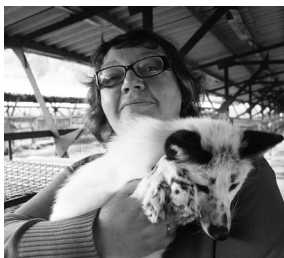


Ж. И. Резникова

КОГНИТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ И ЕГО РАЗВИТИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ



Резникова Жанна Ильинична — доктор биологических наук (МГУ, 1990), профессор, зав. лабораторией поведенческой экологии сообществ Института систематики и экологии животных СО РАН, зав. кафедрой сравнительной психологии Новосибирского гос. Университета.

Специалист в области экспериментальной этологии и экологии, автор более 200 научных публикаций и нескольких учебников, в том числе, трилогии «Экология, этология, эволюция» (М.: Наука: Научный мир, 2000—2001), «Интеллект и язык животных и человека: основы когнитивной этологии» (М.: Академкнига, 2005) и «Animal Intelligence: From Individual to Social Cognition» (Cambridge University Press, 2007).

Сайт в Интернете: www.reznikova.net

*Институт систематики и экологии животных СО РАН и
Новосибирский государственный университет*

Одна из самых интересных нерешенных проблем когнитивной этологии связана с исследованием взаимодействия «встроенных», наследственно обусловленных, стереотипов поведения с навыками, основанными на индивидуальном и социальном опыте, и со способностями применять результаты этого взаимодействия в новых ситуациях. Животные разных видов демонстрируют способности к чрезвычайно сложным формам когнитивной деятельности, но в пределах весьма узких доменов. Когнитивное поведение формируется на основе набора возможностей, к которым относятся видоспецифическая фильтрация стимулов, врожденные склонности к образованию одних ассоциативных связей и запрет на образование других, набор генетически обусловленных стереотипов, ранний опыт. Видотипические ограничения формируют специализированное развитие когнитивных способностей у животных.

Ключевые слова: когнитивная этология, стереотипы поведения, обучение, предрасположенность, онтогенез поведения, ранний опыт, запечатление.

COGNITIVE BEHAVIOUR IN ANIMALS AND ITS ONTOGENETIC DEVELOPMENT*Zhanna Reznikova**Institute for Animal Systematic and Ecology;
Novosibirsk State University*

One of the most challenging problems in cognitive ethology concerns interaction between innateness, individual and social experience, and animals abilities to apply the gained experience in new situations. Members of different species demonstrate very complex cognitive skills within narrow domains. Cognitive behaviour develops on the basis of sets of features such as species specific filtering of stimuli, preparedness for shaping definite associations and possible blockade of other ones, wired behavioural stereotypes, and early experience. All this shapes specific scenarios of cognitive development in animals.

Key words: cognitive ethology, behavioural stereotypes, learning, preparedness, ontogenetic development, early experience, imprinting.

Когнитивная этология исследует наиболее сложные и гибкие формы поведения животных. Огромная доля поведенческих реакций животных основана на врожденных стереотипах. Способность животных к приобретению индивидуальных навыков, делает их поведение более гибким и адаптивным, и за счет этого осуществляется «доводка» генетически запрограммированного поведения до требований изменчивой среды обитания. Применение полученных навыков в незнакомых, а часто и в принципиально новых ситуациях, основано на когнитивной деятельности.

Одна из самых интересных нерешенных проблем когнитивной этологии связана с исследованием взаимодействия наследственно обусловленных стереотипов поведения с навыками, основанными на индивидуальном и социальном опыте. В данной статье осуществляется попытка проанализировать влияние наследственной предрасположенности и раннего опыта на становление и проявления когнитивного поведения животных.

**«ВИДОВАЯ ГЕНИАЛЬНОСТЬ»: СПЕЦИАЛИЗИРОВАННОЕ РАЗВИТИЕ
КОГНИТИВНЫХ СПОСОБНОСТЕЙ ЖИВОТНЫХ**

Множество интересных результатов, посвященных специализированным когнитивным способностям животных, было получено после того, как по мере развития этологических подходов исследователи

перешли от традиционных объектов и методов (крысы и голуби в лабораторных опытах) к исследованию разнообразных видов в условиях, близких к естественным. Специализированное развитие когнитивных способностей, позволяющее некоторым видам эффективно решать жизненно важные проблемы, может рассматриваться как сумма когнитивных адаптаций. Конвергентное сходство когнитивных адаптаций можно обнаружить у представителей разных классов и даже типов животных. В данном разделе мы рассмотрим несколько из множества примеров когнитивных адаптаций у разных видов животных.

Один из самых ярких примеров когнитивных адаптаций — это проявление так называемого «пространственного интеллекта» (*spatial intelligence*). Для многих видов жизненно важно запомнить расположение множества объектов на местности. Наиболее впечатляющие результаты демонстрируют животные, делающие запасы. К ним относятся, в частности, черноголовые гаички, сойки, кедровки, белки, кенгуровые крысы. Некоторые из запасующих видов способны запомнить расположение нескольких тысяч кладовых на срок до нескольких месяцев.

Так, колумбийские кедровки в конце лета начинают собирать семена сосны. Наполнив подъязычный мешок, кедровка улетает на расстояние до нескольких километров, чтобы припрятать семена на южных склонах холмов, где зимой бывает мало снега. Птица может запасти до 33 000 семян, по 4—5 штук в одном месте, то есть получается несколько тысяч тайников. Зимой и весной птица навещает туда и достает пищу из своих складов [Wall van der 1982]. Эксперименты с синицами и сойками в естественных условиях, позволили предположить, что птицы запоминают, где они спрятали семена, и какие тайники они уже обследовали. Эта гипотеза проверялась в лабораторных опытах. В одном из таких экспериментов участвовали синицы-гаички.

В комнате помещались ветки деревьев, в которых было просверлено в общей сложности 100 отверстий. Каждое отверстие прикрыли кусочком материи, так что птице надо было приподнять его, чтобы спрятать зернышко или достать его. В каждое отверстие помещалось только одно зернышко, так что птица должна была прятать каждое в новое отверстие. Синице давали возможность за один раз спрятать 12 зерен. После этого ее удаляли из комнаты на 2,5 часа. Затем птицу вновь выпускали в комнату, и она начинала искать спрятанные семена. В среднем каждая птица ошибалась всего дважды, прежде чем находила семечко. Однако со временем у каждой птички появились

предпочитаемые отверстия, в которые она заглядывала чаще, чем в другие. Поэтому следующий эксперимент поставили так, чтобы заставить память птиц работать против тенденции чаще использовать приглянувшиеся отверстия. Вновь, дав каждой гаичке возможность прятать семена, ее удаляли из комнаты и возвращали через 2,5 часа. Теперь птице позволяли спрятать еще одну порцию зернышек. Исследователи исходили из того, что если птицы запоминали, в какие отверстия спрятаны семена, то, пряча вторую порцию, они не будут в них заглядывать. Если гаички станут обследовать те же отверстия, то найдут их уже занятыми. Оказалось, что, распределяя вторую порцию семян, птицы почти никогда не заглядывали в уже занятые отверстия. Однако, когда проголодавшимся птицам не поставили чашку с очередной порцией корма, они успешно отыскивали семена из первой порции [Shettleworth 1998].

По сходной схеме были проведены эксперименты с кенгуровыми крысами, которых заставляли прятать и затем спустя 24 часа отыскивать семечки, запрятанные на лабораторной арене в 100 чашечек с песком. На этом примере было убедительно показано, что хорошая память дает грызунам значительные адаптивные преимущества — они успевают отыскать свои тайники до того, как их найдут другие животные, а также до того, как найдут и съедят их самих [Jacobs 2003].

Пространственный интеллект проявляется не только при поиске спрятанной пищи, но и при оперативном отыскивании ближайших убежищ на знакомой территории. Эксперименты с пустынными общественными мангустами сурикатами показали, что их способность запоминать пространственное расположение убежищ и при опасности мгновенно отыскивать ближайшее, сравнима с проявлением пространственного интеллекта у запаасающих животных [Manser, Bell 2004]. Исследователи сооружали на территории сурикат ложные убежища, у которых отверстия вели в наглухо закрытые камеры, предлагали им пригодные убежища в новых местах, закрывали их собственные норы, и в итоге выяснили, что животные запоминают расположение множества норок с первого предъявления. Более того, эта способность проявляется у них, начиная с очень юного возраста, как только они переходят к самостоятельному поиску пищи (рис. 1).

Механизмы формирования пространственного интеллекта до сих пор таят в себе немало загадок. Основы экспериментов, в которых выясняли, как животные формируют «когнитивные карты» (образы окружающего пространства), были заложены в работах Э. Толмена, посвященных лабораторным исследованиям пространственной ори-

ентации и памяти у крыс в сравнении с человеком [Tolman 1948]. Современные этологические эксперименты позволяют выяснить, как животные используют «привязку» нужных им объектов к природным ориентирам, а физиологические исследования выявили ведущую роль гиппокампа в проявлении «пространственной гениальности». Важно отметить, что в ряду когнитивных адаптаций, развитие «пространственного интеллекта» является одной из наиболее перспективных областей для экспериментальных исследований.



Рис. 1. Даже совсем юные сурикаты способны быстро составить «когнитивную карту» расположения убежищ на обширной кормовой территории семьи. Фото Л. Холлен (L. Hollén)

Когнитивные адаптации, направленные на решение жизненно важных задач, могут быть удивительно сходными у представителей различных классов и даже разных типов животных. Хорошим примером такого конвергентного сходства является способность распознавать и запоминать множество членов сообщества у социальных животных, от слонов и приматов до насекомых. Так, шимпанзе обладают способностью узнавать и помнить не только членов сообщества, но и родственные связи между ними. Эксперименты с предъявлением фото — портретов показали, что шимпанзе и люди используют, по-видимому, одни и те же визуальные признаки (в частности, асимметрию), и при этом обезьяны даже превосходят людей в объеме и скорости запоминания [Vokey et al. 2004]. Оказалось, что по способ-

ностям к «фэйс-контролю» на основании визуальных признаков осы рода *Polistes* (широко распространенные «бумажные осы») почти не уступают приматам. До сих пор было принято считать, что у общественных перепончатокрылых распознавание происходит по принципу «свой-чужой», и при этом основным критерием является запах семьи. Однако, бумажные осы удивили исследователей способностью запоминать расположение желтых и черных пятен на «лицах» сородичей, и различать таким образом десятки особей, располагая их в ряд по степени иерархического положения в сообществе (рис. 2). Эксперименты, в которых исследователи перекрашивали ос, меняя у них ключевые признаки в виде пятен, показали, что реакции сородичей строго соответствуют расположению предъявляемых особей на иерархической лестнице [Tibbetts, Dale 2007]. Иерархические отношения между самками ос находятся в прямом соответствии с возможностью откладывать определенное число яиц (обзор см. [Reznikova 2003]). По-видимому, непосредственная связь успешного распознавания индивидуумов и успеха в размножении лежит в основе когнитивной адаптации, позволяющей бумажным осам запоминать множество своих потенциальных соперниц. К «чемпионам» распознавания и запоминания относятся и слоны. Эти социальные животные способны запомнить около 100 членов сообщества, и эти сведения сохраняются в их памяти, по меньшей мере, в течение 12 лет. Слоны различают своих сородичей не по визуальным признакам, как приматы и осы, а по акустическим характеристикам их сигналов. В экспериментах с воспроизведением записей голосов лучшие результаты распознавания и запоминания показали самки старше 50 лет [McComb et al. 2001].

Еще один пример сходных когнитивных адаптаций у представителей разных классов животных — это способности пчел, ос и голубей к категоризации предметов по визуальным признакам. Высоко развитые способности голубей к распределению объектов внешнего мира на категории были выявлены еще в середине прошлого века. Птицы были обучены указывать, какая из предъявляемых фигур больше похожа на образец. Они дотрагивались клювом до соответствующих слайдов и получали вознаграждение, если выбранная картинка в наибольшей степени соответствовала той, что служила образцом. Оказалось, что голуби хорошо распознают встречающиеся в природе образы и, по-видимому, формируют соответствующие абстрактные категории. Их можно научить распознавать фотографии с водой и без нее, с деревом и без него, с человеком и без человека. Они способны на такие различия и в том случае, если значимый признак



Рис. 2. Индивидуальное распознавание у ос рода *Polistes* осуществляется на основе расположения пятен на «лицах». Фото Э. Тиббеттс (E. Tibbetts)

проявляется по-разному. Так, например, голубь опознает воду в форме капель, бурной реки или спокойного озера, человека выделяет независимо от того, одетый он или голый, один или в толпе. Усвоив, что, по условиям опыта, нужно указывать на слайды с изображением деревьев, голуби узнавали их на любых новых картинках, было ли это отдельно стоящее дерево, кромка леса или даже отражение дерева в воде. Птицы безошибочно отличали деревья от кустарников и даже от сфотографированной крупным планом ботвы сельдерея. Способ-

ности к распознаванию не ограничивались объектами, экологически значимыми для голубей. Например, они с такой же легкостью оперировали категорией «рыба» (картинки с рыбами и без), когда им показывали слайды подводных рифов, а ведь с подобными объектами голуби в своей жизни не сталкиваются. Обобщения такого типа были названы «естественными понятиями» [Herrnstein, Loveland 1964]. Как это часто бывает, дальнейшая детализация экспериментов несколько запутала представления исследователей о способности голубей к формированию обобщений. Так, голуби продолжали «считать» человеком и карикатурные изображения, а также картинки, где разные части (например, голова и ноги) менялись местами. После того, как оказалось, что голуби неплохо сортируют по категориям картины кубистов и импрессионистов [Watanabe et al. 1995], их способности к категоризации многие стали считать артефактом, а авторы получили за свое исследование шуточную Игнобелевскую премию. Однако, С. Ватанабе упорно продолжал эксперименты, и в работах последних лет достаточно убедительно показал, что голуби и люди используют сходные визуальные признаки при анализе живописных произведений. Это касалось как образцов высокого искусства, так и работ школьников, обучающихся рисованию: здесь оценки голубей и учителей полностью совпали [Watanabe 2001; 2009].

У насекомых высокие результаты в области категоризации были продемонстрированы в опытах Г. А. Мазохина-Поршнякова [1969; 1989]. Медоносные пчелы и осы (рис. 3) проявили способности к опознанию преобразованных фигур, разных фигур независимо от их площади и ориентации, к обобщению цветных образцов по признакам «новизна окраски», «двухцветность» и даже «парность — непарность» (подробное описание см. [Резникова 2005]).

Мы привели лишь некоторые примеры проявления когнитивных адаптаций. В современной когнитивной этологии накопилось множество сведений, позволяющих предположить, что разные виды животных могут проявлять признаки очень высоко развитых способностей, но в пределах довольно узких доменов. В частности, голуби проявляют не только удивительные способности к категоризации, но и превосходят человека в решении тестов IQ на пространственные преобразования (3D тесты). Однако, в задачах «выбора по образцу» голуби значительно уступают приматам и дельфинам. Приматы, в том числе люди (маленькие дети) учатся выполнять такое задание за несколько проб, а голубям их требуются сотни. Если первоначальный набор предметов заменяют новым, голубям приходится решать задачу



Рис. 3. Опыты школы Г. А. Мазохина-Поршнякова по исследованию способности общественных перепончатокрылых к абстрагированию и категоризации. Фото В. М. Карцева

заново, а дельфины и шимпанзе справляются с ней почти без доучивания [Premack 1983]. Описанные выше запасавшие животные способны запомнить расположение тысяч тайников, в которых они прятали пищу, но это не значит, что они смогут, скажем, найти выход из многоальтернативного лабиринта так же успешно, как это сделает

крыса. Крыса далеко превзойдет в этом искусстве человека, зато ей не дано индивидуально распознать и запомнить десятки своих сородичей. Новокаледонские галки оказались «гениями» орудийной деятельности: в способностях быстро преобразовывать разные предметы и использовать их для решения сложных пространственных задач эти птицы превосходят столь признанных наукой умельцев, как шимпанзе [Bluff et al. 2007]. Некоторые высоко социальные виды муравьев оказались «гениями общения»: они могут решать сложнейшие задачи, недоступные представителям большинства видов животных, но только в тех ситуациях, когда надо запомнить и эффективно передать сородичам информацию о богатом источнике пищи [Резникова, Рябко 1990; Reznikova 2008].

Интеллект живых существ, таким образом, не обладает универсальностью. Это касается и человека, уступающего многим другим видам в решении пространственных задач и заданий, требующих специфической памяти, но обладающего целым рядом когнитивных адаптаций высокого уровня. В частности, исследования психолингвистов позволяют предполагать у человека врожденные способности к распознаванию фонем и к формированию грамматических структур, лежащих в основе языкового общения [Chomsky 1968; 2002; Пинкер, Джакендофф 2008].

Влияние раннего опыта на формирование поведения

Для того, чтобы понять, как работает тот или иной механизм, его нередко приходится ломать, хотя и это не всегда приводит к пониманию. Так, воспитав детеныша шимпанзе в изоляции от сородичей, с помощью «человеческой» приемной матери, Л. И. Фирсов обнаружил, что подросший шимпанзе не способен построить на дереве гнездо, несмотря на предоставленную ему возможность наблюдать за действиями особей своего вида. В то же время голосовые сигналы, характерные для шимпанзе, проявились в репертуаре звукового общения этого и других детенышей, воспитанных в изоляции от сородичей, в положенное время и без всяких изменений [Фирсов 1977; 1993]. Этот пример заставляет задуматься о сложном взаимодействии врожденных стереотипов поведения с индивидуальными и социальными навыками, приобретаемыми в разные периоды жизни. В приведенном примере большую роль, по-видимому, играл чувствительный период, по прошествии которого определенный поведенческий стереотип уже невозможно было сформировать.

Чувствительный период в становления поведения животных тесно связан с феноменом импринтинга — формой обучения, которая сочетает в себе черты, характерные как для научения, так и для инстинкта, и в то же время является уникальной. Еще в XIX в. Д. Сполдинг [Spalding 1873] заметил, что, едва вылупившись из яйца, цыплята начинают следовать за любым движущимся объектом. В начале XX в. О. Хейнрот расширил эти наблюдения, исследуя множество разных видов птиц. Интерес к импринтингу больше всего стимулировали работы К. Лоренца, относящиеся к 30-м годам. Он описал многочисленные случаи, когда птицы не спаривались с особями своего вида из-за того, что они были лишены контакта с ними в ранний период жизни. Например, гуси, выращенные в доме Лоренца, в изоляции от сородичей в течение хотя бы первой недели жизни, в дальнейшем предпочитали общество людей. Птицы ждали перед дверью и пытались следовать за людьми, как только те выходили из дома. Лоренц [Lorenz 1935] назвал это явление немецким словом, означающим «впечатывание» (Prägung), переведенным на английский как запечатление (imprinting).

Лоренц, анализируя данные, полученные на птицах, обозначил основные особенности, отличающие импринтинг от классического ассоциативного обучения:

1. Импринтинг приурочен к очень ограниченному периоду жизни животного — *чувствительному*, или *критическому*, периоду.
2. Однажды совершившись, процесс запечатления далее необратим. Так, если у птенца произошел импринтинг по отношению к птице другого вида, то более поздний контакт с птицами своего вида уже не сможет полностью устранить эффект раннего опыта.
3. Объект, на который направлено запечатление, может быть определен задолго до первого осуществления самого поведения. Например, ранний импринтинг, происшедший задолго до наступления половой зрелости, впоследствии будет влиять на выбор полового партнера.
4. Запечатление направлено не на определенную особь, которую видел птенец, а на целый класс стимул — объектов.

В дальнейшем было выяснено, что запечатление характерно не только для выводковых птиц, но и для других животных, в особенности для зрелорождающихся млекопитающих, способных сразу следовать за матерью (примеры здесь разнообразны, от морских свинок до копытных). Было показано, что может произойти запечатление на самые разные движущиеся объекты, в том числе, неодушевленные — так, утята следовали за мячиками и коробками разных размеров. Если

объект привязанности представляет собой, скажем, картонный ящик, то у утенка устанавливаются к этому ящику такие же отношения как к родителю. Были выяснены и дополнительные особенности, отличающие запечатление от классических условных рефлексов:

5. Запечатление не требует повторения. Достаточно одного предъявления движущегося предмета, чтобы утята или ягнята сочли бы его своей матерью.
6. В отличие от условных рефлексов, которые начнут угасать, если их не подкреплять долгое время, импринтинг не угасает.
7. Отрицательное подкрепление приводит не к угасанию образовавшейся связи, а напротив, даже усиливает ее. Так, если утятам, движущимся за человеком, наступать на ноги, причиняя им боль (но, конечно, не так, чтобы отдавить им ноги до потери способности передвигаться), они не убегут от человека, а начнут еще сильнее жаться к нему и быстрее следовать за ним.

В целом, импринтинг рассматривается как процесс научения, который имеет место на конкретных стадиях развития и влияет на последующее поведение по отношению к родителям, братьям или половым партнерам. Коротко можно сказать, что импринтинг — это быстрое и необратимое обучение на основе врожденной предрасположенности, приуроченное к критическому периоду развития.

Хотя запечатление ярче всего проявляется на ранних стадиях развития, оно может проявляться и в другие ответственные моменты онтогенеза. Так, известен «материнский импринтинг», исследованный на примере некоторых видов птиц и копытных животных. В книге Р. Шовена [1972] описан интересный эксперимент с голубями: яйца черных и белых пар поменяли так, что первое потомство, которое воспитывала каждая пара, оказалось для них «неправильного» цвета. Однако родители не знали этого, они запечатлели облик чужих потомков и в дальнейшем отказывались признавать птенцов того же цвета, что и они сами.

Понятие чувствительного периода и его воздействия на формирование поведения тесно связано с влиянием раннего опыта на формирование поведения. Помимо запечатления, есть множество свидетельств того, как чувствительны животные, особенно птицы и млекопитающие, к событиям, происходящим в ранний период их жизни. Приведенный выше пример с детенышем шимпанзе, отказавшимся строить гнезда, говорит о том, что формы активности, не востребуемые в течение определенного критического периода, в дальнейшем могут быть уже невозстановимы.

Становление поведения животных связано со спецификой сценариев развития, включающих степени контакта с родителями и уровень самостоятельности детенышей. Эти показатели широко варьируют, и близкородственные виды могут существенно различаться по степени самостоятельности на ранних стадиях. Так, слепорожденные и голые крысята и крольчата совершенно беспомощны, а детеныши морских свинок и зайцев рождаются полностью покрытые мехом, с открытыми глазами и активны с момента рождения. В ряду птенцов разных видов птиц, от самых беспомощных (примером могут служить птенцы амадин, похожие больше на червячков, чем на птиц) до самостоятельных выводковых (таких как цыплята и утята), есть сверхсамостоятельные птенцы. Это потомки австралийских большеногов (семейство *Megapodiidae*), чьи отцы строят огромные (до 15 м в диаметре) инкубаторы, в которых сохраняются отложенные самкой яйца (см. рис 4). Оптимальная для развития птенцов температура (около 34°) поддерживается активными действиями самца. Эту птицу за ее неустанный мрачный труд прозвали австралийской сомнамбулой. Мегалоподы служат примером причудливого сочетания морфологических адаптаций (крупные яйца, наличие сенсорных органов, позволяющих определять температуру в инкубационных камерах), сложного врожденного поведенческого репертуара (связанного, в частности, со строительством и поддержанием инкубатора), и гибкого поведения, позволяющего птице оперативно реагировать на изменения температуры (исследователи пытались обмануть самцов, нагревая и охлаждая инкубаторы, но это не удавалось). Птенец никогда не видит своих родителей, он «выкапывается» из гнездового холма самостоятельно, сразу же отбегает в кусты, и в дальнейшем весь сложный жизненный сценарий ему предстоит развернуть без всякого социального влияния [Göth, Evans 2004].

Естественно, воздействие факторов среды будет по-разному восприниматься представителями видов с разными сценариями онтогенетического развития. Как же разграничить влияние средовых и наследственных факторов на формирование поведения? Один из наиболее распространенных методов — воспитание животных в условиях депривации (изоляции, обеднения среды) разной степени. Такие опыты получили название «Каспар Хаузер эксперименты», по имени юноши, воспитанного в изоляции, героя исторических легенд и литературных произведений. Одна из самых известных серий экспериментов на эту тему, связанных с изменением раннего опыта приматов, принадлежит Г. Харлоу [Harlow H., Harlow M. 1962]. Он выращивал



а)



б)

Рис. 4. Самцы австралийских большеногов стоят огромные инкубаторы (4а), а птенцы, выйдя на поверхность, с первых часов жизни вынуждены действовать без помощи родителей (4б). Фото А. Гетц (А. Göth)

макак резусов в условиях разной степени депривации. Некоторые обезьяны были выращены в полной изоляции от других особей. В таких опытах использовали модели матерей разной степени комфортности для детенышей — от проволочных каркасов до больших плюшевых игрушек. Они были необходимы детенышам как предмет, к которому можно было прижиматься и проявлять другие реакции, в норме адресованные матери. Детеныши, за неимением выбора, привязывались к своим «матерям», а если их забирали, прижимались даже к фотографии, изображающей плюшевую или проволочную мать. При этом детеныши узнавали и выбирали портрет именно своей «мамаши». Когда выращенные в таких условиях обезьяны достигали зрелости, у них обнаруживались сильнейшие нарушения общественного и репродуктивного поведения, хотя их физиологическое состояние было вполне удовлетворительным. В раннем возрасте они обнаруживали склонность к аномальным манипуляциям с ротовой полостью, сжимали руками собственное тело, раскачивались, и в целом были апатичны, безразличны к внешней стимуляции. Позже такие животные отказывались от контакта с особями противоположного пола. С большим трудом удалось добиться получения потомства от нескольких самок. Оказалось, что эти «матери — сироты» совершенно не способны ухаживать за детьми. Они игнорировали все запросы детенышей, жевали их ладони и ступни, бросали их лицом на пол. Если выросшую в изоляции обезьяну помещали с нормальными сверстниками, она навлекала на себя проявления агрессии. Только постоянный контакт с молодыми обезьянами постепенно оказывал «лечебное» действие и поведение сирот приближалось к норме, хотя и не достигало ее. Обобщающая книга Харлоу, посвященная этим экспериментам, называется «Обучение любить» [Harlow 1971].

Немного позже Р. Хайнд [Hinde 1974] провел гораздо менее жестокие эксперименты, получив, однако, сходные результаты, то есть показал, что у приматов не только воспитание с помощью «эрзац-матерей», но даже и кратковременная разлука с матерью вызывает грубые нарушения в поведении. Сначала Хайнд изучил во всех деталях нормальное развитие макак резусов при воспитании матерями, живущими в небольших группах. Удалось проследить за постепенным ростом самостоятельности детеныша. Мать редко допускает, чтобы детеныш удалялся от нее более, чем на расстояние вытянутой руки. Даже когда детеныш покидает мать, чтобы исследовать окружающую обстановку, он часто возвращается к ней, пользуясь ею как оплотом безопасности. Постепенно, по мере роста самостоятельности детены-

ша, мать становится менее внимательной и даже начинает отклонять некоторые из его попыток контакта. Познакомившись с естественным ходом развития, Хайнд исследовал влияние изоляции в условиях, гораздо менее радикальных, чем опыты Харлоу. Когда детенышу исполнялось 6 месяцев, и он мог питаться самостоятельно, его мать удаляли из группы на несколько дней. Детеныш при этом не попадал в изоляцию, его «усыновляли» другие самки, и он пользовался большим вниманием. Тем не менее, в его поведении обнаруживались значительные изменения: он чаще издавал крики тревоги, меньше двигался и больше времени проводил в характерной сгорбленной позе. Когда мать возвращалась, детеныш сразу устремлялся к ней и проводил гораздо больше времени, держась за нее, чем это было до разлуки. Характер его отношений с матерью отличался от нормального. На восстановление прежних отношений уходило несколько недель.

Автор сделал несколько интересных выводов, имеющих аналогии с формированием привязанности у людей в раннем возрасте. Например, больше всего страдают от короткой разлуки те детеныши, чьи отношения с матерью до этого были наименее благополучными. Казалось бы, если отношения и так прохладны, разлука должна в меньшей степени травмировать, однако создавалось впечатление, что такие детеныши как бы обладают меньшим «запасом прочности» и с огромным трудом переносят даже кратковременное отсутствие матери. Последствия такого перерыва для всех детенышей — как благополучных, так и неблагополучных — оказались всесторонними и устойчивыми. Даже через несколько лет Хайнд мог отличать обезьян, разлучавшихся с матерью, по их большей пугливости в незнакомой обстановке.

Подобным образом изучалось развитие общественного поведения у других млекопитающих. Одно из самых известных исследований в этой области сделано на собаках Дж. Скоттом и Дж. Фаллером [Scott, Fuller 1965]. Они обнаружили, что в возрасте от 3 до 10 недель у собак имеется чувствительный период, в течение которого щенки формируют общественные контакты. Щенки, изолированные больше, чем на 14 недель, в дальнейшем не реагируют на сородичей, и их поведение совершенно ненормально. Собаки, как и некоторые виды птиц, склонные к половому запечатлению, вполне способны к общественным контактам не только с особями своего вида, но и с людьми. Для установления дружеских взаимодействий с людьми щенкам достаточно короткого контакта с человеком в разгар чувствительного периода.

Эти и другие опыты послужили основой для многочисленных и во многом обоснованных аналогий с поведением человека и при-

влекли внимание психиатров, так как давно известно, что дети очень чувствительны к влиянию ранних впечатлений. Дж. Боулби [Bowlby 1969] предложил теорию возникновения привязанности ребенка к матери, которая в большой степени вытекает из опытов на животных. Он высказал мысль, что период от 18 месяцев до 3 лет наиболее чувствителен и что отделение от матери или отсутствие в этот период фигуры, адекватной матери, ведет к тому, что риск психологических нарушений в юности и в последующей жизни сильно повышается. Идея о существовании чувствительных периодов в жизни человека в «чистом виде» поддерживается немногими, но есть подтверждения того, что разлука с матерью сказывается на ребенке весьма драматично. Широко известны так называемые «ясельный эффект» и «эффект госпитализации» — различной степени тяжести нарушения в поведении детей, вызванные расставанием с матерью, а также обеднением условий воспитания.

В целом, можно сказать, что ранний опыт может оказывать настолько существенное влияние на последующее поведение, что у взрослых животных «впечатанные» стереотипы могут быть столь же прочными, как и врожденные.

ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ КОГНИТИВНЫХ ДОСТИЖЕНИЙ И ОГРАНИЧЕНИЙ

Ранние бихевиористы полагали, что формирование ассоциативных связей возможно между любыми стимулами и реакциями. Бихевиористская философия Б. Ф. Скиннера основывалась на том, что поведением животного можно полностью управлять, создав соответствующий порядок подкреплений. Подобным же образом И. П. Павлов долгое время считал, что любая последовательность действий может быть организована как цепь условных рефлексов. Ученики Скиннера — Келлер и Мариан Брэленды — впервые показали, что «неправильное» поведение животных может быть вызвано противоречием между поставленной задачей и врожденными поведенческими программами [Breland, Breland 1961]. Дело в том, что дрессировщики столетиями используют врожденные стереотипы поведения животных, облегчающие им усвоение некоторых задач: свиньи раскатывают пяточком ковер, морские львы выполняют балансировку и жонглирование, кошки совершают точные прыжки. Попытки обучить животных действиям, находящимся вне русла видового стереотипа, приводят к трудностям, часто непреодолимым. С этим явлением и столкнулись Брэленды. Все началось с попытки разучить со свиньей забавный

цирковой номер «живая копилка»: научить ее опускать большую деревянную «монету» в «копилку», изображающую свинку. «Актриса» многократно роняла монету на пол, толкала пятачком, поднимала, снова роняла, и так до бесконечности. Брэленды собрали множество подобных свидетельств, когда определенные действия (или отказ от действий) у животных было трудно или невозможно сформировать. Так, цыплята настойчиво скребли землю, когда от них требовалось всего лишь постоять спокойно 10 секунд на платформе (не двигая ногами), чтобы получить вознаграждение. Енот-полоскун, обученный разным трюкам, скоро прекращал их демонстрировать, и предавался «потиранию» передними лапами невидимых предметов в несуществующей воде. На основании подобных данных Брэленды выдвинули *принцип инстинктивного смещения*: вместо того, чтобы сформироваться в направлении, нужном дрессировщику, активность животного устремляется по привычному руслу врожденных стереотипов. Появилось предположение, что в большинстве случаев успешного формирования поведения «по Скиннеру» фигурируют не произвольные реакции, а часть врожденного репертуара. В свое время К. Брэленд был поражен зрелищем голубя, наученного Скиннером играть в боулинг. Впоследствии оказалось, что толкательное движение, производимое голубем в «кегельбанае», составляет неотъемлемую часть его пищевого поведения: отбрасывание земли в сторону для обнаружения семян.

С развитием когнитивной этологии стало ясно, что представители разных видов с большей готовностью формируют ассоциативные связи между стимулами и реакциями, относящимися к жизненно важным ситуациям. К жизненно важным стимулам относятся, в частности, внешние черты родителей, сигналы сородичей и соседей, характеристики хищников, опасных конкурентов и паразитов, окраска ядовитых насекомых и растений. Феномен облегченного формирования ассоциативных связей между жизненно важными стимулами и соответствующими реакциями, был назван *наведенным обучением* (*guided learning*: [Gould, Marler 1987]). Речь идет о том, что процессы обучения часто управляются врожденной предрасположенностью — иными словами, обучение контролируется инстинктом. Важно отметить, что формирование ассоциативной связи в контексте врожденной предрасположенности нередко происходит после единственного предъявления стимула. Так, птице достаточно один раз попробовать ядовитое насекомое, чтобы потом всю жизнь избегать объектов с подобной окраской. Как известно, для формирования лабораторных условных рефлексов, связывающих, скажем, звонок и вознагражде-

ние, требуются десятки, а то и сотни сочетаний. Выясняется, что многие, если не большинство видов животных «запрограммированы» на обучение конкретным действиям в определенном контексте естественного поведения. В основе формирования когнитивных способностей часто лежит наследственно обусловленный шаблон восприятия, что облегчает задачу формирования сложных и гибких форм поведения. Например, трудно было бы ожидать, чтобы пчелы от рождения обладали «определителем» всех потенциально полезных для них цветов. Зато они обладают врожденной предрасположенностью быстро запоминать цвета, формы и размеры медоносов.

Феномен наведенного обучения объясняет рассмотренные выше проявления «специализированного интеллекта». Рассмотрим явление наведенного обучения более подробно. В этологической литературе накоплено множество данных о том, что представители многих видов, включая человека, демонстрируют врожденную предрасположенность к распознаванию и запоминанию определенных стимулов и формированию определенных ассоциаций. Так, голуби легко обучаются ассоциировать пищу с определенным цветом, но им почти невозможно ассоциировать пищу со звуком. В то же время они легко обучаются ассоциировать звук с опасностью. Это объяснимо: в естественных условиях зерна, которые клюют голуби, могут иметь определенный цвет, но не могут издавать звуков. У человека многие фобии образуются со значительно большей легкостью на основе определенных стимулов, связанных с естественными опасными объектами — такими, как пауки или змеи. Известный бихевиорист Дж. Уотсон в одном из самых цитируемых исследований, посвященных формированию фобий у «маленького Альберта» (Little Albert study), предположил, что методом условных рефлексов можно сформировать у ребенка страх любого объекта. Это привело к далеко идущим выводам, о том, что поведение человека в принципе может быть сформировано на основе ряда условных рефлексов, образованных в раннем детстве [Watson, Rayner 1920]. Однако развитие этологии внесло в эту концепцию существенные коррективы. Обосновывая гипотезу предрасположенности к формированию определенных ассоциативных связей у людей, М. Селигман [Seligman 1970] обратил внимание на то, что в исследованиях Уотсона у маленького Альберта страх перед живой крысой или собакой, предъявляемыми одновременно с громким звуком, сформировался с первых же сочетаний; однако, страх перед деревянной уткой у него так и не выработался, несмотря на честные усилия экспериментаторов, которые гремели молотком по железу, как только утка оказывалась в поле

зрения мальчика. Продолжая поиски истоков человеческих фобий, экспериментаторы [Mineka, Cook 1988] на примере макак резусов показали, что у них легко можно сформировать страх перед змеями, но не перед другими объектами, обладающими сходными размерами и формой (например, цветок на длинном стебле).

Можно полагать, что в основе наведенного обучения лежат наследственно обусловленные *шаблоны восприятия*. Одним из наиболее естественных и изученных явлений в этой области является формирование страха перед хищниками у разных видов животных. Здесь мы опять встречаемся с разнообразием сценариев формирования поведения, с доминированием разных факторов: от выраженного врожденного специфического страха перед определенными чертами хищников до превалирующей роли социального обучения (подробно см: [Резникова 2004]) на фоне отсутствия врожденных шаблонов восприятия. Именно такой сценарий, когда дети полностью «полагаются» на компетенцию и сигналы родителей, был обнаружен в полевых экспериментах с большими синицами [Kullberg, Lind 2002]. Авторы полагают, что отсутствие шаблонов восприятия хищников является одной из основных причин высокой смертности выводков больших синиц по сравнению с другими, близкими видами.

Классическими экспериментами, в которых был выявлен врожденный шаблон восприятия хищника, являются опыты Н. Тинбергена [Tinbergen 1951], в которых цыплятам демонстрировали силуэт летящей птицы с двумя «выростами» — длинным и коротким. Передвигаясь длинным выростом вперед, силуэт был похож на гуся с длинной шеей и коротким хвостом, а двигаясь в обратном направлении, успешно имитировал коршуна с короткой шеей и удлинённым хвостом. Идея эксперимента восходит к предположению Сполдинга [Spalding 1873] о том, что некоторые виды птиц обладают врожденным страхом определенных черт, характеризующих хищника. В опытах Тинбергена птенцы тревожно замирали при виде силуэта «коршуна» и не реагировали на «гуся». Некоторые методические недочеты этой работы долго вызывали нарекания. Однако, к настоящему времени эксперименты, в которых «наивным» (незнакомым с объектами ранее) потенциальным жертвам экспонировались чучела разных хищников, позволяют довольно уверенно говорить о феномене врожденных «образов», или шаблонов восприятия. Показательны в этом плане опыты с упомянутыми выше «сверх-самостоятельными» птенцами австралийских большеногов [Göth 2001]. Двухдневным цыплятам предъявляли движущиеся чучела кошки, собаки, змеи и парящего коршуна.

Оказалось, что птенцы обладают врожденными шаблонами восприятия летящего хищника, заставляющими их замирать и прятаться, и они легко формируют ассоциации между опасностью и обликом наземного хищника. В данном случае важно отметить различие между «готовым» страхом и предрасположенностью к быстрому обучению. Птенцы большеногов демонстрировали «готовый страх» коршуна (как и цыплята в опытах Тинбергена), но лишь предрасположенность к быстрому формированию реакции страха кошки, собаки и змеи. Подобная предрасположенность к быстрому формированию ассоциативных связей между обликом хищника и реакцией страха была детально исследована у австралийского валлаби *Macropus eugenii* [Griffin et al. 2002]. Хотя валлаби сейчас не сталкиваются с естественными врагами, они когда-то обитали совместно с тасманийским волком, и у них, таким образом, есть «исторический опыт» общения с хищниками. Животным предъявляли чучела лисы и кошки (в качестве наземных хищников, с их характерными чертами, в частности, фронтально расположенными глазами) и сходное по размеру чучело нехищного животного (козленка). Результаты получились сходными с описанными выше исследованиями формирования страха змеи у макак. Врожденного страха перед предъявляемыми объектами животные не испытывали, однако, они значительно легче научились ассоциировать опасность (человек входил в вольер и накрывал их ловчей сетью) с обликом хищника, чем с обликом козленка. Впоследствии они прятались при предъявлении чучела лисы или кошки, но не козленка. Это не значит, что валлаби нельзя научить бояться козленка, просто для этого понадобится так же много сочетаний, как и при формировании обычного условного рефлекса (десятки, возможно, сотни), тогда как для образования связи между опасностью и обликом хищника достаточно двух-трех сочетаний. Подобные опыты с недавнего времени проводятся и в нашей лаборатории. Наивные монгольские песчанки проявляют настороженное и взволнованное внимание к чучелу корсака, тогда как рядом со сходным по размеру чучелом утки зверьки чувствуют себя вполне комфортно (см. рис. 5).

Животные могут обладать врожденным шаблоном восприятия не только смертельно опасного хищника, но и подходящей добычи, а также опасного врага или конкурента. В опытах с игрунковыми обезьянками были выявлены признаки, которые служат им для распознавания насекомых, пригодных для охоты [Robinson 1970]. «Образ конкурента» был выявлен при исследовании реакций рыжих лесных муравьев на модели, изображающие их врагов — хищных жуужелиц



а)



б)

Рис. 5. «Наивные» монгольские песчанки проявляют настороженное и взволнованное внимание (5а) к чучелу хищника (корсака), тогда как рядом со сходным по размеру чучелом утки зверьки чувствуют себя вполне комфортно (5б).

Фото автора

[Дорошева, Резникова 2006]. Оказалось, что для муравьев в облике потенциального врага важны такие детали, как темный цвет, двусторонняя симметрия и наличие «выростов», имитирующих ноги и антенны. Наивные (выращенные в лаборатории) муравьи легко отличают модели, несущие эти признаки и реагируют на них изначально агрессивно. Некоторые признаки, навязанные экспериментаторами (например, белый цвет модели), могут «выключить» проявления агрессии.

Помимо визуальных «врожденных образов», у животных выявлены и «образы» акустические, в частности, реакции на тревожные крики. Варианты реакций на акустические стимулы также разнообразны, как и варианты реакций на визуальные стимулы. У некоторых видов приматов и птиц наивные молодые особи реагируют тревожными реакциями на крики сородичей с первого же предъявления, у других видов это происходит только под воздействием социального обучения; есть и промежуточные варианты, когда требуется «доучивание», совершенствование врожденной реакции. Так, в опытах с альпийскими сусликами, проигрывая им запись звуков, издаваемых сородичами в ответ на появление разных хищников, исследователи выяснили, что молодые суслики значительно быстрее выучиваются реагировать на сигналы, соответствующие быстро бегущим хищникам, чем медленно подкрадывающимся [Mateo 2006].

Таким образом, животные могут обладать врожденными шаблонами восприятия жизненно важных стимулов, которые могут находиться в разной степени готовности к использованию. В этом ряду человек, похоже, занимает вполне естественное положение примата, «оборудованного» врожденными шаблонами восприятия опасных объектов, которые требуют совершенствования путем приобретения индивидуального и социального опыта. Это предположение основано на результатах экспериментов с пятимесячными младенцами, которым предъявляли схематические изображения пауков, в сравнении со столь же схематичными изображениями нейтральных объектов — цветов [Rakison, Derringer 2008]. Использовалась популярная в экспериментальной этологии процедура измерения длительности фиксации взгляда на предъявляемых объектах. Если испытуемые задерживают взгляд дольше, можно полагать, что объект привлекает внимание. Детям показывали изображения, движущиеся на экране. В первой серии опытов оказалось, что они дольше задерживают взгляд на схематических рисунках пауков, чем на схемах, составленных из тех же элементов (туловище, голова, конечности), но расположенных в хаотичном

порядке. Это позволяет полагать, что дети опознают изображения пауков как более интересные, чем «бессмысленные» рисунки. Во второй серии опытов выяснилось, что такое различие направленного внимания наблюдается только тогда, когда части пауков были изображены реалистично, то есть конечности изогнуты в характерной для животных позиции. Если же ноги паука были угловатыми, то детям было безразлично, в каком порядке они «слеplены» в единый образ. В этой ситуации младенцы не распознавали паука. Самыми интересными оказались результаты третьей серии опытов. Детям, прошедшим первую серию опытов, то есть уже знакомым со схематичными изображениями пауков, которые привлекали их внимание больше, чем «бессмысленные» образы, составленные из тех же элементов, предложили ознакомиться с фотографиями реальных пауков на тех же экранах. После этого им опять предъявили первую серию схематичных изображений. Теперь взгляд младенцев притягивали «нарушенные» изображения. Ознакомившись с реальными объектами, соответствующими их врожденному шаблону восприятия, они генерализовали признаки, характерные для пауков, распознали их в «неправильных» изображениях и возмутились нарушениями, допущенными в конструировании образов. Сходные манипуляции с изображениями растений оставляли детей равнодушными.

Нужно отметить, что, проявляя повышенное внимание к изображениям пауков, младенцы не демонстрировали «готового страха». Откуда же берутся неисправимые «арахнофобы»? При Лондонском зоопарке есть курсы, посещая которые люди стараются избавиться от навязчивого страха пауков, который часто реально мешает им в жизни. Основой обучения является личное знакомство с крупными пауками — птицедами и другими представителями паукообразных. Люди, страдающие арахнофобией, действительно перестают бояться «прирученных» хелицеровых, которых знают по именам, но это, увы, не излечивает их от фобии в целом. В норме же большинство взрослых людей испытывают по отношению к паукам умеренный страх, который, скорее, можно отнести к настороженному вниманию. В то же время известно, что помимо «арахнофобов», есть и «арахнофилы». Можно предположить, что врожденный шаблон восприятия, на основе которого у детей «включается» повышенное внимание к соответствующим образам, широко распространен среди людей, но у некоторых на этой основе формируется противоположная реакция (недаром говорится, что «от любви до ненависти один шаг»). На знаменитой «лисьей ферме», основанной в ИЦиГ СО РАН Д. К. Беляевым, лисы в

течение ряда поколений отбирались, одни — на проявление агрессии, а другие — толерантности по отношению к человеку. Такая толерантность при продолжающемся отборе превращается в симпатию, бурно выражаемую по отношению к любому двуногому, см. [Трут 2008]. Возможно, что в основе обеих реакций лежит врожденный шаблон восприятия «примата на двух ногах», то есть, повышенное внимание к этому образу. Возвращаясь к примеру с арахнофобией, можно предположить, что в норме умеренный страх пауков формируется у детей, когда они видят реакцию старших. В соответствии с концепцией «наведенного обучения», для формирования страха в этом случае не требуется повторных сочетаний, достаточно одного наблюдения. В качестве противоположного чувства, на основе врожденного повышенного внимания к образу паука, у некоторых людей формируется необычная симпатия к этим объектам.

В целом, можно полагать, что у многих видов существует целый набор вариантов отношения к жизненно важным стимулам — от генерализованных «смутных образов» до более или менее детализированных шаблонов восприятия. Можно считать, что ни один биологический вид, включая человека, не является «*tabula rasa*» для обучения. Врожденный поведенческий репертуар оказывает существенное влияние на возможности животных к обучению и может вступать в конфликт с приобретаемыми навыками.

СЦЕНАРИИ РАЗВИТИЯ,

ЛЕЖАЩИЕ В ОСНОВЕ «ВИДОТИПИЧЕСКИХ» СТЕРЕОТИПОВ ПОВЕДЕНИЯ

Известно, что целостная картина видотипического поведения складывается из различных составляющих, которые включают как наследственно обусловленные поведенческие стереотипы, так и поведение, сформированное в результате индивидуального и социального опыта [Фабри 1976]. Единственным критерием, позволяющим разделить составляющие инстинкта и обучения в поведении животного, является эксперимент. К настоящему времени стало ясно, что «Каспар Хаузер» эксперименты могут привести к желаемому результату только в тех случаях, когда они проводятся на основе популяционного подхода, то есть учитывают индивидуальную изменчивость наследуемых стереотипов поведения. Дело в том, что в популяциях не все особи могут быть носителями всех возможных видотипических стереотипов поведения. Однако если среди тестируемых «наивных» молодых животных хотя бы одна особь демонстрирует целостный стереотип

поведения по принципу «все и сразу», этого уже достаточно для того, чтобы считать такой стереотип входящим в наследственно обусловленную программу. Подобные результаты могут иногда разрушать мифы о передаче сложных поведенческих приемов с помощью культурных традиций (подробно: [Резникова 2004; 2006].

Два примера хорошо иллюстрируют это положение. Первый касается формирования стереотипа охотничьего поведения у муравьев. Резникова и Пантелеева [2001] впервые описали массовую охоту обычных обитателей лесной подстилки — муравьев *Myrmicia rubra* — на прыгающих ногохвосток (*Collembola*). Обнаружив на своем участке размножившихся ногохвосток, семья полностью переключается на эту добычу. Охотничий стереотип муравья напоминает действия мышкующей лисы. Его можно отнести к сравнительно сложным стереотипам, и нужно отметить, что разворачивание наследственной программы может полностью обеспечить реализацию и более сложного поведения. Например, воспитанные в изоляции от сородичей птенцы скопы в положенное время начинают нырять и ловить рыбу [Schaadt, Rymon 1982]. В этом случае охотничье поведение хищника пробуждается под действием стимулов, исходящих от различных средовых факторов, в том числе, от потенциальной добычи. В наших экспериментах с «наивными» муравьями *Myrmicia* оказалось, что стимулов, исходящих от потенциальной добычи, недостаточно для пробуждения охотничьего поведения. В лаборатории «Каспар Хаузер»-муравьи относились к ногохвосткам вполне дружески (рис. 6). Поэтому сначала мы предположили, что муравьи обучаются охоте на прыгающую добычу путем наблюдения, то есть, переключение семьи на появляющуюся массовую добычу происходит на основе «культурных традиций». Однако популяционный подход к исследованию этого стереотипа показал, что небольшая (около 7 %) часть семей демонстрирует целостный охотничий стереотип по принципу «все и сразу», и таким образом, он может быть полностью врожденным [Резникова, Пантелеева 2005]. Оставалось неясным, как новое для семьи поведение, характерное для столь малой доли фуражиров, может стать массовым и привести к переключению муравьев на появившийся богатый источник пищи. Этот вопрос будет рассмотрен ниже.

Второй пример касается орудийного поведения новокаледонских галок. В естественных условиях эти птицы изготавливают «грабли» и «удочки» для извлечения насекомых из-под коры деревьев. Это поведение долго считалось проявлением культурных традиций [Hunt, Gray 2003]. Такому объяснению, с привлечением когнитивной



а)



б)

Рис. 6. Среди муравьев *Murmica rubra* есть прирожденные охотники на прыгучих ногохвосток (6а) и особи, которые поначалу относятся к потенциальным жертвам так же мирно, как к членам своей семьи (6б). Фото С. Н. Пантелеевой

составляющей, способствовали чудеса гибкости и интеллекта, проявляемые галками в лабораторных экспериментах с выбором, применением и преобразованием орудий. Однако один из четырех «Каспар Хаузер»-птенцов продемонстрировал стереотип изготовления орудий по принципу «все и сразу», и таким образом показал наследственную природу орудийного поведения у представителей своего вида [Kenward et al. 2005]. Птенцов выращивать в изоляции гораздо сложнее, чем муравьев, и с птицами такой эксперимент не может быть массовым, поэтому мы не можем сказать, какую долю составляют «гении врожденной орудийной деятельности» среди галок. Возможно, исследователям просто повезло в том, что один из четырех птенцов оказался носителем целостного стереотипа. Теперь с уверенностью можно сказать, что не все галки с рождения являются умелыми. Как же получается, что в природе все члены наблюдаемых популяций пользуются орудиями [Hunt, Gray 2003]?

Для объяснения того, как распространяются сложные поведенческие стереотипы в популяциях, нами была выдвинута гипотеза «распределенного социального обучения» [Резникова и др. 2008; Reznikova, Panteleeva 2008]. Идея распределенного социального обучения состоит в том, что в популяции присутствуют немногочисленные носители целостных стереотипов поведения, достаточно сложных и не всегда востребованных. В ситуациях, когда соответствующее поведение оказывается полезным, эти особи служат «катализаторами» для более многочисленных носителей отдельных (до поры «спящих») фрагментов генетических программ, определяющих эти стереотипы. Путем простой и универсальной формы социального обучения, известной как «социальное облегчение», стереотипы достраиваются до целостных, и таким образом объяснить распространение новой для популяции формы поведения можно без привлечения столь сложных феноменов как культурная преемственность. Ключевым свойством «аудитории», наблюдающей за результатами деятельности носителей целостного стереотипа, является врожденная предрасположенность к выполнению определенных стереотипов поведения, типичных для вида, но не входящих в основной поведенческий репертуар до той поры, пока условия соответствующим образом не изменились.

Как отмечалось выше, некоторые примеры, приведенные в литературе последних лет как доказательство культурных традиций у животных, могут при ближайшем рассмотрении оказаться проявлением распределенного социального обучения. Одним из таких примеров является специфическая поведенческая модель груминга у шимпан-

зе, получившая название «груминг рука об руку». Пара шимпанзе принимает при груминге характерную позу, напоминающую букву А, так как животные сцепляют высоко поднятые руки, а свободными руками перебирают друг другу шерсть. Когда группа устраивается на отдых, можно видеть то и дело вздымающиеся руки животных, взаимодействующих подобным образом. Эта поза характерна лишь для немногих популяций шимпанзе, и она вынесена на обложку книги У. Мак Грю «Культурные шимпанзе» [McGrew 2004] как показательный пример культурных традиций. Эту точку зрения поддерживают и исследователи Йерксовского приматологического центра, изучающие проявление данной поведенческой модели в группах шимпанзе, содержащихся в неволе [Bonnie, deWaal 2006]. Однако тот факт, что этот поведенческий стереотип проявился по принципу «все и сразу» у одной из самок, и модель поведения распространялась лишь среди ограниченного числа сородичей, позволяет полагать, что наследственная предрасположенность играет заметную роль в проявлении данной формы поведения.

Итак, видотипический стереотип поведения, наблюдаемый в популяции, может быть результатом проявления совершенно разных вариантов развития поведения. В частности, возможны следующие: (1) стереотип полностью основан на врожденной программе; (2) основан на «достройке» врожденной программы поведения за счет индивидуального и социального опыта; (3) является результатом «распределенного» социального обучения, основанного на взаимодействии носителей целостных поведенческих стереотипов и носителей отдельных фрагментов этих стереотипов.

ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ И КОГНИТИВНАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ И СООБЩЕСТВАХ

У многих видов животных в популяциях выделяются специализированные в поведенческом отношении группировки, сходные по таким признакам как выбор диеты, специфика суточной активности, поисковое, охранное, территориальное и ориентировочное поведение, ярусное распределение. Так, в популяциях некоторых видов рыб одни особи постоянно кормятся на глубине, а другие — ближе к поверхности воды. Это проявление *поведенческой специализации* [Bolnick et al. 2003], которая может быть основана на предпочтениях определенных стимулов, скорости реакции, различиях в скорости передвижения, уровне агрессивности и множестве других психофизиологических

характеристик, носящих, главным образом, врожденный характер. Можно привести множество примеров, и в их ряду — результаты, полученные в нашей лаборатории (рис. 7): среди наивных шмелей, появившихся на свет в лабораторном гнезде, одни стабильно предпочитают треугольные, а другие — круглые искусственные «цветы» [Резникова и др. 2007]. Описанные выше ситуации, когда разные особи обладают либо целостными стереотипами поведения, либо их фрагментами, также можно отнести к проявлению поведенческой специализации.

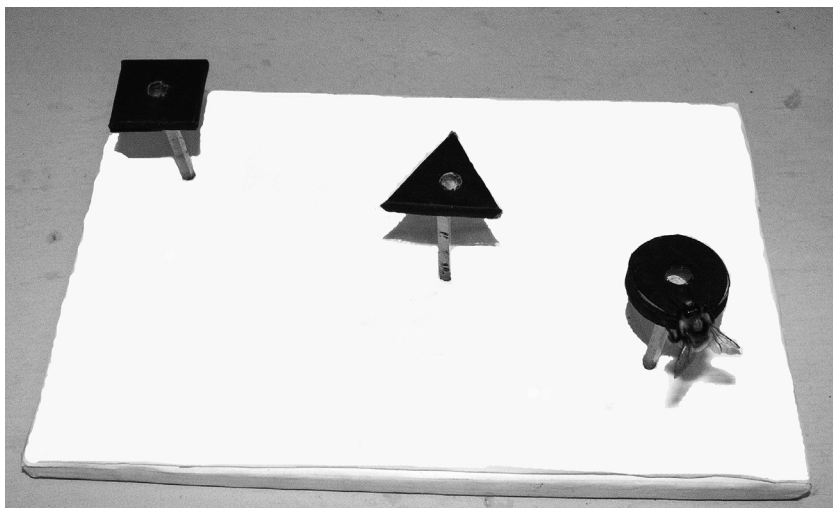


Рис. 7. «Наивные» шмели, появившиеся на свет в лаборатории, могут проявлять стойкое врожденное предпочтение к искусственным цветам определенной формы. Фото А. В. Черненко

Разделение ролей в социально организованных сообществах животных основано на их индивидуальных различиях, которые являются следствием индивидуальной изменчивости в популяциях и могут быть морфологическими, физиологическими, поведенческими. Разграничение функций может быть постоянным и временным. Если разделение труда в сообществе основано на различиях в способностях к решению задач, требующих вовлечения определенных интеллектуальных ресурсов, можно говорить о *когнитивной специализации* в сообществах. Когнитивная специализация, как одна из составляющих поведенческой изменчивости в популяциях, основана врожденных склонностях индивидуумов к образованию одних ассоциативных связях и, возможно, к «запрету» на образование других [Резникова 2007;

Reznikova 2007]. О «запрете» речь идет, например, в тех случаях, когда в социальную роль особи входит «самопожертвование». Например, муравей, бросающийся на врага при защите территориальных границ, не должен проявлять способностей к избежанию опасности (подобно тому, как солдат не должен обдумывать полученный приказ), тогда как для муравья, собирающего углеводную пищу на колониях тлей, подобные навыки могут быть полезными. Можно предположить, что разделение ролей основано на врожденных психофизиологических характеристиках, включающих «облегчение» и «запреты» разных форм обучения [Резникова, Яковлев 2008].

Казалось бы, мы ставим поведение членов сообщества на рельсы жестких, наследственно закрепленных, предопределений. Однако «интеллектуальная планка» для проявления гибкого поведения может быть высокой, что открывает немалые возможности для инициативного и новаторского поведения. Так, в экспериментах с пчелами и муравьями было показано, что если с простыми поисковыми задачами справляются все члены улья или муравейника, то проблемы, требующие способности абстрагировать и улавливать закономерности, доступны лишь немногим особям [Резникова 1983; 2007; Мазохин-Поршняков, Карцев 1984]. Именно из их рядов, по-видимому, и вербуются разведчики, отыскивающие новые источники пищи и координирующие деятельность своих сородичей. Экспериментальные исследования выявили у муравьев подрода *Formica s. str.* функциональные группы разведчиков, которые могут решать задачи, несравненно более сложные, чем «простые» фуражиры. Представители этой «интеллектуальной элиты» немногочисленны, они составляют около 10 % от общего числа внегнездовых рабочих. С помощью лабиринта «бинарное дерево» было выяснено, что разведчики способны запомнить последовательность поворотов на пути к кормушке и передать эту информацию фуражирам [Резникова, Рябко 1990; Новгородова 2006; Reznikova 2008]. Они также могут улавливать закономерности в предлагаемой им последовательности поворотов и использовать их для «сжатия» сообщения: так, «закономерная» последовательность «шесть раз налево» значительно проще для запоминания и передачи, чем, скажем, «налево-направо-направо-налево-направо-налево», то есть «случайная» [Ryabko, Reznikova 1996].

Вполне возможно, что мартышки, впервые ополоснувшие клубни в море, шимпанзе, впервые взявшие в руки каменные «молоты» и «наковальни» для раскалывания орехов [Whiten et al. 1999] и множество других животных — «инноваторов» находятся в том же ряду (подроб-

но см. [Резникова 2008]). Новаторское поведение индивидуума необязательно связано с высоким иерархическим рангом в сообществе, хотя высокоранговой особи будут подражать с большей вероятностью, чем изгою. Нужно отметить, что животные в социальных группировках достигают высших ступеней иерархии различными путями, и у высоко развитых социальных видов «путь наверх» прокладывается нередко с помощью интеллекта. Классический пример приведен Джейн Гуддолл [1974]: совсем молодой и не такой уж сильный шимпанзе Майк завоевал недостижимый авторитет в группе, стуча пустыми канистрами, которые он стащил в лагере исследователей.

Можно предположить, что основой для реализации когнитивной специализации в сообществах животных является социальное обучение, то есть способность осваивать новые формы поведения путем подражания. Эта область когнитивной этологии нуждается в дальнейшей разработке.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщение достижений когнитивной этологии позволяет полагать, что ни один биологический вид, включая человека, не является «*tabula rasa*» для обучения, а интеллект живых существ не обладает универсальностью. Когнитивная деятельность формируется на основе набора возможностей, к которым относятся видоспецифическая фильтрация стимулов, врожденные склонности к образованию одних ассоциативных связей и, возможно, запрет на образование других, набор генетически обусловленных стереотипов, ранний опыт, а для социальных видов — еще и функциональная роль в сообществе. Все эти истоки когнитивной деятельности оказывают существенное влияние на ее специфику. Животные разных видов демонстрируют способности к чрезвычайно сложным формам когнитивной деятельности в пределах, однако, весьма узких доменов. Видотипические ограничения формируют специализированное развитие когнитивных способностей у животных.

Процессы обучения во многом управляются наследственно обусловленной предрасположенностью, иными словами, обучение контролируется инстинктом. Обучение в контексте врожденной предрасположенности происходит часто после единственного сочетания стимулов. Это касается жизненно важных ситуаций, таких, как страх хищников, различение родителей, половых партнеров, ядовитых и съедобных объектов. Животные могут быть «оборудованы» либо го-

товыми врожденными шаблонами восприятия жизненно важных стимулов, либо генерализованными «смутными образами», ускоряющими процесс обучения.

Врожденный поведенческий репертуар воздействует на процессы обучения и может вступать в конфликт с приобретаемыми навыками. Индивидуальный опыт, особенно ранний, может оказывать настолько существенное влияние на общую картину поведения, что «впечатанные» стереотипы могут быть столь же прочными, как и врожденные.

На популяционном уровне важную роль играет индивидуальная вариабельность набора возможностей для обучения и когнитивной деятельности. Такая вариабельность находит отражение в поведенческой специализации, которая может базироваться на предпочтениях определенных стимулов, скорости реакции, различиях в скорости передвижения, уровне агрессивности и множестве других психофизиологических характеристик. Поведенческая специализация находит выражение и в поведенческих последовательностях, присутствующих у разных особей как в виде целостных стереотипов, так и в виде отдельных, до поры «спящих», фрагментов, требующих дотройки. Когнитивная специализация выражается в том, что члены разных популяционных группировок в разной степени проявляют способности к решению различных жизненно важных задач. Можно полагать, что когнитивная специализация помогает популяциям оперативно реагировать на изменения характеристик среды обитания, а у социальных видов лежит в основе разделения ролей в сообществах.

*Работа поддержана грантом РФФИ
проект № 08-04-00489*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гудолл 1974 — Гудолл Дж. В тени человека. М.: Мир, 1974.
- Дорошева, Резникова 2006 — Дорошева Е. А., Резникова Ж. И. Экспериментальное исследование этологических механизмов взаимодействия рыжих лесных муравьев и жуужелиц // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 2. С. 183—191.
- Мазохин-Поршняков 1969 — Мазохин-Поршняков Г. А. Обобщение зрительных стимулов как пример решения пчелами отвлеченных задач // Зоол. журн. 1969. Т. 48. С. 1125—1136.
- Мазохин-Поршняков 1989 — Мазохин-Поршняков Г. А. Как оценить интеллект животных? // Природа. 1989. № 4. С. 18—25.

- Мазохин-Поршняков, Карцев 1984 — Мазохин-Поршняков Г. А., Карцев В. М. Особенности поискового поведения общественных и паразитических перепончатокрылых // Поведение насекомых. М.: Наука, 1984. С. 95—118.
- Новгородова 2006 — Новгородова Т. А. Экспериментальное исследование передачи информации у лугового муравья (*Formica pratensis*, Hymenoptera, Formicidae) с помощью лабиринта «бинарное дерево» // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 4. С. 493—499.
- Пинкер, Джакендофф 2008 — Пинкер С., Джакендофф Р. Компоненты языка: что специфично для языка и что специфично для человека? // Разумное поведение и язык. Коммуникативные системы животных и язык человека. М.: Языки славянских культур, 2008. С. 261—293.
- Резникова 1983 — Резникова Ж. И. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск: Наука, 1983.
- Резникова 2004 — Резникова Ж. И. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных // Журн. общ. биол. 2004. Т. 65. № 2. С. 136—152.
- Резникова 2005 — Резникова Ж. И. Интеллект и язык животных. Основы когнитивной этологии. М.: Академкнига, 2005.
- Резникова 2006 — Резникова Ж. И. Исследование орудийной деятельности как орудие интегральной оценки интеллекта животных // Журн. общ. биол. 2006. Т. 67. № 1. С. 3—22.
- Резникова 2007 — Резникова Ж. И. Различные формы обучения у муравьев: открытия и перспективы // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127. № 2. С. 166—174.
- Резникова 2008 — Резникова Ж. И. Жизнь в сообществах. Формула счастья // Природа. 2008. № 8. С. 23—34.
- Резникова, Пантелеева 2001 — Резникова Ж. И., Пантелеева С. Н. Взаимодействие муравьев *Murmyca rubra* и ногохвосток *Collembola* как охотников и массовой добычи // ДАН РАН. 2001. Т. 380. № 4. С. 567—569.
- Резникова, Пантелеева 2005 — Резникова Ж. И., Пантелеева С. Н. Экспериментальное исследование формирования охотничьего поведения в онтогенезе муравьев // ДАН РАН. 2005. Т. 401. № 1. С. 1—3.
- Резникова и др. 2008 — Резникова Ж. И., Пантелеева С. Н., Яковлев И. К. Гипотеза распределенного социального обучения и адаптивные возможности популяций: экспериментальные исследования на примере муравьев // Информационный вестник ВОГИС. Т. 12. 2008. № 1—2. С. 97—111.
- Резникова, Рябко 1990 — Резникова Ж. И., Рябко Б. Я. Теоретико — информационный анализ «языка» муравьев // Журнал общей биологии. Т. 51. 1990. № 5. С. 601—609.
- Резникова, Яковлев 2008 — Резникова Ж. И., Яковлев И. К. Развитие агрессивных реакций у муравьев как возможная основа «профессиональной» специализации // ДАН РАН. Т. 418. 2008. № 4. С. 57—59.

- Резникова и др. 2007 — Резникова Ж. И., Яковлев И. К., Пантелеева С. Н., Черненко А. В. Индивидуальная специализация, обучение и распространение информации у общественных перепончатокрылых: эксперименты, идеи, гипотезы // Исследования по перепончатокрылым насекомым. М.: КМК. С. 173—196.
- Трут 2008 — Трут Л. Н. Эволюционные идеи Д. К. Беляева как концептуальный мост между биологией, социологией и медициной // Вестник ВОГИС. 2008. Т. 12. № 1—2. С. 7—18.
- Фабри 1976 — Фабри К. Э. Основы зоопсихологии. М.: МГУ, 1976.
- Фирсов 1977 — Фирсов Л. А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л.: Наука, 1977.
- Фирсов 1993 — Фирсов Л. А. По следам Маугли? // Язык в океане языков. Новосибирск: Сибирский хронограф, 1993. С. 44—59.
- Шовен 1972 — Шовен Р. Поведение животных. М.: Мир, 1972.
- Bluff et al. 2007 — Bluff L. A., Weir A. A. S., Rutz C., Wimpenny J. H., Kacelnik A. Tool-related cognition in New Caledonian crows // Comparative Cognition & Behavior Reviews. 2. 1—25.
- Bolnick et al. 2003 — Bolnick D. I., Svanback R., Fordyce J. A., Yang L. H., Davis J. M., Hulsey C. D., Forister M. L. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization // American Naturalist. 2003. 161. 1—28.
- Bonnie, de Waal 2006 — Bonnie K. E., Waal F. B. M. de. Affiliation promotes the transmission of a social custom: handclasp grooming among captive chimpanzees // Primates. 2006. 47. 27—34.
- Bowlby 1982 — Bowlby J. Attachment and loss. New York: Basic Books (originally published in 1969).
- Breland, Breland 1961 — Breland K., Breland M. The misbehavior of organisms // American Psychologist. 1961. 16. 681—684.
- Chomsky 1968 — Chomsky N. Language and mind. New York: Harcourt, Brace & World, 1968.
- Chomsky 2002 — Chomsky N. On Nature and Language. Cambridge: Cambridge University Press, 2002.
- Gould, Marler 1987 — Gould J. L., Marler P. Learning by instinct // Scientific American. 1987. 256. 74—85.
- Göth 2001 — Göth A. Innate predator recognition in Australian brush-turkey (*Alectura lathami*, Megapodidae) hatchlings // Behaviour. 138. 117—136.
- Göth, Evans 2004 — Göth A., Evans C. S. Social responses without early experience: Australian brush-turkey chicks use specific visual cues to aggregate with conspecifics // Journal of Experimental Biology. 2004. 207. 2199—2208.
- Griffin et al. 2002. — Griffin A. S., Evans C. S., Blumstein D. T. Selective learning in a Marsupial // Ethology. 2002. 108. 1103—114.
- Harlow 1971 — Harlow H. Learning to love. San Francisco: Albion Publishing Company, 1971.

- Harlow, Harlow 1962 — *Harlow H., Harlow M.* Social deprivation in monkeys // *Scientific American*. 1962. 207. 136—146.
- Herrnstein, Loveland 1964 — *Herrnstein R. J., Loveland D. H.* Complex visual concept in the pigeon // *Science*. 1964. 146. 549—551.
- Hinde 1974 — *Hinde R. A.* Biological bases of human social behaviour. New York: McGraw-Hill Book Company, 1974.
- Hunt, Gray 2003 — *Hunt G. R., Gray R. D.* Diversification and cumulative evolution in tool manufacture by New Caledonian crows // *Proceedings of the Royal Society*. London, B. 2003. 270. 867—874.
- Jacobs 2003 — *Jacobs L. F.* The evolution of the cognitive map // *Brain, Behavior and Evolution*. 2003. 62. 128—139.
- Kenward et al. 2005 — *Kenward B., Weir A. A. S., Rutz C., Kacelnik A.* Tool manufacture by naïve juvenile crows // *Nature*. 2005. 433. 121—122.
- Kullberg, Lind 2002 — *Kullberg C., Lind J.* An experimental study of predator recognition in great tit fledglings // *Ethology*. 2002. 108. 429—441.
- Lorenz 1935 — *Lorenz K.* Der kumpanin der umwelt des vogels: die artgenosse als ausloesendesmoment sozialer verhaltensweisen // *Journal für Ornithologie*. 1935. 83. 137—213.
- McComb et al. 2001 — *McComb K., Moss C., Durant S. M., Baker L., Sayialel S.* Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants // *Science*. 2001. 292. 491—494.
- McGrew 2004 — *McGrew W. C.* The cultured chimpanzee. Reflections on Cultural Primatology. Cambridge: Cambridge University Press, 2004.
- Manser, Bell 2004 — *Manser M. R., Bell M. B.* Spatial representation on shelter locations in meerkats. *Suricata suricatta* // *Animal Behaviour*. 2004. 68. 151—157.
- Mateo 2006 — *Mateo J. M.* The nature and representation of individual recognition cues in Belding's ground squirrels // *Animal Behaviour*. 2006. 71. 141—154.
- Mineka, Cook 1988 — *Mineka S., Cook M.* Social learning and the acquisition of snake fear in monkeys // *Comparative social learning* / Ed. by T. Zentall, B. G. Galef, Jr. New Jersey: Hillsdale, Erlbaum, 1988. 51—73.
- Premack 1983 — *Premack D.* Animal cognition // *Annual Review of Psychology*. 1983. 34. 351—362.
- Rakison, Derringer 2008 — *Rakison D. H., Derringer J.* Do infants possess an evolved spider-detection mechanism? // *Cognition*. 2008. 107. 381—393.
- Reznikova 2003 — *Reznikova Zh.* Government and nepotism in social insects: new dimension provided by an experimental approach // *Euroasian Entomological Journal*. 2003. 2. 3—14.
- Reznikova 2007 — *Reznikova Zh.* Animal Intelligence: From Individual to Social Cognition. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- Reznikova 2008 — *Zh. Reznikova.* Experimental paradigms for studying cognition and communication in ants (Hymenoptera: Formicidae) // *Myrmecol. News*. 2008. 11. 201—214.

- Reznikova, Panteleeva 2008 — *Reznikova Zh., Panteleeva S.* An ant's eye view of culture: propagation of new traditions through triggering dormant behavioural patterns // *Acta Ethologica* (Springer). 2008. 11. 2. 73—80.
- Robinson 1970 — *Robinson M. H.* Insect anti-predator adaptations and behaviour of predatory primates // *Congr. Latin Zool.* Vol. 2. 1970. 811—836.
- Ryabko, Reznikova 1996 — *Ryabko B., Reznikova Zh.* Using Shannon Entropy and Kolmogorov Complexity to study the communicative system and cognitive capacities in ants // *Complexity*. 1996. 2. 37—42.
- Scott, Fuller 1965 — *Scott J. P., Fuller J. L.* Genetics and the social behavior of the dog. Chicago: University of Chicago Press, 1965.
- Seligman 1970 — *Seligman M. E. P.* On the generality of the laws of learning // *Psychological Review*. 1970. 77. 406—418.
- Schaadt, Rymon 1982 — *Schaadt C. P., Rymon L. M.* Innate fishing behavior of Ospreys // *Raptor Research*. 1982. 16. 61—62.
- Shettleworth 1998 — *Shettleworth S. J.* Cognition, evolution and behavior. New York: Oxford University Press, 1998.
- Spalding 1873 — *Spalding D. A.* Instinct, with original observations on young animals // *Macmillan's Magazine*. 1873. 27. 282—293.
- Tibbetts, Dale 2007 — *Tibbetts E. A., Dale J.* Individual recognition: it is good to be different. *Trends Ecol. Evol.* 2007. 22. 529—537.
- Tinbergen 1951 — *Tinbergen N.* The study of instinct. Oxford: Clarendon, 1951.
- Tolman 1948 — *Tolman E. C.* Cognitive maps in rats and men // *Psychological Review*. 1948. 55. 189—208.
- Van Der Wall 1982 — *Van Der Wall S. B.* An experimental analysis of cache recovery in Clark's nutcracker // *Animal Behaviour*. 1982. 30. 84—94.
- Vokey et al. 2004 — *Vokey J. R., Rendall D., Tangen J. M., Parr L. A., Waal F. B. de.* Visual kin recognition and family resemblance in chimpanzees (*Pan troglodytes*) // *Journal of Comparative Psychology*. 2004. 218. 2. 194—199.
- Watanabe 2001 — *Watanabe S.* Van Gogh, Chagall and Pigeons: Picture Discrimination in Pigeons and Humans // *Animal Cognition*. 2001. 4. 147—151.
- Watanabe 2009 — *S. Watanabe.* Pigeons can discriminate between 'good' and 'bad' paintings by children // *Animal Cognition*. 2009. 12. 1435—1448.
- Watanabe et al. 1995 — *Watanabe S., Sakamoto J., Wakita M.* Pigeon's discrimination of paintings by Monet and Picasso // *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. 1995. 63. 165—174.
- Watson, Rayner 1920 — *Watson J. B., Rayner R.* Conditioned emotional reactions // *Journal of Experimental Psychology*. 1920. C. 139—141.
- Whiten et al. 1999 — *Whiten A., Goodall J., McGrew W. C., Nishida T., Reynolds V., Sugiyama Y., Tutin C. E. G., Wrangham R. W., Boesch C.* Culture in chimpanzees // *Nature*. 1999. 399. 682—685.