####

#### Механизмы процесса принятия решения у животных

**Введение**

Затраты и выигрыши, связанные, по-видимому, с любым видом поведения животного, увеличивают или, напротив, уменьшают его общую приспособленность. Более того, каждый вид поведения, вероятно, заключает в себе некоторый компромисс между различными выгодами и потерями. Эти несоизмеримые виды поведения можно оценить, воспользовавшись функцией затрат, которая создает основу для выбора оптимальной последовательности действий при данных обстоятельствах. Мы рассмотрели процесс принятия решения животным с экономической точки зрения и поняли, каким образом можно объяснить рациональные решения с точки зрения максимизации полезности при наличии определенных ограничений. Однако такое рассмотрение проблемы является чисто функциональным. Оно лишь определяет, что именно должно сделать животное, чтобы принять наилучшее решение при конкретных обстоятельствах. Однако оно ничего не говорит о тех механизмах, которые использует животное, чтобы достичь этих целей. В данной работе мы обсудим механизмы, обеспечивающие животному возможность принять то или иное решение.

##### 1. Принятие решения на основе определенных правил

Когда говорят, что животное принимает решения, то отнюдь не подразумевают наличие сознательного намерения, а просто констатируют, что животное предпочитает один из альтернативных вариантов поведения другим. Такое решение можно рассматривать как случайное или как результат некоего стохастического процесса. Однако животное, которое живет в относительно стабильной и неизменной среде, может принимать решения на основе простых правил. Создается впечатление, что поведение некоторых видов животных в основном заранее запрограммировано, а принятие решения осуществляется у них стандартным путем. Например, пескожил живет в U-образных норах в литоральной зоне илистых морских берегов и песчаных отмелей. Этот червь получает пищу из песка, засасывая его в кишку и выбрасывая через анальное отверстие. Такое пищевое поведение проявляется как бы в виде «вспышек», которые возникают регулярно примерно каждые семь минут и разделяются периодами покоя. Снабжение норки кислородом осуществляется с помощью специального ирригационного поведения, которое повторяется через каждые четыре минуты, даже во время отлива, когда нет воды, насыщенной кислородом. Поведение пескожила подчинено этим ритмам, которые стабильно проявляются при самых различных условиях. Однако после длительного периода кислородной депривации животное может этот ритм изменить и осуществлять ирригационное поведение в течение более длительного времени, чем обычно. Таким образом, создается впечатление, что поведение пескожила запускается с помощью своего рода часового механизма, который изменяет работу только при чрезвычайных обстоятельствах. Такая стратегия поведения, в которой решения запрограммированы, может быть подходящей для животного, обитающего в стабильной и предсказуемой среде, однако в условиях меняющегося окружения требуется более гибкое управление поведением.

Если поведение животного отклоняется от строгого шаблона, перед животным немедленно встает проблема выбора из нескольких поведенческих альтернатив. Это связано либо с тем, что оно не может одновременно совершать несовместимые действия, либо с тем, что в каждый момент времени оно может обращать внимание только на один комплекс стимулов. Так или иначе, но животное должно осуществить только одну деятельность в ситуации, где в принципе могло бы одновременно осуществляться много различных деятельностей. Одна из возможностей достичь этого - воспользоваться правилом строгой иерархии активностей - подобно тому, что обнаружено в поведении хищного брюхоногого моллюска *Pleurobranchus.* У этого моллюска различные виды активностей ранжированы по степени их важности, а именно: откладка яиц, питание, спаривание, другие виды активности. Так, например, если предложить животному пищу, то оно откажется от своего полового партнера даже во время копуляции. Однако во время откладывания яиц происходит гормональное подавление пищевого поведения, благодаря чему исключается возможность поедания моллюском собственных яиц.

Более обычный способ, позволяющий животному остановиться на выполнении какой-то одной деятельности, состоит в том, чтобы тем или иным способом оценить относительную силу возможных видов деятельности, которые могли бы осуществиться в данное время. Сила стремления животного к выполнению определенной деятельности зависит как от внутренних, так и от внешних факторов. Например, стремление животного найти себе пищу определяется степенью голода и внешними сигналами, которые указывают на наличие пищи. Животному достаточно было бы руководствоваться простым правилом, которое предписывало бы ему, что нужно искать пищу, если стремление есть сильнее любого другого стремления. В течение долгого времени полагали, что именно такого рода правило и составляет суть механизма принятия решения у животных. Считалось, что конкуренция побуждений осуществляется таким образом, что наиболее сильное побуждение проявляется в поведении животного, а другие побуждения будут тормозиться или их влияние на поведение животного будет блокироваться. Эта теория кажется достаточно простой, но с ней связан ряд трудностей. Не говоря уже о проблемах, касающихся концепции побуждения, существуют трудности, связанные с возможностью формирования в эволюции такого животного, поведение которого было бы основано на простой конкуренции мотивационных систем.

Естественно ожидать, что выбор, который делает животное, будет зависеть от его мотивационного состояния. Некоторые данные поддерживают эту точку зрения. Например, можно подвергнуть горлиц пищевой и водной депривации таким образом, что будет возможность точно рассчитать уровень их голода и жажды. Эти горлицы всегда будут осуществлять выбор между пищей и водой в Y-образном лабиринте в соответствии с уровнем голода и жажды. Однако горлицы, по-видимому, при выборе пищи или воды не руководствуются простым правилом «ешь, если есть хочется сильнее, чем пить, и пей, если пить хочется сильнее, чем есть», что видно по результатам опытов, представленным на рис. 3. Это был один из первых экспериментов, вызвавший сомнения по поводу того, что основу механизма принятия решения составляет простая конкуренция мотиваций. Однако перед тем, как отвергнуть теорию конкуренции мотиваций, следует рассмотреть ее более подробно.

#####

##### 2. Конкуренция мотиваций

Исходя из простой теории конкуренции мотиваций, можно было бы ожидать, что находящееся в состоянии голода и жажды животное будет вести себя, таким образом, т.е. пить оно станет тогда, когда жажда у него будет сильнее голода, а есть - когда голод будет сильнее жажды. Мы должны были бы ожидать, что животное будет вести себя рационально в том отношении, что его предпочтения будут транзитивными. Вместе с тем при анализе рис. 4 мы видим, что весьма маловероятно, чтобы животное было организовано таким образом, т.е. чтобы оно проявляло подобное поведение. Линия ОХ на этом рисунке обозначает совокупность таких состояний животного, когда голод и жажда его одинаковы по силе. Вблизи этой линии график состояния животного должен был бы все время колебаться, так как животное должно было бы все время переключаться с одного поведения на другое. Если у животного голод чуть-чуть сильнее жажды, то проглоченный кусочек пищи уменьшит голод, и теперь уже жажда окажется сильнее. Один глоток воды восстановит прежнюю ситуацию. Такие колебания не могут быть эффективной формой поведения, поэтому был выдвинут целый ряд других предположений относительно механизмов организации поведения. Когда инженеры сталкиваются с подобной проблемой при конструировании каких-либо машин, то для предотвращения колебаний они иногда используют *гистерезис.* Гистерезис - это некий механизм, обеспечивающий задержку между стимулом и реакцией на него. Высказывалось предположение, что гистерезис - это компонент механизма, регулирующего пищевое и питьевое поведение животных. Наличие гистерезиса приводит к тому, что животное ощущает уменьшение чувства голода не сразу, как только начнет есть, а лишь значительное время спустя. В рассматриваемом примере действие гистерезиса будет проявляться в том, что траектория переключений между проявлениями голода и жажды будет заходить за разделительную линию, соответствующую равенству мотиваций голода и жажды.

Другой возможный механизм, который оказывает почти такой же эффект, - это *положительная обратная связь.* Имеются некоторые данные, свидетельствующие о том, что стремление есть или пить временно усиливается в результате прохождения пищи или воды через ротовую полость. Эта положительная обратная связь от приема пищи и воды существует параллельно с обычной отрицательной обратной связью, которая ведет к насыщению. Так, например, если горлице заливать воду через трубочку прямо в зоб, то наступит утоление жажды точно так же, как и при обычном питье воды. Однако в ситуации с инструментальным поведением поступающая через трубочку вода не даст подкрепляющего эффекта. Прохождение воды через ротовую полость действует как положительное подкрепление, но никак не Горлицам, которые находились в различных исходных состояниях голода и жажды, через каждые 30 мин предлагали осуществить выбор между пищей и водой. Суммарное потребление горлицами пищи и воды в течение получасового эксперимента показано белыми кружками. Обратите внимание на то, что при осуществлении выбора горлицы отнюдь не стремятся уравнять голод и жажду, как можно было бы ожидать, если бы их поведение определялось простой конкуренцией мотиваций.

Схематическое изображение простой конкуренции мотиваций. Точки пространства, расположенные справа от штриховой линии, обозначают состояния животного, когда голод сильнее, чем жажда, а слева - состояния, когда жажда сильнее, чем голод. В соответствии с теорией простой конкуренции мотиваций животное сначала удовлетворяет более сильную мотивацию до тех пор, пока она не станет равна второй имеющейся у него мотивации. Затем животное поочередно реализует то одну, то другую мотивацию до тех пор, пока обе мотивации не уменьшатся до нуля.

Блок-схема механизма управления пищевым поведением у горлиц, в которой сигналы, исходящие от ротовой полости, обеспечивают положительную обратную связь, а сигналы от кишечника - отрицательную обратную связь. *L -* скорость потери воды; *А* - скорость всасывания воды в кровь. Другими символами обозначены параметры составных частей управляющего механизма.

Эффект положительной обратной связи будет проявляться в том, что график состояния животного будет отклоняться в стороны от линии, соответствующей равенству мотиваций голода и жажды. Совершенно очевидно, однако, что истинное положение дел гораздо сложнее. Я обнаружил, что если горлицы получали еду и питье в таких условиях, где для смены пищевого поведения на питьевое и наоборот им приходилось преодолевать определенные препятствия, то в случае больших препятствий они реже производили такую смену активности, чем в случае малых. Отсюда следует, что горлицы, по-видимому, принимают решение о том, когда именно переключиться с одной активности на другую, с учетом трудностей или затрат, связанных с таким переключением.

Теперь мы видим, что очень маловероятно, чтобы в основе механизма, определяющего принятие животным решения о смене одного поведения на другое, лежала простая конкуренция соответствующих мотиваций. Вместе с тем не исключено, что какая-то более изощренная версия механизма конкуренции мотиваций могла бы дать необходимый набор правил принятия решения. Мотивационное состояние животного может быть результатом действия самых различных факторов, таких, как оценка животным внешних стимулов, его исходное внутреннее состояние и, возможно, вторичные мотивационные факторы, как, например, скорость изменения состояния. Совместное действие всех этих факторов создает общее мотивационное состояние, которое можно представить в виде движущейся точки в пространстве мотивационных состояний. Различные состояния могут порождать одну и ту же поведенческую тенденцию, и соответствующие точки можно соединить, получив при этом мотивационную изоклину. Исходя из этого, мы можем себе представить, что существует простое правило конкуренции для выбора одной из тенденций к поведению, но при этом любая тенденция представляет собой результат взаимодействия разнообразных факторов, каждый из которых тщательно взвешен с точки зрения того, насколько он отражает самые главные интересы животного. Например, Сибли полагает, что, когда горлицам приходится выбирать между пищевым и питьевым поведением в их инструментальной деятельности, они руководствуются следующим правилом принятия решения: «Ешь, если произведение потребности в пище на пищевую привлекательность больше, чем произведение потребности в воде на питьевую привлекательность. Пей, если произведение потребности в пище на пищевую привлекательность меньше, чем произведение потребности в воде на питьевую привлекательность». Сибли определяет *привлекательность* в понятиях скорости, с которой могли бы быть получены пища и вода. Такие правила принятия решения соответствуют конкуренции между пищевой и питьевой тенденциями, каждая из которых основана на гиперболических мотивационных «изоклинах».

Можно допустить, что основное правило принятия решений, которым пользуются животные, базируется на некоторой форме конкурентных отношений. Когда же мы встречаемся с нарушениями этого правила, то их можно объяснить, предполагая, что животному приходится соответствующим образом выверять и взвешивать различные факторы, которые объединяются и порождают тенденцию для выполнения определенного типа поведения. Это спорная тема, и аргументы здесь основаны на очень сложном жонглировании различными переменными и параметрами. Тем не менее, студенты должны помнить несколько общих принципов. Во-первых, любая теория, которая утверждает, что самая сильная тенденция всегда одерживает верх при конкуренции и, следовательно, определяет поведение животного, таит в себе опасность тавтологии. Она подразумевает, что наблюдаемое поведение всегда отражает самую сильную тенденцию. Если такая теория фактически приравнивает поведение к тенденции, то она бесполезна для объяснения процесса принятия решения у животных. Во-вторых, встает вопрос о том, будет ли иметь какой-либо биологический смысл механизм принятия решения, если он основан только на конкуренции мотиваций. Не будет ли животное пренебрегать некоторыми низкоприоритетными видами поведения, например чисткой шерсти? Будет ли способно животное корректировать желаемую последовательность поведенческих актов под давлением обстоятельств, что кажется вполне разумным с эволюционной точки зрения? В-третьих, существует ли какая-либо альтернатива конкурентной теории принятия решения? Это трудный вопрос. С одной стороны, можно утверждать, что конкуренция мотиваций — это необходимый аспект рационального выбора альтернатив, которые не могут одновременно проявиться. С другой стороны, можно представить себе и нерациональное принятие решения, подобное тому, что мы уже видели ранее при обсуждении циклического шаблонного поведения пескожила, которое тем не менее адекватно обстоятельствам, в которых живет это животное.

##### 3. Операциональный подход

Альтернативой к охарактеризованному ранее подходу, состоящему в построении моделей, служит *операциональный подход* к вопросу о принятии решения у животных. Операциональный подход определяет явление только с точки зрения его наблюдаемых параметров. Это ценный подход для того, чтобы начать анализ какого-то сложного процесса, не строя заранее никаких специальных концепций.

Идея конкуренции поведенческих тенденций за возможность своего открытого выражения подразумевает, что различные активности, которые мы наблюдаем, имеют равные статусы, поскольку каждая из них побеждает в процессе конкуренции. Однако явление смещенной активности заставляет сомневаться в этом предположении. Идея о том, что смещенная активность может быть результатом растормаживания, предполагает, что статус этой активности как-то отличается от статуса других видов поведения. Она не утверждает себя в соревновании с другими потенциальными деятельностями - ей «позволяют» проявиться в промежутках между видами поведения более высокого статуса. Однако есть основания считать, что растормаживание наблюдается не только в ситуациях конфликта и помех для выполнения активности, но также и как часть обычной последовательности поведенческих актов. А если это так, то это противоречит мнению о том, что активности, последовательно проявляющиеся в поведении животного, обязательно возникают в результате конкуренции мотиваций и, следовательно, имеют одинаковый статус. Трудность заключается в том, что на основе одних лишь наблюдений невозможно сказать, действительно ли имеет место растормаживание. Необходимо провести какие-то эксперименты в соответствии с тем, каким образом мы определяем конкуренцию и растормаживание.

Конкуренцию и растормаживание в поведении животного можно определить операционально. Для этого необходимо выяснить, будет ли при воздействии на вторую по приоритету активность изменяться момент наступления этой активности. В эксперименте мы можем показать, что наши воздействия на факторы, связанные с поведением В, не всегда влияют на реализацию последовательности А, В, А, даже если эти воздействия изменяют природу активности В. Хотя такого рода эксперимент и возможен в лаборатории, его трудно провести в полевых условиях или даже на животных, которые содержатся в неволе в условиях, близких к естественным. Тут нужен какой-то способ оценки статуса различных видов активности, которые наблюдаются в обычной последовательности поведенческих актов.

С операциональной точки зрения существуют два возможных варианта переключения с одной активности на другую. Уровень причинных факторов, определяющих второе поведение, либо будет оказывать влияние на момент наступления этого поведения, либо нет. В первом случае мы говорим о том, что это поведение возникает в результате конкуренции мотиваций, во втором - что оно должно быть следствием растормаживания. Обратите внимание, что эти названия относятся к моменту переключения с одного вида активности на другой.

В последовательностях поведенческих актов могут наблюдаться либо один тип переключения, либо оба. Рассмотрим, например, картину брачного поведения тритона*.* Когда самец встречается с самкой, он производит соответствующую демонстрацию и начинает ритуал брачного поведения, который состоит из трех различных фаз. Кульминацией такого поведения является откладывание самцом сперматофора; вслед за этим самец производит стереотипный маневр, цель которого побудить самку захватить этот сперматофор краями клоаки. Во время первой фазы самец старается оказаться впереди самки, чтобы продемонстрировать ей себя, а она отплывает от него. Если самка рецептивна, то она в конце концов останавливается, а самец в это время производит разнообразные демонстрационные движения хвостом. В итоге самка начинает приближаться к самцу, а он отступает, продолжая свои демонстрации. Такой переход от статической демонстрации к демонстрации в процессе отступления инициируется самкой. От нее исходит стимул, который побуждает самца начать такое отступление, сопровождающееся демонстрацией. Очевидно, что решение самца ответить на этот стимул, определяется конкуренцией мотиваций, поскольку момент наступления его реакции детерминируется изменением его вторично-приоритетной мотивации под влиянием поведения самки.

В том случае, если самка продолжает приближаться к самцу, он отступает и производит эту демонстрацию в течение примерно 30 с, а затем поворачивается и медленно уплывает от самки. Скорость, с которой самец выполняет эту часть ухаживания, по-видимому, зависит от числа имеющихся у него сперматофоров. Самцы, у которых более одного сперматофора, быстро осуществляют всю последовательность ухаживания, откладывают один сперматофор, а затем возвращаются к демонстрации с отступлением и повторяют этот процесс снова, как показано на рис. 8.

В брачном поведении самец играет более активную роль, чем самка, и, по-видимому, первый расходует имеющийся у него запас кислорода. Для тритонов характерно и кожное, и легочное дыхание, однако для осуществления мышечной деятельности им необходимо получать кислород именно через легкие. Поэтому один из участников брачного ритуала может прервать его и подняться на поверхность воды, чтобы подышать. Когда это происходит в естественной среде, самец, вероятно, теряет возможность оплодотворить самку, поскольку она либо уплывает, либо за ней начинает ухаживать другой самец. Случаи, когда самцы прерывают процедуру ухаживания для того, чтобы подышать, чаще наблюдаются на ранних этапах брачного ритуала. И этого никогда не происходит на стадии передачи сперматофора. Однако довольно часто самцы всплывают, чтобы подышать, сразу после завершения процесса передачи сперматофора; это дает основание полагать, что такое изменение поведения происходит вследствие растормаживания. Создается впечатление, что для тритона дыхание является второстепенной активностью в период передачи сперматофора и что оно растормаживается, когда поведение передачи сперматофора перестает иметь всеподавляющую приоритетность. Таким образом, временное распределение «дыхательных всплываний» сводит к минимуму риск «неиспользования» сперматофора. Схема брачного ритуала у тритона *Trlturus vulgaris.* Самец обозначен черным.

Схема организации поведения в режиме разделения времени. Причинные факторы, определяющие активность А, растормаживают причинные факторы активности В на период времени *Т,* а затем вновь затормаживают их, в результате чего опять наблюдается активность А.

Показали наблюдения за брачным поведением тритонов в экспериментальных условиях, когда увеличивали или уменьшали содержание кислорода в атмосфере над аквариумом, кислородный запас оказывает существенное влияние на число всплываний и очень небольшое влияние на число отложенных сперматофоров. При недостатке кислорода тритоны компенсируют нехватку времени, которым они располагают, за счет ускорения брачного ритуала. Избыток кислорода оказывает противоположный эффект. По-видимому, самцы тритоны тратят на демонстрационное поведение максимум времени, которое они могут ему отвести в период между всплываниями. Имеются данные о том, что вероятность успешного оплодотворения самки зависит от продолжительности выполняемых самцом демонстраций.

На этом примере можно видеть, что при некоторых обстоятельствах конкуренция мотиваций оказывается наиболее подходящей и вероятной формой организации переключения двух поведенческих активностей, особенно в том случае, когда соответствующий внешний стимул изменяет мотивационное состояние животного. При появлении же хищника животное, чем бы оно ни было занято, скорее всего, прервет свою деятельность, поскольку у него внезапно усилится мотивация избегания опасности. Однако в другой ситуации для животного может оказаться важным закончить начатую деятельность и затормозить на это время другие мотивационные тенденции. Последующая поведенческая активность проявляется после этого как результат растормаживания. Мы можем предположить также, что в некоторых обстоятельствах животному будет выгоднее прерывать свое текущее поведение и выделять время на то, чтобы осмотреться, нет ли поблизости хищников или соперников.

##### 4. Разделение времени

В последовательности поведенческих актов могут проявляться различные комбинации конкуренции мотиваций и растормаживания. Но одна из таких комбинаций, вызывает особый интерес. В этом случае поведение В проявляется в результате того, что поведение А его растормаживает. По истечении времени Т поведение А восстанавливается в результате конкуренции мотиваций. Если включение и продолжительность поведения В находится под контролем факторов, которые обычно регулируют поведение А, то говорят, что имеет место *разделение времени*. Суть этого явления состоит в том, что система, управляющая поведением А, определяет картину проявлений этого поведения и при этом периодически позволяет на короткий период времени проявиться какой-то другой активности. В таком случае говорят, что эта управляющая система является *доминантной активностью,* а активность, которая заполняет кривые распределения вероятности длительности интервалов между начальными моментами последовательных приемов пищи у горлиц, которые имели возможность получать как пищу, так и воду в условиях инструментального поведения. Различными символами обозначены результаты тестов, проведенных при разных скоростях получения подкрепления.

Перерывы в доминантном поведении, называется *субдоминантной активностью*. Важно понимать, что это чисто описательная терминология и она ничего не говорит о возможных механизмах этого процесса. Предложен целый ряд различных механизмов, осуществляющих разделение времени, но мы их здесь рассматривать не будем. Для того чтобы определить, имеет ли место разделение времени в конкретной ситуации, можно использовать данные самого различного типа.

*Данные с учетом обстоятельств.* С точки зрения гипотезы о разделении времени можно дать вполне приемлемое объяснение целому ряду поведенческих наблюдений, даже если эта гипотеза непосредственно не проверяется. Так, например, исследуя инструментальное пищевое и питьевое поведение у египетских горлиц*,* мы с Айвором Ллойдом установили, что у горлиц, находящихся в состоянии голода и жажды, эти два вида поведения будут чередоваться. Частота переключений, измеренная по поглощаемым количествам пищи и воды, в большей степени зависит от задаваемой скорости получения подкрепления. Однако вероятное распределение величин интервалов между начальными моментами каждого периода приема пищи оставалось одним и тем же для широкого диапазона скоростей получения подкрепления даже в тех случаях, когда в экспериментах изменяли скорости поглощения воды и пищи. Эти данные исключают объяснение динамики поведения горлиц с точки зрения какого-то временного удовлетворения голода или жажды, поскольку любой процесс насыщения зависит от количества пищи или воды, поглощаемого в единицу времени. Наши результаты показывают, что временная организация поведения зависит не от количества поглощенного продукта, а от времени как такового. Очевидно, что гипотеза о разделении времени дает возможное объяснение этого явления.

*Картина доминантного поведения.* Когда последовательность поведенческих актов организована на основе принципа разделения времени, то ни сила мотивации субдоминантного поведения, ни наличие благоприятных условий для его проявления не должны никоим образом изменить картины доминантного поведения. Если можно показать, что временная картина какого-либо типа поведения не подвергается изменению в результате манипулирования мотивационными факторами, имеющими отношение к альтернативному виду поведения, то в этом случае имеет место разделение времени. Можно привести целый ряд примеров

Суммарное потребление пищи и воды голодной горлицей, которая получает их в условиях инструментального поведения. Серыми прямоугольниками обозначены другие виды поведения.

Мы с Ричардом Брауном обнаружили, что временная организация копулятивного поведения самцов крыс нисколько не меняется после голодания в течение 2 сут., несмотря на то, что при проведении тестов животные имели доступ к пище и во время пауз в копулятивном поведении жадно поедали корм. Таким образом, паузы в копулятивном поведении оказываются запрограммированными и заполняются любой активностью, которая в этот момент имеет вторичный приоритет. Это классический пример разделения времени. Было показано, что у горлиц и крыс ни возможность получения воды, ни степень жажды не оказывали влияния на конфигурацию кривой пищевого насыщения, несмотря на то что эти животные действительно пили воду во время пауз в пищевом поведении.

*Эксперименты с маскировкой.* Сущность этих экспериментов состоит в том, чтобы создать такую ситуацию, в которой можно было бы помешать проявлению текущего поведения, создавая в нем перерывы, длительность которых можно регулировать. При использовании этого метода предполагают, что если имеет место разделение времени, то временная организация последовательности поведенческих актов не будет изменяться при прерывании субдоминантного поведения. Это прерывание должно быть мотивационно нейтральным в том отношении, чтобы не вызвать нового мотивационного состояния, такого, как страх или агрессия.

Однако эксперименты с маскировкой - это не такой уж безошибочный тест на выявление феномена разделения времени, как утверждает Хаустон. При оценке ситуации, где возможно разделение времени, необходимо принимать в расчет различные типы данных. На рис. 12 представлена основная ситуация, где действует принцип разделения времени. Относительные уровни причинных факторов, обусловливающих два вида поведения, обозначены линиями *a* и *b.* Вначале *а* имеет приоритет над *b,* и поэтому проявляется активность *А.* Затем уровень фактора *а* падает, в результате чего происходит растормаживание *b* и наблюдается поведение *В.* Спустя некоторое время *а* вновь тормозит *b,* и снова проявляется поведение *А.* Трудность заключается в том, чтобы показать, что момент начала и продолжительность проявления деятельности *В* зависят от системы, которая регулирует поведение *А.*

В конце этого прерывания причинный фактор *а* уже вновь заявляет о себе, и поэтому теперь проявляется поведение *А.* В ситуации *IV* продолжительность прерывания такова, что оно почти полностью маскирует проявление субдоминантной активности *В.* В ситуации *V* помеха той же самой продолжительности препятствует поведению *А,* но следствием этого оказываются просто задержка этого поведения и сдвиг момента растормаживания фактора *b* фактором *а* на более позднее время. Основное логическое умозаключение, которое иллюстрирует рис. 12, состоит в том, что нейтральные помехи отодвигают проявление доминантной активности и маскируют проявление субдоминантного поведения.

К настоящему времени проведено очень много экспериментальных проверок этих идей, и благодаря методу маскировки удалось получить данные о том, что в самых различных ситуациях имеет место явление разделения времени. Это относится к поведению ухаживания у колюшек, а также к пищевому и питьевому поведению свиней и горлиц. Мы закончим этот раздел простым примером явления разделения времени, который иллюстрирует некоторые его основные черты.

Рыбка, относящаяся к роду *Amphiprion,* знаменита благодаря своей симбиотической связи с актиниями. *Amphiprion* извлекает пользу из этой связи за счет того, что оказывается защищенным от хищников, у него снижается чувствительность к некоторым заболеваниям, и он получает возможность питаться жертвами и отходами питания актиний. Последние в свою очередь выигрывают в том отношении, что на них меньше нападают хищники - в результате территориального поведения амфиприона, а также в том, что рыбки удаляют паразитов и пищевые отбросы. Кроме того, некоторые виды амфиприонов, например *Amphiprion xanthurus,* часто приносят своим хозяевам - актиниям большие куски пищи. Один из аспектов этой взаимосвязи, который привлекает заметное внимание исследователей, - это выяснение природы защиты рыбки от действий стрекательных клеток актинии, которая сформировалась в процессе эволюции. У исследователей нет единого мнения относительно того, в каком из двух организмов: у актинии или рыбки происходят адаптивные изменения, обеспечивающие неуязвимость рыбки по отношению к действию стрекательных клеток. Однако в одном исследователи единодушны: такая защита могла появиться лишь в результате достаточно продолжительного совместного существования. Было показано, что для восстановления симбиоза при разделении этих организмов на один час необходима определенная реакклимация, а при разделении на период свыше 20 ч обычно требуется полная реакклимация.

Чем бы ни объяснялось поведение амфиприона - необходимостью прятаться от хищников или защищать свою территорию или же потребностью в поддержании взаимоотношений с актинией, - в естественных условиях ее редко можно видеть далеко от своего хозяина. Если сильное давление естественного отбора заставляет амфиприонов никогда не уплывать далеко от своих хозяев, то можно ожидать, что у них должен существовать какой-то механизм приближения к актинии, обеспечивающий постоянное пребывание рыбы около нее. Одним из таких возможных механизмов является механизм разделения времени. Коен провел предварительный эксперимент для проверки гипотезы о том, что внутренний механизм, управляющий переключениями амфиприона с пищевого поведения на поведение приближения к актинии, может функционировать по принципу разделения времени.

Для этого использовали аквариум размером 31 х 71 см, наполненный морской водой. С помощью двух непрозрачных плексигласовых перегородок он был разделен на три равных отсека. В центре каждой перегородки находилась выдвижная дверца с дистанционным управлением. В одном концевом отсеке находилась актиния, которую рыбка воспринимала как своего хозяина. В другом концевом отсеке стояло блюдце; рыбка была приучена получать из него всю свою пищу. Центральный отсек в свою очередь был разделен пополам еще одной непрозрачной перегородкой с отверстием, расположенным вблизи передней стенки. Эта перегородка предназначалась для того, чтобы увеличить время перемещения рыбки между пищей и актинией, в результате чего во время этого перемещения рыбку можно было «поймать в ловушку». Кроме того, благодаря этой перегородке рыбка не могла видеть пищевого отсека или отсека с актинией, когда находилась в противоположном конце аквариума.

В работе были использованы два экспериментальных режима подкрепления, в соответствии с которыми в аквариум через перегородку бросали 20 маленьких кусочков мяса кальмара. В режиме ad libitum рыбке давали кусочек мяса, когда она заплывала в пищевой отсек. Кроме того, она получала еще по кусочку мяса через каждые 10 с, если оставалась в этом отсеке. При другом режиме подкрепления - режиме «одноминутных вариабельных интервалов» очередной кусочек пищи давали рыбке только в том случае, если она находилась в пищевом отсеке, и с момента получения предыдущего кусочка проходило определенное время. Временные интервалы между моментами дачи пищи изменялись в случайном порядке в пределах от 10 до 20 с, а в среднем составляли 1 мин. Рыбка получала пищу только один раз в день, и для того, чтобы минимизировать влияние насыщения, использовали только данные, полученные при первых 10 подкреплениях.

Распределение суммарных длительностей последовательных периодов пребывания амфиприона в пищевом отсеке и в отсеке с актинией в экспериментах с подкреплением в режиме ad libitum и в режиме «одноминутных вариабельных интервалов».

Во время некоторых экспериментов рыбу запирали на 10 или 20 с в центральном отсеке, когда она переплывала от пищи к актинии или, наоборот, от актинии к пище. Поскольку амфиприоны весьма пугливы, нужны были многократные тренировки, чтобы они привыкли к такому прерыванию их поведения и освоились с соответствующим режимом кормления.

Наиболее типичное поведение амфиприона представляло собой попеременное плавание к пище и к актинии. После получения пищи она чаще всего стремительно уплывала к актинии и только в редких случаях оставалась и ожидала следующего кусочка пищи. Поскольку рыбка после получения пищи очень скоро начинала плыть к актинии и такое поведение было предсказуемым, возникает предположение, что это изменение поведения является результатом растормаживания. Часто бывало и так, что рыбка возвращалась к актинии, не получив пищи; однако в этих случаях время, когда рыбка переключалась на это поведение, было гораздо более вариабельным. Когда рыбка возвращалась к актинии с пищей, она часто «выплевывала» ее в центр ротового диска актинии. Такое поведение чаще наблюдалось к концу эксперимента, но его не всегда можно было уловить и, следовательно, зарегистрировать. Применение того или иного режима подкрепления оказывает удивительное влияние на характер переключения рыбки с пищи на актинию и обратно. При использовании режима ad libitum визиты рыбки к актинии были значительно более продолжительными, а к пище - более короткими, так что суммарная продолжительность цикла визитов пища - актиния оставалась неизменной. Таким образом, время между началом одного плавания рыбки за пищей и началом следующего не зависело от времени, которое уходило на получение пищи, и от того, получила ли она пищу вообще. Находясь в отсеке с актинией, рыбка просто заполняла время, остающееся после пищедобывания. Этот результат, следовательно, вполне объясним на основе гипотезы об организации поведения в режиме разделения времени. Исходя из этой гипотезы, можно, в частности, сделать такое предсказание: поведение рыбки после того, как ее перемещение из одного отсека в другой будет прервано, должно зависеть как от направления перемещения, так и от длительности периода прерывания. Если рыбка была заперта в то время, когда она плыла к отсеку, где осуществляется субдоминантное поведение, она будет продолжать плыть в ту же сторону только в том случае, если время прерывания будет короче ожидаемой продолжительности субдоминантного поведения посещения соответствующего отсека. Напротив, если рыбку запирают в тот момент, когда она плывет для того, чтобы выполнить доминантное поведение, она после этого перерыва всегда будет продолжать свое прерванное поведение независимо от того, какой длительности будет этот перерыв.

Относительное число возвращений амфиприона к актинии или назад в пищевой отсек после того, как его передвижения из одного отсека в другой прерывали в сравнении с предполагаемым поведением рыбки при отсутствии помех. ППА - продолжительность посещения актинии; ППП - продолжительность посещения пищевого отсека. На графиках показано относительное число возвращений рыбки после короткого и длинного перерывов в ее поведении в экспериментах с пищевым подкреплением в режиме ad libitum и в режиме одноминутных вариабельных интервалов.

Результаты этого эксперимента дают основание предположить, что существует временная структура пищедобывательного поведения амфиприона, в соответствии с которой плавание за пищей начинается через регулярные промежутки времени независимо от вероятности успеха. Кроме того, эти результаты наводят на мысль, что такая временная структура переключения рыбы с пищедобывания на посещение актинии может быть следствием действия механизма разделения времени, причем тенденция находиться в отсеке с актинией является субдоминантной и растормаживается на ограниченный период времени в промежутках между проявлениями доминантного поведения - пищедобывания.

Заметим, что эти тесты с прерыванием активности вскрывают то обстоятельство, что статусы пищедобывательного поведения и поведения посещения актинии неодинаковы. Одна деятельность в результате перерыва задерживается, а другая - маскируется. Это фундаментальная асимметрия, типичная для режима разделения времени. Все это создает трудности для сторонников той точки зрения, согласно которой принятие решения - это прежде всего вопрос конкуренции различных поведенческих тенденций.

#####

##### 5. Процесс оптимального принятия решения

До сих пор мы обсуждали механизмы, которые обеспечивают принятие решения у животных. Начав с простых эмпирических правил принятия решений, мы рассмотрели возможность того, что конкуренция мотиваций представляет собой основной принцип принятия решения, который использует большинство животных. Напротив, операциональный подход к проблеме принятия решения предполагает, что существует разделение на доминантный и субдоминантный виды деятельности, и мы обсудили вопрос о том, каким образом в различных экспериментальных условиях можно проверить эту возможность. Теперь мы подошли к следующему вопросу: действительно ли животные принимают решения, которые являются для них самыми полезными с точки зрения приспособленности? Другими словами, можно ли считать их поведение оптимальным?

Что означает, когда мы говорим, что животное ведет себя оптимальным образом? Можно по-разному подойти к ответу на этот вопрос. Во-первых, животное может вести себя оптимально или неоптимально с точки зрения естественного отбора. При этом рассмотрение оптимальной организации животных относится как к временной организации поведения, так и к их анатомическим особенностям. Поэтому можно ожидать, что животные тратят свое время, вероятнее всего, таким образом, чтобы максимизировать свою приспособленность. Однако отсюда не следует, что мы можем ожидать, чтобы отдельное животное в естественной среде обитания вело себя оптимальным образом. Генотипическое разнообразие отдельных организмов, неоднородность среды обитания и «запаздывание» эволюционного процесса - все это в совокупности делает маловероятным, чтобы животное когда-либо могло быть абсолютно приспособлено к своей нише. Тем не менее полезно себе представить животное, которое было бы полностью адаптированным, т. е. чье поведение представляло бы собой «наилучшую покупку» эволюции; мы могли бы тогда точно определить, что именно должно было делать животное, чтобы оказаться идеально приспособленным. Это - своеобразное упражнение в объяснении поведения с *функциональной* точки зрения.

Во-вторых, животное может быть, а может и не быть своеобразным «оптимизирующим устройством», поведение которого соответствует набору заложенных в нем критериев. Для примера представим себе животное, имеющее внутреннее представление о цели, которой оно пытается достичь. В таком случае мы могли бы спросить о том, наилучший ли путь выбирает животное для достижения своей цели. Совершенно очевидно, что это уже совсем другой вопрос по сравнению с рассмотренным выше. Животное может достигать своей цели наилучшим возможным способом, но цель его может быть не самой подходящей целью. С эволюционной точки зрения отдельное животное может быть сформировано таким образом, чтобы оптимизировать свое поведение на основе определенных внутренних критериев, но эти критерии могут не максимизировать приспособленность. Рассмотрение этого второго типа оптимизации - это уже упражнение в объяснении поведения с точки зрения *причин* его возникновения.

#####

##### 6. Основные принципы оптимального поведения

Поведение, которое кажется явно адаптивным, или хорошо спланированным, может быть либо результатом использования животным простейших эмпирических правил поведения, либо представлять собой когнитивное, или намеренное, поведение. Например, ребенок может пересечь улицу в соответствии со строгими правилами уличного движения. Если ребенка хорошо обучили, то его поведение при переходе дороги будет автоматизированным. Взрослый же человек, который не обучался этим правилам, например иностранец, будет обдумывать, как перейти улицу, оценивать скорость и характер движения приближающегося транспорта и т. д. Внешняя картина поведения ребенка и взрослого при переходе через улицу может быть практически неотличимой, но в одном случае это поведение осуществляется на основе простейших эмпирических правил, а в другом - на основе познавания.

Можно обеспечить оптимальность поведения посредством простого набора правил. Пример такого рода мы находим в работе Грина, проанализировавшего правила остановки, которые должны обеспечивать оптимальность пищедобывательного поведения. В своей работе Грин предположил, что животные-жертвы распределены по различным участкам земли, которые различаются по качеству, и на лучших из них хищники гораздо быстрее ловят свою добычу. В разных условиях среды распределение участков по качеству будет различным. Предполагается, что хищник в состоянии различать типы кормных участков, только оценивая свой успех на каждом из них. Хищник не возвращается на тот участок, где он уже побывал, и систематически обследует каждый участок до тех пор, пока не решит оставить его и перебраться на другой.

Оптимальную стратегию пищедобывания можно охарактеризовать правилом остановки, которое определяет, когда именно хищнику следует оставить данный участок. В любое время хищник может решить, уйти или остаться на данном участке, чтобы продолжать поиски жертвы. Грин показывает, что наилучшее правило остановки - это то, в основу которого положено количество добычи как функция времени, потраченного на обследование данного участка. Альтернативные правила остановки включают в себя: *наивную стратегию,* при которой хищник полагается на знание средней вероятности обнаружения жертвы на каждом участке; *всеведущую стратегию,* при которой хищник может оценить качество каждого участка, не обследуя его, и таким путем может избежать бедных добычей участков, и, наконец, *стратегию учета мгновенной скорости пищедобывания.* При этой стратегии хищник покидает участок охоты, когда эта скорость падает ниже критического уровня. Наилучшая стратегия, по Грину, подразумевает оценку качества участка по мере его обследования. Эта стратегия продуктивнее, чем наивная стратегия и стратегия учета мгновенной скорости пищедобывания. Она также более продуктивна, чем всеведущая стратегия, потому что предъявляет меньше требований к способности отдельного животного производить расчеты. Стратегию Грина можно представить в виде простого правила: оставаться на участке столько времени, пока больше половины обследованных мест приносит добычу, в противном случае - уходить. Эта стратегия может быть осуществлена посредством простого механизма.

Вааге предположил, что существует простой механизм принятия решения, которым пользуются паразитирующие осы в поисках подходящего хозяина, на которого они могли бы отложить яйца. Прилетев на подходящее место, оса начинает разыскивать нужных ей животных; ее реактивность при этом характеризуется каким-то начальным уровнем, устанавливающимся на основе химического стимула, выделяемого на этом участке животными-хозяевами. Такой уровень реактивности осы со временем линейно уменьшается до тех пор, пока не достигнет некоторого порогового уровня или пока оса не столкнется с искомым животным. После каждого откладывания яйца уровень реактивности осы возрастает на величину, которая зависит от времени, прошедшего после предыдущей кладки. Этот процесс продолжается до тех пор, пока реактивность в конце концов не снизится до пороговой величины, и тогда оса улетает с этого участка.

Модели Грина и Вааге дают сходные результаты. Однако при этом важно помнить, что у Грина это *функциональная* модель, которая точно определяет, что именно животному следует делать, чтобы достигнуть наилучшего результата. Модель Вааге *механистическая,* и она построена на основе представлений о непосредственных причинах возникновения поведения.

Один из методов, с помощью которого можно определить, следует ли животное в выборе своего решения тем или иным фиксированным правилам, состоит в том, чтобы каким-то образом избирательно вмешиваться в его поведение. Например, при исследовании поведения роющих ос Берендс обнаружил, что перед тем, как отложить яйцо, самка роет норку, убивает или парализует гусеницу бабочки, несет ее к норке, откладывает на гусеницу яйцо и прячет ее в норке. Эту процедуру самка осы повторяет затем при откладывании второго и каждого последующего яйца. Тем временем созревает первое яйцо, и личинка начинает пожирать гусеницу. Теперь оса возвращается к первой норке и добавляет в нее новых гусениц. После этого в зависимости от обстоятельств она может приступить к изготовлению новой норки или будет снабжать гусеницами вторую норку. Таким образом самка осы может обслуживать до пяти гнезд одновременно.

Берендс обнаружил, что осы каждое утро проверяют все норки, прежде чем отправиться в свои «охотничьи угодья». Забирая гусениц из норки, Берендс мог заставить осу приносить больше пищи, чем обычно; добавляя гусениц, он мог заставить ее приносить меньше пищи. Однако он мог таким образом управлять поведением осы только в том случае, если производил изменения в гнезде перед первым ежедневным посещением норки осой. Если же такие изменения совершались в течение дня после этого момента, они не вызывали никакого эффекта. По-видимому, самка осы руководствуется какими-то простыми правилами. Существует стандартный порядок действий, необходимых для откладывания яйца, который предусматривает рытье норки и заготовку гусеницы. Кроме того, имеется стандартный распорядок проверки ранним утром всех норок, в ходе которого обычно устанавливается, в какое гнездо в течение дня необходимо принести пищу. И наконец, существует стандартный порядок прекращения этой деятельности, в соответствии с которым оса закрывает гнездовую норку, когда в ней окажется достаточное число гусениц. Хотя она и способна при посещении гнезда оценить количество запасенной в нем пищи, она не всегда использует эту способность. Более того, каждая из стандартных последовательностей действий, будучи начата, продолжается до полного завершения. Так, например, оса будет приносить и приносить в гнездо гусениц, если их систематически каждый раз удалять из гнезда, как только оса их принесет. Этот пример показывает, что сложное поведение может быть запрограммировано в виде набора жестких правил. Оса ведет себя наподобие автомата, хотя у нее и есть некоторые стандартные программы поведения, позволяющие ей выходить из затруднительного положения, например, удалять из норки какие-то препятствия.

Как мы уже видели ранее, прерывание поведения животного при определенных обстоятельствах маскирует поведение, которое должно было бы проявиться, если бы не было этого перерыва. Такая ситуация разделения времени предполагает, что животное следует определенным правилам, которые определяют организацию и приоритетность поведенческих актов в общей картине поведения. Рассмотрим конкретный пример. Когда голодная горлица ест, либо, выбирая зерна из кучи, либо получая пищу в камере Скиннера, в ее поведении можно наблюдать типичные паузы длительностью в несколько минут. Что будет делать горлица во время этих пауз, зависит от обстоятельств. Если птица имеет доступ к воде, она будет пить. В противном случае она может чистить перья или просто неподвижно стоять. В экспериментальных условиях было показано, что на время возникновения этих пауз никакого влияния не оказывает манипулирование мотивационными факторами вторичного приоритета, например изменением уровня жажды. В одном из экспериментов голодным горлицам к каждому крылу прикрепили по канцелярской скрепке. Во время еды горлицы не обращали на скрепки никакого внимания, тогда как во время пауз они пытались от них отделаться. Однако наличие канцелярских скрепок не оказывало влияния на характер пищевого поведения и не меняло временного распределения пауз. Создается впечатление, что в пищевом поведении горлицы как бы запрограммированы на строго определенное время паузы и что правила, которые регулируют пищевое поведение горлиц, не находятся под каким бы то ни было влиянием со стороны других мотивационных факторов, например жажды или стремления чистить перья, если только эти тенденции не станут сильнее, чем пищевая. Это типичный случай явления разделения времени.

Если каким-то путем прервать пищевое поведение голодной горлицы, то обычно после перерыва она продолжит это поведение. Но если прервать процесс питья воды, то, как правило, он будет маскироваться, если перерыв будет достаточно большим. В экспериментальной ситуации с инструментальным поведением, где горлицы для получения пищи и воды должны клевать светящиеся клавиши, прерывания текущей деятельности можно добиться простым выключением подсветки клавиши. Птицы быстро научатся прекращать клевание, когда эти клавиши не светятся. В условиях свободного пищевого и питьевого поведения прерывания поведения можно достигнуть, если экспериментальную комнату примерно на минуту погрузить в темноту. При сравнении оказалось, что эти два типа прерывания деятельности горлиц оказывают одинаковый эффект.

Разделение времени при пищевом и питьевом поведении горлиц послужило объектом многочисленных экспериментов, целью которых было обнаружить правила, на основе которых птица принимает решение, есть ей или пить. Результаты показывают, что, во-первых, в экспериментах может доминировать либо питьевая, либо пищевая деятельность. Во-вторых, линия, отражающая границу между доминированием голода и доминированием жажды, не меняет своего положения ни при повторных опытах, ни при различных начальных уровнях голода и жажды животного, ни при изменении результатов пищевого и питьевого поведения. Однако если в ходе эксперимента изменять мотивационное состояние птицы, то может показаться, что произойдет поворот графика, отражающего *границу между доминирующими состояниями*. Теоретический анализ этой ситуации показывает, что никакого реального изменения в положении границы доминирующих состояний не происходит. Это кажущееся изменение обусловлено используемой экспериментатором системой координат, потому что мотивационное состояние животного обычно изображается в двух измерениях, тогда как здесь необходимо учитывать и другие измерения. Величина этого кажущегося поворота границы доминирующих состояний оказалась полезным показателем для измерения силы мотивационных факторов, таких, как величины привлекательности пищевого и питьевого подкреплений, эффективность внешних стимулов, которые сигнализируют о доступности пищи и воды, и затраты на смену пищевого поведения на питьевое и наоборот. В целом создается впечатление, что и внутренние, и внешние факторы оказывают какое-то влияние на. тенденции пищевого и питьевого поведения и что эти тенденции конкурируют за доминирование. Заняв доминирующее положение, победившая система периодически предоставляет время для осуществления другой деятельности. Почему поведение организовано именно таким образом, остается загадкой.

Вполне возможно, что в пищевом поведении горлиц паузы представляют собой часть стратегии поведения, направленной на обнаружение хищников. Находясь в стае, отдельные птицы имеют возможность тратить больше времени на добывание пищи и меньше - на то, чтобы следить, не появится ли хищник. Лендрем обнаружил, что горлицы, питаясь в одиночку, тратят около 25% времени из двухминутного периода пищевого поведения на то, что оглядываются по сторонам, а когда рядом есть другие птицы - около 20%. Однако эта разница была гораздо более выраженной, если горлицы незадолго до этого видели поблизости хищника. В этой ситуации одинокие горлицы тратят около половины времени на то, чтобы осматриваться вокруг, тогда как в присутствии двух других птиц у них уходит на это только 25% времени. Время, затрачиваемое не на добывание пищи, уменьшалось еще больше, когда число птиц в стае возрастало. По мере увеличения размера стаи горлицы получали пищу быстрее, в то же время общая скорость добывания пищи снижалась, если они недавно видели хищника. Как показывает детальный анализ пищевого поведения горлиц, в ситуациях риска у них снижается скорость добывания пищи, тогда как паузы между приемами пищи увеличиваются. Таким образом, они питаются медленнее, когда находятся одни в незнакомом окружении и вскоре после того, как видели хищника. Особенно увеличивается при этом период времени после каждого клевка, когда горлица стоит с поднятой головой; возможно, что это повышает способность птицы заметить хищников.

Скорость добывания пищи снижается также и в том случае, когда горлицам приходится отличать пригодную пищу от непригодной. Добавляя хлорид лития к пище горлиц в сочетании с определенными условиями кормления, можно научить этих птиц, как и многих других животных, избегать пшеничных зерен, окрашенных в определенный цвет. Наученные птицы ведут себя таким образом, как если бы зерна этого цвета были ядовитыми. Например, одни птицы избегают желтых зерен, а другие - красных. Когда таким горлицам дают смесь красных и желтых зерен, им приходится различать эти два типа зерен, чтобы избежать зерен того цвета, к которому у них образовалось отвращение. Птицы, которые добывают пищу из смеси «ядовитых» и безвредных зерен, питаются медленнее, чем птицы, которым дается смесь из «неядовитых» зерен различного цвета.

Если горлица питается медленнее обычного, поскольку ей приходится отличать безвредные зерна от ядовитых, то можно думать, что у нее ослаблена способность обнаруживать хищников, поскольку она обращает больше внимания на пищу. На самом же деле скорость реагирования горлиц на пролетающую над их головой модель ястреба повышается, если горлицам дают смесь ядовитых и безвредных зерен. Птицы, которым предварительно показали хищника, быстрее реагируют на модель ястреба, чем птицы, которым приходится отличать безвредную пищу от ядовитой. Таким образом, создается впечатление, что более медленное питание, какой бы причиной оно не вызывалось, увеличивает способность птицы обнаруживать хищников. Эти данные согласуются с представлением о том, что высокая скорость добывания пищи связана с большими затратами.

Что же произойдет, если мы еще усложним задачу по различению зерен, положив их на таком фоне, где они будут плохо различимы? Как и следовало ожидать, произойдет дальнейшее снижение скорости пищевого поведения. Отчасти это может быть связано с тем, что птицы должны обращать больше внимания на добывание пищи, но это может быть и проявлением активной тактики, направленной на то, чтобы не терять бдительности. Горлицы, которые выбирают безвредные зерна из смеси с ядовитыми на таком фоне, где они плохо различимы, быстрее замечают модель ястреба, чем птицы, выбирающие хорошо различимые зерна. Однако птицы, которые выбирают подходящие зерна в условиях низкой их различимости, совершают больше ошибок и реже делают паузы в пищевом поведении, чем птицы, питающиеся хорошо различимыми зернами. Таким образом, совершенно очевидно, что существует определенный баланс между требованиями бдительности и требованиями пищедобывания.

В заключение следует сказать, что, по всей вероятности, горлицы, которые поедают пищу быстро, имеют меньше шансов заметить хищников. Когда горлицы настороженны, т.е. когда они находятся в незнакомой обстановке, или в одиночестве, или в ситуации, где они недавно видели хищника, горлицы поедают пищу медленнее. Однако у горлиц существует целый ряд различных способов, с помощью которых они могут снизить общую скорость поедания пищи. Например, они имеют возможность чаще делать паузы, удлинять их или уменьшать скорость собственно поедания пищи. Эти способы могут увеличить шансы заметить хищника. Есть некоторые указания на то, что эти различные методы компенсируют друг друга. Вполне возможно, что горлицы полагаются на то, что смогут обнаружить необычное движение во время подъема головы после каждого клевка, а паузы делают, чтобы время от времени оглядеться вокруг. Не исключено, что, делая паузы в клевании, птица может потратить некоторое время на чистку перьев или питье, - это пример феномена, называемого разделением времени. В настоящее время мы не обладаем достаточными знаниями о зрении птиц, чтобы подтвердить эти гипотезы. Мы также не знаем, используют ли птицы какой-то сложный набор правил принятия решений или же их поведение регулируется посредством когнитивных процессов.

Скорость поглощения пищи горлицами, которым была предложена смесь «ядовитых» и безвредных зерен, в условиях, когда зерна этих двух типов трудно или легко отличить друг от друга.

Латентные периоды реакции на модель ястреба у горлиц, которые питаются в условиях низкой и высокой различимости пищи. Обратите внимание на то, что горлицы в условиях низкой различимости зерен хотя и питаются медленнее, зато быстрее реагируют на потенциального хищника. Эти результаты позволяют предположить, что пониженная скорость поглощения пищи при поедании плохо различимого зерна обусловлена не тем, что для различения зерен птица должна сосредоточить на этом все внимание, а скорее тем, что эта ситуация более опасна, и поэтому горлицы обращают больше внимания на окружающую обстановку, в целом.