

В. А. НЕПОМНЯЩИХ

Есть ли свобода воли у беспозвоночных?

Антропоморфистский подход к поведению животных отождествляет некоторые формы поведения животных с внешне похожими формами поведения человека. В частности, с этой целью привлекаются современные данные о спонтанной изменчивости поведения живых организмов. Спонтанная изменчивость рассматривается некоторыми исследователями как признак наличия у животных, в том числе беспозвоночных, «свободы воли», аналогичной свободе воле человека. Согласно такой точке зрения, разные животные различаются не наличием или отсутствием свободы воли, а лишь количественно, по степени ее проявления. Мы приводим факты и аргументы, показывающие, что спонтанная изменчивость поведения не может быть доводом в пользу наличия свободы воли у животных.

V. A. Nepomnyashchikh Do invertebrates have free will? An anthropomorphic approach to animal behaviour tends to identify some types of animal behaviors with similar, at first glance, types of human behavior. Particularly, recent data on spontaneous variability in animal existence of behavior are used to this purpose. Some researchers argue that the variability is an indication of “free will” in animals including invertebrates, analogous to free will in humans. According to this viewpoint, different animals do not differ that is from one another by presence or absence of free will. Instead, they differ quantitatively only, by a degree of free will they have. We have overviewed experimental data and arguments, which show that the spontaneous variability could not be the used as an argument in favor of free existence will in animals.

Введение

Исследования поведения животных неоднократно попадали под влияние двух противоположных тенденций. Одна из них — стремление свести поведение животных к набору безусловных и условных реакций. Эта механистическая тенденция уходит в прошлое: многочисленные факты, обнаруженные в ходе этологических и нейрофизиологических исследований, ясно указывают на фундаментальные различия между поведением автоматов и животных, в том числе беспозвоночных. Вторая тенденция — антропоморфизм, стремление найти у животных качества, характерные для человека, такие как использование символов в коммуникации или социальные отношения в человеческом обществе. Эта тенденция не исчезает, но постоянно возрождается.

Данные, накопленные за последние десятилетия, показывают, насколько разнообразна и сложна динамика нервной активности даже у беспозвоночных. Соответственно, разнообразными, сложными и трудно объяснимыми оказываются и те

довольно многочисленные формы поведения животных, которые обладают внешним сходством с поведением человека. Такое сходство ведет к попыткам доказать принципиальную общность механизмов, которые определяют оба эти феномена. При этом поведение животных описывают в рамках понятий, используемых в философии и гуманитарных науках, — понятий, важных для этих дисциплин, но не имеющих определения (а часто и смысла) в рамках естественных наук. Как результат, антропоморфизм уводит исследователей от непредвзятого изучения реальных механизмов поведения животных.

Примером антропоморфического подхода могут служить поиски признаков «свободы воли» у животных. Проблема свободы воли человека широко обсуждается философами и гуманитариями, однако общепринятого определения этого понятия не существует. Тем не менее, можно согласиться с тем, что свобода воли предполагает способность делать выбор между возможными поступками, руководствуясь определенными ценностями. Например, человек может выбирать между поступками выгодным и моральным. Свобода воли предполагает также способность человека пересматривать сами ценности, на основании которых делается выбор.

На чем же основаны представления о наличии подобной свободы воли у животных? В последнее десятилетие получены многочисленные данные о способности животных, в том числе беспозвоночных, спонтанно варьировать свое поведение в широких пределах. Вариации порождаются самой нервной системой даже в отсутствие изменений внешней стимуляции или потребностей организма (см. обзор: Непомнящих, 2010). Именно эта изменчивость рассматривается некоторыми авторами в качестве признака свободы воли, существующего уже у беспозвоночных (Heisenberg, Wolf, 1984; Heisenberg, 2009). Наиболее полно такой взгляд на изменчивость поведения представлен в недавно опубликованной статье Бюрна Брембса (Brembs, 2011). Мы рассмотрим эту работу и постараемся показать, что факты и аргументы, представленные Брембсом, никак не доказывают наличия признаков свободы воли у животных.

Трактовка «свободы воли» Б. Брембсом

Взгляды Брембса можно представить в виде трех главных тезисов, представленных ниже. Здесь и далее цитаты из его работы взяты в кавычки.

1. Спонтанная изменчивость активность ЦНС, лежащая в основе свободы воли, не является абсолютно случайной. Последовательность абсолютно случайных флуктуаций в ЦНС (например, последовательность, порождаемая белым гауссовским шумом) не рассматривается как признак свободы воли, так же как и абсолютно детерминированная (например, внешними сигналами) последовательность. Признаки свободы воли Брембс видит в том, что изменчивость поведения является результатом детермини-

рованных нелинейных динамических процессов в ЦНС. Нелинейная динамика приводит к тому, что случайные флуктуации на микроуровне (например, на уровне биохимических процессов в мембране нейрона) усиливаются детерминированным процессом и приводят к внешне спонтанным изменениям на макроуровне, то есть в поведении особи (Хакен, 2001). Именно взаимодействие случайности с детерминизмом и является, согласно Брембсу, условием для свободы воли. Ниже мы будем называть изменчивость, вызванную таким взаимодействием, стохастической изменчивостью.

2. Брембс, как и ряд других авторов, исходит из того, что акт свободной воли осуществляется в два этапа. Первый этап состоит в порождении возможных вариантов поведения в результате изменчивости, упомянутой выше. Многие авторы указывали, что наличие спонтанной изменчивости само по себе еще не свидетельствует о наличии у животного свободы воли (см., напр.: Koch, 2009). Однако спонтанная изменчивость освобождает организм от «цепей причинности» и позволяет ему вести себя по-разному в одинаковых внешних условиях. Она дает свободу выбора, необходимую для проявления свободной воли.

Свобода выбора, по Брембсу, возникает из «креативного и индетерминистского порождения альтернативных возможностей». Свобода выбора — необходимый, но недостаточный компонент свободной воли. Для того, чтобы свобода выбора имела отношение к действительной свободе воли, требуется, чтобы на втором этапе организм самостоятельно решал, какой именно из порожденных им вариантов поведения следует осуществить. Другими словами, «на первом этапе проявляется свобода, а на втором — воля». Воля определяется «нашими рассудком, желаниями и мотивами», но она не predetermined заранее.

3. Брембс отмечает, что «мозг если не всех, то большинства животных способен выбирать разные способы поведения даже в отсутствие изменений во внешней среде». Именно эта способность и лежащие в ее основе нейрофизиологические механизмы должны стать основой для формирования естественнонаучной концепции свободы воли (по выражению автора), в противоположность ее «метафизической» трактовке. Эта концепция исходит из того, что свобода воли — количественная характеристика. «Свобода воли не может быть качественным понятием. Вопрос уже не в том, есть ли у нас свобода воли. Вопрос в том, как много свободы воли есть у нас? Как много ее у того или иного животного? Свобода воли становится количественным признаком организма».

В последующих разделах мы рассмотрим, насколько убедительны эти утверждения.

Первый этап акта свободы воли: спонтанная изменчивость поведения как проявление свободы выбора

Одним из основных примеров спонтанной изменчивости, приводимых Брембсом, служит поведение дрозофил *Drosophila melanogaster* L. (Drosophilidae), исследованное им и его соавторами (Maye et al., 2007). Дрозофил закрепляли на вращающейся оси в цилиндре с равномерным освещением, в отсутствие внешних ориентиров. В этих условиях у них наблюдался «полет» с резкими поворотами. Длительность «пробегов» между поворотами значительно варьировала. Движение, состоящее из прямых пробегов, разделенных резкими поворотами, описывается следующим уравнением (Sims et al., 2007; Bartumeus et al., 2008):

$$P(l) = l^{-\mu} \quad (1)$$

Где $P(l)$ — вероятность того, что пробег между поворотами достигнет длины l . При $1 < \mu < 3$ движение подчиняется следующей закономерности: чем дольше продолжительность пробега, тем меньше вероятность того, что в следующий момент времени он прекратится и сменится поворотом. Такое движение называется «блужданием Леви». В результате часть пробегов оказываются значительно длиннее, чем, например, при случайном пуассоновском процессе, когда вероятность прекращения пробега всегда одинакова. Дисперсия длин пробегов идеализированного блуждания Леви бесконечна, в отличие от пуассоновского процесса. Разумеется, у реальных организмов длина пробегов между поворотами не может быть бесконечной, поэтому не бывает бесконечной и дисперсия. Однако и в этом случае размах изменчивости блуждания Леви все равно очень велик.

Кроме того, между длительностью последовательных интервалов у дрозофил наблюдалась корреляция: короткие интервалы и короткие повороты были сгруппированы во времени. Таким образом, очень высокая спонтанная изменчивость поведения дрозофил сочеталась с определенными статистическими закономерностями. Следует отметить, что такая же стохастическая изменчивость обнаружена у дрозофил и при свободном полете в зрительно однородной среде (Reynolds, Frye, 2007). Другими словами, в однородной среде дрозофила ведет себя ни совершенно случайно, ни абсолютно детерминировано.

Поведение, соответствующее блужданию Леви, обнаружено к настоящему времени у самых разных организмов (Sims et al., 2007). Так, у тлей *Aphis fabae* Scopoli (Aphididae) в однородной среде, без пищи, периоды быстрого, почти прямолинейного движения чередуются с периодами медленного движения. Продолжительности периодов быстрого движения распределены в соответствии с блужданием Леви (Mashanova et al., 2010). Блужданию Леви отвечает передвижение хищных динофлагеллят *Oxyrrhis marina* Dujardin (Bartumeus et al., 2003) и амёб *Dictyostelium discoideum* Rapar из сем.

Dictyosteliidae (Reynolds, 2010). Даже у людей расстояния между точками, на которых последовательно фиксируется взгляд при рассматривании незнакомого изображения, соответствуют блужданию Леви (Brockmann, 2000).

В связи с этими результатами Б. Брембс ссылается на одно из определений свободы воли: «свобода воли — это вера в то, что мы могли бы поступить иначе, чем поступили на самом деле» (Searle, 1984). По мнению Б. Брембса, «очевидно, что мухи могли бы вести себя по-разному в той же самой обстановке». Согласно формулировке другого автора (Koch, 2009), дрозофилы проявляют поведение, промежуточное между случайностью и необходимостью. Иными словами, если организм не полностью подчиняется необходимости, то, следовательно, у него есть свобода выбора.

Дрозофилы действительно вели себя по-разному в разные моменты времени, однако последовательные изменения поведения вовсе не обязательно предполагают независимость от необходимости и свободу выбора. Такие изменения могут порождаться и совершенно случайным или, наоборот, абсолютно детерминированным процессом. Могли ли дрозофилы выбирать, как вести себя в тот или иной конкретный момент времени, т.е. продолжать пробег или повернуть? Другими словами, была ли у них свобода выбора между этими двумя вариантами поведения?

Для того, чтобы ответить на этот вопрос, следовало бы разобраться в том, какими процессами порождается блуждание Леви у тех или иных организмов. К настоящему времени относительно детально изучены биохимические процессы, управляющие движением бактерии — кишечной палочки *Escherichia coli* Castellani et Chalmers (Enterobacteriaceae). Кишечная палочка передвигается с помощью жгутиков. Когда жгутики вращаются против часовой стрелки, бактерия движется по относительно прямой линии. Если все или некоторые жгутики начинают вращаться по часовой стрелке, бактерия останавливается и крутится на одном месте. Распределение длин пробегов между остановками соответствует блужданию Леви (Korobkova et al., 2004; Tu, Grinstein, 2005).

Кроме того, у кишечной палочки, как и у дрозофил, наблюдается корреляция продолжительности пробегов (Matthäus et al., 2009). И распределение длин пробегов кишечной палочки, и корреляция между ними объясняются стохастическими изменениями концентрации определенных энзимов в ходе химических реакций в мембране клетки. Повышение концентрации одних энзимов и снижение концентрации других ведет к прекращению пробега и остановке. Соответственно, остановка и начало нового пробега вызывается изменением концентраций в противоположных направлениях. В свою очередь, концентрация энзимов в каждый момент времени зависит от их концентраций в предыдущие моменты, а также от случайных флуктуаций (Tu, Grinstein, 2005; Matthäus et al., 2009; Nurzaman et al., 2011).

Стохастическая химическая динамика не предлагает бактерии одновременно разные варианты поведения и, соответственно, не предоставляет выбора (если не считать, что случайная флуктуация — это и есть выбор; однако такое толкование противоречит позиции самого Брембса: см. тезис 1). Что касается животных, то пока что имеются только гипотетические модели механизмов, порождающие у них блуждание Леви (Reynolds, Rhodes, 2009). Поэтому считать такое блуждание проявлением свободы выбора, как минимум, преждевременно.

Более того, блуждание Леви хорошо известно и в неживой природе, например, при распространении света в некоторых искусственных материалах (Barthelemy et al., 2008) и в сейсмических процессах, вызывающих землетрясения (Corral, 2006). То же самое можно сказать и о других примерах стохастического поведения, приведенных Брембсом. Так, он ссылается на данные, показывающие, что слабые случайные изменения к активности отдельного нейрона могут усиливаться и со временем приводить к существенным и непредсказуемым изменениям активности целого ансамбля нейронов (London et al., 2010). Однако такое поведение, вызванное чувствительностью детерминированных систем к случайным флуктуациям, наблюдается и в динамике популяций живых организмов (May, 1976) и в геофизических процессах (Turcotte, 1997). Если мы согласимся считать стохастическую изменчивость «творческим порождением альтернативных возможностей», признаком свободы выбора, то придется признать, что такая свобода присуща всей природе. В таком случае трактовка свободы выбора настолько расширяется, что это понятие теряет всякий смысл.

Второй этап акта свободы воли: выбор из набора возможностей как проявление свободы воли

Брембс утверждает следующее: «обнаружение нелинейных механизмов мозга животных, принадлежащих к разным филогенетическим группам, согласуется с представлением о двух этапах акта свободы воли» (имеется в виду стохастическая изменчивость поведения нелинейных динамических систем — В. Н.). Как мы видели, наличие первого этапа вовсе не очевидно. Что касается второго этапа, Брембс не приводит детальной аргументации в пользу его существования у животных. Однако он говорит о «выборе» и «принятии решений» (по существу, о проявлении воли) одинаково свободно как при описании поведения человека, так и животных, в частности дрозофил.

Например, он ссылается на поведение животных при «фуражировании» — поиске пищи или других ресурсов в среде, где ресурсы распределены в пространстве неравномерно. Оказавшись на участке с небольшой плотностью пищи, фуражир оказывается перед дилеммой: остаться на этом участке или искать более богатый участок — без гарантии, что такой участок будет найден. Эта проблема изучалась многими ис-

следователями (см., например, Stephens, Krebs, 1986). Экспериментально обнаружены факторы, влияющие на уход с участка. В частности, уход с участка тем более вероятен, чем больше ресурса было на участках, которые фуражир посещал раньше. Кроме того, вероятность ухода тем выше, чем быстрее снижается плотность ресурса на участке при его использовании. Наконец, на уход влияют и случайные изменения в мотивации фуражира. Это поведение, в том числе у беспозвоночных, качественно и количественно воспроизводится простыми математическими моделями, в которых не предполагается существование такого фактора как «воля» (Waage, 1978; Marris et al., 1986; Непомнящих и др., 2008).

Сравним это поведение с действиями человека, которые трудно объяснить, не прибегая к понятию свободы воли. Исследователь, длительное время работающий в одном и том же научном учреждении, может оказаться перед дилеммой: оставаться там или искать работу, более соответствующую его научным интересам. Внешнее сходство этой дилеммы с дилеммой фуражира очевидно: в обоих случаях речь идет о выборе между «синицей в руках и журавлем в небе». Однако, в отличие от животного, прежде чем решить эту дилемму, человеку следует сначала определить, какие ценности для него важны: научные интересы, привычный образ жизни, зарплата, новизна и т.д. Наконец, надо проявить *волю*, чтобы отказаться от одних ценностей в пользу других. Фуражир перед такой проблемой не стоит. Ценность у него только одна: максимальное обеспечение себя и потомства ресурсом, и выбирать ему приходится только между способами достижения этой цели. Соответственно нет и причины говорить о проявлении воли у животного так, как мы говорим о воле у человека.

Мы постоянно говорим о «выборе» и «принятии решений», когда описываем поведение животных, если оно похоже на поведение человека. Однако внешнее сходство не означает, что выбор и принятие решений у человека и животных, у животных из разных филогенетических групп, а также у одного и того же животного или человека в разных ситуациях сходны по сути и могут быть объяснены в рамках единой естественнонаучной концепции. Не приходится говорить и о том, насколько больше или меньше свободы воли у животных и человека. Свобода воли остается качественной категорией, свойственной человеку.

Заключение

Спонтанная стохастическая изменчивость поведения животных важна для адаптации животных к среде. В частности, блуждание Леви оказывается значительно более успешной тактикой поиска пищи по сравнению с броуновским блужданием, если пища встречается редко и распределена в пространстве (Viswanathan et al., 2000; Bartumeus et al., 2008; Reynolds, 2009). Не менее важна эта изменчивость и для того, чтобы выработать правильное поведение при обучении (Brembs, 2009; Colomb, Brembs, 2010).

Однако эта изменчивость не доказывает, что животные в той или иной степени проявляют свободу воли, существование которой единогласно признано у людей.

Мы не утверждаем, что спонтанная изменчивость активности ЦНС не связана со свободой выбора и воли у человека. Вполне возможно, что она даже необходима для этого, так же, как необходимы, например, мотивация и способность воспринимать окружающий мир. Однако присутствие изменчивости само по себе не может рассматриваться как свидетельство свободы выбора и воли у животных — точно так же, как не могут быть таким свидетельством мотивация и восприятие.

Поиск свободы воли у животных представляет собой пример, характеризующий и другие построения антропоморфического толка. А именно, аналогии в наблюдаемом поведении представителей разных видов организмов воспринимаются как указание на принципиальное сходство механизмов, управляющих этим поведением. На деле даже у представителей относительно близких видов и даже у разных особей одного и того же вида внешне похожее поведение может контролироваться совершенно разными физиологическими механизмами.

Примером может служить поведение рыб при выборе направления поворота (вправо или влево) в среде, где отсутствуют ориентиры, указывающие направление. Наряду с случайными факторами, направление определяется в одних случаях различием массы мышц на правой и левой сторонах тела рыбы (Heuts, 1999), в других — функциональной асимметрией моторных нейронов в продолговатом мозге (Михайлова и др., 2005) или же функциональной асимметрией зрительных анализаторов в переднем мозге (Barth et al., 2005). Другими словами, «выбор» относится в каждом случае к совершенно разным механизмам регуляции поведения, различающимся по иерархическому уровню и сложности.

Тем более радикально могут различаться механизмы внешне сходных форм поведения у человека и животных. Объединение разных механизмов в рамках одной формальной концепции попросту уводит исследователя как от изучения многообразия этих механизмов, так и от понимания смысла наблюдаемого поведения. Действительно продуктивные обобщения в поведенческих науках возможны лишь при анализе знаний об этом многообразии, накопленных к настоящему времени, но игнорируемых в антропоморфических построениях.

Литература

- Михайлова Г.З., Павлик В.Д., Тирас Н.Р., Мошков Д.А. 2005. Корреляция размеров маунтнеровских нейронов с предпочтением золотых рыбок поворачиваться вправо или влево. *Морфология* 127: 16-19.
- Непомнящих В.А. 2010. Спонтанная изменчивость инстинктивного поведения животных. *Этология и зоопсихология* 2: 1-13. <http://www.etholpsy.ru/index.php>

- Непомнящих В.А., Попов Е.Е., Редько В.Г. 2008. Бионическая модель адаптивного поискового поведения. Изв. РАН. Серия теория и системы управления № 1: 85-93.
- Хакен Г. 2001. Принципы работы головного мозга. Синергетический подход к активности мозга, поведению и когнитивной деятельности. М.: Мир. 351 с.
- Barth K.A., Mikltsi A., Watkins J., Bianco I.H., Wilson S.W., Andrew R. J. 2005. FSI zebrafish show concordant reversal of laterality of viscera, neuroanatomy, and a subset of behavioral responses. *Current Biology* 15: 844-850.
- Barthelemy P., Bertolotti J., Wiersma D.S. 2008. A Lévy flight for light. *Nature* 453: 495-498.
- Bartumeus F., Peters F., Pueyo S., Marrase C., Catalan J. 2003. Helical Levy walks: Adjusting searching statistics to resource availability in microzooplankton. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 100: 12771-12775.
- Bartumeus F., Fernandez P., da Luz M.G.E., Catalan J., Sole R.V., Levin S.A. 2008. Superdiffusion and encounter rates in diluted, low dimensional worlds. *The European Physical Journal — Special Topics* 157: 157-166.
- Brembs B. 2009. Mushroom bodies regulate habit formation in *Drosophila*. *Curr. Biol* 19: 1351–1355.
- Brembs B. 2011. Towards a scientific concept of free will as a biological trait: spontaneous actions and decision-making in invertebrates. *Proc. R. Soc. London, Ser. B* 278: 930-939.
- Brockmann D., Geisel Th. 2000. The ecology of gaze shifts. *Neurocomputing* 32-33: 643-650.
- Colomb, J., Brembs, B. 2010. The biology of psychology: «simple» conditioning? *Commun. Integr. Biol.* 3: 142–145.
- Corral A. 2006. Universal earthquake-occurrence jumps, correlations with time, and anomalous diffusion. *Phys. Rev. Lett.* 97. Publ.178501.
- Heisenberg M. 2009. Is free will an illusion? *Nature* 459, 164–165.
- Heisenberg M., Wolf R. 1984. *Vision in Drosophila: Genetics of microbehavior*. Berlin, New York: Springer-Verlag. 250 pp.
- Heuts B.A. 1999. Lateralization of trunk muscle volume, and lateralization of swimming turns of fish responding to external stimuli. *Behav. Processes* 47: 113-124.
- Koch, C. 2009. Free will, physics, biology, and the brain. Pp. 31-52 in: *Downward causation and the neurobiology of free will*. Eds. Murphy N., Ellis G., O'Connor T. Berlin, Heidelberg, Germany: Springer.
- Korobkova E., Emonet T., Vilar J.M.G., Shimizu T.S., Cluzel P. 2004. From molecular noise to behavioural variability in a single bacterium. *Nature* 428: 574-578.
- London M., Roth A., Beeren L., Hausser M., Latham P. E. 2010. Sensitivity to perturbations in vivo implies high noise and suggests rate coding in cortex. *Nature* 466, 123-127.
- Marris G.C., Hubbard S.F, Hughes, J. 1986. Use of patchy resources by *Nemeritis canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae). I. Optimal Solutions. *J. Anim. Ecol.* 55: 631-640.
- Martin J. R., Ernst R., Heisenberg M. 1999. Temporal pattern of locomotor activity in *Drosophila melanogaster*. *J. Comp. Physiol. Ser. A.* 184: 73-84.
- Mashanova A., Oliver T. H., Jansen V.A.A. 2010. Evidence for intermittency and a truncated power law from highly resolved aphid movement data. *Journal of Royal Society Interface* 7: 199–208.

- Matthäus F., Jagodi M., Dobnikar J. E. 2009. E. coli superdiffusion and chemotaxis — search strategy, precision, and motility. *Biophysical Journal* 97: 946–957.
- May R. M. 1976. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261: 459–467.
- Maye A, Hsieh Chih-hao, Sugihara G., Brembs B. 2007. Order in spontaneous behavior // *PLoS ONE* 2(5): 1-14. e443. www.plosone.org
- Nurzaman S.G., Matsumoto Y., Nakamura Y., Shirai K., Koizumi S., Ishiguro H. 2011. From Levy to Brownian: A computational model based on biological fluctuation. *PLoS ONE* 6(2): 1-11. e16168. www.plosone.org
- Reynolds A.M. 2009. Adaptive Levy walks can outperform composite Brownian walks in non-destructive random searching scenarios. *Physica, Ser. A* 388: 561-564.
- Reynolds A.M. 2010. Can spontaneous cell movements be modelled as Levy walks? *Physica, Ser. A* 389: 273-277.
- Reynolds A.M., Rhodes C.J. 2009. The Levy flight paradigm: random search patterns and mechanisms. *Ecology* 90: 877-887.
- Reynolds A.M., Frye M.A. 2007. Free-flight odor tracking in *Drosophila* is consistent with an optimal intermittent scale-free search. *PLoS ONE* 4: 1-9. e354. www.plosone.org
- Searle, J. 1984. *Minds, brains and science*. Cambridge, MA, USA: Harvard University Press. 112 p.
- Sims D.W., Drioughton D., Pitchford J.W. 2007. Minimizing errors in identifying Levy flight behaviour of organisms. *Journal of Animal Ecology* 76: 222-229.
- Stephens D.W., Krebs J.R. 1986. *Foraging theory*. Princeton, USA: Princeton University Press. 247 p.
- Tu Y., Grinstein G. 2005. How white noise generates power-law switching in bacterial flagellar motors. *Phys. Rev. Lett.* 94: Publ. 208101.
- Turcotte D.L. 1997. *Fractals and chaos in geology and geophysics*. Cambridge, USA: Cambridge University Press. 398 p.
- Viswanathan G.M., Afanasyev V., Buldyrev S.V., Havlin S., da Luz M.G.E., Raposo E.P., Stanley H.E. 2000. Levy flights in random searches. *Physica, Ser. A* 282: 1-12.
- Waage J.K. 1978. Arrestment responses of the parasitoid, *Nemeritis canescens*, to a contact chemical produced by its host, *Plodia interpunctella*. *Physiological Entomology* 3: 135-146.

Непомнящих Валентин Анатольевич
кандидат биологических наук
Институт биологии внутренних вод РАН
nepom@ibiw.yaroslavl.ru