

Оригинальная статья

УДК 159.929, 159.9.07
doi: 10.11621/npj.2020.0412

Индивидуальные особенности различения геометрических фигур у трех видов рептилий

Р.В. Желанкин*, Всероссийский научно-исследовательский институт интегрированного рыбоводства — филиал Федерального исследовательского центра животноводства — ВИЖ имени академика Л.К. Эрнста, Подольск (Московская область), Россия

ORCID: 0000-0001-9865-3744

И.Г. Скотникова, Институт психологии Российской академии наук, Москва, Россия

ORCID: 0000-0002-8498-5171

Л.А. Селиванова, Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова, Москва, Россия

ORCID: 0000-0001-8633-3030

А.С. Дмитриева, Московский институт психоанализа, Москва, Россия

ORCID: 0000-0003-0802-0404

*Для контактов. E-mail: zhelankin86@mail.ru

Актуальность (контекст) тематики статьи. Индивидуальные особенности рептилий изучены меньше, чем других классов животных. Практически не исследовалось одно из базовых свойств их индивидуальности — импульсивность, от которого существенно зависит поведение и решение когнитивных задач у человека и животных.

Цель. Изучались проявления импульсивности в принятии решения при зрительном различении у трех видов рептилий.

Описание хода исследования. В десяти экспериментах каждая из шести особей трех видов рептилий выбирала один из двух путей в задаче различения геометрических фигур в лабиринтах. Оценивались показатели процента ошибочных выборов и среднего времени выборов относительно соответствующих медианных значений, аналогично изучению импульсивности человека при выборе среди сходных зрительных изображений в тесте Кагана.

Результаты исследования. Среди особей каждого вида выделились четыре индивидуально-типологических группы: импульсивные, медленные-точные, быстрые-точные и медленные-неточные. Это подтвердило гипотезу авторов, основанную на их исследовании цветоразличения у обыкновенных ужей. У медленных-точных и медленных-неточных особей перед выбором решения наблюдались неоднократные повороты к сравниваемым стимулам, видимо, отражающие требуемый им развернутый анализ зрительной информации, в отличие от большинства импульсивных и быстрых-точных особей.

Выводы. Выделенные у трех видов рептилий в задаче зрительного различения четыре индивидуально-типологические группы по параметру импульсивности сходны с известными группами людей, выделяемыми в похожей задаче. Различия поведенческих реакций особей четырех типологических групп рептилий перед выбором решения соответствуют разному психологическому содержанию такого выбора в этих группах. Наши результаты, впервые полученные у рептилий, подтверждают обоснованное для других видов животных и людей представление об импульсивности как одной из фундаментальных биологически обусловленных характеристик индивидуальности. В дальнейшем было бы полезно выяснить: 1) оценивают ли одну и ту же индивидуальную особенность животных такие методы изучения импульсивности, как известный метод выбора типа подкрепления и автоский метод выбора пути в лабиринте при зрительном различении; 2) коррелируют ли оценки импульсивности этими методами с оценками смелости по реакциям на новый объект, территорию и пищу? Практическое значение работы состоит в том, что знание индивидуальных особенностей рептилий позволяет выработать научно обоснованные рекомендации для поддержания их благополучия в зоопарках и питомниках.

Ключевые слова: зрительное различение, геометрические фигуры, индивидуальные особенности, рептилии, импульсивность, принятие решения, лабиринт.

Для цитирования: Желанкин Р.В., Скотникова И.Г., Селиванова Л.А., Дмитриева А.С. Индивидуальные особенности различения геометрических фигур у трех видов рептилий // Национальный психологический журнал. — 2020. — № 3 (39). — С. 149–160. doi: 10.11621/npj.2020.0412

Поступила 12 октября 2020 / Принята к публикации: 24 ноября 2020

Original Article

Individual features of geometric figures discrimination by three species of reptiles

Roman.V. Zhelankin*, Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L.K. Ernst, Podolsk (Moscow region), Russia

ORCID: 0000-0001-9865-3744

Irina G. Skotnikova, Institute of Psychology Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

ORCID: 0000-0002-8498-5171

Lyubov A. Selivanova, Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

ORCID: 0000-0001-8633-3030

Anastasia S. Dmitrieva, Moscow Psychoanalysis Institute, Moscow, Russia

ORCID: 0000-0003-0802-0404

*Corresponding author. E-mail: zhelankin86@mail.ru

Background (context). The individual characteristics of reptiles have been studied less than that of other classes of animals. One of the basic properties of their individuality, impulsivity, on which behavior and the solution of cognitive tasks in humans and animals significantly depend, has not been practically investigated.

Objective. To study manifestations of impulsivity in decision-making in visual recognition in three types of reptiles.

Design. In ten experiments, each of six individuals of three reptile species chose one of two paths in the task of distinguishing geometric shapes in mazes. The indicators of the percentage of erroneous choices and the average time for making choices were evaluated relative to the corresponding median values, similar to the study of a person's impulsivity when choosing among similar visual images in the Kagan test.

Results. Among the individuals of each species, four individual typological groups were distinguished: impulsive, slow — accurate, fast — accurate, and slow — inaccurate. This confirmed the authors' hypothesis based on their study of color recognition in common grass snakes. In slow — accurate and slow — inaccurate individuals, repeated turns to the stimuli being compared were observed before they made a decision, apparently reflecting the expanded analysis of visual information, unlike in most impulsive and fast-accurate individuals.

Conclusions. The four individual-typological groups identified in the three types of reptiles in the task of visual recognition are similar in terms of impulsivity to the known groups of people identified in a similar task. The differences in the behavioral reactions of individuals of the four typological groups of reptiles before making a decision correspond to the different psychological content of such a choice in these groups. Our results, which were obtained for reptiles for the first time, confirm the concept of impulsivity as one of the fundamental biologically determined characteristics of individuality, which is valid for other species of animals and humans. In the future it would be useful to find out: 1. Whether the following methods of studying impulsivity evaluate the same individual characteristic of animals: the well-known method of choosing the type of reinforcement and the auto method of choosing the path in the labyrinth with visual discrimination; 2. Do the assessments of impulsivity by these methods correlate with assessments of courage in reactions to a new object, territory and food? The practical significance of the work lies in the fact that knowledge of the individual characteristics of reptiles allows us to develop scientifically based recommendations for maintaining their well-being in zoos and nurseries.

Key words: visual recognition, geometric shapes, individual characteristics, reptiles, impulsivity, decision making, labyrinth.

For citation: Zhelankin R.V., Skotnikova I.G., Selivanova L.A., Dmitrieva A.S. (2020). Individual features of geometric figures discrimination by three species of reptiles. National Psychological Journal, [Natsional'nyy psikhologicheskii zhurnal], (13)3, 149–160. doi: 10.11621/npj.2020.0412

Received October 12, 2020 / Accepted for publication: November 24, 2020

Введение

Исследование индивидуальных особенностей животных началось с 1900-х годов в рамках сравнительной психологии и имело антропоцентрическую направленность. Изучались эмоции, внушаемость и темперамент лабораторных или содержащихся в неволе млекопитающих: грызунов, псовых и

приматов. С середины XX века исследование индивидуальности животных сместилось в новую область науки на пересечении экологии и этологии, изучающей механизмы взаимодействия животных друг с другом и средой обитания — в поведенческую экологию. Оно стало системным и детальным (Brommer, Class, 2017). В этом русле изучаются эволюционные процессы, порождающие индивидуальные раз-

личия, их экологические корреляты и физиологические механизмы (Animal Personalities ..., 2013). А именно: долгосрочные (эволюционные) и краткосрочные (пластичность) адаптации индивидуальных черт животных в кормовом и охотничьем поведении, защите от хищников, ориентации в пространстве и расселении, выборе полового партнера и репродуктивных стратегиях, в заботе о потомстве, жизни в социуме, в опосредованном обучении в семейных и несемейных группах. Отечественные исследования этих форм поведения в естественных условиях обобщены одним из основателей поведенческой экологии Б.П. Мантейфелем (Мантейфель, 1987).

С конца XX века развивается также новая область изучения индивидуальности животных: когнитивная экология (применяющая принципы когнитивной науки к поведенческой экологии), куда входят эволюционная экология обучения, памяти, познания и использования информации, изучение влияния среды на обработку информации и принятие решения животными (Real, 1993; Dukas, 1998; Ratcliffe, Phelps, 2019).

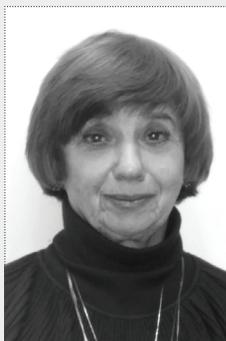
В рамках поведенческой экологии и этологии изучаются *поведенческие синдромы* (behavioral syndromes, например, неophobia как боязнь новизны у островных популяций рептилий) — эволюционно сложившиеся в популяциях или видах стратегии и особенности поведения, неизменные в ходе жизни особи и коррелирующие между собой. Эти синдромы проявляются по пяти осям: робость-смелость (shyness-boldness), исследование (avoidance) — избегание (exploration-avoidance), активность (activity), коммуникабельность (sociability), агрессия (aggressiveness) — терпимость (tolerance) (Sih, Bell, 2008; Herborn et al., 2010). Так, синдром темпа жизни (pace-of-life syndrome или POLS) характеризуется ковариацией между стратегиями жизненного цикла (Life-history strategies) и поведением — медленно живущие особи довольно робки, неактивны и гибки, а быстро живущие — смелы, активны и менее гибки. Синдром робости-смелости включает инновационное поведение: исследование нового объекта или области, прием новой пищи. Особенности поведения, устойчивые во времени и условиях, характеризуются также как



Роман Викторович Желанкин — младший научный сотрудник Центра биопсихологических исследований Московского института психоанализа

ORCID: 0000-0001-9865-3744

http://inpsycho.ru/institut-v-detalyax/nauchnaya_deyatelnost/czentr_biopsichologicheskix_issledovaniij_mip_vivarij



Ирина Григорьевна Скотникова — доктор психологических наук, ведущий научный сотрудник Института психологии РАН

ORCID: 0000-0002-8498-5171

http://www.ipras.ru/cntnt/rus/dop_dokume/minisajty_/skotnikova-irina-grigorevna.html



Любовь Андреевна Селиванова — кандидат психологических наук, младший научный сотрудник Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН

ORCID: 0000-0001-8633-3030

<https://psyjournals.ru/authors/36202.shtml>

http://www.sevin.ru/menues1/index_rus.html?..laboratories/pavlov_staff.html



Анастасия Сергеевна Дмитриева — студент Московского института психоанализа

ORCID: 0000-0003-0802-0404

«личность животного» (animal personality) (Gosling, John, 1999; Sih, Bell, 2008).

С конца XX века развивается также новая область изучения индивидуальности животных: когнитивная экология (применяющая принципы когнитивной науки к поведенческой экологии), куда входят эволюционная экология обучения, памяти, познания и использования информации, изучение влияния среды на обработку информации и принятие решения животными.

Однако при этом для животных используется тот же термин «личность» (“personality”, лишь с уточнением “animal”), что и для человека. В российской психологии содержательно характеризуются понятия индивида, индивидуальности и личности. Четко разграничиваются категории «индивид» и «личность». Индивид (individ) — биологическое существо, организм (и животное, и человек). Личность (personality) — системное социально-психологическое образование, где ключевые подсистемы: ценности, свобода воли, иерархия мотивов, формируются только у человека (Скотникова, 2008). Индивидуальность чаще всего понимается как интегративное психическое образование, объединяющее индивида и личность — в таком же смысле, как и личность, существующее лишь у человека. Но это специально не оговаривается, и поэтому, наряду с данной трактовкой, теоретически можно представить индивидуальность животных как интегративный комплекс их индивидуальных свойств. В зарубежной зоопсихологии изучается ряд «черт личности» животных (точнее, их особенностей как индивидов), в частности, все пять индивидуально-психологических свойств, входящих в «Большую пятерку» (Big five) (Gosling, 1999).

Несмотря на многообразие видов, форм поведения и образа жизни рептилий, их индивидуальность, пове-

возможная связь между ними и с физическим здоровьем (fitness) у ящериц *Zootoca vivipara* (Mell et al., 2016).

У рептилий и других животных активно исследуются аспекты, отражающие «смелость-робость» — реакции на угрожающие ситуации, не пугающие смелых особей, которые приближаются к ним, и удерживающие на расстоянии или заставляющие прятаться робких. Считается, что индивидуальность животных варьирует вдоль проактивно-реактивного континуума, где

Считается, что индивидуальность животных варьирует вдоль проактивно-реактивного континуума, где проактивные индивиды более агрессивны и смелы, а реактивные более пассивны и робки. Смелость животного также определяют как его склонность к рискованному поведению при угрозах агрессии, хищничества. Смелые особи могут противостоять хищникам, использовать новые ресурсы и добывать пищу в открытых местах обитания.

проактивные индивиды более агрессивны и смелы, а реактивные более пассивны и робки. Смелость животного также определяют как его склонность к рискованному поведению при угрозах агрессии, хищничества. Смелые особи могут противостоять хищникам, использовать новые ресурсы и добывать пищу в открытых местах обитания (Wilson et al., 2005). Возможно, у животных смелость и склонность к риску действительно не разведены, тогда как у человека это психологически разные свойства.

Смелость животных часто сопровождается успешностью в исследовательском и когнитивном поведении. Установлена линейная связь между смелостью и обучаемостью у сквор-

2003). Нелинейная связь установлена при изучении поведенческих и когнитивных особенностей ящериц — водных сцинков (*Eulamprus quoyii*) путем количественной оценки их исследовательского поведения, смелости в двух контекстах (неофобии к новой добыче и реакции на инициирование «атаки хищника») и успешности обучения в пространственной задаче (по правильности и латентности выбора безопасного либо небезопасного убежища). По результатам строились дескриптивные математические модели влияния смелости на успешность обучения. Самцы решали задачу быстрее самок. С наибольшей вероятностью успешное обучение можно было ожидать у смелых особей, с наименьшей — у робких и у промежуточного типа. По

модели прогноз успешного обучения смелых самцов составил 82%, смелых самок — 57%, робких самцов — 45%, робких самок — 20% (Carazo et al., 2014).

Смелость у ста самцов гекконов *Hemidactylus frenatus* оценивалась по реакции на новые и угрожающие стимулы и по времени укрытия в убежище. Когда в среду вводился новый объект, их оборонительное поведение ослабевало, видимо, за счет изучения этого нового объекта. Но повторное введение угрожающего стимула нейтрализовало эффект нового объекта, и оборонительное поведение усиливалось до исходного (Cameron et al., 2018).

Смелость проявляется в витальных формах поведения (выживаемости, успешности спаривания). У взрослых особей она расширяет доступ к партнерам через конкурентную борьбу или половой отбор, а у ювенильных особей усиливает подверженность риску и, соответственно, смертности в природе. У варанов *Varanus panoptes* смелость не зависела от размера тела и пола. Высокие индексы смелости обнаружены у варанов, которые больше сопротивлялись человеку при отлове, чаще убежали при его приближении и чаще съедали новую пищу. Полу-

Индивидуальность чаще всего понимается как интегративное психическое образование, объединяющее индивида и личность — в таком же смысле, как и личность, существующее лишь у человека. Но это специально не оговаривается, и поэтому, наряду с данной трактовкой, теоретически можно представить индивидуальность животных как интегративный комплекс их индивидуальных свойств.

денческие синдромы и темперамент не были столь хорошо изучены, как у рыб, птиц и млекопитающих. Более всего исследованы индивидуальные различия защиты от хищника у ужеобразных змей (Gregory et al., 2007), а также свойства индивидуальности и

цов *Sturnus vulgaris* (между быстрым кормлением в новой среде и успешностью в поиске корма) (Boogert et al., 2006) и у самцов рыбок гуппи *Poecilia reticulata* (между смелостью при осмотре хищника и ассоциированием подкормки с кормом) (Dugatkin, Alfieri,

чено нормальное распределение этих индексов от робкого до агрессивного (Ward-Fear et al., 2018). Смелые (оцененные по времени попадания в ловушку) самцы агамы *Agama planiceps* попадали в ловушку раньше, чем робкие (Carter et al., 2012). Смелость у ящериц *Sceloporus virgatus* оценивалась по расстоянию их пробега в убежище с момента появления хищника и по времени укрытия в нем. Особи ящериц значимо различались по индексам расстояния и времени (варьировавшего от минут до дней) (Cooper, 2009).

В четырех географически разведенных популяциях сцинка *Lampropholis delicata* различались: а) поведенческие синдромы и типы по среднему уровню активности, успешности поведения и смелости (адаптированных к местным условиям), б) внутривидовые корреляции между активностью и успешностью. Устойчивость этих корреляций указывает на стабильность данного поведенческого синдрома (Michelangeli, Chapple, 2019).

В нашей работе изучаются индивидуальные различия способов поведения рептилий при зрительном различении геометрических фигур в лабиринте. Быстрое обучение различению треугольника и круга наблюдалось у четырех видов рептилий (Сафаров, 1990). Древесные сцинки (*Egernia striolata*) научались различать двупризнаковые визуальные стимулы (по цвету и форме) в разных обновляемых комбинациях и использовать эти стимулы для нахождения пищевой награды (Szabo et al., 2018). При этом наблюдались индивидуальные особенности при обучении — из 24 животных 15 были исключены из экспериментов, т.к. не они достигли критерия обучения в 100 испытаниях (восемь во время простого различения, четыре во время простого изменения различения, двое при предъявлении перевернутой фигуры и одно при перемещении фигур). У ящериц, черепах и крокодилов индивидуально различались стратегии и правильность решения задач на экстраполяцию (Очинская, 1990), а у красноногих черепах — стратегии поиска пути: поворот на один либо на два рукава восьмирукавного лабиринта. Особи различались по числу поворотов и проценту ошибок при каждом типе стратегии (Mueller-Paul et al., 2012).

В качестве одного из базовых биологически обусловленных свойств индивидуальности человека и животных широко изучается импульсивность. У людей индивидуальные особенности принятия решения проявляются в рефлексивном-импульсивном когнитивном стиле, который обычно диагностируется тестом Дж. Кагана (цит. по Холодная, 2004) на зрительное сравнение сходных фигур. По результатам выполнения шести карт теста Кагана выделяются четыре паттерна поведения по показателям среднего времени первого ответа и суммарного числа ошибок по отношению к медианным значениям по выборке испытуемых: 1) импульсивный — время ниже медианы, процент ошибок выше медианы; 2) рефлексивный — время выше медианы, процент ошибок ниже медианы; 3) быстрый-точный — и время, и процент ошибок ниже медианы; 4) медленный-неточный — и время, и процент ошибок выше медианы (Холодная, 2004). Для рефлексивных лиц типичны многократные операции по анализу входной информации, тщательное сравнение альтернатив решения и потому более длительное время принятия решения, но в результате — меньшее число ошибок. Импульсивные же совершают меньше операций по анализу информации и в итоге быстрее принимают решения, но допускают больше ошибок (Блинникова, Измакова, 2017; Клаус, 1987; Messer, 1976).

Эти материалы отчасти перекликаются с данными о том, что в группе из 19 крыс импульсивность, проявлявшаяся в предпочтении малоценного, но немедленного подкрепления, а не ценного, но отсроченного, сопровождалась пониженными показателями

иске пути к пище в восьмиканальном лабиринте (Зайченко и др., 2016). Однако за предпочтением немедленного подкрепления может стоять не только импульсивность, но и смелость, проявляющаяся в быстрых реакциях и сопровождающаяся высокой обучаемостью (Boogert et al., 2006; Dugatkin, Alfieri, 2003). Отметим, что в работе Зайченко с коллегами 51 крыса из 86 была амбивалентной, случайным образом выбиравшей то и другое подкрепление.

Быстрое принятие решения при неблагоприятном воздействии (в задаче на скорость) (Carter et al., 2012; Cooper, 2009) в случае учета верного и ошибочного выбора можно сравнивать с реакциями быстрых-точных или быстрых-неточных особей. У рыбок *Danio rerio* в задаче цветоразличения наблюдались индивидуально-специфичные соотношения между скоростью и точностью выбора решения — одни рыбы принимали «осторожные», медленные, но точные решения, а другие — быстрые, но менее точные. Эти паттерны поведения были постоянными при наблюдении в течение трех дней (Wang et al., 2015).

Прослеживается некоторое сходство «смелости» и импульсивности животных. Импульсивным и смелым особям не свойствен долгий анализ информации при принятии решения (Желанкин, Скотникова, 2017; Cameron et al., 2018; Carazo et al., 2014).

Не принятое решение о побеге для робких видов или ювенильных особей (для которых типична стратегия бегства от хищника) свидетельствует о пассивном решении о затаивании, а для смелых особей или видов — об отсутствии испуга, основанном на превосходстве в размере, силе, средствах

В наших работах впервые изучается принятие решения рептилиями в задачах зрительного различения с одновременной регистрацией трех его основных характеристик: правильности/ошибочности, времени и поведенческих реакций перед выбором, а также с проведением квадрупольного анализа индивидуальных различий по параметру импульсивности по методу Холодной.

рабочей памяти (при запоминании нажатия на нужный рычаг) (Renda et al., 2014). Это согласуется и с теоретическими представлениями об импульсивности у человека (Холодная, 2004). Вместе с тем, получены повышенные показатели рабочей памяти и обучаемости у импульсивных крыс (диагностированных так же) при по-

обороны. Изучены также поведение рептилий с разным уровнем агрессивности, социальные реакции смелых и робких особей, пластичность поведения по отношению к хищникам, молодым особям и друг другу, связи индивидуальных черт рептилий с их местами обитания, морфологией и физиологией, проактивные

и реактивные стили совладания со стрессами. Эти характеристики здесь не освещены, т.к. прямо не связаны с темой нашего исследования.

В отличие от цитированных выше исследований, в наших работах впервые изучается принятие решения рептилиями в задачах зрительного различения с одновременной регистрацией трех его основных характеристик: правильности/ошибочности, времени и поведенческих реакций перед выбором, а также с проведением квадриполярного анализа индивидуальных различий по параметру импульсивности по методу Холодной (Холодная, 2004). При различении обыкновенными ужами зеленого и красного цветовых тонов мы обнаружили четыре индивидуально-типологические группы по этому параметру, сходные с известными у людей: импульсивные, медленные-точные, быстрые-точные и медленные-неточные (Желанкин, Скотникова, 2017). В астоящей работе выяснялось, имеют ли место подобные типы у рептилий трех видов при различении ими геометрических фигур.

Проведение исследования

Цель исследования: изучение индивидуальных различий в принятии решения при зрительном различении плоских геометрических фигур тремя видами чешуйчатых пресмыкающихся: ужами, веретеницами и зублефармами.

Гипотеза. Опираясь на данные, полученные нами у ужей в задаче цветоразличения, можно предположить, что у ужей, веретениц и зублефармов в задаче различения геометрических фигур также будет наблюдаться индивидуально-типологическая дифференциация особей по параметру импульсивности на 4 группы: импульсивные, медленные-точные, быстрые-точные и медленные-неточные.

Исследование проводилось на базе Центра биопсихологических исследований НОЧУ ВО «Московский институт психоанализа» в 2019 году.

В исследовании участвовали 18 половозрелых животных, обозначавшихся номерами: 6 веретениц ломких (*Anguis fragilis*), 6 зублефармов пятнистых (*Eublepharis macularius*), 6 ужей обыкновенных (*Natrix natrix*). Эксперименты проводились в Т-образных

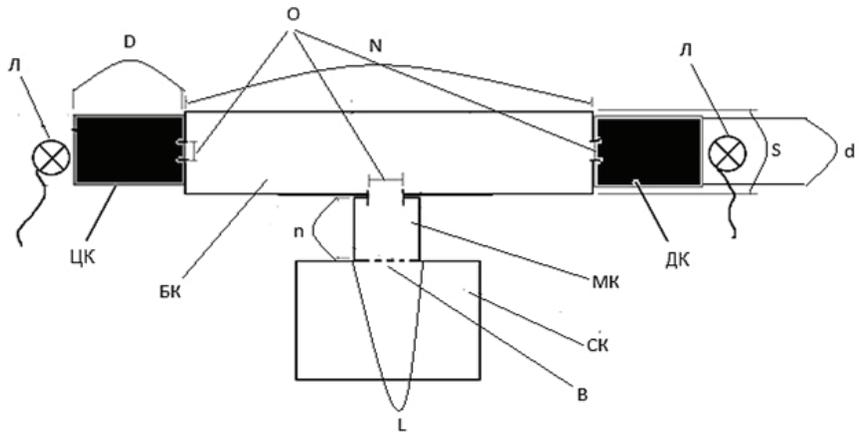


Рис. 1. Т-образный лабиринт для ужей и веретениц

Примечание: Л — лампы, БК — большой коридор, МК — малый коридор, СК — стартовая камера, ЦК — целевая кабинка, ДК — дифференцировочная кабинка, В — вход в лабиринт, О — отверстия (входы). Для ужей: D = 21 см, d = 10 см, N = 64 см, S = 17,5 см, n = 11 см, L = 8 см. Для веретениц: D = 11,5 см, d = 6,5 см, N = 41 см, S = 9 см, n = 10 см, L = 5,5 см

Figure 1. T-shaped labyrinth for *Natrix* and *Anguis*

Note: L — lamps, LC — large corridor, SK — small corridor, SC — start chamber, TB — target booth, DB — differentiation booth, E — entrance to the labyrinth, O — openings (entrances). For grass snakes: D = 21 cm, d = 10 cm, N = 64 cm, S = 17.5 cm, n = 11 cm, L = 8 cm. For worm lizards: D = 11.5 cm, d = 6.5 cm, N = 41 cm, S = 9 cm, n = 10 cm, L = 5.5 cm

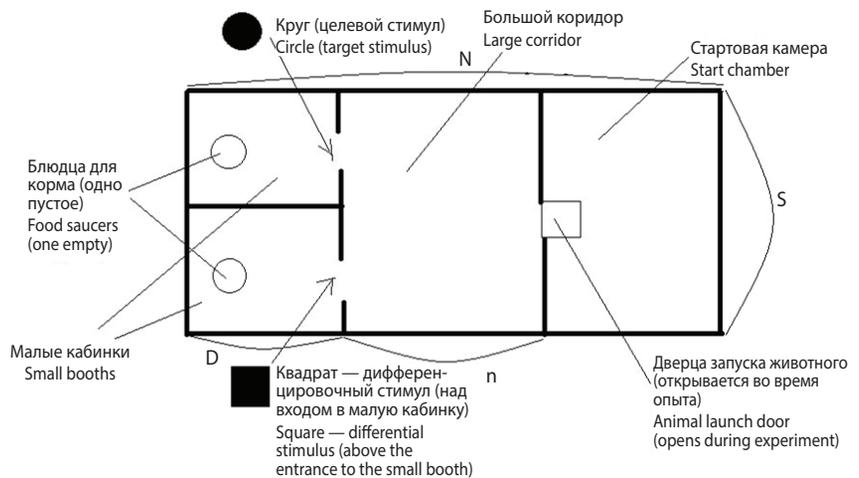


Рис. 2. Установка-ящик для зублефармов. D = 25 см, N = 100 см, n = 50 см, S = 40 см

Figure 2. Installation-box for *Eublephari*. D = 25 cm, N = 100 cm, n = 50 cm, S = 40 cm

Note: Circle (target stimulus)

лабиринтах (большом для ужей и малом для веретениц), а также в экспериментальной установке — ящике из четырех камер (для зублефармов). Лабиринт состоял из: стартовой камеры (СК), малого коридора (МК), большого коридора (БК) и двух кабинок: целевой (ЦК) и дифференцировочной (ДК) (рис. 1).

В установке-ящике были те же компоненты, кроме МК, т.е. из СК животное попадало сразу в БК (рис. 2). Размеры всей установки составляли 40 см в ширину, 100 см в длину и 30 см в высоту. Размеры малых кабинок:

целевой и дифференцировочной — 20 см в ширину и 25 см в длину, длина БК — 50 см.

Кабинки лабиринтов освещались двумя одинаковыми люминесцентными лампами (13 Вт), в установке-ящике — одной лампой (12 Вт). Освещенность измерялась люксметром Ю-116 и составляла в середине БК 30 лк, а на входе в кабинки: в лабиринтах 70 лк, в установке-ящике — 14 лк. Для устранения запаха после движений животных после каждого опыта полы лабиринтов обрабатывались мыльным раствором, а пол в ящике покрывался кокосовым

субстратом. Лабиринт и установку окружала белая ограда, закрывавшая окрестности. Для обеих кабинок были уравнены освещенность, температура, тактильные характеристики, зрительное окружение, влияние запаха было исключено либо уравнено по запаху корма. Стимулами служили изображения геометрических фигур (кругов и квадрата) черного цвета, помещенные на боковых стенках прозрачных кабинок. Над кабинками с безусловным пищевым подкреплением находился целевой условный стимул — круг, к нему предварительно были приучены животные; кабинки же, над которыми находился дифференцировочный стимул — квадрат, пустовали. Кабинки меняли местами случайным образом в разных опытах, чтобы животные не запомнили направление движения к кабинке с кормом. Проведено по 10 опытов с каждой из 18 рептилий.

В каждом опыте путем видеосъемки на веб-камеру Defender C-090 регистрировались следующие характеристики, усреднявшиеся затем по десяти опытам с каждым животным:

1) результат выбора (верный или ошибочный);

2) общее время каждого выбора как время движения в секундах от входа в большой коридор до выбранной кабинки и отдельные значения времени верных и ошибочных выборов;

3) общее число поворотов головы и/или тела животных перед выбором, а также отдельные значения числа поворотов в верную и ошибочную стороны.

При анализе индивидуальных типов реагирования животных по параметру импульсивности для каждого из трех видов рептилий подсчитывались значения медиан по 60 значениям (10 опытов × 6 особей) каждого из трех показателей: 1) процента ошибочных выборов среди всех 10 выборов; 2) общего (для верных и ошибочных выборов) среднего по 10 опытам времени выборов; 3) среднего по 10 опытам числа поворотов животных. Относительно медиан процента ошибок и времени выбора оценивались типологические различия особей:

1) импульсивные (время ниже медианы, процент ошибок выше медианы);

2) медленные-точные (время выше медианы, процент ошибок ниже медианы);

3) быстрые-точные (и время, и процент ошибок ниже медиан);

4) медленные-неточные (и время, и процент ошибок выше медиан).

Эти характеристики анализировались в сопоставлении с числом поворотов животных перед выбором. Мы не используем антропоморфный термин «рефлективные» по отношению к животным, заменив его на более корректный для них термин «медленные-точные». Для единообразия терминологии следовало бы вместо термина «импульсивные» применять термин «быстрые-неточные». И все же мы используем термин «импульсивные», поскольку четыре индивидуально-типологические группы выделяются по параметру, который принято обозначать как «импульсивность» (или «рефлективность-импульсивность», но категория «рефлективность» неадекватна по отношению к животным, как сказано выше), а также поскольку в обзорном разделе статьи приводятся работы по изучению импульсивности животных, в которых применяется именно этот термин.

Результаты

Подтвердилась гипотеза авторов — у каждого из трех видов рептилий выделены четыре индивидуально-типологические группы животных по параметру импульсивности: импульсивные, медленные-точные, быстрые-точные и медленные-неточные. Индивидуальные значения процента ошибочных выборов среди всех выборов и общего (для верных и ошибочных выборов) времени выборов приведены и на рисунках 3–5, а значения числа поворотов — в табл. 1. Данные приведены для каждой из шести особей каждого вида рептилий. В диаграммах очередность рептилий

Таблица 1. Среднее по десяти опытам и шести особям каждого вида рептилий общее число поворотов у особей, различающихся по параметру импульсивности

Вид рептилии	имп.	м.т.	б.т.	м.н.	медиана
Ужи	2,8 3,5	3,0	2,8	3,1 3,4	3,0
Веретеницы	2,3	3,2	2,4 3,0	3,2 4,7	3,1
Эублефары	8,9 5,5	7,9 9,8	5,1	8,8	8,3

соответствует их номерам, которыми помечены животные, содержащиеся вместе.

1. Ужи

В группе ужей медианные значения показателей составили: по проценту ошибок 45,5%, по времени выбора 48,05 с, по числу поворотов 3,0. При анализе индивидуальных значений показателей относительно медиан, из шести особей две оказались импульсивными, две медленными-неточными, одна быстрой-точной и одна медленной-точной (рис. 3). Число поворотов равно медиане (3,0) наблюдалось у медленной-точной особи (3,0), большее медианы у двух медленных-неточных (3,1 и 3,4), а меньшее медианы — у одной из двух импульсивных (2,8) и быстрой-точной (2,8) особи. Однако у второй импульсивной особи число поворотов было больше медианы (3,5), но эти повороты можно считать лишь ориентировочной реакцией, а не проявлением сравнения круга и квадрата, эти повороты непродуктивны, т.к. процент ошибок (50,0) больше медианы (45,5), (табл. 1).

2. Веретеницы

В группе веретениц медианные значения показателей составили: по проценту ошибок 32,5%, по времени выбора 98,0, по числу поворотов 3,11. При анализе индивидуальных значений показателей относительно медиан, из шести особей две оказались медленными-неточными, две быстрыми-точными, одна импульсивной и одна медленной-точной (рис. 4). Число поворотов, большее медианы (3,11), наблюдалось у медленной-точной особи (3,20) и у обеих медленных-неточных (3,22 и 4,70), а меньшее медианы — у импульсивной (2,33) и у обеих быстрых-точных (2,43 и 3,00), (табл. 1).

Table 1. Average of ten experiments and six individuals of each reptile species, the total number of turns in individuals differing in the parameter of impulsivity

Reptile species	Imp.	s-a	f-a	s-i	Median
Natrix	2.8 3.5	3.0	2.8	3.1 3.4	3.0
Anguis	2.3	3.2	2.4 3.0	3.2 4.7	3.1
Eublepharis	8.9 5.5	7.9 9.8	5.1	8.8	8.3

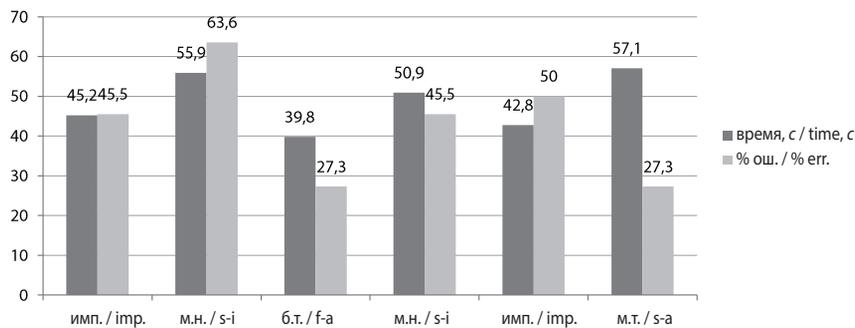


Рис. 3. Индивидуальные особенности (типы) ужей

Примечание: время, с — время выборов; % ош. — процент ошибочных выборов для каждой особи; имп. — импульсивный; м.н. — медленный-неточный; б.т. — быстрый-точный; м.т. — медленный-точный (обозначения актуальны для всех диаграмм статьи).

Figure 3. Individual features (types) of *Natrix*

Note: time, c — time for making a choice; % err. — percentage of wrong choices for each individual; imp. — impulsive; s-i — slow-inaccurate; f-a — fast-accurate; s-a — slow, accurate (designations are relevant for all diagrams in the article).

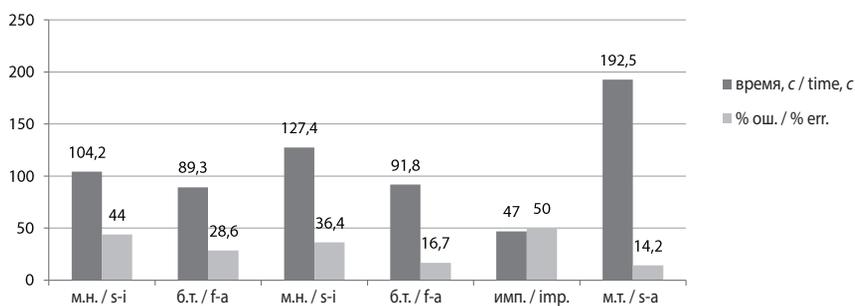


Рис. 4. Индивидуальные особенности (типы) веретениц

Figure 4. Individual features (types) of *Anguis*

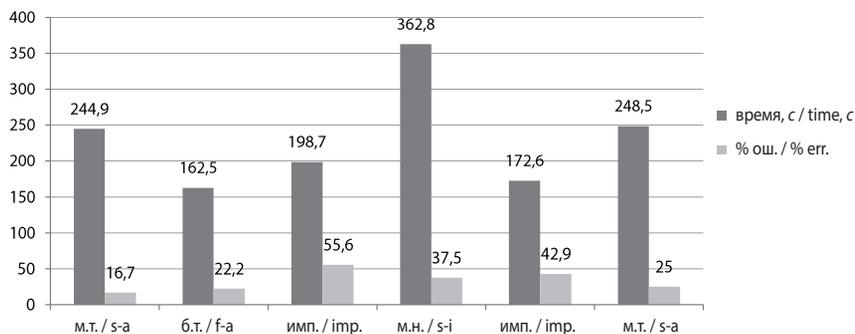


Рис. 5. Индивидуальные особенности (типы) эubleфары

Figure 5. Individual features of *Eublepharis*

Таблица 2. Среднее по десяти опытам и шести особям каждого вида рептилий число поворотов перед верными и ошибочными выборами раздельно у особей, различающихся по параметру импульсивности

Вид рептилии	имп.		м.т.		б.т.		м.н.	
	вер.	ош.	вер.	ош.	вер.	ош.	вер.	ош.
Ужи	2,83 3,13	3,00 4,33	2,50	3,00	2,88	2,50	2,25 3,67	3,57 3,00
Веретеницы	3,00	1,67	3,40	1,00	1,75 4,67	4,33 4,00	3,25 3,71	3,20 4,25
Эubleфары	10,00 10,20	8,00 8,00	8,50 6,20	5,50 3,50	2,00	7,00	9,00	8,30

3. Эubleфары

В группе эubleфаров медианные значения показателей составили: по проценту ошибок 31,3, по времени выбора 221,8, по числу поворотов 8,3. При анализе индивидуальных значений показателей относительно медиан из шести особей две оказались медленными-точными, одна — быстрой-точной, две импульсивными и одна медленной-неточной (рис. 5). Большое число поворотов близкое к медиане (8,3) или превышающее ее наблюдалось у обеих медленных-точных (7,9 и 9,8) и медленной-неточной (8,8), а меньшее медианы, у одной импульсивной (5,5) и одной быстрой-точной (5,1). Однако у второй импульсивной число поворотов было больше медианы (8,9), но эти повороты можно считать лишь ориентировочной реакцией, а не проявлением сравнения круга и квадрата: эти повороты непродуктивны, т.к. процент ошибок (37,5%) больше медианы (31,3%), (табл. 1).

Сравнение времени верных и ошибочных выборов у каждой особи ужей, веретениц и эubleфаров, а у ужей и веретениц также числа поворотов перед верными и ошибочными выборами не выявило какой-либо определенной тенденции по соотношению тех и других показателей и различий для особей разных типов по параметру импульсивности (табл. 2). Но у пяти эubleфаров число поворотов перед верными выборами (6,2–10,2) было больше числа поворотов перед ошибочными (3,5–8,3), и лишь у одной особи (быстрой-точной) соотношение было обратным с различием более чем втрое (2 и 7, соответственно) (табл. 2).

Table 2. Average for ten experiments and six individuals of each reptile species, the number of turns before correct and erroneous choices separately for individuals differing in the parameter of impulsivity

Reptile species	Imp.		s-a		f-a		s-i	
	Corr.	Err.	Corr.	Err.	Corr.	Err.	Corr.	Err.
<i>Natrix</i>	2.83 3.13	3.00 4.33	2.50	3.00	2.88	2.50	2.25 3.67	3.57 3.00
<i>Anguis</i>	3.00	3.2	3.40	1.00	1.75 4.67	4.33 4.00	3.25 3.71	3.20 4.25
<i>Eublepharis</i>	10.00 10.20	8.00 8.00	8.50 6.20	5.50 3.50	2.00	7.00	9.00	8.30

Обсуждение

Таким образом, по показателям времени и числа ошибок при зрительном различении геометрических фигур (круга и квадрата) у всех трех видов рептилий экспериментально выделены четыре индивидуально-типологические группы по параметру импульсивности (импульсивные, медленные-точные, быстрые-точные, медленные-неточные), сходные с группами, выделяемыми в задаче Кагана по зрительному различению аналогичных рисунков у людей (Холодная, 2004; Головина, Скотникова, 2010). Наш метод позволил более дифференцированно проанализировать типологию животных по импульсивности, чем прежние методы. Последние давали возможность обнаружить лишь две полярных группы без «расщепления» полюсов в континууме импульсивности: группы высоко- и низкоимпульсивных крыс по критерию предпочтения вида подкрепления (Зайченко и

лицам многократными операциями по анализу входящей информации, сравнению альтернатив решения, обуславливающими длительное время принятия решения, но ведущими к меньшему числу ошибок. Импульсивные же совершают меньше операций по анализу информации, в результате чего быстрее принимают решения, но допускают больше ошибок (Блинникова, Измалкова, 2017; Клаус, 1987; Messer, 1966).

У импульсивных рептилий с большим числом поворотов эти повороты можно считать лишь ориентировочной реакцией. Их повороты непродуктивны (видимо, не отражают тщательный анализ зрительной информации, повторные сравнения стимулов), т.к. процент ошибок велик (превышает медиану). Большое число поворотов у медленных-неточных особей связано, видимо, с их когнитивной недостаточностью, в силу чего им требуется набирать больше информации для принятия решения. Малое же число поворотов у быстрых-точных особей

Цитированные в статье и наши собственные результаты свидетельствуют о том, что для изучения индивидуальных особенностей животных продуктивен совместный анализ показателей времени и числа ошибок при выборе решения в когнитивных задачах, а также поведенческих реакций, предшествующих такому выбору. В нашем случае это были повороты рептилий к альтернативным путям в лабиринтах.

Выводы

1. По данным зрительного различения геометрических фигур (круга и квадрата) у всех трех видов рептилий выделены четыре индивидуально-типологические группы животных: импульсивные, медленные-точные, быстрые-точные и медленные-неточные.

2. У медленных-точных и медленных-неточных особей, в отличие от импульсивных и быстрых-точных особей, наблюдались неоднократные поведенческие реакции перед выбором решения: повороты к сравнимым стимулам, видимо, отражающие требуемый им развернутый анализ зрительной информации. Эти особенности поведения отвечают психологическому содержанию выделенных типов. У ряда же импульсивных особей, совершавших много поворотов, эти повороты можно считать лишь ориентировочной реакцией, которая непродуктивна — не служит анализу информации, т.к. велик процент ошибок.

3. Наши данные, впервые полученные у рептилий, подтверждают теоретическое и экспериментально обоснованное для других видов животных и людей представление об импульсивности как об одной из базовых биологически обусловленных характеристик индивидуальности.

Представленные материалы ставят следующие вопросы, которые было бы полезно выяснить в дальнейшем:

1. Оценивают ли одну и ту же индивидуальную особенность животных два метода изучения импульсивности: известный метод выбора немедленно-

Цитированные в статье и наши собственные результаты свидетельствуют о том, что для изучения индивидуальных особенностей животных продуктивен совместный анализ показателей времени и числа ошибок при выборе решения в когнитивных задачах, а также поведенческих реакций, предшествующих такому выбору. В нашем случае это были повороты рептилий к альтернативным путям в лабиринтах.

др., 2016; Renda et al., 2014), чему при учете ошибок при различении цветовых тонов соответствуют группы быстрых-неточных и медленных-точных рыбок данио (Wang et al., 2015).

Установленное нами быстрое время выбора фигуры импульсивными рептилиями при большом числе ошибок перекликается с тем, что смелые особи самцов ящерицы — каменной агамы попадали в ловушку раньше, чем робкие (Carter et al., 2012). Видимо, описанная в литературе смелость рептилий сходна с импульсивным типом их поведения, оцениваемым по показателям времени и числа ошибок при зрительном различении.

У особей всех трех видов наблюдалось следующее. Медленные-точные совершали большее число поворотов перед выбором фигуры, чем импульсивные. Это согласуется с психологическим содержанием соответствующих индивидуально-психологических типов, описанных у людей — перекликается со свойственными рефлексивным (медленным-точным)

связано, вероятно, с их повышенными когнитивными способностями, поэтому им требуется меньше информации для принятия решения.

Поведение зублефаров было более замедленным и развернутым, с большим числом поворотов, чем поведение ужей и веретениц (рис. 3–5, табл. 1). Это указывает на осторожность зублефаров, свойственную им как ящерицам с ночной активностью. Ужам и веретеницам как рептилиям с дневной и вечерней активностью соответственно, такая осторожность требуется меньше. У пяти зублефаров из шести число поворотов перед верными выборами было больше, чем перед ошибочными, т.е. более тщательный анализ информации перед верными выборами, видимо, и обеспечил их правильность.

Наши данные, впервые полученные у рептилий, подтверждают теоретическое и экспериментально обоснованное для других видов животных и людей представление об импульсивности как об одной из базовых биологически обусловленных характеристик индивидуальности.

го, но скромного подкрепления либо отсроченного, но ценного, и наш новый метод выбора пути в лабиринте в задаче зрительного различения?

2. Коррелируют ли оценки импульсивности, получаемые этими методами, с одной стороны, и оценки смелости по реакциям на новый объект, территорию и пищу, с другой стороны, т.е. сходны ли эти две индивидуальные особенности животных?

При изучении обоих вопросов следует применить названные диагностические процедуры к одной и той же выборке животных. Практическое значение работы состоит в том, что знание индивидуальных особенностей рептилий позволяет выработать научно обоснованные рекомендации поддержания их благополучия в зоопарках и питомниках.

Информация о грантах и благодарностях
Работа выполнена при поддержке РФФИ по гранту № 18-013-00148.

Acknowledgments
This work was supported by the RFFR under the grant No. 18-013-00148

Литература:

- Блинникова И.В., Измалкова А.И. Паттерны движений глаз в процессе поиска на веб-страницах у рефлексивных и импульсивных испытуемых // *Фундаментальные и прикладные исследования современной психологии: результаты и перспективы развития* / отв. ред. А.Л. Журавлев, В.А. Кольцова — Москва : Институт психологии РАН, 2017. — С. 432–440.
- Желанкин Р.В., Скотникова И.Г. Индивидуальные различия принятия решения обыкновенными ужами при выборе альтернатив поведения // II Всероссийская научная конференция «Эволюционная и сравнительная психология в России» — Москва : Когито-Центр, 2017. — С. 161–171.
- Зайченко М.И., Шаркова А.В. и др. У высоко импульсивных крыс сигнальная память в 8-канальном радиальном лабиринте проявляется лучше, чем у низко импульсивных животных // *Журнал высшей нервной деятельности имени И.П. Павлова*. — 2016. — Т. 66. — № 5 — С. 1–11.
- Клаус Г. Введение в дифференциальную психологию учения: монография. — Москва : Педагогика, 1987. 176 с.
- Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных : монография. — Москва : Наука, 1987. 220 с.
- Очинская Е.И., Флесс Д.А. О способности болотных черепах к точной экстраполяции траектории движения раздражителя // *Сравнительная физиология высшей нервной деятельности человека и животных*. — Москва : Наука, 1990. — С. 106–113.
- Сафаров Х.М. Экология и физиология высшей нервной деятельности рептилий: монография. — Душанбе : Дониш, 1990. 227 с.
- Скотникова И.Г. Проблемы субъектной психофизики: монография. — Москва : Институт психологии РАН, 2008. 384 с.
- Холодная М.А. Когнитивные стили: О природе индивидуального ума : монография. — Санкт-Петербург : Питер, 2004. 384 с.
- Animal Personalities: Behaviour, Physiology, and Evolution: collection of scientific articles (2013). C. Carere, D. Maestriperi (Eds.). Chicago: University of Chicago Press.
- Boogert, N.J., Reader, S.M., Laland, K.N. (2006). The relation between social rank, neophobia, and individual learning in starlings. *Animal Behavior*, 72, 1229–1239. doi:10.1016/j.anbehav.2006.02.021
- Brommer, J.E., Class, B. (2017). Personality from the Perspective of Behavioral Ecology. In: J. Vonk, A. Weiss, S. Kuczaj (Eds.). *Personality in Nonhuman Animals*. Cham: Springer, 73–107. doi: 10.1007/978-3-319-59300-5_5.
- Cameron, S.F., Wheatley, R., Wilson, R.S. (2018). Sex-specific thermal sensitivities of performance and activity in the Asian house gecko, *Hemidactylus frenatus*. *Journal of Comparative Physiology*, 188 (4), 635–647. doi: 10.1007/s00360-018-1149-2
- Carter, A.J., Heinsohn, R., Goldizen, A.W., Biro, P. (2012). Boldness, trappability and sampling bias in wild lizards. *Animal Behaviour*, 83 (4), 1051–1058. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.01.033
- Carazo, P., Noble, D.W.A., Chandrasoma, D., & Whiting, M.J. (2014). Sex and boldness explain individual differences in spatial learning in a lizard. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 281 (1782), 1–9. doi: 10.1098/rspb.2013.3275
- Cooper, Jr. W.E. (2009). Variation in Escape Behavior among Individuals of the Striped Plateau Lizard *Sceloporus virgatus* May Reflect Differences in Boldness. *Journal of Herpetology*, 43 (3), 495–502. doi: 10.1670/08-197R1.1
- Dukas, R. (1998). *Cognitive Ecology: The Evolutionary Ecology of Information Processing and Decision Making*: monograph. Chicago: University of Chicago Press.
- Dugatkin, L.A., Alfieri, M.S. (2003). Boldness, behavioural inhibition and learning. *Ethology. Ecology. Evolution*, 15, 43–49. doi:10.1080/08927014.2003.9522689.
- Gregory, P.T., Isaac, L.A., & Griffiths, R.A. (2007). Death feigning by grass snakes (*Natrix natrix*) in response to handling by human “predators.” *Journal of Comparative Psychology*, 121 (2), 123–129. doi: 10.1037/0735-7036.121.2.123
- Gosling, S.D. John, O.P. (1999). Personality dimensions in nonhuman animals: a cross-species review. *Current directions in psychological science*, 8 (3), 69–75. doi: 10.1111/1467-8721.00017
- Herborn, K.A., Macleod, R., Miles, W.T.S., Schofield, A.N.B., Alexander, L., Arnold, K.E. (2010). *Personality in captivity reflects personality in the wild* *Animal Behaviour*, 79, 835–843. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.12.026
- Mell H., Josseland R., Decencire B., Artacho P., Meylan S., Le Galliard J.-F. (2016). Do personalities co-vary with metabolic expenditure and glucocorticoid stress response in adult lizards? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 70, 951–961. doi: 10.1007/s00265-016-2117-z
- Messer, S.B. (1976). Reflection–impulsivity: a review. *Psychological Bulletin*, 83, 1026–1052. doi: 10.1037/0033-2909.83.6.1026
- Mueller-Paul, J., Wilkinson A., Hall, G., Huber, L. (2012). Radial-Arm maze Behavior of the Red-Footed Tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Journal of Comparative Psychology*, 126 (3), 305–317. doi: 10.1037/a0026881

- Michelangeli, M., Chapple, D.G., Goulet, C.T., Bertram, M.G., Wong, B.M. (2019). Behavioral syndromes vary among geographically distinct populations in a reptile. *Behavioral Ecology*, 30 (2), 393–401. doi: 10.1093/beheco/ary178
- Ratcliffe, J.M., Phelps, S.M. (2019). Twenty-five years of cognitive ecology. *Animal Behaviour*, 147, 127–128. doi: 10.1016/j.anbehav.2018.10.017.
- Real, L.A. (1993). Toward a cognitive ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 8 (11) 413–417. doi: 10.1016/0169-5347(93)90044-P.
- Renda, C.R., Stein, J.S., Madden, G.J. (2014). Impulsive Choice Predicts Poor Working Memory in Male Rats. *Journal of Experimental Animal Behaviour*, 103 (1), 33–49. doi: 10.1371/journal.pone.0093263.
- Sih, A., Bell, A.M. (2008). Insights for behavioural ecology from behavioural syndromes. *Advantage of Study Animal Behaviour*, 38, 227–281. doi: 10.1016/S0065-3454(08)00005-3.
- Szabo, B., Noble, D.W.A., Byrne, R.W., Tait, D.S., Whiting, M.J. (2018). Subproblem learning and reversal of a multidimensional visual cue in a lizard: evidence for behavioural flexibility? *Animal Behaviour*, 144, 17–26. doi: 10.1016/j.anbehav.2018.07.018
- Wang, M.Y., Brennan, C.H., Lachlan, R.F., Chittka, L. (2015). Speed-accuracy trade-offs and individually consistent decision making by individuals and dyads of zebrafish in a colour discrimination task. *Animal Behaviour*, 103, 277–283. doi: /10.1016/j.anbehav.2015.01.022
- Ward-Fear, G., Brown, G.P., Pearson, D.J., West, A., Rollins, L.A., Shine, R. (2018). The ecological and life history correlates of boldness in free-ranging lizards. *Ecosphere*, 9 (3), 1–13. doi: 10.1002/ecs2.2125.
- Wilson, A.D. M., Stevens, E.D. (2005). Consistency in context-specific measures of shyness and boldness in Rainbow Trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Ethology*, 111 (9), 849–862. doi: 10.1111/j.1439-0310.2005.01110.x.
- References:
- Animal Personalities: Behaviour, Physiology, and Evolution: collection of scientific articles (2013). C. Carere, D. Maestriperi (Eds.). Chicago: University of Chicago Press.
- Blinnikova I.V., Izmalkova A.I. (2017). Patterns of eye movements in the process of the search on web pages in reflective and impulsive subjects. *Fundamental and applied research in modern psychology: results and development prospects*. Moscow, Publishing house "RAS Institute of Psychology", 432–440.
- Boogert, N.J., Reader, S.M., Laland, K.N. (2006). The relation between social rank, neophobia, and individual learning in starlings. *Animal Behavior*, 72, 1229–1239. doi:10.1016/j.anbehav.2006.02.021
- Brommer, J.E., Class, B. (2017). Personality from the Perspective of Behavioral Ecology. In: J. Vonk, A. Weiss, S. Kuczaj (Eds). *Personality in Nonhuman Animals*. Cham: Springer, 73–107. doi: 10.1007/978-3-319-59300-5_5.
- Cameron, S.F., Wheatley, R., Wilson, R.S. (2018). Sex-specific thermal sensitivities of performance and activity in the Asian house gecko, *Hemidactylus frenatus*. *Journal of Comparative Physiology*, 188 (4), 635–647. doi: 10.1007/s00360-018-1149-2
- Carazo, P., Noble, D.W.A., Chandrasoma, D., & Whiting, M.J. (2014). Sex and boldness explain individual differences in spatial learning in a lizard. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 281 (1782), 1–9. doi: 10.1098/rspb.2013.3275
- Carter, A.J., Heinsohn, R., Goldizen, A.W., Biro, P. (2012). Boldness, trappability and sampling bias in wild lizards. *Animal Behaviour*, 83 (4), 1051–1058. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.01.033
- Cooper, Jr. W.E. (2009). Variation in Escape Behavior among Individuals of the Striped Plateau Lizard *Sceloporus virgatus* May Reflect Differences in Boldness. *Journal of Herpetology*, 43 (3), 495–502. doi: 10.1670/08-197R1.1
- Dugatkin, L.A., Alfieri, M.S. (2003). Boldness, behavioural inhibition and learning. *Ethology. Ecology. Evolution*, 15, 43–49. doi:10.1080/08927014.2003.9522689.
- Dukas, R. (1998). *Cognitive Ecology: The Evolutionary Ecology of Information Processing and Decision Making*. Chicago: monograph. University of Chicago Press.
- Gosling, S.D. John, O.P. (1999). Personality dimensions in nonhuman animals: a cross-species review. *Current directions in psychological science*, 8 (3), 69–75. doi: 10.1111/1467-8721.00017
- Gregory, P. T., Isaac, L. A., & Griffiths, R. A. (2007). Death feigning by grass snakes (*Natrix natrix*) in response to handling by human "predators." *Journal of Comparative Psychology*, 121 (2), 123–129. doi: 10.1037/0735-7036.121.2.123
- Herborn, K.A., Macleod, R., Miles, W.T.S., Schofield, A.N.B., Alexander, L., Arnold, K.E. (2010). *Personality in captivity reflects personality in the wild Animal Behaviour*, 79, 835–843. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.12.026
- Kholodnaya M.A. (2004). *Cognitive Styles. On the Nature of the Individual Mind: Monograph*. SPb., Publishing house Piter, 384 p.
- Klaus G. (1987). *Introduction to differential psychology of learning: monograph*. Moscow, Publishing house Pedagogika, 176 p.
- Manteuffel, B.P. (1987). *Ecology of animal behavior. Ecological and evolutionary aspects of animal behavior: monograph*. Moscow, Nauka, 220 p.
- Mell H., Jossierand R., Decencire B., Artacho P., Meylan S., Le Galliard J.-F. (2016). Do personalities co-vary with metabolic expenditure and glucocorticoid stress response in adult lizards? *Behav. Ecol. Sociobiol*, 70, 951–961. doi: 10.1007/s00265-016-2117-z
- Messer, S.B. (1976). Reflection–impulsivity: a review. *Psychological Bulletin*, 83, 1026–1052. doi: 10.1037/0033-2909.83.6.1026
- Michelangeli, M., Chapple, D.G., Goulet, C.T., Bertram, M.G., Wong, B.M. (2019). Behavioral syndromes vary among geographically distinct populations in a reptile. *Behavioral Ecology*, 30 (2), 393–401. doi: 10.1093/beheco/ary178
- Mueller-Paul, J., Wilkinson A., Hall, G., Huber, L. (2012). Radial-Arm maze Behavior of the Red-Footed Tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Journal of Comparative Psychology*, 126 (3), 305–317. doi: 10.1037/a0026881
- Ochinskaya E.I., Flöss D.A. (1990). On the ability of marsh turtles to accurately extrapolate the trajectory of movement of the stimulus. *Comparative physiology of higher nervous activity in humans and animals*. Moscow, Nauka, 106–113.
- Ratcliffe, J.M., Phelps, S.M. (2019). Twenty-five years of cognitive ecology. *Animal Behaviour*, 147, 127–128. doi: 10.1016/j.anbehav.2018.10.017.
- Real, L.A. (1993). Toward a cognitive ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 8 (11) 413–417. doi: 10.1016/0169-5347 (93) 90044-P.
- Renda, C.R., Stein, J.S., Madden, G.J. (2014). Impulsive Choice Predicts Poor Working Memory in Male Rats. *Journal of Experimental Animal Behaviour*, 103 (1), 33–49. doi:10.1371/journal.pone.0093263.
- Safarov Kh.M. (1990). *Ecology and physiology of higher nervous activity in reptiles: monograph*. Dushanbe, Publishing house Donish, 227 p.

- Sih, A., Bell, A.M. (2008). Insights for behavioural ecology from behavioural syndromes. *Advantage of Study Animal Behaviour*, 38, 227–281. doi: 10.1016/S0065-3454(08)00005-3.
- Skotnikova I.G. (2008). Problems of subjective psychophysics: monograph. Moscow, Publishing house “RAS Institute of Psychology”, 384 p.
- Szabo, B., Noble, D.W.A., Byrne, R.W., Tait, D.S., Whiting, M.J. (2018). Subproblem learning and reversal of a multidimensional visual cue in a lizard: evidence for behavioural flexibility? *Animal Behaviour*, 144, 17–26. doi: 10.1016/j.anbehav.2018.07.018
- Wang, M.Y., Brennan, C.H., Lachlan, R.F., Chittka, L. (2015). Speed-accuracy trade-offs and individually consistent decision making by individuals and dyads of zebrafish in a colour discrimination task. *Animal Behaviour*, 103, 277–283. doi: /10.1016/j.anbehav.2015.01.022
- Ward–Fear, G., Brown, G.P., Pearson, D.J., West, A., Rollins, L.A., Shine, R. (2018). The ecological and life history correlates of boldness in free-ranging lizards. *Ecosphere*, 9 (3), 1–13. doi: 10.1002/ecs2.2125.
- Wilson, A.D.M., Stevens, E.D. (2005). Consistency in context-specific measures of shyness and boldness in Rainbow Trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Ethology*, 111 (9), 849–862. doi: 10.1111/j.1439-0310.2005.01110.x.
- Zaichenko M.I., Sharkova A.V. et al. (2016). In highly impulsive rats, signal memory in the 8-channel radial labyrinth manifests itself better than in low impulsive animals. *Zhurnal vysshei nervnoi deiatelnosti imeni I.P. Pavlova*, 66 (5), 1–11.
- Zhelankin R.V., Skotnikova I.G. (2017). Individual differences in decision making by ordinary grass snakes when choosing alternative behavior. *II All-Russian Scientific Conference “Evolutionary and Comparative Psychology in Russia”*. Moscow, Kogito-Center, 161–171.