

На правах рукописи



Багоцкая Мария Сергеевна

Решение протоорудийных задач врановыми птицами

03.03.01 - физиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва, 2010

Работа выполнена в лаборатории физиологии и генетики поведения кафедры высшей нервной деятельности Биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Научный руководитель: доктор биологических наук
Зорина Зоя Александровна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Беме Ирина Рюриковна

доктор психологических наук, профессор
Филиппова Галина Григорьевна

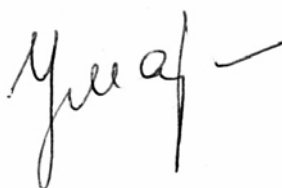
Ведущая организация: ИВНД и НФ РАН

Защита состоится «18» октября 2010 г. в 15 ч.30 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.001.93 Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Воробьевы горы, Биологический факультет МГУ, ауд. М-1

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического ф-та МГУ имени М.В. Ломоносова

Автореферат разослан «18» сентября 2010г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук



Умарова Б. А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. К настоящему времени доказано, что элементарное мышление (элементарная рассудочная деятельность) вносит заметный вклад в обеспечение адаптивности поведения многих видов животных (Келер, 1930; Ладыгина-Котс, 1955; 1965; Крушинский, 1986; Фирсов, Чиженков, 2004; Зорина и др., 2007; Koehler, 1956; Tomasello, Call, 1997; Byrne, 1998; Hurley, Nudds, 2006). Комплексное сравнительное изучение рассудочной деятельности с помощью разнообразных тестов позволяет охарактеризовать полный спектр когнитивных способностей видов с разным уровнем развития мозга и разной экологией и оценить механизмы, лежащие в основе разумного поведения.

Одно из проявлений элементарного мышления животных – способность с первых предъявлений решать задачи, в которых для достижения видимой, но недоступной приманки требуется использовать посторонний предмет в качестве орудия (Келер, 1930). Такой способностью обладают антропоиды (Рогинский, 1948; Ладыгина-Котс, 1959; Фабри, 1980; Новоселова, 2001; Филиппова, 2004) и высшие представители класса птиц, например врановые (Jones, Kamil, 1973; Powell, Kelly, 1975; Weir et al., 2002; Chappell, Kacelnik, 2004; Bird, Emery, 2009). Для широких сравнительных исследований классические орудийные задачи (требующие манипуляций палками, камнями, сооружения пирамид из ящиков и т.п.) не пригодны, поскольку манипуляционные возможности у большинства животных-неприматов ограничены (Santos et al., 2006; Tebbich et al., 2007). Поэтому для сравнительных исследований используют задачи, в которых орудие заранее соединено с приманкой. Такие задачи по своей структуре проще и для понимания, и для реализации решения (Vancatova, 1984). Далее мы будем называть их «протоорудийными»¹. Одна из распространенных задач этого типа – задача на подтягивание приманки с помощью прикрепленной к ней нити (string-pulling test). Иногда его рассматривают как модель для оценки способности животных улавливать причинно-следственные отношения (Heinrich, 1995; 2000; Werdenich, Huber, 2006). Для успешного решения более сложных вариантов протоорудийных задач требуется либо выбрать то из нескольких предложенных орудий, которое действительно связано с приманкой (Povinelli, 2000; Osthaus et al., 2005), либо правильно воспользоваться орудием, чтобы не упустить приманку, например, двигать ее в «правильную сторону», минуя «ловушку» (Helme et al., 2006a; Seed et al., 2006).

Способность добывать подвешенную на единственной нити приманку обнаружена у разных видов птиц (Обозова и др., в печати; Pepperberg, 2004; Huber, Gajdon, 2006; Taylor et al., 2010). Однако характер и вероятный механизм решения этой задачи разными видами различается. Показано, например, что мелкие певчие птицы решают эту задачу на основе имеющейся у них врожденной программы поведения, которая дополняется обучением (Seibt, Wickler, 2006).

Для того чтобы выяснить, действительно ли животное улавливает функциональную связь нити с приманкой, или решает задачу за счет более простых механизмов, применяют комплекс задач с разным взаимным расположением нескольких нитей и одной или двух приманок. Известно, что сложные задачи с несколькими нитями, для решения которых надо проследить связь определенной нити с приманкой, успешно решают многие виды обезьян (Tomasello, Call, 1997), а также некоторые крупные попугаи (Werdenich, Huber, 2006; Schuck-Paim et al., 2009), вороны (Heinrich, 1995) и новокаледонские вороны (Taylor et al., 2010b). Надо отметить, что при тестировании обезьян, а в последнее время и попугаев, часто применяют похожую задачу, но не с нитями, а с подложками, помещая корм на лежащие на плоскости прямоугольные пластинки (Hauser et al., 1999; 2002; Povinelli, 2000; de Mendonça-Furtado, Ottoni, 2008; Herrmann et al., 2008; Auersperg et al., 2009). При этом сравнивают результаты решения задач с подложками с успешностью выполнения задач с нитями в экспериментах на других животных (Whitt et al., 2009). Однако не существует данных о том,

¹ Ранее этот термин применялся для ситуаций, где «орудием» служил субстрат, например, разбивание раковин и орехов о камни, мытье батата и т.д. (Parker, Gibson, 1977).

насколько корректно подобное сравнение. Поэтому одной из задач данной работы была оценка способности врановых решать задачи, в которых для успешного добывания приманки требовалось выявить наличие разрыва в нити или подложке.

Еще один вариант протоорудийной задачи – добывание приманки из трубки с ловушкой с помощью поршня. Первоначально такую задачу использовала Е. Визальберги для исследования рассудочной деятельности обезьян (Visalberghi, Limongelli, 1994). В этой задаче требовалось вытолкнуть приманку из трубки с помощью палки, но при этом учитывать взаимное расположение приманки и ловушки. Если животное выталкивало приманку в неправильную сторону, то приманка попадала в ловушку (контейнер, прикрепленный к отверстию в дне трубки). Для сравнительных исследований используют модифицированный (протоорудийный) вариант этой задачи: в трубку помещают поршень, с помощью которого можно подтянуть приманку (Helme et al., 2006a; Helme et al., 2006b; Seed et al., 2006; Tebbich et al., 2007).

В качестве объекта для изучения протоорудийной деятельности мы выбрали представителей семейства врановых птиц, поскольку они представляют собой одну из вершин эволюционного развития этого класса. Мозг врановых характеризуется рядом признаков прогрессивного развития: высокое значение полушарного индекса Портмана (Portman, 1946), высокая плотность нейронов, максимальная численность нейроглиальных комплексов (Воронов, 2003), наиболее значительные по относительным размерам молодые отделы неопаллиума (Rehkamper et al., 2001). Врановые характеризуются большим ареалом обитания, высокой пластичностью поведения, способностью приспосабливаться к разным вариантам антропогенной трансформации среды (Константинов и др. 2007). Лабораторные эксперименты указывают на наличие у врановых высокоразвитой рассудочной деятельности (Крушинский, 1986; Зорина и др., 2007; Koehler, 1953; Heinrich, 1999). Имеются отдельные наблюдения о способности врановых к экстренному использованию и изготовлению орудий (Jones, Kamil, 1973; Powell, Kelly, 1975). У одного вида врановых - новокаледонской вороны (*Corvus moneduloides*), орудийная деятельность представляет собой компонент видоспецифического поведения. Новокаледонские вороны изготавливают несколько видов орудий для добывания насекомых из-под коры деревьев (Hunt, 1996; Hunt et al., 2001; Hunt, Gray, 2004). Они способны решать «орудийную» задачу и экстренно, в новой экспериментальной ситуации, когда отсутствует «готовая» программа решения (Taylor et al., 2010a). Кроме того, они изготавливают орудия из неприродных материалов (Weir, Kacelnik, 2006) и могут последовательно употреблять несколько орудий (Taylor et al., 2010a; Wimpenny et al., 2009).

Основным объектом нашего исследования были серые вороны (*Corvus cornix* L), рассудочную деятельность которых активно изучают в лаборатории физиологии и генетики поведения кафедры ВНД биологического факультета МГУ уже на протяжении многих десятков лет. Для них показано высокое развитие способности к решению ряда элементарных логических задач (Крушинский, 1958; 1986; Крушинский и др., 1979; Крушинский. Зорина, 1982; Зорина и др., 2007), к обобщению, вплоть до уровня формирования довербальных понятий и символизации (Зорина, Смирнова, 1994; Смирнова и др., 2002), способность к транзитивному заключению (Зорина и др., 1995; Lazareva et al., 2004) и выбору по аналогии (Zorina, Smirnova, 2005). Однако для серых ворон, так же как и для грачей и воронов, не характерно использование орудий в естественной среде обитания, а их способности к протоорудийной деятельности до настоящего времени не были изучены.

В настоящей работе мы провели комплексное исследование протоорудийной деятельности серых ворон и, кроме того, предъявили некоторые протоорудийные задачи и представителям других видов врановых: грачам и обыкновенным воронам. Птицам были предложены три типа «протоорудийных» задач, для успешного решения которых они должны были выявить связь орудия (в том числе одного из нескольких предложенных) с приманкой и прогнозировать результат собственного действия: подтягивание приманки,

подвешенной на нити; выбор из нескольких нитей или подложек той, с помощью которой можно подтянуть приманку; подтягивание приманки из трубки с помощью поршня.

Целью диссертационной работы было изучение способности врановых к решению разных видов протоорудийных тестов.

Основные задачи:

1. Выяснить, могут ли серые вороны и грачи при первых же предъявлениях задачи подтягивать приманку, подвешенную на нити, и уточнить ранее полученные Б. Хейнрихом данные об этой способности у воронов.
2. Изучить способность серых ворон, обыкновенных воронов и грачей решать комплекс задач с несколькими нитями, только на одной из которых закреплена приманка при разном взаимном расположении нитей и приманки (в одних задачах приманку располагали напротив начала нити, к которой она была привязана, в других – напротив начала пустой нити).
3. Исследовать способность серых ворон решать задачи с перекрещенными нитями.
4. Оценить способность серых ворон решать задачи, в которых для успешного добывания приманки требуется выявить наличие разрыва в нити или в подложке.
5. Изучить способность серых ворон к решению задач на добывание приманки из трубки с ловушкой, в которых требуется оценить взаимное расположение приманки, орудия (поршень) и отверстий в дне трубки («ловушка»).

Основные результаты и их научная новизна. В работе впервые проведен комплексный анализ способности врановых к решению протоорудийных задач, проанализированы возможные механизмы решения таких задач, дана сравнительная оценка эффективности различных методик, применяемых в этой области.

Впервые показана способность серых ворон и грачей добывать приманку, подвешенную на нити. Сопоставлены способности нескольких видов врановых экстренно добывать приманку в задачах с разным взаимным расположением нескольких нитей и приманки. Успешное решение сложных вариантов задач с несколькими нитями позволяет утверждать, что отдельные представители врановых всех трех исследованных видов способны выявить связь приманки с определенной нитью. Впервые врановым были предложены задачи с приманкой на подложке. Наши данные свидетельствуют о том, что дизайн задачи сильно влияет на способность животных к ее решению. Показано, что хотя задачи на добывание приманки с помощью нити воспринимаются экспериментатором как аналогичные задачам на добывание приманки с помощью подложки, они представляют для птиц разную степень сложности, что необходимо учитывать при проведении сравнительных оценок по результатам разных тестов.

Впервые исследована способность серых ворон решать задачу на добывание приманки из трубки с ловушкой. Показано, что по крайней мере отдельные особи улавливают суть этой задачи. Однако данные задачи представляют высокую сложность для врановых.

Выполненное комплексное исследование способности врановых к решению протоорудийных задач подтверждает представление о сходстве их когнитивных способностей, по крайней мере с низшими обезьянами.

Научно-теоретическое и практическое значение работы. Разработаны и применены оригинальные методические приемы, позволившие провести комплексное исследование способности врановых к решению разных типов протоорудийных задач. Полученные в результате этого исследования данные подтверждают представления о наличии у врановых высоко развитой рассудочной деятельности (Крушинский, 1986; Зорина и др., 2007; Emery, Clayton, 2009; Bluff et al., 2007). Проведено сопоставление наших результатов с данными, полученными при исследовании новокаледонских ворон (Chappell,

Kacelnik, 2007; Taylor et al., 2009, 2010), единственного вида врановых, обладающего развитой орудийной деятельностью. Это позволило подтвердить предположение об отсутствии качественных различий в уровне интеллекта у животных активно использующих орудия для добывания пищи и родственных им видов, для которых не типично использование орудий в естественной среде (Helme et al., 2006a; Helme et al., 2006b; Seed et al., 2006; Tebbich et al., 2007).

Результаты работы могут быть использованы для раскрытия физиологических основ экологической пластичности поведения врановых птиц, что немаловажно в связи с их высокой численностью в антропогенных ландшафтах и необходимостью создания методов управления их поведением.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены в виде докладов на XII и XIII конференциях молодых ученых по физиологии высшей нервной деятельности и нейрофизиологии (Москва, 2008; Москва, 2009); на XVI и XVII международных конференциях студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (Москва, 2009; Москва, 2010); на XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии (Оренбург, 2010). Материалы диссертации были апробированы на заседании кафедры ВНД Биологического ф-та МГУ им. М.В. Ломоносова 3 июня 2010 г.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 9 печатных работ, из них 2 в изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, глав с изложением методов, результатов и их обсуждения, выводов и списка литературы. Работа включает 181 страницу, содержит 16 рисунков и 36 таблиц. Список литературы содержит 154 источника.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Эксперимент 1. Исследование способности грачей, серых ворон и обыкновенных воронов подтягивать подвешенную приманку

Методика эксперимента 1. Исследование проводили на восьми серых воронах (*Corvus cornix L.*), пяти обыкновенных воронах (*Corvus corax L.*) и двух грачах (*Corvus frugilegus L.*) разного возраста (все старше одного года). Все вороны попали в неволю в очень раннем возрасте (из гнезда). Грачи и часть ворон попали в неволю во взрослом состоянии. Ни одна птица ранее не принимала участия в экспериментах, связанных с подтягиванием приманки с помощью нити. Птиц содержали группами в вольерах на открытом воздухе. Для приучения ворон и воронов к обстановке эксперимента за полгода до его начала к стенкам вольера были прикреплены капроновые нити, идентичные тем, которые в дальнейшем использовали в тестах. Нити привязывали к решеткам обоими концами, так что птицы могли их видеть и трогать, но не могли приобрести опыт их подтягивания. Грачам такую процедуру не проводили. Ежедневный рацион птиц состоял из мясопродуктов и геркулесовой или гречневой каши с добавлением растительного масла и витаминов. Перед первыми тремя днями экспериментов применяли полную пищевую депривацию. Перед четвертым днем применяли частичную депривацию (птицы получали только кашу).

Всех птиц тестировали в отдельных вольерах на открытом воздухе. Эксперименты с воронами проводили в большом вольере (размером 2.3x3.5x2.75 м), а с грачами и воронами - в вольере меньшего размера (0.85x1.9x2.75 м). Дополнительные эксперименты с вороном 1Б также проводили в меньшем вольере. Поперек вольера на высоте 1.8 м располагали присаду (5 см в диаметре и 2.4 м в длину в большом вольере и 1.2 м в длину в маленьком), к которой во время эксперимента подвешивали приманку (замороженный кусочек мяса весом около 5 гр). Капроновую веревку диаметром 5 мм и длиной 80 см (в тексте мы называем ее нитью) привязывали к середине присады до начала эксперимента. После того как птицу помещали в

вольер, экспериментатор привязывал к концу нити приманку и выходил из вольера, фиксируя время начала теста. Каждое предъявление задачи продолжалось максимум 30 мин или меньше, если птица успешно доставала приманку. Задачу предъявляли каждой птице четыре раза: по одному разу в день в течение четырех последовательных дней. Если птице удавалось достать приманку, экспериментатор ждал, пока приманка будет съедена, и после этого помещал птицу в общий вольер.

Во время всех экспериментов проводили видеозапись, которую в дальнейшем детально анализировали, отмечая следующие действия: дергает веревку рядом с узлом, которым она привязана к присаде, но петлю не вытягивает; дергает или клюет узел; вытягивает петлю вверх; вытягивает петлю вбок; с петлей в клюве разворачивается на другую сторону присады; прижимает петлю лапой; хватает приманку, подпрыгнув снизу.

Для сравнения числа манипуляций у ворон и воронов, решивших задачу, применяли критерий Манна Уитни в программе Statistica 7. При проведении этого и двух последующих экспериментов соблюдалась директива Совета Европейского Экономического Сообщества по защите животных в экспериментах (86/609/ЕЕС).

Результаты эксперимента 1 (опыты с воронами). Приманку добыли четыре птицы из восьми (№№ 3М, 4М, 6М, 8М), причем сделали это в первый же день эксперимента и с помощью одной стратегии – подтягивания приманки к присаде (табл. 1).

Таблица 1.

Число действий, выполненных воронами при каждом предъявлении задачи.

Условные обозначения: “–” - не решил; ⊕ - решил (подтянул к присаде).

№ ворона	Число действий/ результат теста			
	1 день	2 день	3 день	4 день
1М	2/–	0/–	1/–	1/–
2М	18/–	1/–	0/–	0/–
3М	24/⊕	2/–	12/⊕	15/⊕
4М	15/⊕	9/⊕	9/⊕	9/⊕
5М	0/–	0/–	0/–	0/–
6М	19/⊕	14/⊕	13/⊕	14/⊕
7М	0/–	0/–	0/–	0/–
8М	9/⊕	10/⊕	9/⊕	8/⊕

Для успешного подтягивания приманки птице надо было несколько раз повторить последовательность «вытянул петлю вверх или вбок – прижал лапой». Ворона 4М, 6М и 8М в первый же день сразу и практически безошибочно выполнили всю необходимую последовательность действий, (совершив 15, 19 и 9 действий соответственно). В последующие три дня они столь же успешно доставали приманку с помощью примерно такого же числа манипуляций (от 8 до 14). По-другому вела себя ворона 3М, которая в первый день эксперимента перепробовала три разных стратегии решения задачи: она, единственная из всех ворон, сначала несколько раз (7) пыталась сорвать приманку, допрыгнув до нее с пола, потом предприняла несколько (6) попыток расклевать узел, а после этого вытянула приманку, не допустив ни одного ошибочного движения (11 действий). Во второй день птица практически не пыталась решить задачу, а в третий и четвертый решила ее, допустив небольшое количество лишних движений (безуспешные попытки применить другую стратегию и неудачные попытки подтянуть приманку). Для получения приманки в третий и четвертый день она выполнила 12 и 15 действий соответственно.

При первом предъявлении задачи время до получения приманки составило у трех ворон (3М, 4М и 6М) от 1 до 4 мин. Вороне № 8М из-за травмы крыла потребовалось 13 мин, чтобы залезть на присаду, после чего задача была решена в течение минуты. При последующих пробах птицы доставали приманку в течение одной минуты.

Четыре ворона задачу не решили. Птицы 5М и 7М не предпринимали никаких попыток достать приманку на протяжении всех четырех дней эксперимента. Ворона 1М и 2М предпринимали малочисленные безуспешные попытки манипулирования с нитью.

Для добывания приманки ворона выполняли от четырех до семи циклов «вытянул петлю – прижал лапой».

Результаты эксперимента 1 (опыты с вóронами). Приманку успешно доставали трое из пяти вóронов (№№ 1Б, 2Б, 3Б). В отличие от ворóн, ни одна из птиц не решила задачу в первый день: один из вóронов достал приманку на второй день, а двое - на третий (табл. 2). Для решения задачи птицы использовали различные стратегии. Вóроны 2Б и 3Б подтягивали приманку к присаде и там ее расклеывали. Птица 1Б в большом вольере подпрыгивала снизу, и повисала на приманке (после нескольких таких повисаний узел ослаблялся настолько, что приманку можно было вынуть), а в меньшем вольере также подтягивала приманку к присаде. Кроме того, все пять участвовавших в эксперименте вóронов безуспешно пытались расклеивать узел, которым веревка крепилась к присаде.

Вóрон 1Б достал приманку на второй день, через 19 минут после начала эксперимента, подпрыгнув к ней снизу (7 действий, четыре из которых были подпрыгиванием к приманке). В два последующих дня он успешно добывал приманку тем же способом после небольшого числа подпрыгиваний (от 4 до 6). Для того, чтобы затруднить использование этой стратегии, с ним провели два дополнительных эксперимента в узком вольере. В первый раз он подтянул приманку за нить после 65 манипуляций, затратив на это менее двух минут. Однако на следующий день он вновь вернулся к своей первоначальной стратегии и достал приманку менее чем за минуту, подпрыгнув к ней снизу (6 действий, четыре из которых были подпрыгиваниями).

Таблица 2.

Число действий, выполненных вóронами при каждом предъявлении задачи.

Условные обозначения: “-“ - не решил; “+” достал, подпрыгнув снизу; ⊕ - решил (подтянул).

№ вóрона	Число действий/ результат теста					
	1 день	2 день	3 день	4 день	1 день (узкий вольер)	2 день (узкий вольер)
1Б	23/ -	7/ +	6/ +	4/ +	65/ ⊕	6/ +
2Б	7/ -	8/ -	64/ ⊕	0/ -		
3Б	0/ -	4/ -	75/ ⊕	6/ ⊕		
4Б	3/ -	0/ -	0/ -	5/ -		
5Б	3/ -	7/ -	93/ -	1/ -		

Птицы 2Б и 3Б решили задачу на третий день, что, вероятно, связано с наиболее сильной пищевой депривацией к этому времени. В первые два дня эксперимента они предпринимали немногочисленные (от 0 до 8) попытки манипулирования, направленные преимущественно на узел, с помощью которого нить была закреплена на присаде. На третий день, после двух суток полной пищевой депривации, вóроны начали активно пытаться решить задачу и добыли приманку, подтянув ее к присаде (после 64 и 75 манипуляций, за 19 и 20 мин соответственно). На четвертый день, на фоне частичной пищевой депривации, птица 2Б не предпринимала попыток решить задачу, а вóрон 3Б вновь успешно ее решил менее чем за минуту, после 6 манипуляций.

При первом решении задачи время до получения приманки составило у вóронов 19-20 минут. При последующих пробах птицы доставали приманку в течение 1-12 минут.

Вóроны 4Б и 5Б задачу так и не решили: при этом птица 4Б практически не предпринимала попыток достать приманку (от 0 до 5 действий в день), а вóрон 5Б выполнял до 93 безуспешных манипуляций (из них 78 были направлены на расклеивание узла).

Сравнение количества действий, выполняемых птицами при первом успешном подтягивании приманки, показало, что вóронам для первого решения задачи было необходимо достоверно большее число манипуляций, чем ворóнам ($Z=2.12$, $p<0.05$, критерий Манна-Уитни). Кроме того, вóронам для первого добывания приманки (путем не только подтягивания, но и подпрыгивания к приманке снизу) потребовалось достоверно больше времени, чем ворóнам ($Z=2.14$, $p<0.05$, критерий Манна-Уитни).

Для добывания приманки путем подтягивания за нить, вóронам требовалось выполнить два последовательных цикла «вытянул петлю – прижал лапой».

Результаты эксперимента 1 (опыты с грачами). Приманку успешно добыли оба грача, причем сделали это в первый же день эксперимента, подтянув ее к присаде (табл.3).

Число действий, выполненных грачами при каждом предъявлении задачи.

Условные обозначения: ⊕ - решил (подтянул к присаде)

№ грача	Число действий/ результат теста			
	1 день	2 день	3 день	4 день
1Г	12/⊕	11/⊕	11/⊕	15/⊕
2Г	23/⊕	17/⊕	18/⊕	26/⊕

Первый грач сразу и абсолютно безошибочно (за 12 манипуляций) выполнил всю последовательность действий, необходимую для подтягивания приманки. В последующие два дня он столь же успешно доставал приманку с помощью примерно такого же числа манипуляций (11). Однако на четвертый день, на фоне меньшей пищевой депривации, он сначала попытался использовать альтернативные стратегии (расклеивание узла и подпрыгивание к приманке) и только потом подтянул приманку. При решении задачи этот грач всегда вытягивал петли только вбок.

Второй грач в первый день эксперимента сначала просто дергал веревку, вытягивал петли вверх и клевал узел, потом вытянул петлю вбок, прижал ее лапой, и дальше, повторяя эту последовательность, подтянул приманку. В последующие дни он вытягивал приманку, выполняя незначительное количество посторонних манипуляций с веревкой. На четвертый день он частично упустил почти подтянутую приманку, но тут же продолжил подтягивание и добыл ее. Этот грач вытягивал петли не только вверх, но и вбок, иногда поворачиваясь на жердочка с петлей в клюве, что позволяло используя клюв в качестве блока вытянуть петлю большего размера.

Для добывания приманки грачам требовалось выполнить от пяти до семи циклов «вытянул петлю – прижал лапой».

Обсуждение результатов эксперимента 1. Полученные результаты показали, что грачи и серые вороны способны решать задачу на подтягивание приманки, подвешенной на нити к присаде, уже при первом ее предъявлении. Это дает основания предполагать, что поведение этих птиц можно расценивать как проявление рассудочной деятельности, хотя этот вопрос требует дополнительного анализа. Однако у ворон следует отметить наличие значительных внутривидовых различий: задачу решала лишь половина исследованных особей, а остальные не проявляли никакой активности.

В отличие от грачей и ворон, ни один ворон не подтянул приманку при первом предъявлении, и для первого успешного решения им было необходимо большее время и достоверно большее число манипуляций. Их поведение при решении этой задачи существенно отличалось от обнаруженного нами у грачей и серых ворон и описанного Б. Хейнрихом у воронов (Heinrich, Bugnyar, 2005). Это может быть связано с тем фактом, что в отличие от ворон и грачей, вороны попали в неволю слетками, и их поведение формировалось в обедненной среде. Лишь три ворона из пяти в наших экспериментах все же решили задачу. Поскольку они справились с ней лишь после некоторого числа проб и ошибок, мы не можем однозначно утверждать, что она была решена за счет экстренного улавливания ее структуры. Выявленные внутривидовые различия у воронов, так же как и у ворон, могли быть связаны с разными факторами: индивидуальными особенностями птиц (например, разной степенью прирученности и интенсивностью проявления неophobia). Б. Хейнрих отмечал, что неophobia значительно мешает врановым птицам решать задачи такого рода. В его ранних экспериментах (Heinrich, 1995) воронам требовалось несколько часов, чтобы привыкнуть к обстановке, а ширококлювые вороны (*C. brachyrhynchos*) в такой же ситуации на протяжении месяца даже не пытались добывать приманку.

В более поздней работе Б. Хейнрих с соавтором (Heinrich, Bugnyar, 2005) заранее начали готовить воронов к эксперименту: за 4 месяца до начала тестирования вдоль стен вольера, где их содержали, натягивали нити; а за месяц до начала эксперимента на присады начали раскладывать кусочки мяса. В результате этих процедур время, затрачиваемое птицами на решение задачи, значительно уменьшилось. Перед началом наших экспериментов с воронами и воронами на стенках жилого вольера также закрепляли нити,

однако у некоторых птиц обоих видов все же наблюдалась боязнь обстановки эксперимента. Однако это нельзя считать ключевой причиной, т.к. отсутствие такого приучения к обстановке в экспериментах с грачами не помешало им успешно решить задачу уже при первом предъявлении.

Птицы в нашей работе различались по интенсивности использования альтернативных стратегий (подпрыгивание снизу, расклеивание узла). Грач попытался применить альтернативную стратегию только в тот день эксперимента, когда пищевая депривация была минимальна. Воробьи практически не пытались применять другие стратегии и добывали приманку, подтягивая ее за нить. В отличие от них, вороны в наших экспериментах активно пробовали другие стратегии добывания приманки и, лишь убедившись в их неэффективности, подтягивали ее за нить. Сама по себе процедура подтягивания не составляла для них сложности. Можно предположить, что в связи с большим весом воронов, несмотря на проведение предварительной депривации, пищевая мотивация у них была недостаточно выражена, и то, что мы рассматривали, как альтернативные стратегии, было на самом деле исследовательской или игровой активностью. Именно так расценивали авторы поведение галки и индийской майны при выполнении аналогичной задачи (Ducker, Rensch, 1977).

В нашей работе длина нити, к которой была привязана приманка, составляла 80 см. Для подтягивания приманки воронам требовалось два раза повторить последовательность действий «вытянул петлю – прижал лапой». В работах Б. Хейнриха при длине нити 70 см воронам требовалось выполнить эту последовательность 6-8 раз (Heinrich, 1995), а при длине нити 50 см - 4-6 раз (Heinrich, Bugnyar, 2005). Воронам в наших экспериментах для получения приманки при длине нити 80 см требовалось 4-6, а грачам – 5-7 повторений. В наших экспериментах все птицы, подтягивавшие приманку к присаде, использовали клюв в качестве блока: захватив нить, они выпрямлялись и немного разжимали клюв, что позволяло вытянуть сразу достаточно большую петлю. В работах Б. Хейнриха такое поведение не описано. Мы предполагаем, что именно благодаря такому движению клюва птицы в наших экспериментах вытягивали длинную нить за сравнительно небольшое число повторений последовательности «вытянул петлю – прижал лапой».

В целом полученные результаты свидетельствуют о способности всех трех исследованных видов врановых птиц добывать приманку, подвешенную за нить. Для уточнения возможных механизмов этого поведения был проведен эксперимент № 2, в котором мы использовали два вида орудий (нити и подложки) и меняли взаимное расположение компонентов задачи.

Эксперимент 2. Изучение способности серых воробьёв, грачей и обыкновенных воронов решать задачи разной сложности на выбор из нескольких нитей или подложек той, с помощью которой можно подтянуть приманку

Методика эксперимента 2. Исследование проводили на четырнадцати серых воробьях (*Corvus cornix L.*), пяти обыкновенных воронах (*Corvus corax L.*) и двух грачах (*Corvus frugilegus L.*). Грачи, вороны и некоторые воробьи ранее принимали участие в эксперименте 1. Условия содержания птиц были такими же, как и в эксперименте 1.

Схема задач, предложенных птицам, представлена в таблице 4. На время эксперимента каждую птицу помещали в отдельную клетку (размером 70см x 50см x 50см, ширина ячейки сетки 5 см), в которой имелся свободный доступ к поилке с водой. Нити или подложки с приманкой предъявляли на подносе из оргалита (50см x 30см). В задачах 1-4 использовали капроновые веревки диаметром 5 мм, в задачах 5-7 – цветные шнуры диаметром 2 мм (и те и другие в тексте названы нитями). На расстоянии 2 см от конца каждой нити завязывали узел, в котором закрепляли приманку. В задачах 8-10 использовали подложки шириной 4 см, вырезанные из тонкого пластикового листа, которые помещали на поднос на расстоянии 4 см друг от друга. Большая подложка имела длину 17,5 см, маленькая - 15,5 см. Подложка с разрывом состояла из двух частей, большая часть имела длину 9 см,

меньшая 2,5 см. Ближний к птице край подложки отгибали вверх (длина отогнутого края 1,5 см). Приманку (личинку мучного хрущака, далее именуемую «червь») закрепляли с помощью резинки на расстоянии 1 см от дальнего края подложки. Поднос придвигали вплотную к передней стенке клетки, так что птица могла ухватить клювом начало нити или отогнутый край подложки.

Во время опытов экспериментатор находился сбоку от клетки с птицей за непрозрачным экраном (70 x 40 см), который не позволял им видеть друг друга. Таким образом, возможность неосознанного влияния экспериментатора на поведение птицы была сведена к минимуму. Экспериментатор мог видеть дальние от птицы концы нитей или подложек, и по их движению оценивал выбор.

Подготовку подноса к предъявлению производили вне поля зрения животного. Нити или подложки помещали на поднос в соответствии с предварительно заданной схемой. Место расположения нитей с приманкой и пустых чередовали квазислучайным образом, так же как и положение подложки, с помощью которой можно было достать приманку. Чтобы дать птице возможность рассмотреть содержимое подноса, его на 3 – 5 с помещали так, чтобы она уже могла его видеть, но еще не могла дотянуться, и только потом придвигали поднос к клетке. Если птица выбирала нить или подложку, к которой был прикреплен червь, экспериментатор ждал, пока она затащит приманку внутрь клетки. Если птица выбирала пустую нить или подложку, к которой не была прикреплена приманка, поднос тут же убирали и переходили к следующему предъявлению задачи. Если в течение минуты птица не выбирала ничего, поднос также убирали.

Вначале, чтобы приучить птиц к обстановке эксперимента, в клетку помещали червей, закрепленных на нитях или подложках.

Задачи 1-4 предъявляли обоим грачам, четырем воронам (№№ 1Б, 2Б, 3Б, 4Б) и четырем воронам (№№ 1М, 2М, 3М, 9М). Задачи 5-7 предъявляли воронам №№ 1М, 3М, 4М, 5М, 6М, 7М, 10М, 11М. Задачи 8-10 предъявляли воронам №№ 4М, 6М, 7М, 10М, 14М, 15М, 16М, 17М. Каждую задачу птице предъявляли 30 раз. В течение одного дня птице предъявляли только одну задачу. В первый день эксперимента – задачу 1, во второй – задачу 2, в третий и четвертый – квазислучайно чередовали задачи 3 и 4. Задачи 5-7 птицам предлагали через год после задач 1-4, также в течение трех последовательных дней. Задачи 8-10 предлагали через год после задач 5-7.

Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Statistica 7. Уровень достоверности оценивали с помощью биномиального теста. Сравнение уровней правильных решений в первых и вторых 15 предъявлениях для каждой птицы проводили с помощью метода определения ошибки разности между выборочными долями по t-критерию Стьюдента (двусторонний тест).

Результаты эксперимента 2 (опыты с воронами). В задаче 1 (с двумя нитями, расположенными перпендикулярно к передней стенке клетки) три птицы из четырех (№ 1М, 3М, 9М) вытягивали нить с приманкой в достоверном большинстве случаев ($p < 0.001$, табл. 5). Те же птицы успешно решили задачу 2 (с четырьмя нитями, $p < 0.05$).

Задачу 3, в которой приманка находилась напротив начала «пустой» нити, решили две птицы из четырех (1М, 9М, $p < 0.001$), причем уровень правильных решений в задачах 3 и 4 у них достоверно не отличался ($p > 0.05$). Более «простую» задачу 4, в которой «пустая» нить находилась в стороне от нити с приманкой, наряду с птицами, справившимися с задачей 3, решила еще одна ворона (3М).

Предпочтение нити, расположенной с определенной стороны подноса (в таблицах число выборов левой стороны - это цифра в скобках), было выявлено у двух из четырех птиц: ворона 1М использовала эту стратегию при решении задачи 3; ворона 2М - при решении задач 1 и 4.

С задачей 5 (две перекрещенные нити разных цветов; приманка расположена напротив начала «пустой» нити, табл. 6) не справилась ни одна из восьми ворон. Две птицы (6М и 7М) выбирали преимущественно ту нить, начало которой было расположено напротив

приманки. Птицы 3М, 4М и 10М предпочитали выбирать нить, начало которой было расположено с определенной стороны экспериментального подноса (предпочтение стороны).

Задачу 6 (одна из нитей изогнута под прямым углом, так что приманка расположена напротив начала «пустой» нити) решили четыре из восьми протестированных ворон: 1М, 3М, 7М, 10М. При этом у птицы 1М была выявлена склонность к выбору нити, расположенной с определенной стороны (табл. 6). А птица 6М в большинстве случаев выбирала нить, начало которой располагалось напротив приманки.

С задачей 7 (обе нити с приманками, но одна из нитей состоит из двух фрагментов) успешно справились шесть из восьми ворон (1М, 3М, 4М, 5М, 7М, 10М). У некоторых из них (1М, 3М, 5М, 10М), а также у птицы 6М, не справившейся с задачей, было обнаружено предпочтение нити, расположенной с определенной стороны.

Задачу 8 (две подложки с приманками, но одна из подложек состоит из двух фрагментов) решили четыре птицы (6М, 10М, $p < 0.05$; 7М, 15М, $p < 0.01$, табл. 7). При этом у всех решивших птиц и у двух не решивших (16М, 17М) наблюдалась также склонность выбирать подложку, расположенную с определенной стороны.

Задачу 9 (две одинаковые подложки, на одной из них закреплена приманка, вторая приманка лежит за второй подложкой) решили все птицы ($p < 0.05$, биномиальный тест), причем пять из них (№№ 4М, 6М, 7М, 10М, 15М) сделали это на высокодостоверном уровне ($p < 0.001$). Ни у одной из птиц при решении этой задачи не наблюдалось достоверной склонности к выбору подложки, расположенной с определенной стороны экспериментального подноса.

Задачу 10 (две подложки разной длины, на длинной закреплена приманка, вторая приманка лежит за короткой подложкой) решила одна из только птиц (№ 17М, $p < 0.05$), причем уровень правильных решений у нее был на границе достоверности. В этой задаче только у вороны 10М не наблюдалось склонности к выбору подложки, расположенной с определенной стороны.

Сравнение уровней правильных решений в первой и второй половине предъявлений каждой задачи не выявило достоверных отличий для всех трех исследованных видов ($p > 0.05$), т.е. обучения в процессе теста не происходило.

Результаты эксперимента 2 (опыты с воронами). Во время приучения птиц к обстановке эксперимента ворон 5Б пытался заглатывать червей вместе с нитями, поэтому был исключен из участия в опытах. Результаты экспериментов с остальными воронами отражены в таблице 5. Задачу 1 (с двумя нитями, расположенными перпендикулярно к передней стенке клетки) успешно решили три птицы (№ 1Б, 2Б и 4Б; $p < 0.01$) из четырех. Эти же птицы решили задачу 2 (с четырьмя нитями, $p < 0.05$).

Задачу 3 (две параллельные нити расположенные под углом 45° к передней стенке клетки), в которой приманка была расположена напротив начала «пустой» нити, решил только ворон 3Б ($p < 0.05$), причем на границе достоверности. В задаче 3 уровень правильных решений у этой птицы был достоверно ниже, чем в задаче 4 ($p < 0.01$, t критерий Стьюдента). Три остальных ворона, не решивших задачу, преимущественно выбирали нить, расположенную с определенной стороны. С более «простой» задачей 4 справились все четыре ворона.

Результаты эксперимента 2 (опыты с грачами). Один грач решил все предложенные ему задачи на высоко достоверном уровне (табл. 5). Второй не решил ни одной из задач, не отмечалось у него и стратегии предпочтения нити, расположенной с одной какой-либо стороны подноса. В процессе эксперимента этот грач проявлял сильнейшую неофобию, сидел в дальнем углу клетки, потом подскакивал к передней стенке клетки, быстро дергал одну из нитей, тут же отскакивал назад, и только потом смотрел, есть ли приманка на той нити, которую он выдернул.

Обсуждение результатов эксперимента 2. Использование набора тестов с разными вариантами взаимного расположения одной или двух приманок и нескольких нитей или подложек позволяет выявить, понимает ли животное суть задач (т.е. функциональную роль

орудия), или же в основе решения лежат более простые формы поведения – стремление приблизиться к приманке на минимальное расстояние в сочетании с генерализованной пищедобывательной активностью (Osthaus et al. 2005). Вторая стратегия может быть вполне успешной, если приманка только одна, а все нити расположены перпендикулярно по отношению к передней стенке клетки (или присаде, если задача предъявляется в вертикальной плоскости) – задачи 1 и 2.. Однако она не даст желаемого результата при таком расположении нитей или подложек, когда приманка находится напротив начала пустой нити (см. табл. 4, задачи 3, 5, 6), или когда на одинаковом расстоянии от клетки расположено несколько приманок, но только одна из них доступна для получения с помощью орудия (см. табл. 4, задача 7, 8, 10). Именно решение подобных тестов позволяет выявить, понимают ли животные суть задачи.

Напомним, что для успешного решения наиболее простых задач 1 и 2 не было необходимости понимать суть задачи, их можно было решить за счет более простой стратегии (выбор нити, начало которой расположено напротив приманки). Однако эти задачи, так же как задача 4, позволяли сравнить поведение птиц при решении этих простых и последующих более сложных задач. В наших экспериментах с этими наиболее простыми задачами 1, 2 и 4 справилось большинство птиц. Мы предполагаем, что остальные птицы, решавшие эти задачи на случайном уровне, имели либо недостаточно высокую мотивацию, либо чрезмерную неофобию.

Задачи 3, 5, 6 и 7 были принципиально сложнее: благодаря особенностям взаимного расположения нитей и приманки их успешное решение было возможно лишь на основе понимания их структуры.

Задачи, в которых приманка расположена напротив начала «пустой» нити, а нити не перекрещены (задачи № 3 и 6), успешно решают приматы (они справлялись и с остальными вариантами задач; Рогинский 1948а; Tomasello, Call, 1997), попугаи кеа (Werdenich, Huber, 2004) и некоторые волнистые попугайчики (Ducker, Rensch 1977), отдельные вороны (Heinrich, 1995) и новокаледонские вороны (Taylor et al., 2010). Собаки и кошки в такой ситуации чаще подтягивали ту нить, начало которой было расположено напротив приманки (Osthaus et al. 2005, Whitt et al., 2009). В наших экспериментах с задачей 3 (см. табл. 5) успешно справились один грач, один ворон и две из четырех ворон, а с задачей 6 (см. табл. 5) пять из восьми ворон (воронам и грачам задачи 5-10 не предъявляли). Таким образом, по способности проследить связь между определенной нитью и приманкой все протестированные нами виды врановых не отличаются от приматов и попугаев и превосходят хищных млекопитающих (как и по результатам других когнитивных тестов; Зорина и др., 2007).

Задачу 5 (с двумя перекрещенными нитями) не решила ни одна из ворон. Поскольку в экспериментах Б. Хейнриха (Хейнрих 1995) аналогичную задачу решил только один ворон из пяти, можно заключить, что она действительно сложна для врановых. Попугаи также испытывают трудности при решении такой задачи (Ducker, Rensch, 1977; Schuck-Paim et al., 2009). На данный момент среди птиц способность стабильно успешно решать эту задачу (на протяжении нескольких десятков предъявлений) обнаружена только у кеа (Werdenich, Huber, 2006). Однако в эксперименте с кеа задачу располагали в вертикальной плоскости и животное, подтягивая приманку, свешивалось вниз головой и могло ухватить нить не только за основание, но и ближе к месту пересечения нитей. Вероятно это могло облегчать выбор правильной нити. Мы полагаем, что в наших опытах при перекрещивании нитей, их наложение друг на друга перцептивно усложняет задачу, и нити при этом могут восприниматься животным как единое целое.

Особый интерес представляет задача, в которой птице требуется определить, что нить, состоящая из двух фрагментов, не пригодна для подтягивания приманки (задача 7, см. табл. 4). С ней справилось шесть ворон из восьми. Существует предположение, что такие задачи аналогичны задачам с подложками (Whitt et al., 2009). Поэтому, для того чтобы получить информацию о влиянии особенностей методики на успешность решения, мы также

предложили воронам серию задач с подложками. Задачу, в которой одна из подложек состояла из двух фрагментов (задача 8) половина исследованных птиц решила на невысоком уровне, однако достоверно превышающим случайный, что, вероятно, указывает на сложность задачи. Когда такую же задачу с подложками предъявляли кеа (Auersperg et al., 2009), они также испытывали значительные трудности – из шести птиц задачу решила только одна. Обнаруженные различия в успешности решения задач 7 и позволяют сделать вывод, что задачи, сходные с точки зрения экспериментатора, могут восприниматься птицами совершенно по-разному. Поэтому оценку способности к решению таких задач необходимо проводить именно с помощью комплекса тестов.

В задачах 9 и 10 требовалось определить, какая из двух приманок лежит на подложке, а какая рядом, и подтянуть соответствующую подложку. Задача 9 могла быть решена на основе двух различных механизмов: подтягивание той подложки, начало которой расположено напротив более близкой приманки, либо понимание того, что возможно подтянуть только ту приманку, которая лежит на подложке. Все вороны успешно справились с этой задачей. Чтобы определить, за счет какого механизма была решена эта задача, птицам предъявили также задачу 10, похожую на задачу 9, но с приманками, равноудаленными от начала подложек. Ее решила только одна птица, и то на границе достоверности. Результаты предъявления задачи 10 позволили сделать вывод о том, что преимущественно имел место именно первый, более простой механизм решения. Задачу, аналогичную десятой, предъявляли амазону (de Mendonça-Furtado, Ottoni, 2008), тамаринам (Hauser et al., 1999) и кеа (Auersperg et al., 2009). Лишь кеа решили такую задачу с первых проб, в то время как амазону и тамаринам понадобилось длительное обучение, однако в итоге они сформировали обобщенное правило выбора.

Оценивая состояние птиц в процессе эксперимента, мы рассматривали стереотипную активность (предпочтение нити, расположенной с определенной стороны) как показатель неврозоподобного поведения птиц. Такое поведение проявлялось в основном при решении более сложных задач (3, 5, 6 и 7), в то время как при решении простой задачи (1) подобное поведение было выявлено всего у одной птицы. У тех ворон, кто придерживался более простой стратегии (выбора нити, начало которой расположено напротив приманки), подобного предпочтения также не было выявлено. Точно также и в опытах с подложками, в задаче 9, которая была решена за счет более простого механизма, не было отмечено предпочтения стороны ни у одной из птиц, в то время как в более сложных задачах 8 и 10 предпочтение определенной стороны наблюдалось у большинства птиц.

Отсутствие достоверных различий в уровнях правильных решений в первой и второй половине предъявлений каждой задачи позволяет утверждать, что явного обучения методом проб и ошибок в процессе опытов не происходило. Использование разных типов задач позволило минимизировать роль переноса опыта решения от одних задач на другие. Кроме того, птицы, которым не предъявляли задачи 1-4, сложные задачи 6 и 7 решали столь же успешно, как и птицы, имевшие опыт решения более простых задач 1-2, 4, что также свидетельствует об отсутствии влияния опыта решения.

Эксперимент 3. Изучение способности серых ворон решать задачи на добывание приманки из трубки с ловушкой

Методика эксперимента 3. Исследование проводили на восьми серых воронах (*Corvus cornix L.*) старше одного года. Ни одна из птиц ранее не принимала участие в экспериментах с приманкой в трубке. Условия содержания птиц были такими же, как и в эксперименте 1. На время эксперимента ворону отсаживали в отдельный вольер, в который заранее помещали экспериментальную установку.

Экспериментальная установка представляла собой полый прозрачный прямоугольный параллелепипед «трубку» (27 x 5 x 5 см), закрепленный при помощи двух опор на тяжелом основании (56 x 21,5 x 1,5 см) на высоте 9 см. Внутри трубки был вставлен поршень, который представлял собой стержень (длиной 51 см и диаметром 0,5 см) с закрепленными на

нем (на расстоянии 2,5 см друг от друга) двумя пластинами, между которыми помещали приманку (несколько личинок мучного хрущака). В дне трубки имелось два отверстия (4,5 x 4,5 см), которые были расположены на расстоянии 6 см от концов трубки и 6 см друг от друга. Под отверстиями к трубке были прикреплены прозрачные контейнеры - «ловушки» (4,5 x 4,5 x 4,5 см) со съёмным дном. Концы трубки можно было закрыть заглушками (табл. 8). В трубку вдвигали три разных варианта второго дна, которое могло закрывать входы в ловушки: 1) сплошное дно (табл. 8; вариант А), которое применяли на этапе предварительного обучения; 2) дно с отверстием над одной из ловушек (табл. 8; варианты Б, Г), которое применяли в задачах 1 и 3; 3) дно с отверстиями над обеими ловушками (табл. 8; вариант В), которое применяли в задаче 2. Вся установка, кроме металлического стержня поршня, была сделана из оргстекла. Второе дно было обклеено черным скотчем, съёмное дно ловушек – оранжевым, а крышки трубки – синим.

На этапе предварительного обучения птиц обучали добывать корм из трубки с помощью поршня. Для этого использовали установку со сплошным дном (табл. 8, вариант А), которое закрывало входы в обе ловушки. Сначала приучали съесть личинок, разложенных на разных частях установки (на основании останков, сверху трубки и внутри трубки около ее концов). Затем в ходе нескольких постепенно усложняющихся стадий птиц обучали добывать приманку из трубки при помощи поршня. Вначале личинок помещали между пластинами поршня и частично выдвигали его так, чтобы птица могла добыть приманку, не двигая поршень. Затем приманку располагали полностью внутри трубки, но рядом с одним из ее концов. Для того чтобы добыть приманку птица должна была слегка пододвинуть ее к концу трубки при помощи поршня. При следующем предъявлении задачи приманку располагали рядом с другим концом трубки. Если птица успешно добывала приманку из обоих концов трубки, переходили к следующей стадии, на которой приманку размещали ближе к центру. Если птица справлялась с этой задачей, то приманку располагали точно в центре трубки. Птицу считали обученной, если она добывала приманку из центра трубки 5 раз подряд.

Если в ходе выполнения следующих тестовых задач у птиц проявлялось предпочтение одной стороны (т.е. птица вытягивала поршень только в одну сторону), проводили коррекционные предъявления, в которых также использовали вариант установки со сплошным дном (установка А). При этом приманку помещали с избегаемой стороны трубки. Процедуру коррекции завершали, когда птица дважды вытягивала приманку в сторону, которую ранее избегала.

В задаче 1 птиц обучали добывать приманку из трубки с одной ловушкой. Для этого применяли вариант установки Б: трубку с одной действующей ловушкой (ловушкой, у которой было закрыто дно). Если приманка попадала в ловушку, то становилась недостигаемой для птицы. Сторону расположения ловушки меняли квазислучайным образом. Эту задачу предъявляли до тех пор, пока птица не совершала 24 или более правильных выборов в 30 последовательных предъявлениях ($p < 0.001$, биномиальный тест). Если на протяжении 200 предъявлений птица не достигала критерия, обучение прекращали и птица в дальнейших экспериментах не участвовала.

Птицам, успешно справившимся с первой задачей, предъявляли задачу 2 (тест), в которой применяли вариант установки В, где вставное дно имело отверстия над обеими ловушками. При этом одна ловушка была действующей (с оранжевым дном), а другая – недействующей (без дна), так что попавшая в нее приманка выпадала на основание установки и могла быть съедена птицей. Эту задачу предъявляли не более 50 раз. Если за 50 предъявлений птица не достигала критерия (не менее 24 правильных выборов в 30 последовательных предъявлениях), она не участвовала в дальнейших экспериментах. Если птица достигала критерия в тестовой задаче 2, ей в качестве теста повторно предлагали задачу 1 (не более 50 раз). Если за 50 предъявлений птица не достигала критерия (не менее 24 правильных выборов в 30 последовательных предъявлениях), она не участвовала в дальнейших экспериментах. Если птица достигала критерия, ей предлагали задачу 3.

В задаче 3 использовали вариант установки Г, в дне трубки имелось одно отверстие, которое вело в недействующую ловушку (открытую снизу). Оба конца трубки были закрыты заглушками. В этой ситуации приманку можно было добыть только через недействующую ловушку. Если приманку двигали в противоположную от ловушки сторону, то конец стержня поршня попадал внутрь трубки за заглушку, заглушка препятствовала его вытягиванию в обратную сторону и птица лишалась возможности добыть приманку. Задачу 3 предъявляли не более 50 раз. Критерием успешного решения считали не менее 24 правильных выборов в 30 последовательных предъявлениях. В течение одного дня проводили не более 30 предъявлений задачи. Каждое предъявление длилось 5 минут.

Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Statistica 7. Уровень достоверности правильных решений оценивали с помощью биномиального теста.

Результаты эксперимента 3. Шесть из восьми ворон успешно научились добывать приманку при помощи поршня из трубки без ловушек. Две вороны (4М и 15М) так и не смогли научиться добывать приманку при помощи поршня. Они съедали червя, если его можно было достать клювом, но не пытались манипулировать поршнем.

Из шести ворон, которых обучали добывать корм из трубки с одной ловушкой (задача 1), критерия достигли четыре птицы (3М, 10М, 12М и 13М, рис. 1). Для достижения критерия обученности им потребовалось 90, 50, 90 и 130 предъявлений соответственно. Вороны 6М и 7М критерия обученности так и не достигли. При этом необходимо отметить, что ворона 7М была единственной птицей, которая уже в первых девяти предъявлениях задачи 1 безошибочно добывала приманку из трубки с ловушкой (9 правильных решений из 10, $p < 0.01$). Эти результаты свидетельствуют о том, что ворона 7М начала решать задачу 1 спонтанно, без обучения. Однако в десятом предъявлении она потянула поршень в сторону ловушки и уронила в нее приманку. После этого птица стала проявлять признаки нервозности (долбила клювом установку, неоднократно приближалась к установке и удалялась от нее не сделав выбора), и уровень правильных решений резко снизился до случайного.

Четырем птицам (3М, 10М, 12М и 13М), достигшим критерия обученности в задаче 1, предъявили тестовую задачу 2 (с двумя ловушками: действующей и недействующей). С этой задачей успешно справились (достигли критерия не более чем за 50 предъявлений) две вороны – 3М и 13М. После тестовой задачи 2 этим птицам в качестве следующего теста вновь предложили задачу 1 с одной действующей ловушкой. Ворона 3М в первых 10 предъявлениях задачи 1 добыла приманку 8 раз ($p < 0.05$), но в следующих 10 предъявлениях 8 раз вытягивала поршень в сторону ловушки ($p < 0.05$). Далее птица решала задачу 1 на случайном уровне. Ворона 13М успешно справилась с задачей 1 при ее повторном, тестовом предъявлении. После этого ей предъявили тестовую задачу 3, в которой приманку можно было добыть только через ловушку без дна (концы трубки были закрыты крышками). С этой задачей птица не справилась (рис. 1) – за 50 предъявлений она так и не достигла критерия.

Обсуждение результатов эксперимента 3. О способности животного понимать суть задачи с ловушкой в трубке можно судить по двум критериям. Во-первых, по успешным решениям задачи при первых же ее предъявлениях (инсайт). Во-вторых – по способности решить тестовые задачи, в которых перемещены или изменены некоторые ключевые компоненты.

Тот факт, что ворона 7М в первом блоке из десяти предъявлений задачи 1 успешно добыла приманку 9 раз подряд, может свидетельствовать об экстренном понимании птицей структуры этой сложной задачи. Переход в дальнейшем к случайному выбору, вероятно, обусловлен неспособностью животного решать сложную для него задачу на протяжении длительного времени. По литературным данным аналогичное поведение наблюдалось у одного из грачей в работе А. Хельм с соавт. (Helme et al., 2006a). Правильное решение такой задачи с самых первых предъявлений отмечалось также у антропоидов и рассматривалось как понимание сути задачи, несмотря на то, что они не решились дальнейшие тесты (Martin-Ordas et al., 2008)

Если птица не решала задачу на добывание приманки из трубки с одной ловушкой с первых предъявлений, то в процессе обучения она могла либо уловить суть задачи, либо выучить ряд частных правил выбора для каждого варианта взаимного расположения элементов экспериментальной установки. Какой именно механизм лежит в основе решения, можно выяснить с помощью тестовых задач, в которых перемещены или изменены некоторые ключевые элементы экспериментальной установки. Так, если бы птица решала задачу 1 за счет выучивания правила «вытягивай приманку в сторону непрерывного черного дна», она не решила бы задачу 2 с двумя отверстиями в черном дне. Если бы птица решала задачу 1 за счет правила «вытягивай в сторону, противоположную ловушке с оранжевым дном», она не решила бы задачу 3. В наших экспериментах лишь две вороны из восьми справились с тестовой задачей 2, и ни одна не справилась с задачей 3. Следовательно, обучение решению подобных сложных задач происходило именно за счет выучивания частных правил выбора («вытягивай в сторону непрерывного черного дна» для птиц 10М и 12М и «вытягивай в сторону, противоположную ловушке с оранжевым дном» для птицы 13М).

Способность к решению таких же тестовых задач обнаружена лишь у одного из восьми протестированных грачей (Seed et al., 2006). Этот факт свидетельствует о том, что внутри вида отдельные особи значительно различаются по способности к решению задач такой сложности. С похожими тестами справились также новокаледонские вороны (Taylor et al., 2009). Однако в экспериментах с ними использовали другой вариант установки - трубку без поршня. Поскольку у новокаледонских ворон хорошо развита орудийная деятельность (Hunt et al., 1996, 2001, 2004), им предложили добывать приманку из трубки при помощи палочки. Эти действия были значительно более естественны для них, чем вытягивание приманки из трубки при помощи поршня. Известно, что чем ближе условия теста к естественному поведению животного, тем легче оно решает тест (Резникова, 2005). Следовательно, способность к решению таких задач может зависеть от адекватности формулировки задачи для конкретного вида животных. Возможно, успешное решение тестовых задач новокаледонскими воронами в некоторой степени обусловлено именно этим фактором.

Задачи на добывание приманки из трубки с ловушками представляют большую сложность для всех видов животных. Например, значительные трудности при решении подобных задач испытывают обезьяны (Visalberghi, Limongelli, 1994; Helme et al., 2006). Сложность этих задач подтверждается и неопубликованными данными, полученными Л. Лимонгелли и Е. Визальберги при тестировании детей. Научиться решать подобные задачи смогли только дети старше трех лет.

Таким образом, полученные нами данные свидетельствуют о том, что некоторые серые вороны способны решать задачу на добывание приманки из трубки с ловушкой. Однако в связи с высокой сложностью этой задачи при многократном ее предъявлении вороны переходят к более простой стратегии – использованию частных правил выбора. При решении задач такого уровня сложности выявляются значительные индивидуальные различия среди особей одного и того же вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В нашей работе мы использовали протоорудийную деятельность врановых птиц в качестве одного из способов оценки уровня развития рассудочной деятельности, т.е. «способности улавливать эмпирические законы, связывающие предметы и явления внешнего мира, и оперировать этими законами в новой ситуации для построения программы адаптивного поведенческого акта» (Крушинский, 1986, стр. 27). Для этого мы предъявляли птицам комплекс тестов: задачи на подтягивание приманки при помощи нити (в горизонтальной или вертикальной плоскостях) или подложки, а также задачи на извлечение приманки из трубки с помощью поршня. Эти задачи могут быть решены за счет оценки взаимного расположения компонентов ситуации и выявления связи орудия с приманкой.

Использование комплекса задач разной сложности позволило нам, во-первых, сравнить разные виды врановых по способности к решению этих задач, а во-вторых - оценить механизм их решения. Кроме того, применяя задачи, которые были схожи по своей сути, но отличались дизайном, мы выяснили, что форма предъявления задачи может влиять на успешность ее решения за счет специфики восприятия, которая может не совпадать у экспериментатора и испытуемого.

Мы обнаружили, что отдельные представители серых ворон, грачей и воронов экстренно решают даже сложные разновидности задач с нитями. Полученные данные позволяют сделать вывод о способности некоторых представителей исследованных видов понимать суть задач такого типа и, следовательно, могут быть расценены как проявление рассудочной деятельности.

Исследованные нами виды врановых (вороны, вороны и грачи) отличаются друг от друга по особенностям экологии, и главное – по значению индекса Портмана (Portmann, 1947). Мозг воронов характеризуется одним из наиболее высоких показателей (18,95) и уступает только мозгу попугаев ара (27,6), тогда как у ворон и грачей он составляет около 15. У всех трех исследованных видов использование орудий не является видоспецифическим поведением (в отличие, например, от новокаледонских ворон). В тоже время, у отдельных представителей всех трех исследованных нами видов отмечены единичные эпизоды употребления орудий в новой ситуации (см., например, Зорина и др., 2007; Bird, Emery, 2009).

В литературе встречаются попытки объяснить способности к решению орудийных задач наличием тех или иных видоспецифических особенностей поведения (см. например Bluff et al., 2007). Однако наши данные, так же, как и данные некоторых других авторов, показывают, что внутри семейства врановых нет значительных различий между уровнем когнитивного развития у видов, систематически использующих орудия, и видов, которые делают это лишь эпизодически, в порядке индивидуального приспособления. Так, показано, что новокаледонские вороны, для которых использование орудий для добывания пищи в естественной среде обитания является, в отличие от серых ворон, видоспецифическим поведением (Hunt, 1996; Hunt et al., 2001; Hunt, Gray, 2004), решали задачи с нитями не лучше других врановых. Из этого следует, что успешное решение в таких задачах определяется именно уровнем развития когнитивных способностей, а не наличием специализированных генетических программ.

При сравнении способностей разных видов врановых решать протоорудийные задачи, особое внимание мы уделили воронам. Нередко, особенно у неспециалистов, возникает предположение, что вороны умнее остальных врановых птиц. Даже К. Лоренц упоминал об этом в своей книге «Кольцо царя Соломона» (1978). Некоторым морфологическим основанием для такого предположения может служить высокое значение полушарного индекса Портмана у воронов (18,95; Portman, 1947).

Однако четких экспериментальных доказательств превосходства когнитивных способностей воронов над другими представителями семейства врановых пока не обнаружено. Так, например, ранее полученные Зориной с коллегами данные (Зорина др., 2007) свидетельствуют, что вороны решали ряд тестов (оперирование эмпирической размерностью фигур; перенос обобщения относительного признака «больше, чем») не лучше остальных изученных видов врановых. Полученные нами результаты также не подтверждают гипотезы о превосходстве воронов. Так, грачи и вороны решали задачу на подтягивание подвешенной приманки (задача с одной нитью) успешнее - добывали ее в первый же день и за меньшее время, совершая достоверно меньшее число манипуляций и не пробуя использовать стратегии, неэффективные в данных условиях. С другой стороны, наши результаты не позволяют утверждать, что вороны вообще решают эти задачи хуже, чем другие врановые, поскольку в работе Б. Хейнриха они решали подобную задачу вполне успешно (Heinrich, 1995). Следует учесть, что в наших экспериментах участвовали вороны, взятые из гнезда и выращенные людьми, и, соответственно, их жизненный опыт отличался

от такового у диких птиц. В отличие от них, вороны и грачи попали в неволю взрослыми или слетками, так что, по крайней мере, ранний онтогенез поведения происходил у них в естественных условиях. Существуют и другие данные о том, что предыдущий жизненный опыт имеет принципиальное значение для решения таких задач. Так, наши результаты согласуются с данными Б. Хейнриха, который обнаружил (Heinrich, 1995; Heinrich, Bugnyar, 2005), что выращенные в неволе вороны добывали приманку менее эффективно (с большим числом манипуляций), чем дикие птицы.

Другие птицы с высоким уровнем развития мозга – попугаи, которым также предъявляли комплекс тестов с несколькими нитями, решали их примерно на том же уровне, что и врановые (Schuck-Paim et al., 2009; Werdenich, Huber, 2006). В то же время птицы с более низким уровнем развития мозга – голуби (Schmidt, Cook, 2006), лазоревки и клесты (Обозова и др., в печати) – справились только с самыми простыми вариантами задач, в которых нити располагались перпендикулярно присаде и которые можно было решить, ориентируясь на близость приманки к началу нити. Аналогичная связь между уровнем развития мозга и способностью решать сложные протоорудийные задачи продемонстрирована также и для млекопитающих (Tomasello, Call, 1997; Osthaus, et al., 2005; Whitt et al., 2009 и др).

Наши данные показали, что дизайн задачи сильно влияет на способность животных к ее решению. Так, оказалось, что задачи с приманкой на подложках вороны в целом решали хуже, чем аналогичную задачу с двумя нитями (одна целая, а другая состояла из двух фрагментов). Судя по литературным данным, задача с подложками была сложна и для некоторых попугаев: ее предъявляли синелобым амазонам (de Mendonça-Furtado, Ottoni, 2008) и кеа (Auersperg et al., 2009). С первых предъявлений ее успешно решали лишь попугаи кеа.

Задачи на извлечение приманки из трубки с помощью поршня оказались для врановых более сложными, чем другие протоорудийные задачи и в наших опытах, и в работах других авторов (Seed et al., 2006; Helme et al., 2006a; Tebbich et al., 2007; Chappell, Kacelnik, 2007; Taylor et al., 2009). Эта методика изначально подразумевает обучение манипулированию поршнем и избеганию ловушки. Процесс такого обучения может провоцировать животное на запоминание реакций на конкретные элементы экспериментальной установки (например, вытягивать приманку в сторону, противоположную ловушке с оранжевым дном). Тем не менее, одна из ворон в нашей работе и один из грачей в работе А. Хельм (Helme et al., 2006a) начали правильно решать эту задачу с первых же предъявлений, что может свидетельствовать о том, что некоторые врановые в принципе могут понимать структуру таких задач. Большинству животных для того, чтобы добывать приманку из трубки, избегая при этом ловушки, требуется обучение. После того, как животное обучится решать базовую задачу, ему предлагают контрольные тесты, в которых изменены отдельные компоненты установки (месторасположение ловушки и т.д.). Описан лишь один случай, когда птица (грач в работе Seed et al., 2006) успешно справилась со всеми предложенными контрольными тестами. Остальные птицы решали лишь отдельные тесты, что может свидетельствовать о том, что они выучивали частные правила выбора, ориентируясь при этом на конкретные компоненты задачи.

Таким образом, широко используемая рядом авторов задача с ловушкой в трубке чрезвычайно сложна для большинства животных. Вероятно, это связано не с уровнем развития их когнитивных способностей, а со спецификой данной методики, так что ее дальнейшее использование представляется малоинформативным.

Наряду с таким значимым преимуществом, как доступность большому числу видов, протоорудийные задачи обладают и рядом ограничений. Например, существуют данные о том, что обычную орудийную задачу антропоиды решали успешнее, чем ее протоорудийный аналог (Girndt et al., 2008). Это, безусловно, надо учитывать при анализе полученных результатов. Многие протоорудийные задачи содержат компоненты, свойства которых не знакомы животному, и оно вынуждено их выявлять в условиях самого эксперимента, что

отражается на результатах первой пробы. Если же протоорудийная задача предъявляется многократно, то вместо разумного решения у животного могут формироваться частные правила выбора (реакция на определенный компонент установки), или стереотипное предпочтение определенной ее стороны. Кроме того, поскольку при подтягивании приманки с помощью уже совмещенного с ней орудия животное не затрачивает значительных усилий, цена ошибки слишком низка и неправильное действие может выполняться многократно.

Тем не менее, использование протоорудийных аналогов орудийных задач позволяет протестировать широкий спектр видов с разными уровнями развития мозга и орудийной деятельности, и, соответственно, значительно расширить наши представления о когнитивных способностях различных видов животных. Применение протоорудийных задач позволяет оценить и сравнить когнитивные способности видов, которые систематически используют орудия, и видов, которые делают это лишь эпизодически, в порядке индивидуального приспособления. Наряду с другими когнитивными способностями, решение протоорудийных задач определяется уровнем развития мозга, характерным для семейства, а не наличием специализированных способностей у некоторых видов.

Наши данные подтверждают представление, сформулированное Л.В.Крушинским (1986) и развиваемое в настоящее время Н. Эмери (Emery, Clayton, 2005; Emery, 2006), о параллелизме эволюции рассудочной деятельности птиц и млекопитающих. Причем уровень развития рассудочной деятельности у высших представителей класса птиц (врановых) сопоставим с таковым у приматов.

ВЫВОДЫ

1. Серые ворóны, обыкновенные вóроны и грачи способны подтянуть приманку, подвешенную на нити, причем в наших экспериментах серые ворóны и грачи, в отличие от вóронов, сделали это уже при первом предъявлении задачи.
2. Некоторые вóроны, серые ворóны и грачи способны без предварительного обучения проследить связь нити с приманкой при различных вариантах расположения нескольких нитей, что, по-видимому, свидетельствует о понимании врановыми сути этих задач.
3. Задачу с перекрещенными нитями, которую предъявляли только серым ворóнам, не решила ни одна из птиц, что вероятно свидетельствует о ее высокой перцептивной сложности.
4. Серые ворóны способны экстренно решать задачи, в которых для успешного добывания приманки требуется оценить целостность нитей или подложек, однако задачи с подложками оказались для ворóн сложнее, чем задачи с нитями.
5. Некоторые серые ворóны способны экстренно решать задачу на добывание приманки из трубки с ловушкой, однако при многократном ее предъявлении птицы переходят к более простым стратегиям (использованию частных правил выбора).
6. Результаты сравнительного исследования способности врановых к решению комплекса протоорудийных задач подтверждают представление о сходстве их когнитивных способностей, по крайней мере, с низшими обезьянами.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую благодарность своему научному руководителю д.б.н. З.А. Зориной. Кроме того, автор благодарит к.б.н. А.А. Смирнову за неоценимую помощь на протяжении всего выполнения работы, к.б.н. М.Г. Плескачеву за прочтение рукописи и ценные замечания и других коллег по лаборатории за советы и поддержку. Автор выражает свою глубокую признательность к.б.н. С.В. Попову за помощь в организации работы.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах (перечень ВАК)

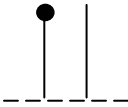

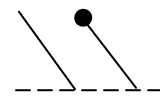

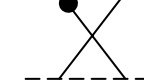
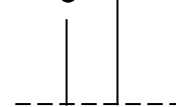
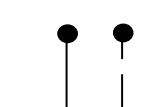
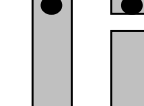
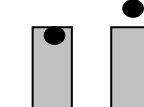
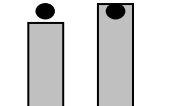
1. Багоцкая М.С., Смирнова А.А., Зорина З.А. Сравнительное исследование способности врановых птиц к решению задачи на добывание подвешенной приманки // Журн. высш. нерв. деят. 2010. 69(3): 321-329.
2. Багоцкая М.С. Смирнова А.А. Зорина З.А. Врановые способны понимать логическую структуру задач на подтягивание закрепленной на нити приманки // Журн. высш. нерв. деят. 2010. 60(5) в печати.

Тезисы конференций

1. Багоцкая М.С. Исследование способности серых ворон и обыкновенных воронов к решению задачи на подтягивание подвешенной приманки // XII научная конференция молодых ученых по физиологии высшей нервной деятельности и нейрофизиологии. Москва, 2008. С. 30.
2. Багоцкая М.С. Врановые успешно добывают приманку в задачах с несколькими нитями // XIII школа-конференция молодых ученых по физиологии высшей нервной деятельности и нейрофизиологии. Москва, 2009. С. 14.
3. Багоцкая М.С., Смирнова А.А., Зорина З.А. Изучение предорудийной деятельности врановых птиц // Сборник материалов международной научно-практической конференции «современные проблемы экологии и экологического образования», Орехово-Зуево, 2009. С. 156-160.
4. Багоцкая М.С., Смирнова А.А., Зорина З.А. Решение врановыми задач на подтягивание приманки, закрепленной на нити // Материалы конференции «Экология, эволюция и систематика животных», Рязань, 2009. С. 332-333.
5. Багоцкая М.С. Исследование способности врановых к подтягиванию приманки, закрепленной на нити // XVI международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых Ломоносов – 2009; секция «Биология», тезисы докладов, Москва, 2009. С. 199.
6. Багоцкая М.С. Серые вороны добывают приманку из трубки с ловушкой // Материалы Международного молодежного научного форума «ЛОМОНОСОВ-2010» Москва, МАКС Пресс, 2010. С. 216-217.
7. Багоцкая М.С. Орудийная деятельность врановых: успешное подтягивание удаленной приманки в задачах с несколькими нитями // XIII Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. Оренбург, 2010. С. 46-47.

Таблица 4.

Расположение нитей, подложек и приманки в эксперименте 2.

№ задачи	Число и расположение нитей	
1	Две параллельные нити длиной 20 см располагали перпендикулярно по отношению к передней стенке клетки на расстоянии 15 см друг от друга. Приманку прикрепляли к одной из двух нитей	
2	Четыре параллельные нити длиной 20 см располагали перпендикулярно по отношению к передней стенке клетки на расстоянии 10 см друг от друга. Приманка могла быть прикреплена к любой из четырех нитей	
3	Две параллельные нити длиной 20 см располагали под углом 45° к передней стенке клетки и на расстоянии 15 см друг от друга. Приманку прикрепляли только к одной из нитей, так что она располагалась напротив начала «пустой» нити.	
4	Две параллельные нити длиной 20 см располагали под углом 45° к передней стенке клетки и на расстоянии 15 см друг от друга. Приманку прикрепляли только к одной из нитей, со смещением вбок относительно начальных участков обеих нитей.	
5	Две нити разного цвета длиной 20 см располагали таким образом, что они пересекались в центре под углом 90° друг к другу. Приманку прикрепляли только к одной из нитей. В этой задаче, как и в задаче 3, приманка оказывалась ближе к началу «пустой» нити.	
6	Две нити разной длины (более короткую «пустую» нить 15 см длиной и более длинную нить с приманкой, 25 см длиной) располагали так, что их начальные участки были параллельны друг другу (расстояние между ними 5 см) и перпендикулярны передней стенке клетки. На расстоянии 18 см от начала нить с приманкой сгибали под прямым углом, так что приманка оказывалась напротив начала «пустой» нити.	
7	Две параллельные нити длиной 20 см располагали перпендикулярно передней стенке клетки на расстоянии 10 см друг от друга. Одна из нитей состояла из двух фрагментов: начального (13 см длиной) и конечного (5 см длиной). Между фрагментами был разрыв длиной 2 см. Червя закрепляли на конце целой нити и на конце пятисантиметрового фрагмента нити с разрывом.	
8	Использовали целую маленькую подложку и подложку с разрывом. Приманки закрепляли на обоих подложках. Разрыв на одной из подложек препятствовал достижению приманки	
9	Использовали две маленькие подложки. На одной из них закрепляли приманку. Вторую приманку помещали за дальним концом второй подложки, так что эта приманка не соприкасалась с подложкой. Таким образом первая и вторая приманки оказывались на разном расстоянии от передней стенки клетки	
10	Использовали большую и маленькую подложку. Одну приманку закрепляли на большой подложке, другую помещали за маленькую подложку так, что приманка не соприкасалась с подложкой. Таким образом обе приманки были равноудалены от передней стенке клетки.	

Примечание: черным кругом обозначена приманка, черными линиями – нити, серыми прямоугольниками – подложки, пунктирной линией – передняя стенка клетки с птицей.

Таблица 5

Успешность решения воробьями (М), воробьями (Б) и грачами (Г) задач 1-4.

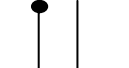
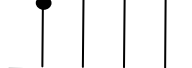


№ птицы	Задача 1 (30 проб)	Задача 2 (30 проб)	Задача 3 (30 проб)	Задача 4 (30 проб)
				
1М	25***(12)	15**	25***(20*)	25***(18)
2М	15(20*)	11	14(13)	12(7**)
3М	30***(15)	28***	16(13)	29***(16)
9М	28***(17)	13*	27***(16)	28***(13)
1Б	23**(12)	20***	18(25***)	27***(18)
2Б	25***(12)	25***	18(25***)	29***(16)
3Б	19(16)	12	20*(17)	28***(13)
4Б	23**(18)	18***	13(10*)	26***(11)
1Г	15(18)	11	15(14)	17(14)
2Г	29***(16)	28***	29***(16)	30***(15)

Таблица 6.

Успешность решения воробьями задач 5-7

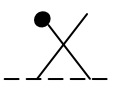
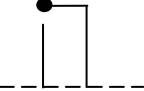
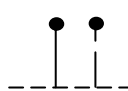
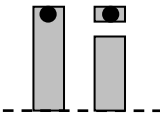
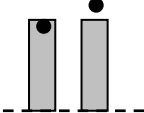
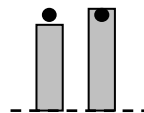
№ воробья	Задача 5 (30 проб)	Задача 6 (30 проб)	Задача 7 (30 проб)
			
1М	16(17)	25***(20*)	23**(22*)
3М	15(30***)	28***(17)	25***(10*)
4М	12(9*)	16(17)	23**(16)
5М	14(11)	18(13)	23**(10*)
6М	9*(18)	3***(16)	18(9*)
7М	7**(12)	22**(17)	25***(16)
10М	14(1***)	26***(17)	25***(20*)
11М	11(18)	18(13)	18(17)

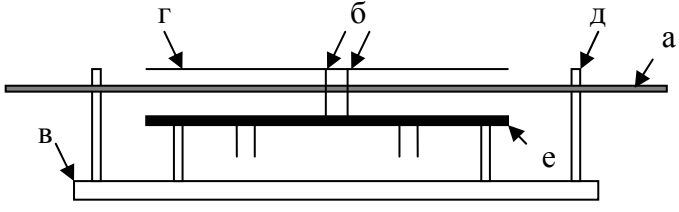
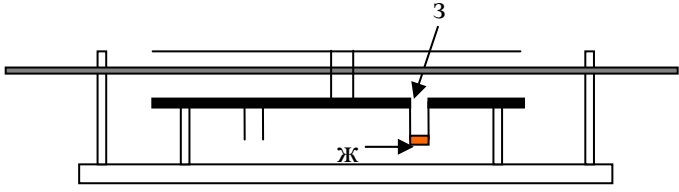
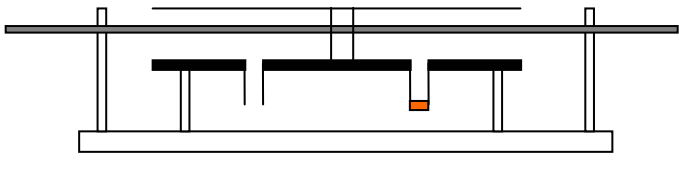
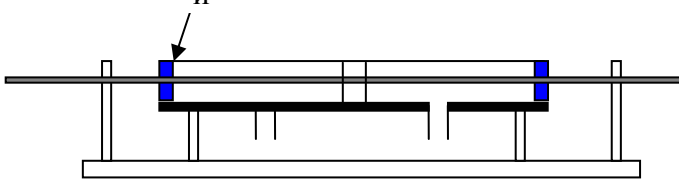
Таблица 7.

Успешность решения воробьями задач 8-10.

№ воробья	Задача 8 (30 проб)	Задача 9 (30 проб)	Задача 10 (30 проб)
			
4М	18(15)	24***(19)	17(4***)
6М	21*(20*)	25***(12)	13(10*)
7М	22**(9*)	26***(11)	19(20*)
10М	20*(21*)	26***(15)	17(12)
14М	16(15)	22**(17)	18(23**)
15М	22**(9*)	26***(11)	19(10*)
16М	13(20*)	20*(15)	16(7**)
17М	19(20*)	22**(13)	20*(21*)

Примечание к таблицам 5-7: в таблицах показано число правильных выборов в 30 предъявлениях каждой задачи. В скобках приведено число выборов с левой стороны * - $p < 0.05$, ** - $p < 0.01$, *** - $p < 0.001$, биномиальный тест.

Схема эксперимента 3.

задача	экспериментальная установка	максимальное число предъявлений	критерий
предварительное обучение	 <p>установка А</p>		5 последовательных вытягиваний
задача 1	 <p>установка Б</p>	200	24/30
задача 2	 <p>установка Б</p>	50	24/30
задача 1 повторно	 <p>установка Б повторно</p>	50	24/30
задача 3	установка Г	50	24/30

Примечание: а - стержень поршня, б – плоскости поршня между которыми помещают приманку, в – основание на котором закреплена установка, г – трубка, д – подпорки, препятствующие сгибанию стержня, е - вставное дно трубки, ж – ловушка, з – отверстие в дне трубки, и – заглушка на конце трубки.

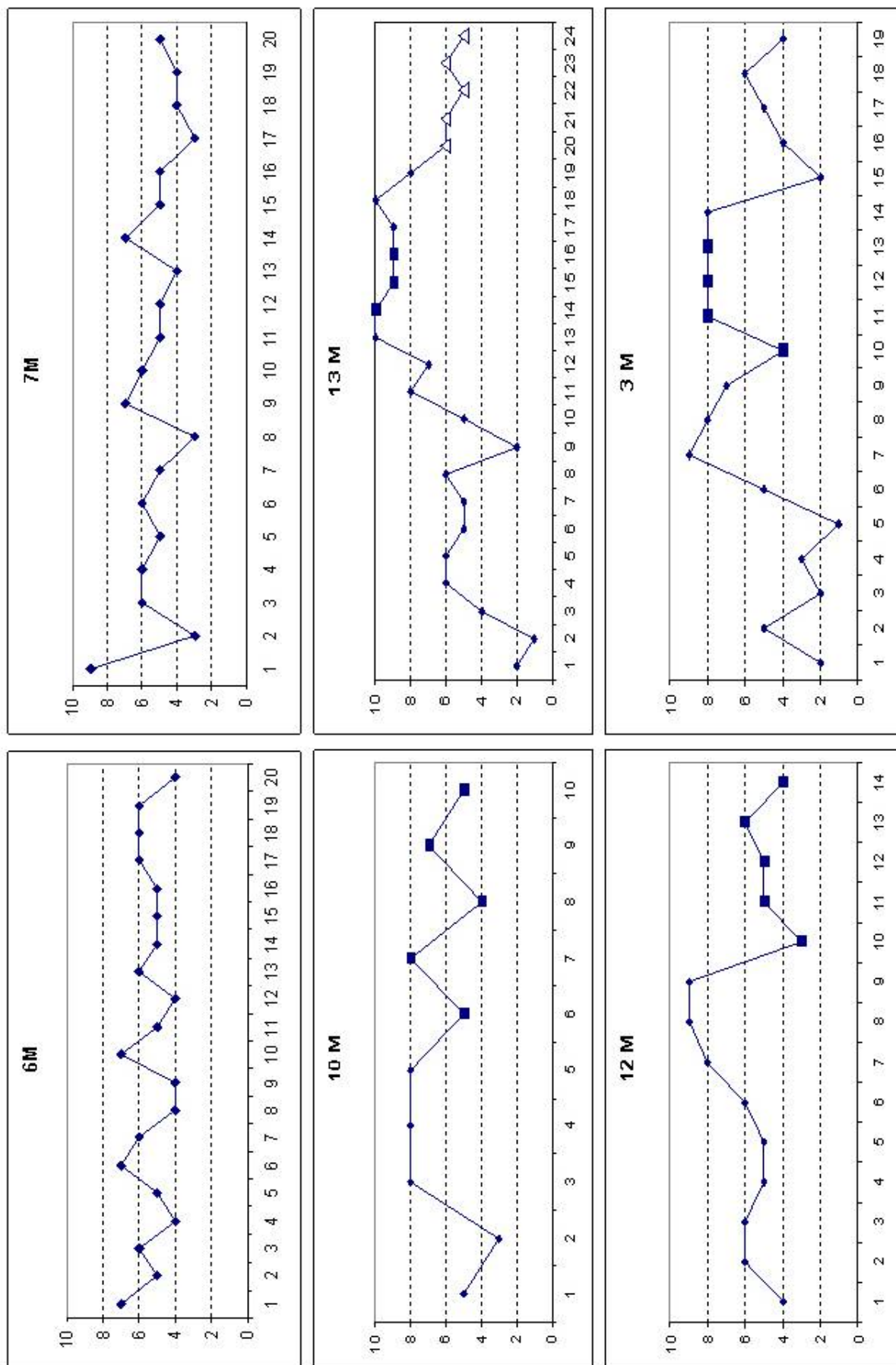


Рис. 1. Динамика обучения и тестирования ворон в эксперименте 3. Обозначено число правильных решений в каждом блоке из 10 последовательных предъявлений. Ромбики - решение задачи 1, квадраты - задачи 2, треугольники - задачи 3.

Для заметок