

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СПОСОБНОСТИ К СОЗНАТЕЛЬНОМУ ВЫБОРУ У МАКАКОВ РЕЗУСОВ (*MACACA MULATTA*) И ПАВИАНОВ ГАМАДРИЛОВ (*PAPIO HAMADRYAS*)

Аникаев А.Е., Чалян В.Г., Мейшвили Н.В.

ФГБУ Институт медицинской приматологии РАН, Сочи, Россия

Вопрос о наличии сознания у животных уже на протяжении многих лет не покидает умы ученых, так или иначе связанных с этой проблемой. Решение данной проблемы позволило бы в первую очередь разобраться с эволюцией этой психической функции и развитием ее в процессе антропогенеза. Кроме того, однозначно подтвержденный факт наличия у животных сознания потребует пересмотра мер по их использованию и охране.

Но до сих пор исследователи не пришли к единому мнению ни относительно наличия сознания, ни относительно методов, которые следует применять для его определения. Некоторые ученые склонны признавать наличие элементарного сознания даже у беспозвоночных животных. Однако, в основном, исследования ведутся на высокоорганизованных животных. Наиболее распространенными являются методы, основанные на самоузнавании, «теории разума» и обучении языкам-посредникам.

Самым популярным объектом исследования являются обезьяны и, как правило, высшие. Это вполне оправдано, ведь использование современных видов приматов в качестве моделей предковых форм постепенно дает возможность не только детально разобраться в механизме сознания человека, но и позволяет проанализировать развитие этой функции на разных этапах антропогенеза и эволюции отряда в целом. Сегодня развитие психических функций приматов все больше связывают с усилением внутривидовой конкуренции, проявляющейся, в первую очередь, в отношении социальных навыков, и вызванной усложнением экологических условий. Ввиду этого представляется интересным сравнить приматов, характеризующихся разной социальной структурой. По этой причине данная работа посвящена сравнению макаков резусов и павианов гамадрилов. Каждый из этих видов характеризуется жесткой социальной организацией с достаточно строгой иерархией. Но макаки резусы обладают матрилокальностью и ярко выраженной матрилинейной социальной структурой, а павианы гамадрилы - патрилокальностью и гаремной структурой стада. Кроме того, условия обитания данных видов в определенной степени отличаются: павианы гамадрилы – обитатели открытых полупустынь и саванн, макаки резусы обитают в лесах и кустарниковых зарослях. В качестве критерия для оценки наличия сознания мы выбрали способность к принятию сознательного, волевого решения, для этого использовался модифицированный тест Пиаже - «А not В». Наша цель - выяснить наличие данной способности у этих видов и, проведя сравнительный анализ данных, обсудить возможную взаимосвязь с различиями в социальной организации этих видов, исследовать гендерные, возрастные и индивидуальные различия.

Ключевые слова: павианы гамадрилы, макаки резусы, Пиаже «А not В» тест, сознательный выбор, возрастные различия, гендерные различия

Введение

Вопрос возникновения сознания, является одним из самых животрепещущих, неоднозначных и интереснейших в современной науке. Результаты, полученные в данной сфере, не только интересны сами по себе, но и находят применение в вопросах, связанных с возникновением и развитием функции сознания в ходе эволюционного процесса. Окончательно решенный вопрос наличия сознания у определенных видов одновременно позволит использовать их в качестве модели для изучения механизмов сознания и потребует пересмотра законов, касающихся их защиты, охраны и использования в экспериментах [Mendl, Paul, 2004; Kirkwood, Hubrecht, 2001].

Если в прошлом веке основная масса ученых приписывала функцию сознания исключительно человеку [Мак-Фарленд, 1988], то сегодня все больше исследователей признает наличие сознания у животных. Причем не только у генетически близких человеку приматов, но и у других позвоночных (млекопитающих, птиц [Seth, Vaars, Edelman, 2005; Beshkar, 2008] и даже беспозвоночных (головоногие моллюски) [Mather, 2008]). Однако, до сих пор нет единого мнения, каким образом обнаружить сознание и как его измерить. Тем не менее, существует несколько основных подходов для определения сознания. Это исследование способности к преднамеренной коммуникации (обучение языкам-посредникам), эксперименты по самоузнаванию в зеркале, исследования, основанные на «теории разума» и изучение способности к целенаправленному действию, принятию волевого решения [Зорина, Смирнова, 2006]. В частности, исследования по способности к обучению языкам-посредникам показали наличие определенных способностей к запоминанию слов, общению, в разной степени у шимпанзе (*Pan troglodytes*) [Premack, Premack, 1972; Rumbaugh et al., 1973; Garner, Garner, 1985; Savage-Rumbaugh et al., 1993], гориллы (*Gorilla gorilla*) [Patterson, Gordon, 2002], орангутана (*Pongo pygmaeus*) [Miles, 1993], дельфинов (*Tursiops truncatus*) [Herman, 1986] и попугаев (*Psittacus erithacus*) [Pepperberg, Pepperberg, 2009]. Весьма популярные эксперименты по самоузнаванию в зеркале, показали, что к самоидентификации из приматов, кроме человека, способны только шимпанзе (*Pan troglodytes*) [Gallup, 1970; Povinelli et al., 1993; Tomasello, Call, 1997], орангутаны (*Pongo pygmaeus*) [Povinelli, Vonk, 2004], под сомнением гориллы (*Gorilla gorilla*) [Ledbetter, Basen 1982; Patterson, Cohn, 2006] и гиббоны (*Hylobates*) [Gallup, 1982]. По некоторым

данным этими способностями обладают также дельфины (*Tursiops truncatus*) [Marino, Reiss, Gallup, 1994; Reiss, Marino, 2001], азиатские слоны (*Elephas maximus*) [Plotnik, De Waal, Reiss, 2006] и сороки (*Pica pica*) [Prior, Schwarz, Güntürkün, 2008]. Тем не менее, очевидно, что для большинства видов животных эта грань сознания остается недоступной [Gallup, 1977, 1982; Gallup et al., 1980; Anderson, 1983; Pepperberg et al., 1995]. Не менее распространенные исследования, основанные на «теории разума» («theory of mind») [Premack, Woodruff, 1978], указывают на успешные результаты не только у шимпанзе [Povinelli et al., 1990], но и у других представителей отряда приматов [Peignot, Anderson, 1999; Vick, Anderson, 2000; Neiworth et al., 2002; Byrnie, 2004; Burkart, Heschl, 2006], а по некоторым данным у дельфинов (*Tursiops truncatus*) [Pack, Herman, 2004; Tschudin et al., 2001] и лошадей (*Equus caballus*) [Maros et al., 2008].

Несложно заметить, что в вопросах, касающихся исследования сознания, первое место отведено приматам. И это вполне оправдано, ведь единственный вид на нашей планете, который без сомнения обладает сознанием, относится к данному отряду. Использование современных видов приматов в качестве моделей предковых форм, постепенно дает возможность не только детально разобраться в механизме сознания человека, но и позволяет проанализировать развитие этой функции на разных этапах антропогенеза и эволюции отряда в целом. Предполагается, что сознание, как и любая другая функция, имеет приспособительный характер, о чем утверждал еще Чарльз Дарвин [Дарвин, 2001], и говорят современные ученые [Povinelli, 1993; Byrne, 2000; Tomasello, 2000, 2009; Matsuzawa, 2001]. Сегодня развитие психических функций приматов все больше связывают с усилением внутригрупповой конкуренции, проявляющейся в первую очередь в отношении социальных навыков, и вызванной усложнением экологических условий [Humphrey, 1976; Barrett et al., 2003; Flinn, Geary, Ward, 2005; Alexander, 2013]. Основой для таких предположений, по-видимому, является тот факт, что сложная социальная организация, подразумевает «наличие сообразительности, осторожности, способности к тщательному и оперативному анализу действий членов сообщества, к оценке этих действий и прогнозу возможных последствий» [Резникова, 2000]. Данная гипотеза находит подтверждения в исследованиях размеров мозга у приматов [Kudo, Dunbar, 2001; Bailey, Geary, 2009; Walker et al., 2006; Powell et al., 2010]. Следует отметить, что такой показатель, как размер мозга, который ра-

нее связывали с уровнем когнитивных способностей, сегодня все чаще связывают со сложностью социальных отношений [Dunbar, Shultz, 2007] и размерами социальных групп (Barton, 1996; Lehmann, Dunbar, 2006) Некоторые авторы указывают на аналогию развития крупного мозга у приматов с другими млекопитающими, связывая данный факт с социальной конкуренцией, вызванной условиями среды [Barton et al., 1995; Dunbar, Bever, 1998; Conner, 2007]. Исходя из этих данных любая функция психики, в том числе и сознание, неразрывно связана с социальной средой. Однако является ли разница в социальной организации видов исключительно результатом действия экологических факторов - вопрос весьма спорный. Так, исторически обитающие в сходных условиях гориллы, шимпанзе и орангутаны в корне различны по своей социальной организации [Резникова, 2000]. Это же наблюдается и у близкородственных видов павианов и гелад [Altmann, 1974], однако они обитают в различных условиях. Большинство исследователей сходится во мнении, что на характер социальной организации оказывает влияние множество различных факторов [Struhsaker, 1969; Crook, 1970; Eisenberg et al., 1972], но данный вопрос остается открытым.

Так или иначе, но, сравнивая приматов, характеризующихся разной социальной структурой, мы получаем шанс выявить межвидовые различия в степени развития такой интересующей нас характеристики как сознание. Именно по этой причине данная работа посвящена сравнению макаков резусов и павианов гамадрилов. Каждый из этих видов характеризуется жесткой социальной организацией с достаточно строгой иерархией. Но макаки резусы обладают матрилокальностью и ярко выраженной матрилинейной социальной структурой, а павианы гамадрилы – патрилокальностью и гаремной структурой стада. Кроме того, условия обитания данных видов в определенной степени отличаются: павианы гамадрилы – обитатели открытых полупустынь и саванн, макаки резусы обитают в лесах и кустарниковых зарослях.

Оба эти вида приматов довольно часто используются как объект исследований в различных областях науки. Так, павианы гамадрилы используются как модель для генетических исследований [Rogers et al., 2000; Cox et al., 2006], изучения различных аспектов медицины и физиологии [Лапин с соавт., 1963], таких, например, как ожирение [Comuzzie et al., 2003], старение [Bronikowski et al., 2002]. Имеется ряд работ, посвященных различным аспектам поведения этих обезьян [Kummer, Kurt, 1965; Kummer et al., 1985; Swedell, 2000; Pfeifferle, Fischer, 2006; Butovskaya, Chalyan, Meishvili, 2013],

элементы социальных отношений павианов гамадрилов используются в качестве модельных при реконструкции социальных отношений ранних гоминид [Lovejoy, 1981]. Исследования в условиях свободного обитания показали, что павианы гамадрилы обладают существенным резервом пластичности [Chalyan, Meishvili, 2001, 2003; Swedell, 2002], который опирается не только на физиологические особенности их организма, но и на сложность социальной организации [Kummer, 1968], широкий диапазон коммуникативных сигналов [Тих, 1970], способность к кооперации и социальному научению. Данных, касающихся исследований в области сознания у данного вида обезьян, нами не найдено.

Макаки резусы, пожалуй, самый распространенный лабораторный вид приматов. Эти животные уже давно зарекомендовали себя как превосходная модель для исследований в различных сферах медицины, физиологии и биологии в целом [Лапин с соавт., 1963; Bennett et al., 1998; Wolfe-Coote, 2005; Johnsen et al., 2012] Немалая доля работ посвящена этологии резусов, в частности, в сфере социального поведения, как в экспериментальных, так и в естественных условиях [Mason, 1960, 1961a,б; Altmann, 1962; Southwick, 1967; Bernstein, Mason, 1963a,б; Vandenberg, 1967; Schapiro et al., 1996]. В области изучения когнитивных способностей макаков резусов также достигнуты определенные результаты, но в большей степени эти работы связаны с изучением различных аспектов биомедицины, например, в сфере нейробиологии [Diamond, Goldman-Rakic, 1989; Bourgeois et al., 1994; Sanchez et al., 1998; Lambe et al., 2000], проблем старения [Herndon et al., 1997; Lacreuse et al., 2002; Rapp et al., 2003] и лишь малая часть посвящена непосредственно зоопсихологии [Shields et al., 1997; Hampton, 2001; Hampton et al., 2004, 2005; Beran et al., 2006; Washburn et al., 2006]. Обнаруженные нами исследования немногочисленны, однако они свидетельствуют о возможности существования у этих обезьян признаков сознания.

В качестве критерия для оценки наличия сознания мы выбрали способность к принятию сознательного, волевого решения. Выдающийся приматолог Л.А. Фирсов писал, что «мышление связано с целенаправленностью поведения, со свободным выбором... Воля неразрывно связана с процессами приспособления, адаптации и сознания» [Фирсов, Чижиков, 2004]. Ссылаясь на Шаллера [Schaller, 1963], он указывал на то что «фактор воли» может играть существенную роль при социальной конкуренции. Данное положение, кажется весьма логичным, вполне возможно, что

изучение такой характеристики как целенаправленное, волевое поведение, позволит выявить наличие сознания там, где методики, основанные на теории разума, самоузнавания, обучения языкам посредникам не дадут очевидных результатов.

Таким образом, исследуя способность к сознательному выбору у павианов гамадрилов и макак резусов, мы преследуем цель выяснить наличие данной способности, как показателя наличия элементов сознания у этих видов и, проводя сравнительный анализ полученных данных, обсудить возможную взаимосвязь с различиями в социальной организации этих видов, исследовать гендерные, возрастные и индивидуальные различия.

Материалы и методы

В качестве объекта исследования использовались неполовозрелые павианы гамадрилы и макаки резусы двух возрастов: полуторагодовалые (шесть самцов и пять самок павианов, пять самцов и пять самок макак) и трехлетние (семь самцов и семь самок павианов, пять самцов и пять самок макак), содержащихся в Адлерском приматологическом центре. Все использовавшиеся в работе животные родились и выросли в групповых клетках и вольерах центра. Все животные были экспериментально наивными и в связи с тем, что методика разведения в Адлерском приматологическом центре подразумевает минимальное вмешательство персонала в жизнь семейных групп, с точки зрения контакта с людьми фактически соответствовали диким обезьянам, привезенным из мест естественного обитания. Перед началом исследования, после отсаживания из родных групп, животных помещали на две недели в условия индивидуального содержания, где они проходили этап предварительного привыкания к новым для них условиям содержания и присутствию человека. Никаких предварительных тестов и наблюдений, позволяющих оценить уровень их когнитивных способностей, не производилось. После двух недель индивидуального содержания для выполнения тестов животных отсаживали в отдельную, специально оборудованную клетку в изолированном помещении, состоящем из двух комнат. После установки экспериментального оборудования и постановки теста в комнате с обезьяной, экспериментатор удалялся в другую комнату. Таким образом, животные оказывались предоставленными самим себе, без какого-либо влияния со стороны исследователя. Наблюдения

за ходом эксперимента проводились при помощи видеонаблюдения. Регистрация результатов осуществлялась путем протоколирования, также производилась частичная запись видеоматериала.

Весь эксперимент занимал не более двух часов в зависимости от активности и работоспособности обезьяны. Сама задача являлась частью целой батареи тестов по исследованию общего уровня когнитивных способностей [Аникаев, Чалян, Мейшвили, 2011], которой были подвергнуты испытуемые животные, и выполнялась на второй день эксперимента. Перед выполнением теста животное проверялось на отказ от приманки. Эксперимент начинался исключительно после взятия приманки, на что в среднем могло потребоваться от пятнадцати до тридцати минут. Приманкой служили нарезанные яблоки, то есть хорошо знакомый обезьянам корм, который был для них всегда привлекательным, несмотря на отсутствие предварительной пищевой депривации. Затем осуществлялось собственно тестирование, предъявление задачи производилось однократно. По окончании процедуры каждое животное отправлялось обратно в индивидуальную клетку до завершения батареи тестов.

Сам тест является модификацией [Banerjee et al., 2009] задачи Пиаже «А not В», используемой для определения четвертого этапа сенсомоторной стадии когнитивного развития младенцев 8–12 месяцев [Piaget, 1977]. В оригинальной постановке методика используется не только для тестирования детей, но и для сравнительных исследований человека и обезьяны в нейробиологии [Diamond, Goldman-Rakic, 1989; Diamond et al., 1989; Diamond, 1990], а также предлагается для анализа межвидовых различий среди приматов [Mathieu et al., 1976]. В нашем случае эксперимент представляет собой следующее: используются две емкости, контрастно отличающиеся по цвету. В емкость «А» (красная) помещается приманка, которую предварительно демонстрируют обезьяне, рядом ставится емкость «В» (синяя) – пустая. Животному предоставляются обе емкости и позволяют найти приманку. Процедура повторяется десять раз (для выработки стойкого моторного навыка на красную емкость «А»), на каждое предъявление отводится 10 минут. Расположение емкостей всегда одинаковое, поэтому рефлекс вырабатывается не только на цвет, но и на их положение. Затем приманка помещается в емкость «В» (синяя), рядом ставится пустая емкость «А» (красная), все манипуляции производятся демонстративно, на глазах у животного, после чего предоставляется сделать выбор. Верным решением считается выбор емкости «В». Отличие от ориги-

нального теста заключается в демонстративности перемещения приманки из емкости «А» в емкость «В», по Пиаже испытуемый должен сам понять, что, если приманка не в «А», значит она в «В». Модифицированный тест позволяет оценить способность к сознательному, очевидному выбору, ответить на вопрос, что доминирует в поведении животного – сформированный моторный навык или сознательное поведение. Оценка теста осуществлялась по двум критериям: приступает – не приступает и решает – не решает. Первое позволило оценить степень исследовательской активности животных, второе – непосредственно способность к сознательному выбору. Следует отметить, что отказ от решения засчитывался животному, либо в случае абсолютного нежелания выполнять работу, либо в случае отказа от выполнения финального этапа, редкие (от 1 до 3) отказы от выбора в течение формирования навыка не учитывались.

Статистическая обработка полученных данных осуществлялась путем вычисления значений стандартного отклонения (σ), стандартной ошибки доли (s), и двустороннего критерия Фишера.

На проведение исследования было получено разрешение Комиссии по этике Института медицинской приматологии РАН (г. Сочи).

Результаты исследования

В итоге нашего исследования были получены следующие результаты (рис. 1).

Из 25 павианов гамадрилов, участвовавших в эксперименте, приступали к выполнению задачи 18 обезьян ($\sigma=0.45$, $s=0.08$) (72%), верно решили задачу только 4 ($\sigma=0.37$, $s=0.07$) (16%). Из 20 макаков резусов приступали только 9 ($\sigma=0.49$, $s=0.11$) (45%), верное решение дала только 1 обезьяна ($\sigma=0.22$, $s=0.05$) (5%). Таким образом, павианы оказались активнее: разница составила 27% (критерий Фишера: $P=0.12$, $p>0.05$), и успешнее. На 11% больше гамадрилов решили тест (критерий Фишера: $P=0.35$, $p>0.05$), это разница в три особи, что при столь низких процентах успешности существенно.

Сравнительный анализ активности приступания в зависимости от возраста показал следующее (рис. 2).

Для павианов гамадрилов выявлено: из полуторагодовалых приступали к тесту 9 обезьян из 11 ($\sigma=0.39$, $s=0.12$) (81.8%), из трехлетних 9 из 14 ($\sigma=0.48$, $s=0.13$) (64.3%), таким образом, младшая возрастная группа оказалась активнее с разницей

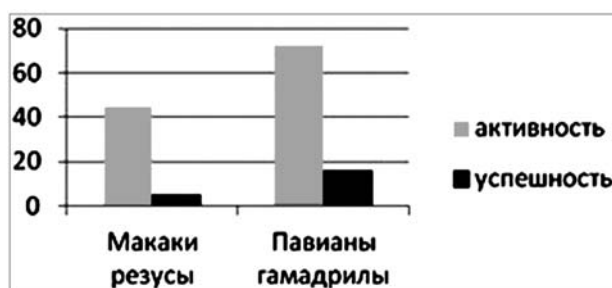


Рис. 1. Общие результаты выполнения заключительного этапа теста (выбора синей емкости)

в 17.5% (критерий Фишера: $P=0.41$, $p>0.05$). Для макаков резусов выявлено: из полуторагодовалых приступали к тесту 3 обезьяны из 10 ($\sigma=0.46$, $s=0.14$) (30%), трехлетних – 6 из 10 ($\sigma=0.49$, $s=0.15$) (60%). В данном случае активнее оказалась старшая группа с разницей 30% (критерий Фишера: $P=0.37$, $p>0.05$). Сравнивая оба вида, мы получаем следующее: группа полуторагодовалых павианов активнее макаков со значительным перевесом 51.8% (критерий Фишера: $P=0.08$, $p>0.05$), а вот у трехлетних групп разница составила лишь 4.3% (критерий Фишера: $P=1$, $p>0.05$).

Дальнейшие расчеты позволили определить, у кого, самцов или самок, связанная с возрастом разница в активности при решении задач, является более выраженной, и зависит ли это от вида обезьян. По павианам гамадрилам: из 6 полуторагодовалых самцов приступали к тесту все 6 ($\sigma=0$, $s=0$) (100%), из 7 трехлетних самцов – только 3 ($\sigma=0.49$, $s=0.18$) (42.9%), разница между самцами двух возрастов составила 57.1% (критерий Фишера: $P=0.07$, $p>0.05$), в пользу младшей группы. Из полуторагодовалых самок приступали к тесту 3 из 5 ($\sigma=0.49$, $s=0.22$) (60%), из трехлетних – 6 из 7 ($\sigma=0.35$, $s=0.13$) (85.7%), разница составила 25.7% (критерий Фишера: $P=0.52$, $p>0.05$), но в пользу самок старшей группы. Очевиден заметный спад в активности решения задач среди самцов, в то время как самки в некоторой степени повышают с возрастом свое стремление к выполнению тестов. По макакам резусам: из 5 самцов младшей возрастной группы приступали 2 ($\sigma=0.49$, $s=0.22$) (40%), из старшей группы – 4 из 5 ($\sigma=0.4$, $s=0.18$) (80%), разница между возрастными группами самцов 40% (критерий Фишера: $P=0.52$, $p>0.05$) с преимуществом старшей группы. Из 5 полуторагодовалых самок только 1 приступала к задаче ($\sigma=0.4$, $s=0.18$) (20%), из 5 трехлетних – 2 самки ($\sigma=0.49$, $s=0.22$) (40%), что дает разницу 20% (критерий Фишера: $P=1$, $p>0.05$), также в пользу старшей группы. То есть у макаков резусов

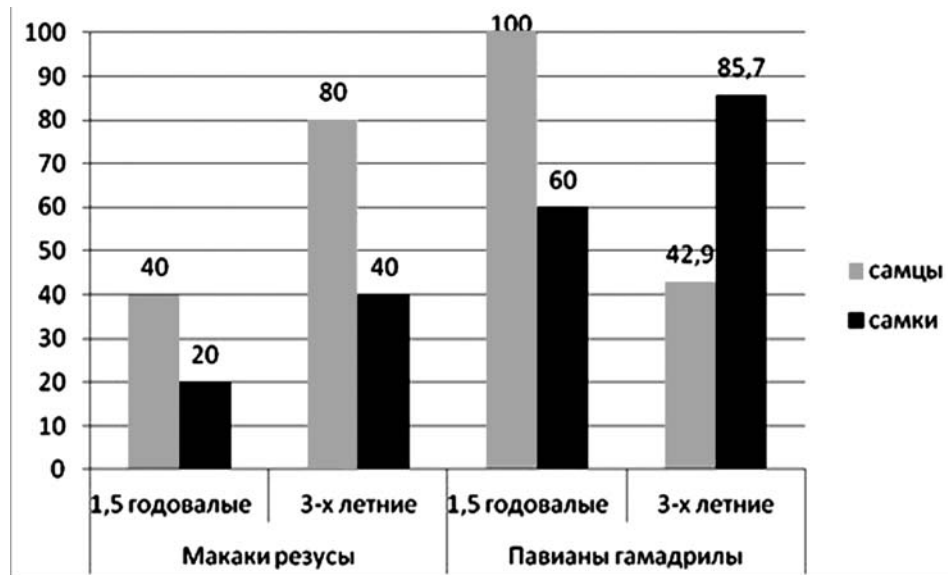


Рис. 2. Активность приступания к выполнению заключительного этапа теста (выбору синей емкости)

сов мы наблюдаем подъем активности среди старших самцов, при этом самки обеих возрастных групп остаются практически на одном уровне. При межвидовом сравнении самцов и самок разных возрастов мы видим, что полуторагодовалые самцы павианов значительно активнее самцов макаков, разница между группами составила 60% (критерий Фишера: $P=0.06$, $p>0.05$), при этом трехлетних самцов макаков резусов приступало на 37.1% (критерий Фишера, $P=0.29$, $p>0.05$) больше, чем павианов гамадрилов этого возраста. Самки павианов и макаков дают разницу 40% (критерий Фишера: $P=0.52$, $p>0.05$) в пользу гамадрилов между особями младшей группы и 45.7% (критерий Фишера: $P=0.22$, $p>0.05$) между обезьянами старшей группы. В итоге, очевидно, что разницу по активности между видами по возрастам задают преимущественно самцы: среди полуторагодовалых активнее павианы, а среди трехлетних – макаки.

При проведении гендерного анализа, суммируя результаты обеих возрастных групп, мы получаем, что между самцами павианов и макаков нет существенной разницы в активности приступания (9.2%; критерий Фишера: $P=0.68$, $p>0.05$). Так, павианов приступало 69.2% ($\sigma=0.46$, $s=0.12$), а макаков - 60% ($\sigma=0.49$, $s=0.15$). А вот разница между самками обоих видов составила 45% (критерий Фишера: $P=0.83$, $p>0.05$): павианов приступало 75% ($\sigma=0.43$, $s=0.12$), макаков 30% ($\sigma=0.46$, $s=0.14$). В итоге самки гамадрилов в общей массе активнее резусов, а самцы сходны по степени активности. Однако при проведении более деталь-

ного анализа в рамках исследуемых возрастов, исходя из представленных выше данных, разница между полуторагодовалыми самцами и самками павианов гамадрилов составила 40% (критерий Фишера: $P=0.18$, $p>0.05$) в пользу самцов, а разница между трехлетними самцами и самками этого вида составила 42.8% (критерий Фишера: $P=0.27$, $p>0.05$), но в пользу самок. Разница между полуторагодовалыми самцами и самками макаков резусов – 20% (критерий Фишера: $P=1$, $p>0.05$) в пользу самцов, разница между трехлетними – 40% (критерий Фишера: $P=0.52$, $p>0.05$) также в пользу самцов. В итоге, мы наблюдаем, что среди павианов гамадрилов младшей группы более активными являлись самцы, а среди старшей группы – самки. При этом у макаков резусов в обеих возрастных группах активнее оказались самцы.

При анализе результатов относительно успешности выполнения тестов были получены следующие данные (рис. 3).

При изучении павианов гамадрилов выявлено, что из 11 полуторагодовалых обезьян успешно справились с тестом только 2 ($\sigma=0.39$, $s=0.12$) (18.2%), из 14 трехлетних – так же 2 ($\sigma=0.35$, $s=0.09$) (14.3%), разница между возрастными группами составляет 3.9% (критерий Фишера: $P=1$, $p>0.05$). Процент верных решений среди самцов составляет 0% ($\sigma=0$, $s=0$) среди обеих возрастных групп. Среди самок процент успешных особей соответственно составил 40% ($\sigma=0.49$, $s=0.22$) у младшей группы и 28.6% ($\sigma=0.45$, $s=0.17$) у старшей группы, разница по особям женского пола – 12.4% (кри-

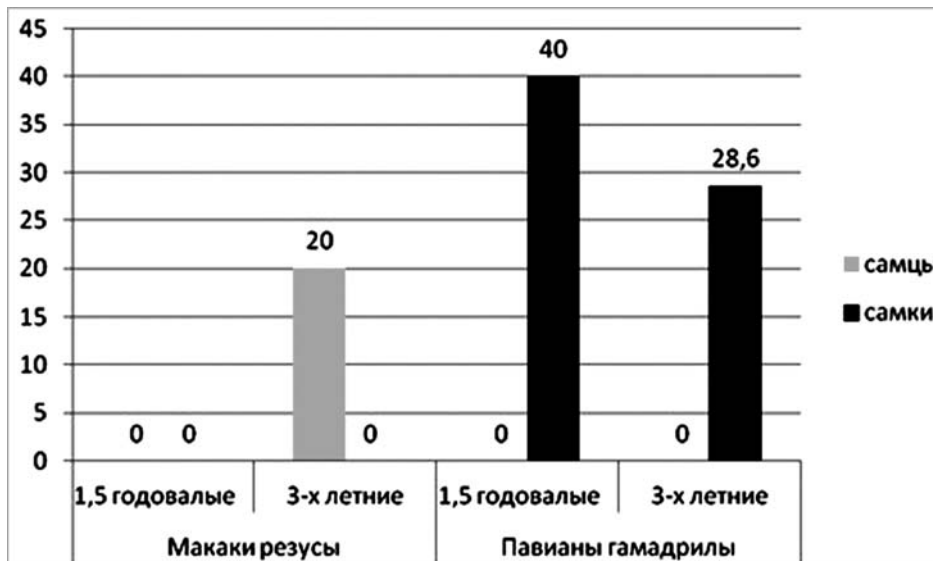


Рис. 3. Успешность выполнения заключительного этапа теста (выбора синей емкости)

терий Фишера: $P=1$, $p>0.05$). Таким образом, очевидно, что среди павианов гамадрилов справляются с данной задачей весьма незначительное количество испытуемых животных, причем исключительно женского пола, без достоверной зависимости от возраста.

При изучении макаков резусов показано, что из 10 особей младшего возраста не справилось с тестом ни одно животное, из 10 обезьян старшей группы верное решение дала только 1 ($\sigma=0.3$, $s=0.09$) (10%). Примечательно, что среди макаков резусов единственным успешным оказался самец, разница между возрастными группами среди самцов составила 20% (критерий Фишера: $P=1$, $p>0.05$).

Отдельного внимания требуют данные, полученные по животным, успешно решившим тест. Детальные результаты эксперимента по этим обезьянам отражены в табл. 1, из которой мы видим, что не все испытуемые особи действительно однозначно справились с поставленной задачей.

В первую очередь, сомнения вызывает самец макак резус (№ 5). Это связано, пожалуй, с тем, что он все же единственный из 20 испытуемых выполнил задачу. Тем не менее, если рассмотреть ход эксперимента, то обнаруживается, что при формировании у него навыка наблюдается некоторая хаотичность выбора, которая, к слову, была свойственна большинству макаков приступавших к тесту. Однако с 5 по 10 предъявления заметен достаточно четко сформированный навык, что, однако, не помешало на финальном этапе сделать выбор «правильной» емкости.

Некоторое недоверие возникает при рассмотрении результатов павианов гамадрилам № 2 и № 3. Во-первых, на финальном этапе они вслед за выбором «правильной» емкости, проверяли «неправильную», во-вторых, замечен весьма хаотичный способ выбора в процессе эксперимента. Третья самка в 50% случаев выбирала сначала «В», а затем проверяла «А»(-/+), вследствие чего мог выработаться соответствующий рефлекс, давший в итоге верное решение. Это ставит под сомнение успешность формирования навыка и весь процесс решения теста. Обезьяны № 1 и № 4 вызывают наибольшее доверие. Как видно из таблицы, первая самка в 8 случаях из 10 вслед за «правильной» емкостью проверяла «неправильную», однако, в конце теста осуществила верное действие. Четвертая обезьяна показала самый лучший результат, без сомнений осуществляя свой выбор.

Обсуждение

В первую очередь необходимо обсудить столь существенную разницу в активности животных, которая наблюдается не только между видами, но и между самцами и самками разных возрастов в пределах вида. Отметим, что здесь и далее под активностью мы подразумеваем не столько поведение животных в клетке, сколько исследовательскую деятельность по отношению к экспериментальной установке. Исходя из результатов, оче-

Таблица 1. Результаты эксперимента успешных животных

№	Вид	Пол	Возраст	Предъявление приманки в емкости «А» (красной)										Предъявление приманки в емкости «В» (синей)
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
1	<i>P. hamadryas</i>	ж	1.5	+/-	+/-	-/+	+/-	+/-	+/-	+/-	+	+/-	+/-	+
2	<i>P. hamadryas</i>	ж	1.5	+	+	-/+	+	+	-	-	+/-	+	+	+/-
3	<i>P. hamadryas</i>	ж	3	О	+	-/+	-/+	-/+	-/+	-/+	+	+	+	+/-
4	<i>P. hamadryas</i>	ж	3	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5	<i>M. mulatta</i>	м	3	+/-	+	-/+	-	+	+	+/-	+	+	+	+

Примечание. «О» – отказ от выбора; «+» – верный выбор; «-» – неверный выбор; «+/-» – верный выбор с последующей проверкой неверной емкости; «-/+» – неверный выбор с последующей проверкой верной емкости

видно существенное преобладание павианов гамадрилов над макаками резусами по степени активности при решении задач. Причем «отказы» от решения павианов и макаков, проявлялись качественно по-разному. Резусы в случае нежелания решать тест вели себя либо депрессивно (сидели практически неподвижно, в некоторых случаях даже засыпали), либо агрессивно (один самец начинал биться об стенки клетки), тогда как гамадрилы в аналогичной ситуации просто спокойно сидели или перемещались по клетке, игнорируя экспериментальную установку. У отдельных особей макаков резусов мы наблюдали достаточно длительный отказ от приманки, причем чаще всего это случилось с животными младшей группы.

Вызывает интерес заметный контраст в активности у самцов и самок разных возрастов. Причем, если у павианов гамадрилов среди самцов наблюдался заметный спад активности, то у макаков резусов активность самцов с возрастом увеличивалась. Активность самок обоих видов по большому счету практически не менялась, хотя имеет место некоторый подъем у особей старшей группы каждого вида. Можно предположить, что в период от полутора до трех лет в организме испытуемых нами животных происходят существенные физиологические изменения, влияющие на психику и поведение. Когнитивные исследования в сфере гендерных особенностей, указывают на существование изменений, связанных с возрастом, как у обезьян, так и у людей [Overman et al., 1996; Overman, 2004], однако большинство работ посвящено изучению различий между молодыми и пожилыми особями [Lacreuse et al., 1999, 2005; Moore et al., 2005; Kubo et al., 2006]. Данные по возрастной физиологии указывают на то, что исследуемые нами возрастные категории тесно связаны с периодом полового созревания, которое у самцов гамадрилов завершается к 4–5 годам, у самок в 3–4 года, у самцов резусов завершается

3–4 годам, у самок в 2.5–3.5 года [Лапин с соавт., 1963; Sigg et al., 1982].

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

При объяснении возрастных различий в активности самцов макаков и павианов необходимо также учитывать различия в темпах их когнитивного развития, связанные с условиями и темпами протекания социального созревания. У матрилокальных макаков резусов взросление самцов связано с резким возрастанием предъявляемых к ним требований. Если полторагодовалые самцы макаков резусов являются частью нательной группы и вместе с детенышами спокойно живут под защитой других членов группы и иерархического статуса своей матери, то в 3–4-летнем возрасте для них наступает очень сложный период жизни. В этом возрасте они с высокой вероятностью покидают нательную группу, после чего присоединяются либо к группе самцов холостяков, либо к

другой семейной группе. Понятно, что на этом этапе возможность выживания и жизненного успеха в значительной степени зависит от их индивидуальных способностей справиться с встающими перед ними трудностями, связанными со сменой группы и социальной обстановки.

В отличие от макаков резусов, у патрилокальных павианов гамадрилов социальное развитие самцов происходит постепенно, в более медленном темпе и не связано с катастрофическими изменениями социальной среды. На протяжении всей жизни самцы остаются в предсказуемых условиях родной группы. Вплоть до 4-летнего возраста, они входят в состав когорты подростков и находятся под защитой всего стада, обеспечивающего им эффективную защиту от возможных опасностей. До достижения половой зрелости молодые самцы павианов гамадрилов не имеют никаких иерархических претензий и не отличаются в своем социальном статусе от других подростков и самок. Наиболее сложным этапом в жизни самцов павианов гамадрилов является период социального созревания, который начинается после достижения ими половой зрелости. В течение этого периода, который растягивается на 4–6 лет, самцы приобретают иерархический статус, соответствующий статусу взрослого самца, вместе с возможностью сформировать собственный гарем. При этом успех каждого самца определяется не столько его собственными способностями и физической силой, но в значительной степени зависит от поддержки отца и братьев.

Сравнение темпов и сроков социального созревания самцов макаков и павианов позволяет предположить существование различий в их «когнитивном возрасте», проявляющихся в опережении 3-летними самцами макаков самцов павианов такого же возраста. Особенности социального созревания обезьян разных видов, возможно, в некоторой степени оказали влияние и на успешность решения задачи. Напомним, что с задачей справился один самец резус и четыре самки гамадрила. Связанная с полом особой неравнозначность в решении теста может быть обусловлена существующими различиями в социальных ролях самцов и самок, как у макаков резусов, так и у павианов гамадрилов. Социальное созревание самок павианов гамадрилов значительно опережает по срокам социальное созревание самцов. С 2–3-летнего возраста молодые самки являются объектом «ухаживаний» самцов холостяков, которые формируют с ними временные связи, так называемые, «первичные единицы». К 4-летнему возрасту, к моменту полового созревания, самки обычно уже находятся в гаремах самцов,

где оказываются в окружении других, чаще всего, неродственных самок. В этих условиях самки у павианов гамадрилов не могут рассчитывать на поддержку родственников. В итоге, вероятность жизненного успеха самок павианов зависит почти исключительно от их собственных физических и психических особенностей. Они находятся в конкуренции с другими самками гарема за ресурсы среды и за внимание самца. Строгая иерархия требует от самок павианов гамадрилов необходимость непрерывно контролировать свое поведение. Особенно четко это прослеживается на кормовой площадке, где в первую очередь пищу получает самец – лидер группы, затем самки, последовательно, в зависимости от ранга и качества отношений с самцом. Сложнее всех приходится низкоранговым животным, которым требуется значительный запас терпения и гибкости, чтобы противостоять соблазну взять корм раньше особи более высокого ранга. В отличие от самок павианов гамадрилов, самки макаков резусов в значительной степени зависят от поддержки родственников, более того самки резусов испытывают меньшие трудности при борьбе за место в иерархии стада, чем самцы [Vandenbergh, 1967]. Между самками макаков резусов, конечно, тоже наблюдается конкуренция, однако она выражена в меньшей степени, так как их статус и успешность сильно зависят от степени родства с высокоранговыми самками.

Вместе с тем не следует забывать, что весьма небольшое количество животных в нашем эксперименте справилось с поставленной задачей. И только в отношении двух самок павианов гамадрилов, практически отсутствуют сомнения в их успешности. Мы предполагаем несколько причин столь малого процента животных, решивших тест. Первое – это неспособность преодоления сформированного моторного навыка. Данная версия находит подтверждение в работах некоторых исследователей. Так, например, эксперименты по обучению манипулированию орудием, проводимые на павианах гамадрилах при попытке применения навыка в новых условиях, завершались бессмысленными и нелепыми движениями [Рушкевич, 1950; Дембовский, 1963]. Весьма стойкую приверженность к ранее сформированным навыкам, по словам Ладыгиной-Котс [Ладыгина-Котс, 1959], проявляют шимпанзе. В нашем исследовании мы наблюдали трехлетнюю самку гамадрила, которая после вскрытия той емкости, на которую выработан навык (красная), без задержки взяла емкость с приманкой (синяя), а при повторном предъявлении сразу взяла «правильную» емкость (синяя). Что наблюдается в действиях этой особи –

неспособность проявить волю и сломать наработанный навык, несмотря на понимание расположения корма или хаотичный, случайный выбор? Следует добавить, что такого элемента, как проверка второй емкости, у данной обезьяны в течение обучения, не наблюдалось.

Вторая причина, по которой животные могли неверно решать задачу – не виденье того, где экспериментатор расположил приманку. Однако данный факт опровергает достаточно длительная демонстрация расположения корма, сопровождающаяся множественными манипуляциями экспериментатора. Кроме того, исследования показывают, что животным не всегда обязательно видеть, где расположена приманка, достаточно указать на нужный объект, и здесь речь идет не только о приматах [Peignot, Anderson, 1999; Vick, Anderson, 2000; Neiworth et al., 2002; Byrmit, 2004; Burkart, Heschl, 2006], но и дельфинах (*Tursiops truncatus*) [Tschudin et al., 2001; Pack, Herman, 2004], лошадях (*Equus caballus*) [Maros et al., 2008] и даже собаках (*Canis familiaris*) [Agnetta et al., 2000; Erdxhegyi et al., 2007].

Третьей причиной является неспособность обезьян данных возрастных групп к решению данного теста. В этом случае, подтвердить или опровергнуть данное утверждение можно только в дальнейших исследованиях. И все же у павианов гамадрилов в обеих возрастных категориях присутствовали успешные особи, а у резусов отсутствие решающих младшей группы животных может быть оправдано высоким процентом «отказов».

Четвертая причина, в большей степени, касается макаков резусов и связана с демонстрируемым ими в течение эксперимента характером поведения. Более 50% отказов от решения, естественно, не могли не отразиться на проценте успешных решений. Резусы в отличие от гамадрилов, очевидно, нуждаются в более длительном привыкании к новым условиям. Несмотря на их гибкость и широкое применение в лабораториях, исследователи указывают, что они весьма болезненно переносят отлов из родных групп и транспортировку [Лапин с соавт., 1987]. Наряду с этим макаки резусы характеризуются выраженной агрессивностью, что также негативно сказывалось на решении задач. Те немногие особи, которые приступали к решению задач, действовали импульсивно, разбрасывая емкости с приманкой. Наблюдается практически абсолютное отсутствие концентрации, так можно сказать про этих животных, что резко отличает их от аккуратной и методично действующих павианов гамадрилов.

Заключение

В целом, можно сформулировать следующее выводы. При решении теста на способность к сознательному выбору, павианы гамадрилы продемонстрировали более высокую активность, чем макаки резусы, что является весьма важной характеристикой, так как исследовательская активность в немалой степени обуславливает эволюционную успешность вида. Контраст в активности между видами, очевидно, связан с различным характером поведения этих видов, а также в разной степени способности к адаптации в новых условиях. Факт различия в активности самцов разных возрастов, как у макаков резусов, так и у павианов гамадрилов вызывает интерес и в дальнейшем может служить отдельной темой для рассмотрения.

Способность к решению данной задачи также неодинаково проявилась среди испытуемых животных. В итоге, малый процент животных справился с задачей. Среди павианов это исключительно самки, по две особи в каждой возрастной группе, среди макаков резусов – это один самец из старшей группы. Межвидовые и гендерные различия в успешности могут быть связаны с особенностями социальной организации исследуемых видов. В частности, они могут являться следствием более низкой пластичности макаков резусов по отношению к экспериментальным условиям.

Библиография

- Аникаев А.Е., Чалян В.Г., Мейшвили Н.В. Исследование развития общего интеллекта у макаков резусов // Материалы II междунар. конф. «Фундаментальные и прикладные аспекты медицинской приматологии». Сочи, 2011.
- Дарвин Ч. Выражение эмоций у человека и животных. СПб.: Питер, 2001.
- Дембоевский Я. Психология обезьян. М.: Изд-во иностранной литературы, 1963. 329 с.
- Зорина З.А., Смирнова А.А. О чем рассказали «говорящие» обезьяны: Способны ли высшие животные оперировать символами? М.: Языки славянских культур, 2006. 424 с.
- Ладыгина-Котс Н.Н. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян (шимпанзе). Л.: АН СССР, 1959. 372 с.
- Лапин Б.А., Джикижзе Э.К., Фридман Э.П. Руководство по медицинской приматологии. Академия медицинских наук СССР. М.: Медицина, 1987.
- Лапин Б.А., Норкина Л.Н., Черкович Г.М., Яковлева Л.А., Куксова М.И., Алексеева Л.В., Фуфачева А.А., Старцев В.Г. Обезьяна – объект медицинских и биологических экспериментов. Академия медицинских наук СССР. Сухуми, 1963.

- Мак-Фарленд Д. Поведение животных // Психобиология, этология и эволюция. М., 1988.
- Резникова Ж.И. Интеллект и язык: Животные и человек в зеркале экспериментов. М.: Наука, 2000.
- Рушкевич Е.А. О двигательных навыках у низших обезьян // Исследование высшей нервной деятельности в естественном эксперименте. Киев: Госмедиздат УССР, 1950.
- Тух Н.А. Предыстория общества. Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1970.
- Фирсов Л.А., Чижиков А.М. Эволюция интеллекта (присущ ли разум животным?). СПб.: Астер-Х, 2004.
- Agnetta B., Hare B., Tomasello M. Cues to food location that domestic dogs (*Canis familiaris*) of different ages do and do not use // *Anim. Cogn.*, 2000. N 3(2). P. 107–112.
- Alexander R.D. Evolution of the human psyche // *Human Social Evolution: The Foundational Works of Richard D. Alexander*, 2013. P. 244.
- Altmann S.A. A field study of the sociobiology of rhesus monkeys, *macaca mulatta** // *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1962. Vol. 102. N 2. P. 338–435.
- Altmann S.A. Baboons, space, time, and energy // *Am. Zoologist*, 1974. Vol. 14. N. 1. P. 221–248.
- Anderson J.R. Responses to mirror image stimulation and assessment of self-recognition in mirror-and peer-reared stump-tail macaques // *Quart. J. Exp. Psychol.*, 1983. Vol. 35. N 3. P. 201–212.
- Bailey D.H., Geary D.C. Hominid brain evolution // *Human Nature*, 2009. Vol. 20. N 1. P. 67–79.
- Banerjee K. et al. General intelligence in another primate: individual differences across cognitive task performance in a New World monkey (*Saguinus oedipus*). *PLoS One*, 2009. N 4(6). e5883.
- Barrett L., Henzi P., Dunbar R. Primate cognition: from “what now?” to “what if?” // *Trends in Cognitive Science*, 2003. Vol. 7. N. 11. P. 494–497.
- Barton R.A. Neocortex size and behavioural ecology in primates // *Proc. Royal Soc. London. Ser. B: Biol. Sci.*, 1996. Vol. 263. N. 1367. P. 173–177.
- Barton R.A., Purvis A., Harvey P.H. Evolutionary radiation of visual and olfactory brain systems in primates, bats and insectivores // *Phil. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.*, 1995. Vol. 348. N 1326. P. 381–392.
- Bennett B.T., Abee C.R., Henrickson R. Nonhuman primates in biomedical research: diseases. Access Online via Elsevier, 1998.
- Beran M.J. et al. Rhesus macaques (*Macaca mulatta*) monitor uncertainty during numerosity judgments // *J. Experimental Psychol.: Anim. Behav. Processes*, 2006. Vol. 32. N 2. P. 111.
- Bernstein I.S., Mason W.A. Activity patterns of rhesus monkeys in a social group // *Anim. Behav.*, 1963a. Vol. 11. N 4. P. 455–460.
- Bernstein I.S., Mason W.A. Group formation by rhesus monkeys // *Anim. Behav.*, 1963b. Vol. 11. N 1. P. 28–31.
- Beshkar M. Animal consciousness // *J. Consciousness Studies*, 2008. Vol. 15. N 3. P. 5–33.
- Bourgeois J.P., Goldman-Rakic P.S., Rakic P. Synaptogenesis in the prefrontal cortex of rhesus monkeys // *Cerebral Cortex*, 1994. Vol. 4. N 1. P. 78–96.
- Bronikowski A.M. et al. The aging baboon: comparative demography in a non-human primate // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 2002. Vol. 99. N. 14. P. 9591–9595.
- Burkart J., Heschl A. Geometrical gaze following in common marmosets (*Callithrix jacchus*) // *J. Comp. Psychol.*, 2006. Vol. 120. N 2. P. 120.
- Butovskaya M.L., Chalyan V.G., Meishvili N.V. Reconciliation in Hamadryas Baboons (*Papio hamadryas*): Testing the Relationship Quality Hypothesis // *Neurosc. and Behav. Physiol.*, 2013. Vol. 43. N 4. P. 492–496.
- Byrne R.W. Evolution of primate cognition // *Cognitive Science*, 2000. Vol. 24. N 3. P. 543–570.
- Byrmit J.T. Nonenculturated orangutans' (*Pongo pygmaeus*) use of experimenter-given manual and facial cues in an object-choice task // *J. Comp. Psychol.*, 2004. Vol. 118. N 3. P. 309.
- Chalyan V.G., Meishvili N.V. Hierarchical relationships in free-ranging hamadryas baboon males // *Baltic. J. Lab. Anim. Sci.*, 2001. N 11. 74–80.
- Chalyan V.G., Meishvili N.V. Study of social structure in free-ranging hamadryas baboons // *Anthropologie*, 2003. Vol. XLI. N 1–2. P. 25–30.
- Comuzzie A.G. et al. The baboon as a nonhuman primate model for the study of the genetics of obesity // *Obesity Research*, 2003. Vol. 11. N 1. P. 75–80.
- Connor R.C. Dolphin social intelligence: complex alliance relationships in bottlenose dolphins and a consideration of selective environments for extreme brain size evolution in mammals // *Phil. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.*, 2007. Vol. 362. N 1480. P. 587–602.
- Cox L.A. et al. A second-generation genetic linkage map of the baboon (*Papio hamadryas*) genome // *Genomics*, 2006. Vol. 88. N 3. P. 274–281.
- Crook J.H. Social organization and the environment: Aspects of contemporary social ethology // *Anim. Behav.*, 1970. Vol. 18. P. 197–209.
- Diamond A. The Development and Neural Bases of Memory Functions as Indexed by the AB and Delayed Response Tasks in Human Infants and Infant Monkeys // *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1990. Vol. 608. N 1. P. 267–317.
- Diamond A., Goldman-Rakic P.S. Comparison of human infants and rhesus monkeys on Piaget's AB task: Evidence for dependence on dorsolateral prefrontal cortex // *Exp. Brain Res.*, 1989. Vol. 74. N 1. P. 24–40.
- Diamond A., Zola-Morgan S., Squire L.R. Successful performance by monkeys with lesions of the hippocampal formation on AB and object retrieval, two tasks that mark developmental changes in human infants // *Behav. Neurosci.*, 1989, Vol. 103. N 3. P. 526.
- Dunbar R.I.M., Bever J. Neocortex size predicts group size in carnivores and some insectivores // *Ethology*, 1998. Vol. 104. N 8. P. 695–708.
- Dunbar R.I.M., Shultz S. Evolution in the social brain // *Science*, 2007. Vol. 317. N 5843. P. 1344–1347.
- Eisenberg J.F., Muckenhirn N.A., Rundran R. The relation between ecology a social structure in primates // *Science*, 1972. Vol. 176. N 4037. P. 863–874.
- Erdőhegyi Á et al. Dog-logic: inferential reasoning in a two-way choice task and its restricted use // *Anim. Behav.*, 2007. Vol. 74. N 4. P. 725737.
- Flinn M.V., Geary D.C., Ward C.V. Ecological dominance, social competition, and coalitionary arms races: Why humans evolved extraordinary intelligence // *Evolution and Human Behavior*, 2005. Vol. 26. N 1. P. 10–46.

- Gallup G.G. Absence of self-recognition in a monkey (*Macaca fascicularis*) following prolonged exposure to a mirror // *Developmental Psychobiology*, 1977. Vol. 10. N 3. P. 281–284.
- Gallup G.G. Chimpanzees: self-recognition // *Science*, 1970. Vol. 167. N 3914. P. 86–87.
- Gallup G.G. Self-awareness and the emergence of mind in primates // *Am. J. Primatol.*, 1982. Vol. 2. N 3. P. 237–248.
- Gallup Jr G.G., Wallnau L.B., Suarez S.D. Failure to find self-recognition in mother-infant and infant-infant rhesus monkey pairs // *Folia Primatol.*, 1980. Vol. 33. N 3. P. 210–219.
- Gardner B.T., Gardner R.A. Signs of intelligence in cross-fostered chimpanzees // *Phil. Trans. R. Soc. B: Biol. Sci.*, 1985. Vol. 308. N 1135. P. 159–176.
- Hampton R.R. Rhesus monkeys know when they remember // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 2001. Vol. 98. N 9. P. 5359–5362.
- Hampton R.R., Hampstead B.M., Murray E.A. Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) demonstrate robust memory for what and where, but not when, in an open-field test of memory // *Learning and Motivation*, 2005. Vol. 36. N 2. P. 245–259.
- Hampton R.R., Zivin A., Murray E.A. Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) discriminate between knowing and not knowing and collect information as needed before acting // *Anim. Cogn.*, 2004. Vol. 7. N 4. P. 239–246.
- Herman L.M. Cognition and language competencies of bottlenosed dolphins // *Dolphin cognition and behavior: A comparative approach*, 1986. P. 221–252.
- Herndon J.G. et al. Patterns of cognitive decline in aged rhesus monkeys // *Behav. Brain Res.*, 1997. Vol. 87. N 1. P. 25–34.
- Humphrey N.K. The social function of intellect // *Growing Points in Ethology*, 1976. P. 303–317.
- Johnsen D.O., Johnson D.K., Whitney Jr R.A. History of the use of nonhuman primates in biomedical research // *Nonhuman Primates in Biomedical Research (Second Edition)*, 2012. P. 133.
- Kirkwood J.K., Hubrecht R. Animal consciousness, cognition and welfare // *Anim. Welf.*, 2001. Vol. 10. N 1. P. 5–17.
- Kubo N., Kato A., Nakamura K. Deterioration of planning ability with age in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) // *J. Comp. Psychol.*, 2006. Vol. 20. N 4. P. 449.
- Kudo H., Dunbar R.I.M. Neocortex size and social network size in primates // *Anim. Behav.*, 2001. Vol. 62. N 4. P. 711–722.
- Kummer H. et al. Differences in social behavior between Ethiopian and Arabian hamadryas baboons // *Folia Primatol.*, 1985. Vol. 45. N 1. P. 1–8.
- Kummer H. Social organization of hamadryas baboons. Chicago: University of Chicago Press, 1968.
- Kummer H., Kurt F. A comparison of social behavior in captive and wild hamadryas baboons // *The Baboon in Medical Research*, 1965. P. 65–80.
- Lacreuse A., Herndon J.G., Killiany R.J., Rosene D.L., Moss M.B. Spatial cognition in rhesus monkeys: male superiority declines with age // *Hormones and Behav.*, 1999. Vol. 36. N 1. P. 70–76.
- Lacreuse A. et al. Sex, age, and training modulate spatial memory in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*) // *Behav. Neurosci.*, 2005. Vol. 119. N 1. P. 118.
- Lacreuse A., Wilson M.E., Herndon J.G. Estradiol, but not raloxifene, improves aspects of spatial working memory in aged ovariectomized rhesus monkeys // *Neurobiology of Aging*, 2002. Vol. 23. N 4. P. 589–600.
- Lambe E.K., Krimer L.S., Goldman-Rakic P.S. Differential postnatal development of catecholamine and serotonin inputs to identified neurons in prefrontal cortex of rhesus monkey // *J. Neurosci.*, 2000. Vol. 20. N 23. P. 8780–8787.
- Ledbetter D.H., Basen J.A. Failure to demonstrate self-recognition in gorillas // *Am. J. Primatol.*, 1982. Vol. 2. N 3. P. 307–310.
- Lehmann J., Dunbar R.I.M. Network cohesion, group size and neocortex size in female-bonded Old World primates // *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.*, 2009. Vol. 276. N 1677. P. 4417–4422.
- Lovejoy C.O. The origin of Man // *Science*, 1981. Vol. 211. P. 341–350.
- Marino L., Reiss D., Gallup Jr G.G. Mirror self-recognition in bottlenose dolphins: Implications for comparative investigations of highly dissimilar species. Cambridge University Press., 1994.
- Maros K., Gácsi M., Miklósi Á. Comprehension of human pointing gestures in horses (*Equus caballus*) // *Anim. Cogn.*, 2008. Vol. 11. N 3. P. 457–466.
- Mason W.A. The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys: I. Free social behavior // *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1960. Vol. 53. N 6. P. 582.
- Mason W.A. The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys: II. Tests of gregariousness // *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1961 a. Vol. 54. N 3. P. 287.
- Mason W.A. The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys: III. Dominance tests // *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1961 b. Vol. 54. N 6. P. 694.
- Mason W.A., Green P.C. The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys: IV. Responses to a novel environment and to an alien species // *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1962. Vol. 55. N 3. P. 363.
- Mather J.A. Cephalopod consciousness: behavioural evidence // *Consciousness and Cognition*, 2008. Vol. 17. N 1. P. 37–48.
- Mathieu M. et al. Piagetian object-permanence in *Cebus capucinus*, *Lagothrica flavicauda* and *Pan troglodytes* // *Anim. Behav.*, 1976. Vol. 24. N 3. P. 585–588.
- Matsuzawa T. Primate foundations of human intelligence: a view of tool use in nonhuman primates and fossil hominids // *Springer Japan*, 2001. P. 3–25.
- Mendl M., Paul E.S. Consciousness, emotion and animal welfare: Insights from cognitive science // *Anim. Welf.*, 2004. Vol. 13. N 1. P. 17–25.
- Miles H.L. Language and the orangutan: the old «person» of the forest // *The great ape project 1993*. P. 42–57.
- Moore T.L. et al. Cognitive impairment in aged rhesus monkeys associated with monoamine receptors in the prefrontal cortex // *Behav. Brain Res.*, 2005. Vol. 160. N 2. P. 208–221.
- Neiwirth J.J. et al. Use of experimenter-given cues in visual co-orienting and in an object-choice task by a New World monkey species, Cotton Top Tamarins (*Saguinus oedipus*) // *J. Comp. Psychol.*, 2002. Vol. 116. N 1. P. 3.
- Overman W.H. Sex differences in early childhood, adolescence, and adulthood on cognitive tasks that rely on orbital prefrontal cortex // *Brain and Cognition*, 2004. Vol. 55. N 1. P. 134–147.
- Overman W.H., Bachevalier J., Schuhmann E., Ryan P. Cognitive gender differences in very young children parallel biologically based cognitive gender differences in monkeys // *Behav. Neurosci.*, 1996. Vol. 110. N 4. P. 673–684.

- Pack A.A., Herman L.M. Bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*) comprehend the referent of both static and dynamic human gazing and pointing in an object-choice task // *J. Comp. Psychol.*, 2004. Vol. 118. N 2. P. 160.
- Patterson F.G.P., Cohn R.H. 17 Self-recognition and self-awareness in lowland gorillas // *Self-awareness in animals and humans: Developmental perspectives*, 2006.
- Patterson F.G.P., Gordon W. Twenty-seven years of Project Koko and Michael // *All apes great and small*, 2002. P. 165–176.
- Peignot P., Anderson J.R. Use of experimenter-given manual and facial cues by gorillas (*Gorilla gorilla*) in an object-choice task // *J. Comp. Psychol.*, 1999. Vol. 113. N 3. P. 253.
- Pepperberg I.M. et al. Mirror use by African Grey parrots (*Psittacus erithacus*) // *J. Comp. Psychol.*, 1995. Vol. 109. N 2. P. 182.
- Pepperberg I.M., Pepperberg I.M. The Alex studies: cognitive and communicative abilities of grey parrots. Harvard University Press, 2009.
- Pfefferle D., Fischer J. Sounds and size: identification of acoustic variables that reflect body size in hamadryas baboons (*Papio hamadryas*) // *Anim. Behav.*, 2006. Vol. 72. N 1. P. 43–51.
- Piaget J. The essential piaget. Basic Books (AZ), 1977.
- Plotnik J.M., De Waal F.B.M., Reiss D. Self-recognition in an Asian elephant // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 2006. Vol. 103. N 45. P. 17053–17057.
- Povinelli D.J. et al. Self-recognition in chimpanzees (*Pan troglodytes*): Distribution, ontogeny, and patterns of emergence // *J. Comp. Psychol.*, 1993. Vol. 107. N 4. P. 347.
- Povinelli D.J. Reconstructing the evolution of mind // *Am. Psychologist*, 1993. Vol. 48. N 5. P. 493.
- Povinelli D.J., Nelson K.E., Boysen S.T. Inferences about guessing and knowing by chimpanzees (*Pan troglodytes*) // *J. Comp. Psychol.*, 1990. Vol. 104. N 3. P. 203.
- Povinelli D.J., Vonk J. We don't need a microscope to explore the chimpanzee's mind // *Mind & Language*, 2004. Vol. 19. N 1. P. 1–28.
- Powell J.L. et al. Orbital prefrontal cortex volume correlates with social cognitive competence // *Neuropsychologi*, 2010. Vol. 48. N 12. P. 3554–3562.
- Premack A.J., Premack D. Teaching language to an ape. WH Freeman, 1972.
- Premack D., Woodruff G. Does the chimpanzee have a theory of mind? // *Behav. and Brain Sci.*, 1978. Vol. 1. N 4. P. 515–526.
- Prior H., Schwarz A., Güntürkün O. Mirror-induced behavior in the magpie (*Pica pica*): evidence of self-recognition // *PLoS biology*, 2008. Vol. 6. N 8: e202.
- Rapp P.R., Morrison J.H., Roberts J.A. Cyclic estrogen replacement improves cognitive function in aged ovariectomized rhesus monkeys // *J. Neurosci.*, 2003. Vol. 23. N 13. P. 5708–5714.
- Reiss D., Marino L. Mirror self-recognition in the bottlenose dolphin: A case of cognitive convergence // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 2001. Vol. 98. N 10. P. 5937–5942.
- Rogers J. et al. A Genetic Linkage Map of the Baboon (*Papio hamadryas*) Genome Based on Human Microsatellite Polymorphisms // *Genomics*, 2000. Vol. 67. N 3. P. 237–247.
- Rumbaugh D.M., Gill T.V., von Glasersfeld E.C. Reading and sentence completion by a chimpanzee (*Pan*) // *Science*, 1973. Vol. 182. N 4113. P. 731–733.
- Sanchez M. et al. Differential rearing affects corpus callosum size and cognitive function of rhesus monkeys // *Brain Research*, 1998. Vol. 812. N 1. P. 38–49.
- Savage-Rumbaugh E.S. et al. Language comprehension in ape and child // *Monographs of the Society for Research in Child Development*, 1993. 252 p.
- Schaller G.E. The mountain gorilla: Ecology and behavior, 1963.
- Schapiro S.J. et al. Effects of social and inanimate enrichment on the behavior of yearling rhesus monkeys // *Am. J. Primatol.*, 1996. Vol. 40. N 3. P. 247–260.
- Seth A.K., Baars B.J., Edelman D.B. Criteria for consciousness in humans and other mammals // *Consciousness and Cogn.*, 2005. Vol. 14. N 1. P. 119–139.
- Shields W.E., Smith J.D., Washburn D.A. Uncertain responses by humans and Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in a psychophysical same-different task // *J. Exp. Psychol.: General*, 1997. Vol. 126. N 2. P. 147.
- Sigg H. et al. Life history of hamadryas baboons: physical development, infant mortality, reproductive parameters and family relationships // *Primates*, 1982. Vol. 23. N 4. P. 473–487.
- Southwick C.H. An experimental study of intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) // *Behav.*, 1967. P. 182–209.
- Struhsaker T.T. Correlates of ecology and social organization among African cercopithecines // *Folia Primatol.*, 1969. Vol. 11. N 1–2. P. 80–118.
- Swedell L. Ranging behavior, group size and behavioral flexibility in Ethiopian hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) // *Folia Primatol.*, 2002. Vol. 73. N (2-3). P. 95–103.
- Swedell L. Two takeovers in wild hamadryas baboons // *Folia Primatol.*, 2000. Vol. 71. N 3. P. 169–172.
- Tomasello M. Primate cognition: introduction to the issue // *Cognitive Science.*, 2000. Vol. 24. N 3. P. 351–361.
- Tomasello M. The cultural origins of human cognition. Harvard University Press, 2009.
- Tomasello M., Call J. Primate cognition. Oxford University Press, 1997.
- Tschudin A. et al. Comprehension of signs by dolphins (*Tursiops truncatus*) // *J. Comp. Psychol.*, 2001. Vol. 115. N 1. P. 100.
- Vandenbergh J.G. The development of social structure in free-ranging rhesus monkeys // *Behav.*, 1967. P. 179–194.
- Vick S.J., Anderson J.R. Learning and limits of use of eye gaze by capuchin monkeys (*Cebus apella*) in an object-choice task // *J. Comp. Psychol.*, 2000. Vol. 114. N 2. P. 200.
- Walker R. et al. Evolution of brain size and juvenile periods in primates // *J. Hum. Evol.*, 2006. Vol. 51. N 5. P. 480–489.
- Washburn D.A., Smith J.D., Shields W.E. Rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) immediately generalize the uncertain response // *J. Experimental Psychol.: Animal Behav. Processes*, 2006. Vol. 32. N 2. P. 185.
- Wolfe-Coote S. The laboratory primate. Access Online via Elsevier, 2005.

Контактная информация:

Аникаев Алексей Евгеньевич: e-mail: mg_anykey@mail.ru;

Чалян Валерий Гургенович: e-mail: vg_chalyan@mail.ru;

Мейшвили Натела Владимировна: e-mail: natela_prim@list.ru.

A COMPARATIVE STUDY OF ABILITY TO CONSCIOUS CHOICE IN RHESUS MONKEYS (*MACACA MULATTA*) AND BABOONS HAMADRYAS (*PAPIO HAMADRYAS*)

A.E. Anikaev, V.G. Chalyan, N.V. Meyshvili

Establishment of Medical Sciences Institute of Medical Primatology RAMS, Sochi, Russia

The availability of consciousness in animals has been for many years does not leave the minds of scientists somehow related to this problem. The solution to this problem would primarily deal with the evolution of the mental function and development during its anthropogenesis. Also clearly confirmed the fact of consciousness in animals will require a revision of measures for their use and conservation.

But until now, researchers have not agreed on the availability of consciousness, nor regarding the methods that should be used to define it. Some scientists are inclined to admit the existence of an elementary consciousness even of invertebrate animals. In General, however, research is conducted on highly organized animals. The most common are those based on self-recognition, «theory of mind», and language learning intermediary.

The most popular object of study is mainly monkeys and higher. And rightly so, because the use of modern primate species as models of ancestral forms gradually gives you the opportunity not only to thoroughly understand the mechanism of the human mind, but also allows us to analyze the development of this function at different stages of evolution and anthropogenesis order as a whole. Today, the development of mental functions primates increasingly associated with increased intra-group competition, manifested primarily in relation to social skills, and the complication caused by environmental conditions. In view of this it is interesting to compare primates characterized by different social structure. For this reason, this work is devoted to comparison of rhesus monkeys and papio hamadryas. Each of these is characterized by rigid social organization with a fairly strict hierarchy. But rhesus monkeys have matrilocal and matrilineal pronounced social structure, and papio hamadryas - patrilokal and harem herd structure. In addition, the habitat of these species differs to a certain extent: papio hamadryas - inhabitants of open semi-desert and savannah, rhesus monkeys live in forests and scrublands. As a criterion for evaluating the presence of consciousness, we chose the ability to take a conscious, willful decision used for this modified test Piaget - «A not B». Our goal - to find out the availability of this ability in these species, and a comparative analysis of the data and discuss the possible relationship with the differences in the social organization of these species, to explore gender, age and individual differences.

Keywords: papio hamadryas, rhesus monkeys, Piaget «A not B» test, conscious choice, age differences, gender differences