

**ДИСКУССИЯ**

# СКОЛЬКО СТОЯТ КОГНИТИВНЫЕ СПОСОБНОСТИ?

КОММЕНТАРИЙ К СТАТЬЕ А.Л. КРУШИНСКОГО «ПЛАТА ЗА РЕШЕНИЕ ЗАДАЧИ: БИОФИЗИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ И ВОЗМОЖНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ»

**Варвара Дьяконова**

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова, РАН, Москва

**Аннотация.** Комментарии посвящены анализу эмпирических данных, преимущественно биологических, которые могут прямо или косвенно свидетельствовать о том, существует ли «плата» за развитие и реализацию когнитивных функций. Существенна ли эта плата для естественного отбора? Может ли она считаться чисто энергетической?

**Контактная информация:** Варвара Дьяконова, [dyakonova.varvara@gmail.com](mailto:dyakonova.varvara@gmail.com); ул. Вавилова, д. 26, 119334, Москва, Россия

**Ключевые слова:** эволюция когнитивных функций, интеллект, обучение, память, решение задачи, энтропия, информация, экстраполяция, этология

© 2015 Варвара Дьяконова. Данная статья доступна по лицензии [Creative Commons “Attribution”](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/) («Атрибуция») 4.0. всемирная, согласно которой возможно неограниченное распространение и воспроизведение этой статьи на любых носителях при условии указания автора и ссылки на исходную публикацию статьи в данном журнале в соответствии с канонами научного цитирования.

**Благодарности.** Поддержано грантами РФФИ 14-04-00537, 14-04-00875. С благодарностью отмечаю участие Д. А. Сахарова и анонимного рецензента в подготовке и улучшении качества статьи.

Статья поступила в редакцию 25 июня 2015 г. Принята в печать 26 сентября 2015 г.

А.Л. Крушинский, основываясь на положениях Э. Шредингера, Л. Больцмана, Л. Бриллюэна, предположил, что за получение информации при решении когнитивных задач мозг должен заплатить временной утратой своей исходной упорядоченности, которая, по-видимому, не всегда может быть успешно восстановлена за счет притока энергии и повышения энтропии внешней среды (Крушинский А., 2015). Цель моих комментариев — анализ эмпирических данных, преимущественно биологических, которые могут прямо или косвенно свидетельствовать о том, существует ли «плата» в самом широком смысле этого слова за развитие и эксплуатацию когнитивных функций. Свидетельством наличия такой предположительной платы будем считать параллельное ухудшение каких-либо иных функций, не связанных с решением когнитивных задач.

Анализу корреляций между уровнем интеллекта (стандартно оцениваемому по *intelligence quotient*, IQ) и разнообразными медицинскими/социально-экономическими показателями у человека посвящена обширная литература (обзоры приведены, например,

в Deary et al., 2010, Deary, 2012 a,b). На сегодняшний день основные выводы выглядят оптимистично для обладателей высокого IQ. IQ положительно коррелирует с социальным положением, образованием, с хорошим здоровьем и высокой продолжительностью жизни (Deary, 2012a). Эти закономерности вызвали к жизни новую дисциплину, получившую название когнитивной эпидемиологии (Deary, 2012 a,b), а также породили ряд рассуждений о необходимости некоторого общего высокого уровня развития и интеграции организма для выполнения сложных когнитивных функций (Deary, 2012b). Статистические данные свидетельствуют о том, что интеллект генетически наследуем (Deary, 2009). Кроме того, для его носителей характерен высокий аутсортинг при половом отборе (Prokosch et al., 2009), что дополнительно способствует поддержанию и усилению этого признака у потомков. Тенденция к снижению численности потомства, характерная для регионов с высокой плотностью носителей высокого IQ, по-видимому, может окупаться лучшей выживаемостью потомков и даже повышением качества спермы, положительно коррелирующим с интеллектом

по некоторым результатам (Arden et al., 2009). В целом большинство данных говорит о том, что преимущества высокого интеллекта в человеческом социуме превысили возможную плату за развитие этой функции.

Хорошо известный труд Ломброзо «Гениальность и помешательство» (Ломброзо, 1892) разбирает исключительные, краевые случаи чрезмерного развития интеллектуальных и творческих способностей, сильно выходящие за стандартные нормы популяции. Выводы о взаимосвязанности творческой одаренности и патологии ЦНС не были подтверждены статистически, на что многократно указывали критики этой работы. Однако в июне этого года появилась публикация в *Nature Neuroscience* (Power et al., 2015), которая заставила вновь вспомнить классическую работу Ломброзо, предоставив данные о сцепленности на генетическом уровне творческих способностей и биполярных расстройств в нескольких крупных выборках населения. Эти факты могли бы указывать на существование определенной «платы за ум», скрытой в человеческом обществе благодаря множественным социальным благам. Однако не исключена и обратная взаимосвязь, например, влияние исходной неоптимальности функционирования ЦНС на компенсаторное улучшение в онтогенезе каких-то других функций, обеспечивающих выживание невротичной особи в социуме.

Эволюционная когнитивистика, занимающаяся исследованиями на животных, также традиционно рассматривает в основном преимущества, которые получает особь и вид от развития интеллекта (Reader, Laland, 2003; Shettleworth, 2009; Clutton-Brock, Sheldon, 2010). К числу таких преимуществ, которые должны быть активно поддерживаемы естественным отбором, наиболее часто относят повышение способности адаптивно менять поведение в ответ на меняющиеся условия окружающей среды. Вопрос о возможной плате за ум ставится немногими авторами (Thornton, Lukas, 2012; Mery, 2013). Однако проведенный ими анализ указывает на то, что постановка этого вопроса необходима для понимания эволюции когнитивных функций.

Сравнительные данные, полученные на животных в естественных условиях обитания, свидетельствуют о существовании следующих закономерностей.

1. Когнитивные способности характеризуются большой индивидуальной внутривидовой и внутривидовой вариативностью у всех исследованных в этом отношении видов животных — от плоских червей до приматов (Thornton, Lukas, 2012; Mery, 2013).

2. Отсутствует явная корреляция интеллекта с высоким рангом в сообществе (Thornton, Lukas 2012), для некоторых видов наблюдалась корреляция с субдоминантным положением (Cole, Quinn, 2011, см. также Крушинская и др., 1982 для лабораторных условий содержания).

3. Развитие когнитивных функций сильно зависит от экологического и социального контекста: у близких видов и даже популяций одного вида, обитающих в разных условиях, эти способности могут разительно отличаться. При этом усиление когнитивных способностей, как правило, характерно для животных, обитающих в меняющихся или более сложных условиях среды обитания. (В этом отношении любопытны так-

же данные об улучшении когнитивных способностей после интенсивной локомоции, в естественных условиях сопровождающейся большей скоростью изменений во внешней среде (Salmon, 2001; Hillman et al., 2008; Дьяконова и др., 2013; 2015).

4. Когнитивные способности как в онтогенезе, так и на временной шкале смены поколений в одной популяции имеют выраженную тенденцию к угасанию при исчезновении фактора, требующего когнитивной нагрузки. Например, при увеличении постоянства среды (Moran, 1992; Pravosudov, Clayton, 2002; Shettleworth, 2009; Mery, 2013) или при снижении давления полового отбора (Hollis, Kawecki, 2014).

В целом эти закономерности указывают на «осторожное» и экономичное отношение биологической эволюции к развитию когнитивных функций, несмотря на казалось бы очевидные преимущества во внутривидовой конкуренции, которые оно обеспечивает. Существование платы за развитие умственных способностей могло бы быть причиной такой экономии. Однако в этологических и сравнительных когнитивных исследованиях, несмотря на их несомненную ценность, мы все еще остаемся в пределах коррелятивных отношений с неясной причинно-следственной структурой.

Прояснить ситуацию могли бы исследования на животных, позволяющие в эксперименте проверить наличие однонаправленной связи: усиление когнитивных функций — снижение эффективности других функций. Экспериментов такого рода немного, но они существуют. Как правило, их исходные цели не были связаны с интересующим нас вопросом, ответ на него иногда был получен случайно. Эксперименты ставились для проверки гипотезы о наследовании когнитивных способностей, возможности их усиления при искусственном отборе, выяснения физиологических и генетических механизмов, отвечающих за ум.

Наиболее ранние шаги в этом направлении были предприняты в лаборатории Л.В. Крушинского. Он рассматривал способность животных оперировать простейшими законами окружающей среды как одно из важнейших проявлений разумного поведения и разработал методы ее количественной и экспериментальной оценки. Так, «знаменитый» тест на экстраполяцию позволял оценить способность животных к пониманию законов движения и неискоряемости (Крушинский Л., 2009). Однако первые попытки провести селекцию крыс на способность к решению экстраполяционной задачи оказались неудачны (Крушинский Л. и др., 1975). Причина этой неудачи как раз интересна в связи с поставленным вопросом о наличии платы за когнитивные способности. Оказалось, что быстрее, чем прогресс в решении задачи, в ряду поколений нарастал страх перед экспериментальной обстановкой, что привело к полной невозможности проводить дальнейшие эксперименты. Только недавно эти эксперименты были продолжены уже на мышах и с введением дополнительного отбора на устойчивость к невроту в экспериментальной ситуации (Голибродо и др., 2014; Perrepelkina et al., 2015). В этом случае удалось получить животных, которые, хотя и не решали задачу на экстраполяцию более успешно, чем контроль, но оказались достоверно лучше в решении другого когнитивно-

го теста (поиск входа в убежище). Кроме того, для них было характерно большее, чем в контроле, потребление пищи, а также сниженная боязнь новой пищи (гипонеофагия). И то и другое любопытно в контексте рассуждений об энергетической плате за ум. В отношении тревожности результаты оказались неоднозначны. В открытом поле мыши, селектированные одновременно на способность решать экстраполяционную задачу и отсутствие боязни новой обстановки, проявляли больший интерес к новому объекту (еде), что свидетельствовало о снижении тревожности, но в другом тесте, предоставляющем возможность покидать освещенные участки, проявляли большую осторожность, что традиционно трактуется как свидетельство повышенной тревожности. Последний факт интересен, ведь мышей отбирали на низкую тревожность, однако получить однозначно менее тревожных животных при одновременной селекции на способность к решению задачи не удалось.

Еще одна поведенческая парадигма, которая принесла ряд неожиданных и интересных результатов, связана с обучением крыс в сложном лабиринте Трайона (Tryon, 1942) и с последующим получением двух линий животных, отобранных по способности к обучению: «умных» (*bright*) и «тупых» (*dull*). Животные этих линий имели выраженные отличия по целому ряду поведенческих, социальных, физиологических и даже биохимических характеристик.

Хорошо обучающиеся животные (линия *bright*) проявляли более выраженную реакцию страха в модели с эмоциональным резонансом, в открытом поле их поведение характеризовалось высокой тревожностью (Хоничева и др., 1986). *Bright* самцы достоверно чаще проигрывали *dull* самцам в драках и занимали подчиненное положение (Золотарева и др., 1987; Крушинская и др., 1988), в их социальном поведении преобладали реакции защитного характера, а у самцов линии *dull* — агрессивного.

Две линии были исследованы по показателям метаболизма, таким как общий уровень глюкозы в периферической крови, скорость выброса глюкозы в ответ на введение адреналина, уровень адреналина и норадреналина в крови и надпочечниках, устойчивость липидов к окислительному стрессу и активность супероксиддисмутазы (Золотарева и др., 1987). Различия были достоверны по всем показателям. У линии *dull* кривые, характеризующие обмен сахара, соответствовали норме, у *bright* они были смещены в сторону диабетического типа. Различия в реакции глюкозы на введение адреналина свидетельствовали о лучших мобилизационных возможностях линии *dull*. Синтез адреналина и норадреналина в надпочечниках оказался примерно на одном уровне, но в крови содержание обоих катехоламинов было в 2.7—3.4 раза выше у линии *bright*. Уровень перекисного окисления липидов у линии *bright* был в два раза выше, несмотря на то что синтез супероксиддисмутазы (СОД), предотвращающей окисление, был также выше в 1.6 раза. Авторы трактовали эти результаты как свидетельство снижения устойчивости липидов и компенсаторной активации СОД у линии *bright* (Хоничева и др., 1986). Кроме того, «хорошие» биохимические показатели коррелировали с вероят-

ностью победы в драке, что, по мнению авторов, объясняло более высокую вероятность проигрыша самцов линии *bright*. Действительно, подбор для драки самцов *bright* и *dull* с близкими биохимическими показателями привел к тому, что победителями чаще становились самцы линии *bright* (Крушинская и др., 1988; Хоничева и др., 1986).

У крыс линии *bright* проявилось еще одно интересное свойство: они демонстрировали предрасположенность к алкоголизму, гораздо более выраженную, чем крысы, полученные в результате направленного искусственного отбора на алкоголизм (Amit, Smith, 1992).

Общий вывод, напрашивающийся из этой серии работ, достаточно очевиден. Отбор на успешность обучения в сложном лабиринте привел к существенному снижению общей приспособленности животных, проявляющейся на поведенческом, социальном и биохимическом уровне. Однозначно рассматривать эти данные как свидетельство высокой платы за когнитивные способности нельзя, поскольку невозможно исключить исходную случайную сцепленность признаков. Только воспроизведение подобных эффектов на других видах и в других экспериментальных ситуациях позволило бы говорить о том, что подобная сцепленность не случайна.

Продолжение темы последовало на далеком в систематическом отношении животном, излюбленном объекте генетиков — дрозофиле. Вели отбор особей, способных устанавливать ассоциацию между сложным запахом и вкусом, контрольная линия находилась в идентичных условиях, но не подвергалась обучению (Mery, Kawecki, 2002; 2003). Через 20 поколений были получены мухи, демонстрировавшие более высокую скорость обучения и лучшую память, но не отличавшиеся по способности воспринимать, различать или «уделять внимание» стимулу. Быстрее обучаться и лучше помнить отобранные мухи могли не только в поведенческой модели, которая использовалась для отбора, но и в других условиях ассоциативного обучения (и с положительным, и с отрицательным подкреплением).

Результаты сравнения «умных» и контрольных мух отражены в публикациях с характерными названиями «A fitness cost of learning ability in *Drosophila melanogaster*» (Mery, Kawecki, 2003) и «Costs of memory: lessons from 'mini' brains» (Burns et al., 2011). Первая находка снижения общей приспособленности умных мух заключалась в том, что их личинки при ограничении пищевого субстрата не могли конкурировать с личинками контрольных линий, выживаемость была драматически снижена. Эффект не связан с имбридингом. Любопытно, что искусственный отбор на выживаемость личинок в условиях дефицита пищевого субстрата симметрично привел к снижению способности обучаться (Kolss, Kawecki, 2008). Сходные симметричные отношения найдены между способностью к обучению и общей продолжительностью жизни дрозофил. Отбор на способность к обучению привел к снижению на 15% продолжительности жизни, а отбор на продолжительность жизни привел к ухудшению на 40% способности обучаться в молодом возрасте (Burger et al., 2008).

О появлении неврозов при попытках решения сложных задач у млекопитающих и птиц достаточно хорошо известно (Крушинский Л. и др., 1975; Семиохина и др., 1976), в некоторых случаях эти патологические проявления вынуждали экспериментаторов снижать сложность задачи (Самулеева и др., 2015). Любопытно, что и у дрозофил когнитивная нагрузка (процедура обучения) вызывала определенные негативные последствия, например, приводила к снижению фертильности и уменьшению на 15% количества яиц. Продолжительные когнитивные тренировки (20 дней) снижали плодовитость на 40% (Mery, Kawecki, 2004). Сходным образом формирование долговременной памяти снижало устойчивость дрозофил к острому стрессу, вызванному резким ограничением в воде и пище (Mery, Kawecki, 2005). Эти данные, по мнению авторов, являются свидетельством того, что плата на улучшение когнитивных способностей проявляется не только при генетическом отборе «более подходящего нейронального субстрата для обучения», но и при непосредственной эксплуатации этого субстрата для решения когнитивных задач.

С другой стороны, у социальных насекомых, пчел, были найдены положительные корреляции между способностью к обучению и устойчивостью к окислительному стрессу и бактериальной инфекции (Alghamdi et al., 2009). Связаны ли эти различия с социальной организацией жизни, снижающей конкуренцию, остается неизвестным.

В отличие от моделей Трайона, у «умных» дрозофил пока не исследованы метаболические, поведенческие и другие возможные причины снижения конкурентноспособности, фертильности и выживаемости. Эта возможность остается и представляет большой интерес. Скорее всего, различия должны проявиться на весьма значимых функциональных направлениях. Показательно, что снижение выживаемости, конкурентноспособности и фертильности характерно для дрозофил при таких масштабных явлениях, как, например, снижение контроля за активностью мобильных элементов в геноме и снижение генетической стабильности. Не снижается ли генетическая стабильность при отборе на когнитивные способности? Ответ на этот вопрос, насколько мне известно, еще не поднимался в современной литературе.

Итак, если перечислить все эмпирически выявленные на сегодняшний день негативные последствия развития когнитивных способностей у организмов разного уровня организации, то получится следующий список:

- гипертормозимость;
- эмоциональная неустойчивость;
- тревожность;
- склонность к алкоголизму;
- снижение адаптивности гликогенового ответа на стресс;
- понижение социального ранга;
- снижение конкурентноспособности в борьбе за ресурсы;
- снижение фертильности, численности и выживаемости потомства;

- снижение общей и метаболической устойчивости к стрессу.

Эти данные свидетельствуют о том, что «плата» за когнитивные способности может затрагивать не только функции нервной системы, но и глобальные метаболические и биохимические процессы в организме.

Данных пока недостаточно, чтобы делать далеко идущие выводы. Существует только набор свидетельств в пользу довольно высокой платы за когнитивные способности. Однако уже имеющиеся свидетельства указывают на неоднозначность «когнитивной продвинутой» для естественного отбора. За несомненно полезное понижение неопределенности внешней среды (Friston, 2010; Carhart-Harris et al., 2014) все-таки, по-видимому, приходится заплатить. Перечень «возможных видов оплаты» хорошо согласуется с такими фактами, как большая индивидуальная вариабельность в отношении когнитивных способностей у всех видов и быстрое снижение умственных способностей при исчезновении внешних факторов, требующих когнитивной нагрузки (Moran, 1992; Pravosudov, Clayton, 2002; Shettleworth, 2009; Mery, 2013; Hollis, Kawecki, 2014). Экономное отношение эволюции к когнитивной функции трудно объяснить в принятых терминах энергетической платы за ум, поскольку энергетика легко восполняется за счет внешних ресурсов, а повышение интеллекта может обеспечить успех в доступе к ним. Плата в терминах снижения упорядоченности мозга или организма (Крушинский А., 2013; 2015) представляется более правдоподобной, поскольку упорядоченность не всегда можно восстановить только за счет притока энергии.

До А.Л. Крушинского при обсуждении возможных причин снижения устойчивости и конкурентноспособности при повышении когнитивных возможностей рассматривалась только энергетическая составляющая (Mery, Kawecki, 2004; 2005; Niven, Laughlin, 2008; Mery, 2013). Логика большинства исследователей прозрачна: работа мозга и формирование в онтогенезе мозга, способного решать более сложные задачи, очевидно, требует энергии, следовательно, энергии может не хватить на какие-то другие органы и системы, не задействованные в решении задач, и это понизит общую приспособленность организма. Однако этому противоречат результаты экспериментов. Например, и дрозофилы, и крысы линий Трайона отбирались в лабораторных условиях, исключая недостаток питания, конкуренцию за него, а следовательно, и недостаток энергии. Энтропийная плата за повышение когнитивных способностей и решение задач, впервые рассмотренная А.Л. Крушинским, с моей точки зрения, больше соответствует эмпирическим данным о снижении общей приспособленности животных в результате отбора на когнитивные способности.

## Литература

- Голибродо В.А., Перепелкина О.В., Лилья И.Г., Полетаева И.И. Поведение мышей, селективированных на когнитивный признак, в тесте на гипонеофагию // Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова. 2014. Т. 64. № 6. С. 639–645.
- Дьяконова В.Е., Коршунова Т.А., Воронцов Д.Д. Влияние двигательной активности на скорость принятия решения в витальной ситуации у улитки // Материалы конференции «Когнитивная наука в Москве: новые исследования» / Под ред. Е. В. Печенковой, М. В. Фаликман. Москва: БукиВеди, ИППИП, 2015. С. 125–130.
- Дьяконова В.Е., Крушинский А.Л., Щербакова Т.Д. Эволюционные и нейрохимические предпосылки влияния двигательной активности на когнитивные функции // Материалы конференции «Когнитивная наука в Москве: новые исследования» / Под ред. Е. В. Печенковой, М. В. Фаликман. Москва: БукиВеди, 2013. С. 113–117.
- Золотарева Н.Н., Крушинская Н.Л., Дмитриева И.Л. Сравнительная характеристика метаболизма самцов крыс линии Трайона (Tryon maze dull and Tryon maze bright) и возможность прогнозирования их социального статуса по биохимическим показателям // Доклады АН СССР. 1987. Т. 292. № 3. С. 751–755.
- Крушинская Н.Л., Золотарева Н.Н., Дмитриева И.Л. Характер социальных отношений самцов крыс линий Трайона (Tryon maze bright и Tryon maze dull), оцененных по некоторым биохимическим критериям // Журнал общей биологии. 1988. Т. 49. № 2. С. 255–262.
- Крушинская Н.Л., Ляпунова К.Л., Дмитриева И.Л., Сузов А.В. Способность к решению экстраполюционной задачи у самцов *Rattus norvegicus*, занимающих различное ранговое положение в иерархической структуре группы // Журнал общей биологии. 1982. Т. 43. № 1. С. 72–78.
- Крушинский А.Л. Биофизические аспекты рассудочной деятельности // Формирование поведения животных в норме и патологии. к 100-летию со дня рождения Л.В. Крушинского (1911–1984) / Под ред. И.И. Полетаевой, З.А. Зориной. М.: Языки славянской культуры, 2013. С. 424–436.
- Крушинский А.Л. Плата за решение задачи: биофизические предпосылки и возможные эволюционные последствия // Российский журнал когнитивной науки. 2015. Т. 2. № 1. С. 52–61.
- Крушинский Л.В., Астаурова Н.Б., Кузнецова Л.М., Очинская Е.И., Полетаева И.И., Романова Л.Г., Сотская М.Н. Роль генетических факторов в определении способности к экстраполяции у животных // Актуальные проблемы генетики поведения / Под ред. В.К. Федорова, В.В. Пономаренко. Л.: Наука, 1975. С. 98–110.
- Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд. МГУ, 2009.
- Ломброзо Ч. Гениальность и помешательство. СПб.: Издание Ф. Павленкова, 1892.
- Самулеева М.В., Смирнова А.А., Обозова Т.А., Зорина З.А. Исследование формирования отношений симметрии между «знаком» и «обозначаемым» у серых ворон // Материалы конференции «Когнитивная наука в Москве: новые исследования» / Под ред. Е. В. Печенковой, М. В. Фаликман. Москва: БукиВеди, ИППИП, 2015. С. 390–394.
- Семиохина А.Ф., Очинская Е.И., Рубцова Н.Б., Крушинский Л.В. Новое в изучении экспериментальных неврозов, вызванных перенапряжением высшей нервной деятельности // Доклады АН СССР. 1976. Т. 231. № 2. С. 503–505.
- Хоничева Н.М., Гуляева Н.В., Жданова И.В., Обедин А.Б., Дмитриева И.Л., Крушинская Н.Л. Тип поведения и активность супероксиддисмутазы в головном мозге у крыс (сравнение 2-х линий крыс) // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 1986. Т. 102. № 12. С. 643–645.
- Alghamdi A., Raine N., Rosato E., Mallon E.B. No evidence for an evolutionary trade-off between learning and immunity in a social insect // Biology Letters. 2009. Vol. 5. No. 1. P. 55–57.
- Amit Z., Smith B.R. Differential ethanol intake in Tryon maze-bright and Tryon maze-dull rats: implications for the validity of the animal model of selectively bred rats for high ethanol consumption // Psychopharmacology. 1992. Vol. 108. No. 1-2. P. 136–140. doi:10.1007/BF02245298
- Arden R., Gottfredson L.S., Miller G., Pierce A. Intelligence and semen quality are positively correlated // Intelligence. 2009. Vol. 37. No. 3. P. 277–282. doi:10.1016/j.intell.2008.11.001
- Burger J., Kolss M., Pont J., Kawecki T.J. Learning ability and longevity: A symmetrical evolutionary trade-off in *Drosophila* // Evolution. 2008. Vol. 62. No. 6. P. 1294–1304. doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00376.x
- Burns J.G., Foucaud J., Mery F. Costs of memory: lessons from 'mini' brains // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. 2011. Vol. 278. No. 1707. P. 923–929. doi:10.1098/rsbl.2008.0514
- Carhart-Harris R.L., Leech R., Hellyer P.J., Shanahan M., Feilding A., Tagliazucchi E., Chialvo D.R., Nutt D. The entropic brain: a theory of conscious states informed by neuroimaging research with psychedelic drugs // Frontiers in Human Neuroscience. 2014. Vol. 8. P. 20. doi:10.3389/fnhum.2014.00020
- Clutton-Brock T., Sheldon B.C. The seven ages of Pan // Science. 2010. Vol. 327. No. 5970. P. 1207–1208. doi:10.1126/science.1187796
- Cole E.F., Quinn J.L. Personality and problem-solving performance explain competitive ability in the wild // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. 2011. Vol. 279. P. 1168–1175. doi:10.1098/rspb.2011.1539
- Deary I.J. Looking for 'system integrity' in cognitive epidemiology // Gerontology. 2012a. Vol. 58. No. 6. P. 545–553. doi:10.1159/000341157
- Deary I.J. Intelligence // Annual Review of Psychology. 2012b. Vol. 63. No. 1. P. 453–482. doi:10.1146/annurev-psych-120710-100353
- Deary I.J., Johnson W., Houlihan L.M. Genetic foundations of human intelligence // Human Genetics. 2009. Vol. 126. No. 1. P. 215–232. doi:10.1007/s00439-009-0655-4
- Deary I.J., Penke L., Johnson W. The neuroscience of human intelligence differences // Nature Reviews Neuroscience. 2010. Vol. 11. No. 3. P. 201–211. doi:10.1038/nrn2793
- Friston K. The free-energy principle: a unified brain theory? // Nature Reviews Neuroscience. 2010. Vol. 11. No. 2. P. 127–138. doi:10.1038/nrn2787
- Hillman C.H., Erickson K.I., Kramer A.F. Be smart, exercise your heart: exercise effects on brain and cognition // Nature Reviews Neuroscience. 2008. Vol. 9. No. 1. P. 58–65. doi:10.1038/nrn2298
- Hollis B., Kawecki T.J. Male cognitive performance declines in the absence of sexual selection // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. 2014. Vol. 281. No. 1781. P. 20132873. doi:10.1098/rspb.2013.2873
- Kolss M., Kawecki T.J. Reduced learning ability as a consequence of evolutionary adaptation to nutritional stress in *Drosophila melanogaster* // Ecological Entomology. 2008. Vol. 33. No. 5. P. 583–588. doi:10.1111/j.1365-2311.2008.01007.x
- Mery F. Natural variation in learning and memory // Current Opinion in Neurobiology. 2013. Vol. 23. No. 1. P. 52–56. doi:10.1016/j.conb.2012.09.001
- Mery F., Kawecki T.J. Experimental evolution of learning ability in fruit flies // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2002. Vol. 99. No. 22. P. 14274–14279. doi:10.1073/pnas.222371199
- Mery F., Kawecki T.J. A fitness cost of learning ability in *Drosophila melanogaster* // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. 2003. Vol. 270. No. 1532. P. 2465–2469.
- Mery F., Kawecki T.J. The effect of learning on experimental evolution of resource preference in *Drosophila melanogaster* // Evolution. 2004. Vol. 58. No. 4. P. 757–767. doi:10.1111/j.0014-3820.2004.tb00409.x
- Mery F., Kawecki T.J. A cost of long-term memory in *Drosophila* // Science. 2005. Vol. 308. No. 5725. P. 1148–1148. doi:10.1126/science.1111331

Moran N.A. The evolutionary maintenance of alternative phenotypes // *American Naturalist*. 1992. Vol. 139. P. 971–989. doi:10.1086/285369

Niven J.E., Laughlin S.B. Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems // *Journal of Experimental Biology*. 2008. Vol. 211. No. 11. P. 1792–1804. doi:10.1242/jeb.017574

Perepelkina O.V., Lilp I.G., Tarasova A.Y., Golibrodo V.A., Poletaeva I.I. Changes in cognitive abilities of laboratory mice as a result of artificial selection // *The Russian Journal of Cognitive Science*. 2015. Vol. 2. No. 2-3. P. 29–35.

Power R.A., Steinberg S., Bjornsdottir G., Rietveld C.A., Abdellaoui A., Nivard M.M., Johannesson M., Galesloot T.E., Hottenga J.J., Willemsen G., Cesarini D., Benjamin D.J., Magnusson P.K., Ullén F., Tiemeier H., Hofman A., van Rooij F.J., Walters G.B., Sigurdsson E., Thorgeirsson T.E., Ingason A., Helgason A., Kong A., Kiemenev L.A., Koellinger P., Boomsma D.I., Gudbjartsson D., Stefansson H., Stefansson K. Polygenic risk scores for schizophrenia and bipolar disorder predict creativity // *Nature Neuroscience*. 2015. Vol. 18. No. 7. P. 953–955. doi:10.1038/nn.4040

Pravosudov V.V., Clayton N.S. A test of the adaptive specialization hypothesis: population differences in caching, memory, and the hippocampus in black-capped chickadees (*Parus atricapilla*) // *Behavioral Neuroscience*. 2002. Vol. 116. No. 4. P. 515–522. doi:10.1037/0735-7044.116.4.515

Prokosch M.D., Coss R.G., Scheib J.E., Blozis S.A. Intelligence and mate choice: intelligent men are always appealing // *Evolution and Human Behavior*. 2009. Vol. 30. No. 1. P. 11–20. doi:10.1016/j.evolhumbehav.2008.07.004

Reader S.M., Laland K.N. *Animal innovation*. Oxford: Oxford University Press, 2003. doi:10.1093/acprof:oso/9780198526223.001.0001

Salmon P. Effects of physical exercise on anxiety, depression, and sensitivity to stress: a unifying theory // *Clinical Psychology Review*. 2001. Vol. 21. No. 1. P. 33–61. doi:10.1016/S0272-7358(99)00032-X

Shettleworth S.J. *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford, UK: Oxford University Press, 1999.

Thornton A., Lukas D. Individual variation in cognitive performance: developmental and evolutionary perspectives // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012. Vol. 367. No. 1603. P. 2773–2783. doi:10.1098/rstb.2012.0214

Tryon R.C. *Individual differences* // *Comparative psychology* (rev. ed.). / F.A. Moss (Ed.). N.Y.: Prentice-Hall, 1942. P. 330–365. doi:10.1037/11454-012

## discussion

# On the Cost of Cognitive Functions

COMMENTS ON A. L. KRUSHINSKY'S "THE COST OF PROBLEM SOLVING: BIOPHYSICAL BACKGROUND AND PROBABLE EVOLUTIONARY CONSEQUENCES"

Varvara Dyakonova

Institute of Developmental Biology, RAS, Moscow, Russia

**Abstract.** In the present mini-review, I discuss some aspects of the fitness costs of cognitive activity by focusing on biological data obtained in ethological and laboratory experiments. Do these findings fit the idea of entropic cost of problem solving proposed by A. L. Krushinsky?

**Correspondence:** Varvara Dyakonova, [dyakonova.varvara@gmail.com](mailto:dyakonova.varvara@gmail.com), 26 Vavilova str., 119334 Moscow, Russia

**Keywords:** evolution of cognitive functions, cognition, information, entropy, learning, memory, problem solving, extrapolation, ethology

**Copyright** © 2015. Varvara Dyakonova. This is an open-access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/) (CC BY), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided that the original author is credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice.

**Acknowledgments.** This work is supported by the Russian Foundation for Basic Research Grant No. 14-04-00537, 14-04-00875. I gratefully acknowledge the contributions of Dmitry Sakharov and an anonymous reviewer in the preparation and improvement of the final draft of the paper.

Received 25 June 2015, accepted 26 September 2015.

## References

- Alghamdi, A., Raine, N., Rosato, E., & Mallon, E.B. (2009). No evidence for an evolutionary trade-off between learning and immunity in a social insect. *Biology Letters*, 5(1), 55–57.
- Amit, Z., & Smith, B.R. (1992). Differential ethanol intake in Tryon maze-bright and Tryon maze-dull rats: implications for the validity of the animal model of selectively bred rats for high ethanol consumption. *Psychopharmacology*, 108(1-2), 136–140. doi:10.1007/BF02245298
- Arden, R., Gottfredson, L.S., Miller, G., & Pierce, A. (2009). Intelligence and semen quality are positively correlated. *Intelligence*, 37(3), 277–282. doi:10.1016/j.intell.2008.11.001
- Burger, J., Kolss, M., Pont, J., & Kawecki, T.J. (2008). Learning ability and longevity: A symmetrical evolutionary trade-off in *Drosophila*. *Evolution*, 62(6), 1294–1304. doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00376.x
- Burns, J.G., Foucaud, J., & Mery, F. (2011). Costs of memory: lessons from 'mini'brains. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278(1707), 923–929. doi:10.1098/rsbl.2008.0514
- Carhart-Harris, R.L., Leech, R., Hellyer, P.J., Shanahan, M., Feilding, A., Tagliazucchi, E., Chialvo, D.R., & Nutt, D. (2014). The entropic brain: a theory of conscious states informed by neuroimaging research with psychedelic drugs. *Frontiers in Human Neuroscience*, 8, 20. doi:10.3389/fnhum.2014.00020
- Clutton-Brock, T., & Sheldon, B.C. (2010). The seven ages of Pan. *Science*, 327(5970), 1207–1208. doi:10.1126/science.1187796
- Cole, E.F., & Quinn, J.L. (2011). Personality and problem-solving performance explain competitive ability in the wild. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279, 1168–1175. doi:10.1098/rspb.2011.1539
- Deary, I.J. (2012). Looking for 'system integrity' in cognitive epidemiology. *Gerontology*, 58(6), 545–553. doi:10.1159/000341157
- Deary, I.J. (2012). Intelligence. *Annual Review of Psychology*, 63(1), 453–482. doi:10.1146/annurev-psych-120710-100353
- Deary, I.J., Johnson, W., & Houlihan, L.M. (2009). Genetic foundations of human intelligence. *Human Genetics*, 126(1), 215–232. doi:10.1007/s00439-009-0655-4
- Deary, I.J., Penke, L., & Johnson, W. (2010). The neuroscience of human intelligence differences. *Nature Reviews Neuroscience*, 11(3), 201–211. doi:10.1038/nrn2793
- Dyakonova, V.E., Korshunova, T.A., & Vorontsov, D.D. (2015). [Effect of previous motor activity on decision-making in vital situations in snails]. In E.V. Pechenkova, & M.V. Falikman (Eds.), *Proceedings of the 3rd conference "Cognitive Science in Moscow: New Research"* (pp. 125–130). Moscow: BukiVedi, IPPiP. (In Russian).
- Dyakonova, V.E., Krushinsky, A.L., & Shcherbakova, T.D. (2013). Jevoljucionnye i nejrohimiicheskie predposylki vlijaniya dvigatel'noj aktivnosti na kognitivnye funkicii [Evolutionary and neurochemical prerequisites of the effect of the motor activity on cognitive functions]. In E.V. Pechenkova, & M.V. Falikman (Eds.), *Proceedings of the 2nd conference "Cognitive Science in Moscow: New Research"* (pp. 113–117). Moscow: BukiVedi. (In Russian).
- Friston, K. (2010). The free-energy principle: a unified brain theory? *Nature Reviews Neuroscience*, 11(2), 127–138. doi:10.1038/nrn2787

- Golibrodo, V.A., Perepelkina, O.V., Lilp, I.G., & Poletaeva, I.I. (2014). [The behavior of mice selected for cognitive trait in hyponeophagia test]. *Zhurnal vysshei nervnoi deiatelnosti imeni IP Pavlova*, 64(6), 639–645. (In Russian).
- Hillman, C.H., Erickson, K.I., & Kramer, A.F. (2008). Be smart, exercise your heart: exercise effects on brain and cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, 9(1), 58–65. doi:10.1038/nrn2298
- Hollis, B., & Kawecki, T.J. (2014). Male cognitive performance declines in the absence of sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281(1781), 20132873. doi:10.1098/rspb.2013.2873
- Khonicheva, N.M., Gulyaeva, N.V., Zhdanova, I.V., Obidin, A., Dmitrieva, I.L., & Krushinskaya, N.L. (1986). [Type of behavior and activity of superoxide dismutase in the rat brain (comparison of two Tryon strains)]. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*, 102(6), 1619–1622. (In Russian).
- Kolss, M., & Kawecki, T.J. (2008). Reduced learning ability as a consequence of evolutionary adaptation to nutritional stress in *Drosophila melanogaster*. *Ecological Entomology*, 33(5), 583–588. doi:10.1111/j.1365-2311.2008.01007.x
- Krushinskaya, N.L., Lyapunova, K.L., Dmitrieva, I.L., & Surov, A.V. (1982). Sposobnost' k resheniju jekstrapoljacionnoj zadachi u samcov *Rattus norvegicus*, zanimajushih razlichnoe rangovoe polozhenie v ierarhicheskoj strukture gruppy [Ability to solve extrapolation task in male *Rattus norvegicus* with different ranks in social hierarchy]. *Zhurnal Obshchei Biologii*, 43(1), 72–78. (In Russian).
- Krushinskaya, N.L., Zolotareva, N.N., & Dmitrieva, I.L. (1988). [The pattern of social relations in Tryon maze bright and Tryon maze dull male rats estimated on the basis of some biochemical criteria]. *Zhurnal Obshchei Biologii*, 49(2), 255–262. (In Russian).
- Krushinsky, A.L. (2013). [Biophysical aspects of reasoning ability]. In I.I. Poletaeva, & Z.A. Zorina (Eds.), [The development of behavior: its normal and abnormal aspects. To the 100 anniversary of L.V. Krushinsky] (pp. 424–436). Moscow: LRC Publ. (In Russian).
- Krushinsky, A.L. (2015). [The cost of problem solving: biophysical background and probable evolutionary consequences]. *The Russian Journal of Cognitive Science*, 2(1), 52–61. (In Russian).
- Krushinsky, L.V. (2009). [Biological basis of reasoning ability]. Moscow: Moscow State University. (In Russian).
- Krushinsky, L.V., Astaurova, N.B., Kuznetsova, L.M., Ochinskaya, E.I., Poletaeva, I.I., Romanova, L., & Sotskaya, M.N. (1975). Rol' geneticheskikh faktorov v opredelenii sposobnosti k jekstrapoljicii u zhivotnyh [The role of genotype factors in extrapolation ability determination]. In V.K. Fedorov, & V.V. Ponomarenko (Eds.), *Aktual'nye problemy genetiki povedeniya [Current Problems in Behavior Genetics]* (pp. 98–110). Leningrad: Nauka. (In Russian).
- Lombroso, C. (1892). Genius and insanity. In Lombroso, C. *The man of genius* (pp. 66–99). New York: Charles Scribner's Sons. doi:10.1037/10996-004
- Mery, F. (2013). Natural variation in learning and memory. *Current Opinion in Neurobiology*, 23(1), 52–56. doi:10.1016/j.conb.2012.09.001
- Mery, F., & Kawecki, T.J. (2002). Experimental evolution of learning ability in fruit flies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(22), 14274–14279. doi:10.1073/pnas.222371199
- Mery, F., & Kawecki, T.J. (2003). A fitness cost of learning ability in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1532), 2465–2469.
- Mery, F., & Kawecki, T.J. (2004). The effect of learning on experimental evolution of resource preference in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, 58(4), 757–767. doi:10.1111/j.0014-3820.2004.tb00409.x
- Mery, F., & Kawecki, T.J. (2005). A cost of long-term memory in *Drosophila*. *Science*, 308(5725), 1148–1148. doi:10.1126/science.1111331
- Moran, N.A. (1992). The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *American Naturalist*, 139, 971–989. doi:10.1086/285369
- Niven, J.E., & Laughlin, S.B. (2008). Energy limitation as a selective pressure on the evolution of sensory systems. *Journal of Experimental Biology*, 211(11), 1792–1804. doi:10.1242/jeb.017574
- Perepelkina, O.V., Lilp, I.G., Tarasova, A.Y., Golibrodo, V.A., & Poletaeva, I.I. (2015). Changes in cognitive abilities of laboratory mice as a result of artificial selection. *The Russian Journal of Cognitive Science*, 2(2-3), 29–35.
- Power, R.A., Steinberg, S., Bjornsdottir, G., Rietveld, C.A., Abdellaoui, A., Nivard, M.M., Johannesson, M., Galesloot, T.E., Hottenga, J.J., Willemsen, G., Cesarini, D., Benjamin, D.J., Magnusson, P.K., Ullén, F., Tiemeier, H., Hofman, A., van Rooij, F.J., Walters, G.B., Sigurdsson, E., Thorgeirsson, T.E., Ingason, A., Helgason, A., Kong, A., Kiemene, L.A., Koellinger, P., Boomsma, D.I., Gudbjartsson, D., Stefansson, H., & Stefansson, K. (2015). Polygenic risk scores for schizophrenia and bipolar disorder predict creativity. *Nature Neuroscience*, 18(7), 953–955. doi:10.1038/nn.4040
- Pravosudov, V.V., & Clayton, N.S. (2002). A test of the adaptive specialization hypothesis: population differences in caching, memory, and the hippocampus in black-capped chickadees (*Parus atricapilla*). *Behavioral Neuroscience*, 116(4), 515–522. doi:10.1037/0735-7044.116.4.515
- Prokosch, M.D., Coss, R.G., Scheib, J.E., & Blozis, S.A. (2009). Intelligence and mate choice: intelligent men are always appealing. *Evolution and Human Behavior*, 30(1), 11–20. doi:10.1016/j.evolhumbehav.2008.07.004
- Reader, S.M., & Laland, K.N. (2003). *Animal innovation*. Oxford: Oxford University Press. doi:10.1093/acprof:oso/9780198526223.001.0001
- Salmon, P. (2001). Effects of physical exercise on anxiety, depression, and sensitivity to stress: a unifying theory. *Clinical Psychology Review*, 21(1), 33–61. doi:10.1016/S0272-7358(99)00032-X
- Samuleeva, M.V., Smirnova, A.A., Obozova, T.A., & Zorina, Z.A. (2015). Associative symmetry in hooded crows. In E.V. Pechenkova, & M.V. Falikman (Eds.), *Proceedings of the 3rd conference "Cognitive Science in Moscow: New Research"* (pp. 390–394). Moscow: BukiVedi, IPPiP. (In Russian).
- Semiokhina, A.F., Ochinskaya, E.I., Rubtsova, N.B., & Krushinsky, L.V. (1976). Novoe v izuchenii jeksperimental'nyh nevrozov, vyzvannyh perenaprjazheniem vysshei nervnoj dejatel'nosti [Advances in research on experimental neuroses evoked by the overexcitation of higher nervous activity]. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 231(2), 503–505. (In Russian).
- Shettleworth, S.J. (1999). *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Thornton, A., & Lukas, D. (2012). Individual variation in cognitive performance: developmental and evolutionary perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1603), 2773–2783. doi:10.1098/rstb.2012.0214
- Tryon, R.C. (1942). Individual differences. In F.A. Moss (Ed.), *Comparative psychology (rev. ed.)* (pp. 330–365). N.Y.: Prentice-Hall. doi:10.1037/11454-012
- Zolotareva, N.N., Krushinskaya, N.L., & Dmitrieva, I.L. (1987). [Comparative characteristics of the metabolism of Tryon strain rats (Tryon maze dull and Tryon maze bright) and the possibility of predicting their social status by biochemical indexes]. *Doklady Akademii Nauk SSSR*, 292(3), 751–755. (In Russian).