

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Дар

Самулеева Мария Владимировна

**ИССЛЕДОВАНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ САМОУЗНАВАНИЯ И
ФОРМИРОВАНИЯ ЭКВИВАЛЕНТНЫХ ОТНОШЕНИЙ
МЕЖДУ ЗНАКОМ И ОБОЗНАЧАЕМЫМ У СЕРЫХ ВОРОН**

Специальность: 03.03.06 – нейробиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2021

Работа выполнена на кафедре Высшей нервной деятельности биологического факультета Федерального государственного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова».

Научный руководитель: *Зорина Зоя Александровна – доктор биологических наук, профессор*

Официальные оппоненты:

Марков Александр Владимирович – доктор биологических наук, профессор РАН, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, кафедра биологической эволюции, заведующий;

Тиунова Анна Александровна – кандидат биологических наук, ФГБНУ «Научно-исследовательский институт нормальной физиологии имени П.К. Анохина», лаборатория нейробиологии и памяти, ведущий научный сотрудник;

Раевский Владимир Вячеславович – доктор биологических наук, профессор, ФГБУН «Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН», лаборатория нейроонтогенеза, заведующий.

Защита диссертации состоится «8» ноября 2021 г. в 15 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета МГУ.03.06 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, Москва, Ленинские горы, д.1, стр. 12, МГУ, биологический факультет, аудитория «М-1».

E-mail: bellaum@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Фундаментальная библиотека, Ломоносовский проспект, д. 27) и на сайте ИАС «ИСТИНА»: <https://istina.msu.ru/dissertations/389268555/>

Автореферат разослан «8» октября 2021 г.

Ученый секретарь диссертационного совета  Б.А. Умарова
доктор биологических наук

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы и степень ее разработанности. Исследование высших когнитивных способностей животных вносит вклад в понимание эволюционных аспектов формирования мышления, языка и сознания человека. Методологической основой для таких исследований является сравнительное изучение способностей птиц и млекопитающих разных видов (Balakhonov, Rose, 2017; Gunturkun et al., 2017; Gunturkun, Bugnyar, 2016; Kabadayi, Osvath, 2017; Krasheninnikova et al., 2019; Pepperberg, 2020; Taylor, 2014).

Сравнительные исследования когнитивных способностей представителей различных таксономических групп позволили, с одной стороны, сформулировать так называемую «нулевую гипотезу» об отсутствии как качественных, так и количественных различий в когнитивных способностях позвоночных (Macphail, Barlow, 1985; Colombo, Scarf, 2020). Но, с другой стороны, многочисленными исследованиями показано, что и среди птиц, и среди млекопитающих можно обнаружить виды с разным уровнем развития когнитивных способностей (например, Pepperberg, 2020, Smirnova et al., 2021). Сопоставление «спектра» высших когнитивных способностей птиц с высокоорганизованным мозгом, в том числе врановых, с таковым млекопитающих (в частности, с антропоидами), необходимо для развития представлений о параллельной эволюции высших когнитивных способностей птиц и млекопитающих (Зорина, Обозова, 2011; Gunturkun, Bugnyar, 2016; van Horik et al., 2011; Plotnik, Clayton, 2015).

Морфологические исследования мозга врановых птиц продемонстрировали его высокую сложность (Briscoe et al., 2018; Olkowicz et al., 2016) по контрасту с ранее бытовавшими представлениями, и данные о сложности поведения врановых перестали противоречить представлениям о строении их мозга. Показано, что эти птицы способны решать элементарные логические задачи (Крушинский, 1977/2018), оперируя при этом представлениями о «неисчезаемости», «вмешаемости», «перемещаемости». Они справляются сprotoорудийными задачами (Багоцкая и др., 2010; Обозова и др. 2013), демонстрируют инсайт («озарение») при изготовлении и использовании орудий (Jones, Kamil, 1973; Wimpenny et al., 2009). Врановые и попугаи способны к обобщению и абстрагированию, они могут оперировать понятиями и обучаться использованию знаков-символов для их обозначения (Pepperberg, Brezinsky, 1991; Zentall et al., 2008; Pepperberg, Gordon, 2005; Смирнова и др., 2002; Смирнова, 2011; Smirnova et al., 2000). Врановые и попугаи обладают также способностью к символизации (Смирнова и др., 2002; Смирнова, 2011; Pepperberg, 1987; 1999; Zentall et al., 2008) и к операциям логического вывода – выявлению аналогий (Smirnova et al., 2015) и транзитивному заключению (Lazareva et al., 2004). Кроме того, врановые птицы способны формировать понятия «больше/меньше», «сходство/различие» (Смирнова, 2011; Смирнова, Зорина, 2013). У них (Смирнова и др., 2002; 2011; Smirnova et al., 2000; Ujfalussy et al., 2014) обнаружена также способность оперировать множествами, формировать понятие о числе и связывать с ним знаки-цифры (от 1 до 8).

Перспективным направлением сравнительных исследований когнитивных способностей животных является анализ их способности к самоузнаванию в зеркале (Clary, Kelly, 2016; van Buuren, 2018), а также способности к символизации, т.е. к установлению эквивалентных отношений между знаком и обозначаемым (Medam et al., 2016; Quezada Velázquez et al., 2018).

У животных способность к самоузнаванию изучают при помощи «теста с меткой» (Gallup, 1970; Gallup, Anderson, 2020), в котором на участок тела, который находится вне поля зрения животного, наносят метку, а затем сравнивают его поведение в тесте с зеркалом и в контроле, т.е. без зеркала. У животных, которые не справляются с этим тестом, исследуют их способность понимать свойства отражающей поверхности в результате обучения (Chang et al., 2017), а также способность использовать информацию, получаемую из отражения в зеркале, для поиска приманки или решения иной задачи (Fukuzawa, Hashi, 2017; Fukuzawa, Igarashi, 2017).

К настоящему времени положительный результат в классическом тесте с меткой получен у человекообразных обезьян (например, Gallup 1970; Suddendorf, Butler, 2013), четырех дельфинов (Reiss, Marino, 2001; Morrison, Reiss, 2018) и одного слона (Plotnik et al., 2006). Также положительный результат был получен у трех лошадей (Baragli et al., 2021) и трех особей одного из видов рыб (Kohda et al., 2019). Новокaledонские вороны (Medina et al., 2011) и попугаи (Pepperberg et al., 1995), обученные искать приманку, успешно находили ее при помощи зеркала. Некоторые птицы семейства врановых успешно решили тест с меткой: сороки (Prior et al., 2008) и ореховки Кларка (Clary, Kelly, 2016), а также индийские домовые вороны (Buniyaadi et al., 2019). При этом отрицательный результат был получен в других экспериментах с представителями врановых (Clary et al., 2020; Soler et al., 2014; Soler et al., 2020; Vanhooland et al., 2019). Таким образом, неоднозначность результатов экспериментов по способности к самоузнаванию у птиц с высокоорганизованным мозгом диктует необходимость дополнительных исследований с применением модифицированного подхода к схеме опыта.

Способность к символизации, т.е. установлению эквивалентных отношений между знаком и обозначаемым, является одним из условий способности человека к усвоению языка (Бурлак, 2018; Pepperberg, 2006; Carr, Felce, 2000; Zentall et al., 2008). Эквивалентными называют (Sidman et al., 1982; Sidman, Tailby, 1982) отношения, обладающие свойствами симметричности (перестановка членов отношения R не ведет к изменению типа отношения: $xRy \rightarrow yRx$), рефлексивности (каждый член отношения находится в таком же отношении R к самому себе: $xRy \rightarrow (xRx \text{ и } yRy)$) и транзитивности (из отношения R между x и y и между y и z следует такое же отношение R между x и z : $(xRy \text{ и } yRz) \rightarrow xRz$). В эксперименте эти три свойства наблюдают, если субъект, когда его обучили выбирать стимул Y по образцу X ($X-Y$) и стимул Z по образу Y ($Y-Z$), в последующем teste демонстрирует возникновение новых отношений: выбирает стимул X по образцу Y ($Y-X$, отношение симметричности), стимул X по образцу X и стимул Y по образцу Y ($X-X$, $Y-Y$, отношение рефлексивности) и стимул Z по образцу X ($X-Z$, отношение транзитивности). Испытуемые-люди с такими тестами, как правило, справляются (Quezada Velázquez et al., 2018), а среди животных они могут вызывать сложности даже у шимпанзе (Dugdale, Lowe, 2000). Механизмы формирования эквивалентных отношений между знаком и обозначаемым изучены недостаточно. Процесс их исследования у человека затруднен у человека (Urcuioli, 2011) и требует экспериментов на животных с высокоорганизованным мозгом, в том числе врановых птицах.

Целью работы было комплексное исследование способности серых ворон к узнаванию своего отражения в зеркале и к символизации, включая анализ механизмов этих процессов.

Задачи работы:

1. Модифицировать методику классического теста с меткой таким образом, чтобы минимизировать возможность тактильного восприятия метки птицами и облегчить идентификацию ими собственного отражения.
2. С помощью модифицированной процедуры теста с меткой исследовать способность серых ворон к самоузнаванию в зеркале.
3. Для исследования механизмов символизации (формирования эквивалентных отношений между знаком и обозначаемым) обучить две группы серых ворон выбору по условному соответству образцу: выбору изображений двух фигур одинакового размера по образцу «S» и выбору изображений двух фигур разного размера по образцу «V».
4. Провести тесты на «перенос правила выбора» и выяснить, с чем именно были связаны у птиц знаки «S» и «V»: с конкретными двенадцатью стимулами, использованными при обучении, или с сформировавшимися у них обобщенными представлениями о «сходстве» и «различии» элементов, составляющих эти стимулы.
5. При помощи тестов на симметричность и рефлексивность выяснить, стали ли отношения между знаком и обозначаемым у птиц эквивалентными.
6. Меняя последовательность этапов эксперимента для двух групп серых ворон, выяснить, влияет ли формирование эквивалентных отношений тип обозначаемого (отдельные стимулы или обобщенные представления о «сходстве» или «различии» составляющих их элементов).

Научная новизна. В работе была модифицирована методика проведения теста с меткой, что позволило впервые получить более точные данные о наличии способности к самоузнаванию у представителей семейства врановых и о некоторых факторах, способствующих его проявлению. Впервые установлено, что самоузнавание входит в спектр высших когнитивных способностей, присущих серым воронам.

Впервые получен результат, показывающий успешное решение воронами теста на симметричность отношений между знаком и обозначаемым без предварительной демонстрации возможности таких отношений. Также впервые получен положительный результат в тесте на рефлексивность отношений между знаком и обозначаемым без предварительной демонстрации других свойств эквивалентных отношений. Впервые проведена последовательная проверка гипотезы о влиянии типа обозначаемого на формирование эквивалентных отношений у птиц. При этом были использованы не отдельные стимулы, а сформировавшиеся у птиц обобщенные представления о «сходстве» и «различии» составляющих их элементов.

Теоретическая и практическая значимость. Полученный положительный результат в тесте на самоузнавание в зеркале у серых ворон вносит вклад в характеристику спектра высших когнитивных способностей врановых птиц. Разработанный нами модифицированный вариант методики проведения теста с меткой может быть использован при дальнейшем сравнительном изучении способности к самоузнаванию у птиц с разным уровнем развития мозга. Показанное в работе влияние типа обозначаемого на формирование эквивалентных отношений между знаком и обозначаемым, а также демонстрация спонтанного возникновения симметричности и рефлексивности отношений между знаком и

обозначаемым вносит вклад в понимание механизмов символизации, что принципиально важно для исследования зачатков мышления у животных. Комплексное исследование способности серых ворон к узнаванию своего отражения в зеркале и к символизации, включая анализ механизмов этих процессов, подтверждает представление о сходстве спектра высших когнитивных способностей врановых птиц и человекообразных приматов и о параллельной эволюции высших когнитивных способностей птиц и млекопитающих.

Методология и методы исследования. В ходе исследования способности серых ворон к самоузнаванию в зеркале был разработан и применен модифицированный вариант классического теста с меткой.

Для исследования механизмов символизации серых ворон обучали (на основе пищевой мотивации) выбору по условному соответству образцу, а затем проводили тесты на перенос правила выбора на новые стимулы и на спонтанное понимание свойств эквивалентных отношений. Для определения достоверности полученных результатов использовали статистические методы (программа «STATISTICA for Windows», версия 7).

Основные положения, выносимые на защиту

1. Проявлению у ворон способности к самоузнаванию в зеркале способствуют длительный опыт ознакомления птицы со свойствами отражающей поверхности и условия, облегчающие идентификацию своего отражения (неоднородная среда и присутствие сородича).
2. У представителей семейства врановых подтверждается наличие способности к самоузнаванию в зеркале.
3. Серые вороны способны спонтанно (без предварительной демонстрации возможности таких отношений) проявить понимание отношений симметричности и рефлексивности между знаком и обозначаемым.
4. Формирование симметричности эквивалентных отношений между знаком и обозначаемым зависит от типа обозначаемого (использование не отдельных стимулов, а их наборов, обладающих признаками, которые можно обобщить по принципу сходства или различия составляющих их элементов).
5. Результаты комплексного исследования способностей ворон к самоузнаванию в зеркале и к символизации сходны с таковыми у человекообразных приматов, что служит аргументом в поддержку представлений о параллельной эволюции высших когнитивных способностей птиц и млекопитающих.

Апробация результатов. Основные результаты исследования представлены на следующих всероссийских и международных конференциях: Всероссийская конференция с международным участием «От истоков к современности» (130 лет организации психологического общества при Московском университете), Всероссийские конференции с международным участием «Экология врановых птиц в естественных и антропогенных ландшафтах Северной Евразии» (25-26.4. 2017, 26-28.9. 2019,); Когнитивная наука в Москве: новые исследования (19.6.2013 г., 16.6.2015 г., 15.6.2017 г., 19.6.2019 г.), 3rd International Conference «Neurobiology of speech and language»); Первый Всероссийский орнитологический конгресс; Международные конференции по когнитивной науке (20-24.6. 2016 г., 18-21.10.2018 г.), II Всероссийская научная конференция «Эволюционная и сравнительная психология в России»; VI Всероссийская конференция по

поведению животных; 3-я международная конференция «Современные проблемы биологической эволюции»; Всероссийская научная конференция «Процедуры и методы экспериментально-психологических исследований»; XII, XIII Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2016», «Ломоносов-2015»; XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии (Алматы, 18-24.8.2015 г.); Международная конференция «Лингвистический форум 2020: язык и искусственный интеллект».

Диссертационная работа апробирована 10 марта 2021 года на заседании кафедры высшей нервной деятельности биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Публикации. По материалам диссертации опубликованы 27 печатных работ: 4 статьи в периодических изданиях, индексируемых аналитическими базами Scopus, Web of Science, 1 статья в журнале из списка ВАК, 3 статьи в сборниках, 19 тезисов в сборниках докладов международных и всероссийских научных конференций.

Личный вклад автора. Автор принимала непосредственное участие в планировании и проведении экспериментов; анализе, статистической обработке и обобщении результатов; подготовке статей и тезисов докладов; представлении результатов работы на всероссийских и международных конференциях.

Степень достоверности данных. Достоверность полученных данных подтверждается использованием современных общепризнанных экспериментальных методик, достаточным для обработки объемом выборки и актуальными методами статистического анализа.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 182 страницах и включает введение, обзор литературы, главу с описанием методов исследования; результаты; их обсуждение; заключение; выводы; список цитируемой литературы (259 источников, 22 из которых – на русском, 237 – на иностранных языках); два приложения. Работа содержит 9 таблиц и 20 рисунков.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Экспериментальные животные. Исследование проводили на серых воронах (*Corvus cornix L.*) разного возраста (старше двух лет). В экспериментах с самоузнаванием в зеркале опыты проводили без пищевой депривации. В экспериментах по исследованию способности к символизации в ежедневном рационе птиц уменьшали долю кормов, содержащих белки животного происхождения. В качестве пищевого подкрепления при правильном выборе птицам давали личинки мучного хрущака.

При проведении экспериментов руководствовались правилами выполнения работ с использованием экспериментальных животных согласно требованиям Декларации ЕС 2010. Ворон содержали группами в вольерах (230 x 350 x 280 см), установленных на открытом воздухе.

Исследование способности к самоузнаванию в зеркале. Способность к самоузнаванию у ворон оценивали (на основании видеозаписей), сравнивая относительное время чистки зоны метки (отношение времени, потраченного на чистку зоны метки, ко времени чистки остальных частей тела) в разных условиях. Эксперимент проводили на 4 птицах. Для предварительного ознакомления птиц со свойствами отражающей поверхности в их жилом вольере на 6 месяцев было установлено зеркало. На время эксперимента каждую птицу переносили в

лабораторное помещение и наносили ей метку на нижнюю поверхность опахала отдельного пера на лбу птицы (или имитировали этот процесс). В каждом конкретном опыте одновременно участвовали две вороны: тестируемая и «сосед», что позволяло произвести сравнения, перечисленные далее. Кроме того, присутствие знакомой птицы в роли «соседа» позволяло сопоставить знакомые объекты и их отражения и, таким образом, могло облегчить узнавание. Птиц помещали в две соседние решетчатые клетки ($60 \times 45 \times 50$ см), установленные вплотную друг к другу (рис. 1). Каждая из птиц использовалась в экспериментах и как «тестируемый» субъект, и как «сосед».

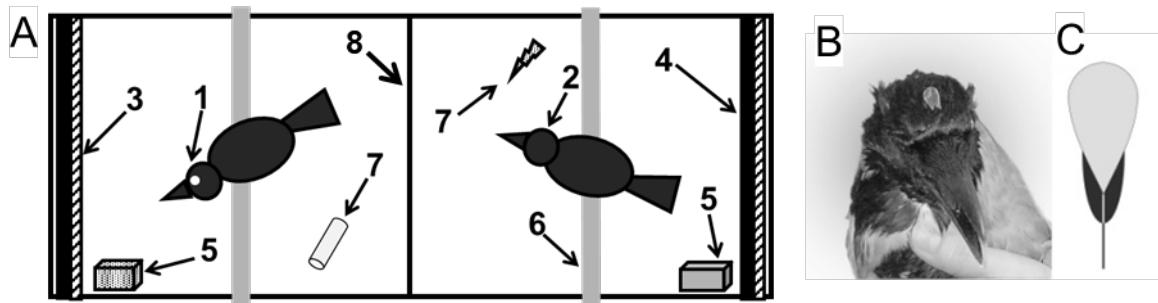


Рисунок 1. А. Обстановка эксперимента: 1 – ворона с меткой; 2 – ворона без метки («сосед»); 3 – зеркало, ориентированное внутрь клетки отражающей поверхностью; 4 – зеркало, ориентированное внутрь клетки неотражающей поверхностью; 5 – поилка/кормушка, 6 – присада, 7 – игрушка, 8 – решетчатая перегородка между клетками. В – ворона с нанесенной меткой. С – прикрепление метки на перо птицы.

Метку каплевидной формы (10×5 мм; 4-5 мг) изготавливали из тонкой золотистой пленки. Её наклеивали на лоб птицы при помощи клея для ресниц, но не на поверхность оперения (т.е. не на несколько перьев одновременно), а на нижнюю поверхность опахала отдельного пера (рис. 1В, С). Такой способ нанесения метки предотвращал склеивание нескольких перьев между собой и минимизировал возможность тактильного восприятия метки. И при нанесении метки, и при имитации этого процесса птицу сначала накрывали тканью, а затем надевали на её клюв бумажный колпачок, закрывающий глаза птицы, но оставляющий свободным лоб. После эксперимента метку удаляли при помощи жидкости для снятия водостойкой туши с ресниц.

Эксперимент состоял из трех этапов: 1) ознакомление с обстановкой эксперимента (4 сессии по 15 мин): тестируемая ворона не помечена, находится в клетке с зеркалом; «сосед» не помечен, находится в клетке без зеркала (зеркало в его клетке ориентировано неотражающей поверхностью внутрь клетки); 2) собственно тест (4 сессии по 15 мин): тестируемая ворона помечена, находится в клетке с зеркалом; «сосед» не помечен, находится в клетке без зеркала; 3) контрольный опыт (4 сессии по 15 мин): тестируемая ворона помечена, «сосед» не помечен, обе клетки без зеркала.

Контрольные и тестовые сессии квазислучайно чередовали. Анализ видеозаписей экспериментальных сессий осуществляли два наблюдателя независимо друг от друга. Каждый фиксировал поведенческие реакции, направленные на чистку птицами различных участков тела, и время, потраченное на эти реакции. Для дальнейшего анализа оставляли только те поведенческие акты, которые были зафиксированы обоими наблюдателями.

Сравнивали относительное время чистки зоны метки (отношение времени, потраченного на чистку зоны метки, ко времени чистки остальных частей тела) Пары условий для сравнения этого показателя составили так, чтобы получить ответы на три вопроса:

1) будут ли помеченные вороны дольше чистить зону метки перед зеркалом, чем в отсутствие зеркала;

2) будут ли непомеченные вороны дольше чистить зону метки в присутствии помеченного сородича (если это окажется так, то, возможно, помеченная ворона чаще чистит зону метки, потому что реагирует на свое отражение в зеркале как на помеченного сородича; тогда положительный результат классического теста с меткой может не говорить о самоузнавании).

3) будут ли помеченные вороны дольше чистить зону метки, чем непомеченные (т.е. ощущают ли они нанесенную метку). Для этого относительное время чистки зоны метки у помеченной вороны в контроле сравнили с этим показателем у этой же вороны, когда она была не помечена на стадии ознакомления, а также когда она была в роли «соседа» на стадии ознакомления и на стадии тестирования.

Исследование способности к символизации. Эксперимент проводили на восьми серых воронах. Семь птиц не имели никакого предшествующего экспериментального опыта; у одной (Ворона 2) был опыт участия в эксперименте, но он не имел отношения к выбору по сходству или по условному соответству с образцом. На время эксперимента каждую птицу помещали в отдельную клетку (размером 70×35×35 см), оборудованную присадой и поилкой с водой (рис. 2А). В ходе опыта в эту клетку с помощью рукоятки (дл. 30 см) вдвигали «поднос» (пластины текстолита размером 20×30 см) с двумя кормушками (5.0×3.7 см) на его краях. На обе кормушки помещались две ламинированные картонные карточки (70×70 мм), содержащие изображения *стимулов для выбора*. Между кормушками помещали карточку-образец того же размера.

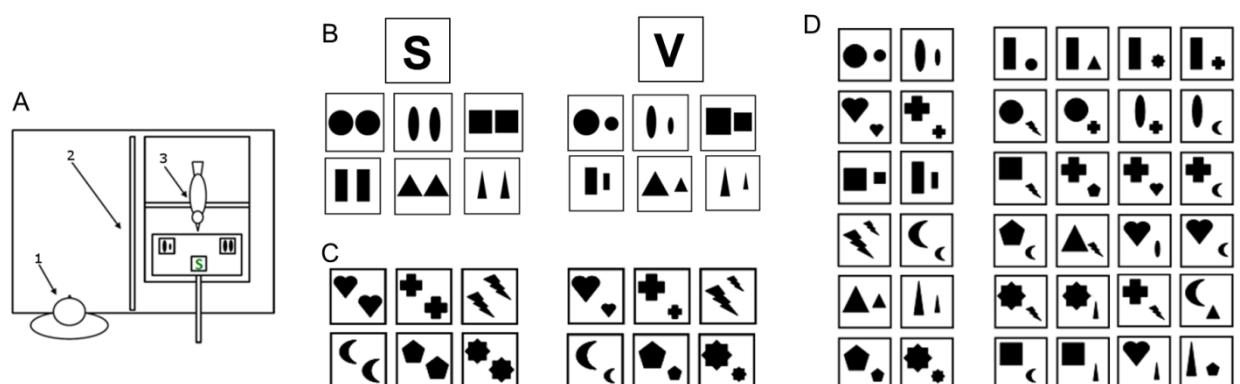


Рис.2 А – Схема взаимного расположения вороны и экспериментатора в момент выбора. 1 – экспериментатор, 2 – непрозрачный экран, 3 – ворона. В – Образцы (буквы S и V) и стимулы для выбора при обучении (изображения пар фигур *одинакового размера* (слева), выбор которых подкрепляли при предъявлении буквы S, и изображения пар фигур *разного размера* (справа), выбор которых подкрепляли при предъявлении буквы V). С – Стимулы для выбора в первом тесте на перенос правила выбора: новые изображения пар фигур *одинакового размера* (слева) и *разного размера* (справа). Д – Стимулы для выбора во втором тесте на перенос правила выбора: 12 новых изображений пар фигур *одинаковой формы* (слева) и 24 изображения пар фигур *разной формы* (справа).

Подкрепление (двух личинок мучного хрущака) помещали в кормушку, накрытую карточкой, которая условно (т.е. по произвольному решению экспериментатора) соответствовала образцу. Подготовку подноса к предъявлению производили вне поля зрения вороны (экспериментатор находился сбоку от клетки с птицей и не был виден птице, а ему не был виден какой выбор сделала птица). Это сводило до минимума возможность непроизвольного влияния экспериментатора на выбор.

Если в процессе обучения образцом было изображение буквы S, то птицу подкрепляли за выбор изображения пар фигур одинакового размера, если образцом было изображение буквы V – то за выбор изображения пар фигур разного размера (рис. 2В).

При *обучении выбору по условному соответствию образцу* образцами служили изображения букв «S» и «V», стимулами для выбора – изображения пар геометрических фигур одной формы одинакового или разного размера. Суммарные площади пар фигур на стимулах были выровнены. Если образцом была буква «S», птицу подкрепляли за выбор пары фигур одинакового размера, а если буква «V» – разного размера (рис. 2В). Обучение проводили до достижения критерия обученности – не менее 80% правильных выборов в 96 пробах подряд ($p<0.0001$, биномиальный тест).

В тестах, которые проводили после завершения обучения, собственно «тестовые пробы» (в которых использовали новые стимулы или меняли местами образцы и стимулы для выбора) чередовали с «фоновыми» (ранее уже использованными): каждая «тестовая» проба следовала после трех «фоновых». В тестовых пробах личинок мучного хрущака помещали в обе кормушки. В фоновых пробах, как и при обучении, подкрепляли только «правильный» выбор.

В тестах на перенос усвоенного птицей правила выбора на новые (ранее не использовавшиеся) стимулы образцами были буквы «S» и «V», а стимулами для выбора либо (в «тестовых» пробах первого теста) новые стимулы, различающиеся по знакомому признаку – размеру фигур (рис. 2С), либо (в «тестовых» пробах второго теста) стимулы, различающиеся по новому признаку – форме фигур (рис. 2Д). В «фоновых» пробах стимулы для выбора были такие же, как и использованные ранее. Каждый из тестов содержал 24 «тестовые» и 72 «фоновые» пробы.

В «тестовых» пробах *«тестов симметричности»* образцы и стимулы для выбора меняли местами. Т.о., образцами в 24 тестовых пробах были пары фигур одинаковой или разной формы, а стимулами для выбора – буквы «S» и «V». В 72 «фоновых» пробах образцами служили буквы «S» и «V», стимулами для выбора – пары фигур одинакового или разного размера. В первом эксперименте с четырьмя серыми воронами провели три «теста симметричности»: после завершения обучения с первой парой стимулов для выбора; после завершения обучения с шестью парами стимулов; после тестов на перенос правила выбора и дополнительного обучения со всеми 48 использованными стимулами. Во втором эксперименте с четырьмя другими серыми воронами единственный тест на симметричность провели после завершения обучения и тестов на перенос правила выбора.

О понимании еще одного свойства эквивалентных отношений, *рефлексивности*, судили по тесту, в котором образец был таким же, как один из стимулов для выбора. В первой части теста в 24 «тестовых» пробах на одном из

стимулов для выбора были изображены пары фигур одинаковой формы, а на другом – разной (рис. 3А). Во второй части теста в 24 тестовых пробах на обоих стимулах для выбора были изображены пары фигур либо одинаковой, либо разной формы (рис. 3В). В каждом из этих тестов 72 «фоновых» пробах образцом была буква «S» или «V», а стимулами для выбора – пары фигур; либо образцом была пара фигур, а стимулами для выбора – буквы «S» и «V». В третьей части теста в 48 тестовых пробах образцами и стимулами для выбора в половине случаев служили буквы «S» и «V», а в другой половине – цифры от 1 до 8 (цифры были использованы как изображения линий определенной формы, рис. 3С). Фоновые пробы были такие же, как описано выше (всего 144).

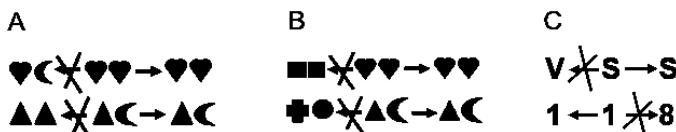


Рис. 3. Примеры тестовых проб в первой (А), второй (В) и третьей (С) частях «теста рефлексивности» соответственно. Образец в центре, неперечеркнутая стрелка указывает на «правильный» стимул для выбора

Статистические методы.

Использовали программу «STATISTICA for Windows» (версия 7). В эксперименте по самоузнаванию достоверность различий между показателями оценивали по критерию χ^2 , если все значения были больше 9; по точному критерию Фишера, если хотя бы одно из значений было меньше или равно 5; по точному критерию Фишера с поправкой Йейтса, если хотя бы одно из значений было в диапазоне от 5 до 9.

Для оценки значимости различий в опытах на понимание свойств эквивалентных отношений уровень достоверности правильных решений оценивали по биномиальному распределению («Binomial distribution probability calculator»); достоверность различий между долями правильных решений вычисляли с помощью метода определения ошибки разности между выборочными долями по критерию Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование способности к самоузнаванию в зеркале

Как говорилось выше, при оценке способности к самоузнаванию в зеркале сравнивали относительное время чистки зоны метки для каждой птицы (табл.1) в разных условиях.

У 3 ворон из 4 относительное время чистки зоны нанесения метки было достоверно выше в тесте с зеркалом, чем в контроле без зеркала (рис. 4). Таким образом, классический тест с меткой дал у них положительный результат, что может указывать на способность к самоузнаванию. Тем не менее, этот результат мог быть обусловлен другими факторами, которые были проанализированы далее.

Таблица 1

Относительное время чистки зоны метки для каждой вороны в роли тестируемой и в роли «соседа». Первая строка: абсолютное время, потраченное на чистку зоны метки (a) и остальных частей тела (b): a/b. Вторая строка: относительное время чистки зоны метки

Номер птицы	В роли тестируемой			В роли «соседа»		
	Ознакомление	Тест	Контроль	Ознакомление	Тест	Контроль
Ворона 1	34/255 0,1333	68/198 0,3434	11/108 0,1019	21/66 0,3182	14/59 0,2373	5/64 0,0781
Ворона 2	12/90 0,1333	25/68 0,3676	13/87 0,1494	10/74 0,1351	8/59 0,1356	8/62 0,1290
Ворона 3	42/384 0,1094	91/289 0,3149	43/216 0,1991	122/389 0,3136	31/255 0,1216	16/114 0,1404
Ворона 4	60/351 0,1709	50/205 0,2439	18/92 0,1957	9/80 0,1125	13/126 0,1032	7/63 0,1111

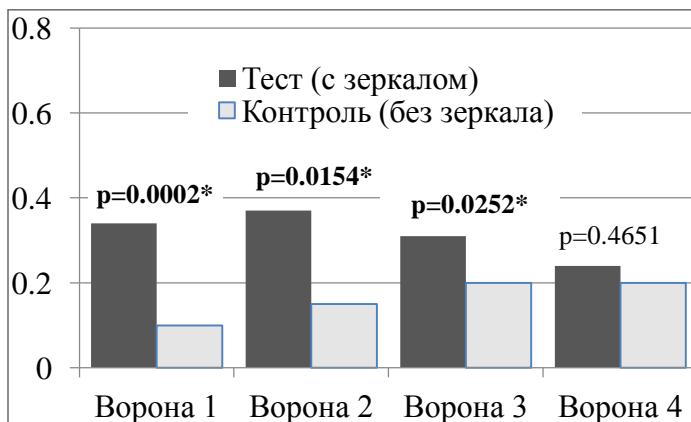


Рис. 4. Влияет ли наличие зеркала на чистку зоны метки: сравнение показателя чистки зоны метки у помеченной вороны в тесте (с зеркалом) и в контроле (без зеркала), * $p<0.05$, χ^2

Доля реакций, направленных на метку, могла увеличиться при отсутствии самоузнавания за счет «социального облегчения» (Belletier et al., 2019). Чтобы исключить влияние этого фактора, были проведены два сравнения (рис. 5). Мы сравнили относительное время чистки зоны метки у непомеченной вороны-«соседа» на стадии ознакомления (в этом случае в соседней с ней клетке находилась непомеченная тестируемая ворона) и, во-первых, на стадии теста (в соседней клетке – помеченная тестируемая ворона, рис. 5A), а во-вторых, на стадии контроля (когда в соседней клетке находился помеченный сородич, рис. 5B).

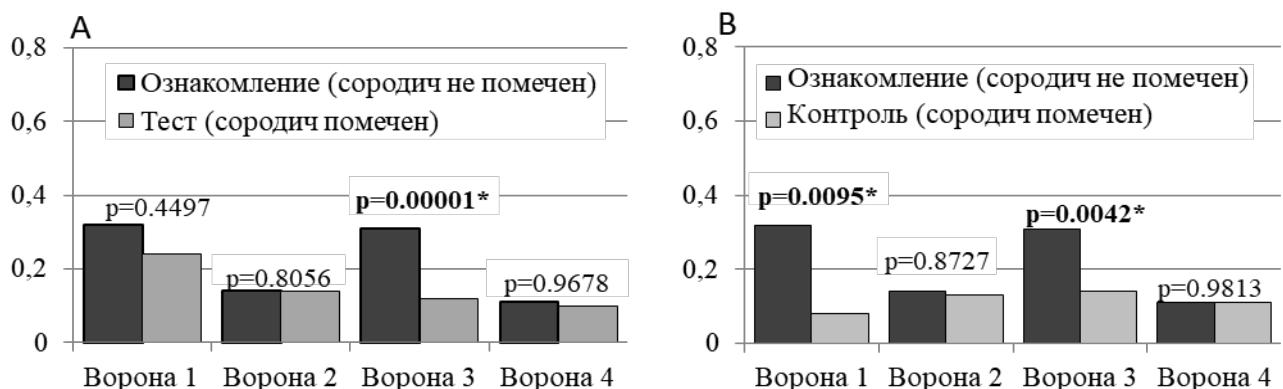


Рис. 5. Влияет ли присутствие помеченного сородича на время чистки зоны метки: Сравнение показателя чистки зоны метки у непомеченной вороны-«соседа»: А – на стадии ознакомления и на стадии теста; В – на стадии ознакомления и на стадии контроля. * $p<0.05$, χ^2 .

В целом было показано, что наличие метки на сородиче не увеличивало время чистки зоны метки, что совпадает с данными литературы (van Buuren et al., 2018). Ворона 2 и Ворона 3 не дольше, а меньше чистили зону нанесения метки в присутствии помеченного сородича.

На продолжительность чистки могла повлиять метка сама по себе в случае, если животное либо ее видит, либо ощущает (Soler et al., 2014). Напомним, что метку наклеивали на нижнюю поверхность опахала отдельного пера. Чтобы выяснить, ощущали ли птицы присутствие такой метки, мы сравнили относительное время чистки зоны метки у помеченной вороной (в контроле, т.е. без зеркала) и у этой же вороньи, когда метки на ней не было. Всего было проведено четыре сравнения (рис. 6). Для проведения такого контроля мы не использовали метки, контрастные по яркости, поскольку неясно, насколько контрастными их воспринимают птицы.

Проведенные сравнения показали, что у трех из четырех ворон (Ворона 1, 2 и 4) наличие метки не увеличивало время чистки зоны ее нанесения (Ворона 1 в первом сравнении, напротив, чистила зону метки дольше, когда метки на ней не было, рис. 6A). Четвертая птица, Ворона 3, по-видимому, иногда могла ощущать нанесенную метку (в одном из четырех сравнений она дольше чистит зону нанесения метки при ее наличии, чем в отсутствие, рис. 6C), что можно связать с особенностями процедуры нанесения метки. Отметим, что в двух других других сравнениях (рис. 6A, D) наличие метки у этой птицы не увеличивало время чистки зоны метки, а в одном из сравнений ворона, так же, как и Ворона 1 в первом сравнении, дольше чистит зону нанесения метки, когда она, напротив, не помечена (рис. 6B).

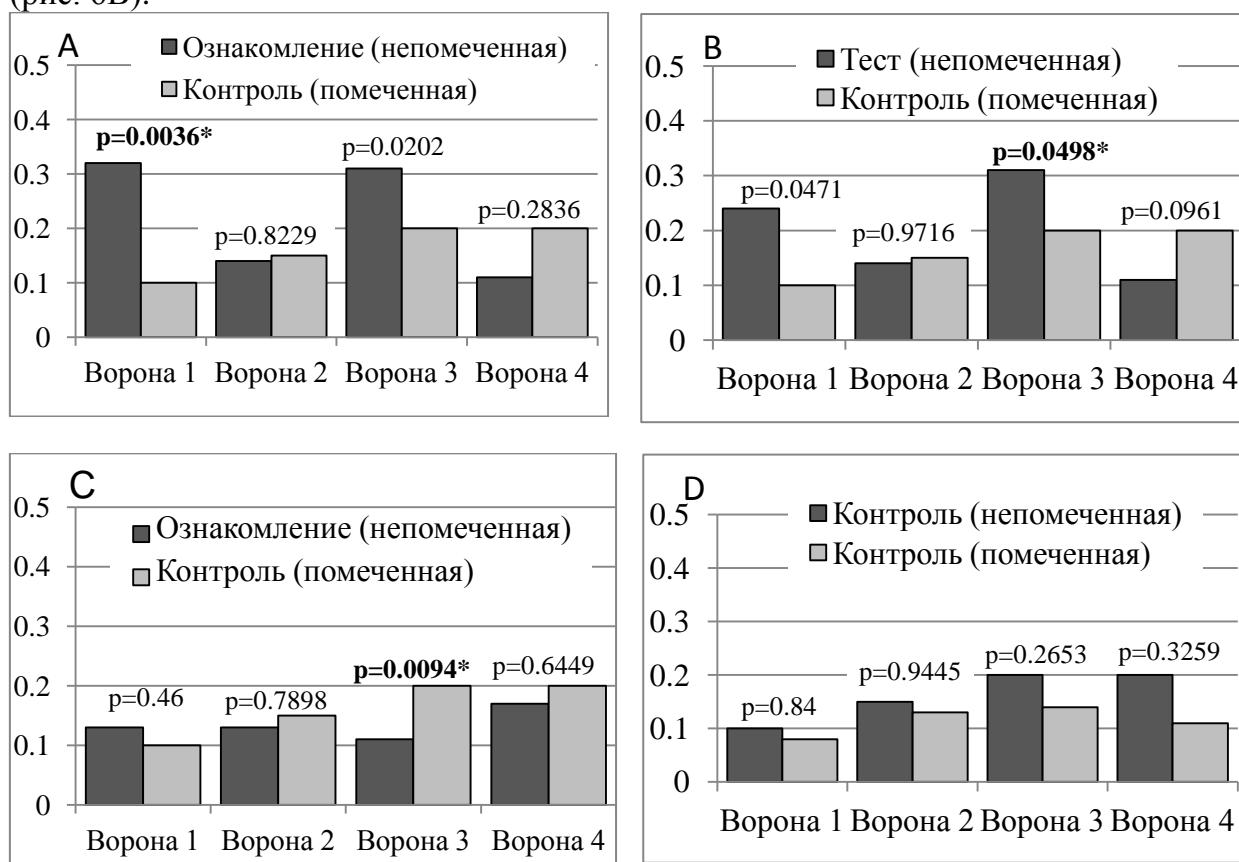


Рис. 6. Влияет ли наличие метки на время чистки зоны ее нанесения: сравнение показателя чистки зоны метки у каждой из птиц в разных условиях. * $p<0.05$, χ^2

Таким образом, несмотря на работы, в которых у врановых птиц был получен отрицательный результат в тесте с меткой (Clary et al., 2020; Brecht et al., 2020; Soler et al., 2014; Soler et al., 2020; Vanhooland et al., 2020), 3 из 4 ворон в нашем эксперименте оказались способны узнавать свое отражение в зеркале. Противоречивость полученных для врановых птиц результатов может быть обусловлена особенностями использованных методик, а также межвидовыми и/или индивидуальными различиями. Положительному результату теста в нашем эксперименте могли способствовать особенности его постановки: у ворон был значительный опыт знакомства со свойствами зеркала, возможность «исследовать» его с его разных сторон, сопоставить собственное отражение с отражением знакомых сородичей и различных предметов (игрушек, кормушек, поилок). Влияние ознакомления с зеркалом на результат теста отмечается и в литературе (Gallup, 1970, Gieling et al., 2014; van Buuren et al., 2018).

У одной вороны в тесте с меткой был получен отрицательный результат. Это может свидетельствовать о существовании индивидуальных различий в восприятии условий эксперимента или в способности к самоузнаванию, которые выявляются и у шимпанзе (Povinelli et al., 1993), и у человека (Biringer et al., 1992; Gallup et al., 2003; Mans et al., 1978). Следует отметить, что индивидуальные различия наблюдаются и в других сложных когнитивных тестах как у животных, так и у человека (Tomonaga et al., 1991; Tomanari et al., 2006).

В литературе неоднократно высказывается предположение о том, что способность к самоузнаванию эволюционировала постепенно (Tomasello, Call, 1997; de Waal et al., 2005; 2019). Способность использовать информацию, получаемую из отражения в зеркале, для поиска скрытого корма, обнаружена у поросят (Broom, 2009; Gieling et al., 2014) и собак (Howell et al., 2013; Fukuzawa, Hashi, 2017). Обезьяны-не антропоиды не справляются с классическим тестом с меткой (например, Roma et al., 2007; Anderson, Gallup, 2011), однако способность понимать свойства отражающей поверхности может появиться у них после обучения (Chang et al., 2015; Chang et al., 2017). В нашем эксперименте серые вороны успешно решали классический тест с меткой после самостоятельного ознакомления с зеркалом). Таким образом, при специальной постановке эксперимента представители врановых способны к самоузнаванию в зеркале, как и человекообразные приматы и некоторые другие животные с высокоорганизованным мозгом. Это служит аргументом в поддержку представлений о параллельной эволюции высших когнитивных способностей птиц и млекопитающих.

Исследование способности к символизации

Эксперимент 1. В данном эксперименте обучение двух серых ворон выбору по условному соответствию образцу (X-Y) начали проводить со всеми двенадцатью стимулами для выбора. Положительной динамики при обучении обнаружено не было. Поэтому при обучении двух других ворон задачу упростили: использовали только четыре стимула для выбора. Стабильной положительной динамики обнаружено не было даже после 2000 проб. Поэтому далее этих же ворон обучали с двумя стимулами для выбора (кругами). В этих условиях критерий обученности был достигнут обеими птицами за 2328 и 2248 проб соответственно. С обеими этими птицами провели **первый (промежуточный) «тест симметричности»** (в «тестовых» пробах которого образцы и стимулы для выбора

поменяли местами: Y-X). Доля правильных решений у обеих ворон не отличалась от случайного уровня: 45.8% ($p=0.68$; $n=48$) и 54.2% ($p=0.24$; $n=48$) соответственно, то есть с тестом они не справились. В фоновых пробах (A-B), птицы продолжали успешно решать ранее усвоенную задачу (X-Y): 79.9% ($p<0.0001$; $n=144$) и 81.3% ($p<0.0001$; $n=144$). Таким образом, после обучения выбору по условному соответствию образцу с двумя стимулами для выбора отношения между знаком и обозначаемым еще не стали симметричными. Затем обучение выбору по условному соответствию образцу (X-Y) далее продолжили с каждой из оставшихся пяти пар стимулов – обе вороны достигали критерия обученности с каждой новой парой стимулов принципиально быстрее – за число проб, близкое к минимальному – 96 (96-144). При продолжении обучения выбору по условному соответствию образцу при чередовании всех двенадцати стимулов для выбора вороны достигли критерия обученности за 96 и 184 пробы соответственно.

Затем во втором (промежуточном) «тесте симметричности» в тестовых пробах (Y-X), в которых образцами были 12 изображений фигур, а стимулами для выбора — «S» и «V», доля правильных решений у Вороны 1 превышала случайный уровень (64.6%, $p=0.02$; $n=48$), тогда как у Вороны 2 – не отличалась от него (50.0%, $p=0.44$; $n=48$). В фоновых пробах обе птицы успешно решали ранее усвоенную задачу выбора по условному соответствию образцу: 84.7% ($p<0.0001$; $n=144$) и 90.9% ($p<0.0001$; $n=144$). Доли правильных решений в тестовых и фоновых пробах у Вороны 1 достоверно отличались ($p=0.0015$), т.е. она хужеправлялась с новой задачей в тестовых пробах (Y-X), чем со знакомой задачей (X-Y) в фоновых пробах.

В teste на перенос правила выбора по условному соответствию образцу на новые стимулы, различающиеся по размеру фигур (т.е. по **знакомому** признаку), доля правильных выборов в тестовых пробах у обеих ворон оказалась одинаковой и составила 79.2% ($p=0.0008$; $n=24$). В фоновых пробах обе птицы продолжали успешно решать задачу выбора по условному соответствию образцу: 86.1% ($p<0.0001$; $n=72$) и 87.5% ($p<0.0001$; $n=72$). Доли правильных решений в тестовых и в фоновых пробах у обеих ворон не отличались ($p=0.2111$ и $p=0.1604$), т.е. птицы одинаково успешно решали данную задачу как со знакомыми, так и с новыми стимулами. Таким образом, обе птицы справились с тестом, выполнив обобщение на дополнительном уровне: они решали задачу выбора по образцу с любыми фигурами, одинаковыми (если образцом был знак «S») или разными (если образцом был знак «V») по размеру.

В teste на перенос правила выбора по условному соответствию образцу на новые стимулы, различающиеся по **новому** признаку (форме фигур), доля правильных выборов в тестовых пробах у двух ворон составила 66.7% ($p=0.03195$; $n=24$) и 75.0% ($p=0.0033$; $n=24$). В фоновых пробах вороны продолжали успешно решать задачу выбора по условному соответствию образцу со знакомыми стимулами: 88.9% ($p<0.0001$; $n=72$) и 79.2% ($p<0.0001$; $n=72$). Доли правильных решений в тестовых и в фоновых пробах достоверно отличались у первой вороны ($p=0.0067$), и не отличались у второй ($p=0.3336$). Таким образом, первая птица, в отличие от второй, хуже решала задачу выбора по условному соответствию образцу со стимулами, различающимися по новому признаку (форме фигур), чем со знакомыми. Тем не менее, обе птицы справились с тестом: они решали задачу выбора по образцу с любыми одинаковыми (если образцом был знак «S») или разными (если образцом был знак «V») фигурами. Иными словами, они смогли

выполнить операцию обобщения, что проявилось в том, что знаки «S» и «V» были связаны не с конкретными стимулами, использованными при обучении, а с понятиями «сходство» и «различие».

При «доучивании» выбору по условному соответствию образцу со стимулами для выбора, использованными в тестовых пробах на предыдущем (десятому) этапе, каждая из ворон достигла критерия обученности за минимально возможное число проб (96). У обеих ворон доли правильных решений в первых 48 пробах (77.1% и 83.3%) не отличались ($p=0.1488$ и $p=0.3939$) от таковой в последних 48 пробах (85.4% и 81.2%).

Затем с обеими птицами провели третий (основной) «тест симметричности». В тестовых пробах (Y-X) образцами были новые изображения фигур одинакового размера и одинаковой или разной формы, а стимулами для выбора — буквы «S» и «V». Доли правильных решений у двух ворон составили 66.7% ($p=0.03195$, $n=24$) и 79.2% ($p=0.00077$, $n=24$) соответственно. В фоновых пробах птицы продолжали успешно решать ранее усвоенную задачу выбора по условному соответствию образцу с этими же стимулами (A-B): 83.3% ($p<0.0001$; $n=72$) и 86.1% ($p<0.0001$; $n=72$). Доли правильных решений в тестовых и в фоновых пробах достоверно отличались у первой вороны ($p=0.0431$), и не отличались у второй ($p=0.2111$). Таким образом, первая птица, в отличие от второй, хуже справлялась с новой задачей в тестовых пробах (B-A), чем со знакомой задачей (A-B) в фоновых пробах.

Тем не менее, обе птицы справились с тестом на симметричность без непосредственного обучения этому свойству эквивалентных отношений. Это может быть связано с тем, что к моменту проведения теста птицы прошли длительное обучение выбору по условному соответствию образцу, обнаружили выполнение операции обобщения, и у них сформировалась связь знаков (изображения букв «S» и «V») с понятиями сходства и различия. Однако на результаты третьего «теста симметричности» мог повлиять опыт первых двух тестов, в которых знак и обозначаемое менялись местами (т.е. птицам была продемонстрирована возможность симметричных отношений между знаком и обозначаемым). Чтобы выяснить, могут ли отношения между знаком и обозначаемым стать симметричными без демонстрации возможности таких отношений, во втором эксперименте с птицами провели единственный «тест симметричности» — после завершения обучения и тестов на перенос правила выбора.

Эксперимент 2.

Четырех новых ворон обучали выбору по условному соответствию образцу с двумя стимулами для выбора (парами кругов одинакового или разного размера). Обучить удалось двух из них, для чего потребовалось 3168 и 6624 проб соответственно. Затем обучение птиц выбору по условному соответствию образцу продолжили с новой парой стимулов для выбора — изображениями пар эллипсов. Ни одна из двух птиц не смогла перенести ранее усвоенный навык на новые стимулы. На втором этапе Ворона 2 достигла критерия обученности значительно быстрее — за 896 проб; Ворона 8 погибла после того, как с ней было сделано 480 проб. На следующем этапе (стимулы для выбора — изображения пар квадратов) Ворона 2 достигла критерия обученности с новыми стимулами за минимально возможное число проб — 96. Столь же быстро эта птица достигала критерия обученности на следующих трех этапах обучения с тремя оставшимися парами

стимулов: прямоугольниками, равносторонними и равнобедренными треугольниками (184, 96 и 96 проб соответственно). Результаты третьего и последующих этапов свидетельствуют о том, что после обучения с парами кругов и эллипсов ворона усвоила особую роль образца как знака, указывающего на подкрепляемый стимул для выбора, и сформировала обобщенное правило выбора, которое далее она успешно применяла к новым стимулам. На заключительном этапе обучения, на котором чередовали все шесть пар стимулов для выбора, для достижения критерия обученности Вороне 2 потребовалось минимальное количество проб – 96. Это может говорить или о том, что она выучила 12 правил для выбора «если, ... то...», или же – что она связала знаки «S» и «V» с понятиями «сходство» и «различие» и осуществляла выбор стимулов в соответствии с этим.

В тесте на перенос правила выбора по условному соответствию образцу на новые стимулы, различающиеся по **знакомому** признаку (размеру фигур), доля правильных выборов в тестовых пробах составила 83.3% (n=24; p=0.0001). В фоновых пробах серая ворона также успешно решала знакомую задачу: 86.12% правильных выборов, (n=72; p<0.0001). Таким образом, Ворона 2 выполнила обобщение, т.е. решала задачу выбора по образцу стимулов, состоящих из любых фигур, одинаковых (если образцом был знак «S») или разных (если образцом был знак «V») по размеру.

В тесте на перенос правила выбора по условному соответствию образцу на новые стимулы, различающиеся по **новому** признаку (форме фигур), доля правильных выборов в тестовых пробах составила 70.8% (n=24; p=0.011), в фоновых пробах – 84.79% (n=72, p<0.0001). Доли правильных решений в тестовых и в фоновых пробах достоверно не отличались (p=0.657), то есть серая ворона решала и знакомую, и новую задачи одинаково успешно. Эта птица справилась с обоими тестами на перенос правила выбора на новые стимулы: она решала задачу выбора по образцу с любыми одинаковыми (если образцом был знак «S») или разными (если образцом был знак «V») фигурами, т.е. связала знаки «S» и «V» не с конкретными стимулами, использованными при обучении, а с понятиями «сходство» и «различие».

При «доучивании» выбору по условному соответствию образцу со стимулами для выбора, использованными в тестовых пробах на предыдущем этапе, серая ворона достигла критерия обученности за минимально возможное число проб (96), сделав 83% правильных выборов. Доля правильных решений первых 48 пробах (89.58%) не отличалась (p=0.1855) от таковой в последних 48 пробах (83.33%).

Результаты «теста симметричности», в котором образцы и стимулы для выбора впервые поменяли местами, оказались положительными — доля правильных выборов в тестовых пробах (Y-X) составила 95.8% (n=24, p<0,0001) и не отличалась (p=0.3183) от доли правильных выборов в фоновых пробах: 93.1% (n=72, p<0.0001). Таким образом, впервые был получен положительный результат «теста симметричности» без демонстрации возможности таких отношений.

Ранее положительный результат в «тесте симметричности» удалось получить в некоторых исследованиях, в которых животных так или иначе приучали к тому, что образец и стимулы для выбора могут меняться ролями, и тем самым демонстрировали возможность симметричных отношений (Tomonaga et al, 1991; Santos et al, 2003; Frank, Wasserman, 2005). При таких условиях положительный результат в тестах на понимание свойств эквивалентных отношений был получен

даже у голубей (Frank, Wasserman, 2005; Swisher, Urcuioli, 2013; Swisher, Urcuioli, 2015; Campos et al., 2014; Sweeney, Urcuioli, 2010; Urcuioli, Swisher, 2015). Этим же можно объяснить результаты третьего «теста симметричности» в первом эксперименте: знак и обозначаемое уже меняли местами в первых двух тестах. Но во втором эксперименте такого опыта птицы не имели, и положительный результат теста мог быть обусловлен только типом обозначаемого, которым к моменту его проведения стали понятия «сходство» и «различие». Мнение о том, что формированию эквивалентных отношений, вероятно, способствует обучение соответствуя между знаком и целым классом обозначаемых, высказывали и другие авторы (Medam et. al., 2016), аргументируя это тем, что в языке, где знаки и их референты эквивалентны, обозначаемым является не отдельный объект, а обобщенное представление о классе объектов (понятие). В поддержку этого вывода свидетельствуют и данные, полученные на попугае жако Алексе (Pepperberg, 1987, 1994; Pepperberg, Gordon, 2005), который также справился с тестом на симметричность отношений: у него референтом знаков также были понятия (но обширный предшествующий опыт Алекса включал в себя демонстрацию свойств эквивалентных отношений и, таким образом, мог повлиять на результаты теста).

В заключение (после тестов на понимание симметричности отношений) с Вороной 1 и с Вороной 2 провели тест понимание рефлексивности отношений между знаком и обозначаемым. В **«тесте рефлексивности»** оценивали, может ли птица после обучения выбору по условному соответству образцу (X-Y) без дополнительного обучения решать задачу выбора по сходству с образцом (X-X, Y-Y). С Вороной 1 провели только первую часть этого теста, с положительным результатом (66.7% правильных выборов в фоновых пробах, $p<0.01$; 75% правильных выборов в тестовых пробах, $p<0.01$). Причем задача выбора по сходству с образцом, которой птицу специально не учили, оказалась для нее легче, чем задача выбора по условному соответству образцу, которой эту ворону обучали в течение длительного времени. С Вороной 2 провели все три варианта этого теста. Доли правильных решений в первой и второй частях теста не отличались друг от друга ($p=0.3588$): 79.2% ($n=24$, $p=0.0008$) и 83.3% ($n=24$, $p=0.0001$) соответственно. В третьей части теста доля правильных решений в пробах со знакомыми изображениями букв «S» и «V» (75%; $n=24$, $p=0.003$) достоверно не отличались ($p=0.1365$) от доли правильных решений в пробах с новыми для птицы изображениями цифр (87.5%; $n=24$, $p<0.0001$). Суммарная доля правильных решений в первой и второй частях теста (81.25%, $p<0.0001$; $n=48$) не отличалась ($p<0.0001$) от таковой в третьей части теста (81.25%, $p<0.0001$; $n=48$). Доля правильных выборов во всех тестовых пробах (81.3%, $n=96$, $p<0.0001$) не отличалась ($p=0.3828$) от таковой во всех фоновых пробах (79.9%, $n=288$, $p<0.0001$).

Таким образом, две птицы в двух разных экспериментальных сериях, после успешного выполнения теста на понимание симметричности, смогли оперировать еще одним свойством эквивалентных отношений – рефлексивностью. Это также позволяет говорить о возможности формирования у них эквивалентных отношений между знаком и обозначаемым.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование способностей серых ворон к самоузнаванию в зеркале и к формированию отношений симметричности и рефлексивности между знаком и

обозначаемым, проведенное в настоящей работе, позволило получить ранее отсутствовавшие характеристики когнитивных способностей серых ворон. В тесте с меткой используемый нами модифицированный способ мечения (наклеивание метки на поверхность отдельного пера на лбу птицы) оказался более корректным, по сравнению с наклеиванием метки на поверхность оперения. В работе продемонстрировано, что в эксперименте птицы такую метку не ощущали (сопоставление поведения помеченных и непомеченных ворон). Установлено, что наличие помеченного сородича не влияет на степень внимания к зоне нанесения метки, из чего можно заключить, что ворона не воспринимает свое отражение как другую помеченную ворону. Наконец, три птицы из четырех проявляли больше внимания к зоне нанесения метки в тесте (с зеркалом), чем в контроле (без зеркала). Взятые в совокупности эти данные свидетельствуют о том, что после длительного ознакомления со свойствами отражающей поверхности, и в условиях, облегчающих идентификацию отражения (в присутствии сородича), некоторые серые вороны способны узнавать себя в своем отражении в зеркале. Таким образом, нами получено подтверждение тому, что серые вороны, наряду с человекообразными приматами, слонами и дельфинами, способны к самоузнаванию.

Исследование способности серых ворон к символизации показало, что птицы без предшествующего экспериментального опыта принципиально дольше обучаются выбору по условному соответствию образцу, чем птицы, ранее усвоившие обобщенное правило выбора по сходству с образцом. Вероятно, это связано с тем, что животные долго усваивают особую роль образца как знака, указывающего на «правильный» (подкрепляемый) стимул для выбора. Этот вывод подтверждает тот факт, что после обучения с одной парой стимулов (кругами), с новыми пятью парами стимулов вороны достигали критерия обученности за минимальное число проб. Этот же факт может свидетельствовать о том, что вороны связали буквы «S» и «V» не только с изображениями кругов одинакового и разного размера, но и с понятиями «сходство» и «различие». Такое предположение подтверждают результаты тестов на перенос правила выбора на новые стимулы.

Проведенные нами тесты на понимание симметричности отношений подтвердили мнение о том (Dugdale, Lowe, 2000), что симметричные отношения между стимулами появляются не спонтанно. Нами впервые получены данные о том, что серая ворона продемонстрировала спонтанное понимание симметричности отношений между знаками и их обозначаемыми без предварительной демонстрации возможности таких отношений. Положительный результат последующего теста на понимание рефлексивности отношений может свидетельствовать о ключевой роли понимания симметричности в появлении другого свойства эквивалентных отношений – рефлексивности.

И формирование эквивалентных отношений между знаком и обозначаемым, и понимание свойств отражающей поверхности требуют от субъекта оценки сходства и различия и выполнения операций обобщения, абстрагирования, анализа и синтеза. Полученные нами данные о способности серых ворон к самоузнаванию и к формированию симметричности и рефлексивности отношений между знаком и обозначаемым дают дополнительное подтверждение представлениям о сходстве спектров когнитивных способностей этого вида (и семейства в целом) и человекообразных обезьян и указывают на возможность параллельной эволюции высших когнитивных способностей птиц и млекопитающих.

ВЫВОДЫ

1. Разработанная нами модификация методики классического теста с меткой позволила проанализировать и сравнить поведение ворон в разных экспериментальных условиях и получить данные о том, что на уровень внимания к зоне метки влияет именно наличие зеркала, а не возможное тактильное восприятие метки или наличие помеченного сородича.
2. Полученные результаты свидетельствуют о том, что способность к самоузнаванию в зеркале присуща птицам семейства врановых, но для ее проявления необходимо длительное ознакомление со свойствами отражающей поверхности и создание условий, облегчающих идентификацию своего отражения.
3. Серые вороны оказались способны связать знаки «S» и «V» с изображениями пар фигур одинакового или разного размера, соответственно.
4. Обучение выбору по условному соответствию образцу на начальном этапе эксперимента (при использовании двух стимулов для выбора) потребовало не менее 3000 предъявлений и было результативным лишь у двух из четырех птиц в 1-м эксперименте и у двух из четырех птиц - во 2-м. На последующих этапах критерий обученности достигался быстрее (в основном до 150 предъявлений).
5. После завершения обучения с 12 стимулами для выбора серые вороны успешно переносили правило выбора на новые стимулы знакомой категории (состоящие из элементов одинакового или разного размера) и на новые стимулы новой категории (состоящие из элементов одинаковой или разной формы), что свидетельствует о том, что птицы связали знаки «S» и «V» не только с конкретными стимулами, но и с обобщенными представлениями о «сходстве» и «различии».
6. Серые вороны, усвоившие соответствие знаков обобщенным представлениям о сходстве и различии, продемонстрировали положительный результат в тестах на симметричность и на рефлексивность отношений между знаком и обозначаемым, что позволяет говорить о возможности формирования у этого вида птиц эквивалентных отношений между знаком и обозначаемым.
7. Формирование эквивалентных отношений у ворон оказалось возможным без предварительной демонстрации птицам симметричности между знаком и обозначаемым - если знак обозначает не отдельный стимул, а обобщенное представление о «сходстве» или «различии» элементов, которые его составляют. Это может свидетельствовать о высоком уровне развития их когнитивных способностей.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в журналах Scopus, WoS, RSCI и в изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ.03.06 по специальности 03.03.06 – нейробиология.

1. Самулеева М. В., Смирнова А. А. Изучение особенностей процесса символизации у серых ворон // Журнал высшей нервной деятельности. – 2019. – Т.69, № 4. — С. 505-513. (IF=0.984, Scopus)

2. Смирнова А. А., Калашникова Ю. А., **Самулеева М. В.**, Зорина З.А. Оценка способности серых ворон (*Corvus cornix*) узнавать свое отражение в зеркале // Зоологический журнал. — 2019. — Т.98, № 11. — С. 1223-1232. (IF=0.532, Scopus)
3. **Самулеева М. В.**, Смирнова А. А., Зорина З. А. Методы исследования механизмов формирования эквивалентных отношений между знаком и обозначаемым у человека и животных //Экспериментальная психология. — 2019. — Т. 12. — №. 4. — С. 91-105. (IF=0.829, WoS)
4. **Samuleeva M.**, Smirnova, A. Emergence of reflexivity relation without identity matching-to-sample training in hooded crows (*Corvus cornix*) // Biological Communications. — 2020. — V. 65. — №2. — P. 157–162. (IF=0.904, Scopus)

Статьи, опубликованные в других журналах и сборниках:

1. **Самулеева М. В.**, Смирнова А. А. Исследование процесса усвоения знаков у серых ворон // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. — 2019. — № 1 (53). — С. 203–217. (IF= 0.276, журнал входит в перечень ВАК)
2. Смирнова А.А., **Самулеева М. В.** Исследование факторов, влияющих на внимание к зоне нанесения метки у серых ворон // Эволюционная и сравнительная психология в России: Теория и практика исследований /Под. ред. И.А. Хватова, А.И. Харитонова. — М. : Когито-Центр, 2017. — С. 142–151.
3. **Самулеева М. В.**, Смирнова А. А. Оценка роли предшествующего экспериментального опыта в формировании свойств эквивалентных отношений у серых ворон // Эволюционная и сравнительная психология в России: Теория и практика исследований / Под ред. И. А. Хватова, А. Н. Харитонова. — М. : Когито-Центр, 2017. — С. 152–160.
4. Смирнова А. А., **Самулеева М. В.**, Зорина З. А. Методика выбора по образцу как подход к исследованию механизмов символизации у серых ворон // Процедуры и методы экспериментально-психологических исследований. Интеграция академической и университетской науки / Отв. ред. В.А. Барабанщиков. — Институт психологии РАН Москва, 2016. — С. 415–418.

Тезисы докладов всероссийских и международных конференций:

1. **Самулеева М.В.**, Смирнова А.А., Зорина З.А. Формирование эквивалентных отношений между знаком и референтом зависит от типа последнего // Международная конференция Лингвистический форум 2020: Язык и искусственный интеллект. 12–14 ноября 2020 г. — Москва, 2020. — С. 138–139.
2. Смирнова А. А., **Самулеева М. В.**, Зорина З. А. Исследования способности врановых птиц узнавать свое отражение// Экология врановых птиц в естественных и антропогенных ландшафтах Северной Евразии: материалы XII Всероссийской конференции с международным участием. Кисловодск, 26-28 сентября 2019 г. — ООО Олитех Казань, 2019. — С. 134–137
3. **Самулеева М. В.**, Смирнова А. А., Зорина З. А. Формирование понятий "сходство" и "различие" способствует установлению эквивалентных отношений между знаком и референтом у серых ворон// Экология врановых птиц в естественных и антропогенных ландшафтах Северной Евразии материалы XII Всероссийской конференции с международным участием. Кисловодск, 26-28 сентября 2019 г. — ООО Олитех Казань, 2019. — С. 121–124.

4. **Самулеева М. В.**, Смирнова А. А. Влияет ли тип референта на формирование эквивалентных отношений? // Когнитивная наука в Москве: новые исследования. Материалы конференции 19 июня 2019 г. Под ред. Е. В. Печенковой, М. В. Фаликман. — ООО Буки Веди, ИППиП Москва, 2019. — С. 479–484.
5. Smirnova A., **Samuleeva M.**, Zorina Z. Hooded crows can learn signs to mark concepts // Proceedings of the 3rd International Conference NEUROBIOLOGY OF SPEECH AND LANGUAGE. . — St. Petersburg, 2019. — P. 25–26.
6. **Самулеева М. В.**, Смирнова А. А. Исследование процесса усвоения знаков у серых ворон // Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 января - 4 февраля 2018 г.). Тезисы докладов. — Тверь, 2018. — С. 295–296.
7. Смирнова А. А., **Самулеева М. В.** Модифицированная процедура исследования способности птиц к самоузнаванию // Восьмая международная конференция по когнитивной науке. Тезисы докладов. Светлогорск, 18–21 октября 2018 г. / Отв. ред. А.К. Крылов, В.Д. Соловьев / Под ред. А. А. Кибrik. — Институт психологии РАН Москва, 2018. — С. 937–939.
8. Смирнова А. А., **Самулеева М. В.** Самоузнавание у птиц: узнают ли себя в своем отражении в зеркале серые вороны? // Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 января - 4 февраля 2018 г.). Тезисы докладов. — Тверь, 2018. — С. 305.
9. **Самулеева М. В.**, Смирнова А. А. Изучение формирования отношений симметричности и рефлексивности у серых ворон // Экология врановых птиц в естественных и антропогенных ландшафтах Северной Евразии. Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 80-летию доктора биологических наук, профессора Константина Владимира Михайловича. — ООО "Олитех" Казань, 2017. — С. 190–194.
10. Смирнова А. А., **Самулеева М. В.** Исследования способности животных узнавать свое отражение // Материалы III Международной конференции "Современные проблемы биологической эволюции" (к 130-летию со дня рождения Н.И. Вавилова и 110-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея" (Москва, 16-20 октября 2017 г.). — Государственный Дарвиновский музей Москва, 2017. — С. 396–398.
11. Смирнова А. А., **Самулеева М. В.** Серые вороны узнают себя в своем отражении // VI Всероссийская конференция по поведению животных. 4-7 декабря 2017 г. г. Москва. Сборник тезисов научной конференции. — Товарищество научных изданий КМК Москва, 2017. — С. 148.
12. Смирнова А. А., **Самулеева М. В.**, Мандрико Е. В. Тест с меткой: серые вороны узнают свое отражение в зеркале? // Когнитивная наука в Москве: новые исследования. Материалы конференции 15 июня 2017 г. — ООО "Буки Веди", ИППиП Москва, 2017. — С. 331–335.
13. Смирнова А. А., **Самулеева М. В.** Узнают ли серые вороны свое отражение в зеркале? // Экология врановых птиц в естественных и антропогенных ландшафтах Северной Евразии. Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 80-летию доктора биологических наук, профессора Константина Владимира Михайловича. — ООО "Олитех" Казань, 2017. — С. 206–210.

14. Смирнова А. А., **Самулеева М. В.**, Зорина З. А. Исследование факторов, влияющих на формирование симметричных отношений между знаком и обозначаемым у серых ворон // Седьмая международная конференция по когнитивной науке: Тезисы докладов. 20-24 июня 2016. — МАКИ Калининград, 2016. — С. 550–552.
15. Смирнова А. А., **Самулеева М. В.** Новейшие данные о способности серых ворон узнавать свое отражение в зеркале // Седьмая международная конференция по когнитивной науке: Тезисы докладов. 20-24 июня 2016. — МАКИ, Центр развития межличностных коммуникаций, БФУ им. И. Канта Калининград Калининград, 2016. — С. 720–721.
16. **Самулеева М.В.** Исследование способности серых ворон к обобщению, формированию понятий и символизации // Материалы VI международной конференции молодых ученых "Психология – наука будущего". 19-20 ноября 2015 года, Москва. — "Институт психологии РАН", 2015. — С. 399–402.
17. Смирнова А. А., **Самулеева М. В.**, Мандрико Е. В. Изучение механизмов процесса символизации у серых ворон // Всероссийская конференция с международным участием От истоков к современности, посвященная 130-летию организации Психологического общества при Московском университете. Материалы конференции. Москва, 29 сентября-1 октября 2015 г. — Т. 5. — Москва, 2015. — С. 432–434.
18. Смирнова А. А., Калашникова Ю. А., **Самулеева М. В.** Исследование способности серых ворон узнавать своё отражение в зеркале // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии (Алматы, 18-24 августа 2015 г.) / Под ред. В. М. Галушин. — Т. 1. — Мензбировское орнитологическое общество Алматы, 2015. — С. 454–455.
19. **Самулеева М. В.**, Смирнова А. А., Обозова Т. А., Зорина З. А. Исследование формирования отношений симметрии между знаком и обозначаемым у серых ворон // Когнитивная наука в Москве: новые исследования (Москва, 16 июня 2015 г.). Материалы Третьей Международной постерной конференции / Под общ. ред. Е. В. Печенкова, М. В. Фаликман. — БукиВеди Москва, 2015. — С. 390–394.