

## Истоки когнитивного поведения животных

Ж. И. Резникова

Одна из самых интересных нерешенных проблем когнитивной этологии заключается в том, как влияет наследственно обусловленная программа поведения на развитие когнитивных способностей. Более конкретно речь идет о взаимодействии «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 в пределах, однако, 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.

На популяционном уровне важную роль играет индивидуальная вариативность набора возможностей для обучения и когнитивной деятельности. 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.

Жизнь животных – от муравья до кита – заполнена непрерывным потоком принимаемых жизненно важных решений, как сиюминутных, так и нацеленных в будущее: съесть или выплюнуть, драться или скрыться, подчиниться или попробовать подавить, поделиться или отнять... годится ли партнер для создания пары, а еще лучше – для совместного выращивания потомства... воспитывать этих потомков или родить новых... а может, вообще не размножаться и посвятить свою жизнь помощи близким родственникам? Какую роль в принятии этих решений играет когнитивная деятельность?

---

Работа поддержана грантом РФФИ № 08-04-00489.

Огромная доля поведенческих реакций животных основана на врожденных стереотипах и не требует накопления опыта. Способность животных к обучению, приобретению индивидуальных навыков делает их поведение более гибким и адаптивным, и за счет этого осуществляется «тюнинг» – доводка генетически запрограммированного поведения до требований изменчивой среды обитания. Применение полученных навыков в незнакомых, а часто и в принципиально новых ситуациях основано на интеллекте и связано с когнитивной деятельностью.

Развитие оригинальных экспериментальных методов во второй половине XX в. привело к становлению когнитивной этологии. Были получены удивительные результаты, описывающие возможности интеллекта животных. Среди них освоение антропоидами, дельфинами и попугаями языков-посредников (Gardner, Gardner, 1969; Herman, 1980; Pepperberg, 1983; Savage-Rumbaugh, 1986), использование муравьями закономерностей для «сжатия» информации, передаваемой от разведчика к фуражирам (Резникова, Рябко, 1990, Ryabko, Reznikova, 1996), способности пчел к абстрагированию (Мазохин-Поршняков, 1969), способности разных видов млекопитающих и птиц к экстраполяции (Крушинский, 1967, 1977), способности обезьян и врановых птиц к счету и транзитивным заключениям (Зорина, 2005; Brannon, Terrace, 1998) и многие другие (подробнее см.: Резникова, 2005; Reznikova, 2007). Однако, хотя мы все яснее представляем себе когнитивный потенциал разных видов животных, остается мало известным, как он используется в естественной среде обитания.

Одна из самых интересных нерешенных проблем когнитивной этологии заключается в том, как влияет наследственно обусловленная программа поведения на развитие когнитивных способностей. В настоящей статье рассматривается взаимодействие «встроенных», наследственно обусловленных стереотипов поведения с индивидуальными и социальными навыками и анализируется влияние раннего опыта на становление когнитивных способностей животных; обсуждаются концепции «наведенного обучения» и «специализированного интеллекта» и гипотеза о когнитивной специализации на популяционном уровне и ее роли в общественной жизни животных.

### **Взаимодействие врожденных стереотипов и обучения в поведении животных**

Среди целого ряда команд, которым можно обучить собаку, приказ «дай лапу!» выполняется легче всего. Собака охотно вложит свою переднюю конечность в вашу, даже не дожидаясь вознаграждения, а просто в ответ на требовательный окрик. Однако попробуйте научить ее подавать по команде не переднюю, а заднюю лапу, и увидите, что на это уйдет немало времени. Этот пример относится к использованию в обучении врожденного стереотипа поведения животного. В данном случае речь идет о наследственно обусловленном поведении, характерном для многих млекопитающих. Говоря о собаках, используют немецкое слово «милхтритт»: сосущие щенки массируют лапками молочную железу матери, а когда они подрастают, мать

нередко кормит их стоя, наподобие легендарной капитолийской волчицы. Сосущим щенкам приходится задирать голову, а поскольку в такой позиции выполнять «милхтритт» обеими передними лапами трудно, то они опираются одной лапой о землю, а другой производят это движение. Такой стереотип сохраняется и у взрослых, но его значение меняется в контексте поведения. Собака «дает лапу», выражая подчиненность и дружескую расположенность. Если вы станете сердито корить знакомую собаку, сидящую перед вами, она с большой вероятностью «даст вам лапу», так как это движение делается ею как инстинктивный примирительный жест (рисунок 1).

Дрессировщики столетиями используют врожденные стереотипы поведения животных, облегчающие им усвоение некоторых задач. Свинья, раскатывающая пяточком ковер, морские львы, выполняющие балансировку и жонглирование мячиком, кошки (от домашних до львов и тигров), совершающие искусные и точные прыжки, являются примерами использования врожденных стереотипов животных для их успешного обучения.

Описанные явления заставляют вспомнить дискуссию, возникшую в начале 1960-х годов между бихевиористами и этологами. Бихевиористская философия Б. Ф. Скиннера (Skinner, 1938, 1966) 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. Основываясь на результатах успешного формирования поведения лабораторных животных, Скиннер выдвинул *принцип наименьшего усилия*, согласно которому животные стремятся получить вознаграждение самым простым и удобным способом. Ученики Скиннера – Келлер и Мариан Брэленд – впервые показали, что во многих случаях вознаграждение задерживается из-за «неправильного» поведения животных, вызванного противоречием между поставленной задачей и врожденными стереотипами поведения (Breland, Breland, 1961). Все началось с попытки Брэлендов разучить со свиньей забавный цирковой номер «живая копилка»: научить ее опускать «монету» в «копилку», изображающую свинку. Вместо того чтобы опустить большую деревянную «монету» в «копилку», «актриса» многократно роняла ее на пол, толкала пяточком, поднимала, снова роняла, подталкивала

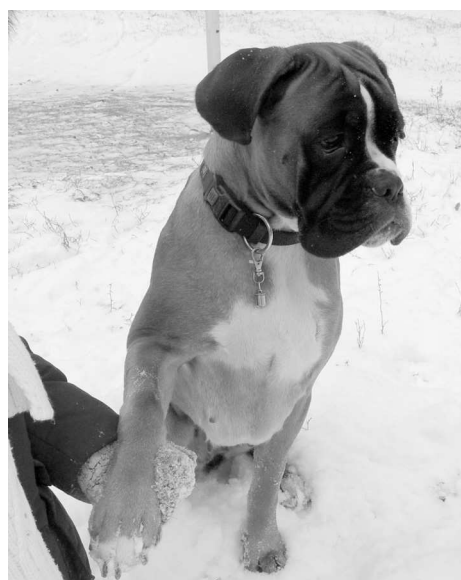


Рис. 1. У собаки, подающей лапу, чаще всего виноватый вид. Фото С. Н. Пантелеевой

пяточком, подбирала, подкидывала в воздух, роняла, снова толкала пяточком и т. д. Брэленды собрали множество подобных свидетельств, когда определенные действия 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. Но стоять и не скрести пол ногами оказалось выше их сил. 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*, согласно которому выученное поведение животного смещается в сторону инстинктивного всегда, когда врожденные стереотипы животного сходны с обуславливаемой реакцией. Проще говоря, инстинкты побеждают. Разрывание почвы лапами у кур, рытье земли пяточком у свиньи относятся именно к таким врожденным реакциям. Вместо того чтобы сформироваться в направлении, нужном дрессировщику, активность животного устремляется по привычному руслу.

Было получено немало данных на разных видах животных, иллюстрирующих это положение. Например, самцов колюшек удалось научить проплывать сквозь стеклянное кольцо или кусать стеклянный стержень, чтобы приблизиться к самке, готовой к икрометанию. Оказалось, что если в случае проплывания через кольцо наблюдается высокая частота реакций, то для реакции кусания стержня характерна низкая частота. Это различие объясняется как результат несовместимости реакции кусания, характерной для проявлений агрессивности, с сексуальной природой ожидаемого подкрепления. Чаще всего, вместо того чтобы кусать стержень, самец активно направлял на него свое ухаживание (Sevenster, 1968).

Как же обстоит дело с утверждением бихевиористов о том, что любые реакции можно сформировать, если только у животного есть для этого подходящие органы? Дело в том, что с развитием этологии появилось предположение, что в большинстве случаев успешного формирования поведения «по Скиннеру» фигурируют не просто произвольные реакции, а часть репертуара инстинктивного поведения, связанного с вознаграждением. В свое время К. Брэленд был настолько поражен зрелищем голубя, наученного Скиннером играть в боулинг, что он отказался от многообещающей карьеры в области психологии и стал платным дрессировщиком. Голубя тренировали пускать деревянный шар по миниатюрному желобу в направлении расставленных игрушечных кеглей, толкая его резким боковым движением клюва. Впоследствии оказалось, что толкательное движение, производимое голубем в скиннеровском «кегельбане», составляет неотъемлемую часть пищевого поведения голубя – отбрасывание земли в сторону для обнаружения семян.

Было получено много данных, указывающих на специфическое взаимодействие между реакцией животного и характером ожидаемого подкрепления. Оказалось, что голуби, которые в экспериментах по выработке инструментального рефлекса должны клевать ключ или кнопку для получения вознаграждения, проделывают это по-разному в зависимости от того,

что они ожидают получить в качестве награды – пищу или воду. Для получения пищи птицы производят сильные, резкие удары по ключу открытым клювом. Когда они клюют, чтобы получить воду, клюв закрыт, а прикосновение к ключу более длительное. При этом часто наблюдаются сосущие, глотательные движения, характерные для питьевого поведения голубя. Для сравнения вспомним, что, если пригласить собаку на кухню, сопровождая это приглашение возгласом «на, возьми!», она подходит уже облизываясь, даже если пища не видна и не пахнет.

С. Шеттлуорт изучила набор из 24 взаимоисключающих друг друга форм поведения у хомячков (Shettleworth, 1975). Некоторые из них, особенно связанные с локомоцией и активным контактом со средой, усиливались, когда приближалось время кормления хомячков. Другие поведенческие акты, такие как «умывание» и запаховое маркирование территории, перед едой были подавлены. В своих опытах автор производила подкрепление, если хомячки в течение определенного промежутка времени совершали определенный поведенческий акт. При этом те акты, которые обычно предшествуют еде, при их подкреплении стали проявляться чаще, тогда как в отношении других этого отмечено не было. Например, если подкреплялось рытье, осмотр окружающего пространства на задних лапках или царапанье, то время, приходившееся на эти акты, значительно возрастало. Если же подкреплялось умывание, чихание или запаховая маркировка территории, то этого не происходило. Шеттлуорт высказала предположение, что условнорефлекторные механизмы облегчают только те формы поведения, которые соответствуют ожидаемому подкреплению, а не любые произвольно выбранные подкрепляемые реакции, как это ранее считалось последователями Павлова и Скиннера. Следует отметить, что это явление было ранее описано П. К. Анохиным (1955) как «акцептор результата действия» («заготовленное возбуждение»).

Стало известно и множество других случаев, в которых удивительная легкость обучения животных заставляла предполагать существование генетической предрасположенности к формированию именно этих ассоциаций. Например, пчелы с исключительной быстротой запоминают характерные признаки гнезда и источников пищи (вместе с окружающими их ориентирами) и не забывают однажды запомненного. Линдауэр (Lindauer, 1976) описывает различия между способами, с помощью которых пчелы, принадлежащие к различным географическим расам, запоминают признаки источника пищи – для одной расы характерно детальное запоминание ближайших ориентиров, для другой – более удаленных.

Врожденные стереотипы чаще всего не поддаются переучиванию или поддаются очень плохо. Так, Хайнд и Тинберген (Hinde, Tinbergen, 1958) описали, как синицы учатся пользоваться ногами для придерживания больших кусков пищи, от которых они отклеивают кусочки. Молодые зяблики не приобретают такого навыка, даже если их воспитывают синицы, и такое различие, видимо, является наследственно обусловленным.

Можно привести пример подобного эксперимента, поставленного самой природой. Муравьи-рабовладельцы (*Formica sanguinea*) периодически устра-

ивают набеги на гнезда муравьев других видов, принадлежащих к тому же роду, но более мелких и малочисленных, похищают их куколки и уносят к себе в гнездо. Выходящие из таких куколок «рабы» встраиваются в жизнь семьи «рабовладельцев» и таким образом получается естественный эксперимент по перекрестному воспитанию. В нашей лаборатории В. А. Харьков (1993) исследовал поведение таких муравьев, которые вышли из коконов в семьях «рабовладельцев» и никогда не видели особей своего вида. Оказалось, что в их поведении есть некоторые изменения в сторону сходства с видом-хозяином. Это касается характера поисковых траекторий. У этих видов характер движения по территории различен – примерно так различаются поисковые траектории у разных пород охотничьих собак: скажем, «челнок» легавой и «порыск» гончей. У «рабов» характер траектории, а также сама манера двигаться становятся сходными с таковыми у вида-«хозяина». Однако в основном муравьи, воспитанные в семье чужого вида, сохраняют видоспецифические черты поведения, и этограммы у «рабов» и у «хозяев» существенно различаются.

В ситуациях перекрестного воспитания представителей разных видов получено немало сходных данных. Хорошим примером является эксперимент, которому посвящена книга Д. Майнарди (1980) «Собака и лисица»: лисенок был в возрасте 10 дней изъят из норы, вскормлен из соски и воспитан вместе со щенком такого же возраста – сукой породы «приблизительно фокстерьер». В книге приводится множество интересных наблюдений над тем, как врожденные качества лисенка вступали во взаимодействие с последствиями собачьего воспитания. Автор задавался целью получить гибрид лисицы и собаки. Однако именно из-за поведенческих барьеров этот брак оказался невозможен. Лисенок вырос лисом, хотя его поведение и претерпело некоторые незначительные изменения в сторону сходства с собаками.

Итак, врожденный поведенческий репертуар оказывает существенное влияние на возможности животных к обучению и может вступать в конфликт с приобретаемыми навыками.

### **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 его волосатых сородичей, с помощью «человеческой» приемной матери, известный приматолог Л. И. Фирсов обнаружил, что подросший шимпанзе не способен построить на дереве гнездо, несмотря на предоставленную ему возможность наблюдать за действиями особей своего вида. Однако 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.

Экспериментальные данные демонстрируют удивительное разнообразие сценариев подобных взаимодействий. Наиболее полные результаты получены при изучении формирования песенного поведения в онтогенезе птиц.

Как известно, песни некоторых видов птиц имеют сложный акустический рисунок. Чаще всего их исполняют самцы в период ухаживания за самкой. Была выявлена целая гамма сценариев развития – от минимальной до максимальной роли внешней среды при формировании песни. Так, развитие вокального репертуара у домашних петухов и кольчатых горлиц не требует специфических условий среды, преобладает влияние генетических факторов. Вокальный репертуар развивается у них нормально и тогда, когда птиц выращивают в полной изоляции от других особей того же вида. Это означает, что если вы воспитаете цыпленка в обществе волнистого попугайчика, то цыпленок, если окажется петухом, когда вырастет, начнет кукарекать, а не чирикать. У гнездовых паразитов – кукушек и воловьих птиц, откладывающих яйца в гнезда других видов, потомство также не нуждается в том, чтобы слышать песню своего вида, что имеет для них существенное адаптивное значение.

Зяблики упорно поют свою видовую песню, будучи воспитаны в изоляции или птицами других видов. Однако есть вид, песне которого зяблик может подражать достаточно хорошо – это лесной конек. В его песне, оказывается, тоже есть похожий на песню зяблика тон, хотя она сильно отличается от песни зяблика по своей структуре. Зяблик должен иметь наследственную тенденцию выделять этот тон из всех остальных и воспроизводить его (Thorpe, 1961).

На другом конце шкалы, в противоположность видам, «настаивающим» на собственной видовой песне, находятся птицы, способные путем подражания научиться песне других видов. Молодые снегيري и зеленушки легко выучиваются подражать песням многих других видов птиц. Некоторые виды птиц, относящиеся к разным семействам и родам, получили общее название пересмешников за свою способность включать в репертуар голосового общения не только звуки, издаваемые птицами, но и разнообразные шумы и сигналы, включая и слова, произносимые людьми. Таковы многие виды попугаев, врановых, скворцовых, некоторые виды камышевок, пеночки-пересмешки.

Между этими крайними вариантами есть немало разнообразных сценариев формирования песен. Например, у некоторых видов птиц проявление «врожденной песни» взаимодействует с самообучением. У певчих воробьев, которых выращивают в звукоизолированных камерах, все равно развивается песня, неотличимая от нормальной. Однако если воспитывать в таких условиях птицу, лишенную слуха, то у нее формируется лишь зачаточный вариант песни. Предполагается, что певчие воробьи наследуют своего рода «матрицу» песни, у них есть способность узнавания, позволяющая птице определять, какая песня «правильна». Существуют и еще более сложные варианты. Работы П. Марлера, в которых впервые было показано, как формируется песня белоголовой овсянки, стали уже классическими (Marler, 1970, 2004). У этих

птиц сложные песни, которые к тому же подразделяются на диалекты. Если вырастить птицу в изоляции, в ее песне можно будет распознать песню белоголовой овсянки, но в ней будут отсутствовать некоторые характерные детали и диалектные особенности. У птиц, лишенных слуха, вообще не развивается нормальная песня. Но если самцу в возрасте от 10 до 50 дней дать прослушать песню самца своего вида, у него сформируется полная песня, которую, однако, он пропоет не сразу, а в возрасте 5–6 месяцев – и в ней будут присутствовать все диалектные особенности песни «учителя». Этот «учитель», однако, должен быть не кем иным, как белоголовой овсянкой, песни других птиц не дадут никакого эффекта. Также не даст эффекта прослушивание нормальной песни, если ученику менее 10 дней или более 50 дней. Марлер предположил, что у данного вида существует более сложный вариант матрицы, чем у певчих воробьев. В начале чувствительного периода матрица представляет собой лишь грубую программу нормальной песни, однако этого уже достаточно, чтобы исключить формирование песни птиц других видов. Во время чувствительного периода прослушивание песен своего вида делает матрицу более точной. Когда птица начинает петь сама, ее пение сопоставляется уже с более совершенной матрицей. Для этого не требуется внешнего подкрепления.

Чувствительный период в становления поведения животных, о котором упоминалось выше, тесно связан с явлением *импринтинга* – формой поведения, о которой можно сказать, что она сочетает в себе черты, характерные как для врожденного, так и для приобретенного поведения, и в то же время является уникальной. Еще в XIX веке 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 Лоренца, относящиеся к 1930-м годам. Он описал многочисленные случаи, когда птицы не спаривались с особями своего вида из-за того, что 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 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. Если у птенца произошел импринтинг по отношению к птице другого вида, то позднейший контакт с птицами своего вида уже не сможет 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, влияет на выбор полового партнера.
- 4 Запечатление направлено не на определенную особь, которую видел птенец или детеныш, 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 (таковы, например, копытные). В экспериментах Гесса, Дьюсбери и других исследователей 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 такое же отношение, как к родителю. Были выяснены и дополнительные особенности, отличающие запечатление от классических условных рефлексов:

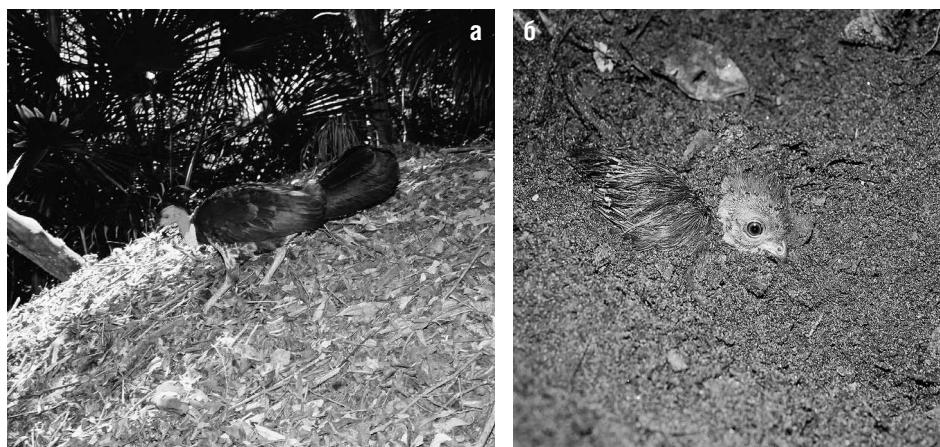
- 5 Запечатление не требует повторения: достаточно одного предъявления движущегося предмета, чтобы утята или ягнята сочли бы его своей матерью.
- 6 В отличие от условных рефлексов, которые начнут угасать, если их не подкреплять долгое время, импринтинг не угасает.
- 7 Отрицательное подкрепление приводит 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 убегают 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 (см.: Мак-Фарленд, 1988). 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 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 своих потомков и в дальнейшем отказывались признавать птенцов того же цвета, что и они сами.

Понятие чувствительного периода и его воздействия на формирование поведения было впоследствии расширено и даже несколько размыто. Этот вопрос тесно связан с влиянием раннего опыта на формирование поведения. Помимо запечатления как такового, есть множество свидетельств тому,

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 востребованные в течение определенного чувствительного периода, в дальнейшем могут быть уже невозможными.

Становление поведения животных связано со спецификой сценариев развития, включающих степени контакта с родителями и уровень самостоятельности детенышей. Эти показатели широко варьируются. Например, детеныши карликовых хомячков на весь день присасываются к материнским соскам, оставляя их только на ночь, когда мать уходит из гнезда кормиться. Другой крайний случай – это зайцы. Мать навещает выводок зайчат только один раз в день на несколько минут. Молоко в детенышей накачивается из сосков под напором, затем мать быстро чистит им шкурки, накрывает гнездо и уходит. Близкородственные виды могут существенно различаться по степени самостоятельности и стадиям развития. 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, от самых беспомощных (примером могут служить птенцы амадин, похожие больше на червячков, чем на птиц) до самостоятельных (таких как цыплята и утята), есть сверхсамостоятельные птенцы. Это потомки австралийских большеногов (семейство *Megarodiidae*), чьи отцы строят огромные (до 15 м в диаметре) инкубаторы, в которых сохраняются отложенные самкой яйца (рисунок 2а, б).



**Рис. 2.** Из жизни австралийских большеногов: а) самец австралийского большеного за строительством инкубатора; б) птенец «выкапывается» из инкубатора самостоятельно и начинает свою сложную жизнь, так и не познакомившись с родителями. Фото предоставлено А. Гёт (Dr Ann Göth, Dept of Biological Sciences, Macquarie University, Sydney)

Оптимальная для развития птенцов температура (около 34°) поддерживается активными действиями самца. Эту птицу за ее неустанный мрачный

труд прозвали австралийской сомнамбулой. Мегаподы служат прекрасным примером причудливого сочетания морфологических адаптаций (крупные яйца, наличие сенсорных органов, позволяющих определять температуру в инкубационных камерах), сложного поведенческого репертуара, связанного прежде всего 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 типами 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, 1962). Он выращивал макаков резусов в условиях разной степени депривации. Многие 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 даже проволочную мамашу. Интересно отметить, что 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. Они не только отказывались от контакта с особями противоположного пола, но и в более раннем возрасте обнаруживали склонность к аномальным манипуляциям с ротовой полостью, сжимали руками собственное тело, раскачивались, и в целом были апатичны, безразличны к внешней стимуляции. С большим трудом удалось добиться получения потомства от нескольких самок. Оказалось, что эти «матери-сироты» совершенно не способны ухаживать за детьми. Они полностью 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 до-

стигало ее. Обобщающая книга Харлоу, посвященная этим экспериментам, называется «Обучение любить» («Learning to love») (Harlow, 1971).

Немного позже Р. Хайнд (Hinde, 1974) провел гораздо менее жестокие эксперименты, получив, однако, сходные результаты, т. е. 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 детеныша, 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 исполнилось 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, вполне приложимых к поведению человека. 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 детеныша, однако создавалось впечатление, что такие «дети» 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.

Сходным образом изучалось развитие общественного поведения у других млекопитающих. Одно из самых известных исследований в этой области проведено 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 не-

которые 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 привлекли внимание психиатров, так как давно известно, что дети очень чувствительны к влиянию ранних впечатлений. Не случайно упоминавшаяся выше книга Хайнда (Hinde, 1974) носит название «Биологические основы социального поведения человека». 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 существует масса доказательств, подтверждающих заключение о том, что разлука с матерью в детстве сказывается на ребенке довольно долго. Широко известны так называемые «ясельный эффект» и «эффект госпитализации» – различной степени тяжести нарушения в поведении детей, вызванные разлукой с матерью, а также обеднением условий воспитания.

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

#### **«Обучение инстинкту» и критерии разделения «инстинктивного» и «выученного» поведения**

Говоря о наследственно обусловленном поведении, этологи употребляют термин *инстинкт*. Этим термином обозначают сложные стереотипные формы активности, которые присущи всем особям данного вида, передаются по наследству и не требуют обучения. Инстинкт представляет своего рода «видовую память», передаваемую из поколения в поколение генетическим путем.

Концепция инстинкта восходит к Декарту, который полагал, что инстинкт – это источник сил, которые управляют поведением, причем по воле Бога это управление осуществляется таким образом, чтобы сделать это поведение адаптивным. Дарвин был первым исследователем, который предложил определение инстинкта, основанное на объективном анализе поведения животного. Он трактовал инстинкты как сложные рефлексy, сформированные из отдельных поведенческих элементов, которые могут наследоваться и, значит, являются продуктами естественного отбора. Таким образом, дарвиновская концепция инстинкта подобна концепции Декарта, только вместо Бога выступает эволюция (Мак-Фарленд, 1988).

Идеи Дарвина послужили основой для представлений классической этологии, которые были сформулированы Лоренцем и Тинбергеном. Лоренц

(Lorenz, 1937) считал, что многие типы поведения животных сформированы на основе ряда *комплексов фиксированных действий* (КФД), которые характерны для животного данного вида и в основном генетически детерминированы. Начиная с конца 1960-х годов концепция инстинкта изменилась: этологи пришли к выводу, что все типы поведения представляют собой результат генетических и средовых взаимодействий.

В качестве одного из конкретных примеров подобного рода исследований приведем опыты Дж. Хейлмена (Hailman, 1967), одна из статей которого, переведенная на русский язык (Хейлмен, 1983) имеет характерное название «Как птицы обучаются инстинктивному поведению». Вслед за Тинбергеном он исследовал реакцию клевания у птенцов двух видов чаек – смеющейся и серебристой. У этих птенцовых птиц родители выкармливают птенцов, отрывая им частично переваренную пищу. Возвратившись к гнезду с добычей, чайка наклоняет над птенцом голову. Птенец, если он голоден, начинает клевать, целясь в родительский клюв, схватывая его и ударяя по нему, тогда родитель отрывает пищу. У смеющейся чайки клюв полностью красный, у серебристой – желтый с красным пятном на нижней челюсти. Тинберген и Пердек (Tinbergen, Perdeck, 1950) изготовили модели головы чайки, которые они предъявляли птенцам, пытаясь таким образом выяснить, какой сигнальный стимул вызывает у птенцов реакцию клевания. Они установили, что если красное пятно поместить на голове модели птицы, а не на клюве, то птенцы, которые впервые после выхода из яйца видят модели, сразу выбирают те, у которых пятно на клюве, т. е. они от рождения «точно знают», куда клевать.

Этот эксперимент вызвал много вопросов. В частности, было отмечено, что, поскольку пятно на клюве находилось ниже, чем пятно на лбу, оно было ближе к птенцу и двигалось быстрее, так что этот стимул мог быть просто более заметен для птенца. Хейлмен разрешил эту проблему следующим образом: он удлинил стержень одной из моделей. Пользуясь аппаратом, в котором режим предъявления модели можно было регулировать, он использовал уже не две, а три модели. Две были подобны моделям Тинбергена и Пердека, а третья имела пятно на лбу – но более длинный стержень, так что движение этого пятна было эквивалентно движению пятна на клюве другой модели. Результаты оказались совершенно ясными: только что вылупившиеся птенцы клевали эту новую модель так же активно, как и модель с пятном на клюве. Таким образом, птенцы сразу после выхода из яйца не «знают точно», куда клевать, а реагируют вначале на относительно простой раздражитель. Когда же Хейлмен испытал свои модели на птенцах, уже имевших опыт пребывания в гнезде, оказалось, что эти птенцы предпочитают модели с пятном на клюве обеим моделям с пятном на лбу, т. е. с приобретением опыта реакция «уточняется». Оказалось к тому же, что недавно вылупившиеся птенцы довольно смутно представляют себе родителей – они не отличают взрослых серебристых чаек от смеющихся, а также клюют не только клюв, но и другие части тела родителя. Это привело автора к выводу, что птенцы обоих видов реагируют на некие элементарные особенности и формы и движения,

свойственные как красному клюву смеющейся чайки, так и красному пятну на клюве серебристой чайки. Однако уже к семидневному возрасту птенцы четко отличают модели своих родителей от моделей взрослых чаек другого вида и становятся чувствительными даже к незначительным изменениям головы и клюва.

Таким образом, считает Хейлмен, птенец чайки вступает в жизнь, обладая недостаточно координированной, неточной реакцией клевания, определяемой такими простыми признаками стимула, как форма и характер движения. Благодаря пищевому подкреплению со стороны родителей птенец запоминает их облик. В результате практики повышается точность клевков и совершенствуется оценка расстояния до цели. Обнаруженная картина позволяет думать, что и развитие других инстинктов включает элементы научения.

Другим примером переплетения элементов врожденного и приобретенного поведения, который также стал классическим, является поведение белки, разгрызающей орехи. Взрослая европейская белка с легкостью вскрывает орехи, прогрызая бороздку от основания до верхушки, а затем заклинивая резцы в бороздку и вскрывая орех. Эйбл-Эйбесфельдт (Eibl-Eibesfeldt, 1961) выращивал белок в условиях, где они могли грызть все что угодно – но никогда не видели орехов. Получив, наконец, орех, такие белки прогрызали в орехе борозды, ориентированные случайным образом, до тех пор, пока орех случайно не вскрывался. Попытки вскрыть орех путем засовывания зубов в щель приводили к успеху только тогда, когда борозда проходила в верном направлении. Постепенно белки научились прогрызать бороздки, параллельные оси ореха, а затем располагать их на его широких сторонах. Однако некоторые белки так и не смогли обучиться типичному для вида способу вскрывания орехов, а вырабатывали собственные приемы – например, прогрызали отверстия или ряд бороздок около верхушки ореха. Исследователь пришел к выводу, что у белки грызущие движения – врожденные, тогда как ориентация и интеграция их в наиболее целесообразную последовательность является результатом научения. Сформированные последовательности движений он назвал «приобретенными координациями».

Сходными чертами обладает процесс формирования поведения у различных видов, принадлежащих разным классам. Характерно поведение роющих ос разных видов, парализующих свою жертву. Дело в том, что для превращения гусеницы, кузнечика или паука в «живые консервы», которыми будет питаться в норке личинка осы, жертву надо не убить, а именно обездвижить, парализовать. Для этого осе надо безошибочно попасть жалом в определенное нервное сплетение (ганглий). Известный французский энтомолог 19-го столетия Жан Анри Фабр, поражаясь точности инстинкта, назвал роющую осу прирожденным хирургом. Однако детальные наблюдения последующих поколений энтомологов показали, что, встречаясь со своей первой жертвой, оса тратит на борьбу с ней больше времени, чем с последующими, иногда ошибается, не попадает в нужный ганглий и бывает вынуждена отпустить насекомое и лететь за новым.

Приведу еще один пример, связанный с нашими исследованиями поведения муравьев при уходе за тлями-симбионтами (Резникова, Новгородова, 1998). Трофобиоз с различными видами равнокрылых хоботных насекомых, в частности с тлями, – одна из самых сложных форм поведения муравьев: члены постоянной по составу функциональной группы (сборщики пади) ухаживают за тлями, охраняют их от неблагоприятных воздействий, уносят на зимовку и при этом «доят» их, собирая сладкие капли пади.

Для того чтобы проследить, как формируется поведение муравьев-«скотоводов», мы впервые применили к муравьям технику «каспар хаузер – экспериментов». Экспериментальные лабораторные семьи были сформированы из муравьев, только что вышедших из коконов, и сразу помещенных в искусственные гнезда. Одновременно наблюдения проводились на контрольных семьях муравьев, взятых из того же муравейника, что и коконы. Наблюдениям предшествовал трехнедельный период адаптации, в течение которого муравьи получали углеводную пищу в виде сахарного сиропа в открытых кормушках. Отметим, что муравьи этого вида в возрасте трех недель являются физиологически вполне зрелыми и демонстрируют способности к обучению и все разнообразие поведенческих реакций, включая трофаллаксис, т. е. обмен с другими муравьями жидкой пищей, отрыгиваемой из зобика.

Во время опытов муравьям перестали давать кормушки, вместо них каждые два-три дня на экспериментальных аренах экспонировались колонии тлей на побегах осины, помещенных в сосуды с водой. Мы поместили 230 сборщиков пади индивидуальными цветными метками и хронометрировали все детали их поведения. В естественных условиях поведение сборщика пади в момент непосредственного контакта с тлей стереотипно и специфично: муравей поглаживает брюшко тли антеннами, которые сложены таким образом, что их окончания оказываются у самых жвал муравья. Так муравей «выпрашивает» каплю пади, сразу подхватывает ее и отправляет в зобик. Сходным образом сложены антенны и во время обмена пищей между самими муравьями. Еще ранние мирмекологи сравнивали брюшко тли с головой муравья, предлагающего жидкую пищу. Поведение тлей как бы имитирует процесс трофаллаксиса у муравьев и запускает стереотип, по-видимому, сходный при обмене пищей между муравьями и при трофобиозе с тлями. Совсем по-другому ведет себя муравей, питаясь на открытых углеводных кормушках, а также сталкиваясь с различными предметами: он ощупывает их вытянутыми, почти прямыми антеннами, причем частота постукиваний отражает степень интереса муравья к предмету, но положение самих антенн при этом не меняется (вспомним пример с голубем, который совершает разные движения при клевании, выпрашивая пищу или воду).

Во время депривационного эксперимента муравьи, впервые столкнувшись с тлями на веточках, вели себя по отношению к ним как к любым незнакомым предметам, ощупывая их вытянутыми антеннами и не задерживаясь – до тех пор, пока муравей случайно не задевал каплю пади, и в процессе чистки антенн или ног вынужден был ее попробовать. После этого ключевого



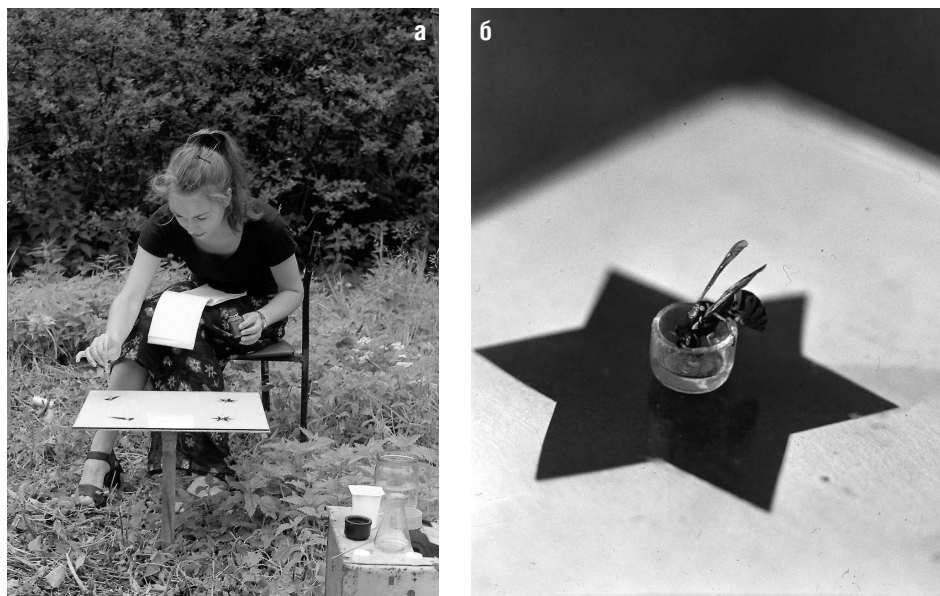
момента поведение муравья претерпевало существенные изменения: он переходил от постукивания тли антеннами к ее поглаживанию и выпрашиванию пади с помощью согнутых антенн. Это происходило постепенно: сначала муравей лишь слегка сгибал антенны, так что они постукивали не по спинке тли (как при нормальном трофобиозе), а по ее бокам, антенны при этом работали неслаженно. Этот этап присутствовал в поведении всех начинающих сборщиков пади. После успешного контакта с первой тлей муравей начинал реагировать и на других тлей в колонии, останавливать их и пытаться «дойти», продлевая контакты с ними до появления капли пади. Антенны муравья действовали уже согласованно, однако в этот период ему еще не удавалось вовремя снять каплю с брюшка тли, и приходилось постоянно чиститься. Окончательное формирование стереотипа поведения, характерного для трофобиоза и включающего этапы выпрашивания и ожидания капли пади, происходило в течение 60–90 минут после первого предъявления тлей муравьям. В дальнейшем поведение муравьев при контакте с тлями не отличалось от поведения сборщиков пади из контрольной семьи.

Поведение муравьев, вышедших из кокона, напоминает поведение птенцов чаек, недавно появившихся из яйца и выпрашивающих пищу у родителей. Подобную последовательность действий К. Э. Фабри (1976) назвал «врожденным узнаванием объектов видотипичного инстинктивного поведения». При взаимодействии муравья со стимулами, исходящими от тлей, происходит достройка врожденного узнавания и интегрирование поведенческих элементов в единый поведенческий акт. По-видимому, в этот процесс вовлечены и подражательные реакции муравьев. В пользу последнего предположения говорит то, что муравьи, первыми появившиеся на колонии тлей, затрачивали значительно больше времени на проявление и достройку поведенческих реакций. Заметим, что и в экспериментах Хейлмена возможность подражания друг другу облегчала птенцам чаек формирование стереотипа выпрашивания корма у родителей.

В целом этологи приходят к выводу о том, что развитие форм поведения, которые ранее безоговорочно назывались «инстинктивными» и считались полностью врожденными, включает в себя элементы научения. Развитие поведения обусловлено непрерывным взаимодействием организма и среды. Для формирования стереотипной видотипической формы поведения важно, чтобы процесс научения у всех особей данного вида был сходным.

Выше уже обсуждались ситуации конфликта врожденных стереотипов с необходимостью освоить новые формы поведения. Это касается не только единичных стереотипов, описанных ранее, но и системно организованных «инстинктов». В качестве примера можно привести экспериментальные исследования врожденных «правил поиска» у перепончатокрылых. Г. А. Мазохин-Поршняков и В. М. Карцев (1984) предлагали медоносным пчелам и складчатокрылым осам следующую задачу: на кормовом столике располагались 4 кормушки с небольшим количеством сахарного сиропа, и насекомому, чтобы насытиться, нужно было облететь их все и собрать весь сироп. Кормушки стояли на стекле, накрывающем картинку с разными гео-

метрическими фигурами, и располагались в различном порядке: по углам столика, по диагонали и т. п. (рисунок 3).



**Рис. 3.** Эксперимент Г.А. Мазохина-Поршнякова и В.М. Карцева, в котором исследуются «правила поиска» у пчел и ос: (а) ход эксперимента и (б) оса, выбирающая нужную фигуру. Фото В.М. Карцева

Оказалось, что у пчел имеются твердые «правила поиска»: «запоминать внешний вид цветка-медоноса и затем перелетать на ближайший такой же». В природных условиях для насекомых, собирающих нектар, такое поведение себя оправдывает. В эксперименте же насекомых обманули, чередуя стаканчики с сиропом, стоящие на картинках с одной геометрической фигурой, такими же стаканчиками с раствором поваренной соли, которые стояли на картинках с другой фигурой. Осы, у которых правила поиска менее жестко детерминируют поведение, обучились выбирать фигуры с сиропом, минуя фигуры с солью. Пчелы же, наоборот, пробовали соль чаще, чем было бы при случайном выборе. Сначала они опускались на одну из фигур с сиропом, но затем, в соответствии со своим правилом поиска, перелетали на соседнюю фигуру, содержащую соль. Такая «тупость» пчел кажется странной в свете тех сложных задач, требующих обобщения, классификации и абстрагирования, которые решали эти насекомые других сериях опытов (Мазохин-Поршняков, 1989). Авторы пришли к выводу о том, что задача с облетом кормушек имитировала природную ситуацию. Остальные же задачи были настолько несходны с природными, что врожденные правила поиска не мешали их решению.

Возможно, самый яркий пример того, насколько наследственные стереотипы поведения могут «сопротивляться» изменениям, дают ставшие

классическими опыты У. Дилгера (Dilger, 1962) на попугаях-неразлучниках. У разных видов этого рода выделяется два типа гнездостроительного поведения. Все виды используют в виде строительного материала листья, которые они разрывают на полоски (в лаборатории их заменяют газеты). При этом одни виды переносят полоски к гнезду, засовывая сразу по несколько штук под взъерошенные перья, а другие несут одну полоску в клюве. Дилгер скрестил два различающихся по этому признаку вида и изучил строительное поведение гибридов первого поколения. Эти несчастные птицы некоторое время вообще не были способны строить гнезда, так как они пытались найти компромиссный вариант поведения. Они начинали засовывать полоски между перьями, но затем им не удавалось ни избавиться от них, ни засунуть их достаточно хорошо. В конце концов, все падало на землю, и процедура начиналась снова. Гибриды добивались успеха только в том случае, когда оставляли полоски в клюве после попыток засунуть их между перьями. Даже после месяцев тренировок они справлялись с задачей менее чем в половине случаев. Через два года они добивались успеха почти во всех случаях, но прежде, чем перенести полоску в клюве, они все еще делали головой движения, обычно предшествующие заталкиванию полосок под перья. Попугаи, как известно, умные птицы, быстро обучающиеся в других ситуациях, однако в данном случае врожденная предрасположенность к одному типу переноски строительного материала надолго заблокировала способность к обучению другому типу.

Оба рассмотренных примера показывают, насколько велика может быть роль наследственных факторов в формировании сложных форм поведения. Как отмечал О. Меннинг (1982), две особенности инстинктивных действий на первый взгляд могут показаться уникальными. Во-первых, эти действия представляют собой закрепленные стереотипные комплексы движений, очень сходные у всех особей данного вида. Например, все роющие осы одного вида строят свои гнезда одинаковым способом. Во-вторых, инстинктивные действия часто легко вызываются очень простыми стимулами. Так, зарянка-самец будет агрессивно нападать на пучок красных перьев, а самец рыбки-колюшки – бросаться на стекло аквариума, за которым виден проезжающий за окном автобус, такой же красный, как брюшко самца-соперника. Однако оба этих агрессора останутся равнодушными при виде настоящих соперников, если их красные пятна закрасить или просто сделать более бледными. Такие простые стимулы, вызывающие проявление сложных стереотипных реакций, называются *ключевыми стимулами*.

Однако и эти характеристики не всегда годятся для того, чтобы отличить инстинкт от обучения. Есть множество примеров того, как животные выучиваются в меняющейся среде выделять одни стимулы и игнорировать другие. В то же время последовательности выученных действий могут стать настолько рутинными, что по своим проявлениям напоминают цепочки инстинктивных действий. Дрессировщики собак знают, что необходимо варьировать последовательность подаваемых команд. Стоит несколько раз подряд подать две команды в одной и той же последовательности («сидеть»–«лежать»

и опять «сидеть»–«лежать»), и собака будет сама всегда выполнять одну команду вслед за другой. Теперь переучить ее и заставить выполнять каждую команду в отрыве от предыдущей будет неизмеримо труднее, чем научить выполнять что-нибудь совсем новое. У некоторых незадачливых тренеров собаки совершают, таким образом, целые цепочки действий. В книге «Кольцо царя Соломона» Лоренц (1970) описывает как водяные землеройки (куторы) изучают окрестности своего гнезда. Если в каком-то месте своего пути они должны перепрыгивать через небольшой камень, это движение так прочно заучивается, что когда камень убирают, куторы продолжают изо дня в день подпрыгивать на том же месте. Этот пример показывает, что не только в лабораторных, но и в естественных условиях движения после обучения становятся почти «автоматическими» и могут сохраняться, даже если перестают быть эффективными.

#### **Что кроется за «видотипическими» стереотипами поведения**

Значительная роль индивидуального и социального опыта в формировании целостной картины видотипического поведения животных давно известна (Промптов, 1940; Мантейфель, 1970; Фабри, 1976). Многочисленные исследования показали, что единственным критерием, позволяющим разделить составляющие инстинкта и обучения в поведении животного, является эксперимент. Важно отметить, что часто «каспар хаузер – эксперименты» могут привести к желаемому результату только в тех случаях, когда они проводятся на основе популяционного подхода, т. е. учитывают индивидуальную изменчивость наследуемых стереотипов поведения. Дело в том, что в популяциях не все особи могут быть носителями всех 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 наследственно обусловленным. Подобные опыты иногда разрушают мифы о передаче сложных поведенческих приемов с помощью культурных традиций (подробнее см.: Резникова, 2004, 2006).

Два примера хорошо иллюстрируют это положение. Первый касается стереотипа охотничьего поведения у муравьев. Резникова и Пантелеева (2001) впервые описали массовую охоту обитателей лесной подстилки – муравьев *Myrmica rubra* – на прыгающих ногохвосток (*Collembola*). Обнаружив на своем участке размножившихся ногохвосток, семья полностью переключается на эту добычу. Охотничий стереотип муравья напоминает действия мышкующей лисы. Хотя он довольно сложен, но в принципе разворачивание наследственной программы может полностью обеспечить реализацию подобного поведения. Например, воспитанные в изоляции от сородичей птенцы скопы в положенное время начинают нырять и ловить рыбу (Schaadt, Rymon, 1982). Выше был рассмотрен пример с формированием «скотоводческого» поведения у муравьев на основе стимулов, исходящих от тлей-симбионтов, поставляющих падь. Однако в наших экспериментах с «наивными» муравьями *Myrmica* оказалось, что стимулов, исходящих от потенциальной добычи,

недостаточно для пробуждения охотничьего поведения. В лаборатории муравьи относились к ногохвосткам вполне дружески. Поэтому предполагалось, что муравьи обучаются охоте на прыгающую добычу путем наблюдения, и 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», 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 составляющей, способствовали чудеса гибкости и интеллекта (рисунок 4), проявляемые галками в лабораторных экспериментах с выбором, применением и преобразованием орудий (Kacelnik et al., 2004).



**Рис. 4.** Новокаледонская галка согнула проволоку в крючок для того, чтобы достать приманку. Фото представлено А. Вейром (Dr Alex Weir, Behavioural Ecology Research Group, Department of Zoology, Oxford University South Parks Road, Oxford, UK)

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, 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. Однако 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.

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

### **Специализированный интеллект**

Герой известного фильма «Человек дождя» (по повести Леоноры Флейшер) страдает аутизмом – психическим заболеванием, при котором человек погружен в собственный мир и почти не способен к контактам даже с близкими людьми. Такие люди часто обладают выдающимися способностями к концентрации внимания и памяти, могут запоминать целые тома лишенных смысла текстов (например, телефонные справочники) и мысленно совершать сложнейшие арифметические действия. Их феноменальные способности поражают воображение. Однако еще более удивительно, когда подобные таланты скрыты в теле существа, которое весит около 35 граммов. Конечно, крошечные кенгуровые крысы (*Dipodomys*), черноголовые гаички, а также их более крупные «коллеги» – белки, лисы, сойки и кедровки – не запоминают тексты и не перемножают в уме трехзначные числа. Но многие из них способны запомнить расположение нескольких тысяч кладовых на срок до нескольких месяцев.

Речь идет о животных, запасующих корм. Так, если понаблюдать за поведением синиц разных видов на кормушке, можно заметить, что их тактика различна. Большие синицы и лазоревки суетятся у кормушки и стараются как можно быстрее клевать корм, отвлекаясь только на мелкие стычки с конкурентами. Черноголовые гаички ведут себя иначе: они стрелой подлетают к кормушке, хватают орех и сразу исчезают, чтобы тут же вернуться и схватить еще один; орехи они прячут по одному поблизости. Так продолжается до тех пор, пока кормушка не опустеет. Впоследствии птицы разыскивают спрятанную пищу (Шеттлорт, 1983). Колумбийские сойки, обитающие на юго-западе США, в конце лета начинают собирать семена сосны. Наполнив подклюзы мешок, сойка улетает на расстояние до нескольких километров, чтобы припрятать семена на южных склонах холмов, где зимой бывает мало снега. Птица может запасать до 33 000 семян, по 4–5 штук в одном месте, т. е. получается несколько тысяч тайников. Зимой и весной птица наведывается туда и выкапывает пищу из своих складов (Van der Wall, 1982).

Первые опыты с синицами и сойками были проведены в естественных условиях. Исследователи выяснили, что, например, черноголовые гаички рационально располагают свои склады и проявляют тенденцию не осматривать те участки мха, в которых они уже искали семена. При розыске спрятанной пищи гаички, по-видимому, запоминают, во-первых, где они спрятали пищу, и во-вторых, какие тайники они уже обследовали. Следующие серии экспериментов были проделаны в лаборатории.

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. Гаичке давали возможность за один раз спрятать 12 зерен. После этого ее удаляли из комнаты на 2,5 часа. Затем птицу вновь впускали в комнату, и она начинала искать спрятанные семена. При этом в опыте исключалась возможность ориентироваться по запаху (хотя для птиц она, как известно, и так очень мала, так как обоняние у них развито слабо). Выяснилось, что птицы обследуют отверстия не случайным образом. 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. Но теперь птицу не заставляли искать семена, а позволяли ей 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

практически 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.

Для того, чтобы искать спрятанный корм быстро и успешно, птица должна редко заглядывать в пустые отверстия. Более того, она должна запоминать, какие из них уже осмотрела, чтобы вновь не возвращаться к этому же месту. Эти способности птиц также подтвердились в экспериментах (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, накрытых одинаковыми крышками. 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).

Множество интересных работ, посвященных способности животных запоминать расположение объектов в пространстве, было получено после того, как исследователи перешли от традиционных объектов и методов (крысы и голуби в лабораторных лабиринтах) к исследованию разнообразных видов животных в условиях, близких к естественным. Эта способность животных получила название «пространственного интеллекта». Полученные результаты хотя и не так впечатляющи, как те, что касаются запасающих корм животных с их тысячами тайников, однако они убедительно свидетельствуют об адаптивных преимуществах, которые дает развитая пространственная память для тех, кто способен составить «когнитивную карту» подходящих источников пищи или укрытий.

Из большого числа подобных исследований приведем два примера: одна серия опытов была проведена на колибри *Selasphorus rufus* (Hurly, 1996), другая – на домашних свиньях (Mendl et al., 1997).

Пространственная память колибри исследовалась в полевых условиях, в горах Канады. Птиц метили с помощью капель несмываемых чернил. Им предлагали искусственные цветы, содержащие по одной порции сахарного сиропа, которые затем убирали на 10 минут и перемещали в сторону на 5 метров. Цветы были одного цвета, каждый раз разного. В различных вариантах этого эксперимента выяснилось, что колибри могут ориентироваться как по пространственному расположению источников пищи, так и по цвету, но предпочитают пространственную ориентацию. Они прекрасно запоминают «перспективные» источники пищи и не возвращаются к цветам, которые уже проверены и не содержат нектара.

Эксперименты на домашних свиньях проводились в условиях, сходных с теми, в которых свиньи содержатся на частных фермах. Животные должны были запомнить пространственное расположение 10 контейнеров, в одном из которых находится пища. Одна из самых сложных задач, которую они решали, заключалась в необходимости запомнить последовательность перемещения приманки из одного контейнера в другой. Животные на время перемещения приманки удалялись с экспериментальной арены на 10 минут.



Свиньи оказались способными запомнить последовательность из 7 единиц, что является высоким результатом.

Подобные опыты проводились на оленях, бизонах, овцах, лисах, разных видах грызунов, а также насекомых. Полученные результаты позволяют говорить о наследственной предрасположенности некоторых видов животных к операциям, требующим высокого уровня пространственной памяти.

Мы разобрали только один пример проявления «специализированного интеллекта», а именно «пространственный интеллект». В современной когнитивной этологии накопилось множество сведений, позволяющих предположить, что разные виды животных могут проявлять признаки очень высоко развитых способностей в пределах довольно узких доменов. Описанные выше запасающие животные способны запомнить расположение тысяч тайников, в которых они спрятали пищу, но это еще не значит, что они смогут, скажем, найти выход из сложного лабиринта успешнее, чем это сделает крыса. Крыса далеко превзойдет в этом искусстве человека, зато ей не дано индивидуально распознать и запомнить сотни своих сородичей так, как это делают приматы (в том числе люди) и слоны. 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. Некоторые виды муравьев оказались «гениями общения»: они могут решать сложнейшие, доступные немногим видам животных задачи, но только в тех ситуациях, когда надо запомнить и эффективно передать сородичам информацию о богатом источнике пищи (эти способности муравьев будут подробнее рассмотрены ниже). В других обстоятельствах насекомые демонстрируют вполне скромные интеллектуальные возможности. Голуби проявляют недюжинные способности к классификации и превосходят человека в решении тестов IQ на пространственные преобразования (3D тесты). Однако в способностях к счету голуби далеко уступают врановым (детально эти примеры рассмотрены в: Reznikova, 2007).

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 рядом специфических врожденных возможностей. 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).

### **«Наведенное» обучение**

Изучение когнитивных способностей животных в контексте их естественной жизни показало, что представители разных видов с большей готовностью формируют ассоциативные связи между стимулами, относящимися к жизненно важным ситуациям, чем между произвольно выбранными стимулами (как это им предлагалось в исследованиях ранних бихевиористов).

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 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. Обучение в контексте врожденной предрасположенности происходит часто после единственного сочетания стимулов. Так, птице достаточно один раз попробовать ядовитое насекомое, чтобы потом всю жизнь избегать объектов с подобной окраской (тогда как для формирования лабораторных условных рефлексов, связывающих, скажем, звонок и вознаграждение, требуются десятки, а то и сотни сочетаний). Выясняется, что многие, если не большинство видов животных «запрограммированы» на обучение конкретным действиям в определенном контексте. В основе формирования когнитивных способностей часто лежит наследственно обусловленный шаблон восприятия, что облегчает задачу формирования сложных и гибких форм поведения. Например, пчелы обладают врожденной предрасположенностью запоминать формы и размеры цветов-медоносов, но трудно было бы ожидать, чтобы они от рождения обладали «определителем» всех потенциально полезных для них цветов. Феномен наведенного обучения объясняет рассмотренные выше проявления «специализированного интеллекта»: многие виды способны к сложным когнитивным операциям в пределах весьма ограниченных доменов. Рассмотрим более подробно феномен наведенного обучения.

В классической и современной 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 (Bateson, 2004). Так, голуби легко обучаются ассоциировать пищу с определенным цветом, но не со звуком, в то же время они столь же 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 (Seligman, 1970). Известный бихевиорист 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; подробнее см.: Reznikova, 2007). Однако и здесь развитие этологии внесло существенные коррективы. Обосновывая свою концепцию предрасположенности к формированию определенных ассоциативных связей у людей,

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. 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 видим разнообразие сценариев формирования поведения, доминирование разных факторов – от выраженного врожденного специфического страха перед определенными чертами хищников до превалирующей роли социального обучения (подробнее 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 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 удлинненным 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 детали этой работы вызывают нарекания (см: Reznikova, 2007). Однако к настоящему времени эксперименты, в которых «наивным» 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 «сверхсамостоятельными» 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 бы-

строму обучению. Птенцы большеногов демонстрировали «готовый страх» коршуна (как и цыплята в опытах Тинбергена) и лишь предрасположенность к быстрому формированию реакций 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.



**Рис. 5.** «Наивный» муравей, никогда не видевший жука, агрессивно реагирует на модель жужелицы, если у нее есть набор характерных признаков (темный цвет, подходящий размер, двусторонняя симметрия, «выросты», соответствующие ногам и антеннам). Фото Е. А. Дорошевой

Животные могут обладать врожденным шаблоном восприятия не только смертельно опасного хищника, но и подходящей добычи (Robinson, 1970), а также опасного конкурента. «Образ конкурента» был экспериментально выявлен при исследовании реакций рыжих лесных муравьев на модели их врагов – хищных жужелиц (Резникова, Дорошева, 2000; 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 муравьи легко отличают модели, несущие эти признаки, и реагируют на них изначально агрессивно (рисунок 5). Некоторые признаки – например, белый цвет модели – проявления агрессии могут «выключить».

Таким образом, животные могут быть «оборудованы» либо готовыми врожденными шаблонами восприятия жизненно важных стимулов, либо генерализованными «смутными образами», ускоряющими процесс обучения.

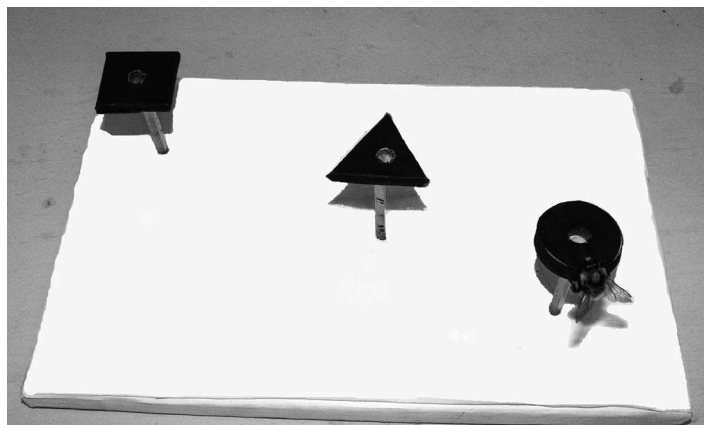
Помимо визуальных «врожденных образов», у животных выявлены и «образы» акустические, в частности реакции на тревожные крики. Варианты реакций на акустические стимулы так же разнообразны, как и варианты реакций на визуальные стимулы. У некоторых видов приматов и птиц «наивные» молодые особи реагируют 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 (Sherman, 1977; Krebs, Dawkins, 1984). В опытах с альпийскими сусликами *Spermophilus beldingi*, 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 передвигающимся хищникам, чем медленно подкрадывающимся (Mateo, 2006).

По-видимому, у многих видов животных существует целый набор врожденных шаблонов восприятия жизненно важных стимулов – 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.

### **Поведенческая и когнитивная специализации 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 популяции рыб одни особи постоянно кормятся на глубине, а другие – ближе к поверхности воды. Во всех перечисленных случаях речь идет о *поведенческой специализации* (Bolnick et al., 2003). Поведенческая специализация может базироваться на предпочтениях определенных стимулов, скорости реакции, различиях в скорости передвижения, уровне агрессивности и множестве других психофизиологических характеристик, которые носят, главным образом, врожденный характер. Можно привести множество примеров (см. обзор: Bolnick et al., 2003), и в их ряду – результаты, полученные в нашей лаборатории: среди шмелей, появившихся на свет в лабораторном гнезде (рисунок 6), 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 проявлениям поведенческой специализации.



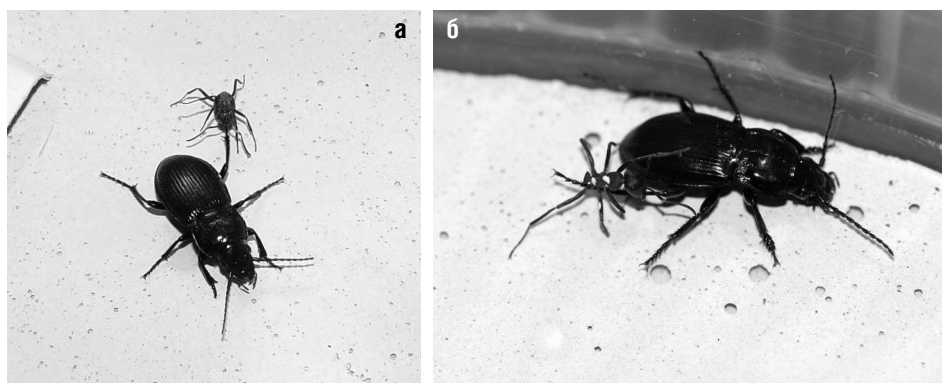
**Рис. 6.** «Наивный» шмель выбирает искусственные цветы определенного размера и формы. Фото А. В. Черненко

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 на врожденных склонностях индивидуумов к образованию одних ассоциативных связей 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 избеганию опасности (подобно тому как солдат не должен обдумывать полученный приказ), тогда как для сборщика пади подобные навыки могут быть полезными (рисунок 7). Можно предположить, что разделение ролей основано на врожденных психофизиологических характеристиках, включающих «облегчение» и «запреты» разных форм обучения (Резникова, Яковлев, 2008). «Запрет» на образование определенных ассоциативных связей, в принципе, может быть связан не только с «общественно-полезной» ролью животного, но и с выучиванием определенных признаков партнера в ситуациях полового подбора и с другими естественными ситуациями. Эти вопросы нуждаются в дальнейших исследованиях.

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, 1989). 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 несравненно более сложные задачи, чем «простые» фуражиры. Представители этой «интеллектуальной элиты» немногочисленны, они составляют около 10% от общего числа внегнездовых рабочих. С помощью лабиринта «бинарное дерево» Резниковой–Рябко было выяснено, что разведчики способны запомнить последовательность поворотов на пути к кормушке (рисунок 8) 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», т. е. «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 (подробно см.: Резникова, 2008). Новаторское поведение индивидуума необязательно связано с высоким иерархическим рангом в сообществе, хотя высокоранговой особи будут под-



**Рис. 7.** Агрессивная реакция муравья на врага часто приводит к его гибели, но «задумываться» о последствиях муравью-охраннику «не положено»: а) муравей атакует жужелицу; б) муравей, перекушенный жужелицей пополам, продолжает ее кусать.  
Фото И. К. Яковлева



**Рис. 8.** Индивидуально помеченный муравей-разведчик на распутье лабиринта «бинарное дерево». Фото Т. А. Новгородовой

ражать 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 вверх» 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, т. е. 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.

Процессы обучения во многом управляются наследственно обусловленной предрасположенностью, иными словами, обучение контролируется инстинктом. Обучение в контексте врожденной предрасположенности про-



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

Врожденный поведенческий репертуар влияет 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 оказываются столь же прочными, как и врожденные.

На популяционном уровне важную роль играет индивидуальная вариативность набора возможностей для обучения и когнитивной деятельности. Такая вариативность 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.

При необходимости, распространение поведенческого стереотипа происходит в популяции на основе «распределенного социального обучения» (Reznikova, Panteleeva, 2008).

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.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Анохин П. К. Особенности афферентного аппарата условного рефлекса и их значение для психологии // Вопросы психологии. 1955. № 6. С. 16–38.
- Гудолл Дж. В тени человека. М.: Мир, 1974.
- Дорошева Е. А., Резникова Ж. И. Экспериментальное исследование этологических механизмов взаимодействия рыжих лесных муравьев и жуужелиц // Зоологический журнал. 2006. Т. 85. № 2. С. 183–191.
- Зорина З. А. Мышление животных: эксперименты в лаборатории и наблюдения в природе // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 1. С. 134–149.
- Крушинский Л. В. Сравнительно-физиологическое изучение элементов рассудочной деятельности у животных // Журн. высшей нервной деятельности. 1967. Т. 17. № 5. С. 880–895.
- Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. Эволюционный и физиолого-генетический аспекты поведения. М.: Изд-во МГУ, 1977.

- Лоренц К. Кольцо царя Соломона. М.: Знание, 1970.
- Мазохин-Поршняков Г. А. Обобщение зрительных стимулов как пример решения пчелами отвлеченных задач // Зоологический журнал. 1969. Т. 48. С. 1125–1136.
- Мазохин-Поршняков Г. А. Как оценить интеллект животных? // Природа. 1989. № 4. С. 18–25.
- Мазохин-Поршняков Г. А., Карцев В. М. Особенности поискового поведения общественных и паразитических перепончатокрылых // Поведение насекомых. М.: Наука, 1984. С. 95–118.
- Мантейфель Б. П. Значение особенностей поведения животных в их экологии и эволюции // Биологические основы управления поведением рыб. М.: Наука, 1970. С. 12–36.
- Майнард Д. Собака и лисица. Правдивый рассказ о свободном путешествии по царству этологии. М.: Мир, 1980.
- Мак-Фарленд Д. Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция. М.: Мир, 1988.
- Меннинг О. Поведение животных. М.: Мир, 1982.
- Новгородова Т. А. Экспериментальное исследование передачи информации у лугового муравья (*Formica pratensis*, Hymenoptera, Formicidae) с помощью лабиринта «бинарное дерево» // Зоологический журнал. 2006. Т. 85. № 4. С. 493–499.
- 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.
- Промптов А. Н. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц // ДАН СССР. Т. 27. № 2. 1940. С. 2400–244.
- Резникова Ж. И. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск: Наука, 1983.
- Резникова Ж. И. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных // Журнал общей биологии. 2004. Т. 65. № 2. С. 136–152.
- Резникова Ж. И. Интеллект и язык животных. Основы когнитивной этологии. М.: Академкнига, 2005.
- Резникова Ж. И. Исследование орудийной деятельности как орудие интегральной оценки интеллекта животных // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67. № 1. С. 3–22.
- Резникова Ж. И. Различные формы обучения у муравьев: открытия и перспективы // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127. № 2. С. 166–174.
- Резникова Ж. И. Жизнь в сообществах. Формула счастья // Природа. 2008. № 8. С. 23–34.
- Резникова Ж. И., Дорошева Е. А. Влияние рыжих лесных муравьев на поведение жуужелиц: экспериментальные исследования на индивидуальном уровне // ДАН РАН. 2000. Т. 375. № 4. С. 571–573.

- Резникова Ж. И., Новгородова Т. А. Роль индивидуального и социального опыта во взаимодействии муравьев с тлями-симбионтами // ДАН РАН. 1998. Т. 359. № 4. С. 572–574.
- Резникова Ж. И., Пантелеева С. Н. Взаимодействие муравьев *Myrmicia rubra* и ногохвосток *Collembola* как охотников и массовой добычи // ДАН РАН. 2001. Т. 380. № 4. С. 567–569.
- Резникова Ж. И., Пантелеева С. Н. Экспериментальное исследование формирования охотничьего поведения в онтогенезе муравьев // ДАН РАН. 2005. Т. 401. № 1. С. 1–3.
- 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. 2008. Т. 12. № 1–2. С. 97–111.
- Резникова Ж. И., Рябко Б. Я. Теоретико-информационный анализ «языка» муравьев // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51. № 5. С. 601–609.
- Резникова Ж. И., Яковлев И. К. Развитие агрессивных реакций у муравьев как возможная основа «профессиональной» специализации // ДАН РАН. 2008. Т. 418. № 4. С. 1–3.
- 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, 2007. С. 173–196.
- Фабри К. Э. Основы зоопсихологии. М.: Изд-во МГУ, 1976.
- Фирсов Л. А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л.: Наука, 1977.
- Фирсов Л. А. По следам Маугли? // Язык в океане языков. Новосибирск: Сибирский хронограф, 1993. С. 44–59.
- Харькив В. А. «Культурные традиции» в поведении и коммуникации муравьев // Язык в океане языков. Новосибирск: Сибирский хронограф, 1993. С. 156–167.
- Хейлмен Дж. Как птицы обучаются инстинктивному поведению // Птицы / Под ред. Л. С. Степаняна, С. Н. Хаютина. М.: Мир, 1983. С. 137–146.
- Шеттлуорт С. Дж. Память у птиц, запасающих корм // В мире науки. 1983. № 5. С. 62–71.
- Шовен Р. Поведение животных. М.: Мир, 1972.
- Bateson P. The active role of behaviour in evolution // *Biology and Philosophy*. 2004. V. 19. P. 283–298.
- 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. V. 161. P. 1–28.
- Bowlby J. Attachment and loss. Vol. 1: Attachment. 2nd ed. N. Y., Basic Books, 1982.
- Brannon E. M., Terrace H. S. Ordering of the Numerosities 1 to 9 by Monkeys // *Science*. 1998. V. 282. P. 746–749.
- Breland K., Breland M. The misbehavior of organisms // *American Psychologist*. 1961. V. 16. P. 681–684.

- Chomsky N. Language and mind. N. Y.: Harcourt, Brace & World, 1968.
- Chomsky N. On Nature and Language. Cambridge: Cambridge University Press, 2002.
- Dilger W. C. The behavior of lovebirds // Scientific American. 1962. V. 206. P. 88–98.
- Eibl-Eibesfeldt I. The interactions of unlearned behavioural patterns and learning in mammals // Brain mechanisms and learning / Ed. by J. F. Delafresnage. Oxford: Blackwell scientific publications, 1961. P. 53–73.
- Gardner R. A., Gardner B. T. Teaching sign language to a chimpanzee // Science. 1969. V. 165. P. 664–672.
- Gould J. L., Marler P. Learning by instinct // Scientific American. 1987. V. 256. P. 74–85.
- Göth A. Innate predator recognition in Australian brush-turkey (*Alectura lathami*, Megapodidae) hatchlings // Behaviour. 2001. V. 138. P. 117–136.
- 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. V. 207. P. 2199–2208.
- Griffin A. S., Evans C. S., Blumstein D. T. Selective learning in a Marsupial // Ethology. 2002. V. 108. P. 1103–1114.
- Hailman J. P. The ontogeny of an instinct. The pecking response in chicks of the Laughing Gull (*Larus atricilla* L.) and related species. Behavioural Supplements, XV. Leiden: E. J. Brill, 1967.
- Harlow H. Learning to love. San Francisco: Albion Publishing Company, 1971.
- Harlow H. F., Harlow M. K. Social deprivation in monkeys // Scientific American, 1962. V. 207. P. 136–146.
- Herman L. M. Cognitive characteristics of dolphins // Cetacean behavior: Mechanisms and function / Ed. by L. M. Herman. N. Y.: Wiley Interscience, 1980. P. 363–429.
- Hinde R. A. Biological bases of human social behaviour. N. Y.: McGraw-Hill Book Company, 1974.
- Hinde R. A., Tinbergen N. The comparative study of species-specific behaviour // Behavior and evolution / Ed. by A. Roe, G. G. Simpson. New Haven: Yale Univ. Press, 1958. P. 251–268.
- Hunt G. R., Gray R. D. Diversification and cumulative evolution in tool manufacture by New Caledonian crows // Proceedings of the Royal Society. London, 2003. V. 270. P. 867–874.
- Hurly T. A. Spatial memory in rufous hummingbirds: memory for rewarded and non-rewarded sites // Animal Behaviour. 1996. V. 51. P. 177–183.
- Jacobs L. F. The evolution of the cognitive map // Brain, Behavior and Evolution. 2003. V. 62. P. 128–139.
- Kacelnik A., Chappell J., Weir A. A. S., Kenward B. Tool use and manufacture in birds // Encyclopedia of animal behavior / Ed. by M. Bekoff. V. 3. Westport, CT, US: Greenwood Publishing Group, 2004. P. 1067–1069.
- Kenward B., Weir A. A. S., Rutz C., Kacelnik A. Tool manufacture by naïve juvenile crows // Nature. 2005. V. 433. P. 121–122.

- Krebs J. R., Dawkins R. Animal signals: Mind-reading and manipulation // Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach/Ed. by J. R. Krebs, N. B. Davies. 2<sup>nd</sup> ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1984. P. 380–402.
- Kullberg C., Lind J. An experimental study of predator recognition in great tit fledglings // Ethology. 2002. V. 108. P. 429–441.
- Lindauer M. Evolutionary aspects of orientation and learning // Function and Evolution of Behaviour. Clarendon Press, Oxford, 1976. P. 228–242.
- Lorenz K. Der kumpanin der umvelt des vogels: die artgenosse als ausloesendesmoment sozialer verhaltensweisen // Journal für Ornithologie. 1935. 83. S. 137–213.
- Lorenz K. Über den Begriff der Instinkthandlung // Folia Biotheoretica. 1937. V. 2. P. 17–50.
- Marler P. A comparative approach to vocal learning: song development in white-crowned sparrows // Journal of Comparative Psychology. 1970. V. 71. P. 1–25.
- Marler P. Innateness and the instinct to learn // Annals of the Brazilian Academy of Science. 2004. V. 76. P. 189–200.
- Mateo J. M. The nature and representation of individual recognition cues in Belding's ground squirrels // Animal Behaviour. 2006. V. 71. P. 141–154.
- Mendl M., Laughlin K., Hitchcock D. Pigs in space: spatial memory and its susceptibility to interference // Animal Behaviour. 1997. V. 54. P. 1491–1508.
- 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. P. 51–73.
- Pepperberg I. M. Functional vocalizations by an African Grey parrot (*Psittacus erithacus*) // Zoological Tierpsychology, 1981. V. 55. P. 139–160.
- Reznikova Zh. Animal Intelligence: From Individual to Social Cognition. Cambridge University Press, 2007.
- Reznikova Zh., Panteleeva S. An ant's eye view of culture: propagation of new traditions through triggering dormant behavioural patterns // Acta Ethologica (Springer). 2008. V. 11. № 2. P. 73–80.
- Ryabko B. Ya., Reznikova, Zh. I. Using Shannon Entropy and Kolmogorov Complexity to study the communicative system and cognitive capacities in ants // Complexity. 1996. V. 2. P. 37–42.
- Robinson M. H. Insect anti-predators adaptations and behaviour of predatory primates // Congr. Latin Zool. 1970. V. 2. P. 811–836.
- Savage-Rumbaugh E. S. Ape language: From conditioned response to symbol. N. Y.: Columbia University Press, 1986.
- Scott J. P., Fuller J. L. Genetics and the social behavior of the dog. Chicago: University of Chicago Press, 1965.
- Seligman M. E. P. On the generality of the laws of learning // Psychological Review. 1970. V. 77. P. 406–418.
- Sevenster P. Motivation and learning in sticklebacks // The Central Nervous System and Fish Behaviour/D. Ingle. Chicago, University of Chicago Press, 1968. P. 233–245.

- Schaadt C. P., Rymon L. M.* Innate fishing behavior of Ospreys // *Raptor Research*. 1982. V. 16. P. 61–62.
- Sherman P. W.* Nepotism and the evolution of alarm calls // *Science*. 1977. V. 197. P. 1246–1253.
- Shettleworth S. J.* Reinforcement and the organization of behaviour in golden hamsters: hunger, environment and food reinforcement // *Journal of Experimental Psychology, Animal Behaviour Processes*. 1975. V. 105. P. 56–87.
- Shettleworth S. J.* Cognition, evolution and behavior. N. Y.: Oxford University Press, 1998.
- Skinner B. F.* The behavior of organisms: An experimental analysis. N. Y.: Appleton-Century, 1938.
- Skinner B. F.* Some responses to the stimulus “Pavlov” // *Conditional Reflex*. 1966. V. 1. P. 74–78.
- Spalding D. A.* Instinct, with original observations on young animals // *Macmillan's Magazine*. 1873. V. 27. P. 282–293.
- Thorpe W. H.* Bird Song. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1961.
- Tinbergen N.* The study of instinct. Oxford: Clarendon, 1951.
- Tinbergen N., Perdeck A. C.* On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched herring gull chick (*Larus argentatus argentatus* Pont) // *Behaviour*. V. 3. 1950. P. 1–39.
- Van Der Wall S. B.* An experimental analysis of cache recovery in Clark's nutcracker // *Animal Behaviour*. 1982. V. 30. P. 84–94.
- Watson J. B., Rayner R.* Conditioned emotional reactions // *Journal of Experimental Psychology*. 1920. V. 3. № 1. P. 1–14.
- 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. V. 399. P. 682–685.