

ВОСПРИЯТИЕ ЛИЦ ЖИВОТНЫМИ РАЗНЫХ ВИДОВ: ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПОДХОД

© 2013 г. Никитина Е.А. *

* научный сотрудник ФГБУН Институт психологии РАН, Москва

e.nikitina@psychol.ras.ru

Способность к эффективному восприятию, различению, запоминанию лиц лежит в основе человеческой социальной жизни. Однако исследования показывают, что лица являются значимыми объектами и для многих животных. Для некоторых из них перцепция лиц представляет собой частный случай восприятия любых визуальных объектов. Представители нескольких видов демонстрируют специфические нейрональные и поведенческие ответы на данный тип стимулов. Подтверждено увеличение локальной активности гомологичных областей мозга при узнавании других индивидов или реагировании на их эмоциональное состояние у человека, приматов, а также овец. У них зафиксированы также сходные перцептивные феномены (например, эффект инверсии, эффект своей расы и др.).

Ключевые слова: восприятие лиц, зрительный стимул, социальное взаимодействие, перцептивные феномены, специализация мозга, филогенез, эволюция, .

Словосочетание «восприятие лиц» традиционно воспринимается как относящееся к лицам людей не только потому, что в русском языке слово «лицо» не принято употреблять применительно к животным, даже таким близким нам как высшие приматы (в отличие от английского слова *face* и французского *visage*, которые широко используются для описания и человеческого лица, и морды животных), но и потому, что существующие стереотипы затрудняют признание того факта, что для кого-то из представителей других биологических видов лицо может играть такую же значимую роль и нести такой же объем данных, как для людей.

Однако и такая сложная информационно насыщенная структура как лицо, и способность к ее восприятию могли возникнуть только в ходе долгого развития в результате отбора как морфологических приспособлений, например, размещения большинства рецепторов на ограниченном участке тела, так и поведенческих паттернов, например, предпочтительного внимания к зоне лица, выгодных для адаптации организмов к определенным условиям среды.

Именно учет филогенетических данных позволяет в работах, посвященных различным аспектам онтогенеза человека говорить об «эволюционно подготовленных схемах поведения» младенца (Сергиенко, 1992, с.118), включающих в себя готовность к восприятию экологически наиболее важных характеристик окружения, в том числе и социального: человеческих голосов и лиц.

ЛИЦО КАК ОРГАН ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

Лицо обычно воспринимается как целостная структура, отдельные черты которой взаимосвязаны друг с другом. Часто даже говорят о лице как об органе тела (наравне с сердцем или печенью), критически значимом для биологической и социальной жизни человека (Siemionov & Sonmez, 2008).

Универсальность такого органа, несущего рецепторы всех или большинства перцептивных модальностей – вкуса, зрения, слуха, обоняния и осязания у представителей разных видов представляет отдельный интерес.

Д. МакНейл (McNeil, 2000) считает образование лица следствием подвижности организмов, называя его «порталом, где происходит ассимиляция организмом окружающего мира». Вынесение основных рецепторов на верхнюю переднюю часть тела определяется эффективностью их использования для индивида, активно перемещающегося в среде обитания.

У большинства животных лица имеют поразительное сходство: два горизонтально расположенных глаза над носом и ртом, занимающими центральное положение (рис. 1).



Рис.1. Универсальная схема построения лица (жираф, рыба-кузовок, лягушка, дельфин).

М. Гарднер (Гарднер, 1967) полагал такую почти универсальную в животном мире схему результатом действия паттернов сил, действующих на каждый организм на Земле. Согласно принципу П. Кюри симметрия воздействий или причин должна проявляться в симметрии вызванных ими следствий. Сила тяжести вызывает дифференциацию тела по вертикали. Развитие активных способов локомоции приводит к появлению различия между направлениями вперед и назад. Однако в природе нет никаких постоянных силовых воздействий, которые могут вызвать отличия между правой и левой сторонами, и именно поэтому парные органы, например, глаза образовались с обеих сторон тела.

При этом достаточно универсальное расположение органов по вертикали – глаза в верхней части лица, а рот в нижней – не случайно. Чем выше расположены глаза, тем

больше площадь обзора при прочих равных условиях. Орган обоняния располагается над ртом, чтобы ощущать запах пищи.

Среди представителей животного мира лицо в традиционном понимании этого слова отсутствует лишь у простейших, медуз, моллюсков, морских ежей и звезд, а также червей. Однако у некоторых представителей беспозвоночных на передней или верхней частях тела уже начинается локализация сенсорных органов. Так, например, у некоторых представителей полухордовых и ротовое отверстие, и светочувствительные клетки расположены в передней части тела, у так называемого хоботка. Лицеподобные структуры осьминога и улитки состоят только из 2-х глаз, однако и они отвечают описанным ранее универсальным принципам – наличию вертикальной оси симметрии, расположению впереди и сверху. У представителей класса круглоротых, миног, появившихся 330 млн. лет назад, рот, непарная ноздря и глаза также находятся спереди.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗЛИЧЕНИЕ ПО ЛИЦАМ

Наиболее концентрированное расположение зрительно контрастных элементов на небольшой части тела, а именно в зоне лица, дает возможность использовать именно этот ограниченный участок для опознавания и категоризации индивидов.

С одной стороны, это означает, что для тех видов, которые, во-первых, ведут дневной образ жизни в оптически прозрачной среде и активно используют зрительный информационный канал, а во-вторых, имеют необходимость в различении представителей своего окружения, предпочтительное внимание к области лица может представлять адаптационное преимущество.

С другой стороны, возможность индивидуальной узнаваемости может оказаться полезным и для самих животных. Э. Тиббетс и Дж. Дейл (Tibbets & Dale, 2007) к числу плюсов относят оптимизацию родительских затрат, уменьшение количества стычек с соседями при территориальных взаимодействиях, увеличение альтруистических актов от знакомых индивидов, снижение риска инбридинга, уменьшение возможности внутривидового или межвидового паразитического поведения, снижение агрессивного соревнования за статус, а также увеличение стабильности взаимодействия в целом.

Например, развитие способности млекопитающих разных видов различать и запоминать внешность своих детенышей связывается Е.П. Крученковой (Крученкова, 2009) с типом организации их социальной среды. Опираясь на работы Д. Губерника и М. Нумана, автор указывает, что, во-первых, ожидать развитие механизмов селективного материнского опознавания можно только в среде, где вероятно перемешивание близких по возрасту детенышей разных родителей. Во-вторых, важную роль играет зрелость детенышей –

активные, зрелые малыши способны отходить от матери и смешиваться со своими неродственными ровесниками. В этом случае мать должна иметь возможность отличить свое потомство, опираясь на их индивидуальные характеристики. У тех видов, у которых в первые недели незрелые детеныши не покидают гнезда или норы, способность матери к опознаванию своих детей сразу после рождения не проявляется, но развивается по мере увеличения активности детенышей.

Важным фактором также является степень генетического родства между членами группы – если группа состоит из близких родственников, кормление самкой и чужих детенышей поддерживается кин-отбором, а значит, важность индивидуального различия может быть снижена.

Следует также заметить, что и узнавание матери для детенышей является жизненно важным. К сожалению, эта тема изучена менее подробно.

Таким образом на примере родительского опознавания показана роль социального контекста в развитии способности к восприятию индивидуальных характеристик.

И хотя для млекопитающих зрительное различие не является основным, имеются данные о его использовании представителями многих видов, в частности, обезьянами, собаками и др.

Исследования поведения овец *Ovis aries* (Kendrick, 1998) показывают, что эти животные демонстрируют способность к различению, запоминанию и даже категоризации. Они способны узнавать лица людей и морды конспецификов, различать овец по полу и породе и даже в течение 2 лет могут удерживать в памяти около 50 различных лиц своего вида.

Относительно других домашних животных, таких как коровы и свиньи, получены противоречивые результаты (Rybarczyk et al., 2001; Coulon et al., 2009; Gieling et al., 2012). По-видимому, в некоторых случаях они также могут различать лица.

Имеются также данные о том, что собаки могут отличать внешность хозяина от других лиц, несмотря на то, что для представителей семейства псовых зрение играет менее важную роль в опознавании других индивидов, чем обоняние. Так в экспериментах П. Монгилло с коллегами (Mongillo et al., 2010) перед собакой одновременно в противоположных направлениях проходили хозяин и незнакомый человек. В нормальных условиях длительность взгляда, направленного на хозяина, оказывалась почти в 4 раза выше. В случае, когда лица людей были замаскированы, разница во времени слежения значительно снижалась: за хозяином собака наблюдала меньше, а за чужим человеком дольше.

В экспериментах последних лет выявлены факты, подтверждающие также высокую эффективность восприятия, различения и запоминания лиц птицами и насекомыми.

Например, осы *Polistes fuscatus* в экспериментах М. Шихана и Э. Тиббеттс (Sheehan and Tibbetts, 2008) удерживали в памяти лица других ос, с которыми они находились во взаимодействии, и даже по истечении недели строили свое поведение по-разному со знакомыми и незнакомыми осами (рис.2)).



Рис. 2. Примеры фотографий ос вида *Polistes fuscatus*, использованных в экспериментах М. Шихана и Э. Тиббеттс.

К настоящему времени установлено, что представители 3-х видов городских птиц – вороны (*Corvus brachyrhynchos*), сороки (*Pica pica*) и пересмешники (*Mimus polyglottos*) – могут различать человеческие лица.

Американские вороны, живущие парами или небольшими семейными группами на ограниченных территориях, запоминали лица людей, доставивших птицам беспокойство (Marzluff et al., 2010). «Охотники» в одинаковых масках доисторических людей на протяжении 5 дней приближались к небольшим группам диких ворон в 4 точках на территории кампуса университета Вашингтона (Сиэтл) и пытались с помощью сетки поймать птиц и удерживать их около 20 минут. Затем ворон отпускали на свободу. Далее в течение 1000 дневного периода (2,7 лет) экспериментаторы в различных масках, включая и использованные «охотниками» периодически приближались к птицам и фиксировали их поведение. Оказалось, что вороны не забывали лица людей и были способны узнавать их в течение длительного периода после кратковременного негативного взаимодействия.

Сороки (*Pica pica*) в исследовании В.Я. Ли (Lee et al., 2011) запоминали людей, забиравшихся на деревья к гнездам, и агрессивно реагировали на их приближение. При этом участники эксперимента из контрольной группы, в такой же одежде, но не прикасавшиеся к гнездам, угрожающего поведения у птиц не вызывали.

Птицы-пересмешники также выделяли потревоживших их людей, и при последующих встречах вели себя все более негативно. Приближение незнакомых людей птиц не беспокоило (Levey et al., 2009).

Таким образом, многочисленные исследования показывают, что способность к различению индивидов по внешности является полезной и развивается у представителей различных видов в разных классах животных. При этом в большинстве работ подтверждается роль именно лица в таком различении.

ЛИЦО КАК ИСТОЧНИК СИТУАТИВНОЙ ИНФОРМАЦИИ

С расширением и усложнением социальных взаимодействий между представителями некоторых видов важным становится отслеживание и учет таких нестабильных во времени параметров как эмоции других индивидов, а также направление взгляда, отражающее их намерения.

Большинство животных демонстрируют свое состояние и интенции с помощью небольшого количества фиксированных поз, звуков или их комбинаций, что соответствует ограниченному числу возможных ситуативных сценариев: установление статуса, фиксация права на территорию, передача сигнала опасности и др. М. Томаселло (Томаселло, 2011) называет это коммуникативными демонстрациями. Подобные выражения достаточно жестко связаны с событиями, происходящими в окружающем мире, и могут быть в определенном смысле названы автоматическими, т.е. животные не могут произвольно вызвать, изменить или затормозить данные проявления. Так шимпанзе издает, например, крик опасности при появлении змеи или возглас радости при нахождении вкусной еды независимо от наличия или отсутствия рядом других членов группы. В отличие от коммуникативных демонстраций коммуникативные сигналы животные применяют «для достижения конкретных социальных целей индивидуально, планомерно и гибко, приспособлявая их к конкретной обстановке» (Томаселло, 2011, с.36). Эти сигналы, как правило, жесты, весьма разнообразны и производятся только в случае, если коммуникант может их увидеть.

Особь, находящаяся рядом, может также «прочитать» и информацию, отражающуюся на лице. Усложнение мышечного строения лица приматов позволяет им «передать» помимо сигналов, относящихся к ситуации, еще и сведения о своем состоянии, например, страх или расположенность к игре.

И хотя сходство некоторых мимических выражений у человека и обезьян было замечено еще Ч. Дарвином, систематических исследований выражения эмоций в филогенезе пока крайне мало. Известно только, что выразительность эмоциональной

экспрессии даже высших приматов далеко отстает от человеческой. Говоря о содержательной стороне проблемы, Ф. де Вааль (de Waal, 2011) предлагает рассматривать эмоции животных как психические и телесные состояния, способствующие поведению, адекватному изменениям в окружении. При этом информация, содержащаяся в мимических выражениях, может считываться и использоваться другими особями.

УЧЕТ НАПРАВЛЕНИЯ ВЗГЛЯДА.

Несмотря на то, что пока получено не много надежных фактов, доказывающих, что животные способны извлекать информацию в результате фиксации направления взгляда другой особи на какой-то предмет, данные о роли прямого взгляда на коммуниканта как сигнала враждебных намерений или более высокого статуса широко представлены в литературе. Животные многих видов воспринимают прямой взгляд как угрозу. Неоднократно описано, что зрительный контакт может спровоцировать агрессивное поведение собак, волков и медведей.

Поведение 2-х шимпанзе, например, описывается Л.А. Фирсовым (Фирсов, 2010, с. 46) следующим образом: «...Бой как бы знал наперед, что после мимолетного, но внимательного взгляда на Гамму она к лакомству не приблизится».

Фронтальное расположение глаз с максимальным наложением правого и левого зрительных полей обеспечивает бинокулярное зрение, позволяющее животным надежно фиксировать положение объекта охоты в пространстве. Но такая конфигурация лица, в свою очередь, дает возможной жертве подсказку о направленности внимания хищника – если одновременно видны оба глаза – опасность велика. Таким образом, способность учитывать направление взгляда другой особи относится к числу жизненно важных, и может поддерживаться и закрепляться в ходе естественного отбора.

Отпугивающая окраска в виде глаз на крыльях у некоторых бабочек, например, у крапчатой павлиноглазки (*Gynanisa maja*) оказываются надежным способом защиты от врагов.

Из-за относительной простоты организации эксперимента наиболее подробно изучена роль зрительного контакта представителей различных видов не с конспецификами, а с человеком.

Различия в поведении в зависимости от направления взгляда экспериментатора продемонстрировали воробьи (*Passer domesticus*) (Hampton, 1994) и скворцы (*Sturnus vulgaris*) (Carter et al., 2008). Ручные галки в работе А. фон Байерн и Т. Эмери (von Bayern & Emery, 2009) по-разному реагировали на хозяина и чужого человека. В присутствии незнакомца время, в течение которого галки решались притронуться к корму, значимо

увеличивалось в случае, если человек демонстрировал прямой взгляд на предлагаемую пищу (независимо от поворота головы). В эксперименте с добыванием скрытой приманки галки проявили способность использовать даваемую человеком подсказку. В ситуации, если человек заранее фиксировал неподвижный взгляд на одной из двух емкостей, скрывающей приманку, вероятность правильного выбора не превосходила случайного угадывания. Однако в случае, если птица видела перемещение взгляда на верную емкость, она выбирала именно ее более, чем в 60 % попыток.

Даже представители класса рептилий индийские горные агамы (*Psammophilus dorsalis*) позволяли приблизиться к себе на почти вдвое меньшее расстояние, если взгляд экспериментатора был обращен прямо на них (Sreekar & Quader, 2013).

Взрослые домашние лошади были склонны выбирать из двух людей того, кто смотрел на них (фиксация взгляда при контроле поворота тела и головы), для выпрашивания корма почти в 80 % случаев, а также использовали взгляд человека как подсказку в задаче выбора объекта. В экспериментах с жеребьями подобные феномены выявлены не были, что позволило авторам (Proops et al., 2010, 2013) сделать вывод о развитии у домашних лошадей способности «читать направление взгляда» в онтогенезе.

Собаки также могут руководствоваться не только положением лица человека, но и учитывать направление взгляда (Soproni et al., 2001). Интересно, что они обычно занимаются выпрашиванием пищи в случае, когда стоят перед лицом хозяина, а совершают запрещенные поступки, наоборот, находясь вне зоны его видимости (Gácsi et al., 2004).

По-видимому, даже некоторые морские млекопитающие, например, дельфины вида *Tursiops truncatus* могут оценивать поворот лица (но не отдельно глаз) экспериментатора к объекту как подсказку для поиска вознаграждения. Однако результаты работ даже одних и тех же авторов пока достаточно противоречивы (Pack & Herman, 2004; 2007).

Методически более сложными, хотя и более экологичными являются исследования, в которых животным следует извлечь информацию на основании направления взгляда представителей их собственного вида. Большинство таких работ проведено с приматами, однако есть и немногочисленные, иногда спорные, публикации, посвященные другим животным. Так, например, в статье Э. Вилкинсона с коллегами (Wilkinson et al., 2010) утверждается, что красноногие черепахи (*Geochelone carbonaria*) также демонстрируют слежение за взглядом особей своего вида. К сожалению, при описанном авторами дизайне эксперимента не контролируется поворот в целом головы животного. Более того, приведенные иллюстрации свидетельствуют именно в пользу поворота головы, а не глаз. Тем не менее, полученные данные подтверждают предположение о возможности учета

некоторыми животными более явного ключа к направлению внимания конспецификов при взаимодействии – повороту лица.

Результаты эксперимента М. Томаселло с коллегами (Tomasello et al., 1998) показывают, что представители 5 родов приматов, таких как шимпанзе (*Pan troglodytes*), воротничковые мангабеи (*Cercocebus atys torquatus*), макаки резус (*Macaca mulatta*), медвежьи макаки (*M. Arctoides*) и свинохвостые макаки (*M. Nemestrina*) более, чем в 80 % случаев (медвежьи макаки – в 100 % случаев) следили за взглядом конспецифика, направленным на привлекательный пищевой стимул (апельсин).

В исследовании П. Феррари и др. (Ferrari et al., 2000) взрослые особи свинохвостых макак (*Macaca nemestrina*) продемонстрировали надежное слежение за взглядом человека и в случае, когда изменение направление взгляда сопровождалось поворотом головы, и в случае только движения глаз. Молодые макаки (в возрасте до 6 лет) преимущественного слежения за взглядом не проявили. По-видимому, ранняя способность фиксировать направление внимания находящихся рядом особей основывается на требующем меньшей тонкости настройки восприятия поворота головы, и только опыт взаимодействия в конспецифичной группе позволяет использовать более специализированный ключ – направление взгляда.

Следует отметить, что слежение за взглядом, представляющее существенные трудности для большинства видов, для человека облегчается «усовершенствованной» в процессе эволюции морфологией глаза, имеющего самое высокое значение отношения горизонтального размера к вертикальному, а также наибольшую площадь видимой склеры глаза, контрастной по цвету по отношению к зрачку (Kobayashi & Kohshima, 1997).

Цвет склеры у большинства приматов совпадает с цветом кожи вокруг глаз, что частично маскирует направление взгляда, и оказывается весьма адаптивным, т.к. прямой контакт глаз часто провоцирует агрессию. Усиление сигналов, передаваемых человеческим взглядом, может быть более полезным для коммуникации и взаимодействия индивидуумов, особенно функционирующих внутри группы.

Таким образом, можно выделить несколько уровней развития способности к считыванию и обработке информации, которая может быть передана взглядом.

На первом уровне мы видим «альтернативное» различие прямого взгляда как сигнала потенциальной угрозы и относительно безопасного взгляда, направленного в сторону. Этот уровень доступен не только многим видам млекопитающих, но также птицам и даже рептилиям.

Гораздо меньшее количество видов демонстрирует способность к извлечению более сложной информации – сведений о нахождении значимого для животного стимула, т.е. к

своего рода совместному вниманию. Удивительным кажется тот факт, что и на этом уровне можно видеть не только представителей класса млекопитающих.

ВОСПРИЯТИЕ ЛИЦ ЖИВОТНЫМИ. ОБЫЧНЫЙ ИЛИ «ОСОБЫЙ» СТИМУЛ?

Проанализированные выше и многие другие работы подтверждают, что лица являются весьма важными источниками информации для многих представителей животного мира. Мы видим, что животные некоторых видов способны различать других индивидов по их лицам, хранить конкретные образы в памяти в течение достаточно долгого времени, а также связывать некоторые лица со значимыми для воспринимающей особи характеристиками (например, опасностью). Однако экспериментальный дизайн большинства исследований не позволяет надежно судить о том, имеем ли мы дело с действительным индивидуальным различием или всего лишь с категоризацией лиц по одному признаку (например, свой-чужой). Для решения этой задачи следовало бы выявить устойчивые различия в поведении животных по отношению к отдельным особям, что, конечно, представляет собой серьезную проблему.

Д. Леопольд и Дж. Родес (Leopold, Rhodes, 2010) указывают, что только будущие работы, посвященные узнаванию отдельных индивидов, распознаванию хищников, прослеживанию направления взгляда, реакции на эмоциональные выражения и т.д., позволят ответить на следующий вопрос: в какой степени лица являются «особыми» зрительными стимулами для высших и низших приматов, а также млекопитающих, или шире – позвоночных? Т.е. в какой мере и в каких случаях данный вид стимулов вызывает специфические поведенческие и нейрональные ответы, а в каких - обрабатывается аналогично другим перцептивным объектам.

К числу важнейших особенностей восприятия лиц людьми принято относить:

- раннее предпочтение лицеподобных стимулов (например, Mondloch et al., 1999), а также узнавание материнского лица (Bushnell, 1989; Pascalis et al., 1995), демонстрируемое младенцами уже в первые дни и часы после рождения;
- ранняя имитация мимики (Meltzoff, 1977);
- преимущественная фиксация взгляда на области глаз, слежение за направлением взгляда (например, Hains, Muir, 1996);
- некоторые специфические эффекты восприятия (например, снижение эффективности различения лиц при инверсии по вертикали, т.е. перевороте изображения вверх ногами, инверсии яркости, т.е. при предъявлении негатива; холистичность восприятия и т.д.);

В многочисленных исследованиях также показано наличие специализированных относительно обработки лиц зон мозга, повреждение которых существенным образом влияет на способность к запоминанию лиц, восприятию эмоций и т.д. (например, Hoffman & Haxby, 2000).

Мы ставили перед собой задачу на основании литературных данных проследить, проявляются ли указанные феномены у кого-либо из животных.

Преимущественное внимание к лицеподобным стимулам обнаружено у цыплят (*Gallus gallus*), вылупившихся в полной темноте и помещенных в индивидуальные клетки так, чтобы исключить любой опыт наблюдения лиц (Salva et al., 2011). При тестировании, проходившем во второй день жизни птенцов, большинство из них перемещались в сторону изображения лица и находились там значительно дольше, чем у контрольного изображения.

В экспериментах Кендрика (1996) продемонстрировано, что обнаруженные ранее у людей эффекты инверсии и преимущественно правополушарной обработки, также выявлены у овец. Этим же автором подтверждена способность ягнят первых месяцев жизни различать индивидуальные лица (Kendrick, 1998). К сожалению, пока нет других исследований, способных подтвердить надежность полученных К. Кендриком данных.

Но, конечно, большинство работ по перцепции лиц животными выполнено на приматах. Исследования, проведенные с середины 90-х годов, подтверждают способность даже не-человекообразных обезьян к весьма сложному и эффективному восприятию лиц. Более того, обезьяны часто демонстрируют те же специфические перцептивные эффекты, что и люди.

М. Фелпс и В. Робертс (Phelps & Roberts, 1994), Д. Вайс (Weiss et al., 2001) и Дж. Покорни (Pocorny et al., 2011) подтвердили существование эффекта инверсии у белых обезьян (*Saimiri sciureus*), тамаринов (*Saguinus oedipus*) и капуцинов (*Cebus apella*).

Преимущественное слежение за лицами зафиксировано у новорожденных макак (*Macaca fuscata*) (Kuwahata et al., 2004) и гиббона (*Hylobates agilis*) (Myowa-Yamakoshi et al., 2001). В возрасте 4-х недель гиббон различал знакомые и незнакомые лица своего вида, направляя взгляд преимущественно на знакомые.

С целью исключить возможное влияние раннего зрительного опыта И. Сугита (Sugita, 2008) выращивал детенышей японских макак в отдельных помещениях в условиях обогащенной среды, но при этом при полной маскировке всех лиц до 6, 12 или 24 месяцев (сотрудники, ухаживающие за обезьянами, носили капюшоны, полностью закрывавшие верхнюю часть тела). Оказалось, что выросшие в таких условиях макаки, никогда не видевшие лиц, все равно отдавали предпочтение лицам (и макак, и людей) по сравнению с другими зрительными стимулами. При этом обезьяны экспериментальной группы при

первых предъявлениях смотрели на все лица одинаково дольше по сравнению с нелицеподобными стимулами. Обезьяны контрольной группы, выросшие в общем вольере и постоянно видевшие и лица своих сородичей, и лица людей, ухаживавших за ними, обнаружили стабильное предпочтение изображений обезьяньих лиц относительно человеческих.

Чтобы понять, как обезьяны различают лица, им предъявляли фотографии, отличающиеся как формой отдельных черт лица (например, глаз или рта), так и только их конфигурацией (менялось взаимное расположение черт – например, увеличивалось расстояние между глазами). Оказалось, что макаки используют оба механизма, и депривация опыта наблюдения лиц даже длительностью до 2-х лет не приводит к ухудшению функционирования ни одного из них.

По окончании депривационного периода макаки в течение 1 месяца знакомились либо с лицами ухаживающих людей, либо с лицами других макак. В эксперименте, проведенном после окончания этого периода, выяснилось, что обезьяны не только предпочитают лица того типа, который они увидели первым, но и значительно лучше различают лица этого типа. Анализируя полученные результаты, И. Сугита проводит аналогию с настройкой зрительной системы маленьких детей на лица своей расы.

Аналогично человеческим младенцам макаки самого раннего возраста также имитируют мимику. В 3-х дневном возрасте начинает проявляться открывание рта, высовывание языка и причмокивание губами в ответ на такие же действия экспериментатора (рис. 3).

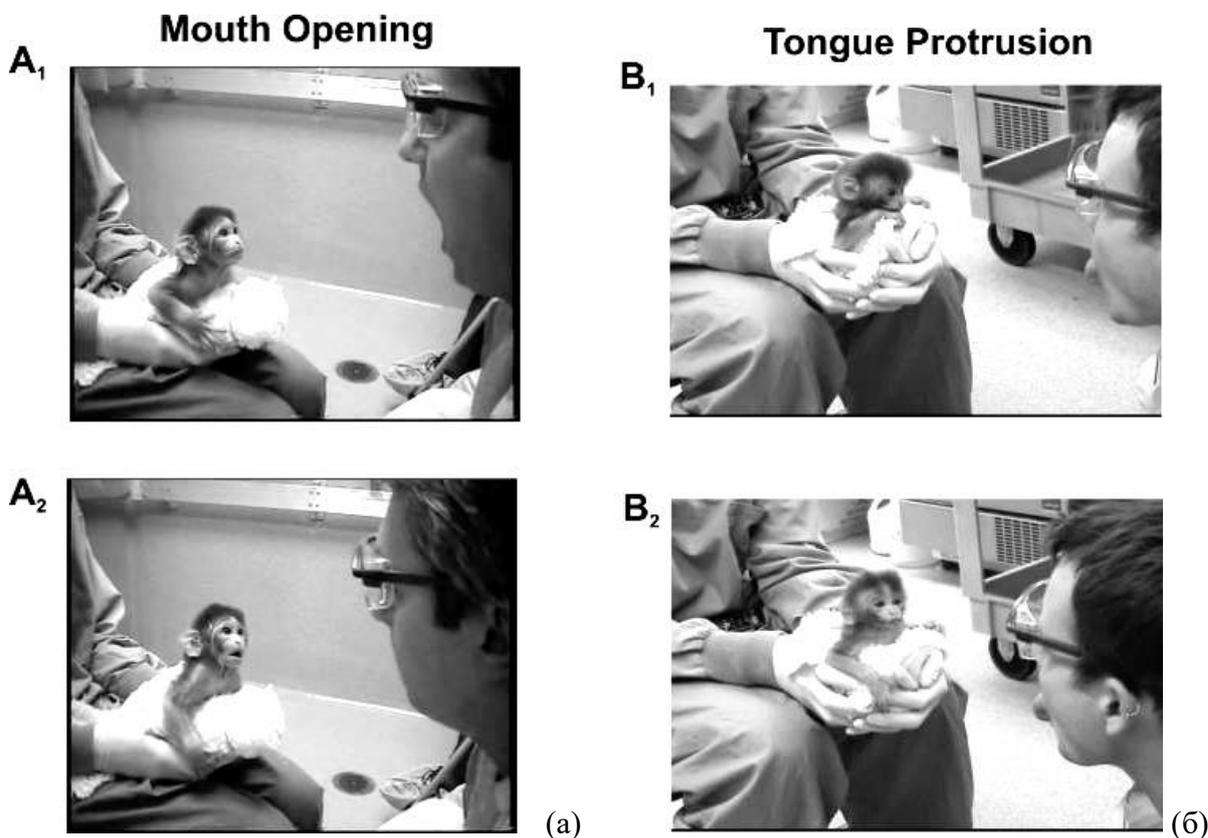


Рис. 3. Имитация мимики детенышем макаки в возрасте 3 дней: (а) открывание рта, (б) высовывание языка. (по Ferrari et al., 2006).

Однако, в отличие от человека и высших обезьян, период активной имитации мимики у макак очень короток. К 7-му дню затухание эффекта происходит почти у 70 % макак. Детеныши шимпанзе, находившиеся со своими биологическими матерями с момента рождения, повторяли движения лица экспериментатора практически до 2-х месячного возраста (Myowa-Yamakoshi et al., 2004).

В исследовании Т. Миовы-Ямакоши, М. Ямагучи и др. (Myowa-Yamakoshi et al., 2005) изучались эволюционные предпосылки развития способности к узнаванию конкретных лиц. В лонгитюдном эксперименте участвовали три детеныша шимпанзе. Дважды в неделю с 1 до 18-недельного возраста обезьян тестировали на узнавание фотографии матери среди ряда изображений. До 4-х недельного возраста слежение за лицеподобным стимулом было достаточно редким, а предпочтения материнского лица зафиксировано не было. На протяжении второго месяца жизни (с 4-х до 8-ми недель) систематически обнаруживалось более частое слежение за лицом матери. После 8 недель предпочтение материнского лица опять исчезало, но слежение за изображениями любых лиц было выражено очень явно.

В эксперименте с человеческими лицами не было замечено ни предпочтения лица сотрудника, наиболее часто ухаживающего за обезьянами, ни каких-либо других данных,

свидетельствующих о способности обезьян различать человеческие лица. Авторы объясняют этот факт, проводя аналогию с экспериментами Ч. Нельсона, продемонстрировавшего перцептивное сужение прототипа лица у детей раннего возраста. Около 2-х месяцев у детенышей шимпанзе происходит формирование прототипа лица на основании наиболее часто видимых ими лиц сородичей и/или людей. Чем более «шимпанзеобразным» оказывается этот прототип, тем сложнее обработка лиц, сильно отличающихся от него, например, человеческих. Авторы предполагают, что к моменту окончания эксперимента, т.е. к 18 неделям, суммарное время экспозиции человеческих лиц оказывается существенно меньшим, чем время наблюдения материнского лица, а значит, способность к обработке лиц людей развивается слабее.

Описывая результаты исследований приматов и животных других групп, нельзя не отметить тот факт, что обычно из-за организационных сложностей в каждом эксперименте участвует очень маленькое количество животных (чаще всего от 1 до 6), что накладывает ограничение на интерпретацию результатов. Однако даже в подобных случаях мы получаем весьма значимую информацию для понимания становления социальной перцепции в филогенезе.

РАЗЛИЧЕНИЕ ЭМОЦИЙ

Интересный эксперимент был проведен Р. Миллером (1963) в русле схемы «совместного избегания» (цит. по de Waal, 2011). Макака резус должна была по изменению выражения лица другой особи на экране телевизора заметить приближение электрического разряда и предотвратить его, выключив прибор. Животные продемонстрировали крайне высокую эффективность решения задачи. Исследования Л. Парр (Parr, 2003) также подтвердили, что шимпанзе после тренировки оказались способны не только на успешную категоризацию статических изображений конспецифичных лиц, выражающих разные эмоции. При предъявлении кратких видеосюжетов, изображающих вкусную еду или ветеринарные манипуляции, шимпанзе ставили им в соответствие фотографии, изображающие адекватные эмоции.

Интересно, что подобно людям обезьяны также лучше запоминают эмоциональные изображения других особей по сравнению с нейтральными (Kano et al., 2008).

В исследованиях А. Ракка и др. (Racca et al., 2012) показано, что собаки (*Canis familiaris*) по-разному реагируют на положительные и отрицательные эмоциональные выражения лиц своих конспецификов. При этом выявлена межполушарная асимметрия обработки эмоционально окрашенных стимулов.

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ.

Нейрофизиологические исследования восприятия лиц обезьянами проводятся сотрудниками Исследовательского приматологического центра им. Р. Йеркса под руководством Л. Парр. Так, Л. Парр, Э. Хект и др. (Parrr et al., 2009) провели полную ПЭТ (позитронно-эмиссионную томографию) мозга пяти шимпанзе, решавших задачи, связанные со сравнением лицеподобных и нелюбоподобных стимулов. Анализ показал увеличение активности метаболизма глюкозы во всех тех областях мозга, которые связаны с перцепцией лиц и у людей – в веретенообразной извилине (fusiform gyrus), орбито-фронтальном кортексе (orbitofrontal cortex) и задней верхней височной борозде (posterior superior temporal sulcus). Сравнение полученных данных с результатами исследования деятельности мозга макак, полученными в предыдущих экспериментах, позволило авторам сделать вывод о том, что высшие приматы унаследовали от макак ряд нейро-когнитивных механизмов, используемых при восприятии лиц.

Помимо широко известных данных о приматах нейрональная специализация изучалась только у овец, мозг которых обнаруживает поразительное сходство с мозгом обезьян в этом отношении (К. Кендрик). Регистрация активности отдельных нейронов показала, что некоторые из них селективны к индивидуальным лицам, а некоторые – к целым категориям объектов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное нами рассмотрение данных литературы показывает, что, несмотря на их важность и разнообразие, пока рано переходить к попыткам их корректного мета-анализа. Однако качественное сопоставление результатов различных работ вполне возможно и полезно. В таблице 1 собраны наиболее общие данные по группам животных. При этом утвердительный ответ «да» использовался в случае, если характеристика к настоящему моменту была обнаружена у более, чем 3 представителей вида или класса.

Таблица 1. Восприятие лиц животными разных видов.

Характеристика	Человек	Человекообразные обезьяны	Низшие обезьяны	Млекопитающие (кроме приматов)	Птицы	Рептилии	Насекомые
Различение и запоминание других индивидов по лицам	да	да	да	У некот. видов: овцы (Ovis aries); собаки (Canis familiaris)	У некот. видов: вороны (Corvus brachyrhynchos), сороки (Pica pica), пересмешники (Mimus)		у одного вида (осы Polistes fuscatus)

					polyglottos)		
Учет направления взгляда	да	да	Да: воротничковые мангабеи (<i>Cercocebus atys torquatus</i>), макаки резус (<i>Macaca mulatta</i>), медвежьи макаки (<i>M. Arctoides</i>) и свинохвостые макаки (<i>M. Nemestrina</i>)	У нек. видов: собаки (<i>Canis familiaris</i>); лошади	У некот. видов	горные агамы (<i>Psammophilus dorsalis</i>); красноногие черепахи (<i>Geochelone carbonaria</i>)	
Раннее предпочтение лицеподобных стимулов	да	да	да				
Предпочтение материнского лица	да	да					
Эффект инверсии	да	Да	да				
Эффект «своей расы/вида»	да	да	да	У некот. видов			
Возможность мимических выражений	да	да	да	у некоторых видов	нет		нет
Имитация мимики	да	да		нет	нет		нет
Различение эмоций	да	да	да	да			нет
Наличие специализированных зон мозга	да	да	да	У некот. видов: овцы <i>Ovis aries</i> ;			

Лицо является важным источником информации не только для человека, но и для многих животных: млекопитающих, птиц и даже насекомых, способных различать и запоминать лица других особей своего вида и, в случаях близкого взаимодействия, людей. При этом специфичность обработки лицеподобных стимулов установлена пока только для приматов и для овец.

Полученные данные позволяют предположить, что основы человеческой способности к различению, запоминанию и категоризации лиц возникли на предшествующих этапах эволюции. Основными предпосылками развития такой способности являются:

1. Высокая значимость и сложность взаимодействия с индивидами своего или иного вида.
2. Преимущественно зрительный канал получения информации.

На начальном этапе лица обрабатываются аналогично другим внешним стимулам, однако «плотность записи» в лицах позволяет перейти к считыванию информации именно с данного локального участка тела. Гомологичные способности к преимущественному

вниманию к лицам развиваются у представителей различных видов в разных классах животных, для которых внутри- и межвидовые взаимодействия играют важную роль.

К настоящему времени установлено, что у приматов и, возможно, у овец (исследований с животными других видов пока нет) в ходе постоянного взаимодействия с конспецифичными особями, по-видимому, начинает фиксироваться специализация некоторых отделов мозга, связанных с обработкой информации, присутствующей в стимулах с лицеподобной структурой: т.е. двумя контрастными горизонтально расположенными элементами сверху и одним элементом под ними посередине. При этом начинают проявляться специфические эффекты восприятия, например, ухудшение опознавания лица при его инверсии, т.е. при переводе его из «особого» в обычный вид стимулов.

Ранняя преднастройка мозга к перцепции лиц увеличивает их привлекательность по сравнению с другими объектами окружающего мира, а преимущественное внимание к лицам в свою очередь постоянно настраивает восприятие на наиболее часто встречающуюся внешность, т.е. на представителей своего вида или своей расы, увеличивая эффективность извлечения информации из лиц этого типа, но снижая опознавание и категоризацию всех других лиц (перцептивное сужение).

Узнавание других индивидов и различение их эмоций представляют собой разные функции и связываются с различными зонами мозга не только у человека, но и у приматов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гарднер М. Этот правый левый мир. М.: Изд-во «Мир». 1967.
2. Крученкова Е.П. Материнское поведение млекопитающих. М.: КРАСАНД, 2009. - 208 с.
3. Сергиенко Е.А. Антиципация в раннем онтогенезе человека. М.: Наука, 1992. - 142 с.
4. Томаселло М. Истоки человеческого общения. М.: Языки славянских культур, 2011. – 328 с.
5. Фирсов Л.А. Поведение антропоидов в природных условиях. М.: КРАСАНД, 2010. - 168 с.
6. Bushnell I.W.R., Sal F., Mulhn J.T. Neonatal recognition of the mother's face. // *British Journal of Developmental Psychology*. 1989. V. 7. P. 3-15.
7. Carter J., Lyons N.J., Cole H.L., Goldsmith A.R. Subtle cues of predation risk: starlings respond to a predator's direction of eye-gaze // *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2008. V. 275. P. 1709–1715.

8. Delfour F., Marten K. Mirror image processing in three marine mammal species: killer whales (*Orcinus orca*), false killer whales (*Pseudorca crassidens*) and California sea lions (*Zalophus californianus*) // Behavioural Processes. 2001. V. 53. Issue 3. P. 181–190.
9. Ferrari P.F., Kohler E., Fogassi L., Gallese V. The ability to follow eye gaze and its emergence during development in macaque monkeys // PNAS. 2000. V. 97. No. 25. P. 13997–14002.
10. Ferrari P.F., Visalberghi E., Paukner A., Fogassi L., Ruggiero A. et al. Neonatal imitation in rhesus macaques. // PLoS Biology. 2006. V. 4(9). e302. Электронный ресурс: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1560174/pdf/pbio.0040302.pdf> (Дата обращения 20.09.2013).
11. Gácsi M, Miklósi A, Varga O, Topál J, Csányi V. Are readers of our face readers of our minds? Dogs (*Canis familiaris*) show situation-dependent recognition of human's attention // Animal Cognition. 2004. V. 7(3). P. 144-153.
12. Hains S. M. J., Muir D.W. Infant sensitivity to adult eye direction. // Child Development. 1996. V. 67. P. 1940–1951.
13. Hampton R.R. Sensitivity to information specifying the line of gaze of humans in sparrows // Behaviour. 1994. V. 130. P. 41-51.
14. Hoffman E.A., Haxby J.V. Distinct representations of eye gaze and identity in the distributed human neural system for face perception. // Nature Neuroscience. 2000. V. 3(1). P. 80–84.
15. Kano F., Tanaka M., Tomonaga M. Enhanced recognition of emotional stimuli in the chimpanzee (*Pan troglodytes*) // Animal Cognition. 2008. V. 11. P. 517–524.
16. Kendrick K.M., da Costa A.P., Hinton M.R., Leigh A.E., Peirce J.W. Sheep don't forget a face // Nature. 2001. V. 414. P. 165-166.
17. Kobayashi H., Kohshima S. Unique morphology of the human eye. // Nature. 1997. V. 387. P. 767-768).
18. Kuwahata H., Adachi I., Fujita K., Tomonaga M., Matsuzawa T. Development of schematic face preference in macaque monkeys. // Behavioural Processes. 2004. V. 66. P. 17–21.
19. Lee W.Y., Lee S., Chun Choe J., Jablonski P.G. Wild birds recognize individual humans: experiments on magpies, *Pica pica*. // Animal cognition. 2011. V. 14 (6). P. 817-825.
20. Leopold D.A., Rhodes G. A. Comparative View of Face Perception. // Journal of Comparative Psychology. 2010. V. 124. P. 233–251.
21. Levey D.J., Londoño G.A., Ungvari-Martin J., Hiersoux M.R., Jankowski J.E., Poulsen J.R., Strace Ch.M., Robinson S.K. Urban mockingbirds quickly learn to identify individual humans. // Proceedings of the National Academy of Science. 2009. V. 106(22). P. 8959 – 8962.
22. Marzluff J.M., Walls J., Cornell H.N., Withey J.C., Craig D.P. Lasting recognition of threatening people by wild American crows. // Animal Behaviour. 2010. V. 79. P. 699–707.

23. McNeil D. *The Face: A Natural History*. / Publisher: Back Bay Books.- 2000. 384 p.
24. Meltzoff A.N., Moore M.K. Imitation of Facial and Manual Gestures by Human Neonates. // *Science*. 1977. V. 198. P. 75-78.
25. Mondloch C.J., Lewis T.L., Budreau D.R. Maurer D, Dannemiller J.L., Stephens B.R., Kleiner-Gathercoal K.A. Face perception during early infancy. // *Psychological Science*. 1999. V.10. P. 419-422.
26. Myowa-Yamakoshi M., Tomonaga M. Development of face recognition in an infant gibbon (*Hylobates agilis*) // *Infant Behavior & Development*. 2001. V. 24. P. 215–227.
27. Myowa-Yamakoshi M., Tomonaga M., Tanaka M., Matsuzawa T. Imitation in neonatal chimpanzees (*Pan troglodytes*) // *Developmental Science*. 2004. V. 7(4). P. 437-442.
28. Parr L. A. The discrimination of faces and their emotional content by chimpanzees (*Pan troglodytes*). // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2003. V. 1000. P. 56-78.
29. Pascalis O., de Schonen S., Morton J., Deruelle C., Fabre-Grenet M. Mother's Face Recognition by Neonates: A Replication and an Extension // *Infant behavior and development*. 1995. V. 18. P. 79-85.
30. Pack A.A., Herman L.M. Bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*) comprehend the referent of both static and dynamic human gazing and pointing in an object-choice task // *Journal of Comparative Psychology*. 2004. V. 118. P. 160–171.
31. Peirce J.W., Leigh A.E., daCosta A.P.C., Kendrick K.M. Human face recognition in sheep: lack of configurational coding and right hemisphere advantage // *Behavioural Processes*. 2001. V. 55. P. 13–26.
32. Phelps M. T., Roberts, W. A. Memory for pictures of upright and inverted faces in humans (*Homo sapiens*), squirrel monkey (*Saimiri sciureus*) and pigeons (*Columba livia*). // *Journal of Comparative Psychology*. 1994. V. 108. P. 114–125.
33. Pokorny J. J., Webb C.E., de Waal F.B.M. An inversion effect modified by expertise in capuchin monkeys. // *Animal Cognition*. 2011. V. 14(6). P. 839-846.
34. Proops L., Walton M., McComb K. The use of human-given cues by domestic horses (*Equus caballus*) during an object choice task // *Animal Behaviour*. 2010. V. 79. P. 1205–1209.
35. Proops L., Rayner J., Taylor A.M., McComb K. The Responses of Young Domestic Horses to Human-Given Cues // *PLoS One*. 2013. Jun 19. 8(6). e67000. Электронный ресурс <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3686775/> Дата обращения 25.11.2013.
36. Racca A., Guo K., Meints K., Mills D.S. Reading faces: differential lateral gaze bias in processing canine and human facial expressions in dogs and 4-year-old children // *PLoS One*. 2012. V. 7 (4). E36076. Электронный ресурс

<http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0036076> Дата обращения 25.11.2013.

37. Salva O.R., Farroni T., Regolin L., Vallortigara G., Johnson M.H. The evolution of social orienting: evidence from chicks (*Gallus gallus*) and human newborns // *PLOS One*. 2011. V. 6. No. 4. E18802.
38. Sheehan M.J., Tibbetts E.A. Robust long-term social memories in a paper wasp. // *Current Biology*. 2008. V. 18. P. R851-R852.
39. Soproni K., Miklosi A., Topal J., Csanyi V. Comprehension of Human Communicative Signs in Pet Dogs (*Canis familiaris*) // *Journal of Comparative Psychology*. 2001. V. 115. No. 2. P. 122-126.
40. Sreekar R., Quader S. Influence of gaze and directness of approach on the escape responses of the Indian rock lizard, *Psammophilus dorsalis* (Gray, 1831) // *Journal of Biosciences*. 2013. V. 38. P. 829–833.
41. Sugita Y. Face perception in monkeys reared with no exposure to faces. // *PNAS*. 2008. V. 105. P. 394-398.
42. Tibbetts E.A., Dale J. Individual recognition: it is good to be different // *Trends in ecology and evolution*. 2007. V. 22. P. 529–537.
43. Tomasello M., Call J., Hare B. Five primate species follow the visual gaze of conspecifics // *Animal Behaviour* 1998. V. 55. P. 1063–1069.
44. Von Bayern A.M.P., Emery N.J. Jackdaws respond to human attentional states and communicative cues in different contexts // *Current biology*. 2009. V. 19. Is. 7. P. 602–606.
45. de Waal F.B.M. What is an animal emotion? // *Annals of New York Academy of Sciences*. 2011. V. 1224. P.191 – 206.
46. Weiss D.J., Kralik J., Hauser M.D. Face processing in cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*). // *Animal Cognition*. 2001. V. 4. P. 191–205.