Душанбе, 2007; Межинститутской конференции молодых ученых, посвященной 100-летию академика В.Н.Черниговского «Механизмы регуляции и взаимодействия физиологических систем организма человека и животных в процессах приспособления к условиям среды». С-Петербург, 2007.

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания общих положений методики, 3 глав, в которых изложены описания конкретных методических приемов, результаты исследований и их обсуждение, заключения, выводов и списка литературы, содержащего 108 источников, из них 40 отечественных. Содержание диссертации изложено на 132 страницах и включает 16 рисунков и 4 таблицы.

Публикации

По материалам диссертации опубликовано 5 статей и 11 тезисов.

МЕТОДИКА (общие положения)

Исследования проводились на представителях секции широконосых приматов – двух половозрелых самцах бурых капуцинов (*Cebus apella*) и представителях секции узконосых приматов – трех половозрелых самках макак-резусов (*Macaca mulatta*). До проведения настоящей работы все животные были обучены пищедобывательным реакциям, переходу в экспериментальную камеру, а также распознаванию различных зрительных сигналов. Эксперименты проводились в условиях свободного поведения: использовалась специальная камера, размером 65х65х80 см., которая придвигалась вплотную к жилой клетке. В течение опыта животные могли свободно переходить из жилой клетки в камеру и обратно.

Для предъявления зрительных сигналов использовалось устройство, имеющее две выдвижные кормушки, над которыми располагались окошки. В качестве зрительных стимулов были использованы двумерные и трехмерные объекты. Двумерные сигналы помещались в окошки над кормушками. Трехмерные (объемные) сигналы помещались на верхней панели устройства, над кормушками.

Каждый опыт состоял из 10 предъявлений зрительных стимулов. Во время каждого предъявления, животные переходили из своей клетки в камеру, подходили к ее передней стенке и выдвигали кормушку под одним из демонстрируемых сигналов. Обе кормушки заряжались пищей, однако на кормушку под неподкрепляемым сигналом устанавливался фиксатор. Смена зрительных стимулов производилась с чередованием места подкрепления в случайном порядке, при этом общее число подкреплений справа и слева было сбалансировано. Если животное, в момент предъявления стимулов, пыталось выдвинуть кормушку под неподкрепляемым сигналом, данная попытка расценивалась как ошибка. Если обезьяна выдвигала кормушку под подкрепляемым сигналом, она доставала содержимое кормушки. В интервалах между предъявлениями стимулов перед животным устанавливалась заслонка.

В течение опыта экспериментатор находился непосредственно за указанным выше прибором, осуществляя предъявления. Для того чтобы исключить угадывание животным места подкрепляемого сигнала по действиям экспериментатора, последним производились дополнительные движения. Эксперименты проводились ежедневно, в первой половине дня (11 часов утра), до кормления животных. В работе было использовано пищевое подкрепление - смесь из фруктов, семечек и моркови.

Для обучения животных в представленной работе использовался метод дифференцирования, а также модификации метода «выбор по образцу». Так, во второй части работы был использован классический вариант выбора по образцу, а в третьей части – символичный (или знаковый). Предъявление сигналов было одновременным, как в случае дифференцирования, так и в случае выбора по образцу. Также, в обоих случаях выбор стимулов был

альтернативным. С целью изучения способности низших обезьян к обобщению зрительных стимулов по признаку «величина» или «количество», их обучение проводилось в режиме систематического варьирования второстепенных параметров стимулов. Результаты экспериментов оценивались в средних значениях правильных решений от количества предъявлений, потребовавшихся для обучения. Для выявления достоверных различий использовались U-критерий Манна-Уитни, а также критерий Уилкоксона в программе “STATISTICA” (версия 6.0).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

1. Исследование когнитивной деятельности при распознавании зрительных стимулов по величине

Способность обобщать зрительные стимулы по признаку «величина» была выявлена у различных видов животных (Протопопов, 1950; Фирсов, 1973; Rumbaugh et al., 1987; Boysen et al., 1996), при этом отмечается, что у животных, стоящих на разных ступенях эволюционного развития, уровни обобщения и абстрагирования разные. В представленной работе для выявления степени отвлеченности выделяемого признака у исследуемых видов обезьян менялись такие параметры стимулов, как цвет и объемность. Обучение животных выделению признака «величина» проводилось посредством выработки дифференцировочных условных рефлексов. Было проведено две серии экспериментов с использованием плоскостных и объемных сигналов, а также два проверочных теста. С заданиями первой серии (дифференцирование по величине пар квадратов красного, желтого и зеленого цвета) все животные справились успешно: на каждую пару сигналов всем обезьянам потребовалось по 3 опыта (по 10 предъявлений каждый). Во второй серии экспериментов при обучении дифференцированию по величине трехмерных стимулов – пар кубов красного, желтого и зеленого цвета капуцинам и макакам потребовалось по 90 предъявлений (3 опыта по 10 предъявлений на каждую пару определенного цвета). В таблице 1 представлены средние значения правильных решений от общего количества предъявлений, потребовавшихся животным для достижения критерия обученности.

Результаты проведенных экспериментов показали, что для макаки №1 дифференцирование по величине двумерных стимулов оказалось сложнее, чем дифференцирование трехмерных стимулов (критерий Манн-Уитни, $U=3$, $p=0.0015$), а для макаки №2 – наоборот, вторая серия оказалась сложнее первой ($U=15$, $p=0.04$). С проверочными тестами все животные справились успешно. Первый тест состоял из 12 предъявлений уже известных обезьянам пар стимулов (сигналы каждого цвета повторялись по 4 раза в случайном порядке). Все животные прошли данный тест без ошибок, из 12 предъявлений - 12 правильных ответов. Таким образом, результаты данного

теста показали, что макаки и капуцины с одинаковой успешностью дифференцируют по величине сигналы красного, желтого и зеленого цвета.

Второй тест также состоял из пар стимулов, где меньший от предыдущей пары становился больше по площади относительно ко второму, добавленному сигналу. Здесь, также как и в предыдущем варианте, сигналы каждого цвета повторялись по 4 раза в случайном порядке. На 12 предъявлений стимулов все обезьяны дали 12 правильных ответов. Таким образом, результаты второго теста, когда животным предъявляли новые пары стимулов, где ранее меньший сигнал теперь был большим, показывают, что макаки и капуцины способны выделять признак «больше по величине» независимо от конкретной площади предъявляемых им стимулов.

Таблица 1. Средние значения правильных решений \pm ошибка среднего (в %) при обучении животных дифференцированию по величине плоскостных и объемных сигналов

Подопытные животные	1-я серия	2-я серия
Капуцин №1	94.2 \pm 2.0	92.5 \pm 2.1
Капуцин №2	90.0 \pm 4.1	91.2 \pm 3.4
Макака №1	80.0 \pm 3.1*	90.0 \pm 2.1
Макака №2	97.5 \pm 2.2	90.0 \pm 2.1*
Макака №3	90.0 \pm 3.1	91.2 \pm 3.4

Примечание: *- достоверные отличия при $p < 0.05$ (пояснения в тексте)

Как отмечалось ранее, в данной работе при обучении низших обезьян дифференцированию зрительных стимулов по величине, изменялись такие параметры стимулов, как цвет и объемность (двумерные и трехмерные). Согласно полученным результатам, все животные достигали уровня обученности в течение первых трех опытов. Переход к трехмерным сигналам почти у всех животных вызвал некоторые трудности, однако при их обучении выбору большего из пары кубов определенного цвета не потребовалось больше 30 предъявлений для каждой пары. Несмотря на достоверные отличия между долями правильных решений в первой и второй сериях опытов у макак №1 и №2, следует отметить, что они были достаточно высоки, чтобы свидетельствовать о том, что тест на перенос (двумерные - трехмерные стимулы) эти животные прошли успешно.

Проведенные эксперименты показали, что макаки-резусы и бурые капуцины способны выбирать больший из пары объектов, игнорируя такие их параметры, как цвет и объемность. Полученные данные могут указывать на наличие у низших обезьян способности устанавливать аналогию между различными объектами, обобщая их по признаку величины.

2. Исследование распознавания счетных множеств

Арифметические способности были выявлены у достаточно широкого круга позвоночных – саламандр (Uller et al., 2003), крыс (Capaldi, Miller, 1988), различных видов птиц (Pepperberg, 1994; Roberts et al., 2000; Emmerton, 1998), дельфинов (Jaakkola et al., 2005), а также низших (Brannon, Terrace, 2000; Washburn, Rumbaugh, 1991) и высших (Beran, Beran 2004; Hanus, Call, 2007) обезьян. Согласно мнению Келера, животные способны к количественной оценке объектов в следующих формах: 1) относительные количественные оценки множеств разной природы по признаку «больше», «меньше»; 2) узнавание множеств, содержащих определенное число элементов; 3) «истинный счет» с помощью символов-числительных – одно из проявлений вербального абстрактно-логического мышления, в чистом виде доступного только человеку (Зорина, Полетаева, 2001). Однако следует отметить, что в приведенных выше литературных данных речь в основном идет об относительной количественной оценке множеств. Большинство авторов при обучении животных использовали метод дифференцирования, подкрепляя выбор сигнала, содержащего большее число элементов. В данной работе для исследования числовых представлений низших обезьян использовался классический вариант метода «выбор по образцу», где в течение каждого опыта в случайном порядке подкреплялся как сигнал, содержащий большее число элементов, так и сигнал, содержащий меньшее число.

2.1. Распознавание множеств в виде плоскостных и объемных геометрических фигур.

В первом разделе исследований участвовали два капуцина и две макаки. В качестве зрительных стимулов использовались изображения квадратов красного, желтого и зеленого цвета в количестве от 1 до 9, а также цилиндры аналогичных цветов и количества. Были проведены три серии экспериментов и проверочные тесты. Зрительные стимулы предъявлялись животным в следующих числовых комбинациях: 1-2; 2-3; 3-4; 4-5; 5-6; 6-7; 7-8; 8-9 (по несколько опытов из 10 предъявлений на каждую комбинацию). В первой серии опытов в качестве образца и сигналов для выбора использовались изображения квадратов. Предъявление зрительных стимулов проводилось со сменой места подкрепления в случайном порядке и с чередованием образца, т.е., в течение одного опыта подкреплялся как сигнал с большим количеством квадратов, так и сигнал с меньшим их количеством. Таким образом, в течение 10 предъявлений оба стимула имели одинаковое суммарное количество подкреплений в одной и другой кормушке. Сначала животным предъявляли пару стимулов красного цвета с изображением одного и двух квадратов. При достижении критерия обученности (80% от 3 опытов по 10 предъявлений подряд) животным предъявляли ту же комбинацию, только желтого цвета. После этого животным предъявляли

один и два квадрата зеленого цвета до достижения высокого уровня правильного выбора. Далее предъявляли стимулы красного цвета в количественной комбинации 2 и 3. После достижения уровня обученности предъявляли ту же комбинацию, только желтого цвета. Затем предъявляли комбинацию зеленого цвета. Обучение следующим количественным комбинациям проводилось аналогичным способом, с той же последовательностью предъявления. Таким образом, было проведено 8 задач, где каждая количественная комбинация повторялась по три раза – в виде сигналов красного, желтого и зеленого цвета.

Во второй серии опытов в качестве образца были использованы трехмерные объекты - цилиндры в количестве от 1 до 9, которые помещались группой посередине, на верхней панели прибора. Следует отметить, что при каждом предъявлении цилиндры располагались на панели прибора по-разному, чтобы исключить выработку у животных реакции на определенную форму. Сигналами для выбора служили те же карточки с изображением квадратов в количестве от 1 до 9. Обучение животных проводилось по той же схеме, что и в первой серии. В третьей серии опытов образцом послужили карточки с изображением квадратов, а сигналами для выбора - цилиндры, которые располагались группами на верхней панели прибора, над кормушками. Таким образом, во второй и третьей сериях экспериментов обезьяны сличали по количеству сигналы, одинаковые по цвету, но имеющие разную форму и пространственные характеристики (двумерные и трехмерные стимулы).

Для выявления значения формы и цвета стимулов при выделении животными их количественного признака были проведены три теста (по 30 предъявлений каждый) с использованием в качестве образца изображений красных ягод малины, а в качестве сигналов для выбора – изображений квадратов красного, желтого и зеленого цвета в количественном сочетании «4-5». В первом варианте теста обезьянам нужно было сопоставить по количеству сигналы, разные по форме и одинаковые по цвету (красные ягоды малины и красные квадраты). В двух других вариантах теста обезьяны сличали по количеству стимулы, разные по форме и цвету (красные ягоды – желтые и зеленые квадраты). При тестировании животных, как и при обучении, смена сигналов и образцов производилась в случайном порядке, в течение 30 предъявлений теста подкреплялся как сигнал большего количества, так и меньшего. Обучение животных проводилось до достижения критерия обученности – не менее 80% правильных решений в 3 опытах по 10 предъявлений подряд. В первой серии экспериментов (распознавание двумерных стимулов красного, желтого и зеленого цвета) для обучения животных потребовалось по 90 предъявлений на каждую задачу. С количественной комбинацией «8-9» макаки не справились: при предъявлении им стимулов, содержащих 9 элементов (квадратов) у животных наблюдались невротические реакции и отказ от опыта. У капуцинов при обучении данной комбинации происходило снижение уровня правильных ответов. В процессе обучения доля правильных решений у обоих капуцинов и макаки №2

возрастала, однако при распознавании множеств, содержащих 7, 8 и 9 элементов, количество правильных ответов у животных снизилось (табл. 2.).

Таблица 2. Средние значения правильных решений \pm ошибка среднего (%) от количества предъявлений, потребовавшихся для обучения каждой числовой комбинации

1-я серия								
животные	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9
капуцин 1	84.0 \pm 5.1*	93.0 \pm 3.8	95.0 \pm 2.5	95.7 \pm 2.5	95.5 \pm 2.1	92.5 \pm 3.8	91.2 \pm 4.1	90.0 \pm 4.1
капуцин 2	88.0 \pm 5.1	91.0 \pm 4.1	94.2 \pm 3.8	94.2 \pm 3.8	95.5 \pm 3.5	91.2 \pm 4.7	92.5 \pm 4.1	85.7 \pm 5.1*
макака 1	93.0 \pm 3.8	92.2 \pm 4.1	87.0 \pm 4.1	88.5 \pm 4.8	92.2 \pm 3.8	92.5 \pm 3.8	87.5 \pm 4.1	-
макака 2	86.0 \pm 4.6*	88.0 \pm 5.1	90.0 \pm 4.1	91.4 \pm 4.3	94.4 \pm 3.1	91.2 \pm 4.7	90.0 \pm 4.1	-
2-я серия								
капуцин 1	84.0 \pm 5.1*	92.2 \pm 4.1	94.0 \pm 3.8	94.2 \pm 3.8	94.5 \pm 3.1	93.0 \pm 3.5	91.5 \pm 4.1	88.2 \pm 5.1
капуцин 2	84.2 \pm 5.1*	92.0 \pm 4.1	93.5 \pm 3.2	93.7 \pm 3.2	94.2 \pm 3.1	93.0 \pm 3.5	91.3 \pm 4.1	88.0 \pm 5.1
макака 1	88.0 \pm 5.1	90.2 \pm 4.1	92.5 \pm 3.8	92.7 \pm 3.5	93.0 \pm 3.5	92.5 \pm 3.8	90.0 \pm 4.1	-
макака 2	88.2 \pm 4.8	90.0 \pm 4.1	90.0 \pm 4.1	92.2 \pm 4.1	92.7 \pm 3.8	92.0 \pm 4.1	88.0 \pm 5.1	-
3-я серия								
капуцин 1	87.0 \pm 4.1*	93.0 \pm 3.5	93.7 \pm 2.8	94.5 \pm 3.1	94.5 \pm 3.1	94.2 \pm 3.0	93.0 \pm 3.5	90.2 \pm 4.1
капуцин 2	90.0 \pm 4.1	93.0 \pm 3.5	93.7 \pm 2.8	94.2 \pm 3.8	94.5 \pm 3.1	94.5 \pm 3.1	93.0 \pm 3.5	90.2 \pm 4.1
макака 1	90.0 \pm 4.1	92.5 \pm 4.0	93.0 \pm 3.5	93.2 \pm 3.5	93.5 \pm 3.5	93.0 \pm 3.5	92.4 \pm 4.1	-
макака 2	90.0 \pm 4.1	92.0 \pm 3.1	92.5 \pm 3.8	93.0 \pm 3.5	93.5 \pm 3.5	93.5 \pm 3.5	92.0 \pm 4.1	-

Примечание: *- достоверные отличия при $p < 0.05$ (пояснения в тексте)

Как видно на табл. 2, у обоих капуцинов и макаки №2 происходило постепенное обучение при переходе от одной количественной комбинации к другой. Так, у капуцина №1, доля правильных решений при обучении комбинации «1-2» достоверно ниже (Критерий Уилкоксона $Z=2.51$ при $p < 0.05$), чем при обучении комбинациям «3-4», «4-5» и «5-6». Наиболее сложной для капуцина №2 оказалась комбинация «8-9»: доля правильных решений здесь достоверно ниже ($Z=2.52$ при $p < 0.05$), чем при дифференцировании комбинаций «3-4», «4-5» и «5-6». У макаки № 2 доля правильных решений при обучении количественной комбинации «1-2» была достоверно ниже ($Z=2.02$ при $p < 0.05$), чем при обучении комбинации «5-6».

Использование трехмерных стимулов в эксперименте сначала вызвало у обезьян некоторые трудности: доля правильных ответов при обучении комбинации «1-2» во второй серии у обоих капуцинов была достоверно ниже ($Z=2.52$ при $p<0.05$), чем при обучении комбинациям «3-4», «4-5» и «5-6». В процессе обучения числовым комбинациям во второй серии экспериментов у всех животных происходило увеличение долей правильных ответов от количества предъявлений при переходе от одной комбинации к другой. Однако при распознавании больших множеств наблюдалось снижение правильных решений (табл. 2.). В третьей серии экспериментов при сличении животными двумерного образца с трехмерными сигналами не произошло снижения уровня правильных реакций.

Таблица 3. Тестирование животных на распознавание множеств разной формы и цвета, содержащих 4 и 5 элементов

Количество предъявлений	Капуцин №1	Капуцин №2	Макака №1	Макака №2
Средние значения правильных решений ± ошибка среднего(%)				
Образец – ягоды малины, сигналы – красные квадраты				
30	96.0±1.4	95.0±2.8	92.0±4.0	92.0±4.0
Образец – ягоды малины, сигналы – желтые квадраты				
30	97.2±1.3	97.0±1.3	96.6±1.5	95.0±2.8
Образец – ягоды малины, сигналы – зеленые квадраты				
30	97.0±1.3	97.0±1.3	96.6±1.5	95.0±2.8

Из приведенных результатов по обучающим сериям видно, что предлагаемые животным задачи не вызвали у них значительных трудностей: высокие доли правильных решений регистрировались у обезьян уже в течение первых 30 предъявлений. Результаты тестирования представлены в таблице 3.

2.2. Сличение по количеству множеств в виде изображений и муляжей натуральных объектов (ягод)

Программа обучения, как и в предыдущем разделе, была разработана таким образом, чтобы обратить внимание животных в первую очередь на количественный признак стимулов, впоследствии усложняя задачи, путем изменения неколичественных признаков предъявляемых зрительных сигналов, таких как объемность, цвет и степени сходства с натуральными объектами. Во втором разделе исследований участвовали три макаки один капуцин. Было проведено две серии экспериментов и три проверочных теста. Обучение животных проводилось по той же схеме, что и в предыдущем

разделе. В первой серии для образца и выбора использовались изображения красных вишен от 1 до 8. Во второй серии опытов в качестве образца использовались муляжи вишен, а в качестве сигналов для выбора – карточки с их изображениями. Таким образом, в первой серии экспериментов сигналы были схожи с образцом по цвету, размеру, форме и объемности, а во второй серии сигналы отличались от образца по объемности. Обучение животных проводилось до достижения критерия – не менее 80% правильных ответов в 3 опытах по 10 предъявлений подряд.

После завершения второй серии экспериментов были проведены тесты с использованием изображений желтых вишен на примере количественной комбинации «6-7». При проведении первого теста, в течение одного опыта, животным предъявляли в качестве образца изображения красных ягод, а в качестве сигналов для выбора – изображения желтых ягод. Во втором тесте наоборот: образец – желтые ягоды, а сигналы для выбора – красные ягоды. Для третьего теста в качестве образца использовали трехмерные стимулы красные муляжи вишен, а в качестве сигналов для выбора использовали изображения желтых ягод. Смена сигналов и образцов проводилась также как и при обучении. Таким образом, в первых двух тестах зрительные стимулы различались по цвету и местоположению (образец – сигналы), а в последнем варианте они отличались по цвету и объемности.

Таблица 4. Средние значения правильных решений \pm ошибка среднего (%) от общего количества предъявлений, потребовавшихся для обучения

1-я серия							
макака 1	88.5 \pm 5.1	92.2 \pm 4.1	94.0 \pm 3.8	94.2 \pm 3.8	93.7 \pm 3.5	93.0 \pm 3.5	91.5 \pm 4.1
макака 2	90.0 \pm 4.1	92.0 \pm 4.1	93.5 \pm 3.5	93.5 \pm 3.5	94.2 \pm 3.8	92.2 \pm 4.1	90.0 \pm 4.1
макака 3	88.0 \pm 5.1	90.2 \pm 4.1	92.5 \pm 4.1	92.5 \pm 4.1	93.0 \pm 3.5	92.5 \pm 4.1	90.0 \pm 4.1
капуцин	92.0 \pm 4.1	92.2 \pm 4.1	94.5 \pm 3.8	95.0 \pm 2.4	95.3 \pm 2.4	94.0 \pm 3.8	92.0 \pm 4.1
2-я серия							
макака 1	90.0 \pm 4.1	92.2 \pm 4.1	94.0 \pm 3.8	94.5 \pm 3.2	93.4 \pm 3.5	93.0 \pm 3.5	91.5 \pm 4.1
макака 2	92.2 \pm 4.1	94.0 \pm 3.8	94.0 \pm 3.8	95.2 \pm 2.4	95.2 \pm 2.4	93.0 \pm 3.5	92.0 \pm 4.1
макака 3	88.0 \pm 5.1	90.0 \pm 4.1	92.0 \pm 4.1	94.4 \pm 3.5	95.0 \pm 2.4	94.0 \pm 3.5	93.0 \pm 3.5
капуцин	94.5 \pm 3.4	95.0 \pm 2.4	95.0 \pm 2.4	95.4 \pm 2.1	94.0 \pm 3.8	94.0 \pm 3.8	93.5 \pm 3.5

Как видно из результатов, представленных в таблице 4, все животные успешно справились с предложенными им заданиями. В процессе обучения доля правильных решений у обезьян возрастала, однако при распознавании

множеств состоящих из 7 и 8 элементов она снижалась. Для обучения каждой количественной комбинации в каждой серии всем животным потребовалось по 30 предъявлений. В таблице 5 приведены результаты тестирования животных. В целом обезьяны хорошо справились со всеми тестами, однако наблюдались незначительные индивидуальные отличия (макака №2 и №3) в тесте, где сигналы отличались от образца по цвету и объемности.

Таблица 5. Тестирование животных на распознавание множеств, состоящих из 6-ти и 7-ми элементов

Количество предъявлений	Макака №1	Макака №2	Макака №3	Капуцин
Средние значения правильных решений ± ошибка среднего (%)				
Образец – двумерные красные ягоды, выбор – двумерные желтые ягоды				
30	94.5±3.0	94.2±3.0	93.0±3.8	95.0±2.1
Образец – двумерные желтые ягоды, выбор – двумерные красные ягоды				
30	94.2±3.0	94.2±3.0	93.0±3.8	95.2±2.1
Образец – трехмерные красные ягоды, выбор – двумерные желтые ягоды				
30	94.2±3.0	93.0±3.8	92.2±3.7	95.0±2.1

Возвращаясь к предложенным Келлером формам количественной оценки, следует отметить, что в представленной работе результаты первых серий экспериментов где в качестве зрительных стимулов использовались изображения квадратов и изображения вишен для образца и выбора позволяют предполагать, что обезьяны при обучении в этих сериях, производили относительную количественную оценку распознаваемых ими множеств, поскольку в этих сериях число элементов в сравниваемых множествах непосредственно связано с занимаемой ими площадью или плотностью их расположения. Соответственно, в таком случае оценка множеств может происходить не по числу элементов, а по суммарной площади. Однако, в сериях, где животным приходилось сравнивать по количеству квадраты (плоскостные сигналы) с цилиндрами (объемные сигналы), производить относительную оценку было затруднительно, поскольку каждый цилиндр был больше по размеру, чем квадрат и, следовательно, цилиндры, даже в небольших количествах, занимали больше пространства, чем квадраты.

Таким образом, результаты обучающих серий экспериментов, где животным необходимо было сравнивать двумерные сигналы с трехмерными а также результаты тестирования позволяют утверждать, что макаки и капуцины способны сопоставлять множества объектов, имеющие разные пространственные характеристики, разный цвет и разную форму, и предполагать, что в указанных выше сериях опытов и при тестировании

происходило распознавание определенного числа элементов. Несмотря на возможные различия в оценке множеств животными в разных сериях, результаты всех обучающих серий экспериментов демонстрируют *эффект абсолютной величины числа*: с увеличением количества элементов во множестве у всех обезьян происходило снижение уровня правильных решений.

3. Исследование способности низших обезьян к элементам символизации

В данном случае под термином «символизация» имеется в виду способность обезьян к установлению соответствия между исходно индифферентными знаками (арабскими цифрами) и множествами, содержащими различное число элементов. Галлистел и Гелман (Gelman, Gallistel, 1978) выделили три критерия, которые нужно учитывать при оценке способности животных к символизации: 1) *соответствие* «один к одному» - каждому пересчитываемому элементу должен соответствовать особый символ; 2) *ординальность* (упорядоченность) – символы должны в стабильном порядке соответствовать пересчитываемым элементам; 3) *кардинальность* - символ, соответствующий последнему элементу, должен описывать общее число элементов во множестве.

Результаты экспериментов на человекообразных приматах свидетельствуют о том, что они способны усваивать символы (Ferster, 1964; Matsuzawa, 1985) и оперировать ими – выполнять операцию, аналогичную сложению (Boysen, 1993). В представленной работе для обучения животных помимо классического варианта выбора по образцу был использован вариант *символьного* выбора по образцу, при котором образец не имеет внешнего сходства с сигналами для выбора. Первая серия экспериментов, где в качестве образца и сигналов для выбора были использованы изображения арабских цифр, оказалась для обезьян самой простой (таб. 6.). Для обучения каждой числовой комбинации в первой серии каждому животному потребовалось по 30 предъявлений.

Во второй серии экспериментов сигналы для выбора, предъявляемые обезьянам содержали помимо цифр соответствующее количество кружков. Количество предъявлений при обучении животных в этой серии не возросло и составило по 30 предъявлений на каждую числовую комбинацию для каждого животного. В третьей серии экспериментов животных обучали установлению тождества между арабскими цифрами и кружками в количестве от 1 до 5. Данная серия оказалась для животных наиболее трудной: количество предъявлений, требующихся для достижения критерия обученности (80%) каждой числовой комбинации увеличилось для каждой обезьяны до 50.

Суммарные доли правильных решений при обучении всем числовым комбинациям у животных также снизились (таб. 6.). В процессе обучения

числовым комбинациям в третьей серии у обезьян наблюдалось возрастание уровня правильных ответов при переходе от одной числовой комбинации к другой. Так, суммарная доля правильных выборов животных при обучении комбинации «4-5» достоверно выше (критерий Уилкоксона $Z=2.02$ при $p<0.05$), чем при обучении комбинации «1-2». В четвертой серии экспериментов производилась перемена местоположения зрительных стимулов: животных обучали выбирать цифры, соответствующие кружкам. Как видно из результатов, представленных в таблице, суммарные доли правильных решений при обучении обезьян каждой числовой комбинации в этой серии возросли. Количество предъявлений в этой серии для каждого животного снизилось до 30 на каждую числовую комбинацию.

В пятой серии экспериментов для обучения обезьян в качестве образцов были использованы трехмерные стимулы - муляжи вишен (от 1 до 5), которые располагались группой на верхней панели прибора. В качестве сигналов для выбора предъявлялись изображения арабских цифр. Использование для образца трехмерных сигналов не привело к снижению долей правильных решений при обучении животных числовым комбинациям в этой серии. Здесь, для обучения каждой комбинации, каждому животному потребовалось по 30 предъявлений.

Как видно из результатов, представленных в таблице, обезьяны успешно справились с заданиями этой серии. В шестой серии экспериментов при обучении животных в качестве образца были использованы объемные арабские цифры (от 1 до 5) красного, желтого и зеленого цвета, а в качестве сигналов для выбора – кружки соответствующего количества. При обучении каждой числовой комбинации определенного цвета обезьянам потребовалось по 30 предъявлений. Суммарные доли правильных решений у животных в этой серии также были высоки. Согласно результатам, представленным в таблице 6, третья серия экспериментов оказалась для обезьян наиболее трудной. Анализ результатов первых 30 предъявлений у каждой обезьяны при обучении каждой числовой комбинации во всех 6 сериях экспериментов выявил следующие отличия.

Суммарная доля правильных решений от первых 3 опытов по 10 предъявлений в каждом при обучении животных числовой комбинации «1-2» в третьей серии была достоверно ниже ($Z=2.66$ при $p<0.05$), чем в остальных обучающих сериях. Аналогичная доля правильных выборов при обучении животных комбинации «2-3» в третьей серии также была достоверно ниже ($Z=2.52$ при $p<0.05$), чем в других 5 сериях. Суммарная доля правильных решений от первых 30 предъявлений при обучении животных числовой комбинации «3-4» также была достоверно ниже ($Z=2.31$ при $p<0.05$), чем в остальных сериях. Результаты обучения обезьян комбинации «4-5» в третьей серии достоверно не отличались ($Z=0.67$ при $p<0.05$) от результатов обучения этой комбинации в других сериях экспериментов.

Таблица 6. Суммарные значения правильных решений \pm ошибка среднего(%) от общего количества предъявлений в первых трех опытах при обучении животных числовым комбинациям 1-2; 2-3; 3-4; 4-5

Серии опытов	Числовые комбинации			
	1-2	2-3	3-4	4-5
1.	92.2 \pm 2.1	92.2 \pm 2.1	92.5 \pm 2.1	92.2 \pm 2.1
2.	92.2 \pm 2.1	92.5 \pm 2.1	92.5 \pm 2.1	92.2 \pm 2.1
3.	85.8 \pm 2.2**	86.0 \pm 3.2**	87.2 \pm 3.1**	91.6 \pm 1.7*
4.	91.0 \pm 1.8	91.0 \pm 1.8	91.3 \pm 2.6	91.6 \pm 1.7
5.	92.0 \pm 2.6	92.0 \pm 2.6	92.3 \pm 2.6	92.5 \pm 2.1
6.	92.3 \pm 2.1	92.5 \pm 2.1	92.3 \pm 2.6	92.2 \pm 2.1

Примечание. Одной звездочкой обозначено достоверное различие между значениями правильных решений при обучении животных числовым комбинациям «1-2» и «4-5» ($p < 0.05$). Двумя звездочками обозначены достоверные различия между средними значениями правильных решений при обучении животных соответствующим комбинациям в третьей серии и в остальных сериях ($p < 0.05$).

Выявленные достоверные отличия могут свидетельствовать о том, что при распознавании стимулов в первых двух сериях экспериментов животные руководствовались общими элементами – арабскими цифрами. Как видно из результатов, представленных в таблице 6, в третьей серии экспериментов наблюдалось существенное снижение уровня правильных ответов, и постепенное обучение животных сопоставлению символов с множествами происходило при переходе от одной числовой комбинации к другой. Далее были проведены проверочные тесты с использованием в качестве образца изображений арабских цифр, а в качестве сигналов для выбора - множеств, содержащих от 1 до 5 элементов. В первом тесте сигналы для выбора представляли собой множества, элементы которых были одинаковой формы, цвета и величины, во втором тесте элементы множеств также совпадали по форме и цвету, но различались по величине. В третьем тесте сигналы для выбора представляли собой множества, элементы которых отличались не только по размеру, но и по форме. Полученные данные свидетельствуют о том, что животные в целом успешно перенесли усвоенное в процессе обучения правило выбора на новые стимулы. Однако следует отметить, что общий уровень правильных ответов снижался при увеличении степени варьирования неколичественных признаков элементов в составе множеств.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные экспериментальные данные позволяют расширить представление о становлении и развитии таких важных элементов мышления, как способность к обобщению и абстрагированию. В представленной работе исследовались такие формы довербального мышления животных, как способность к дифференцированию различных стимулов по величине и обобщению по признаку «больше», распознавание множеств, установление соответствия между множествами и арабскими цифрами. Результаты первой части исследований показали, что у макак-резусов и бурых капуцинов в процессе обучения формируется правило выбора «больше по величине» независимо от таких параметров стимулов, как цвет и объемность.

Вторая часть наших исследований была посвящена изучению числовых представлений низших обезьян. В нашей работе обезьяны сравнивали между собой как множества, состоящие из элементов, имеющих одинаковую форму, цвет, величину, пространственные характеристики, так и множества с варьируемыми признаками составляющих их элементов. Таким образом, полученные нами экспериментальные данные позволяют предполагать, что низшие обезьяны способны производить не только относительную количественную оценку множеств, но и узнавать определенное число элементов. Вместе с тем следует отметить, что в нашей работе, как и в экспериментах других авторов (Beran, 2008; Brannon, 2006) в процессе обучения животных наблюдался эффект абсолютной величины числа: при увеличении количества элементов во множествах происходило снижение уровня правильных ответов.

Заключительным этапом работы стало исследование способности низших обезьян к символизации. Ранее было показано, что шимпанзе способны устанавливать тождество между цифрами и множествами, выполнять операцию, аналогичную сложению, а также выполнять число действий, соответствующих определенной цифре. Проведенные нами эксперименты показали, что макаки-резусы и бурые капуцины способны устанавливать соответствие между арабскими цифрами и множествами, содержащими от 1 до 5 плоских и объемных элементов разной формы и величины. Таким образом, полученные результаты могут свидетельствовать о том, что, в отличие от высокоразвитой функции символизации у человекообразных приматов, низшим обезьянам доступен один из приемов символизации, как проявление высокого уровня развития довербального мышления.

ВЫВОДЫ

1. Макаки-резусы и бурые капуцины способны различать по величине зрительные стимулы независимо от их цвета и объемности при дифференцировании пар изображений красных, желтых и зеленых квадратов, а также пар кубов аналогичной окраски.
2. Посредством метода «выбор по образцу» при использовании двумерных и трехмерных зрительных стимулов, содержащих от 1 до 9 элементов (геометрические фигуры разного цвета и формы и натуральные объекты), у макак-резусов и бурых капуцинов удалось выявить способность к сличению множеств по количеству;
3. В процессе обучения и при тестировании обезьян была выявлена их способность сопоставлять по количеству как плоскостные стимулы, имеющие одинаковые параметры (форма, цвет), так и стимулы, различные по своим пространственным характеристикам, форме и цвету.
4. У всех подопытных животных при распознавании зрительных стимулов была выявлена тенденция к снижению уровня правильных ответов при увеличении числа элементов во множествах. Бурые капуцины обучились различать множества, содержащие от 1 до 9 геометрических фигур, а макаки-резусы – множества, содержащие от 1 до 8 фигур.
5. Низшие обезьяны, бурые капуцины и макаки-резусы, способны устанавливать соответствие между исходно индифферентными знаками - арабскими цифрами и множествами разного типа, содержащими от 1 до 5 элементов, различающихся по форме, цвету и величине.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. *Малюкова И.В., Черникова Н.А.* Исследование способности к распознаванию сложных зрительных образов у приматов // Матер. V российской конф. молодых ученых по медико-биологическим проблемам, СПб, 2002. С. 155-156.
2. *Черникова Н.А., Малюкова И.В.* Сравнительно-физиологические особенности формирования сложных форм поведения у низших обезьян // Матер. V российской конф. молодых ученых по медико-биологическим проблемам, СПб, 2002. С. 264-265.
3. *Черникова Н.А.* Исследование способности к дифференцированию двумерных и трехмерных зрительных стимулов разной величины у низших обезьян // Матер. VI российской конф. молодых ученых по медико-биологическим проблемам. СПб. 2004. С.324.
4. *Черникова Н.А.* Особенности распознавания зрительных стимулов разного количества у низших обезьян // Матер. VI российской конф. молодых ученых по медико-биологическим проблемам. СПб. 2004. С.323.
5. *Черникова Н.А., Малюкова И.В.* Исследование способности к дифференцированию и идентификации счетных множеств у низших обезьян // Ж. Вестник молодых ученых (физиология и медицина). СПб. 2005. С. 134.

6. Черникова Н.А. Особенности формирования количественных представлений зрительных стимулов у низших приматов // Матер. IX Всероссийской медико-биологической конференции молодых ученых "Человек и его здоровье", СПб. 2006. С. 379-380.
7. Малюкова И.В., Сикетин В.А., Уварова И.А., Черникова Н.А. Эволюционные аспекты интеллектуальной деятельности приматов // Тезисы докладов и лекций XIII Международного совещания и VI школы по эволюционной физиологии. СПб. 2006. С. 136-137.
8. Малюкова И.В., Черникова Н.А., Сикетин В.А. Особенности распознавания и сопоставления по величине двумерных изображений и трехмерных объектов разного цвета у низших обезьян // Ж. эвол. биохим. и физиол. 2006. Т.42. № 3. С. 258-262.
9. Малюкова И.В., Черникова Н.А., Сикетин В.А. Исследование интеллектуальной деятельности при распознавании счетных множеств двумерных и трехмерных стимулов разного цвета у низших обезьян // Ж. эвол. биохим. и физиол. 2006. Т.42. №5. С. 491-499.
10. Малюкова И.В., Уварова И.А., Черникова Н.А., Молотова Н.Г. Развитие интеллектуальной деятельности приматов // Матер. XX Съезда физиол. общества им. И.П.Павлова. М. 2007. С. 322.
11. Малюкова И.В., Уварова И.А., Черникова Н.А., Молотова Н.Г. Эволюционные закономерности развития интеллектуальной деятельности приматов // Матер. 19-й конф. «Современные проблемы физиологии и морфологии человека и животных». Д. 2007. С. 126.
12. Черникова Н.А. Когнитивная деятельность низших обезьян в процессе распознавания двумерных и трехмерных зрительных стимулов разного количества // Матер. конф. «Механизмы регуляции и взаимодействия физиологических систем организма человека и животных в процессах приспособления к условиям среды». СПб. 2007. С. 82.
13. Малюкова И.В., Черникова Н.А. Сложные формы поведения у низших обезьян в процессе выделения количественных признаков зрительных стимулов // Ж. эвол. биохим. и физиол. 2008. Т. 44. № 4. С. 430-434.
14. Черникова Н.А., Малюкова И.В., Молотова Н.Г. Интеллектуальная деятельность при формировании количественных представлений у низших и высших обезьян // Ж. эвол. биохим. и физиол. 2008. Т. 44. № 3. С. 230-233.
15. Черникова Н.А., Малюкова И.В., Федорова Е.С. Когнитивная деятельность низших обезьян в процессе распознавания зрительных стимулов // Матер. Всеросс. Конф. «Научное наследие академика Л.А.Орбели. Структурные и функциональные основы эволюции функций, физиология экстремальных состояний.» СПб. 2008. С. 181.
16. Малюкова И.В., Черникова Н.А. Исследование способности к распознаванию сложных зрительных стимулов разного количества у низших обезьян // Ж. эвол. биохим. и физиол. 2009. Т. 45. № 1. С. 106-108.