



РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ
МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
ФГБОУ ВПО ТЮМЕНСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИНСТИТУТ ДИСТАНЦИОННОГО ОБРАЗОВАНИЯ
ИНСТИТУТ ПСИХОЛОГИИ И ПЕДАГОГИКИ

М. В. ПЛОТНИКОВА

ЗООПСИХОЛОГИЯ И СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ

Учебное пособие



Тюмень
Издательство
Тюменского государственного университета
2012

УДК 159.929(075.8)

ББК Ю922я73

П 396

М. В. Плотникова. ЗООПСИХОЛОГИЯ И СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ: учебное пособие. Тюмень: Издательство Тюменского государственного университета, 2012. 256 с.

Характеризуются предмет, задачи и структура курса «Зоопсихология и сравнительная психология», показано его место в системе наук. Содержатся основные сведения о формах поведения животных, механизмах психических процессов у животных. Рассмотрены вопросы происхождения и развития психики в филогенезе, стадии развития психики, развитие психики в онтогенезе, особенности психики высших человекообразных обезьян и проблемы возникновения человеческой психики.

Содержит как теоретический материал, так и рабочую программу, методические указания по изучению дисциплины, практикум, задания для контроля, список литературы.

Предназначено для студентов специальности (направления) «Психология» всех форм обучения, в т. ч. с применением дистанционных технологий.

Рекомендовано учебно-методической комиссией Института психологии и педагогики ТюмГУ, одобрено на заседании кафедры медико-биологических дисциплин и безопасности жизнедеятельности.

Разработано на основе федерального государственного образовательного стандарта.

Рабочие программы для всех специальностей и направлений размещены на сайте университета <http://utmn.ru> и в разделе web-кабинета информационной системы Института дистанционного образования: <https://iside.distance.ru> «Учебно-методическое обеспечение».

Рецензенты: **Г. И. Морева**, канд. психол. наук, доцент кафедры общей и социальной психологии ТюмГУ

Т. В. Раева, д-р мед. наук, зав. кафедрой психиатрии и психотерапии ТГМА

Ответственный

за выпуск: **А. В. Трофимова**, зав. отделом учебно-методического обеспечения Института дистанционного образования ТюмГУ

ISBN 978-5-400-00660-9

© ФГБОУ ВПО Тюменский государственный университет, 2012

© М. В. Плотникова, 2012

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	5
МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ	
Рабочая программа дисциплины	6
Рекомендации по самостоятельной работе студента	10
ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ	
ГЛАВА 1. НАУКА О ПОВЕДЕНИИ ЖИВОТНЫХ	14
§ 1. Введение	14
§ 2. История развития зоопсихологии	15
§ 3. Методы зоопсихологии	23
§ 4. Система животного мира	28
Резюме	32
Вопросы для самопроверки	33
ГЛАВА 2. ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ	34
§ 1. Формы индивидуального поведения	35
§ 2. Формы репродуктивного поведения	45
§ 3. Формы социального, или общественного, поведения	51
Резюме	63
Вопросы для самопроверки	64
ГЛАВА 3. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ	65
§ 1. Простейшие виды регуляции в поведении животных	65
§ 2. Инстинктивное поведение животных	68
§ 3. Приобретаемое в поведении животных. Научение	92
§ 4. Роль рассудочной деятельности в организации поведения животных. Элементарное мышление животных	114
Резюме	132
Вопросы для самопроверки	132
ГЛАВА 4. РАЗВИТИЕ ПСИХИКИ В ОНТОГЕНЕЗЕ	133
§ 1. Типы онтогенеза	133

§ 2. Системогенез и теория диссолюции.....	136
§ 3. Развитие психической деятельности в пренатальном онтогенезе	138
§ 4. Развитие психики животных в раннем постнатальном периоде	145
§ 5. Развитие психической деятельности в ювенильном (игровом) периоде. Игры животных.....	158
Резюме	171
Вопросы для самопроверки.....	171
ГЛАВА 5. ФИЛОГЕНЕЗ ПСИХИКИ. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ	172
§ 1. Эволюционная теория и ее влияние на развитие зоопсихологии.....	173
§ 2. Концепция филогенетического развития психики Леонтьева–Фабри	180
§ 3. Эволюция психики и антропогенез	191
Резюме	221
Вопросы для самопроверки.....	222
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	223
ПРАКТИКУМ.....	227
ЗАДАНИЯ ДЛЯ КОНТРОЛЯ	233
Тесты для самоконтроля.....	233
Ключи к тестам для самоконтроля	244
Вопросы для подготовки к экзамену	246
ГЛОССАРИЙ.....	249
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	255

ПРЕДИСЛОВИЕ

Студентам психологических факультетов важно понимание сущности психики и основных закономерностей ее преобразования в эволюции, без чего невозможно понимание специфики сознания человека, биологических и социально-культурных факторов, обуславливающих особенности человеческой психики и ее развитие в онтогенезе, особенно на самых ранних этапах (пренатальном и раннем постнатальном). Поэтому большое внимание уделено анализу теоретических положений и разбору основных категорий, необходимых для понимания того, что такое психика и как она изменялась в филогенезе.

В пособии анализируются основные взгляды на психологическую сущность антропогенеза и особенности психики высших антропоидов, представлены теоретические и экспериментальные данные по исследованию интеллекта антропоидов, раскрывающие наиболее существенные особенности структуры деятельности этих животных, имеющие значение для происхождения сознания человека в филогенезе.

Для освоения данного курса студенты должны иметь представление об общих понятиях и категориях психологии. В программе психологических факультетов курс зоопсихологии и сравнительной психологии читается не ранее второго семестра обучения. Это позволяет опираться на уже имеющиеся знания студентов, полученные при изучении введения в психологию, анатомии центральной нервной системы, общей биологии, антропологии.

МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ

РАБОЧАЯ ПРОГРАММА ДИСЦИПЛИНЫ

Пояснительная записка

Целью дисциплины является формирование представлений о проявлениях, закономерностях и эволюции психического отражения на уровне животного, о происхождении и развитии в онто- и филогенезе психических процессов у животных и о предпосылках и предстории человеческого сознания, а также о закономерностях происхождения и развития психики животных и человека, об общем и различном в их психической деятельности.

Место дисциплины в учебном процессе. «Зоопсихология и сравнительная психология» является дисциплиной из цикла общепрофессиональных дисциплин — ОПД.Ф.04. Для успешного освоения необходимы знания из школьного курса биологии и знания по общей психологии.

Требования ГОС: общая характеристика психики животных; врожденное и приобретенное в поведении животных; эволюция психики; развитие психики животных в онтогенезе; эволюция психики человека в филогенезе; этология как одно из направлений изучения психики.

Содержание дисциплины

Тематический план

Шифр	Наименование	Распределение часов			
		всего	лекции	практ.	самост. работа
1	2	3	4	5	6
1	Наука о поведении животных	12	0,5	0,5	11
1.1	Введение				

1	2	3	4	5	6
1.2	История развития зоопсихологии				
1.3	Методы зоопсихологии				
1.4	Система животного мира				
2	Формы поведения животных	16	1	1	14
2.1	Формы индивидуального поведения				
2.2	Формы репродуктивного поведения				
2.3	Формы социального поведения				
3	Факторы, влияющие на поведение животных	18	1	1	16
3.1	Простейшие виды регуляции в поведении животных				
3.2	Инстинктивное поведение животных				
3.3	Приобретаемое в поведении животных. Научение				
3.4	Роль рассудочной деятельности в организации поведения животных. Элементарное мышление животных				
4	Развитие психики в онтогенезе	12	0,5	0,5	11
4.1	Типы онтогенеза				
4.2	Системогенез и теория диссолюции				
4.3	Развитие психической деятельности в пренатальном онтогенезе				
4.4	Развитие психики животных в раннем постнатальном периоде				
4.5	Развитие психической деятельности в ювенильном (игровом) периоде. Игры животных				
5	Филогенез психики. Сравнительная психология	14	1	1	12

1	2	3	4	5	6
5.1	Эволюционная теория и ее влияние на развитие зоопсихологии				
5.2	Концепция филогенетического развития психики Леонтьева–Фабри				
5.3	Эволюция психики и антропогенез				
Всего по дисциплине		72	4	4	64

Содержание лекционного курса

1. Наука о поведении животных

Введение. Предмет и задачи зоопсихологии. Место зоопсихологии в системе наук. Краткий очерк истории развития зоопсихологии. Классическая зоопсихология и этология. Методы зоопсихологических исследований. Основные сведения по зоологии. Морфология, экология, систематика животного мира. Теории эволюции и филогенеза. Связь морфологии, физиологии и поведения животных с образом жизни.

2. Формы поведения животных

Индивидуальные формы поведения животных. Формы репродуктивного поведения животных. Формы социального поведения животных. Виды сообществ. Язык животных.

3. Факторы, влияющие на поведение животных

Таксисы и кинезы. Врожденное в поведении животных. Генетика поведения. Проблема соотношения инстинкта и научения. Врожденное в поведении животных. Безусловные рефлексы. Инстинкты. Классификации видов врожденного поведения. Реализация видового опыта в индивидуальном поведении. Пластичность инстинктивного поведения. Внутренние и внешние детерминанты инстинктивного поведения. «Пусковые стимулы». Ритуализованное поведение. Этологическая концепция инстинктивного поведения.

Приобретаемое в поведении животных. Научение. Общая характеристика процесса научения. Классификация форм обучения. Об-

лигатное, неассоциативное, стимул-зависимое обучение. Суммация, привыкание, импринтинг, подражание. Факультативное, ассоциативное, эффект-зависимое обучение. Классические и инструментальные условные рефлексы. Когнитивное обучение. Психонервная деятельность, рассудочная деятельность, вероятностное прогнозирование. Индивидуализации поведения для приспособления животных к меняющимся условиям обитания. Работы зоопсихологов, направленные на изучение обучаемости животных, находящихся на разных этапах эволюционного развития. Проблема интеллекта животных. Манипуляционная активность как основа высших познавательных способностей животных. Основные элементы и критерии интеллекта животных. Характерные особенности и формы мышления у человекообразных обезьян. Экспериментальные методы его изучения.

4. Развитие психики в онтогенезе

Развитие психики в онтогенезе. Виды онтогенеза. Классификация периодов онтогенеза. Теории системогенеза и диссолюции. Развитие с метаморфозом и психическая деятельность. Развитие поведения у зрело- и незрелорождающихся животных. Развитие психической деятельности в пренатальном периоде. Пищевое поведение в онтогенезе. Взаимоотношения матери и детеныша. Исследовательское поведение в онтогенезе. Ювенильный (игровой) период. Основные концепции игрового поведения. Функции игры. Значение игры для формирования поведения взрослого животного. Игра и исследовательская деятельность животных.

5. Филогенез психики. Сравнительная психология

Развитие психики в филогенезе. Общая характеристика элементарной сенсорной психики. Двигательная активность простейших и ее ориентация. Кинезы и таксисы. Пластичность поведения простейших. Появление нервной системы и основные этапы ее развития. Органы чувств. Зачатки высших форм поведения у беспозвоночных. Пластичность поведения.

Общая характеристика перцептивной психики. Двигательные и сенсорные способности высших беспозвоночных. Особенности строения их нервной системы и органов чувств. Инстинктивное по-

ведение и научение у высших беспозвоночных. Общение и групповое поведение у высших беспозвоночных. Территориальное поведение. Пластичность поведения. Центральная нервная система высших позвоночных. Локомоция и манипулирование у высших позвоночных. Комфортное поведение и сон. Органы чувств, ориентация в пространстве. Зрительные представления и обобщения у высших позвоночных. Общение. Пластичность поведения.

Антропогенез. Значение эволюции психических функций животных для предистории антропогенеза. Проблема происхождения трудовой деятельности. Предметная и предтрудовая деятельность человекообразных обезьян. Качественные отличия орудий животных от орудий труда человека.

Групповое поведение обезьян и проблема зарождения общественных отношений. Принципиальные отличия сообществ животных от человеческого общества. Биологические предпосылки зарождения человеческой речи, демонстрационное манипулирование. Язык животных.

РЕКОМЕНДАЦИИ ПО САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЕ СТУДЕНТА

Календарно-тематический план работы студента

№	Название, время, отводимое на изучение темы		Виды учебной работы, рекомендуемое время на выполнение		Сроки представления заданий на проверку
	2	3	4	5	
1	Наука о поведении животных	11	Изучение теоретических материалов	5	В соответствии с учебным планом
Ответы на вопросы для самопроверки			2		
Выполнение практических заданий			2		
Промежуточное тестирование			2		

1	2	3	4	5	6
2	Формы поведения животных	14	Изучение теоретических материалов	6	В соответствии с учебным планом
			Ответы на вопросы для самопроверки	2	
			Выполнение практических заданий	4	
			Промежуточное тестирование	2	
3	Факторы, влияющие на поведение животных	16	Изучение теоретических материалов	8	В соответствии с учебным планом
			Ответы на вопросы для самопроверки	2	
			Выполнение практических заданий	4	
			Промежуточное тестирование	2	
4	Развитие психики в онтогенезе	11	Изучение теоретических материалов	5	В соответствии с учебным планом
			Ответы на вопросы для самопроверки	2	
			Выполнение практических заданий	2	
			Промежуточное тестирование	2	
5	Филогенез психики. Сравнительная психология	12	Изучение теоретических материалов	6	В соответствии с учебным планом
			Ответы на вопросы для самопроверки	2	
			Выполнение практических заданий	2	
			Промежуточное тестирование	2	
Всего часов на самостоятельную работу		64		64	

Методические рекомендации по отдельным видам самостоятельной работы

Самостоятельное изучение дисциплины предлагается осуществлять по следующей схеме:

1. Ознакомьтесь с содержанием учебного пособия, обратите внимание на структурные элементы «Методические материалы», «Теоретические материалы», «Практикум», «Задания для контроля».

2. Изучите «Методические материалы», где сформулированы цель и задачи дисциплины, ее содержание и требования к уровню освоения курса. Ознакомьтесь с тематическим планом, рекомендованным временем на изучение. Более детально распределение времени по видам самостоятельной работы отражено в представленном здесь же календарно-тематическом плане.

3. Внимательно изучите в предложенной последовательности курс лекций.

4. Изучите доступные, рекомендованные в учебном пособии, источники информации: основную и дополнительную литературу, периодические издания, web-ресурсы.

5. Ответьте на сформулированные в конце каждой главы вопросы для самопроверки. Ответ найдите в учебном материале.

6. Проведите самотестирование, сверьте результаты тестирования с приведенными в учебном пособии ответами.

Указания по самостоятельному изучению теоретической части дисциплины

Лекционный материал содержит пять глав. Для лучшего восприятия теоретического материала в тексте курсивом выделены понятия, на которых делается логическое ударение (основные мысли, определения и пр.), а также используются рисунки. Краткие выводы по каждой главе представлены в виде резюме. В конце приводятся вопросы для самопроверки.

Учебное пособие содержит список рекомендованной к изучению литературы.

Указания по подготовке к участию в работе семинаров, выполнению практических работ, контролю знаний

Цель семинарских и практических занятий — углубить и закрепить полученные в процессе изучения теоретического материала знания, приобрести практические навыки.

Для успешной работы на семинарских занятиях необходимо изучить лекционный материал, рекомендованную литературу, ответить на вопросы для самопроверки. Глубокие теоретические знания являются залогом эффективной работы на практических занятиях. Этой цели способствует решение заданий, приведенных в «Практикуме».

С целью контроля самостоятельной работы студентов пособие включает перечень вопросов для самопроверки знаний, а также тесты с ключами. Кроме того, в «Заданиях для контроля» сформулированы экзаменационные вопросы.

Указания к промежуточной аттестации с применением балльно-рейтинговой системы оценки знаний

Критерии аттестации:

Оценка выполненных заданий и активности студента в баллах		Соответствие оценок	
Название работы	Максимальный балл	Возможный итоговый балл	Итоговая оценка
Итоговая аттестация (тестирование)	100 баллов (по 10 баллов за 1 тестовое задание)	90-100 баллов 70-80 баллов 50-60 баллов 40 и менее баллов	«Отлично» «Хорошо» «Удовлетворительно» «Неудовлетворительно»

В экзаменационном билете приводятся десять тестовых заданий из разных тем.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ

ГЛАВА 1. НАУКА О ПОВЕДЕНИИ ЖИВОТНЫХ

§ 1. ВВЕДЕНИЕ

Зоопсихология занимает важное место в системе наук, изучающих психику. Она является частью сравнительной психологии. Существует три основных направления в изучении происхождения человеческой психики: эволюционное, историческое и онтогенетическое. Эволюционное описывает развитие поведения животных, которое подготавливает переход на этап исторического развития поведения. Его иллюстрирует развитие труда и связанное с ним развитие речи, культуры у примитивных народов. Онтогенетическое развитие характеризуется разделением двух линий развития ребенка — психосоматического, связанного с созреванием нервной системы, и культурно-психологического, связанного с усвоением культурного наследия человечества. Л. С. Выготский и А. Р. Лурия писали: «Мы не думаем, что все три процесса можно вытянуть в одну прямую линию, но мы полагаем, что каждый высший тип развития начинается там, где оканчивается предыдущий, и служит его продолжением в новом направлении».

Психика животных — одна из самых привлекательных и в то же время трудноразрешимых проблем. Поведение животных дает богатую пищу для фольклора, религиозных представлений и влияло на мировоззрение на всех этапах развития человека.

Объектом зоопсихологии является психическая деятельность животных.

Предметом зоопсихологии являются проявления, закономерности и эволюция психического отражения на уровне животного, происхождение и развитие в онто- и филогенезе психических процессов

у животных и о предпосылках и предьстории человеческого сознания (Фабри, 1976).

Сфера деятельности зоопсихологии имеет верхнюю и нижнюю границы. Нижняя — появление психического отражения, проблема качественного различия отражения у растений и животных, верхняя — переход от животной психики к человеческой, их качественное различие.

Леонтьев дал следующее определение психики: «Психика есть свойство живых, высокоорганизованных тел, которое заключается в их способности отражать своими состояниями окружающую их, независимо от них существующую действительность. Психические явления — ощущения, представления, понятия — суть более или менее точные и глубокие отражения действительности».

Психика животного неотделима от его поведения. Под поведением понимают всю совокупность внешней, преимущественно двигательной активности животного, направленную на установление жизненно необходимых связей организма со средой.

Очевидны две важные особенности поведения — его разнообразие и приспособительный характер. Представители каждого вида приспособились к определенному «стилю жизни», соответствующему данной среде.

§ 2. История развития зоопсихологии

Как уже говорилось, поведение животных всегда было объектом пристального интереса человека. Причины были самые различные: от чисто практических (знание повадок животного помогает охотнику) до теоретических (что движет животным, чем побуждения животных отличаются от человеческих).

Уже на первом этапе развития зоопсихологии определились два основных направления:

1. Механицисты вслед за Декартом считали, что животное — это всего лишь машина, не обладающая свободной волей, а потому, как утверждал, например, Мальбранш, собаку можно бить, не обращая

внимания на ее визг — это всего лишь скрип плохо смазанного механизма.

2. Сторонники антропоморфизма видели в животном подобие человека, существо, способное любить, страдать и рассуждать почти по-человечески.

И «монизм сверху», и «монизм снизу» отрицают качественные отличия психики животного и психики человека.

Ранние представления о психической деятельности животных

Античные философы задавались вопросом, существует ли у животных какое-либо «духовное начало», и если да, то какова его природа.

Эпикур и его последователи отвечали на этот вопрос положительно и утверждали что «душа» эта материальна. Например, Лукреций высказывал мысль, что целесообразные действия животных являются результатом своего рода естественного отбора, ибо выживать могут лишь животные, наделенные полезными для них свойствами.

Философы-идеалисты исходили из представлений об изначальном «мире идей», «мировом разуме». По Сократу, «душа», соединяясь с телом, подвергается влиянию чувственности и направляется в своих действиях влечениями и страстями. Платон считал, что все поведение животных определяется влечениями. Подобные воззрения были первыми шагами к представлениям об инстинкте.

Аристотель считал, что человек обладает «бессмертной разумной душой», он наделен разумом, способностью к познанию и свободной волей. У животных же есть только «смертная чувственная душа». Но всем животным с красной кровью, способным рождать живых детенышей, присущи те же пять чувств, что и человеку. Поведение животных направлено на самосохранение и продолжение рода, определяется желаниями и влечениями, ощущениями удовольствия и боли. Наряду с этим поведение животных определяется и разумом, представленным у разных животных в различной степени. Разумных животных Аристотель считал способными к пониманию цели. Свои

суждения он обосновывал как неправдоподобными данными, так и очень точными наблюдениями. Например, Аристотель впервые приводит экспериментальные данные, сообщая, что если забрать птенцов от родителей, они учатся петь по-другому.

У стоиков впервые появляется понятие инстинкта. В их понимании это врожденное, целеустремленное влечение, направляющее движения животного на приятное, полезное и уводящее от вредного и опасного. Хризипп приводил пример с утятами, воспитанными курицей, гнездостроение у птиц, соты пчел, паутину паука. Отмечал, что все животные одного вида выполняют действия одинаково.

Развитие науки о поведении животных

Зарождение научной зоопсихологии и сравнительной психологии относится к концу XVIII — началу XIX в., когда появились работы Ж. Л. Леклерк-Бюффона и Ж. Б. Ламарка. Этот период характеризуется особенно острой борьбой антропоморфистов и механицистов.

Ж. Л. Леклерк-Бюффон считал, что животным свойственны разные формы психической деятельности, в частности ощущения и привычки, но не понимание смысла своих действий, животные способны общаться, но могут передавать лишь чувственные переживания; обратил внимание на зависимость между особенностями психической деятельности животных и их образом жизни; сделал вывод о приспособительном значении психики. Согласно его взглядам, сложные действия животных являются результатом сочетания врожденных природных функций, доставляющих животному удовольствие, и привычек.

Ж. Б. Ламарк создал первое эволюционное учение. В основе его теории лежит идея о действии психического фактора. Среда изменяет поведение животного, что приводит к изменению организма. Например, муравьед стремится достать муравьев в глубине муравейника и как можно дальше высовывает язык. Со временем язык удлиняется, и эта особенность передается потомкам, которые по примеру родителя также добывают себе пищу, в результате чего язык вытягивается еще больше. Основной действующей силой является вложен-

ное Богом во все живые существа стремление к совершенству. Ламарк считал, что все сложные формы психической деятельности развились из более простых. Все без исключения психические явления он считал связанными с материальными структурами (нервной системой) и познаваемыми опытным путем. Согласно его представлениям, животное обладает инстинктами и привычками. Инстинкты — врожденные, принуждающие без участия мысли и воли, изменчивые. Привычки могут передаваться по наследству.

Ж.-О. Ламеттри. Философ-материалист, врач. Животный мир он представлял себе в виде Аристотелевской лестницы природы (*scala naturae*), в которой все животные выстроены в единый ряд по сложности организации; считал, что поведение животных определяется инстинктами, врожденными, не зависящими от опыта и рассуждений, биологически целесообразными, усложняющимися в ряду от насекомых и рыб до человека. Во многом опирался на современные ему взгляды об анатомии и физиологии ЦНС.

Э. Б. Кондильяк написал в 1755 г. «Трактат о животных», в котором рассматривал вопрос о происхождении инстинктов. Исходя из сходства инстинктов с привычками, сделал вывод, что инстинкты произошли из разумных действий путем постепенного выключения познания: разумное действие → привычка → инстинкт.

Ш. Ж. Лекруа в 1781 г. опубликовал «Философские письма об уме и способностях животных к совершенствованию», в которых выступил как противник Кондильяка. Считал, что разум произошел от инстинкта животных в результате повторяющегося действия, ощущения и упражнения памяти. Привычки могут передаваться по наследству. Например, кролики перестают рыть норки после нескольких поколений жизни в клетках.

К. Ф. Рулье, российский ученый-эволюционист, выступал против представлений о сверхъестественной природе инстинкта (распространенных в то время в России). Считал, что происхождение психических качеств и особенностей животных связано с взаимодействием организма с условиями жизни. Инстинкт, по Рулье, — это сформировавшаяся на протяжении истории вида, выработанная условиями жизни наследственная реакция на определенные воздей-

ствия среды. К факторам, определяющим этот процесс, относятся изменчивость, наследственность и постепенное повышение уровня организации животного в филогенезе. В индивидуальной жизни инстинкты могут изменяться в результате накопления опыта. Например, домашние утки утрачивают перелетный инстинкт.

Ч. Дарвин предпринял систематическое сравнительное изучение поведения животных. Наиболее известный труд в этой области — «Выражение эмоций у человека и животных» (1873). Дарвин впервые привел многочисленные наблюдения, подтверждающие общее представление о том, что выражение эмоций у человека и животных укладывается в один непрерывный ряд. Он даже рассматривал некоторые формы выражения эмоций у человека и как унаследованное поведение, которое было свойственно нашим предкам, но сейчас уже утратило свое функциональное значение. Инстинкты формируются в ходе естественного отбора целесообразного поведения. Обучению большого значения ученый не придавал, приводя в пример сложные формы поведения муравьев.

К. Л. Морган выступал против антропоморфизма. В 1900 г. издано его «Введение в сравнительную психологию». Сформулировал «закон экономии», или «канон Ллойда Моргана»: то или иное действие ни в коем случае нельзя интерпретировать как результат проявления какой-либо высшей психической способности, если его можно объяснить на основе способности, занимающей более низкую ступень на психологической шкале.

Ж. Лёб, механицист. Пытался объяснить почти всякое поведение на основе тропизмов, которые он определял как вынужденные движения. Согласно Лёбу, поведение животных, так же, как и движения растений, являются результатом прямого физического воздействия различных стимулов на протоплазму. В качестве одного из примеров он приводил опыт с гусеницей. Гусеница помещалась в запаянную с одного конца трубку. Этот конец освещался ярким солнцем и нагревался, другой конец был открыт и позволял спастись. Однако гусеница двигалась вперед, навстречу гибели от перегревания, вынуждаемая положительным фототропизмом. Видимо, Лёб не учитывал, что в узкой трубке гусеница не могла раз-

вернуться, а пятиться она не может из-за особенностей строения тела.

Г. С. Дженнингс расходился во мнениях с Лёбом, считал, что даже поведение самых простых организмов не может быть объяснено только тропизмами; подчеркивал необходимость описательного репертуара исследуемых видов; изучал, в основном, простейших.

Д. А. Сполдинг выполнил большое количество эмпирических работ. Изучал поведение цыплят. Пытаясь выяснить, какие факторы регулируют развитие поведения в онтогенезе, ученый проводил депривационные эксперименты. Ему принадлежат первые работы по импринтингу.

Дж. Уотсон — основоположник такого направления в зоопсихологии, как бихевиоризм. Бихевиористы считают, что необходимо изучать само поведение, а не проявления психической активности. В своей крайней форме бихевиоризм отрицает все ссылки на внутренние процессы для объяснения поведения. Эта точка зрения привела к значительному усовершенствованию экспериментальных методик и улучшению интерпретации результатов. Очень критично к бихевиоризму относились этологи, считая его бесплодным, поскольку изучение поведения животных было оторвано от естественной среды.

В. Л. Вагнер, основоположник отечественной зоопсихологии, считал, что инстинкты возникли и развились в ходе естественного отбора. Они пластичны, изменяются внешними воздействиями, но их пластичность ограничена четкими видотипичными рамками. Вагнер занимался изучением происхождения и развития общественной жизни животных, взаимоотношениями матери и детеныша как базой формирования родственных связей в группе.

И. П. Павлов занимался в основном изучением научения, для чего разработал оригинальный метод условных рефлексов. Инстинктам придавал большое значение, но специально не изучал, за исключением ориентировочного.

А. Н. Северцов, основоположник эволюционной морфологии, в 1922 г. опубликовал работу «Мозг и психика». Показал, что у млекопитающих существуют два способа приспособления к изменениям

окружающей среды: 1) изменение организации (строения и функции), совершающиеся очень медленно; 2) изменение поведения на основе высокой пластичности ненаследуемых, приобретенных форм поведения, совершающиеся очень быстро. Следовательно, наибольшие шансы на выживание и оставление максимального количества потомков будут иметь особи с более развитыми психическими способностями, «изобретатели» новых форм поведения. Отсюда вытекает прогрессивное значение развития мозга у позвоночных.

И можно было бы назвать еще многих психологов, зоологов, физиологов, занимавшихся изучением поведения животных с XVII по XX в., однако вышеперечисленные исследователи довольно полно иллюстрируют этот период развития зоопсихологии.

Соотношение зоопсихологии и этологии

В XX в. наука о поведении животных была представлена двумя основными направлениями. Зоопсихология направляла свои усилия на изучение психических аспектов поведения, а этология — общебиологических.

Классическая этология представляла собой особый подход, выработанный группой европейских зоологов и уделяющий большое место эволюционным аспектам исследования инстинкта.

Классическая зоопсихология зародилась внутри психологии в связи с интересом к проблемам эволюции высших психических функций. Зоопсихология превратилась в науку о поведении животных, изучающую, главным образом, процессы научения.

Различия между зоопсихологией и этологией в обобщенном варианте представлены в таблице (по McGill, 1965):

Особенность	Этология	Зоопсихология
1	2	3
Страны	Европейские	Северная Америка
Научный профиль исследователей	Зоологи	Психологи
Типичные объекты	Птицы, рыбы, насекомые	Млекопитающие, чаще всего — лабораторные крысы

1	2	3
Основные проблемы	«Инстинкт», изучение эволюции поведения	«Научение», разработка теорий поведения
Методы	Наблюдение и эксперименты в полевых условиях	Лабораторные исследования, тщательный контроль над переменными, статистический анализ

Развитие зоопсихологии в Америке связывают с именами Э. Торндайка, У. Смолла, Р. Йеркса, Дж. Уотсона, К. Лэшли. Классическая этология достигла вершины своего развития в трудах К. Лоренца и Н. Тинбергена.

В России развивалась в основном зоопсихология. Научением занимался, например, И. П. Павлов, разработавший метод условных рефлексов. В. А. Вагнер, А. Р. Лурия, А. Н. Леонтьев, Л. С. Выготский занимались вопросами эволюции психики. Н. Н. Ладыгина-Котс, Н. А. Тих изучали поведение обезьян в рамках сравнительной психологии.

В 1940-50-х гг. между зоопсихологами и этологами возникло множество споров. Кратко их суть продемонстрирована в таблице:

Претензии зоопсихологов	Претензии этологов
<ul style="list-style-type: none"> – Отсутствие контроля за условиями среды и недостаточная строгость экспериментов этологов. – Отсутствие количественного учета и статистического анализа результатов. – Пренебрежение индивидуальными вариациями поведения животных 	<ul style="list-style-type: none"> – Ограничение одним лишь объектом исследования — белой крысой. – Переоценка роли факторов среды. – Изучение таких форм поведения, которые не имеют приспособительного значения для выживания животного в естественной среде

Строго говоря, каждая наука занималась своей группой проблем и критиковала другую за то, что та не дает ответов на интересующие вопросы. На современном этапе развития обе науки пришли к необходимости объединения своих усилий и формируют две составные части единой науки о поведении животных.

Кроме того, в течение всего периода развития науки о поведении животных существовало третье направление — нейрофизиология поведения. В большинстве случаев работы в этом направлении носили характер сравнительного исследования. Животные выступали в качестве объектов в таких экспериментах, которые невозможно было проделать на человеке. Основными были электрофизиологические эксперименты с вживлением электродов, эксперименты с разрушением определенных участков мозга и т. п. Эти работы дали большой фактический материал, иллюстрирующий значение различных структур мозга в организации поведения.

§ 3. Методы зоопсихологии

При изучении психики животного необходимо учитывать несколько моментов. Поскольку психика животного слита с его поведением, наблюдая за поведением, анализируя конкретные формы поведения, можно судить о тех или иных психических процессах и состояниях. Однако при этом исследователь сталкивается со множеством проблем. Необходимо учитывать все факторы среды, выделять в поведении животного конкретные действия, связанные с тем или иным фактором, учитывать возраст, состояние животного.

От правильной постановки эксперимента зависит точность и правомерность выносимых в итоге суждений. В качестве примера можно провести очень известный эксперимент. Двое ученых исследовали цветное зрение у пчел. К. Гесс помещал пчел в темное помещение, предоставляя им на выбор два источника света, различных по длине волны и яркости. В итоге он выяснил, что пчелы всегда выбирают самый яркий источник света, независимо от длины волны. На основании полученных данных ученый сделал вывод, что пчелы не различают цвета. К. Фриш предлагал пчелам выбирать цветные квадратики среди черных и серых разных оттенков, выровненных по яркости с цветными. Цветной квадрат подкреплялся кормом. Пчелы безошибочно выбирали квадрат того цвета, на котором обычно раз-

мещалась кормушка. Фриш сделал вывод, что пчелы различают цвета. Гесс неправильно организовал сам опыт, проводя его в неестественных для пчел условиях — в темноте. Главной целью пчелы было найти выход, поэтому она летела на самый яркий источник света. Фриш использовал пищевое поведение, т. е. именно ту форму, для которой важно цветное зрение (поиск цветковых растений, опыляемых насекомыми; они всегда имеют яркие крупные цветы или соцветия с сильным запахом — явное доказательство того, что насекомые различают цвета и запахи, иначе не было бы смысла привлекать их подобным образом).

Метод наблюдения. Этот метод требует тщательной документации всех, даже самых мельчайших и малозаметных форм поведения, длительного времени. Один из самых информативных методов. В качестве примера можно назвать работы Н. А. Тих с сотрудниками, в течение многих лет наблюдавших за стадной жизнью обезьян в питомнике Сухумского филиала Института экспериментальной медицины, супругов ван Лавик-Гудолл, наблюдавшими за многими видами африканских животных в естественных условиях, и многих других. Трудность метода состоит в необходимости наблюдать за животным круглосуточно, в естественных условиях — на всей территории животного, нередко очень большой или труднопроходимой. Кроме того, часто очень трудно привязать ту или иную наблюдаемую форму поведения к факторам внешней и внутренней среды, выявить побудительную причину.

Метод лабиринта. Животное должно найти правильный путь в лабиринте (рис. 1). Решение задачи подкрепляется обычно пищей, иногда убежищем (например, при работе с муравьями). При отклонении от правильного пути может применяться наказание, например, удар электрическим током. Самый простой лабиринт — Т-образный. Однако в экспериментах могут применяться и очень сложные варианты лабиринтов. Результаты оцениваются по количеству попыток, требующихся животному, чтобы найти и запомнить правильный путь в лабиринте, и по времени прохождения лабирин-

та. Этот метод позволяет изучать способность животных к научению, пространственной ориентации, формированию двигательных навыков, особенности кожно-мышечной чувствительности и некоторые другие вопросы.

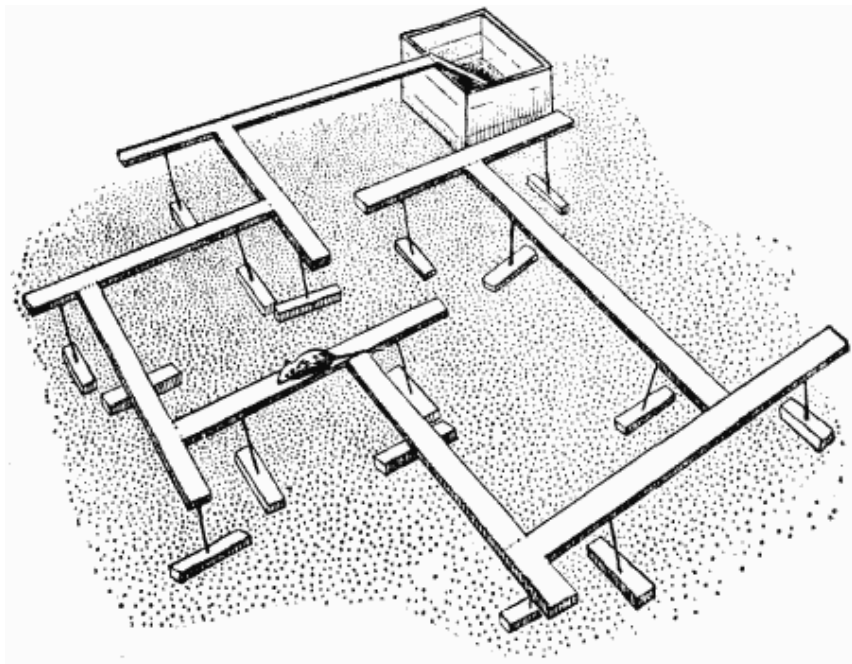


Рис. 1. В лабиринте, составленном из мостков, крыса учится находить кратчайший путь к своему ящичку-гнезду

Метод обходного пути. В подобном эксперименте животное должно найти способ преодолеть одну или несколько преград для достижения цели (рис. 2). Обычно при этом животное имеет возможность воспринимать приманку с самого начала. При помощи этого метода также изучается способность животного к научению, пространственной ориентации, к формированию чувственных обобщений и экстраполяции. Учитываются скорость и траектория движений животного.

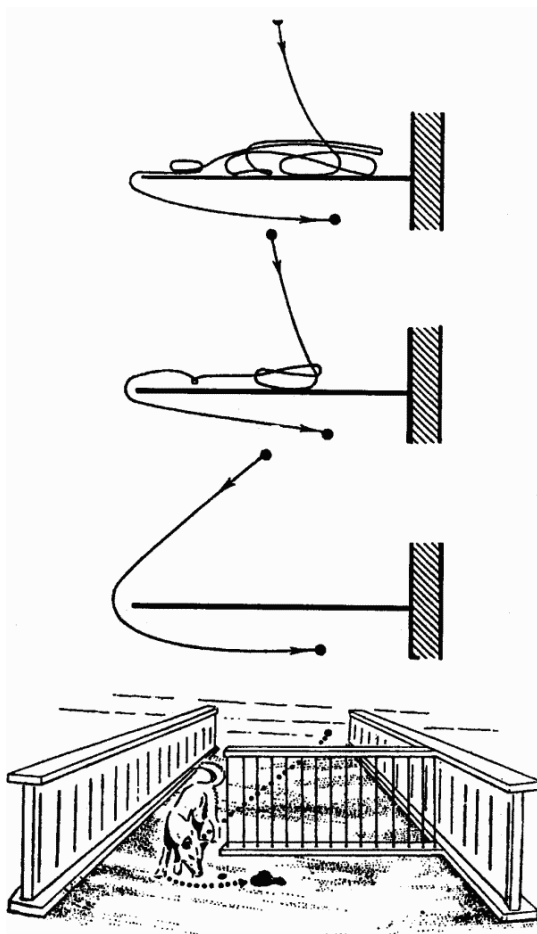


Рис. 2. Постановка опытов по методу «обходного пути»

Метод условных рефлексов. Применяется большое количество разновидностей этого метода. Можно назвать классический (павловский) условный рефлекс (рис. 3), дифференцировку, метод оперантного научения Скиннера и др. С их помощью изучают особенности формирования навыков, память, способность к обобщению, способность к тонкому различению стимулов различной модальности.

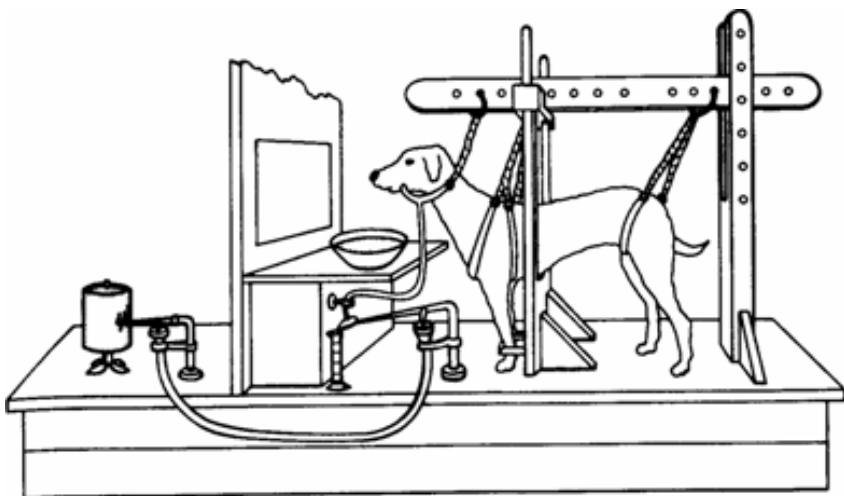


Рис. 3. Экспериментальная установка Павлова, с помощью которой он изучал выработку условных рефлексов (классическое обусловливание).

Собаку фиксируют в станке, и через разрез в щеке вводят канюлю, с помощью которой можно собирать слюну. Условным сигналом, предшествующим подаче пищи (безусловному раздражителю), служит звонок или зажигание лампочки (на рисунке не показаны). Количество слюны, выделяемой в ответ на этот сигнал, регистрируется кимографом

Метод проблемной клетки (ящика). В подобном эксперименте перед животным ставится задача выйти из клетки, войти в клетку, добыть приманку, приводя в действие различные приспособления (рычаги, педали, запоры, палки, веревки и т. п.) (рис. 4). Этим методом исследуются сложные формы научения, рассудочная деятельность животных, формирование сложных двигательных навыков. Чаще всего в таких экспериментах используют животных с хватательными конечностями, способных манипулировать различными предметами. Например, приматов, крыс.

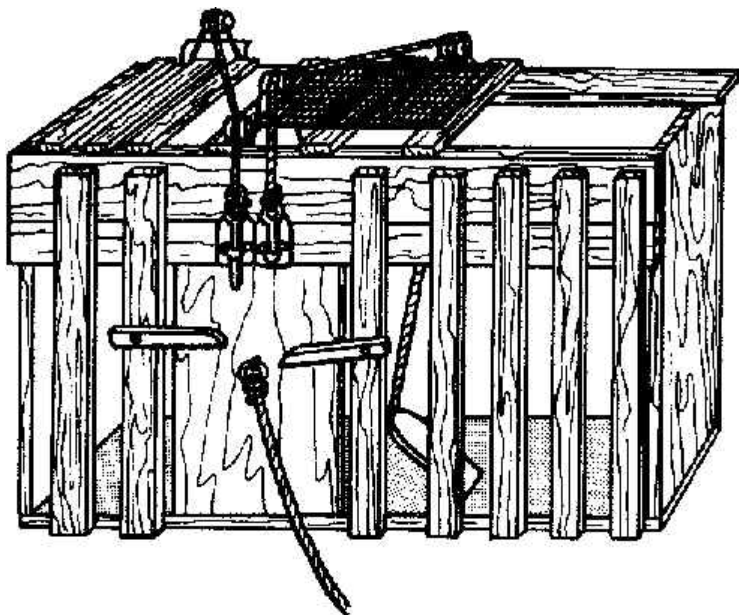


Рис. 4. «Проблемная клетка», разработанная Торндайком в 1911 г. Кошка, помещенная в такую клетку, должна была методом проб и ошибок научиться нажимать на деревянную педаль, что благодаря системе блоков и веревок позволяло открывать дверцу

§ 4. СИСТЕМА ЖИВОТНОГО МИРА

Все огромное разнообразие животного мира классифицировано и сведено в систему. Систематика — это самостоятельная отрасль биологии, интенсивно развивающаяся; внутри нее идет множество споров. В основе современной системы животного мира лежит эволюционный подход. Чем ближе животные по своему происхождению, тем меньше расстояние между ними в системе. Поэтому система животного мира во многом отражает современные представления об эволюции животного мира. Однако надо помнить, что в процессе эволюции существовало множество филогенетических линий, еди-

ной эволюционной шкалы не существует. Невозможно выстроить все виды животных в единый ряд (*scala naturae*), считая одних животных «высшей» группой, а других — «низшей». Возраст видов различается. Сейчас на Земле живут как реликтовые виды, возраст которых насчитывает миллионы лет, — например, гаттерия (рис. 5), так и молодые, формирование которых происходило во вполне обозримом прошлом.



Рис. 5. Гаттерия, туатара, внешне похожее на ящерицу пресмыкающееся, единственный современный вид семейства клинозубых, представляющего в наши дни древний отряд клювоголовых. Гаттерия встречается сейчас только на мелких островах около новозеландского острова Северный.

В строении сохранилось много примитивных для пресмыкающихся признаков. Замечательная особенность — третий, или теменной, глаз на макушке, состоящий из прозрачной покровной чешуи, хрусталика, пигментированной сетчатки и хорошо развитого нерва, идущего к головному мозгу через верхнее отверстие в черепе

Животный организм отличается от растительного рядом анатомических, физиологических, биохимических особенностей, которые позволяют нам довольно уверенно отнести изучаемый организм к царству животных или царству растений. Есть лишь небольшая группа организмов, место которой систематики затрудняются определить окончательно. Это одноклеточные жгутиконосцы, обладающие признаками и животных, и растений.

В основе систематики лежит таксономия, занимающаяся определением, наименованием и классификацией животных. Ниже перечислены основные таксономические единицы:

Царство

Тип

Класс

Отряд

Семейство

Род

Вид

Кроме того, в таксономии используются дополнительные единицы. Например, надсемейство, подвид, подтип и т. п. В систематику включаются как современные, так и вымершие виды. Например, к роду *Homo* относят современный вид *Homo sapiens* и вымерший *Homo habilis*.

Центральной единицей является вид, который определяется как группа организмов, способных свободно скрещиваться в природе и давать плодовитое потомство, но репродуктивно изолированная от других групп животных. Формы изоляции могут быть различны. При этом в неволе иногда могут получать потомство. Например, известны гибриды тигра и льва, гамадрила и гелады, шилохвоста и крыквы. Но в природе, несмотря на то, что живут эти виды рядом, гибридов никогда не встречается.

Неполный перечень групп, образующих царство животных

Тип Protozoa — одноклеточные организмы (например, инфузории, амёбы)

Тип Porifera — губки

Тип Coelenerata — кишечнополостные (например, медузы, гидра, полипы)

Тип Platyhelminthes — плоские черви (например, планария, описторхис)

Тип Annelida — кольчатые черви (например, дождевые черви, полихеты)

Тип Mollusca — моллюски (например, улитки, двустворчатые, головоногие)

Тип Arthropoda — членистоногие (пауки, ракообразные, насекомые)

Тип Echinodermata — иглокожие (например, морские ежи, морские звезды)

Тип Chordata — хордовые

Подтип Urochordata — асцидии

Подтип Cephalochordata — ланцетники

Подтип Vertebrata — позвоночные

Класс Chondrichthyes — хрящевые рыбы (например, акулы)

Класс Osteichthyes — костные рыбы (например, карась)

Класс Amphibia — земноводные (лягушки, жабы, квакши, тритоны)

Класс Reptilia — пресмыкающиеся (черепахи, крокодилы, ящерицы, змеи)

Класс Aves — птицы

Класс Mammalia — млекопитающие

Подкласс Prototheria — яйцекладущие млекопитающие

Отряд Monotremata — однопроходные (утконос, ехидна)

Подкласс Theria — живородящие млекопитающие

Инфракласс Metatheria — сумчатые (кенгуру, опоссум)

Инфракласс Eutheria — плацентарные млекопитающие, или звери

Отряд Insectivora — насекомоядные (кроты, землеройки)

Отряд Dermoptera — шерстокрылы

Отряд Chiroptera — летучие мыши

Отряд Edentata — неполнозубые (ленивцы, муравьеды, броненосцы)

Отряд Pholidata — панголины

Отряд Rodentia — грызуны

- Отряд Lagomorpha — зайцы, кролики, пищухи
- Отряд Primates — приматы
 - Подотряд Prosimii — полуобезьяны (лемуры, долгопяты, лори)
 - Подотряд Anthroidea — обезьяны или высшие приматы
 - Надсемейство Seboidea — цепкохвостые обезьяны и др. (например, капуцины, ревуны, саймири)
 - Надсемейство Cercopithecoidea — мартышки и др.
 - Надсемейство Hominoidea — человекоподобные
 - Семейство Pongidae — человекообразные (шимпанзе, гориллы, гиббоны, орангутаны)
 - Семейство Hominidae — гоминиды (люди)
 - Род Homo — человек
 - Вид Homo sapiens
- Отряд Cetacea — китообразные (киты и дельфины)
- Отряд Carnivora — хищные (собаки, кошки, медведи)
- Отряд Pinnipedia — ластоногие (тюлени)
- Отряд Tubulidentata — трубкозубые
- Отряд Proboscida — хоботные (слоны)
- Отряд Hyracoidea — даманы
- Отряд Sirenia — сиреновые (морские коровы, ламантины, дюгоны)
- Отряд Perissodactyla — непарнокопытные (лошади, ослы, тапиры)
- Отряд Artiodactyla — парнокопытные (свиньи, овцы, олени, антилопы)

РЕЗЮМЕ

Зоопсихология как раздел психологии изучает психику, выбрав в качестве объекта изучения психику животных. Она имеет сложную историю развития, поскольку на нее влияли факторы, связанные с развитием психологии в целом, развитием общества, биологии, эволюционной теории.

Поскольку животные не могут сообщить о своих чувствах и переживаниях, мы условно принимаем принцип: психика животного слита с его поведением. В зоопсихологии отработаны методы исследования, позволяющие изучать различные психические процессы животных — память, научение, мышление и др.

Разнообразие животного мира, влияние условий обитания, различная степень эволюционного развития очень сильно затрудняют работу зоопсихолога. Даже в лабораторных условиях необходимо учитывать особенности биологической организации животного. Например, невозможно ожидать, что один и тот же лабиринт можно использовать для крысы, голубя и пчелы.

Во всех случаях следует регистрировать все детали поведения животного. Соответственно, нужно четко дифференцировать формы поведения животного.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПРОВЕРКИ

1. Дайте определение зоопсихологии и опишите ее предмет.
2. Сравните зоопсихологию и этологию.
3. Какова роль эволюционной теории в развитии зоопсихологии и сравнительной психологии?
4. Опишите методы, позволяющие изучать научение животных.
5. Для чего используется метод проблемной клетки (ящика)?

ГЛАВА 2. ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Поведение наряду со структурными признаками организма рассматривается как один из важнейших факторов эволюции. Поведенческие механизмы, обеспечивающие репродуктивную изоляцию одного вида от другого и условия для внутривидового размножения, считаются одним из критериев вида.

В эволюции поведение играет двоякую роль: с одной стороны, с помощью поведения обеспечивается изоляция популяции, с другой — генетическая гетерогенность популяции.

Поведение каждой особи — это сочетание генетически запрограммированной видоспецифичной программы и изменчивой системы конкретных приспособлений к условиям жизни.

Каждая форма поведения животных состоит из этих двух компонентов. Наблюдения показывают, что в целостном поведении животных можно выделить две фазы — подготовительную (поисковую, аппенентную) и завершающую (консуматорную). Подготовительная фаза отличается большим разнообразием у разных животных одного вида и определяется его индивидуальным опытом. Как правило, это исследовательско-поисковая деятельность животного, когда оно активно разыскивает в окружающей среде необходимые ему элементы (например, пищу или брачного партнера). Когда необходимый элемент найден, поведение животных становится более стереотипным. Например, брачное поведение представляет собой целый комплекс сигналов, встроенных в систему взаимодействия двух потенциальных партнеров и жестко заданных генетически. Такое поведение получило название *ритуализированного*. Например, в одной луже «поют» самцы нескольких видов лягушек. Самки реагируют только на крики своих самцов. Песня каждого самца видоспецифична и обеспечивает репродуктивную изоляцию и успешное оплодотворение, ведь если самец и самка принадлежат к разным видам, образования полноценной зиготы скорее всего не произойдет. Однако, когда самки и самцы направлялись из обычных мест обитания к месту размножения, они пользовались приобретенным опытом для ориентации на местности.

Поведение животных бесконечно разнообразно по своим формам, проявлениям и механизмам. В настоящее время накоплен большой материал, который характеризует поведение *как совокупность разных форм приспособительной деятельности*.

Существующие в настоящее время системы классификации поведения многообразны, т. к. число *критериев*, которые могут быть положены в ее основу, практически безгранично.

Классификация Д. Дьюсбери (1981) подразделяет поведение на три основные группы — индивидуальное, репродуктивное и социальное.

§ 1. ФОРМЫ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Первую группу составляют формы *индивидуального поведения*. В основном они обеспечивают витальные потребности животного. Д. Дьюсбери (1981) выделяет следующие функции:

- локомоция;
- питание;
- дыхание;
- потребление воды;
- терморегуляция;
- поиски убежища;
- избегание хищников;
- сон;
- поддержание чистоты тела;
- выделение;
- исследовательская активность;
- игра;
- использование орудий;
- биологические ритмы.

Подобное разделение достаточно условно, поскольку поиски убежища или питание могут сочетаться с исследовательской активностью, избегание хищников — с поисками убежища и т. д., некоторые формы поведения могут носить ярко выраженный социальный

характер (например, груминг у обезьян или мечение территории мочой). Однако подобное разделение удобно для изучения.

Локомоция, или перемещение тела в пространстве, имеет очень большое значение в жизни животного, с ней связаны практически все формы поведения. Можно выделить следующие виды локомоции:

- *движение при помощи жгутиков и ресничек*. Такая форма движения широко распространена среди простейших, например, при помощи жгутика перемещается эвглена зеленая, при помощи ресничек — инфузории;

- *амебoidное движение* осуществляется за счет изменения формы тела, характерно для саркодовых (к этой группе одноклеточных относятся амёбы);

- *волнообразное движение* встречается очень широко — у рыб, водных млекопитающих, змей, морских и пресноводных червей и т. д. Очень интересная разновидность этого способа — ундулирование, волнообразные взмахи широкой мембраной, например, у морских плоских червей и скатов;

- *реактивное движение*. При помощи этого метода передвигаются медузы и головоногие моллюски, а также некоторые двусторчатые моллюски (гребешок), при этом вода набирается в полость тела (у медуз в желудок, у моллюсков — в мантийную полость) и с силой выталкивается;

- *передвижение при помощи конечностей* встречается у большинства позвоночных и членистоногих.

Передвижение при помощи конечностей обеспечивает самые разнообразные формы передвижения в различных средах. При помощи конечностей можно плавать, летать, лазать по деревьям и скалам, ползать, бегать и рыться в земле. С их помощью крупные животные могут быстро передвигаться на суше. Большинство животных перемещается по поверхности земли. При этом перед животным одновременно встают две проблемы: скорость и устойчивость. Насекомые решили эту проблему очень просто — три ноги опираются и несут на себе тяжесть тела, три переносятся. При этом тело вполне устойчиво (принцип «трехногой табуретки» — минимум три точки

опоры как необходимое условие сохранения равновесия). У позвоночных четыре конечности. При таком аллюре как шаг, три конечности формируют опору, одна переносится. Устойчивость сохраняется, а вот скорость невелика. Поэтому в ходе эволюции появились рысь и ее разновидность — иноходь, при которых животное опирается на две ноги и две переносит. Скорость существенно возросла. Однако затем появился галоп. В этом аллюре присутствует безопорная фаза — фаза «полета». Благодаря такому способу передвижения гну может бежать со скоростью до 80 км/ч, а гепард даже 100-120 км/ч. Некоторые животные ходят на двух ногах. Птицы вынужденно, поскольку передние конечности у них преобразованы в крылья. Из млекопитающих можно назвать тушканчика и кенгуру, иногда на двух ногах ходят антропоиды (и человек, конечно). Очень оригинально передвигаются африканская антилопа импала (рис. 6) и южноамериканский грызун агути, они могут отталкиваться от опоры сразу четырьмя ногами. Спасаясь от погони, импалы несутся, то и дело буквально перелетая через встречающиеся на пути кусты. В высоту такие прыжки достигают 3 м, а в длину даже 10 м.



Рис. 6. Антилопы импала

Однако существуют и сидячие животные. Большую часть своей жизни они проводят на одном месте и их подвижность сильно ограничена. Можно назвать асцидий, морские перья, голотурий (рис. 7), губок и т. д.

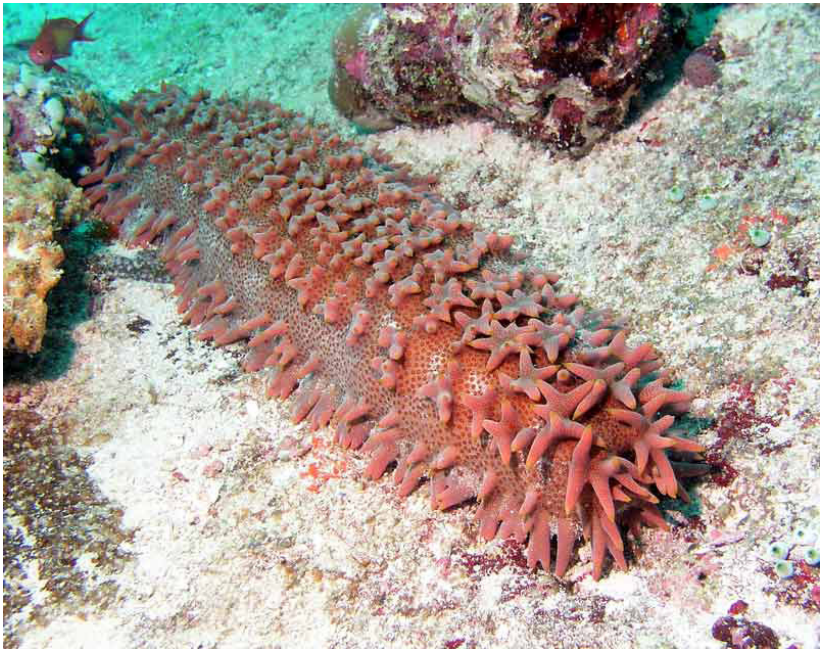


Рис. 7. Голотурия, или морской огурец

Питание также является очень важной формой поведения, поскольку от него зависит выживание животного. По стратегии питания животных можно разделить на пять групп:

- *фильтрующие организмы* живут в воде и питаются планктоном, выцеживая его из воды. К этой группе относятся как довольно мелкие, так и самые крупные животные (синий кит и тигровая акула);
- *паразиты* живут за счет своего хозяина, питаясь его выделениями или тканями, они делятся на две группы: внешних (эктопаразитов) и внутренних (эндопаразитов);
- *растительноядные организмы* питаются, согласно своему названию, растительной пищей. Она очень разнообразна, и животные демонстрируют очень разное поведение, разыскивая и поедая пищу. Объединяет их, как правило, длительность времени, уходящая на питание, т. к. растительная пища не слишком питательна. Многие из

растительных очень специализированы, питаются всего одним или двумя разновидностями кормов (например, коала питается только листьями эвкалиптов двух видов);

- *плотоядные животные* питаются главным образом другими животными;

- *всеядные животные* составляют большую и очень разнообразную группу животных. Они питаются очень разной пищей и являются наименее специализированными, легко приспосабливаясь к новым источникам питания.

Наиболее яркое поведение связано с хищничеством. Хищник должен увязать свое поведение с поведением жертвы, которая активно старается избежать гибели. Хищники могут подкрадываться к добыче или подстергать ее в засаде (кошачьи), открыто преследовать добычу (большинство собачьих). Убивая жертву, хищник может прокусывать ей затылок (куньи и кошачьи); встряхивая или размахивая из стороны в сторону, ломать позвоночник (собачьи); разрывать горло или брюхо, прокусывая крупные кровеносные сосуды. Хищник должен защитить свою добычу от других претендентов на нее и т. д.

С питанием связаны еще несколько интересных форм поведения. К ним относятся запасание пищи (особенно у грызунов), манипулирование с пищей.

Дыхание является настолько необходимым условием для выживания, что мы принимаем его как нечто само собой разумеющееся. Однако практически все животные обладают тем или иным механизмом, обеспечивающим поступление кислорода в организм. Наиболее интересные формы поведения, связанные с дыханием, демонстрируют животные, дышащие атмосферным воздухом, но живущие в воде. Например, улитки, морские змеи и черепахи, китообразные, ластоногие и некоторые другие регулярно всплывают на поверхность, чтобы сделать вдох. У китообразных сформировался ряд очень интересных приспособлений, например, рождение детеныша хвостом вперед, поочередный сон полушарий и некоторые другие. А паук-серебрянка плетет под водой настоящий водолазный купол из паутины и периодически обновляет в нем воздух.

Вода необходима для всех жизненных процессов, в т. ч. пищеварения, выделения, терморегуляции. Одни животные активно поглощают воду, другие обходятся метаболической водой, получаемой с пищей, и никогда не пьют. Для большинства животных характерны стереотипные поза и движения при питье. Собачьи и другие хищные чаще всего лакают воду, копытные всасывают, грызуны продельывают слизывающие движения языком. Слоны используют хобот, чтобы набрать воды, затем выливают ее в рот.

Регуляция температуры тела — важнейшее условие существования, особенно в суровых условиях (пустыня или Арктика). Все животные делятся на две группы — гомойотермных и пойкилотермных. *Пойкилотермные* — все беспозвоночные и многие позвоночные. Эти животные обладают несовершенными механизмами терморегуляции и температура тела меняется довольно заметно при изменении температуры окружающей среды. *Гомойотермные* — птицы и млекопитающие — обладают более совершенными механизмами терморегуляции, поэтому температура тела у них постоянная и довольно высокая, что позволяет поддерживать на высоком уровне процессы жизнедеятельности.

Поскольку температура тела очень важна для обеспечения нормального функционирования клеток и органов, многие животные вырабатывают специальные защитные механизмы. Многие рыбы, рептилии и амфибии, например, при ухудшении температурных условий, когда возникает риск перегревания или переохлаждения, впадают в спячку, зимнюю или летнюю. Разница дневной и ночной температур привела к появлению у многих пойкилотермных животных (насекомые, амфибии, рептилии, колибри, наконец — из-за маленьких размеров они скорее пойкилотермны) стереотипного поведения: они выползают на пригретое утренним солнцем открытое местечко (камень, ветку, травинку) и греются, дожидаясь, когда солнце поможет поднять им температуру тела. Все наблюдали бездомную городскую собаку или кошку, укладывающихся на нагретый люк теплотрассы зимой или перемещающихся за тенью в жаркий день.

Убежища могут быть естественными, например, пещера или высоко расположенная ветка. Многие животные строят себе временные (гнездо шимпанзе) или постоянные (термитник) убежища. Часто постройка убежища связана с появлением потомства, переживанием неблагоприятного периода года, укрытием от врагов. Постройки многих животных уникальны по своему совершенству. Достаточно назвать соты медоносной пчелы, хатки бобров, муравейники, гнезда ткачиков (рис. 8) или мыши-малютки.



Рис. 8. Общественное гнездо ткачиков, в котором каждая пара птиц имеет собственную гнездовую камеру с отдельным входом

Избегание хищников имеет важное значение для выживания. Любое животное имеет природного врага, даже крупные животные в раннем возрасте уязвимы для хищников. Можно выделить следующие формы поведения: укрывание от хищников, предупреждение особой своего вида, бегство и активное сопротивление.

Сон — особая форма поведения животных. Это длительный период отсутствия активности. Дьюсбери (1981) выделяет следующие признаки сна: 1) часто суточный (или приливный) ритм; 2) обычно —

повышение порога реакций; 3) приуроченность к определенным местам (чаще всего это какое-либо убежище); 4) характерная для данного вида поза. Согласно эволюционной теории сна, возникновение сна связано с необходимостью переждать неблагоприятный период суток. Для дневного животного это ночь. Поэтому животное впадает в состояние сна, когда мышцы расслаблены, пороги чувствительности повышены, энергия расходуется экономно, пища переваривается, животное отдыхает.

Поддержание чистоты тела — залог здоровья и благополучия. В естественных условиях грязным бывает только больное животное. Большинство млекопитающих и птиц уделяют значительную часть времени бодрствования уходу за телом. У млекопитающих распространен *груминг*, когда шерсть тщательно перебирается и вычищаются соринки, выпавшая шерсть, паразиты. Некоторые животные, например, лемуры, имеют преобразованные в гребешок когти или зубы. Многие животные и птицы купаются в воде, песке, грязи (например, слоны и кабаны для защиты от паразитов). Иногда поддержание чистоты тела обеспечивают представители другого вида. Существуют виды «рыб-чистильщиков» (рис. 9), которые удаляют паразитов с более крупных рыб. У приматов груминг имеет социальное значение, играя важную роль в поддержании структуры сообщества.



Рис. 9. Чистильщики и морская щука

Выделение также представляет определенный интерес. Большинство животных принимают стереотипную позу при дефекации и мочеиспускании. Интересным является и поведение, связанное с выбором места для выделения. Если животное постоянно живет на одной территории, возникает проблема поддержания чистоты (фекалии часто содержат яйца паразитов), кроме того, запах выделений может привлечь хищников. Некоторые животные закапывают выделения (домашние кошки), у части видов млекопитающих матери поедают фекалии детенышей, при этом у многих детенышей мочеиспускание и дефекация не происходят произвольно, а стимулируются матерью, которая вылизывает аногенитальную область детенышей. Некоторые грызуны для дефекации заходят в воду (мешотчатая крыса, ондатра). С другой стороны, сильно пахнущие моча и фекалии многими животными используются для мечения территории. Животные-кочевники, например, стадо маргышек, мало беспокоятся о выборе места для мочеиспускания или дефекации.

Исследовательская активность приносит большую пользу, поскольку животное получает представление о местонахождении пищи. Потенциальных брачных партнеров, хищников и мест, в которых от хищников можно укрыться. Наиболее активны в поисках нового приматы и хищники. У обезьян и крыс удавалось выработать условные рефлексы, используя в качестве подкрепления возможность исследовать новое. Вместе с тем, в некоторых условиях у животных возникает боязнь нового. Чаще всего такая реакция (*неофобия*) возникает при внезапном изменении привычной обстановки.

Игра наблюдается только у млекопитающих и некоторых птиц. Наиболее разнообразно игровое поведение у детенышей хищников и приматов. Игра имеет для них большое значение, поскольку если детеныши лишены возможности играть со сверстниками, нарушаются многие формы общественного, полового и родительского поведения. Особенно выражены подобные нарушения у приматов. Например, выращенные в неволе обезьяны, обзаведясь потомством, буквально не знают, что нужно делать с детенышем. Персоналу приходится отнимать у матерей детенышей и выращивать в искусственных условиях.

Использование орудий относительно редко встречается в животном мире. Под орудиями обычно понимают различные предметы, которые животные используют для повышения эффективности деятельности, выполняя такие операции, которые невозможны при использовании просто частей тела (лап, зубов и т. п.). Некоторые виды птиц пользуются прутиками или колючками от кактусов для добывания насекомых из коры и других недоступных мест. Африканские стервятники используют камни для разбивания яиц, обезьяны применяют камни и палки для разбивания орехов (рис. 10). Морская выдра (калан) использует камни для раскалывания раковин моллюсков и скорлупы морских ежей. Наиболее разнообразно использование орудий у шимпанзе. У них описаны случаи изготовления орудий в естественных условиях.



Рис. 10. Капуцин, разбивающий камнем орех

Биологические ритмы — это строго организованные во времени, циклически повторяющиеся процессы. Периоды подобных процессов могут меняться в очень широких пределах. Например, цикады в массовых количествах в определенных местностях выводятся каждые 13 или 17 лет (Дьюсбери, 1981), а период реактивности нерв-

ной клетки составляет несколько миллисекунд. Ритмы бывают суточные, приливные, лунные и т. д. Циклически характеризуются процессы размножения, питания, линьки, миграции и пр. Задаются периоды внутренними факторами (биологическими часами) и внешними, в основном изменением освещенности, а также фазами Луны, развитием растительности, выпадением осадков и некоторыми другими факторами.

Все виды биологических ритмов делят на три большие группы:

- *циркадианные, или циркадные*, с периодом около 24 часов (например, периодичность сна и бодрствования, суточный ритм питания и т. п.);
- *инфрадианные*, с периодом больше суток (лунные, годовые, 12-летние и пр.);
- *ультрадианные*, с периодом меньше суток (например, 90-минутные изменения активности мозга во время сна у человека, приливные ритмы).

§ 2. ФОРМЫ РЕПРОДУКТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Вторую группу составляют формы *репродуктивного поведения*. Подобное поведение тесно связано с самим понятием вида, является необходимым условием его выживания. Вместе с тем, оно не является необходимым для выживания отдельной особи. Существуют несколько видов бесполого и полового размножения.

Бесполое размножение не создает новых генотипов, оно способствует только увеличению количества особей. По своей сути — это клонирование исходной особи. Выделяют такие способы бесполого размножения, как деление клетки надвое (характерно для бактерий и одноклеточных), почкование (кишечнополостные) и партеногенез, т. е. отложение неоплодотворенных яиц (многие насекомые, ракообразные, даже рыбы).

Половое размножение не только способствует увеличению количества особей, но и создает новые комбинации генов, давая материал для эволюционного отбора и появления новых, лучше приспособленных к каким-либо конкретным условиям организмов.

Полный цикл размножения включает в себя ухаживание, спаривание, заботу о потомстве и характеризуется сезонностью.

Сезонность. Многие животные, особенно обитающие в умеренном поясе, размножаются в строго определенные сезоны года. Все знакомо с весенним оживлением в мире животных. Песни птиц, кваканье лягушек, вопли «мартовских» котов и другие песни неоднократно и подробно описаны во многих художественных произведениях, став символом весны. Как правило, сроки спаривания обусловлены длительностью беременности. Рождение детенышей приурочивается к наиболее теплому и богатому пищей периоду, т. е. к концу весны — началу лета. В пределах одного вида сроки размножения варьируют в зависимости от географической широты. По-видимому, начало сезона размножения определяется у большинства видов длиной дня, поскольку все остальные важные факторы (температура, количество осадков, развитие растительности и т. п.) изменяются в зависимости от времени года. Есть наблюдения, которые доказывают значение длины дня для репродуктивного поведения. Например, если содержать дальневосточного перепела в условиях короткого дня (8 ч света и 16 ч темноты), то репродуктивные органы уменьшаются и половые реакции исчезают. Если же содержать птиц в условиях длинного дня (16 ч света и 8 ч темноты), то половые органы и поведение восстанавливаются.

Функции **ухаживания** заключаются в том, чтобы свести вместе двух половозрелых животных и подготовить их к спариванию. По типу брачных отношений виды животных сильно различаются. Одни виды животных образуют прочные пары на всю жизнь (гуси, лебеди). Другие виды образуют пары на один сезон, как большинство воробьиных. У многих приматов наблюдается последовательная полигамия, когда образуются на непродолжительное время пары с несколькими половыми партнерами в разное время. Для копытных и страусов характерна одновременная полигамия, при которой одна особь связана одновременно с несколькими половыми партнерами. Некоторые млекопитающие характеризуются полным отсутствием пар, особь может вступать в половые отношения со многими партнерами (домашняя кошка).

Для того чтобы привлечь внимание потенциального полового партнера, используются самые различные стимулы. Очень часто встречается песня. Животное при этом внешне может быть вполне незаметным, однако слышно его на большие расстояния (рис. 11). Поют многие птицы, млекопитающие (рев оленей, песни уже упоминавшихся «мартовских» котов и т. д.), пресмыкающиеся (крокодилы), амфибии (квakanье лягушек), насекомые (сверчки, кузнечики, цикады). При этом звуковые сигналы могут подаваться не голосом, а, например, барабанным боем, как это делают дятлы, рябчики, некоторые рыбы (используя в качестве барабана плавательный пузырь).



Рис. 11. Многие виды лягушек имеют специальные горловые мешки-резонаторы, которые усиливают громкость звука и придают кваканью специфический легкоузнаваемый оттенок

Не менее часто используются запахи. Например, самцы тутового шелкопряда чрезвычайно чувствительны к половому аттрактанту, выделяемому самкой. Олени трутся мордой о ветви и стволы дере-

вьев, оставляя пахучие метки при помощи специальной подглазничной железы. Собаки оставляют метки мочой. Многие животные используют зрительную стимуляцию. Например, светляки в полете производят вспышки света. Ритм вспышек и траектория полета видоспецифичны. У многих позвоночных встречается брачный «танец». Наиболее хорошо он изучен у различных птиц. Чаще всего в качестве примера приводят танцы уток и чомг (рис. 12). *Все виды ухаживания строго ритуализированы и видоспецифичны.*



Рис. 12. «Танец» чомг

Вторая функция ухаживания — подготовить животное к спариванию. Эксперименты на горлицах показали, что если самка имеет возможность просто видеть самца, то у нее увеличиваются яичники. У кошачьих и некоторых других видов самец часто кусает самку в загривок при спаривании, чтобы стимулировать овуляцию, т. к. самопроизвольного выхода яйцеклеток не происходит. Ухаживание запускает цепь нейрогормональных реакций, способствующих успешному оплодотворению, у млекопитающих также и имплантации зиготы в стенку матки. Многие виды животных, которые обычно яв-

ляются одиночками, встречаясь только в период размножения, должны сначала преодолеть агрессивную реакцию. Ухаживание также способствует этому.

Ухаживание завершается *спариванием (копуляцией)*. Формы копуляции не менее разнообразны, чем формы ухаживания. Оплодотворение может быть наружным или внутренним. Наружное возможно только в воде. Поэтому наземные амфибии вынуждены для размножения возвращаться к водоему. Внутреннее оплодотворение встречается во многих группах позвоночных и беспозвоночных. Копуляция всегда стереотипна для данного вида.

Главный результат копуляции — развитие оплодотворенного яйца. Животные делятся на три группы:

- *яйцекладущие*. У этих животных зародыш развивается вне организма самки за счет питательных веществ, содержащихся в самом яйце;
- *живородящие*. Зародыш развивается в половых путях самки и получает питательные вещества из ее организма;
- *яйцеживородящие* рожают живых детенышей, однако питательные вещества зародыш получает из яиц, которые развиваются в половых путях самки.

Заботу о яйцах и молоди проявляют в том или ином виде многие животные. Можно выделить следующие виды заботы:

- *устройство гнезда*. Большинство животных при приближении родов строят гнездо или расширяют уже имеющиеся. Например, лабораторная крыса для сна устраивает себе просто ямку в подстилке, однако перед родами самка строит круглое гнездо с крышей;
- *охрана потомства*. Практически все животные стараются отложить яйца или родить детенышей в защищенном месте. Бабочка откладывает яйца на нижней поверхности листа, где они менее заметны. Осы выкапывают норы для своих яиц и будущих личинок. Черепахи и лососи закапывают яйца в грунт. Некоторые рыбы, например, цихлиды, носят икру во рту, там же прячутся мальки при опасности. Суринамская жаба пипа носит яйца в специальных ячейках на спине (рис. 13), у морских игл и коньков, так же, как и сумчатых млекопитающих, есть выводковая сумка.



Рис. 13. Суринамская жаба пипа с кладкой на спине

Некоторые животные активно защищают кладку или детенышей. Классический пример — поведение многих птиц, гнездящихся на земле, когда самка, низко перепархивая над землей, пытается увести хищника от гнезда. Аллигаторы защищают кладки и потомство. Чайки и крачки атакуют человека, даже если он просто слишком близко подходит к гнезду;

- *обеспечение комфортных температурных условий.* Практически все птицы насиживают яйца, многие греют птенцов. Известно, что некоторые змеи согревают своим телом кладки. Уникальная птица — австралийская глазчатая курица — строит для своих яиц настоящий инкубатор из песка и гниющих растений и тщательно следит за температурой. Млекопитающие также согревают свое потомство;

- *обеспечение потомства пищей.* Свойственно далеко не для всех животных. Некоторые насекомые подготавливают пищу для своих личинок (например, скарабей в норку закладывает вместе с

яйцами шарик из навоза, осы — гусениц). Однако регулярное кормление личинок встречается только у общественных насекомых. Птицы и млекопитающие обычно кормят своих детенышей;

- *уход за детенышами*. Поддержание чистоты тела у молоди, уборка гнезда также встречаются редко, в основном у общественных насекомых, птиц и млекопитающих;

- *перетаскивание детенышей* встречается только у млекопитающих. Самки хищных и грызунов время от времени переносят детенышей из одного гнезда в другое, держа во рту. Приматы, обычно ведущие кочевой образ жизни, почти постоянно носят детенышей, придерживая их у груди или сажая на спину.

Типы репродуктивного поведения в мире животных чрезвычайно разнообразны. Каждое животное приспособлено к своей среде обитания. Невозможно дать достаточно подробную обобщающую классификацию видов репродуктивного поведения у животных. Чаще всего стараются привести несколько примеров конкретного репродуктивного поведения у животных из разных таксономических групп. Обычно это трехглая корюшка, серый гусь и лабораторная крыса.

§ 3. ФОРМЫ СОЦИАЛЬНОГО, ИЛИ ОБЩЕСТВЕННОГО, ПОВЕДЕНИЯ

Третью группу составляют формы *социального, или общественного, поведения* животных. В самом широком смысле общественное поведение — это поведение организмов при их взаимодействии друг с другом.

Жизнь в сообществах широко распространена в животном мире, т. к. нет ни одной потребности, удовлетворение которой не было бы более простым в условиях сообщества по сравнению с одиночным образом жизни.

Не всякое скопление особей одного вида является сообществом.

Выделяют три основных типа объединений животных: случайные скопления, временные агрегации, постоянные сообщества. Их же можно представить как этапы эволюции сообщества.

Случайные скопления образуются на основе сходства потребностей животных одного вида. Например, на удобной отмели скапливаются большие количества крокодилов, на скалах в Арктике одновременно гнездится большое количество птиц. Подобные скопления не являются обязательными для животных данного вида, не имеют биологического значения. Однако у подобных животных должно присутствовать такое качество, как терпимость к особям своего вида.

Временные агрегации, в отличие от сборищ, представляют собой постоянный признак жизнедеятельности вида. Эти сообщества имеют определенное биологическое значение. Они возникают на основе инстинктов питания, размножения, самосохранения. После выполнения задачи агрегация распадается. Примером такого объединения служит стая перелетных птиц. Осенью птицы объединяются, откочевывают, вместе перезимовывают, весной возвращаются к месту размножения, и ставшая ненужной стая распадается. Легко предположить, как в ходе эволюции у животных развивалась потребность объединяться для выполнения той или иной биологической функции.

Высшей стадией развития общественности животных являются **постоянные сообщества**. Эйзенберг (Eisenberg, 1965) предложил пять критериев, которым должны удовлетворять организованные сообщества:

- сложная система коммуникации между членами сообщества;
- разделение труда, основанное на специализации;
- стремление членов сообщества держаться в тесной близости друг к другу;
- постоянство состава;
- затруднение доступа особей того же вида, но не являющихся членами данной группы.

Два главных фактора, на которых основана организация многих сообществ — это *доминирование* и *территориальность*. Под доминированием чаще всего понимают утверждение за особью в ее взаимодействии с другими членами сообщества определенного ранга (или роли). На основе доминирования строится иерархия сообще-

ства. Территориальность связана с доминированием и также является фактором, определяющим структуру сообщества. Территорию можно определить как участок, в пределах которого постоянный обитатель пользуется правом первенства в отношении доступа к ограниченным ресурсам, каковым правом он не пользуется за пределами участка. Следовательно, в пределах своей территории владелец является полным доминантом. Территория обычно метится и тщательно охраняется от посягательств.

К общественным относятся также такие формы поведения, как агрессия, социальное облегчение, подражание, кооперация, конкуренция, аффилиация (стремление животных находиться вместе).

Организация групп у слонов

Иен Дуглас-Гамильтон занимался изучением слонов в национальном парке Маньяра, Танзания. Еще в 1961 г. американский ученый Ирвин Басс высказал мысль, что слоны объединяются в группы из самок-родственниц и их отпрысков.

Группы обычно состояли из нескольких самок со слонятами, но они то паслись вместе, то разбредались, смешиваясь с другими группами, и невозможно было определить, где кончалась одна и начиналась другая. Самые крупные группы насчитывали по 80-100 слонов — редкие самцы по краям, самки и малыши в центре. Но такие стада сбивались всего на несколько часов, затем они распадалась на множество мелких групп.

После первых наблюдений Иен Дуглас-Гамильтон задался вопросом, есть ли вообще у слонов социальная организация, или каждый слон бродит сам по себе, лишь время от времени присоединяясь к сородичам, встреченным по дороге.

Но представление о слитности группы все же имелось, ибо они общались между собой, издавая глубокий рев, эхом разносившийся по окрестностям. Контакт между отдельными группами поддерживался именно таким способом.

Описание сообщества Боадицен. Союзы слонов, подмеченные мною, оказались типичными. Иногда Боадицея возглавляла большое стадо из 40 голов, но чаще оно распадалось на три четкие семьи, во главе которых соответственно стояли Боадицея, старая Леонора и самая крупная слониха с одним бивнем — Джезабель. Каждая отдельная семья оставалась стабильной, ибо опиралась на родственные связи. Все три семьи обычно паслись в нескольких сотнях метров друг от друга. Думаю, они образовывали стадо из животных-родственников. Это было семейное сообщество Боадицеи.

В последующие месяцы 1966 г. удалось установить, что подобная социальная структура на основе семейных групп действовала и в других сообществах самок и слонят, живущих в парке. Всего насчитывалось 48 сообществ. Каждая семья состоит в среднем из десяти особей и обычно входит в более крупные сообщества животных, объединенные родственными связями. Семьи, составляющие сообщество, могут на несколько дней разойтись, но потом они вновь сходятся и объединяются.

Самым крупным семейным сообществом было сообщество Боадицеи. В нем насчитывалось 50 членов. Судя по размеру группы, родственные связи в ней поддерживались не менее ста лет, а то и больше.

Многие молодые самки уже имели детей, но упрямо продолжали следовать за своей старой матерью, которая по-прежнему приносила слонят.

Поведение слонов различно. Например, Боадицея, глава семейства, была довольно агрессивна, а член этого семейства Вирго, слониха с одним бивнем, — ласкова и любопытна.

В первый год работы Дуглас-Гамильтон насчитал в семье Боадицеи шесть самок, достигших половой зрелости, и четырнадцать их отпрысков. Совсем маленькие слонята буквально липли к своим матерям. Малыши постарше с зачатками бивней, больше похожими на зубочистки, были тоже привязаны к матерям. Но когда они ростом становились в половину взрослого животного, определить их мать было чрезвычайно трудно.

Наблюдение за слонятами показало, что по крайней мере первые десять лет своего существования они растут в атмосфере любви и под защитой своей семейной группы. Даже после рождения нового слоненка первый малыш получает от матери знаки внимания, которые не ослабевают и во время отрочества, а часто и позже.

С возрастом слонята играют и дерутся со все большей ловкостью. Эти шуточные бои имеют, должно быть, функциональную ценность для слона: они позволяют животному помериться силой с другими обитателями того же района. Так, во время дружеских схваток каждый слон узнает свое место в иерархии. Приобретенный опыт в маневре и владении бивнями может помочь позже, когда животное вступит в настоящий бой. Спор между слонами за воду или пищу обычно разрешается простыми угрозами — расставленными ушами или извивающимся хоботом. Серьезные бои исключительно редки. Угрожающая поза у слонов, как и у других видов животных, защищает животное от нападения.

С приближением подросткового возраста, с одиннадцати до тринадцати лет, слонята-самцы участвуют в яростно-шаловливых схватках, взбираются друг на друга или на самок. Это взрыв активности перед переходом к полной независимости и окончательным разрывом с семейной группой.

Слонята-самки, достигнув половой зрелости, все больше и больше избегают схваток с родными и двоюродными братьями и проявляют все больше материнских чувств к малышам («няньки»).

Предостерегающе-угрожающее поведение маньярских слонов: покачивают передней ногой, бросают землю через голову и в сторону нападающего, сворачивают хобот или потряхивают головой. Раскидывают уши (рис. 14). Но эта защитная реакция легко переходит в нападение.



Рис. 14. Агрессивная поза слона

Все сообщества животных можно разделить на два коренным образом различающиеся класса: *анонимные*, в которых нет ничего похожего на структуру (ни группировок, ни вожаков, ни ведомых), и *персонифицированные*, основанные на личных контактах, в которых возможно распределение ролей. Этот признак — наличие или отсутствие способности членов группы узнавать друг друга — используется в качестве одного из основных критериев классификации сообществ.

Сообщество животных, персонально не знающих друг друга, называют анонимным. В анонимных сообществах особи согласованно реагируют на биологически значимые сигналы. Было принято считать, что анонимные сообщества характерны главным образом для более низкоорганизованных групп животных, а с усложнением нервной системы и поведения в целом происходит и усложнение социальной организации. Однако это не совсем так. К таким анонимным сообществам относятся перелетные стаи, а также скопления многих

видов птиц на ночевках, хотя последние могут состоять из более мелких групп, члены которых персонально знают друг друга.

Анонимные сообщества, члены которых не проявляют агрессии по отношению к вновь присоединившимся особям своего вида, получили название *открытых*. К ним относятся, например, стада жирафов или кенгуру, которых привлекает вид сородичей, но они с равной легкостью присоединяются к данной группе, а затем покидают ее.

Другой тип анонимного сообщества — *закрытое*. Его члены не различают друг друга «персонально», но могут выделять животных, принадлежащих к другому сообществу («чужаков»), например по запаху. К типичным закрытым анонимным сообществам относятся колонии крыс-пасюков. При появлении на территории колонии чужака все ее взрослые члены набрасываются на него и либо убивают, либо изгоняют. Единственный признак, по которому крысы отличают «своих» от «чужих», — это специфический для каждой колонии запах. Если крысу потерять подстилкой, взятой из другой колонии, она сейчас же будет убита сородичами, с которыми до этого жила в полном мире.

Более высокий тип общественной организации — это индивидуализированные (персонифицированные) сообщества, т. е. объединения животных с упорядоченной структурой, в которых каждый член «знает» всех остальных «персонально» («в лицо»).

Стабильные замкнутые группировки, основанные на устойчивых отношениях между составляющими их особями, характерны для представителей отряда хищных млекопитающих, особенно тех, кто добывает пищу коллективной охотой (волки, гиеновые собаки и др.), а также для многих видов птиц и приматов. Ядром такой стаи обычно бывает группа достаточно опытных, немолодых животных, которые давно знают друг друга и находятся в «дружеских» отношениях. Для подобных групп характерно сочетание проявлений типичных черт иерархии доминирования с более сложными «личными» отношениями между отдельными особями.

Другой важной особенностью таких групп является забота старших особей о целостности сообщества и безопасности его членов. Таким образом, при анализе структуры сообществ подобного типа

можно выявить и черты иерархии доминирования с неизбежными проявлениями агрессии, и проявление феномена «ролей», когда лидерство попадает к наиболее опытным членам группы, распределяющим эту обязанность между собой. В целом, для таких сообществ характерна очень высокая пластичность индивидуальных контактов, включая черты неформальной привязанности и «дружбы». У высших позвоночных (приматов, дельфинов) сообщества имеют некоторые черты открытых групп (отсутствие агрессии по отношению к чужакам), которые сочетаются с очень сложными и устойчивыми взаимодействиями между особями.

Язык животных

Коммуникация, или обмен информацией, составляет сущность любого социального поведения. В системе передачи информации можно выделить семь существенных компонентов (Дьюсбери, 1981):

- *отправитель* — особь, посылающая сигнал;
- *получатель* — особь, поведение которой изменяется в результате этого сигнала;
- *канал связи* — путь, по которому идет сигнал;
- *шум* — фоновая активность в канале, не имеющая отношения к сигналу;
- *контекст* — обстановка, в которой сигнал передается или принимается;
- *сигнал* — поведение, демонстрируемое отправителем;
- *код* — полный набор всех возможных сигналов и контекстов.

По мнению некоторых ученых, число сообщений, которые нужно передавать от одного организма к другому, невелико. Действительно, число сигналов, выявленных у различных животных, обычно составляет от 15 до 45. Смит выделил 12 групп, на которые можно разделить все передаваемые животными сообщения (Smith, 1969 по Дьюсбери, 1981).

- *Идентификация* — это группа сообщений, позволяющих определить категорию, к которой принадлежит отправитель.

- *Вероятность* — это сообщение об относительной вероятности того, что отправитель предпримет данное действие.
- *Общий набор* — ряд сообщений, используемых в столь разнообразных ситуациях, что им трудно приписать какую-либо одну функцию.
- *Локомоция* — сообщения, передаваемые только во время передвижения или перед его началом.
- *Агрессия* — сообщения, указывающие на вероятность нападения (рис. 15).

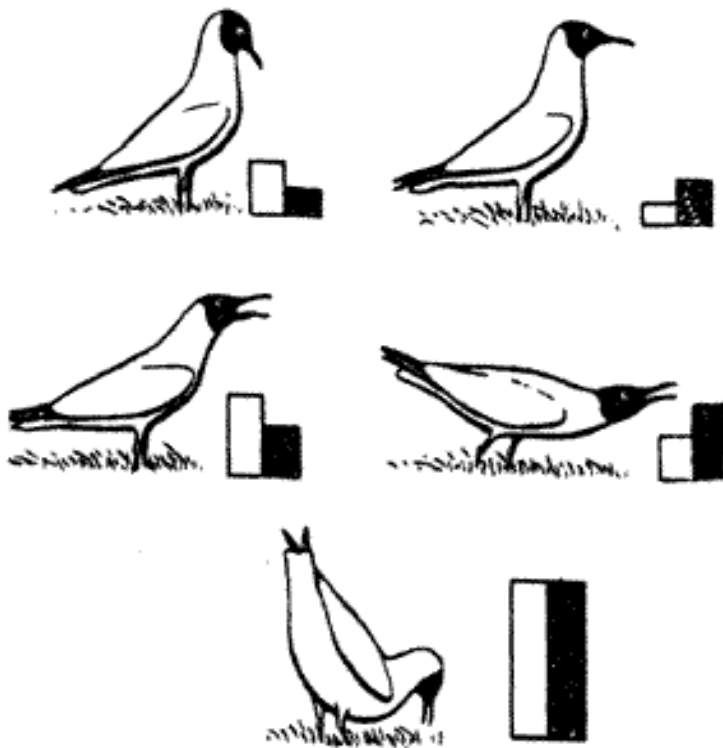


Рис. 15. Позы угрозы у обыкновенной чайки, связанные с разным соотношением тенденций к атаке (темные столбцы) и к избеганию (светлые столбцы) (по Мак-Фарленду, 1988)

- *Бегство* — сообщения, указывающие на вероятность бегства.
- «*Неагонистический комплекс*» — набор сообщений, указывающих на то, что агонистические действия маловероятны.
- *Ассоциация* — сообщения, передаваемые в тех случаях, когда одно животное приближается к другому или остается возле него.
- *Комплекс, ограниченный связями*, — сообщения, передаваемые только между особями, которые объединены прочными связями (брачные партнеры, родители и потомки).
- *Игра* — сообщения, передаваемые только во время игры.
- *Копуляция* — сообщения, используемые до и во время копуляции.
- *Фрустрация* — демонстрации, возникающие только в тех случаях, когда данная вероятная форма поведения почему-либо пресечена.

Язык животных является генетически детерминированной закрытой системой. Все сигналы запрограммированы в геномном типе. Животные не нуждаются в обучении, они способны понять значение сигнала при первом же столкновении с ним. Набор сигналов ограничен, у большинства животных отсутствует возможность расширять «словарный запас». Считается, что в основе возникновения сигналов лежит демонстрационное поведение.

Демонстративное поведение. Животные демонстрируют в своем поведении особые сигналы. По традиции этологи различают три главных источника демонстраций:

1. **Интенционные движения.** Многие демонстрации, по-видимому, возникли из интенционных движений — подготовительных или незавершенных движений, нередко наблюдаемых на начальных стадиях какой-либо активности. Такие движения были, вероятно, важным источником «преадаптации» для эволюции некоторых форм демонстраций у птиц. Такие элементы демонстраций, как поднимание хвоста, представляют собой начальные движения при подготовке к полету, однако они часто производятся и тогда, когда птица встревожена, но не взлетает. Эти движения служат источником многих демонстраций. Один из примеров — демонстрация «полный вперед» у зеленой кваквы (рис. 16).



Рис. 16. Зеленая кваква

2. Смещенные активности. Другие виды демонстраций возникли, очевидно, на основе смещенных активностей — «выпадающих из контекста» форм поведения, часто наблюдаемых в конфликтных ситуациях. К ним относится «смещенное почесывание» у неразлучников и щелканье клювом у зеленой кваквы, которые, по-видимому, возникли из смещенных активностей, связанных со сбором материала для гнезда.

3. Переадресованные действия. Третьим классическим источником материала для эволюции демонстраций служат переадресованные действия, когда какая-либо форма поведения, например агрессия, направляется не на тот объект, который ее вызвал, а на какой-либо другой. Некоторые демонстрации, наблюдаемые у крачки и близких к ней видов, могли произойти от таких переадресованных атак.

Позднее стало выясняться, что сигналы могут возникать почти из любой подходящей формы поведения. К числу некоторых дополнительных источников демонстраций относятся:

1. Обмен кормом. Демонстрации могут возникнуть в процессе эволюции из обмена кормом, как в случае ритуального кормления неразлучников.

2. Защитные реакции. Приветственные демонстрации, наблюдаемые у приматов при встрече друг с другом, по-видимому, возникли из защитных движений, производимых млекопитающими в ответ на неожиданные или неприятные стимулы.

3. Комфортные движения. Многие сигналы у уток и гусей произошли от таких комфортных движений, как чистка оперения, отряхивание, потягивание и купание.

4. Терморегуляция. Наблюдаемые у птиц демонстрации, сопровождаемые распушением перьев, произошли от терморегуляторного поведения.

Различаются три основных типа селективных давлений, которые оказывает демонстративное поведение:

1. Давление на межвидовые сигналы. Большая однозначность сигналов способствует репродуктивной изоляции и предотвращает смешивание; она также снижает частоту агрессивных встреч между представителями близких видов, не конкурирующих за одни и те же экологические ресурсы.

2. Давление на внутривидовые сигналы. Для вида выгодно, чтобы сигналы были как можно более четкими, т. к. это сводит к минимуму смешение разных сигналов. Согласно дарвинскому принципу антитезы, две демонстрации, имеющие противоположное значение, должны различаться как можно больше; часто они включают движения, направленные в противоположные стороны. Так, например, позы «вытягивания шеи» и «полный вперед» у зеленой кваквы служат соответственно демонстрацией угрозы и умиротворения и связаны с совершенно противоположными движениями.

3. Давление на сигналы, демонстрирующие индивидуальные различия. Сигналы могут служить для идентификации особи, производящей демонстрацию.

Ритуализация поведения. Ритуализация представляет собой эволюционный процесс, в результате которого какая-либо форма по-

ведения изменяется таким образом, что либо становится сигналом, используемым для общения, либо усиливает свою эффективность в качестве такого сигнала. Хайнд и Тинберген отмечают три основных особенности, характерные для ритуализации демонстративного поведения:

1. Развитие бросающихся в глаза структур. Как уже говорилось, эволюция поведения сопровождается изменением различных структур, выполняющих сигнальные функции.

2. Схематизация движений. Характер движений изменяется в соответствии с общим характером микроэволюционных изменений.

3. Эмансипация. В процессе ритуализации, по мере того как данная форма поведения начинает функционировать в новом контексте, она «эмансипируется», т. е. становится независимой от первоначального мотивационного контекста. Так, например, какая-либо демонстрация, возникшая на основе смещенной активности, проявляется уже не в конфликтных ситуациях, а в связи с ухаживанием, угрозой или в каком-нибудь ином случае.

РЕЗЮМЕ

Согласно наиболее распространенной в учебной литературе классификации, все разнообразие поведенческих сценариев можно поделить на три группы.

К первой группе относят формы индивидуального поведения животного, которые связаны с обеспечением его жизненных потребностей — в пище, питье, комфорте, безопасности и пр.

Ко второй группе относят поведение, связанное с размножением, — ухаживание, спаривание, уход за потомством.

К третьей группе относят социальное поведение животных — территориальное, иерархическое, коммуникативное и др.

В естественных условиях поведение животного всегда целесообразно. Многие животные демонстрируют очень сложное поведение. Например, строительство сложных гнезд (пчелы, ткачики), замысловатые ритуалы ухаживания, использование орудий и пр.

Полезное поведение возникает тогда, когда в нем есть необходимость. Однако происхождение этого поведения различается. В следующей главе разобраны факторы, регулирующие поведение животного.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПРОВЕРКИ

1. Чем различаются индивидуальное, репродуктивное и социальное поведение?
2. Перечислите и опишите формы комфортного поведения.
3. Опишите значение ухаживания.
4. Перечислите признаки сообщества.
5. Опишите систему коммуникации.

ГЛАВА 3. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

§ 1. ПРОСТЕЙШИЕ ВИДЫ РЕГУЛЯЦИИ В ПОВЕДЕНИИ ЖИВОТНЫХ

Таксисы — генетически фиксированная пространственная ориентация двигательной активности.

Таксисы обеспечивают пространственную ориентацию движения. Ориентация всегда осуществляется по отношению к чему-то — к определенному воздействию, стимулу и в определенном направлении — приближение к стимулу или отдаление от него.

Таксисы не связаны непосредственно с эффекторным органом, но связаны с воспринимающими системами и механизмами передачи информации от них к органам, осуществляющим движения. Только на ранних стадиях эволюции таксисы выглядят как эффект движения определенных экзосоматических органов: ресничек, жгутиков, щупалец и т. п.

Также таксисами обозначается общая тактика поведения по отношению к стимулу, которая может обеспечиваться разными органами, иногда в весьма своеобразной форме, например, движение по направлению к свету — фототаксис — может включать в себя не только прямо направленное передвижение, но и обход преграды, сочетание локомоций и манипуляций: отодвигание, разрушение, преграды и т. п.

Таксисы имеют две основные характеристики: стимул, по отношению к которому ориентируется движение, и направленность движения к стимулу или от него.

В соответствии со стимулом таксис получает свое название. Например: ориентация на свет — фототаксис, на температуру — термотаксис, на прикосновение — тигмотаксис, на течение жидкости — реотаксис, на определенные химические раздражители — хемотаксис и т. п.

По направленности различают положительные и отрицательные таксисы. Направленность таксиса может быть связана с качеством

стимула, например: положительный фототаксис — движение по направлению к свету, отрицательный геотаксис — движение от центра земного притяжения — вверх, положительный гидротаксис — движение в сторону большей влажности; или с количественной характеристикой стимула, например: термотаксис у инфузории будет положительным при одной температуре (движение из холодной в сторону более теплой) и станет отрицательным, когда температура станет слишком высокой.

Степень сложности таксисов и их функции зависят от уровня эволюционного развития животных. Таксисы присутствуют во всех формах поведения: от самых простых инстинктивных реакций до сложных форм поведения. Например, при ориентации птенцов певчих птиц по отношению к родительской особи ключевым стимулом будет само появление объекта (взрослой птицы), направляющим ключевым стимулом — взаимное расположение деталей объекта, а таксисом — пространственная ориентация птенцов по направлению к этому стимулу.

Таксисы наблюдаются в поведенческих актах животного как на завершающей стадии, так и в поисковом поведении. В поисковой фазе таксисы дополняются разнообразными ориентировочными реакциями, благодаря чему организм непрерывно получает информацию о параметрах и изменениях всех компонентов окружающей среды.

Кроме таксисов, существуют *кинезы*. При кинезах не происходит ориентации тела животного относительно раздражителя. В данном случае раздражители либо вызывают изменение скорости передвижения животного, либо меняется частота поворотов тела. При этом происходит смена положения животного относительно раздражителя, но ориентация его тела остается прежней.

Ориентирующими элементами являются у представителей рассматриваемого типа и у других низших беспозвоночных, стоящих на данном уровне психического развития, простейшие таксисы. В ортокинезах ориентирующий компонент — ортотаксис — проявляется в изменении скорости передвижения без изменения его направления в градиенте внешнего раздражителя. В клинокинезах этот компонент

называется клинотаксисом и проявляется в изменении направления движения на определенный угол. Это изменение не является целенаправленным, а носит характер проб и ошибок, в результате которых животное, в конце концов, попадает в зону с наиболее благоприятными параметрами раздражителей (рис. 17). Частота и интенсивность этих изменений зависят от интенсивности воздействующего на животное раздражителя или раздражителей.

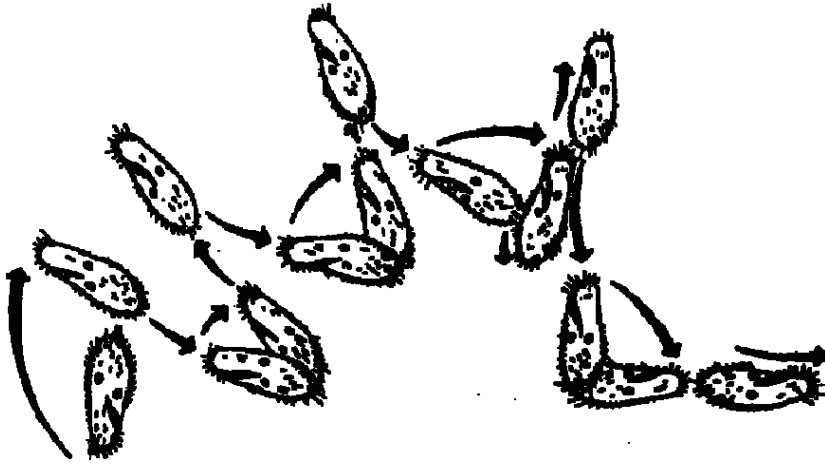


Рис. 17. Клинокинез инфузории-туфельки.
Движение из теплой в прохладную зону

Как мы видим, осуществление наиболее примитивных инстинктивных движений — кинезов — определяется непосредственным воздействием градиентов интенсивности биологически значимых внешних факторов. Роль внутренних процессов, происходящих в цитоплазме, заключается в том, что они дают поведенческому акту «первый толчок», как и у многоклеточных животных.

Кинетические движения высших животных сложнее, часто они представляют собой сочетание движений разных частей эффекторного органа, что значительно повышает его возможности.

§ 2. ИНСТИНКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

В своей книге Мак-Фарленд задает простой вопрос: «Почему птицы сидят на яйцах?» — и утверждает, что исследователь может задать его в четырех вариантах.

- Почему птицы сидят на *яйцах*? Не на ветках, камнях и т. п. Как узнают яйца?

- Почему птицы *сидят* на яйцах? Не стоят на них, не едят их. Инстинкт заставляет их согревать и защищать яйца в период насиживания, причем чужие яйца птицы могут и съесть.

- Почему *птицы* сидят на яйцах? Не собаки, не кошки. Именно птицы откладывают яйца, и у них выработались соответствующие поведенческие механизмы.

- *Почему* птицы сидят на яйцах? Чтобы вылупились птенцы, даже если птицы не предвидят результаты своих действий.

Зоопсихологов интересуют механизмы, которые контролируют поведение, а биологи-эволюционисты хотят знать, как сложились эти механизмы.

Проблема соотношения видового и индивидуально приобретенного опыта в поведении животных не нова. Ранее упоминалось, что этим вопросом задавались еще античные философы. С тех пор сложились две противоположные точки зрения:

- 1) поведение животных полностью определяется наследственностью, оно вынужденное, подчиненное инстинктам, иррациональное (лиса в вольере зоопарка скребет бетонный пол, хотя из прошлого опыта ей должно быть известно, что закопать мясо в клетке невозможно);

- 2) поведение животных полностью определяется свободной волей, опытом, научением (лиса хочет показать служителю, что ее трапеза закончена и нужно убрать остатки мяса, и из прошлого опыта она знает, что он так и сделает) (К. Лоренц).

Предлагаются различные доказательства в пользу у той, и другой теории.

Одно из доказательств, предлагаемых сторонниками теории инстинкта, — поведение новорожденного кенгуру. Рождение кенгуру

происходит фактически на эмбриональном этапе. Однако крохотный детеныш самостоятельно совершает восхождение в сумку матери, что при ее и его размерах очень затруднительно (рис. 18). Ученые заинтересовались, каким образом слепой и глухой детеныш ориентируется. Оказалось, что в основе лежит отрицательный гидротаксис. Во время родов околоплодные воды изливаются на хвост и нижнюю часть тела матери, смачивая шерсть. Научиться этому в период внутриутробного развития кенгуренок не мог, т. к. вся его предыдущая жизнь протекала в водной среде — он был окружен теми самыми околоплодными водами, которых после рождения стремится избежать.



Рис. 18. Новорожденный детеныш кенгуру в сумке матери

Сторонник теории научения, американский ученый японского происхождения Куо, в качестве доказательства приводил наблюдения за цыпленком. Для новорожденного цыпленка характерна реак-

ция клевания. Куо показал, что эта реакция может быть полностью приобретенной, т. к. в яйце цыпленок находился на поздних этапах онтогенеза в такой позе, в которой мог совершать только движения головой вверх-вниз.

Дополнительные сложности создает использование термина «врожденное поведение» в качестве синонима инстинкта. Строго говоря, под врожденным понимают поведение, которое особь демонстрирует сразу же после рождения. Однако не стоит забывать о том, что в процессе эмбрионального развития вполне возможно обучение. Кроме того, животные одного вида, как правило, развиваются в схожих условиях (экологическая ниша, которую занимает вид) и подвергаются действию схожих средовых факторов.

Немецкий зоолог Г. Э. Циглер (1964) предложил следующие критерии инстинктивного поведения:

- 1) побуждение и способность к действию принадлежат к числу наследуемых свойств вида;
- 2) такие действия не требуют предварительного обучения;
- 3) действие выполняется практически одинаково всеми нормальными представителями вида;
- 4) действие соответствует организации животного, т. е. связано с нормальным функционированием его органов;
- 5) действие приспособлено к экологическим условиям обитания вида.

Генетика поведения

Работы Грегора Менделя (1865-66) и Чарльза Дарвина открыли новую страницу в науке о поведении, поскольку показали возможность практического экспериментального изучения поведения. Возможность наследования изменений, в т. ч. в поведении. Генетика доказывает возможность эволюции путем естественного отбора. В 30-х гг. Р. А. Фишер создал генетическую теорию естественного отбора.

На основании своих экспериментов с горохом Мендель пришел к ряду заключений:

1. Наследственность дискретна и генетический вклад каждого родителя одинаков. Генетический материал одного родителя не смешивается и не сливается с генетическим материалом другого. Дискретные факторы Мендель назвал *генами*.

2. Любой признак, проявляющийся в строении или внешнем виде особи, контролируется парой генов, каждый из которых наследуется от одного родителя. Совокупность этих внешних признаков называется *фенотипом*.

3. Каждый ген может существовать в двух или более альтернативных формах, называемых теперь аллелями. Совокупность всех генов особи называется *генотипом*. При двух аллелях (А и а) возможны три комбинации, три генотипа: АА, Аа, аа. Если особь несет два одинаковых аллеля, говорят, что она *гомозиготна*, если два разных — *гетерозиготна* по данному признаку.

4. Один аллель может доминировать над другим, в этом случае не доминирующий аллель называется *рецессивным*. *Доминантный* аллель определяет фенотип особи и в гомозиготном, и в гетерозиготном состоянии, рецессивный — только в гомозиготном.

5. Из альтернативных генов каждого родителя потомок наследует только один. Другую копию потомок получает от другого родителя. Поэтому в первом поколении потомков возможен только один фенотип (*закон единообразия гибридов первого поколения Менделя*), в следующих поколениях — более одного (*закон расщепления*).

6. Если две или более пар расщепляются одновременно, то распределение какого-либо одного гена не зависит от других. Это называется *законом независимого расщепления Менделя*.

Законы наследования Менделя справедливы для многих видов животных и растений, но все же не универсальны. Они имеют ряд ограничений (свободное скрещивание, отсутствие преимуществ у одного из генотипов или фенотипов, гомозиготность исходных форм, полное доминирование одного аллеля над другим).

Кроме того, возможны исключения из законов Менделя. Например, если гены находятся в одной хромосоме, их распределение не будет полностью подчиняться закону Менделя (*сцепленное наследование*). Если гены расположены в половых хромосомах, набор генов

в которых различается у самцов и самок, их распределение также не будет подчиняться законам Менделя (*наследование, сцепленное с полом*). Доминирование не всегда бывает полным. Один ген может влиять на несколько признаков, такое явление называется *плейотропия*.

Первые плейотропию в поведении продемонстрировал Стертевант в 1915 г. на плодовой мушке *Drosophila*. Он обнаружил, что самцы предпочитают спариваться с мутантными самками, имеющими белые глаза или желтое тело. Самки избегают спариваться с белоглазыми или желтотельными самцами. Эти результаты связаны с тем, что эта мутация в качестве побочного эффекта имеет снижение общего уровня активности. Поскольку нормальные активные самки имеют тенденцию избегать самцов, вероятность оплодотворения неактивной мутантной самки выше. Мутантный самец из-за низкой сексуальной активности имеет мало шансов найти самку и спариться с ней.

Другими словами, мутантные гены плейотропны. Один признак может контролироваться несколькими генами. Признаки могут быть не альтернативными, а широко варьировать у разных членов популяции. Наконец, возможно появление нового признака в потомстве благодаря мутации.

Поведение животного также является признаком, который может подвергаться давлению естественного отбора. Например, для антилопы гну характерно своеобразное материнское поведение: при нападении хищника на ее детеныша мать бросается со всех ног прочь. Такое поведение кажется абсурдом, но существует важная деталь — антилопа гну способна бежать со скоростью до 60 км/час, причем теленок также способен бежать галопом уже через 15-30 мин после рождения. Таким образом, мать, бросающаяся бежать и увлекающая за собой теленка, имеет больше шансов спасти своего детеныша, чем та, которая попытается отогнать хищника. Следовательно, телята тех гну, которые выбирали такую форму обороны, выживали и в дальнейшем также имели возможность оставить потомство и передать свои гены. В результате закрепилась видовая реакция на нападение хищника на детеныша.

Эффективность естественного отбора зависит от степени наследования фенотипических признаков. Естественный отбор действует на *фенотип* (комплекс свойств и признаков организма), отбирая наиболее приспособленных особей.

Между *генотипом* (совокупность генетического материала организма) и фенотипом нет знака равенства. Генотип лишь определяет возможные пути развития организма при его взаимодействии с внешней средой. Среда влияет на фенотипическую изменчивость организма, а диапазон этой изменчивости, называемый *нормой реакции*, определяется генотипом. Любой фенотипический признак — это сплав генетических и приобретенных компонентов. Реализация генетической программы начинается с момента слияния мужской и женской гамет и формирования зиготы — первой клетки организма. На зиготу сразу начинает действовать среда развития, даже если ее воздействие опосредуется материнским организмом. Строго говоря, для зиготы материнский организм является средой развития, генетически чуждой (зигота несет в себе половину чужих генов — отцовских, и не имеет половины материнских генов).

Следовательно, эффективность естественного отбора зависит от того, насколько поведение контролируется генетически. Изучение генетики поведения осложняется тем, что не всегда различные формы поведения, передающиеся из поколения в поколение, кодируются генами. У многих животных особь обучается им, наблюдая за поведением старших, у человека, например, в процессе усвоения культуры.

Современные исследования показывают, что изменения в генотипе влияют на внешне наблюдаемое поведение животных и человека. Наиболее распространен метод лабораторной селекции генетически чистых линий животных (инбредные линии), все особи которых обладают одинаковым генотипом. Если животные разных инбредных линий, испытанные в одинаковых условиях, проявляют существенные различия в поведении, то исследователи приходят к выводу, что эти различия генетически обусловлены.

Например, путем искусственного отбора были выведены линии крыс и мышей с высокой и низкой эмоциональностью в тесте «от-

крытое поле» (рис. 19). Нереактивными, или низкоэмоциональными, называют животных, которые на открытой освещенной площадке ведут себя спокойно, свободно перемещаются по площадке, часто выходят в центр, редко или вообще не испражняются. Реактивными, или высокоэмоциональными, называют животных, у которых в тех же условиях выявляют частые мочеиспускания и дефекации, остаются неподвижными, прижимаются к стенке. Реактивные крысы из-за высокой эмоциональности медленно обучаются избеганию удара электрического тока.



Рис. 19. Методика «открытое поле»

Р. Коллинз и Д. Фуллер (1968) вывели линию мышей, а Л. В. Крушинский и Л. Н. Молодкина (1971) — линию крыс с высокой чувствительностью к действию сильного звука, который вызывал у них эпилептоформные судороги. Сравнение линии крыс Крушинского–Молодкиной с крысами линии Вистар показало у первых значительный дефицит в ориентировке в 12-лучевом лабиринте, процессов кратковременной памяти и общей инертности нервных процессов.

Подобные результаты были получены для целого ряда особенностей поведения: агрессивное, половое поведение, постройка гнезда и научение.

Чтобы исключить влияние каких-либо тонких, малозаметных средовых различий на поведение линейных крыс и мышей, проводят эксперимент с перекрестным воспитанием. В этом случае выводок новорожденных крысят или мышат подкладывают самке другой линии, с которой производится сравнение, и наоборот. Контрольных детенышей воспитывают их собственные матери или другие самки той же линии. Например, подобный эксперимент был проведен для мышей линий A/J и CFW, сильно различающихся по агрессивности поведения. Воспитание агрессивной матерью увеличивает агрессивность детенышей, но эти различия невелики по сравнению с уровнем межлинейных различий. На агрессивных детенышей воспитание неагрессивной матерью практически не влияло. Таким образом, можно сделать вывод, что агрессивное поведение обусловлено наследственностью (Дьюсбери, 1981).

Между признаком и геном существуют очень сложные взаимоотношения. Как правило, один ген влияет на формирование нескольких признаков. Например, у человека ген, ответственный за фенилкетонурию, вызывает расстройство в строении и биохимии мозга и приводит к умственной отсталости. Однако большая часть свойств поведения животных определяется действием многих генов, причем каждый в отдельности мало влияет на итоговый генотип.

Все признаки можно поделить на две группы: с *дискретным распределением* и с *непрерывным распределением*. Примером признака с дискретным распределением служит пол (возможны только самки и самцы, промежуточных форм нет) или фенилкетонурия (она либо есть, либо нет). Примером признака с непрерывным распределением могут служить размеры и вес тела, число квадратов, посещаемых в тесте «открытое поле». Большинство поведенческих признаков являются признаками с непрерывным распределением.

Выдвинутая этологами концепция генетического детерминизма довольно наивна. Например, Н. Тинберген (1942) описывает инстинктивные действия как чрезвычайно стереотипно скоординированные

движения, нейромоторный аппарат которых полностью включен в наследственную конституцию животного. Но гены не могут содержать подробную информацию для конкретных видов поведения. Они не могут предопределять течение онтогенеза независимо от внешнесредовых факторов. Поэтому и возникает потребность использовать термин «врожденное поведение» как описывающий поведение, развивающееся без очевидного влияния среды. Однако это не означает, что его не было.

Изучая генетику поведения, необходимо выбирать такие формы, которые четко фиксированы, выражены и устойчивы. В. С. Дилгер (1962) наблюдал гнездостроительное поведение у разных видов попугаев-неразлучников. Особи одного вида переносили материал для строительства гнезда в клюве, особи другого вида — засунув под боковые перья. Гибриды, полученные от скрещивания представителей двух этих видов, демонстрировали смешанное поведение: птицы вначале засовывали материал для гнезда в перья, а затем вынимали его и брали в клюв, таким образом доставляя в гнездо. Следовательно, у гибридов в генотипе представлены оба родительских комплекса, однако нецелесообразно изменена последовательность их реализации. Метод получения межвидовых гибридов очень информативен, но само получение таких гибридов чрезвычайно затруднено, а часто — вообще невозможно. Обычно легко скрещиваются лишь близкие виды, а у них относительно редко встречаются резко, заметно различающиеся формы поведения.

Типы поведения животных складываются в результате сложного взаимодействия внешних стимулов и состояния внутренней среды организма. Однако любой тип поведения определяется тем, каким образом животное обрабатывает поступающую к нему информацию. Внутренние системы обработки информации формируются в процессе развития от оплодотворенного яйца к зародышу и взрослому животному; этот процесс называется *онтогенезом*.

Aplysia — лишённая раковины морская улитка, достигающая веса 4,5 кг (рис. 20). Как типичная улитка, аплизия — настоящий гермафродит. Оплодотворение внутреннее. После оплодотворения улитка откладывает более миллиона яиц, скрепленных в длинный

шнур. Сначала шнур выталкивается из репродуктивного мешка за счет сокращения его мышц. Затем улитка берет шнур в складку верхней губы и помогает его высвобождению, двигая головой назад и вперед. Специальная железа секретирует клейкое вещество, с помощью которого шнур склеивается в компактный беспорядочный моток. В заключение улитка крепко прижимает головой массу яиц к субстрату. Вся эта серия последовательных действий — жестко закрепленный поведенческий стереотип.



Рис. 20. Аплизия, или морской заяц

В этот период животное перестает питаться и передвигаться, у него увеличивается частота сердечных сокращений и дыхательных движений. Клетки, которые дают начало всей нервной системе аплизии, являются потомками нескольких преднервных клеток, расположенных в стенке тела зародыша. На ранних стадиях эти клетки

секретируют специфический белок, названный *гормоном откладки яиц (ГОЯ)*. Во всех других клетках также есть ген, кодирующий этот белок, но в них он не функционирует. Поэтому у взрослой улитки некоторые нервные клетки способны синтезировать этот гормон, а другие — нет. В процессе эмбриогенеза клетки совершают миграцию, перемещаясь к месту окончательного расположения. Ко времени полового созревания все системы улитки, в т. ч. и нервные узлы, занимают соответствующее им положение. В надлежащее время начинают вырабатываться другие гормоны, которые приводят клетки, секретирующие ГОЯ, в состояние полной работоспособности. Выделяющийся ГОЯ действует как нейромедиатор, возбуждая соседние клетки, и как гормон через кровь, вызывая сокращение специфических мышечных волокон. В результате приводится в действие сложный комплекс координированного поведения откладки яиц. На этом примере отчетливо видна важность координации процессов эмбриогенеза, активности генов, действия нейромедиаторов, нервов и мышц, приводящего к реализации целостного поведения.

У аплии гены непосредственно контролируют развитие стереотипных форм поведения. Однако если гены на каком-то уровне (например, в эмбриогенезе, когда происходит закладка общего плана строения) контролируют становление поведения в целом, то различные средовые факторы могут в разной степени модифицировать те или иные формы поведения, появившиеся в эмбриогенезе. Фенотипически эффект одних и тех же генов может быть различным, в зависимости от того, в каких условиях развивалось животное.

В онтогенезе инстинкта научению может принадлежать решающая роль. Однако специфичность раздражителей, вызывающих данный акт, и полнота реакции при первом проявлении все же заставят нас классифицировать такое поведение как инстинктивное. Возьмем для примера колюшку, выращенную в условиях депривации.

Она будет избирательно и со всей полнотой осуществлять агрессивные демонстрации по отношению к модели с ярким красным брюшком. Средовые факторы, включая специфическое обучение, могут быть очень важны для развития двигательных координаций,

умения плавать, работы зрительной системы. Однако эти факторы не могут объяснить избирательной специфичности реакции рыбы на раздражитель с красной нижней половиной, а не на другие модели. Для инстинктивного поведения критически важной представляется именно эта специфичность, проявляющаяся в надлежащих условиях.

Нельзя считать, что гены непосредственно контролируют поведение. Даже если верно то, что в каждом гене закодирован определенный ключевой фермент, то очень сложно проследить, как именно этот фермент влияет на поведение. Представление ранних этологов о том, что информацию, полученную в процессе развития от генов, можно отделить от информации, получаемой из окружающей среды, было воспринято критически. Хебб (1953) считал, что спрашивать, насколько поведение зависит от генов, а насколько от среды, можно с тем же успехом, что спрашивать, насколько площадь поля зависит от его ширины, а насколько — от длины.

Взаимодействие влияния генов и влияния среды носит более сложный характер, эпигенетический, т. е. каждая стадия развития создает основу для следующей стадии, а не предопределяет ее (Мак-Фарленд, 1981).

Классификации инстинктивного поведения

И. П. Павлов выделял пищевые, оборонительные, половые, ориентировочные, родительские, детские рефлексy. Например, в группе пищевых рефлексов он относил поисковые, пищедобывательные, захвата пищи, пищевые секреторные и другие рефлексy.

Нейрофизиолог Н. А. Рожанский на основании данных по электрическому раздражению подкорковых структур мозга выделил 24 биологических рефлексy, которые он объединил в 6 групп:

1. *Рефлексy общей активности*: полярность движения, колбочковый светоритм — сон и бодрствование дневных животных, палочковый светоритм — сон и бодрствование ночных животных.

2. *Обменные рефлексy*: газообменные, пищевого искания, пищевого направления, пищевого обладания и питьевые.

3. *Рефлексы межвидовых отношений*: оборонительный, агрессивный, игровой и реакция «свой–чужой».

4. *Рефлексы продолжения вида и размножения*: мужской половой, женский половой, родительский и призывный.

5. *Экологические рефлексы*: исследовательский, акклиматизационный (мигранторный и норо-гнездовой), накопления запасов и гигиенический.

6. *Неповеденческие рефлексы*: болевой, шоковый, терморегуляционный и позиционный. К этой группе можно отнести и пищеварительный, дыхательный, сосудодвигательный, рефлекс оплодотворения.

Еще одна классификация предложена экологом-физиологом А. Д. Слонимом:

А. Рефлексы на сохранение внутренней среды организма и постоянства вещества. К этой группе относятся:

1. Пищевые, обеспечивающие постоянство вещества.

2. Гомеостатические, обеспечивающие постоянство внутренней среды организма.

Б. Рефлексы на изменение внешней среды организма. К этой группе относятся:

1. Оборонительные.

2. Средовые (ситуационные).

В. Рефлексы, связанные с сохранением вида. К этой группе относятся:

1. Половые.

2. Родительские.

Этолог Дж. Темброк выделяет в поведении животных следующие типы:

1. Поведение, определяемое обменом веществ и состоящее из пищедобывания и приема пищи, мочеотделения и дефекации, запасаения пищи, покоя и сна, потягивания.

2. Комфортное поведение.

3. Оборонительное поведение.

4. Поведение, связанное с размножением, состоящее из территориального поведения, копуляции и спаривания, заботы о потомстве.

5. Социальное (групповое) поведение.

6. Постройка нор, гнезд и убежищ.

Нейрофизиолог Ю. М. Конорский поделил все безусловные рефлексы на две группы:

I. Сохранительные рефлексы: 1) рефлексы поступления в организм веществ (вдох и глотание), 2) рефлексы выведения веществ из организма (выдох, мочеиспускание и дефекация), 3) восстановительные рефлексы (сон и отдых), 4) рефлексы сохранения вида (копуляция, беременность, забота о потомстве).

II. Защитные рефлексы: 1) рефлексы устранения тела и его частей от вредного раздражителя (рефлексы отдергивания и отступления), 2) рефлексы устранения вредящего раздражителя с поверхности тела или изнутри организма, 3) рефлексы уничтожения или нейтрализации вредящих агентов (наступательные рефлексы).

Также он предлагал делить все безусловные рефлексы на две группы: 1) подготовительные (мотивационные, драйвовые), 2) исполнительные (консуматорные).

Классификация, предложенная П. В. Симоновым, делит все разнообразие врожденных форм поведения на три группы:

1. Витальные рефлексы. Эта группа инстинктов обеспечивает сохранение индивидуума и вида. Они обладают следующими признаками: неудовлетворение соответствующей потребности ведет к гибели особи; удовлетворение потребности не требует участия другой особи того же вида; к этой группе относятся пищевая, питьевая, оборонительный рефлексы, рефлекс экономии сил, сна-бодрствования и др.

2. Ролевые, или зоосоциальные, рефлексы. Эта группа инстинктов регулирует взаимодействие с другими особями своего вида; в этих формах поведения отдельная особь выступает в качестве брачного партнера, родителя или детеныша, хозяина территории или пришельца, лидера или подчиненного и т. п.

3. Рефлексы саморазвития. К этой группе инстинктов относятся разнообразные проявления исследовательского поведения, сопротивления, имитационной и игровой деятельности; для этих форм поведения характерно, что они не связаны с индивидуальной или

видовой адаптацией к данной ситуации, они обращены к будущему, самостоятельны и несводимы к другим потребностям.

Пластичность инстинктивного поведения

Инстинктивное поведение отличается относительной стабильностью. Оно стереотипно, одинаково проявляется у всех особей. Но жесткая программа поведения не сможет обеспечить приспособление к изменяющимся условиям. Даже в пределах естественного ареала вида нет равенства условий. Поэтому поведение животных должно обладать определенной пластичностью. Птенец соловья будет петь, даже если никогда не слышал пения других соловьев. Известно, что соловьи разных популяций различаются по характеристикам своей песни. И эти различия определяются не инстинктом. Если птенцу давать прослушивать записи песен соловьев другой популяции, то в своем пении он будет подражать именно им, а не песням соловьев своей популяции, которые он никогда не слышал. Следовательно, инстинктивное поведение, точнее, некоторые его формы, действительно пластично.

Можно выделить два этапа целостного поведения: *поисковое (подготовительное, appetentное)* и *завершающее (консуматорное)*. К. Э. Фабри приводит пример охотничьего поведения, начинающегося у хищника с ненаправленного поиска жертвы. Обнаружение первого ключевого раздражителя включает направленный поиск, а появление дополнительных ориентиров — уточнение местоположения жертвы. Затем — подкрадывание, бросок, овладение добычей, умерщвление, расчленение туши, поедание мяса. В этой цепи только акт поедания относится к завершающей фазе, все предшествующее ему — это подготовка. Поисковое поведение является наиболее пластичной частью инстинктивного поведения, в составе которого важную роль играет приобретенный в течение жизни опыт. Завершающая фаза является наиболее стабильной, генетически детерминированной. От ненаправленного поиска до поедания мяса уменьшается роль приобретенного поведения и увеличивается роль врожденного поведения.

Этологическая концепция инстинкта

Этология сформировалась как самостоятельное направление в середине 30-х гг. XX в. Она была ориентирована на изучение поведения животного в естественной для него среде, причем преимущественно его инстинктивных, генетически детерминированных компонентов. Этология возникла на основе данных, накопленных зоологией (в основном, орнитологией), и руководствовалась принципами эволюционного учения. Ведущая роль в создании и оформлении ее как самостоятельной науки принадлежит австрийскому ученому К. Лоренцу, а также голландцу Н. Тинбергену.

Н. Тинберген четко определил круг основных проблем, которые должна изучать этология и вокруг которых на деле концентрируются интересы практически всех исследователей поведения. Анализ поведенческого акта, по мнению Тинбергена, можно считать полноценным, если после разностороннего описания его феноменологии исследователь получит возможность ответить на следующие 4 вопроса:

- какие факторы регулируют проявление данного поведения;
- каков способ его формирования в онтогенезе;
- каковы пути его возникновения в филогенезе;
- в чем состоят его приспособительные функции?

Приспособительное значение поведения — одна из центральных проблем этологии. Например, английские этологи в течение многих лет подробно изучали поведение разных видов морских птиц, в особенности систему их приспособлений к борьбе с хищниками. Основная цель этих работ — понять, каким образом отдельные реакции способствуют сохранению вида и под влиянием каких факторов среды они сформировались в процессе естественного отбора.

Индивидуальное развитие поведения. Вопрос о роли врожденного и приобретенного в поведении на протяжении десятилетий был дискуссионным. Этологи подошли к решению этой проблемы со строгих генетических позиций. Подобно любому морфологическому признаку организма, поведенческие признаки развиваются на основе генетической программы с большим или меньшим воздействием внешних факторов.

Применяя метод воспитания детенышей в изоляции от действия определенных факторов внешней среды (например, без контакта с сородичами или без доступа к какому-то виду пищи), они показали, что одни признаки поведения — инстинктивные действия — развиваются у животного независимо от индивидуального опыта или же требуют воздействия среды лишь в определенный чувствительный период развития. Другие же признаки, хотя и имеют явную генетическую программу, могут полностью проявиться только при дополнительном обучении.

Эволюцию поведения этологи изучают путем сопоставления инстинктивных действий у животных разных видов, относящихся к разным, иногда близким, а иногда удаленным друг от друга таксономическим группам. Сравнительный метод позволяет проследить происхождение таких движений подобно тому, как устанавливается происхождение морфологических признаков в сравнительной анатомии. Классическим исследованием такого рода можно считать описание церемонии ухаживания у 16 видов уток, выполненное К. Лоренцем.

Общественное поведение животных. Особое направление этологических исследований составляет изучение внутривидовых отношений. Многообразные и сложные инстинкты обеспечивают как рассредоточение животных в пространстве, так и поддержание порядка при жизни в сообществе. Начало этим работам было положено наблюдениями Лоренца за полуручными птицами у него дома — галками и гусями. Отслеживая поведение птиц с момента вылупления, Лоренц убедился, что многие элементы его появляются сразу или вскоре после рождения, не требуя для своего формирования специального научения или тренировки. Опыты с воспитанными в неволе утками и гусями позволили ему обнаружить явление запечатления (импринтинга), занявшее важное место в более поздних представлениях о формировании поведения. Опыты с колонией полуручных галок и ручными воронами послужили материалом для первой крупной работы К. Лоренца о закономерностях внутривидовых отношений у птиц. Эта работа положила начало той области

этологии, которая занимается изучением структуры сообществ у животных.

При изучении формирования поведения этологи опираются на представление о структуре поведенческого акта, предложенное еще в начале 20-х гг. американским исследователем Уоллесом Крэггом.

У животного в определенный период развивается состояние той или иной *специфической мотивации* (пищевой, половой и др.). Под ее влиянием формируется так называемое *«поисковое поведение»*, и в результате животное отыскивает *«ключевой раздражитель»*, реакция на который («завершающий акт») заканчивает данный этап цепи поведенческих действий.

Этологи считают, что поведение животного — это не всегда реакция на внешние раздражители. Во многих случаях, достигнув состояния специфической готовности к какому-то виду деятельности (например, готовности к размножению), оно активно ищет стимулы — ключевые раздражители, при действии которых эта деятельность могла бы осуществиться. Так, в начале сезона размножения самцы территориальных видов птиц выбирают место для гнезда и охраняют занятый участок, ожидая появления самки. У ряда видов, образующих пары лишь на один сезон, самец в начале весны должен разыскивать самку.

Поисковое поведение представляет собой изменчивый комплекс реакций и характеризуется спонтанностью (проявляется главным образом под влиянием внутренних стимулов) и пластичностью выполняемых во время него движений. Поисковая фаза оканчивается, когда животное достигнет ситуации, в которой может осуществиться следующее звено данной цепи реакций.

В отличие от варибельного по форме поискового поведения непосредственное осуществление стоящей перед животным цели, удовлетворение руководившего им побуждения происходит в виде видоспецифических КФД. Они лишены приобретенных элементов и могут совершенствоваться в онтогенезе только за счет созревания ответственных за них структур мозга, но не за счет обучения.

Этологами создано представление о целостных, неделимых, ритуализованных формах поведения. Центральное место в этологиче-

ской теории инстинктов занимает представление о *комплексе фиксированных действий (КФД)*. КФД представляет собой сложные стереотипные движения, образующие высокоорганизованную последовательность. Эти комплексы вызываются простыми, но высокоспецифичными стимулами и одинаково проявляются у всех представителей данного вида. Начавшись в результате воздействия стимула, КФД могут продолжаться и после его исчезновения, теряя при этом приспособительное значение (становятся бессмысленными). Но КФД трудно вызвать повторно, поэтому их относят к самоисчезающим реакциям. Считается, что КФД не связаны с индивидуальным опытом организма и осуществляются практически с первого раза. В обычном состоянии КФД заторможен благодаря действию специального тормозного механизма, реализующегося через сочетание влияний гормонов, внешних раздражителей и высших нервных механизмов.

Примером КФД может служить ритуал ухаживания у птиц (рис. 21).



Рис. 21. Ритуал ухаживания у аистов

Факторы инстинктивного поведения

Большое количество исследований посвящено факторам, вызывающим различные формы инстинктивного поведения. Желание ответить на вопрос, почему животное ведет себя так, а не иначе возникло очень давно (о чем уже говорилось ранее). Считается, что существуют две группы факторов — внешние и внутренние.

К группе **внутренних** факторов можно отнести *биологические ритмы* и *гуморально-гормональные отклонения* от обычного физиологического уровня. Вспомним из курса физиологии, что к внутренней среде организма относят кровь, лимфу и межклеточную жидкость. Гуморальные факторы, циркулирующие во внутренней среде и обладающие биологической активностью, можно поделить на две группы — метаболиты и гормоны. Метаболиты — это вещества, участвующие в обмене веществ и не являются специализированными регуляторными веществами, но способные изменять функции организма. Примерами могут служить углекислый газ (его накопление во внутренней среде заставляет животное сделать вдох, дельфина — всплыть на поверхность), глюкоза, влияющая на пищевое поведение и т. п.

Гормоны — это специализированные регуляторные вещества, вырабатываемые эндокринными железами и очень сильно влияющие на жизненные функции и поведение. Влияние сдвигов во внутренней среде организма хорошо иллюстрируется опытом на крысах. Лабораторным белым крысам вводили половые гормоны, которые вызывали у них гнездостроительную деятельность при отсутствии беременности. Гормональный статус во многом определяет доминантное состояние организма, особую направленность его деятельности, способен вызвать целый комплекс реакций даже при отсутствии внешних раздражителей. Но нужно отметить, что чем выше уровень организации животного, тем меньше влияние гуморально-гормональных сдвигов и больше — нервно-рефлекторных механизмов.

Биологические ритмы описаны многократно. Практически все процессы в организме осуществляются циклически. В зависимости от длительности цикла биологические ритмы делятся на три группы: *ультрадианные*, *циркадианные* и *инфраничные*. Ритм определяется наличием внутренних механизмов (биологических часов) и внешних циклических стимулов: сменой дня и ночи, изменением продолжительности светового дня в течение года, приливами, лунными фазами и т. п. Эксперименты показывают, что даже при отсутствии естественных внешних стимулов деятельность животных сохраняет циклический характер. Например, европейские косули после переезда в Австралию приступили к размножению в то же время, что и их сородичи, хотя по времени Австралии оно соответствовало весне. В лабораторных условиях на белках было показано, что в течение суток при отсутствии изменений освещения у животных циклически сменялись периоды сна и активности (ориентиром служило время, которое белка проводила в крутящемся колесе), хотя фазы цикла с течением времени несколько смещались (отмечалась тенденция к укорочению фаз).

К **внешним** факторам относят специфические стимулы, вызывающие определенные КФД. Этологи называют их знаковыми стимулами (релизерами, ключевыми сигналами). Эти стимулы отличаются высокой специфичностью и простотой. Самцы трехиглой колюшки, защищающие свою территорию, реагируют на строго специфический признак самца своего вида — красное брюшко. Любую, самую точную модель самца колюшки с брюшком другого цвета хозяин территории игнорирует. Модель же с красным брюшком, пусть и не полностью соответствующая облику самца колюшки в других деталях, будет яростно атакована (рис. 22). Такие стимулы-релизеры подходят к соответствующим формам поведения, как ключ к замку, и запускают сложные поведенческие акты без специального обучения.

Этологи предполагают, что релизеры воздействуют на локализованный в определенном участке мозга «врожденный разрешающий механизм», который снимает торможение и запускает КФД. Запуск КФД зависит не только от стимула, но и от «специфической энергии

действия». Если эта энергия мала, то возникает самоистошающийся КФД, если же велика, то КФД может возникать вообще без всякого внешнего стимула. Нужно отметить, что в практике люди очень часто используют релизеры, найденные эмпирически. Например, рыбаки используют блесны.

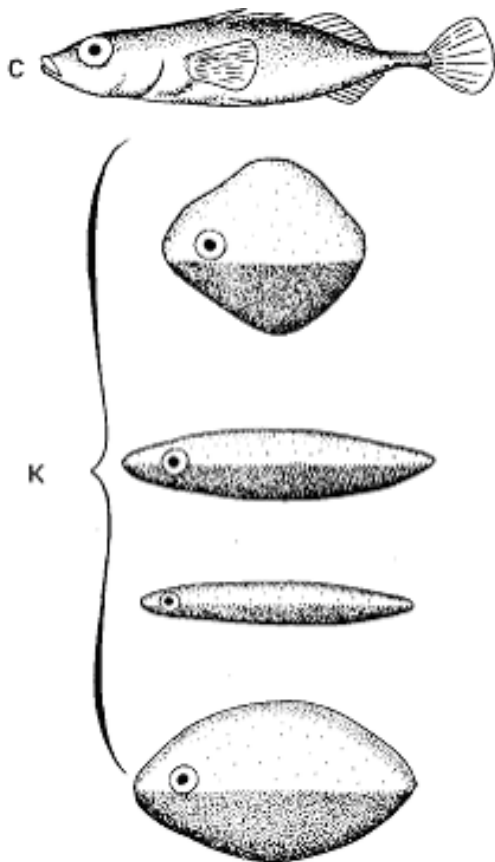


Рис. 22. Модели, использованные в экспериментах по стимулированию драки у самца трехиглой колюшки. Точно имитирующая форму рыбы модель серебристого цвета (С) атакуется редко, тогда как грубые подобию с красной нижней половиной (К) подвергаются энергичным нападениям

Важная особенность действия ключевых раздражителей заключается в том, что они подчиняются закону суммации: с увеличением их параметров пропорционально усиливается инстинктивная реакция животного. В экспериментальных условиях это может привести к так называемым «супероптимальным» реакциям, когда животное «преувеличенно», сильнее, чем в норме, реагирует на искусственный раздражитель, в котором «сгущены краски».

Эффект супероптимальной реакции может в условиях эксперимента привести даже к биологически абсурдному поведению животного. Если, например, предложить чайке два яйца разной величины, она закатит в гнездо более крупное. В итоге может возникнуть такое положение, что птица бросит свое яйцо, чтобы попытаться высиживать деревянный макет яйца гигантских размеров, обладающих супероптимальными признаками ключевого раздражителя.

Как видно из приведенных примеров, ключевые стимулы действуют на поведение животного принудительно, заставляя его выполнять определенные инстинктивные движения, невзирая на возможно воспринимаемую животным общую ситуацию. Это объясняет многие, ранее казавшиеся загадочными моменты в поведении животных. Например, почему певчие птицы так охотно выкармливают кукушонка, хотя он не похож на их собственных птенцов, и обычно намного превосходит размерами взрослую птицу (рис. 23). Ключевым стимулом является поза выпрашивания, яркая расцветка полости клюва и крик. Чем ярче (больше) эти признаки, тем с большей вероятностью они вызывают родительское поведение.

В настоящее время считается, что инстинктивное поведение подвержено изменениям в пределах наследственно закрепленной нормы реагирования. Эти рамки являются видотипичными, за их пределами инстинктивное поведение в нормальных условиях меняться не может.

Таким образом, инстинктивное, врожденное поведение животных определяется генетически закрепленной программой действий, которая реализуется в ходе приобретения индивидуального опыта. Инстинктивное поведение должно быть достаточно неизменно и стереотипно, потому что оно касается жизненно важных для жи-

вотного функций. Если бы инстинкт зависел от условий, в которых происходит развитие каждого представителя вида, отдельные особи не смогли бы воспользоваться видовым опытом. Небольшая пластичность инстинктивного поведения рассчитана лишь на экстремальные изменения условий. Способность выжить во всех прочих изменяющихся условиях существования обеспечивается приобретенными компонентами поведения, процессами научения. Данные процессы позволяют адаптировать достаточно жестко закрепленную врожденную программу поведения к конкретным условиям среды. При всех этих изменениях сама наследственная программа должна оставаться неизменной, чтобы обеспечить выполнение жизненно важных функций.



Рис. 23. Кукушонок

§ 3. ПРИОБРЕТАЕМОЕ В ПОВЕДЕНИИ ЖИВОТНЫХ. НАУЧЕНИЕ

Накопление сугубо индивидуального опыта переплетается с видотипичным, инстинктивным приобретением информации, основанным на врожденном узнавании.

Врожденное узнавание дает играющему животному прежде всего возможность узнать о пригодности объекта к включению в игру, руководствуясь ключевыми раздражителями. Так, Лоренц приводит следующие признаки, которыми должен обладать объект охотничьей игры котенка в качестве ключевых раздражителей: маленькое, округлое, мягкое, быстро движется, катясь или скользя, и, главное, «убегает». В ходе игры молодое животное реагирует на ключевые раздражители, управляющие упражнением и развитием соответствующих инстинктивных действий.

В процессе игры котенок научится узнавать, «что такое мышь». Причем именно мышь как таковая, а не набор данных от рождения ключевых раздражителей.

У молодых обезьян наблюдаются манипуляционные игры особого рода, которые К. Э. Фабри признавал играми высшего типа. Этот тип игры характеризуется прежде всего сложными формами обращения с предметами при незначительной общей подвижности животного. Иногда выполняются манипуляции, сходные с орудийными действиями взрослых обезьян.

При подобных играх совершенствуются тонкие эффекторные способности (прежде всего пальцев) и развивается комплекс кожно-мышечной чувствительности и зрения. Особое значение приобретает исследование внутреннего строения объектов в ходе их деструкции. Объекты обычно биологически нейтральны.

Формы научения

Ранее описанные генетически детерминированные формы поведения, отражающие накопленный в генофонде видовой опыт, оказываются недостаточными, чтобы обеспечить существование особи в изменяющейся среде. Чем более изменчива среда, тем меньше прак-

тическая ценность видового опыта, тем в большей мере возрастает необходимость в приобретении собственного, индивидуального опыта.

В основе лежит способность живых организмов к обучению. Естественно, что она тесно связана со свойством фиксировать на какой-то срок элементы обучения, т. е. памятью.

Научение — это процесс, состоящий в появлении адаптивных изменений индивидуального поведения в результате приобретения опыта (В. Торп, 1963 по Батуеву).

Следовательно, при обучении происходит отбор оптимальных реакций животного, но сам процесс обучения скрыт от непосредственного измерения и может быть оценен только по результатам поведения. То есть, можно оценить только то, что животные запомнили в результате обучения.

Способность животных организмов к обучению эволюционирует как в онто-, так и в филогенезе. Различные формы, нет единых законов.

Классификация форм научения

Необычная пестрота взглядов отмечается в этом вопросе, т. к. проблема рассматривается физиологами, зоопсихологами, этологами, бихевиористами.

Рассмотрим основные категории обучения животных:

1. Молодые организмы обеспечены достаточно стабильным набором внешних стимулов, с которыми им приходится сталкиваться на самых ранних этапах самостоятельного существования. Обучение в этот период носит неассоциативный, облигатный характер, в значительной степени обусловленный набором средовых факторов и не требующий непременно совпадения (ассоциации) внешних сигналов с той или иной целостной деятельностью организма, т. е. является стимул-зависимым.

2. На более поздних этапах онтогенеза по мере созревания организма поведение все в большей мере приобретает активный характер. Значительно расширяется спектр внешних факторов, могущих

приобретать то или иное сигнальное значение в зависимости от ассоциации их с целостной биологической реакцией организма (ассоциативное, факультативное обучение). От пассивного восприятия среды организм переходит к активному процессу формирования собственной среды путем выделения отдельных элементов, значимых для тех или иных актов поведения. Обучение носит эффект-зависимый характер, т. к. определяется результатом поведения (подкрепление).

3. Высшие формы обучения, свойственные в основном взрослым животным с высокоразвитой нервной системой, опираются на способность формировать целостный образ окружающей среды. Такие формы когнитивного обучения основаны на формировании функциональной структуры среды, т. е. на нахождении (выявлении) закономерностей, связей между отдельными компонентами. Эти формы обучения базируются на двух предыдущих и являются продуктом их прогрессивного развития в онто- и филогенезе.

Неассоциативное научение

Суммационная реакция. Феномен суммации в центральной нервной системе давно и хорошо изучен. В его основе лежит *сенсбилизация* — повышение чувствительности нервной ткани к раздражающим агентам и *фасилитация* — облегчение запуска именно данной реакции. У простейших и низших беспозвоночных наблюдаются реакции, напоминающие условные рефлексы: освоение определенного маршрута передвижения, навыки скопления в определенных местах пространства, различение съедобного и несъедобного, защитные двигательные реакции на прежний индифферентный раздражитель.

Однако при детальном анализе выяснилось, что эти навыки обладают свойствами суммационной реакции:

- 1) они не могут сохраняться длительное время и обязательно исчезают;
- 2) вызывающие их раздражители не обладают специализированным сигнальным значением;

3) после исчезновения они самостоятельно не восстанавливаются;
4) их исчезновение есть процесс разрушения, а не временного торможения.

Суммация является одной из форм индивидуального приспособления у примитивных животных. Однако в преобразованном, замаскированном виде суммационная реакция выступает как важный элемент более сложных форм индивидуального обучения и у высших животных. Клеточные механизмы суммации участвуют в процессах обучения и памяти у высших животных.

Привыкание. Привыкание состоит в относительно устойчивом ослаблении реакции вследствие многократного предъявления раздражителя, не сопровождающегося каким-либо биологически значимым агентом (пищевым, оборонительным, сексуальным и т. д.), т. е. подкреплением.

Явление привыкания широко распространено. Привыкание у одноклеточных — это кратковременный процесс, не обладающий способностью к тренировке. У низших кишечнополостных с диффузной нервной системой (гидр) выработка привыкания в каждом последующем опыте проходила быстрее.

У низкоорганизованных животных (одноклеточные и животные с примитивной нервной системой) повышенная реактивность к одним сигналам (суммация) вместе со сниженной реактивностью к другим (привыкание), сохраняется на протяжении короткого промежутка времени, выступает в качестве главных механизмов адаптивных изменений индивидуального поведения, полностью зависящего от физико-химических параметров окружающей среды. Поэтому такое поведение можно назвать стимул-зависимым.

Привыкание совершенствуется в процессе эволюции и сохраняет важную роль в наборе поведенческих адаптаций. Оно проявляется в подавлении реакций, которые оказываются незначительными в жизни животного. Исследованиями установлено, что привыкание не является утомлением и зависит от специфичности стимула, силы раздражения и состояния организма.

Наиболее распространенной формой привыкания является *ориентировочный рефлекс*.

Биологическое значение ориентировочной реакции состоит в повышении возбудимости сенсорных систем для наилучшего восприятия действующих на организм раздражителей с целью установления их биологического значения. Поэтому основными факторами в возникновении ориентировочного рефлекса являются новизна, неожиданность и значительность раздражителя для организма.

В составе ориентировочной реакции выделяют два процесса: 1) начальная реакция тревоги, удивления сопровождается повышением тонуса мышц и фиксированием позы (затаивание), генерализованной активацией разных отделов мозга; 2) исследовательская реакция внимания, поворот головы, глаз, ориентация рецепторов по направлению к раздражителю. Эта стадия рассматривается как период анализа раздражителя и сопровождается более локальными изменениями биоэлектрической активности мозга.

Исследование динамики ориентировочного рефлекса у человека и животных показало, что он возникает не на сам стимул как таковой, а в результате сличения стимула со следом, оставленным в нервной системе предшествующими раздражителями. Если стимул и след совпадают, то ориентировочная реакция не возникает. В том случае, если информация о стимуле и хранящиеся в памяти следы от предшествующих раздражителей не совпадают, то ориентировочная реакция возникает и оказывается тем интенсивнее, чем больше выражено такое рассогласование.

Импринтинг (запечатление). Особое место занимают процессы на ранних этапах постнатального развития, связанные с установлением жизненно важных контактов в гнезде, в стаде или стае, в группе или семье, с родителями.

Комплекс поведенческих адаптаций новорожденного, который обеспечивает первичную связь между ним и родителями и как бы замыкает цепь преобразований эмбрионального периода, позволяя реализовать новорожденному уже сформированные механизмы восприятия и реагирования, именуют импринтингом (запечатлением).

Теорию импринтинга выдвинул К. Лоренц в 1937 г. Он считал, что молодые птицы узнают взрослых членов своего вида не инстинктивно, а с помощью импринтирования. Последнее выполняется на

основе врожденной способности следовать за движущимся объектом, который попадает в их поле зрения сразу после вылупления. К. Лоренц считал, что от истинного ассоциативного обучения импринтинг отличается следующими четырьмя особенностями:

1) он приурочен к ограниченному периоду жизни, именуемому «критическим или чувствительным периодом»;

2) импринтинг не обратим, т. е., возникнув, он сохраняется на всю жизнь;

3) обучение путем импринтирования не требует подкрепления;

4) Лоренц понимал импринтинг как форму «супериндивидуального условного рефлекса», при котором запечатлеваются не индивидуальные, а видоспецифические характеристики жизненно важного объекта. Например, поведение в результате импринтирования будет направлено не к конкретной особи, которую воспринимало животное, а к целому классу организмов, к которым принадлежала данная особь.

Причем для выработки предпочтения оказывается не существенным длительность экспозиции объекта. Значит, связи, возникающие при запечатлении, шире, чем реакции следования, которые изучал К. Лоренц. Отсюда становится понятным запоминание животными местности, положения норы, гнезда и других жизненно важных ориентиров.

До сих пор остается спорным вопрос о критическом периоде запечатления, его продолжительности и факторах, его определяющих. Совершенно не разработан вопрос о возможности запечатления матерью своих детенышей. Например, козы, если их лишить своих детенышей только на 15 минут после родов, принимают и допускают их к себе. При удлинении этого времени до 3,5 часов козы отвергают детенышей. Такая же привязанность отмечена и у овец.

В самостоятельную категорию К. Лоренц отнес «половое запечатление». Суть состоит в том, что самец птицы, воспитанной среди птиц другого вида, став взрослым, предпочитает в качестве половых партнеров только самок этого вида, но не своего собственного. Усыновленные самцы игнорируют самку собственного вида и ухаживают за самкой, принадлежащей виду его приемных родителей. Тот

факт, что импринтинг возникает задолго до созревания соответствующего поведения, подтверждается следующим наблюдением. Прогривание песни молодым птицам влияет на песню, которую они будут петь спустя месяцы, когда достигнут половозрелости.

Мы еще вернемся к обсуждению импринтинга в главе, посвященной развитию психики в онтогенезе.

Подражание. В результате имитации (подражания) животное выполняет видотипичные действия путем непосредственного наблюдения за действиями других животных своего вида. Эти последние являются побуждающим фактором для одновременного ухода всех членов стада или стаи от хищника для собирания пищи, отдыха и т. п. Путем имитационного научения животные на основе общения формируют поведение, которое вполне укладывается в рамки видового стереотипа.

Особенно это характерно для молодых животных, которые путем имитации родительского поведения обучаются различным проявлениям поведенческого репертуара своего вида. Такое имитационное научение названо облигатным. Например, «зрители», присутствующие при акте повреждения члена их же стада или сообщества, вырабатывают рефлекторные защитные акты и могут в будущем избежать опасности.

В результате подражания может формироваться очень сложное поведение. Например, шимпанзе обучают детенышей использовать орудия для раскалывания орехов. Мать намеренно демонстрирует детенышу последовательность действий, в случае необходимости поправляя его ошибки.

Ассоциативное научение

В процессе эволюционного развития в поведении животных появляется качественно новый компонент научения — *навык*, который является центральной формой факультативного научения. По мнению российского психолога А. Н. Леонтьева (1903–1979; «Проблемы развития психики», 1959; «Развитие памяти», 1931), если рассматривать навыки как любые связи, которые возникают в процессе

приобретения индивидуального опыта, это понятие становится слишком нечетким и не может быть использовано для строгого научного анализа. Таким образом, понятия «навык» и «научение» надо строго разграничивать.

Способность к выработке навыков проявляется на определенном уровне эволюционного развития животного. Решающим для формирования навыка будет успешность выполняемых двигательных действий, а также подкрепление этих движений положительным результатом. Научение может происходить на основе информации, которую особь самостоятельно получила при активном поиске раздражителя или в процессе общения с другими особями. К последнему варианту относятся процесс подражания и разнообразные процессы обучения.

Важно отметить, что навык формируется в результате *упражнения*. Для того чтобы он сохранился, необходима постоянная тренировка, это позволит усовершенствовать навык. При отсутствии систематической тренировки навыки постепенно разрушаются.

Классические условные рефлексы. Формы ассоциативного поведения характеризуются совпадением во времени (ассоциацией) какого-либо воспринимаемого индифферентного раздражителя — внешнего или внутреннего — с деятельностью самого живого организма. В результате раздражитель приобретает роль предупреждающего фактора, сигнализирующего наступление предстоящих событий и подготавливающего организм к взаимодействию с ними.

Для опыта, осуществленного Павловым, требовалась звукоизолированная комната, где можно было контролировать условия внешней среды, специально оборудованное место для животного и устройство для автоматической подачи пищи. По мере надобности могли предъявляться стимулы разной природы (звонки, вспышки света и т. п.). Посредством несложной хирургической операции Павлов выводил у собаки слюнный проток наружу, так что слюну можно было собирать и измерять ее количество. В типичном эксперименте умеренно голодную собаку несколько раз оставляли в звукоизолированной комнате, чтобы она привыкла к обстановке и не испытывала эмоционального напряжения. В этот период тщательно замерялось выделение слюны, которое обычно бывало незначительным. Затем

предъявлялся стимул — включался звонок, что могло вызывать легкое усиление слюноотделения (как следствие открытого Павловым ориентировочного рефлекса), но после нескольких повторений собака обычно теряла к нему интерес. Далее начинался процесс выработки условного рефлекса. Звучал звонок, через несколько секунд в миску собаки падала еда. Пока собака ела, измеряли количество выделившейся слюны, а когда слюноотделение прекращалось, снова звенел звонок и появлялась пища. После нескольких таких сочетаний звонка и пищи проводился следующий эксперимент, в котором звонок не сопровождался появлением пищи. Сигнал, ранее нейтральный, теперь вызывал выраженное слюноотделение — срабатывал условный рефлекс (рис. 24). В подобной ситуации пища является безусловным стимулом, звонок — условным стимулом, или условным сигналом, а совместное появление пищи и звонка называется подкреплением. Само образование условных рефлексов обозначают термином «обусловливание».

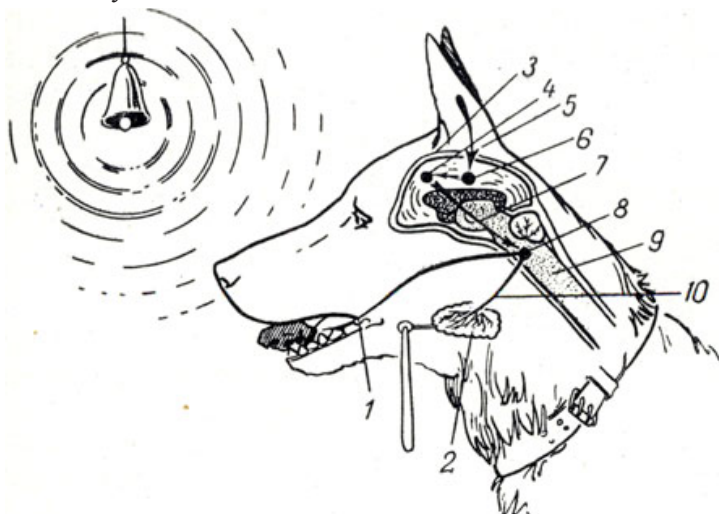


Рис. 24. Схема образования условного рефлекса: 1 — чувствительный нерв языка; 2 — слюнная железа; 3 — черепная коробка; 4 — пищевой корковый центр; 5 — слуховой чувствительный нерв; 6 — слуховой нервный центр; 7 — соединительный нервный путь; 8 — пищевой безусловный центр; 9 — продолговатый мозг; 10 — эффекторный (секреторный) нерв

Павлову удалось показать, как возникает условный рефлекс в ответ на разнообразные сигналы и разные типы и условия подкрепления. Кроме того, он обнаружил, что в том случае, когда условный сигнал многократно предъявляется без подкрепления, происходит затухание рефлекса. При этом реакция ослабевает, часто становится нерегулярной, и в конце концов условный сигнал перестает действовать.

Павлов показал также наличие поведенческих реакций, связанных с условнорефлекторными реакциями. Например, после того, как была выработана условнорефлекторная реакция слюноотделения на звук звонка определенной высоты, ее удавалось вызвать и звонком с другой высотой звука; в еще одном эксперименте слюноотделение вызывалось почесыванием не только определенного места на лапе, но и соседних участков. В каждом случае степень реакции на новый стимул зависела от того, насколько он был сходен с изначальным стимулом. Звонок, незначительно отличающийся по высоте, или почесывание места, близкого от первоначального, приводили к почти такому же слюноотделению, что и исходные сигналы; сильно отличающийся по высоте звонок или почесывание отдаленного участка вызывали отделение меньшего количества слюны. Как выяснилось, такой эффект, названный генерализацией, можно нейтрализовать, если подкреплять только изначальный сигнал, прекратив подкрепление остальных. В этом случае у животного развивается способность к различению: реакция в полной мере проявляется лишь на первоначальный условный сигнал, а на все другие бывает незначительной или вовсе отсутствует. Используя данную методику, Павлов получил возможность определять, каковы те минимальные изменения стимула, которые способна различить собака.

Павлов применял термин «условный рефлекс» к любым индивидуально приобретенным типам поведения. Понятие о сигнальном раздражителе, однако, не объясняет все виды научения. Термин «условный рефлекс» используется теперь в более узком значении, применительно к ситуациям, аналогичным исходным экспериментам Павлова, например, к работе вегетативной нервной системы, управляющей деятельностью желез и гладкой мускулатуры. Признается также, что условные рефлексы широко представлены в эмоцио-

нальном поведении. Хорошо изучены условные рефлексы человека, возникающие на основе мигательного рефлекса, слюноотделения, потоотделения, сужения и расширения зрачков, сокращения и расслабления гладких мышц стенок кровеносных сосудов. Тем не менее существует значительная область приобретенного поведения, формирующегося на основе иных механизмов. Так, оказалось, что в отличие от условного рефлекса, при котором появлению реакции на условный сигнал всегда предшествует его подкрепление, у животного может сформироваться реакция, которая в прошлом подкреплялась *после* ее проявления (этот механизм получил название оперантного обусловливания).

При павловском методе ответная реакция строго следует за стимулом, а безусловное подкрепление связывается с условным стимулом благодаря образованию условно-рефлекторной связи.

Инструментальные условные рефлексы. В эту форму ассоциативного обучения объединяют условные рефлексы, которые строятся на основе активной целенаправленной деятельности животного. Значение имеет не только внешняя сигнализация, но и поведение самого животного. Подкрепление (например, пища) дается только после того, как животное совершает какое-либо действие. Голубь клюет кнопку, кошка нажимает на педаль, крыса бежит по лабиринту или переходит в безопасную часть клетки (реакция избегания).

При выработке условных рефлексов по методу Павлова животному изначально предлагается выполнить определенные движения, которые оно должно совершить, чтобы получить подкрепление. При методе Скиннера животное должно самостоятельно найти эти движения, возможно, путем проб и ошибок. Примером может послужить эксперимент с крысой, которую помещают в клетку. Пищевое подкрепление она получит лишь в том случае, если случайно нажмет планку, закрепленную у стенки клетки (рис. 25). При этом в нервной системе крысы образуется временная связь между случайным нажатием планки и появлением кормушки. Можно и значительно усложнить эксперимент: дать животному возможность выбрать одно из двух действий, которые приведут к разным, противоположным, результатам. Например, при нажатии на педаль в клетке попеременно

включается обогреватель и выключается вентилятор или наоборот. Крыса, таким образом, может регулировать температуру в клетке.

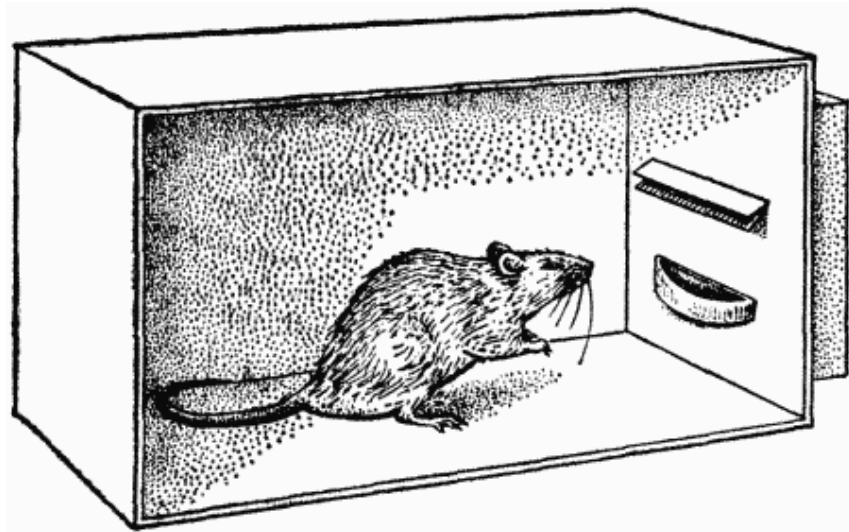


Рис. 25. Схема ящика Скиннера. Нажав на расположенную сверху подвижную дощечку, крыса получает пищу в кормушке

Принципы инструментальных условных рефлексов были открыты и разработаны в США. Первый шаг в этом направлении был сделан в трудах Моргана (1852–1936). В 1894 г. он провозгласил свое знаменитое правило: «Ни в коем случае нельзя считать какое-либо действие результатом упражнения более высокой психической способности, если его можно объяснить на основе способности, стоящей ниже по психологической шкале». Морган оказал большее влияние на развитие бихевиоризма, особенно на Уотсона и Торндайка. Торндайк провел ряд опытов, в которых кошки должны были нажимать на задвижку или тянуть за пружину, чтобы, открыв дверцу, выйти из решетчатого ящика и съесть приманку. Голодная кошка, впервые посаженная в ящик, производит множество действий: скрежет стенки, тянется к пище через щели в ящике. Наконец, она случайно ударяет по запирающему механизму и открывает дверцу.

Э. Торндайк (1874–1949) первым из психологов применил к изучению поведения животных экспериментальный подход, в противовес господствовавшему в психологии человека того времени методу интроспекции. В его экспериментах животное после множества проб, которые в большинстве своем были ошибочными, наконец, совершает нужное действие, а при повторных помещениях в тот же ящик выполняет его каждый раз быстрее и чаще. Торндайк первым ввел графическое изображение успешности выработки навыка — «кривую научения».

Дрессировку также можно выделить в самостоятельный тип обучения, т. к. в основе лежит активное взаимодействие человека и животного. Дрессировка обычно имеет определенное практическое значение. Дрессировка — сложный процесс, она не является цепью условных рефлексов. Наибольшая трудность, с которой сталкивается исследователь, заключена в том, чтобы животное поняло, чего ждет от него дрессировщик. Ожидаемые действия должны быть видотипичны для животного, однако в данных условиях могут быть непривычными для него.

Теория дрессировки разработана советским зоопсихологом М. А. Герд. Процесс дрессировки она предлагала разделить на три этапа:

1. На этапе *наталкивания* дрессировщик должен заставить животное выполнить требуемую систему действий. Примером может послужить известный цирковой номер, при котором животное (например, собака) раскатывает ковер. При дрессировке собаки человек демонстрирует ей кусочек лакомства, стоя возле свернутого в трубку ковра, но не дает схватить пищу. Животное приходит в возбуждение, начинает оживленно подскакивать на месте, лаять, перебирать передними лапами. При этом любые случайные прикосновения собаки к коврику подкрепляются небольшими кусочками лакомства. Постепенно собака специально станет касаться лапами ковра, чтобы получить подкрепление, у нее сформируются нужные для номера движения лапами по коврику. Впоследствии все эти движения тщательно отрабатываются, уточняется их направленность.

На этом этапе дрессировки можно действовать тремя методами. Первый — метод *непосредственного наталкивания*, когда дрессировщик заставляет животное двигаться за привлекательным для него объектом (например, пищей). Второй метод — *косвенное наталкивание*: дрессировщик провоцирует движения, не направленные на приманку, но вызываемые возбуждением животного. Таким методом формируются манипуляционные действия конечностей: перенос предметов, обхватывание, толкание и др. При методе *сложного наталкивания* у животного сначала вырабатывается навык, а затем в другой ситуации его заставляют применять этот навык по-другому. Например, вначале морского котика обучают сбрасывать мяч в руки дрессировщику. Затем дрессировщик на несколько мгновений прячет руки за спиной. Котик вынужден задержать мяч на носу, потому что получает подкрепление только после попадания мяча в руки дрессировщика. Постепенно длительность удержания морским котиком мяча увеличивается, а в итоге создается цирковой номер с балансированием мячом.

2. На этапе *отработки* — дрессировщик сосредоточивает усилия на том, чтобы избавиться от лишних движений животного, которые сопровождают необходимые действия. Особенно это касается всевозможных ориентировочных реакций, вызванных новой для животного ситуацией. Когда лишние движения устранены, первичная система действий «отшлифовывается», необходимые движения делаются достаточно четкими и длительными, подбирается удобная сигнализация для управления действиями животного. При этом реакция на пищевое подкрепление должна заменяться реакцией на сигнал дрессировщика (например, звук свистка).

На этапе отработки также применяются приемы наталкивания. Например, правильная осанка животного, стоящего на задних лапах, может быть зафиксирована поднятием приманки над его головой. С помощью этих приемов осуществляется выработка искусственной сигнализации.

3. Последний этап дрессировки — *упрочение*. На этом этапе усилия сосредоточиваются на закреплении приобретенных навыков,

а также обеспечивается их обязательное воспроизведение в ответ на сигнал. Наталкивание здесь уже не применяется. Пищевое подкрепление производится не после каждого навыка, а по окончании всего комплекса действий. В результате навыки приобретают форму стереотипной реакции, когда конец одного действия является началом второго и т. д.

Таким образом, искусственная выработка навыков у животных — очень сложный процесс, хотя он бесспорно уступает по степени многоплановости формированию навыков у животных в естественных условиях.

Когнитивное научение

Изучение когнитивных процессов у животных связано с именем Э. Толмена (1886-1959), основателя необихевиоризма. Толмен выдвинул представление о том, что поведение животных целенаправленно, что животное учится выявлять, «что ведет к чему» (смысловые связи между элементами среды), причем то, что оно усваивает, может не проявляться внешне, а храниться в памяти в виде представлений или образов. У животного формируется некая «когнитивная карта», или «мысленный план», например, характеристик лабиринта, а затем по этому плану оно строит свое поведение. Когнитивная карта может создаваться и без подкрепления (латентное обучение).

Образное (психонервное) научение. Представление о психонервном научении сформулировал И. С. Бериташвили (1884–1974). Бериташвили изучал поведение животных разработанным им методом свободного поведения. В ходе исследования выяснилось, что у высших животных при первом же восприятии местоположения пищи создается образ или конкретное представление пищи и ее местоположения в данной среде. Этот образ сохраняется, и каждый раз, когда животное сталкивается с этой средой или ее элементом, животное производит такое же ориентировочное движение головой, как при непосредственном восприятии пищи, подходит к местоположению пищи, обнюхивает его, если находит пищу — съедает. Такое поведение, направленное образами, в отличие от условно-рефлектор-

ного поведения, которое Бериташвили считал автоматизированным, произвольным, он назвал произвольным, психонервным.

Психонервная деятельность, направляемая воспроизведением образов предыдущего опыта, основана на образном поведении животного, когда основным действенным стимулом для запуска какого-либо поведенческого акта становится не сам реальный объективный стимул окружающей среды, а «нейронный» образ этого стимула, сформировавшийся в нервных центрах (И. С. Беритов). Поведенческие акты, определяемые психонервной деятельностью, возникают при воспроизведении образа жизненно важного объекта, приводящего к удовлетворению какой-либо органической потребности животного и человека. Например, в случае индивидуального пищевого поведения таким конечным объектом является пища. Воспроизведенный «образ» пищи проецируется в определенном месте внешней среды и служит стимулом для движения животного к данному месту подобно тому, как это происходит, когда действительно пища располагается в этом месте. На определенном этапе формирования «психического» образа пищи он оказывается более сильным стимулом, чем реальная пища: животное подбегает к месту, ассоциируемому животным с пищей, но в действительности не содержащей ее (хотя животное хорошо видит, что пищи нет, но «образ пищи» оказывается сильнее реальности).

И. С. Бериташвили описывает следующие характерные особенности психонервной деятельности.

Психонервная активность интегрирует элементы внешней среды в одно целостное переживание, производящее целостный образ. Для этого достаточно, чтобы животное один раз восприняло данную среду.

Психонервный образ легко воспроизводится под влиянием только одного компонента внешней среды или раздражителя, напоминающего среду.

Это воспроизведение может происходить спустя длительное время после начального восприятия жизненно важной ситуации. Иногда образ может удерживаться всю жизнь без повторного его восприятия.

При такой форме обучения устанавливаются временные нервные связи между нервным субстратом образа и двигательными центрами мозга. При повторном восприятии реакции легко автоматизируются.

Двигательная активность животного при репродукции образа зависит от условий его формирования, от давности возникновения, его жизненного значения, пространственных признаков ситуации.

Психонервная активность высших позвоночных животных преобладает над другими формами обучения и является определяющим фактором поведения.

Система нейронов, являющаяся материальным субстратом психонервного образа, участвует в ориентировочной деятельности и расположена в неокортексе.

И. С. Бериташвили приводит следующие основные отличия психонервного научения от условно-рефлекторной деятельности:

1. Психонервный образ формируется сразу после одного предъявления, а формирование условного рефлекса требует повторяемости.

2. Условный рефлекс, не сопровождающийся подкреплением, осуществляется в течение длительного времени и гаснет постепенно. Психонервный образ, не сопровождающийся удовлетворением соответствующей биологической потребности, быстро перестает вызывать индивидуально направленное поведение.

3. Если условный рефлекс может образовываться и в отсутствие коры, то целостные представления могут возникать только при наличии интактной (неповрежденной) коры и прежде всего лобных долей больших полушарий.

4. Условный рефлекс подразумевает формирование временной связи между сенсорными и моторными элементами коры. Психонервное поведение обусловлено возникновением связей между сенсорными элементами коры.

5. Психонервная активность определяет включение — выключение условных и безусловных рефлексов и последовательность их протекания в данной ситуации.

Однако еще раз напомним, что при повторной тренировке индивидуальное поведение автоматизируется и в дальнейшем протекает по закономерностям условно-рефлекторного обучения.

Вероятностное прогнозирование (экстраполяция). Под вероятностным прогнозированием понимается предвосхищение будущего, основанное на вероятностной структуре прошлого опыта и информации о наличной ситуации (А. С. Батуев). Оба этих фактора служат основой для создания гипотезы о предстоящем будущем, причем каждой из них придается определенная вероятность. В соответствии с таким прогнозом осуществляется подготовка к действиям в предстоящей ситуации, приводящим к наиболее вероятному достижению цели, как считал Н. А. Бернштейн.

Нервная система животных обладает способностью оценивать не только вероятность появления тех или иных стимулов (раздражителей), но и вероятность удовлетворения потребности (подкрепления). Проявление вероятности (наряду с другими характеристиками внешней среды) выделяются нервной системой и фиксируются в памяти не только человека, но и животных. Причем механизм предвидения в структуре поведенческого акта строится с учетом вероятностной структуры среды и вероятности достижения цели. Таким образом, по А. С. Батуеву, теория вероятностного обучения исходит из предсказания статистических закономерностей и выбора оптимальных стратегий поведения при обучении животных в среде независимых или зависимых вероятностно возникающих раздражителей.

При построении своего поведения животные прогнозируют вероятность нахождения пищевого объекта в данной среде, одновременно прогнозируя поведение возможного хищника или врага, чтобы не стать самому жертвой.

Различают несколько форм вероятностного прогнозирования:

1. Прогнозирование различных форм независимых от субъекта событий.

2. Прогнозирование своих ответных активных действий.

3. Прогнозирование целенаправленных действий не только в соответствии с их частотой в прошлом опыте, но и с их значимостью для животного и предполагаемым результатом.

4. Прогнозирование в общении с другими объектами (в стае, с человеком); предполагает использование гипотез о наиболее вероятных действиях своих партнеров.

5. Прогнозирование действий и целей с учетом собственных энергетических затрат.

Экстраполяционная деятельность проявляется как генетически детерминированная врожденная способность животного использовать приобретенный в течение жизни опыт в новой, незнакомой для него среде (О. С. Адрианов). Экстраполяционная деятельность является важным объективным подходом к изучению элементарной расщудочной деятельности.

Когнитивные формы научения, включая в себя репертуар более простых форм научения, выступают в качестве одного из фундаментальных свойств высшей нервной деятельности.

Латентное научение. В организм все время поступает поток сигналов от окружающей среды, на которые он должен реагировать. Некоторые из этих сигналов ясно осознаются, другие воспринимаются менее четко, а третьи, вероятно, вообще не доходят до сознания, хотя и сохраняются в памяти на уровне низших нервных центров.

Согласно представлениям Толмена — одного из пионеров когнитивного подхода в теории научения — все эти сигналы обрабатываются и преобразуются мозгом. При этом в мозгу создаются своего рода карты окружающей среды, или *когнитивные карты*, с помощью которых организм определяет, какие реакции будут наиболее адекватными в какой-либо новой ситуации или при внезапном изменении привычных обстоятельств.

Толмен пришел к этому выводу, когда установил, что обучение крыс в лабиринте не происходит чисто механически, как считали в те времена бихевиористы. Если бы речь шла о простом механическом усвоении, то в случае перекрытия обычного пути в лабиринте или изменения каких-то условий крысе пришлось бы отыскивать новый маршрут, ведущий к цели. Толмен же, напротив, обнаружил, что если крыса уже научилась находить пищу по кратчайшему пути, то после закрытия этого пути она спонтанно меняет свой маршрут и без какого бы то ни было нового научения и новых ошибок находит пищу, но идет теперь по другому, более длинному пути. В других

экспериментах он показал, что если залить коридоры лабиринта водой, то крыса все равно находит правильный путь, но уже вплавь. При этом, разумеется, используются уже совершенно иные двигательные реакции.

Эксперимент, демонстрирующий явление латентного научения, был проведен Спенсом и Липпитом в Университете Иова. Использовался простой Y-образный лабиринт с двумя целевыми ящиками. В правом конце лабиринта помещали воду, в левом — пищу (рис. 26). Во время опыта крысы не были голодны и не испытывали жажды. Перед каждым из ежедневных опытов они были накормлены и напоены. Однако им хотелось бегать, потому что после каждой пробежки их брали из того целевого ящика лабиринта, которого они достигали, и снова помещали в клетку с другими животными. С ними проводилось в течение 7 дней по 4 опыта в день; 2 опыта с кормушкой в правом конце и 2 — в левом.

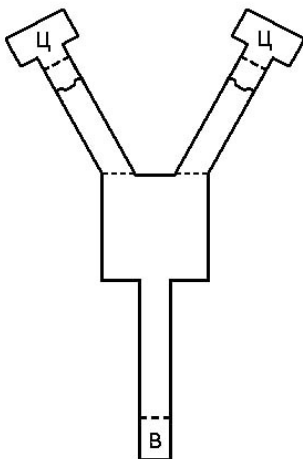


Рис. 26. Схема лабиринта

В критическом опыте животные были разбиты на 2 подгруппы: одну из них не кормили, другой не давали пить. Обнаружилось, что уже с первой попытки подгруппа голодных крыс бежала в левый конец, где была пища, чаще, чем в правый, а подгруппа крыс, ис-

пытывавших жажду, — к правому концу, где была вода, чаще, чем к левому.

Эти результаты показывают, что в условиях предыдущих недифференцированных и очень слабо подкрепляемых опытов животные, тем не менее, научились тому, где была вода и где была пища. Они приобрели когнитивную карту, т. е. ориентацию в лабиринте в том смысле, что пища находится в левом его конце, а вода — в правом, хотя в ходе приобретения этой карты они не проявляли какой-либо большей склонности — в виде реакций на стимул — идти к тому концу, который позднее становится соответствующим цели.

Таким образом, по мнению Толмена, животные усваивают не связь между стимулом и реакцией, а *значение* стимула как своего рода «дорожного указателя». По формулировке Толмена, они узнают, «что к чему ведет». При обучении в лабиринте в единое целое интегрируются запахи, особенности того или иного угла или стенки и связи между различными элементами. Животное как бы располагает эти элементы в пространстве, преобразуя совокупность относительно разнородных стимулов в единое структурированное целое.

В случае, когда речь идет о сложных формах научения, подкрепление становится необходимым не столько в самом процессе усвоения новой информации, сколько при ее использовании. Это в особенности касается выработки сложных психомоторных навыков.

Научение путем инсайта. С латентным научением оно сходно в том, что при инсайте определенная информация, разбросанная в памяти, как бы объединяется и используется в новой ситуации. С творчеством инсайт сходен в том отношении, что задача, возникшая в такой ситуации, решается оригинально и решение приходит спонтанно.

Научение путем инсайта было открыто Кёлером в результате наблюдений над обезьянами, проведенных в 1917 г.

Согласно взглядам Кёлера, у высших животных научение в большинстве случаев обусловлено не созданием механических ассоциаций между какими-либо стимулами или стимулом и реакцией, а скорее объединением опыта, накопленного в памяти, с той информацией, которой располагает индивидуум при решении проблемы.

Одна из обезьян Кёлера в эксперименте с недостижимым для нее бананом сначала пыталась достать плод одной палкой, потом другой, но палки были слишком коротки. Тогда она прекратила свои попытки, стала разглядывать находившиеся около нее предметы и вдруг быстро проделала логичную последовательность действий: схватила обе палки, вставила их одну в другую, просунула между прутьев клетки и достала банан (рис. 27).



Рис. 27. Султан — одна из обезьян Кёлера (1917) — интуитивно находит способ, позволяющий достать далеко расположенный банан с помощью вставленных друг в друга палок

В англоязычной литературе такое внутреннее связывание элементов, из которых складывается решение, получило название *инсайта* (*insight* — проникновение внутрь, постижение). На французский язык этот термин переводят иногда как *intuition* (интуиция).

Уже сами по себе эти слова в какой-то мере отражают то, что решение проблемы приходит внезапно, без каких-либо проб и ошибок, формирования реакций или логических рассуждений. Инсайт — это озарение, вспышка, осветившая сознание Архимеда, когда он, выскочив из ванны, внезапно закричал: «Эврика!»

Инсайт возможен только в том случае, если субъект уже решал какие-то задачи с помощью сходных элементов или встречался ранее с аналогичными ситуациями.

§ 4. РОЛЬ РАССУДОЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ В ОРГАНИЗАЦИИ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ. ЭЛЕМЕНТАРНОЕ МЫШЛЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Наличие у высших животных элементов разума в настоящее время не вызывает сомнения ни у кого из ученых. Интеллектуальное поведение представляет собой вершину психического развития животных. Вместе с тем, как отмечает Л. В. Крушинский, оно является не чем-то из ряда вон выходящим, а лишь одним из проявлений сложных форм поведения с их врожденными и благоприобретенными аспектами. Интеллектуальное поведение не только теснейшим образом связано с различными формами инстинктивного поведения и научения, но и само складывается из индивидуально изменчивых компонентов поведения. Оно дает наибольший приспособительный эффект и способствует выживанию особей и продолжению рода при резких, быстро протекающих изменениях в среде обитания.

Характерное свойство элементарной рассудочной деятельности заключается в способности организма улавливать простейшие эмпирические законы, связывающие предметы и явления окружающей среды, и на этой основе приобретать возможность оперировать ими при построении и реализации программ поведения в новых ситуациях. У человека эта способность развита в наибольшей степени и является одной из физиологических предпосылок, обеспечивающих возможность творческой деятельности.

Определения понятия «мышление животных»

Приведем определение А. Р. Лурия, согласно которому «акт мышления возникает только тогда, когда у субъекта существует соответ-

ствующий мотив, делающий задачу актуальной, а решение ее необходимым, и когда субъект оказывается в ситуации, относительно выхода из которой у него нет готового решения — привычного (т. е. приобретенного в процессе обучения) или врожденного».

Иными словами, речь идет об актах поведения, программа которых должна создаваться экстренно, в соответствии с условиями задачи, и по своей природе не требует действий, представляющих собой пробы и ошибки.

Мышление человека — процесс многогранный, включающий и развитую до уровня символизации способность к обобщению и абстрагированию, и предвосхищение нового, и решение задач за счет экстренного анализа их условий и выявления лежащей в их основе закономерности. В определениях, которые дают мышлению животных разные авторы, сходным образом отражаются всевозможные аспекты этого процесса, в зависимости от того, какие формы мышления выявляются теми или иными экспериментами.

Современные представления о мышлении животных складывались на протяжении всего XX в. и во многом отражают использованные авторами исследований методические подходы. Интервал времени между некоторыми работами данного направления составил более полувека, поэтому их сопоставление позволяет проследить, как менялись взгляды на эту исключительно сложную форму высшей нервной деятельности.

У высокоорганизованных животных (приматов, дельфинов, врановых птиц) мышление не ограничивается способностью к решению отдельных задач, но представляет собой системную функцию мозга, которая проявляется при решении разнообразных тестов в эксперименте и в самых разных ситуациях в естественной среде обитания.

Как утверждают ведущие российские психологи, *критериями наличия у животных зачатков мышления* могут быть следующие признаки:

- «экстренное появление ответа в отсутствии готового решения» (Лурия);
- «познавательное выделение объективных условий, существенных для действия» (Рубинштейн);

- «обобщенный, опосредованный характер отражения действительности; отыскание и открытие существенно нового» (Брушлинский);

- «наличие и выполнение промежуточных целей» (Леонтьев).

В структуру процесса мышления многие авторы включали способность как к экстренному решению тех или иных элементарных логических задач, так и к обобщению.

В. Кёлер (1925), впервые исследовавший проблему мышления животных в эксперименте, пришел к выводу, что человекообразные обезьяны обладают интеллектом, который позволяет им решать некоторые проблемные ситуации не методом проб и ошибок, а за счет особого механизма — «инсайта» («проникновения» или «озарения»), т. е. за счет понимания связей между стимулами и событиями.

В основе инсайта лежит, по мнению В. Кёлера, тенденция воспринимать всю ситуацию в целом и благодаря этому принимать адекватное решение, а не только автоматически реагировать отдельными реакциями на отдельные стимулы.

Наличие мышления у животных допускал И. П. Павлов. Он оценивал этот процесс как «зачатки конкретного мышления, которым и мы орудуем», и подчеркивал, что его нельзя отождествлять с условными рефлексам. О мышлении, по мнению И. П. Павлова, можно говорить в случае, когда связываются два явления, которые в действительности постоянно связаны: «Это уже будет другой вид той же ассоциации, имеющей значение, может быть, не меньшее, а скорее большее, чем условные рефлекс — сигнальная связь».

Американский психолог Н. Майер показал, что одна из разновидностей мышления животных — способность в новой ситуации реагировать адекватно за счет экстренной реорганизации ранее приобретенных навыков, т. е. за счет способности «спонтанно интегрировать изолированные элементы прошлого опыта, создавая новую, адекватную ситуации поведенческую реакцию».

Л. В. Крушинский дал следующее определение: мышление, или рассудочная деятельность, — это «способность животного улавливать эмпирические законы, связывающие предметы и явления внеш-

него мира, и оперировать этими законами в новой для него ситуации для построения программы адаптивного поведенческого акта».

При этом Л. В. Крушинский имел в виду ситуации, когда у животного нет готовой программы решения, сформированной в результате обучения или обусловленной инстинктом. При этом имеются в виду ситуации, выход из которых может быть найден не методом проб и ошибок, а именно логическим путем, на основе мысленного анализа условий задачи. По его терминологии, решение осуществляется на основе «улавливания эмпирических законов, связывающих предметы и явления внешнего мира».

Изучение мышления животных основано на выявлении ряда процессов. Для экспериментального изучения зачатков мышления животных используются достаточно многочисленные и разнообразные по своей природе тесты. Часть из них в той или иной степени воссоздает проблемные ситуации, которые могут возникать в естественной среде обитания.

Способность предвидеть результаты собственных действий.

Ряд авторов, исследовавших разумные элементы в целостном поведении животных в естественных или близких к ним условиях, особо отмечают еще и этот вид высшей нервной деятельности, а также способность к «активному оперированию следовыми образами и планированию действий».

«Социальное сознание». Это особая грань процесса мышления животных (*social cognition*), которая проявляется в способности учитывать поведение сородичей — совершаемые ими действия и их последствия. Примэк и Вудраф первыми начали систематическое изучение способности шимпанзе к отвлеченной оценке мысленных состояний других особей и прогнозированию на этой основе их намерений.

Способность животного оперировать так называемыми «эмпирическими законами», т. е. естественно присущими среде физическими закономерностями. Наряду с ними в экспериментах используются задачи, логическая структура которых задается произвольно и которые не имеют аналогов в природной среде (например, тест Ревеша–Крушинского).

Л. В. Крушинский ввел понятие элементарной логической задачи, т. е. задачи, которая характеризуется смысловой связью между составляющими ее элементами. Благодаря этому она может быть решена экстренно, при первом же предъявлении, за счет мысленного анализа ее условий. Такие задачи по своей природе не требуют предварительных проб с неизбежными ошибками.

Прибегая к терминологии когнитивной психологии, можно сказать, что эти «законы» входят в состав «познавательной карты», или «образной картины мира животного», т. е. той системы знаний, которую оно накапливает в течение жизни. На необходимость и плодотворность использования таких тестов указывал Д. Примэк, называя эту форму мышления животных «естественным мышлением» (*natural reasoning*), в отличие от их способности к обобщению и умозаключениям.

1. *Закон «неисчезаемости» предметов (object permanence)*. Животные способны сохранять память о предмете, ставшем недоступным непосредственному восприятию. Животные, «знающие» этот эмпирический закон, более или менее настойчиво ищут корм, тем или иным способом скрывшийся из их поля зрения. Представление о «неисчезаемости» есть и у многих птиц. Так, вороны и попугаи активно ищут корм, который у них на глазах накрыли непрозрачным стаканом или отгородили от них непрозрачной преградой. В отличие от этих птиц голуби и куры законом «неисчезаемости» не оперируют или оперируют в весьма ограниченной степени. Это выражается в том, что в большинстве случаев они почти не пытаются искать корм после того, как перестают его видеть.

Представление о «неисчезаемости» предметов необходимо для решения всех типов задач, связанных с поиском приманки, скрывшейся из поля зрения.

2. *Закон, связанный с движением*, — одно из самых универсальных явлений окружающего мира, с которым сталкивается любое животное независимо от образа жизни. Каждое из них без исключения с первых же дней жизни наблюдает перемещения родителей и сибсов, хищников, которые им угрожают, или, наоборот, собственных жертв.

Вместе с тем животные воспринимают изменения положения деревьев, травы и окружающих предметов при собственных перемещениях. Это создает основу для формирования представления о том, что движение предмета всегда имеет определенное направление и траекторию.

Знание этого закона лежит в основе решения задачи на экстраполяцию.

3. *Законы «вмещаемости» и «перемещаемости».* Имеется в виду, что на основе восприятия и анализа пространственно-геометрических признаков окружающих предметов животные «знают», что одни объемные предметы могут вмещать в себя другие объемные предметы и перемещаться вместе с ними.

В лаборатории Л. В. Крушинского разработаны две группы тестов, с помощью которых можно оценивать способность животных разных видов оперировать указанными эмпирическими законами в новой ситуации.

Как полагал Крушинский, перечисленные им законы не исчерпывают всего, что может быть доступно животным. Он допускал, что они оперируют также представлениями о временных и количественных параметрах среды, и планировал создание соответствующих тестов. Животные действительно способны оценивать количественные и даже числовые параметры стимулов.

Многие животные, в т. ч. обезьяны, в тесте на предпочтение выбирают стимулы большей площади и объема. По-видимому, они могут, также без специальной тренировки, воспринимать и сравнивать стимулы, различающиеся по числу элементов. Вороны и голуби, например, без всякой предварительной подготовки выбирают кормушку, содержащую большее число зерен или личинок мучного хрущака. В обоих случаях тест проводится в ситуации «свободного выбора», когда птицы съедают любую выбранную ими приманку, а обезьяны получают любой выбранный ими стимул.

Предложенные Л. В. Крушинским методики сравнительного изучения рассудочной деятельности с помощью элементарных логических задач основаны на допущении, что животные улавливают эти «законы» и могут использовать их в новой ситуации. Задачи постро-

ены так, что возможно их экстренное решение, принятое логическим путем, в соответствии с лежащим в их основе принципом, и не требующее предварительного обучения по методу проб и ошибок.

Например, опыт ставится следующим образом. Перед животным располагают ряд одинаковых непрозрачных кормушек, накрытых крышками (испытуемым демонстрируют ряд стаканов). В первый раз приманку вне поля зрения животного помещают в первую кормушку и предоставляют возможность ее отыскать. Во второй раз (также незаметно) приманку помещают во вторую кормушку, затем в третью и т. д. После того как приманка обнаружена в первой (1-е предъявление), а затем во второй (2-е предъявление) кормушках, животное уже имеет необходимую и достаточную информацию, чтобы понять, где будет спрятана приманка при следующем предъявлении теста. Иными словами, этой информации достаточно, чтобы определить закономерность дальнейшего перемещения приманки: она каждый раз будет находиться в новом месте, ближайшем к предыдущему.

Решение теста Ревеша—Крушинского исследовали у врановых птиц, голубей, крыс ряда линий, низших узконосых обезьян разных видов, а также нескольких человекообразных обезьян. Оказалось, что лишь в отдельных и весьма немногочисленных случаях животные и птицы были способны «идеально» определить закономерность перемещения приманки и находили ее безошибочно в нескольких предъявлениях задачи подряд. Тем не менее, за исключением голубей, у животных всех исследованных видов выбор кормушек по ходу предъявления теста был достоверно неслучайным. Число попыток, которое они делали для отыскания приманки, было существенно меньше, чем это должно быть при случайном «блуждании».

Определенные стратегии поиска (случайный, стереотипный или «программный») были обнаружены и при анализе решения теста животными разных видов. При этом оказалось, что у всех одни и те же стратегии встречаются в сходных пропорциях. Например, склонность к стереотипии — открыванию подряд всех кормушек — свойственна в равной степени всем изученным видам, а оптимизация поведения — снижение числа попыток, совершаемых при отыскании

корма, — составляет около 30% как у человекообразных обезьян, так и у крыс.

Анализ ошибок, совершаемых в процессе решения теста, свидетельствует, что животные всех видов ищут приманку главным образом там, где они ее находили в предыдущих пробах. При этом они крайне редко открывают новые кормушки, хотя условия задачи («приманка каждый раз в новом месте, соседнем с предыдущим») требуют именно этого.

Способность к обобщению и абстрагированию и формированию довербальных понятий. Л. А. Фирсов дает следующее определение данной способности: «Способность к обобщению и абстрагированию — это умение животного в процессе обучения и приобретения опыта выделять и фиксировать относительно устойчивые, инвариантные свойства предметов и их отношений».

Обобщение и абстрагирование обеспечивают ту сторону мышления животных, которая не связана с экстренным решением новых задач, а основана на способности в процессе обучения и приобретения опыта выделять и фиксировать относительно устойчивые, инвариантные свойства предметов и их отношений.

Это обеспечивает возможность не только реагировать на конкретные признаки единичных предметов и явлений, усвоенные в процессе обучения, но и создает основу для адекватных реакций в новой ситуации, при появлении новых стимулов или событий того же класса. Операция обобщения тесно связана с функциями памяти.

В качестве рабочей гипотезы можно принять постулированное Л. А. Фирсовым подразделение процессов обучения на первичные и вторичные.

Первичное обучение — процесс ассоциативный, связанный с формированием конкретных реакций на конкретные раздражители. Он предусмотрен процедурой эксперимента и контролируется с помощью подкрепления. В отличие от него *вторичное обучение* — процесс когнитивный, основанный на формировании мысленных представлений (образов). Он происходит одновременно с первым и обеспечивает дополнительную переработку информации, получаемой в ходе первичного обучения.

Благодаря вторичному обучению предметы и явления мысленно группируются (объединяются) по общим для них свойствам, что и составляет сущность операции обобщения.

Способность к обобщению и абстрагированию зависит от возраста животного, его индивидуальных особенностей, а также от уровня филогенетического развития данного вида.

Уровни обобщения и абстрагирования, доступные животным. Согласно существующим в психологии определениям, результатом операций обобщения и абстрагирования у человека является формирование понятий. Наряду с умозаключениями и суждениями понятия являются формами мышления, которые фиксируют отличительные признаки предметов и явлений. Человек оперирует понятиями разного уровня. Наряду с конкретными, эмпирическими для него более характерно образование отвлеченных, абстрактных понятий, выраженных в словесной (символической) форме. В связи с этим у отечественных физиологов и особенно философов применение термина «понятие» при трактовке поведения животных часто вызывало возражения. Однако несомненная способность животных к высоким степеням обобщения и абстрагирования диктует необходимость его употребления.

Способность животных выделять и хранить в отвлеченной форме информацию о наиболее устойчивых свойствах предметов и явлений обозначается в мировой литературе терминами *concept* и *concept-formation*. Следует еще раз напомнить, что, говоря о «понятии» у животного, обычно подразумевают, что это понятие «*двербальное*» (Фирсов, 1982; 1993), т. е. результаты операций обобщения и абстрагирования хотя и хранятся в отвлеченной форме, но не выражаются словами. По нашему мнению, такая формулировка Л. А. Фирсова четко описывает определенный уровень когнитивной деятельности животных.

Критерием для определения уровней обобщения, доступных животным, может быть степень разнообразия стимулов (или «диапазон отличий»), на которые они положительно реагируют в тесте на перенос (т. е. «узнают» обобщенный признак). По мнению ряда авторов (Фирсов, 1993; Mackintosh, 1985, 2000), на основе этого критерия

можно надежно выделить по крайней мере два основных уровня обобщения, доступных животным, — «допонятийный» и «довербально-понятийный».

«Допонятийный» уровень обобщения. Он отражает способность к обобщению стимулов по абсолютным характеристикам, к выделению общего признака «в наглядно представленных конкретных объектах». Критерий достижения этого уровня обобщения — способность к переносу ранее выработанной реакции на новые стимулы той же категории (рис. 28). Можно сказать, что при этом отражение действительности осуществляется в форме ощущений, восприятий, представлений. При этом формируется правило выбора (например, по сходству), но правило частное. Оно действует только в отношении стимулов данной категории (например, цвета), а при предъявлении новых стимулов (заштрихованных предметов) животному приходится учиться заново. Такое обобщение обеспечивает способность, например, реагировать на любые предметы определенной формы или любые объемные фигуры, в отличие от плоских.

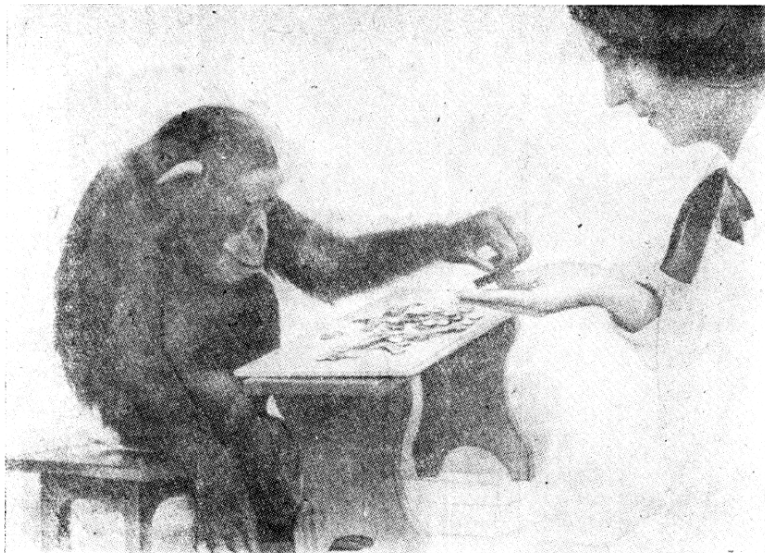


Рис. 28. Выбор по образцу (цвету и форме) тождественного предмета (опыты Н. Н. Ладыгиной-Котс)

Допонятийное обобщение — это именно тот уровень, который доступен большинству животных и который выявляется обычными методиками. Долгое время считалось, что это единственный доступный им уровень (Протопопов, 1950; Ладыгина-Котс, 1963).

Довербальные понятия. На основе процессов обобщения и абстрагирования у животных могут формироваться также довербальные понятия. Это означает способность к более высокому уровню обобщения, когда информация о свойствах предметов и явлений хранится в более отвлеченной форме.

Такой уровень обобщения (формирование довербальных понятий) проявляется как способность к переносу правильных выборов на более широкий диапазон стимулов, в т. ч. стимулов других категорий и других модальностей.

Так, в приведенном выше примере обучения птиц выбору по образцу из работы Уилсона и соавторов о наличии такого обобщения свидетельствовали правильные ответы галок на новые стимулы совершенно другой категории (не цвет, а разные типы штриховки). В этом случае птицы, правильно решившие тест на перенос при первых же предъявлениях, выбирали образец не по частному правилу «сходство по цвету», а по более отвлеченному правилу «сходство вообще», применимому к любым стимулам.

Довербальные понятия обеспечивают адекватное поведение в совершенно других ситуациях и экспериментальных процедурах. Например, в опытах Кёлера попугаи и ворон, сформировав обобщение об определенном числе единиц, могли узнавать не только любое соответствующее множество одновременно предъявляемых зрительных стимулов, но и такое же число последовательно действующих звуковых сигналов. Наряду с этим они могли применить его, когда требовалось совершить столько действий, сколько элементов было изображено на образце.

Уровень довербальных понятий (по Л. А. Фирсову) достигается за счет процесса вторичного научения, когда животное переходит от наглядно-образной к более абстрактной, хотя и невербальной форме обработки и хранения информации.

При более абстрактной форме обработки и хранения информации отражение действительности идет на уровне понятий, не опосредованных словом, — происходит «*обобщение обобщений*».

Это выражается в том, что животное вместо применения набора частных правил для отдельных пар или наборов стимулов использует единое отвлеченное правило, не зависящее ни от их второстепенных параметров (таких, как цвет, размер, форма и т. п.), ни от категории стимулов. Примерами формирования довербальных понятий могут служить также данные об успешном обобщении по относительным признакам: «сходство» (или «отличие»), «соответствие» (или «несоответствие»), «больше» («меньше»), «число» и некоторые другие.

Так, например, в опытах Л. А. Фирсова (1982) шимпанзе сначала научили выбирать большие по площади геометрические фигуры (сформировали обобщение по признаку «больше по величине»), а затем проверяли, возможен ли перенос этого обобщения на стимулы другой категории, где требуется использовать правило выбора «больше по числу». С этой целью обезьянам предлагали для выбора пары стимулов, на которых было изображено разное число точек. Правильные реакции (выбор большего множества) появлялись у шимпанзе в первых же пробах. Это свидетельствует о том, что обобщение по признаку «больше», сформированное в отношении размера фигуры, они применяют также и в отношении числа элементов множества, т. е. другой категории признаков. Иными словами, оно превратилось в обобщение обобщений — «больше вообще». Такой перенос и расценивают как показатель формирования довербального понятия.

Д. Примэк также предполагал, что эти разные уровни обобщения имеют в своей основе разные когнитивные процессы. Допонятийный уровень обобщения связан с наличием у животных образных, конкретных представлений. В отличие от них довербальные понятия обеспечиваются, по-видимому, формированием абстрактных мысленных представлений, благодаря чему результат операции обобщения существует в отвлеченной (хотя и невербальной) форме.

Формирование довербальных понятий доступно лишь наиболее высокоорганизованным животным — человекообразным обезьянам, врановым птицам, попугаям и, по-видимому, дельфинам. Многие исследователи (Орбели, 1949; Кёлер, 1956; Фирсов, 1993) полагают, что способность древних позвоночных к формированию довербальных понятий послужила основой для возникновения второй сигнальной системы.

Способность животных к символизации. Способности животных разных видов к символизации принято рассматривать как биологическую предпосылку возникновения второй сигнальной системы (речи) человека. Долгое время существовало, да и сейчас еще не полностью изжито представление, что между психикой человека, с одной стороны, и психикой животных — его близких и далеких родственников, с другой, лежит непроходимая пропасть и что способность к речи у человека не имеет никаких биологических корней. Такая точка зрения не была единственной, но именно она долгое время господствовала и в отечественной, и в зарубежной науке. Однако постепенно предположение о том, что и животные обладают какими-то, пусть самыми примитивными зачатками этой способности, получало все большее распространение.

Языки большинства животных, включая и язык обезьян, — это совокупность конкретных сигналов — звуковых, обонятельных, зрительных и т. д., которые действуют в данной ситуации и произвольно отражают состояние животного в данный конкретный момент.

Важная особенность основных видов коммуникации большинства животных — ее непреднамеренность, т. е. сигналы не имеют непосредственного адресата. Этим естественные языки животных принципиально отличаются от языка человека, который функционирует под контролем сознания и воли.

Как мы уже говорили, в языках животных сигналы видоспецифичны: в общих чертах они одинаковы у всех особей данного вида, их особенности определены генетически, а их набор практически не подлежит расширению.

Однако естественные языки высокоорганизованных животных имеют некоторые особенности. В настоящее время накапливается все больше сведений о том, что языки приматов и, по-видимому, других высокоорганизованных животных иногда выходят за рамки видоспецифической коммуникационной системы. Известно, например, что в языке верветок, зеленых маргышек имеются звуковые сигналы для обозначения конкретных объектов и явлений, в частности различных видов хищников. Они обозначают не «хищника вообще» как опасность, а конкретно леопарда, змею и др. Точно так же есть сигналы для обозначения не любого корма для утоления голода, а определенной пищи.

Язык человека позволяет передавать информацию и в отвлеченной форме, с помощью слов-символов, которые являются сигналами других, конкретных сигналов. Именно поэтому И. П. Павлов называл слово сигналом сигналов, а речь — второй сигнальной системой. Она позволяет не только реагировать на конкретные стимулы и сиюминутные события, но в отвлеченной форме хранить и передавать информацию об отсутствующих предметах, а также о событиях прошлого и будущего, а не только о текущем моменте.

В отличие от коммуникативных систем животных язык человека служит не только средством передачи информации, но и аппаратом ее переработки. Он необходим для обеспечения высшей когнитивной функции человека — абстрактно-логического (вербального) мышления.

Язык человека — это открытая система, запас сигналов в которой практически неограничен, в то время как число сигналов в репертуаре естественных языков животных невелико.

Звуковая речь, как известно, лишь одно из средств реализации функций языка человека, который имеет также и другие формы выражения, например различные системы жестов, т. е. языки глухонемых.

Способность животных к обобщению и абстрагированию, которая у наиболее высоко организованных млекопитающих и птиц достигает уровня формирования довербального понятия, позволяет

овладевать символами и оперировать ими вместо обозначаемых реальных предметов и понятий. Эта способность выявляется как в традиционных лабораторных экспериментах («счет» у шимпанзе и ворон), так и в ситуации общения человека с антропоидами, дельфинами, а также попугаем с помощью языков-посредников. При определенных методиках воспитания и обучения усвоенные обезьянами знаки действительно используются как символы в широком спектре ситуаций — не только для выражения просьбы о предмете, но для его наименования, для воздействия на других обезьян и человека, для передачи только им известной информации в отсутствие обозначаемого предмета, для составления синтаксически правильных предложений.

Прогрессом в этой области мы обязаны американским ученым, использовавшим в своей работе языки-посредники. На разных этапах исследования обезьян обучали различным видам искусственных языков. Все языки были построены по правилам английской грамматики, но использовали в качестве «слов» разные элементы:

- амслен (AMERICAN Sign LANGUAGE) — американский жестовый язык — (Алан и Беатрис Гарднер — шимпанзе Уошо (рис. 29) и др; Ф. Патерсон — гориллы Коко и Майкл; Л. Майлс — орангутан Чантек);
- язык пластиковых жетонов (Энн и Дэвид Примэк — шимпанзе Сара);
- йеркиш — язык значков-лексиграмм, изображенных на клавиатуре компьютера (Дуэйн Рамбо — шимпанзе Лана; Сью Сэведж-Рамбо — шимпанзе Шерман и Остин);
- сочетание йеркиша с пониманием устной английской речи (Сью Сэведж-Рамбо — бонобо Канзи и др).

Уже на самых ранних этапах экспериментов выяснилось, что, осваивая амслен (жестовый язык глухонемых), обезьяны комбинировали знаки не только для обозначения новых предметов.

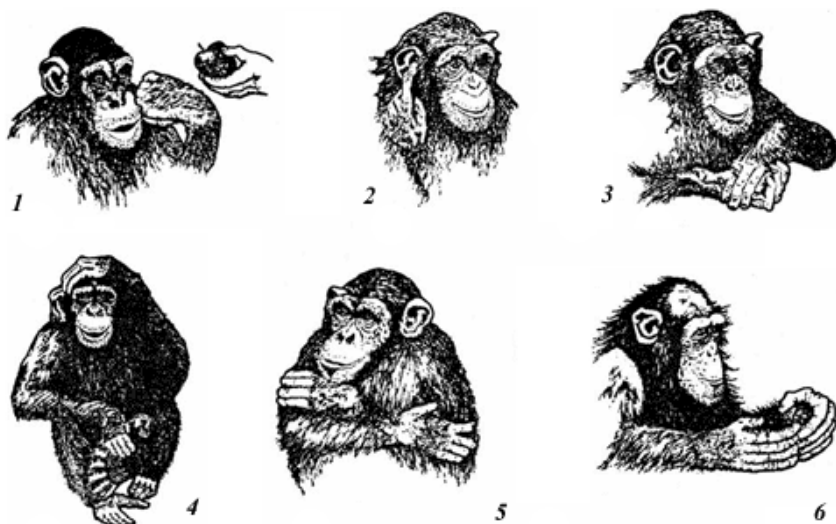


Рис. 29. Примеры знаков амслена, усвоенных Уошо: 1 — «фрукт»; 2 — «слушать»; 3 — «мяч»; 4 — «шляпа»; 5 — «бэби»; 6 — «еще»

Выучив всего 10-15 жестов, обезьяны по собственной инициативе объединяли их в 2-4-членные цепочки, напоминавшие предложения, которые произносят начинающие говорить дети. Было похоже, что они понимали не только значение, но и порядок употребления отдельных жестов. Первыми такими комбинациями были «дай — сладкий» и «подойди — открой», «Уошо — пить — скорее». Анализ структуры 158 фраз, самостоятельно составленных Уошо, показал, что в большинстве случаев порядок слов в них отвечает принятому в английском языке (подлежащее — сказуемое — дополнение) и отражает те же, что и у детей, основные отношения типа:

*субъект — действие,
действие — объект,
указательная частица — объект.*

Это показывает, что обезьяны понимали и передавали информацию о направленности действия, принадлежности предмета и его местонахождении. Они четко различали смысл фраз: «Роджер щеко-

тать Люси» и «Люси щекотать Роджер», «дай мне» и «я дам тебе», «кошка кусает собаку» и «собака кусает кошку» и т. п.

Типичные для шимпанзе последовательности знаков обычно были основаны на улавливании связей между предметами и явлениями внешнего мира, отражали их эмпирические представления.

На основании этих данных было высказано предположение, что обезьяны овладевают элементами синтаксиса. Однако дополнительный анализ тех же видео- и кино съемок показал, что такая гипотеза слишком оптимистична и не полностью подтверждается фактами. Так, выяснилось, что увеличение числа знаков в предложении чаще всего не прибавляет объема передаваемой обезьяной информации («Уошо — пить — чашка — скорее — пить — скорее»), многие из фраз остаются незаконченными, а часть из них вообще бессмысленна.

В ходе дискуссий по этому вопросу выяснилось, что в лингвистике и в детской психологии не существовало критериев того, с какого момента, с какой стадии детский лепет можно считать речью. Это и понятно, поскольку не было такой проблемы: ведь у детей раньше или позже лепет обязательно переходил в полноценную речь. Но для строгого сравнительного анализа речи ребенка и шимпанзе такие критерии были необходимы.

Многие критические замечания были направлены на то, что обезьяны вряд ли способны самостоятельно формировать семантически значимые и грамматически правильные предложения. Так, американский исследователь Г. Террес предполагал, что обезьяны могли строить свои фразы просто в подражание воспитателям, на самом деле не понимая их смысла. Веские доказательства того, что шимпанзе действительно могут усваивать общие принципы построения фраз и даже делать это самостоятельно, на основе понимания их смысла, а не просто подражая экспериментатору, были получены только в более поздних опытах в работах Сью Сэведж-Рамбо в 90-е гг. XX в. при обучении шимпанзе другому языку (йеркишу) и в других условиях.

Разработанный Рамбо язык-посредник «йеркиш» был более формализованным и контролируемым средством общения с обезьяной.

«Словами» этого языка служили значки на клавишах компьютера (лексиграммы), которые появлялись на мониторе, когда обезьяна нажимала на клавишу. Процесс обучения происходил как диалог обезьяны с компьютером, а не с человеком. Это обстоятельство представлялось весьма существенным. Оно исключало возможность невольных «подсказок» со стороны экспериментатора, препятствовало также слепому подражанию обезьяны действиям человека, которое предположительно могло играть роль в усвоении амслена.

Первая обезьяна, овладевшая этим языком, — шимпанзе Лана — научилась главным образом тому, чтобы нажимать на соответствующую клавишу компьютера для получения нужного ей предмета. Она продемонстрировала способность выстраивать лексиграммы на мониторе в соответствующем порядке, уверенно задавала вопросы (знак «?» в начале фразы), по собственной инициативе исправляла замеченные ошибки. Но, несмотря на то, что ее обучение было строго формализовано, она, как и обезьяны, «говорившие» на амслене, иногда делала совершенно неожиданные заявления, например произнесла: «Машина, пощечки, пожалуйста, Лану».

Поведение Ланы подтвердило данные, полученные при обучении амслену, — было доказано, что обезьяна строит фразы самостоятельно, без «подсказок» и подражания инструктору.

Открытие этого уровня когнитивных способностей животных подтверждает гипотезу Л. А. Орбели о наличии переходного этапа между первой и второй сигнальными системами и позволяет уточнить грань между психикой человека и животных. Оно свидетельствует, что и эта высшая когнитивная функция человека имеет биологические предпосылки. Тем не менее даже у наиболее высокоорганизованных животных — шимпанзе — уровень овладения простейшим вариантом языка человека не превышает способностей 2–2,5-летнего ребенка.

Одна из важнейших функций рассудочной деятельности — отбор той информации о структурной организации среды, которая необходима для построения программы наиболее адекватного акта поведения в данных условиях.

РЕЗЮМЕ

Генетически детерминированные формы поведения видоспецифичны, отбираются в процессе естественного отбора и обеспечивают приспособление к неизменным условиям существования. Они проявляются сразу, как в них появляется необходимость. Внутренние факторы формируют мотивацию, потребность в определенном действии. Внешние факторы, имеющие характер ключевого раздражителя, вызывают определенные формы поведения.

Приобретенные формы поведения формируются в результате научения. Они отражают личный опыт особи и обеспечивают приспособление к изменяющимся условиям.

Сложные формы когнитивного научения, рассудочная деятельность обеспечивают экстренную адаптацию. Они опираются на имеющийся опыт и доступны только животным со сложно организованным мозгом.

Поведение животного строится на базе трех основных компонентов высшей нервной деятельности: инстинктах, обучаемости и рассудке. В зависимости от удельной массы каждого из них можно условно охарактеризовать ту или другую форму поведения как инстинктивную, условно-рефлекторную или рассудочную. В повседневной жизни поведение позвоночных животных представляет собой интегрированный комплекс всех этих компонентов.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПРОВЕРКИ

1. Дайте определение таксисам, тропизмам и кинезам.
2. Перечислите критерии (признаки) инстинктивного поведения.
3. Опишите этологическую концепцию инстинкта.
4. Что такое супраоптимальный стимул?
5. Опишите импринтинг, его признаки и свойства.
6. Сравните классический (по Павлову) и инструментальный (по Скиннеру) условные рефлексy.
7. Что такое латентное научение?
8. Перечислите критерии рассудочной деятельности.
9. Какими методами изучается элементарное мышление животных?

ГЛАВА 4. РАЗВИТИЕ ПСИХИКИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Под *онтогенезом* понимают развитие организма от зачатия до смерти. Развитие животных, принадлежащих к разным таксономическим группам, настолько разнообразно, что необходимо дать сначала краткое представление об основных типах индивидуального развития.

§ 1. Типы онтогенеза

К моменту появления на свет любой организм является незрелым, его поведение базируется на врожденных реакциях. Одни формы поведения (например, пищевое) высокоорганизованы уже к моменту рождения, другие (половое, материнское) впервые появляются на более поздних стадиях онтогенеза.

Существуют два типа онтогенеза животных — *зрелорождающиеся* и *незрелорождающиеся*. Зрелорождающиеся уже в пренатальный период развития достигают довольно большой зрелости и попадают под влияние внешней среды, вылупившись или родившись уже вполне сформировавшимися, готовыми к активному взаимодействию с окружающей средой. Теленок антилопы гну менее чем через час после рождения способен бежать за матерью галопом. Новорожденная ящерица или черепаха сразу после вылупления начинает самостоятельную жизнь и не нуждается в родительской опеке (рис. 30). Они обеспечены набором безусловных рефлексов, обеспечивающих им определенную степень самостоятельности. Им остается только приобретать условные рефлексы.

Незрелорождающиеся появляются на свет еще не созревшими, еще не все безусловные рефлексы у них возникли и развились, а на них уже действует внешняя среда и устанавливает временные связи с имеющимися или только развивающимися реакциями. В результате условные рефлексы наслаиваются на безусловные, проникают друг в друга.



Рис. 30. Морская черепаха — пример зрелорождающегося животного



Рис. 31. Волк — типичный пример незрелорождающегося животного

Это важная особенность функционирования нервной системы и приспособления к условиям обитания вида. Л. А. Орбели (1961) следующим образом охарактеризовал *зрелорождающихся* и *незрелорождающихся*: «Одни животные уже внутри яйца, во внутриутробной жизни достигают довольно большой зрелости и попадают под влияние внешней среды, родившись или вылупившись из яйца уже вполне сформировавшимися, и им остается только приобретать новые условные рефлексы, а другие рождаются на свет еще не созревшими, еще не все безусловные рефлексы у них возникли и развились, а уже на них действует внешняя среда и устанавливает временные связи с теми реакциями, которые имеются уже налицо или которые вот-вот только развиваются, и в зависимости от этого вся безусловнорефлекторная деятельность уже дальше протекает иначе, чем она протекала бы, если бы животное было ограждено от влияний внешней среды. Этот «переплет», который создается между врожденными рефлексами и наслаивающимися на них условными рефлексами, «переплет» не просто суммирования, накладывания друг на друга, а проникновения друг в друга и взаимного влияния, представляет чрезвычайно важную сторону физиологии нервной системы и не менее важную сторону биологического процесса приспособления тех или иных видов к тем условиям существования, в которых они должны жить».

Среди зрелорождающихся можно выделить еще один довольно специфический вид онтогенеза — *онтогенез с метаморфозом*. Он не характерен для животных с внутриутробным типом пренатального развития. В этом случае из яйца выходит личиночная стадия. Обычно она ни внешним и внутренним строением, ни поведением и образом жизни не похожа на взрослую половозрелую стадию (*имаго*). Личиночных стадий может быть несколько (гусеница, куколка, бабочка).

Благодаря подобным различиям личиночные стадии и взрослые особи обитают в разных условиях, между ними нет конкуренции за жизненное пространство и источники питания (гусеница и бабочка, личинка и взрослая форма комара, головастик и лягушка). В результате опыт личинки вряд ли может пригодиться взрослой особи.

Сравним бабочку и гусеницу. Они различаются строением тела и способом передвижения, кормовой базой и строением ротового аппарата (грызущий у гусеницы и сосущий у имаго), способами защиты от хищников и т. д. В процессе метаморфоза, превращающего личинку в имаго, происходят сложнейшие преобразования поведения. Особенно у беспозвоночных животных. Для животных, развивающихся с метаморфозом, характерна крайняя степень зрелорождения, их поведение определяется в основном безусловными рефлексам.

Разнообразие типов онтогенеза затрудняет также и его периодизацию. К. Э. Фабри (1976) предлагает выделять лишь три крупных периода: *пренатальный*, *ранний постнатальный*, *ювенильный (игровой)*. Однако следует обратить внимание на существование следующего, четвертого периода онтогенеза — *зрелости*. Игровой период можно выделить далеко не у всех животных, он существует только у высших позвоночных. Что же касается игры как критерия психического развития, то австрийский ученый К. Фриш, лауреат Нобелевской премии, подчеркивал, что отсутствие игры у насекомых и ее наличие у высших позвоночных указывают на знаменательное различие между этими группами животных и свидетельствуют о перевесе наследуемых форм поведения у первых и индивидуального приобретения опыта у вторых (по К. Э. Фабри, 1976).

§ 2. СИСТЕМОГЕНЕЗ И ТЕОРИЯ ДИССОЛЮЦИИ

Большое число современных исследователей приняло эпигенетическую концепцию развития поведения. Эпигенетический подход подразумевает, что все реактивные системы организма формируются в процессе онтогенеза и что развитие связано с интеграцией воздействий со стороны внутриорганизменных процессов и стимулирующих внешних влияний. При этом считается, что действие генов зависит от условий внешней среды и генотип может вступать в разного рода взаимодействия в зависимости от внешних условий. Таким образом, среда не просто поддерживает развитие, а активно уча-

ствует в формировании самой структуры и организации каждой из реактивных систем.

В настоящее время существуют две теории о динамике формирования поведения в онтогенезе.

Теория диссолюции является в некотором роде вариантом *закона рекапитуляции* — повторения в онтогенетическом развитии основных этапов филогенеза. Л. А. Орбели (1964) считал, что сопоставление филогенеза с онтогенезом раскрывает картину формирования рефлекторной деятельности: как возникают, наслаиваются друг на друга, переплетаются друг с другом, взаимодействуют, а иногда подавляют один другого различные рефлекторные акты. В экспериментах на эмбрионах кролика и морской свинки было показано, что рефлекторные акты закладываются и выявляются уже в эмбриональном периоде, но достигают полного развития в разные периоды онтогенеза. Постепенно включающиеся все новые связи оказывают модулирующее влияние на те рефлекторные акты, которые сформировались ранее. Также известно, что выключение более молодых мозговых образований позволяет выявить обычно скрытые, заторможенные рефлекторные акты. У взрослого человека, например, при повреждении коры больших полушарий можно получить рефлексы, характерные для детского возраста, но никогда не проявляющиеся у здорового взрослого (рефлекс Бабинского и др.). Способность к раздражению присуща как облигатная форма научения в раннем онтогенезе, а затем она маскируется более сложными формами факультативного научения. Однако после удаления лобных долей коры больших полушарий взрослая собака превращается в автоматического имитатора, она способна лишь пассивно следовать за действиями здоровой собаки.

П. К. Анохин (1968), разрабатывавший теорию функциональных систем, считал, что в эмбриональный период развиваются те системы, которые необходимы для обеспечения жизненно важных функций новорожденного. Подобное соответствие достигается *гетерохронным* и *избирательным* созреванием центральных и периферических структур. Для каждого вида животного характерен свой своеобразный *системогенез*. Например, только что вылупившиеся птенцы

грача реагируют раскрытием клюва на звук «кар-р») и движение воздуха. Оба эти фактора непосредственно предшествуют приему пищи в естественных условиях (взрослая птица садится на край гнезда и подает голос). Оказалось, что к моменту вылупления птенцов в их слуховой сенсорной системе созрели лишь те элементы, которые способны воспринимать звук «кар-р». У птенцов птиц-дуплянок (скворец) эффективным стимулом раскрытия клюва оказалось затемнение дупла (взрослая птица, прилетая с кормом, закрывает своим телом единственное отверстие, через которое проникает свет). Было выявлено, что к моменту вылупления созревают те структуры зрительной сенсорной системы, которые обеспечивают восприятие перепада освещенности. У новорожденного дельфина первым движением является не вдох, а движения тела и хвоста в попытке всплыть на поверхность.

Две эти теории не исключают друг друга, каждая из них отражает одну из сторон процесса развития поведения в онтогенезе. Концепция диссолюции опирается в основном на клинико-физиологические материалы, концепция системогенеза — на эмбрио-генетические закономерности.

§ 3. РАЗВИТИЕ ПСИХИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ В ПРЕНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Изучение поведения в пренатальном периоде довольно затруднительно. Эмбрион развивается под защитой яйцевых оболочек, доступ к нему затруднен. У тех животных, яйца которых развиваются в воде, оболочки обычно желеобразной консистенции и довольно прозрачны, эмбрион постоянно обменивается с окружающей средой веществами. С подобными животными работать относительно легко. У наземных животных яйца обычно защищены твердой непрозрачной скорлупой, эмбрионом используются только запасенные в оболочках вода и вещества, но совершается некоторый обмен газами с воздухом. Американский ученый Цин-янг Куо, работавший в 20–30-е гг. XX в., разработал уникальные методики изучения эмбрионов птиц — удалял скорлупу, проделывал в ней окна и т. д.

Чрезвычайно сложно изучать млекопитающих: развитие зародышей происходит внутри матки матери. Обмен веществ зародыш совершает только с организмом матери, получая все необходимое через плаценту и через нее же удаляя продукты распада. Развитие зародыша вне организма матери невозможно.

В работах различных авторов описаны несколько более или менее изученных сфер поведения животных в пренатальном периоде: развитие движений, сенсорики, коммуникации, способности к обучению и т. п.

Поведение животного в этом периоде имеет большое значение для развития поведения в целом. Эмбрионы как позвоночных, так и беспозвоночных животных производят в пренатальном периоде онтогенеза ряд движений («эмбриональные движения»). На данной стадии развития они еще не имеют функционального значения, т. к. организм не связан в этот период со средой обитания. Однако отмечено, что эмбриональные движения являются своего рода элементами будущих двигательных актов, которые организм осуществляет на более поздних стадиях онтогенеза, — именно тогда эти движения и приобретут адаптационное (приспособительное) значение.

По данным А. Д. Слонима, эмбриональные движения могут оказывать влияние на физиологические процессы, связанные с мышечной деятельностью животного. Они позволяют еще во внутриутробном периоде развития подготовить животное к условиям среды. Такие «тренировочные» движения характерны, например, для детенышей копытных млекопитающих, которые сразу после рождения способны подняться на ноги и быстро передвигаться, следуя за стадом. Способность детенышей осуществлять активную деятельность сразу после рождения определяется двигательными упражнениями в пренатальном периоде. Отмечено, что эмбрионы копытных животных совершают движения ногами, напоминающие ходьбу. К моменту рождения у животного складывается хорошая координация всех физиологических функций, включая вегетативные (например, регуляция частоты дыхания).

Формирование поведения определяется сложными и разнообразными морфофункциональными соотношениями. Если удалить у эмбриона какие-либо органы чувств, то элементы нервной системы, которые получают от них информацию, не развиваются в полной мере.

Общие закономерности и направление развития функций организма ограничены исторически сложившимися и генетически фиксированными факторами. Однако на развитие эмбриона и его поведенческие реакции оказывают определенное влияние и условия жизнедеятельности взрослого животного.

Эмбриональное научение. В результате изучения поведения животных в эмбриогенезе было отмечено, что оно может включать в себя фрагменты движений, которые влияют на процесс развития животного. С этим связано понятие «эмбриональное научение». В качестве примера можно рассмотреть работы Цин-янг Куо, который изучал развитие поведения у куриных эмбрионов. Ученый показал, что в процессе эмбриогенеза у животных происходит накопление двигательного «эмбрионального» опыта за счет упражнений зачатков будущих органов. В ходе таких упражнений двигательные функции совершенствуются и получают дальнейшее развитие.

Куо разработал способ, который позволял ему проводить наблюдения за движениями эмбрионов, не нарушая их естественного развития: делал в скорлупе яйца отверстие, вставлял в него окошко и наблюдал за зародышем. Ученый заметил, что куриный эмбрион подвергается воздействию различных факторов как извне, так и возникающих внутри яйца благодаря активности самого эмбриона. Первоначальные движения зародыша пассивны, например движения головы из-за ритмичных сокращений сердца. Первые активные движения эмбрион начинает осуществлять на третий-четвертый день развития. Это движения головы к груди и от нее, которые сопровождаются энергичными открываниями и закрываниями клюва. Некоторые исследователи считают, что таким образом куриный зародыш учится клевательным движениям. На шестые-девятые сутки такие движения заменяются новыми: теперь голова поворачивается из сто-

роны в сторону. Такая смена движений может быть связана с отставанием роста шейной мускулатуры от роста размеров головы, а также с положением головы зародыша по отношению к скорлупе, расположением желточного мешка, сердцебиением и даже движениями пальцев ног.

В результате после вылупления цыпленок обладает рядом поведенческих реакций, которые были выработаны у него в процессе пренатального развития. При этом реакции вырабатываются не на определенный раздражитель, а на целую группу раздражителей, вызывающих одну поведенческую реакцию. Движения отдельных частей организма еще не разработаны, двигается в основном все тело, причем движения очень неэкономичны. Таким образом, согласно выводам Куо для нормального проявления всех поведенческих реакций животное должно пройти процесс научения, а следовательно, врожденного поведения не существует. Имеются лишь определенные наследственные предпосылки формирования поведенческих реакций, но развиваются эти реакции в зависимости от внешних условий.

Врожденный компонент поведения нельзя полностью игнорировать. В процессе филогенеза накапливается грандиозный опыт вида, он и реализуется в онтогенезе конкретной особи за счет научения. Научение необходимо, потому что онтогенез поведения не может идти только в видотипичном направлении. Он должен быть биологически полезным для любого животного и соответствовать условиям его жизнедеятельности.

Некоторые элементы поведения, однако, проявляются у животного без эмбрионального научения. В этом случае исключается возможность совершенствования функции органа путем упражнений, а само движение развивается исключительно за счет реализации врожденной программы. Примером такой реакции, которая не требует научения, является реакция поиска соска у детенышей млекопитающих и последующие сосательные движения.

У незрелорожденных детенышей (например, у детеныша кенгуру) также проявляются врожденные поведенческие реакции. Новорожденный кенгуру находится на стадии развития, которую можно приблизительно соотнести с эмбрионом высшего млекопитающего.

Однако новорожденный кенгуренок уже проявляет целый спектр двигательных реакций и способностей к ориентировке. При этом он выполняет последовательность врожденных движений, которые всегда производятся одно за другим. Кенгуренок самостоятельно поднимается к сумке матери, заползает в нее, отыскивает сосок, захватывает его губами. Поскольку эмбриональный период у кенгуренка чрезвычайно короток, он *не мог научиться* даже отдельным актам из этой цепи поведенческих реакций, не говоря обо всей последовательности действий. Есть предположение, что при отыскании сумки матери детеныш ориентируется на сухость шерсти, по которой он должен ползти. В противоположной стороне шерсть кенгуру, смоченная родовыми водами, влажная. Кенгуренок проявляет *отрицательное гидротаксическое* поведение. Это поведение не могло сформироваться у него внутри родовых оболочек, поскольку там эмбрион находился во влажной среде.

Существовали предположения, согласно которым все поведение животного является только результатом *созревания* врожденных элементов поведения. При этом полностью исключается упражнение органов. У данной точки зрения были свои приверженцы, например американский ученый Л. Кармайкл, который считал поведение практически полностью врожденным. Однако в настоящее время врожденные и приобретенные элементы в онтогенезе поведения не противопоставляются, а воспринимаются как взаимосвязанные.

Эмбриогенез поведения млекопитающих имеет важное отличие от развития поведения зародышей других позвоночных. Двигательная активность у остальных позвоночных (рыб, амфибий, рептилий и птиц) формируется на основе первоначально возникающих общих движений всего зародыша. У млекопитающих же движения конечностей появляются одновременно с такими движениями или раньше. Таким образом, для развития млекопитающих большее значение имеет не эндогенная стимуляция со стороны нервной системы, а раннее развитие в ней чувствительных путей.

Л. Кармайкл наблюдал формирование двигательной активности у зародышей морской свинки и установил следующие закономерности. Первые проявления двигательной активности отмечаются на

28–29-й день после оплодотворения и заключаются в подергивании шейно-плечевого участка тела зародыша. Двигательные реакции достигают максимального развития за несколько дней до родов. У эмбриона формируются адекватные рефлекторные реакции на тактильные раздражители, причем эти реакции могут видоизменяться. Например, однократное прикосновение к участку кожи возле уха вызывает у зародыша рефлекторное подергивание ушной раковины. Если же повторять такие тактильные раздражения многократно, то вначале к месту нанесения раздражения будет приближена конечность, а затем (если продолжать раздражение), начнет двигаться голова и все туловище.

Особенности развития эмбрионов млекопитающих обусловлены и наличием у них плаценты. Благодаря этому органу на развитие зародыша оказывает влияние материнский организм, в первую очередь гуморальным путем (за счет действия биологически активных веществ, прежде всего гормонов). Были проведены эксперименты, в ходе которых на женские зародыши морских свинок воздействовали мужским половым гормоном — тестостероном. Это воздействие привело к изменению у них полового поведения во взрослом состоянии: такие самки проявляли все признаки полового поведения, характерного для самцов морских свинок. Интересно, что воздействие на организм морской свинки тестостероном в постнатальном периоде (после рождения) не оказало такого влияния на их поведение. Таким образом, в эмбриональном периоде половые гормоны влияют на формирование поведения путем воздействия на центральные структуры нервной системы.

Другим примером влияния материнского организма на процесс формирования поведенческих реакций у детенышей млекопитающих могут быть эксперименты с вызыванием состояния стресса у беременных крыс. У таких самок рождались пугливые детеныши, которые проявляли такие особенности поведения независимо от того, какая самка их вскармливала.

Влияние сенсорной стимуляции на двигательную активность эмбриона. Несмотря на то что двигательная активность в эмбриональном периоде может быть вызвана эндогенными процессами

(внутренние факторы), большое значение для ее развития имеет и *сенсорная стимуляция* (воздействие стимулов из внешней среды).

На наличие у зародышей наряду со *спонтанными* движениями (обусловленными внутренними процессами) *рефлекторных* движений (в ответ на внешнюю стимуляцию) обратили внимание еще в 1930-х гг. Д. В. Орт и В. Ф. Уиндл. Уже на ранних стадиях эмбриогенеза у куриного зародыша наблюдаются общие движения всего тела в ответ на тактильную стимуляцию. Однако такие реакции проявляются позднее, чем спонтанные. Это связано с тем, что двигательные пути в нервной системе эмбриона формируются раньше сенсорных (чувствительных). Наибольшего развития сенсорная стимуляция достигает на последних стадиях эмбрионального развития. В. Гамбургер объясняет этот факт тем, что в развитие поведения включаются внешние факторы, которые готовят птенцов к нормальному общению с родителями.

Для зародышей птиц большое значение имеет акустический (звуковой) контакт с родительскими особями, который устанавливается непосредственно перед вылуплением. В этот момент начинают функционировать органы слуха и зрения птенца, он может посылать сигналы во внешнюю среду, которые будут восприняты родительскими особями. Одновременно птенец «учится» распознавать голоса родителей, отличать их от других звуковых сигналов. Установлено, что для этого происходит согласование ритма звуковых сигналов родительской особи и невылупившегося птенца, притом двигательная реакция вылупившихся птенцов на ключевой раздражитель (звуковой сигнал) является врожденной и сочетается с эмбриональным научением. Такое пренатальное распознавание голосов родительских особей отмечается у кайры, гагарки, гусиных, куликов и многих других птиц.

Немецкая исследовательница М. Импековен проводила эксперименты с птенцами чайки. Она показала, что акустические сигналы, которые птенцы издают перед вылуплением, вызывают у родительских особей переход от насиживания к уходу за птенцами. И напротив, родительские особи издают крики, которые стимулируют развитие у птенцов клевательных движений, в т. ч. и реакцию «по-

прошайничества». Таким образом, здесь имеет место пренатальное накопление опыта.

§ 4. РАЗВИТИЕ ПСИХИКИ ЖИВОТНЫХ В РАННЕМ ПОСТНАТАЛЬНОМ ПЕРИОДЕ

Постнатальный период развития организма начинается после его рождения (вылупления из яйца). Рождение — поворотный пункт в развитии животного. Однако между пренатальным и постнатальным периодами существует преемственность, хотя после рождения в развитии организма появляются новые факторы и закономерности. Организм сталкивается с совершенно новой для него средой. В таких *острых* условиях происходит приобретение индивидуального опыта, а также продолжается развитие врожденных форм поведения.

В *раннем постнатальном периоде* закладываются основы поведения взрослого животного, организм приобретает навыки общения с другими особями, а также с изменчивой окружающей средой. По мнению Л. А. Орбели, ранний постнатальный период является наиболее чувствительной фазой онтогенеза особи, когда организм активно реагирует на все влияния среды.

Постнатальный период очень специфичен. Особенно это касается тех видов животных, у которых новорожденные особи отличаются по строению и образу жизни от взрослых животных. Такие отличия наблюдаются у большинства беспозвоночных, а также у ряда низших позвоночных, которые обладают личиночными формами (например, круглоротые — миноги, миксины). В этом случае постнатальное развитие поведения особенно сложно: на основе личиночного поведения происходит созревание качественно отличного от него поведения взрослой особи. Например, у морских брюхоногих моллюсков молодые особи ведут планктонный образ жизни, однако после метаморфоза у взрослых животных проявляются формы придонного движения и питания. Несколько позже у этих животных в полностью сформированном виде проявляется и защитная реакция в виде ухода от врагов. Проводились эксперименты, в ходе которых

моллюскам давали возможность приобрести предварительный опыт. Для этого их содержали в воде, в которой раньше плавал хищник. Результаты экспериментов показали, что в таком случае не происходит ускоренного созревания защитной реакции. Таким образом, все реакции моллюска созревают и проявляются в зависимости от развития соответствующих нервных структур.

Большое значение для постнатального периода имеет степень зрелорождения животных. А. Н. Промптов в связи с этим ввел понятие «ранний биостарт». Под биостартом он понимал тот момент, когда на животное начинают влиять биологические факторы. Биостарт будет ранним у незрелорождающегося детеныша, который не может самостоятельно обеспечивать свою жизнедеятельность и зависит в этом от родительских особей. Напротив, у зрелорождающегося детеныша есть способности к самостоятельному выполнению всех функций сразу после рождения. Однако такое «полное» зрелорождение встречается редко, чаще оно выражено в той или иной степени. Например, птенцы турухтана нуждаются в обогреве родителями в течение десяти дней после вылупления, а их движения становятся скоординированными лишь на четвертый день. Но в то же время они уже с первых мгновений могут самостоятельно питаться и проявлять реакцию затаивания.

Л. А. Орбели в своих исследованиях обратил внимание на отличия в развитии поведения у зрело- и незрелорождающихся животных. Зрелорождающиеся детеныши мало подвержены влиянию среды, потому что появляются на свет в уже сформированном состоянии. Условно-рефлекторная деятельность у них уже развита и подвержена только отдельным дополнительным надстройкам и усложнениям. У незрелорождающихся животных к моменту рождения не только не сформированы условно-рефлекторные формы поведения, но даже не развиты некоторые врожденные формы. Такие детеныши более уязвимы к действию среды, однако, по мнению Орбели, развитие их поведения более выгодно. Они могут адаптировать развитие поведения к изменчивым факторам окружающей среды, поэтому формирование их поведения часто более адекватно среде. Орбели писал: «Эти животные рождаются с настолько еще малосформированной нервной

системой, что все дальнейшее постнатальное развитие представляет собою сплошную переработку наследственных форм и вновь возникающих условных форм поведения».

Замечено, что животные с наиболее высокоразвитой психикой относятся, как правило, к незрелорождающимся. Они сталкиваются с внешней средой в состоянии, когда их поведение еще не сформировано. Врожденные основы поведенческих реакций у таких животных могут подвергаться изменениям, поэтому их поведение более лабильно. Однако решающее значение в этом вопросе все же имеют способности животных данного вида к накоплению индивидуально-го опыта. По этим показателям зрело- и незрелорождающиеся животные различаются только сроками приобретения такого опыта.

Инстинктивное поведение. В онтогенезе инстинктивные движения проходят стадии *формирования* и *совершенствования*. Экспериментально этот факт может быть продемонстрирован при изолированном выращивании детенышей с момента рождения. Опыты на птицах и грызунах показали, что у таких животных развиты отдельные двигательные элементы, однако сами поведенческие акты отклоняются от нормы: нарушаются длительность, частота выполнения и скоординированность поведенческих реакций. Жизненно важные движения выполняются, но нарушается их согласованность друг с другом. Таким образом, инстинктивные движения в поведении животных в ранний постнатальный период, безусловно, присутствуют, однако они требуют дальнейшего развития. Например, американский ученый Э. Гесс проводил опыты с цыплятами, которым сразу же после вылупления надевали очки, смещавшие поле зрения на 7 градусов. Через небольшой промежуток времени эти птенцы, как и птенцы в очках с обычными стеклами, клевали по цели более точно, чем при первом ее предъявлении, однако птенцы в искажающих очках продолжали клевать на 7 градусов в сторону от цели. Отсюда следует, что двигательная реакция, связанная с клевательными движениями, является у птиц врожденной, но точность клевков повышается путем приобретения индивидуального опыта. Аналогичные данные получены и для млекопитающих, например обезьян и морских свинок.

Итак, представление о том, что в раннем постнатальном периоде наибольшую роль играет врожденное поведение, верно только применительно к элементарным двигательным реакциям. Инстинктивные акты в целом требуют для своего нормального формирования приобретения индивидуального опыта.

Врожденное узнавание. Важность врожденных форм поведения в раннем постнатальном периоде развития животного прежде всего проявляется в явлении *врожденного узнавания*. В качестве примера можно привести реакцию отыскивания соска у новорожденных детенышей млекопитающих. Они способны ориентировать свои движения по тактильным раздражителям, двигаясь по направлению к прикосновению. Например, новорожденные щенки при прикосновении к их голове начинают ползти вперед, а при прикосновении к боку поворачиваются в сторону стимула.

Значение этого явления для жизнедеятельности животного очень велико. Животное для успеха своей жизнедеятельности должно сразу после рождения суметь сориентировать поведение по отношению к факторам окружающей среды. Особенно это касается таких факторов, как пища, материнская или другая родительская особь, другие особи своего вида, враги и т. д. К. Фабри писал: «Врожденное узнавание проявляется во врожденном, не зависящем от индивидуального опыта видоспецифическом избирательном отношении животных к определенным компонентам окружающей среды, признакам объектов, ситуациям, в способности животных биологически адекватно реагировать на некоторые признаки еще неизвестных им объектов или ситуаций... мы имеем здесь дело с врожденной формой ориентации, проявляющейся в полезных для особи (и вида) реакциях на признаки существенных компонентов среды без предварительного научения, с проявлениями *«видовой памяти»*».

Животное должно узнать биологически значимый элемент среды при первой встрече с ним и адекватно отреагировать на него. Основу врожденного узнавания составляют таксисы. Ориентация поведения осуществляется по ключевым раздражителям (отдельным признакам биологически значимых объектов), а направление поведения основывается на врожденных пусковых механизмах. Все

это в комплексе обеспечивает высокую избирательность врожденного узнавания.

Наряду с процессами, имеющими врожденную основу, большое значение для поведения животного имеет ранний индивидуальный опыт. Приобретение опыта в этот период тесно связано с процессами постнатального научения. Например, если стимул, на который существует врожденное узнавание, часто повторяется, но не имеет биологической значимости для животного, оно постепенно «привыкает» к этому стимулу и перестает на него реагировать. Так, птенцы выводковых птиц обладают врожденной реакцией затаивания на приближение хищника. Первоначально такая реакция следует при появлении в небе любого движущегося предмета, но постепенно птенцы начинают реагировать на объекты избирательно и при виде безопасного стимула, например листа, падающего с дерева, не затаиваются. Иными словами, врожденное узнавание *уточняется* путем приобретения раннего индивидуального опыта.

В ходе раннего постнатального научения может изменяться и сигнальное значение ключевых раздражителей. Так, в первые дни жизни молодь осетровых рыб проявляет отрицательный фототаксис, т. е. уплывает с освещенных участков водоема, старается держаться в тени. Однако при переходе к активному питанию у рыб образуются условные рефлексy на свет. В итоге мальки проявляют положительный фототаксис.

Облигатное научение. Иногда врожденное узнавание может изменяться под влиянием включения в работу новых органов чувств. Например, птенцы дрозда после вылупления реагируют на встряхивание гнезда вытягиванием шеи вверх и раскрытием клюва. При этом не имеет значения, каков источник раздражения. После того как у птенцов начинают функционировать органы зрения, такая же реакция начинает проявляться у них и на появление в поле зрения родительской особи. И только через несколько дней после этого птенцы учатся определять точное место приближающейся птицы и вытягивать шею в ту сторону.

Таким образом, помимо врожденного узнавания, для поведения животных в раннем постнатальном периоде большое значение имеет

облигатное научение, т. е. все формы научения, которые являются для животного жизненно важными в естественных условиях. Облигатное научение близко к врожденному узнаванию, т. к. тоже специфично для определенного вида, оно образует с врожденным узнаванием целостный комплекс. Для облигатного научения характерна привязанность к определенным периодам онтогенеза. Такие периоды получили название *чувствительных*, или *сенсительных*. Эти периоды, как правило, очень кратковременны. Особенно много чувствительных периодов в раннем постнатальном периоде, хотя некоторые из них приходится на более поздние сроки развития поведения.

Одной из важнейших сфер поведения, в которых облигатное научение имеет большое значение, является формирование пищевого поведения. Прежде всего путем облигатного научения животные учатся распознавать отличительные признаки кормовых объектов. Если предварительный контакт новорожденного животного со съедобным объектом отсутствует, то в дальнейшем распознавание пригодных к употреблению кормов будет затруднено. Кроме того, путем облигатного научения формируются приемы добычи пищи. К ним относятся двигательные реакции, которые связаны с поимкой, захватом, расчленением и поеданием добычи. Эти движения врожденные, однако, без научения они проявляются в примитивном, несовершенном виде и должны достраиваться на основе индивидуального опыта. Например, у мангустов есть специфичное движение, которое позволяет им раскалывать яйца с твердой скорлупой при броске их под собственное тело. Это врожденное движение, любой мангуст практически сразу после рождения способен проделать его. Однако для того чтобы подобные движения стали синхронными и эффективными, должно пройти некоторое время обучения и тренировок. Совершенствование врожденных инстинктивных реакций у низших животных, которые не имеют игрового периода в онтогенезе, происходит целиком за счет облигатного научения. У высших же животных для такого развития поведенческих реакций есть особый период — поздний постнатальный (научение в процессе игр).

Облигатное научение как единственный способ совершенствования врожденного поведения характерен для беспозвоночных животных. Доказательством могут служить наблюдения этолога В. Г. Торпа и его сотрудников. Они установили, что если насекомое на личиночной стадии подвергнуть воздействию какого-либо запаха, то взрослое насекомое будет использовать данный запах как ориентир при поиске места, например для откладки яиц. Однако при этом у насекомых сохраняется и таксис к нормальным запахам. Таким образом, наблюдается сочетание хемотаксиса на основе врожденного узнавания (нормальные запахи) и хемотаксиса на основе облигатного научения (запах в экспериментальных условиях).

Факультативное научение. В раннем постнатальном периоде факультативному научению отводится относительно небольшая роль, оно лишь служит дополнением к облигатному научению.

Проводились эксперименты по выяснению сроков формирования компонентов факультативного научения у детенышей разных видов. В ходе экспериментов животному предъявляли искусственный стимул, который не является для этого вида биологически значимым, или обучали его не типичным для данного вида действиям. Например, у крысят в возрасте 20 дней можно выработать реакцию нажимания на рычаг для получения пищевого подкрепления. Примерно в те же сроки появляются способности к факультативному научению у детенышей хищных млекопитающих. Установлено, что эти способности зависят от развития у них кратковременной памяти.

У других незрелорождающихся животных факультативное научение начинается в более ранние сроки. Например, у детенышей низших обезьян можно выработать условную реакцию на звук уже в возрасте трех-четырёх дней. При этом важно помнить, что первые условные рефлексы на термические (температурные) и тактильные раздражители начинают формироваться у животных уже в первые дни после рождения, особенно это касается зрелорождающихся животных.

Манипулирование. По К. Фабри, *манипулирование* — это «активное обращение с различными предметами при преимуществен-

ном участия передних, реже — задних конечностей, а также других эффекторов: челюстного аппарата, хобота (у слона), хватательного хвоста (у широконосых обезьян), щупалец (у головоногих моллюсков), клешней (у раков) и т. д.».

Прежде всего манипуляционная активность животного проявляется в пищедобывательной и гнездостроительной активности. В этих процессах животное активно взаимодействует с различными компонентами среды, получает информацию о внешней среде; происходит совершенствование двигательных реакций животного.

Манипулирование — высшая форма ориентировочно-исследовательской деятельности животных. В полной мере она проявляется у животного в позднем постнатальном периоде онтогенеза, однако сроки начала манипулирования и его формы зависят от вида животного. Большое значение при этом имеет степень зрелорождения животного.

В раннем постнатальном периоде манипулирование развивается лишь в самой простой форме, особенно если животное относится к незрелорождающимся. Например, щенки до начала работы органов зрения и слуха все время проводят во сне или в поиске соска и сосании. Их первые движения носят манипуляционный характер: они ползают, касаются родителей и своих братьев, совершают недостаточно четкие движения захвата рта соска и т. д. По наблюдениям советского зоолога Н. Н. Мешковой, у лисенка раньше развивается манипуляционная активность челюстей, а позднее формируется двигательная активность передних конечностей. Таким образом, отчетливо проявляются взаимоотношения между различными органами, которые могут друг друга «подменять».

Основное направление манипуляционной активности незрелорождающегося детеныша в раннем постнатальном периоде — тело матери. Братья и сестры воспринимаются детенышем пассивно, являясь для него в этот период биологически нейтральными.

Таким образом, познавательное значение манипулирования в раннем постнатальном периоде у незрелорождающихся детенышей невелико. У зрелорождающихся животных органы зрения и слуха

функционируют с первых часов жизни. Это позволяет им активно взаимодействовать со средой.

Запечатление. Запечатление (импринтинг) — важный момент раннего постнатального периода онтогенеза. Оно относится к формам облигатного научения, но включает в себя и элементы факультативного научения.

Лоренц отметил, что узнавание объекта запечатления не имеет врожденной основы, хотя само поведение по отношению к объекту наследственно закреплено. Так, в приведенном примере врожденным является ритуал ухаживания как элемент полового поведения, а объект ухаживания зависит от импринтинга. По мнению Лоренца, запечатление привязано к определенному периоду жизни животного — *чувствительному*, а впоследствии направляет его половое, «сыновнее» и социальное поведение.

В качестве объектов импринтинга могут выступать родительские особи, другие детеныши помета, будущие половые партнеры. При этом запечатлеваются типичные признаки особей того же вида или, напротив, внешние признаки врагов. В последнем случае реакция защиты формируется в результате сочетания этих признаков и предостерегающих криков или других элементов поведения родительских особей. Некоторые ученые отмечают, что импринтинг может способствовать формированию реакции на пищевые объекты и характерные для вида места обитания.

Лоренц считал, что запечатлен может быть практически любой предмет, даже в том случае, если он сильно отличается по внешнему облику от самого животного. Например, ученый приводит случай с попугаем, который запечатлел шарик для игры в пинг-понг. Взрослый попугай проявлял по отношению к шарiku все те элементы поведения, что и к самке своего вида. Однако в действительности круг предметов, которые могут быть потенциально запечатлены, ограничен. Например, птенцы ворона не будут проявлять реакцию следования по отношению к человеку, потому что у него нет некоторых специфических черт, присущих облику взрослого ворона. К таким чертам относятся способность летать и черная окраска, возможно, также форма тела.

Очень интересно явление так называемого «множественного запечатления». Р. Хайнд, В. Г. Торп и Т. Вине описывают такое запечатление у птенцов лысухи и камышницы. У этих птиц в возрасте трех–шести дней могут быть импринтированы несколько самых разных предметов. При этом реакция следования развивается не по отношению к какому-то одному предмету, а на любой из них. Но если птенцы в течение первых дней жизни не увидели движущегося предмета, чтобы за ним следовать, впоследствии реакция следования у них нарушается. Такие птенцы убегают при виде любой движущейся модели.

Наблюдения показывают, что у животного могут запечатлеться определенные детали предмета, а не весь его облик. Например, известны наблюдения за поведением индюка, которого выкормил мужчина — служитель зоопарка. До возраста одного года этот индюк не видел никаких птиц. Уже во взрослом состоянии он начал проявлять половое поведение, а точнее реакцию ухаживания по отношению к воспитавшему его смотрителю. Любопытно, что при виде женщин, а также мужчин в одежде с развевающимися полами индюк убегал. Видимо, помимо запечатления облика воспитателя, такая реакция была связана с тем, что развевающаяся одежда вызывала у птицы врожденную защитную реакцию, поскольку была похожа на позу, которую индюк принимает при угрозе нападения: расправляет крылья, распластывает их по земле и волочит за собой. В этом примере можно проследить сочетание врожденной реакции и запечатления необычного объекта.

Наиболее часто импринтинг происходит в скором времени после рождения, при этом он приурочен к короткому периоду времени, имеющему четкие временные границы, — чувствительному, или сенсительному. Лоренц считал, что сам процесс запечатления в данном случае определяется исключительно внутренними факторами (факторами эндогенной природы), однако позднее стало известно, что длительность и время начала чувствительного периода зависят от жизненного опыта животного. Были высказаны предположения, что эти сроки связаны с появлением у животного новых движений, а

также с созреванием органов зрения и некоторых областей головного мозга.

Сразу после вылупления из яйца птенцы, как правило, не боятся никаких новых для них объектов и стремятся исследовать их. Однако уже по прошествии нескольких дней они начинают проявлять реакцию страха при таких встречах и стараются избегать незнакомых объектов. Интересно, что время наступления такого перелома в поведении зависит от условий содержания птенцов. Отмечено, что цыплята меньше пугаются предметов, окрашенных в те же цвета, что и стены инкубатора, где они содержались. Таким образом, в первые дни после вылупления, когда для птенцов еще не существует разделения на незнакомые и знакомые предметы, они выделяют из окружающей среды какие-либо свойственные ей характеристики. Эти характеристики помогают им отличить «знакомое» от «незнакомо-го». В результате такой птенец уже может выделять знакомые объекты, избегая при этом незнакомых. Например, при содержании цыплят вместе с курицей очень скоро и родительская особь, и братья с сестрами становятся знакомыми объектами, и реакция страха на них не развивается.

Чувствительный период может быть не один, животное может проходить несколько вариантов сенсительного периода. Например, эксперименты на цыплятах показали, что чувствительные периоды для полового и «сыновнего» поведения у них не совпадают по времени. Половой импринтинг осуществляется позднее. Были проведены эксперименты, в ходе которых молодым петушкам в разные возрастные периоды показывали движущуюся модель. Цыплята в возрасте 31-45 суток, которым предъявляли такую модель, демонстрировали по отношению к ней половое поведение, в то время как «сыновнее» поведение было слабым. Напротив, цыплята в возрасте 1-30 суток, импринтированные на ту же модель, проявляли по отношению к ней сильное «сыновнее» поведение.

Нельзя однозначно сказать, что импринтинг необратим, вероятно, у некоторых видов животных он может быть обратимым. Так, К. Лоренц приводит пример с попугаями, у которых произошло за-

печатление облика самого ученого. Птиц долгое время держали в изоляции от людей, они нормально спаривались с особями своего вида, растили птенцов. Однако через два года, оказавшись с Лоренцем в одной комнате, попугаи тут же принялись «ухаживать» за ним, бросив самок своего вида. Николаи отмечает, что снегирь, которого вырастил человек, ведет себя с ним, как с половым партнером, но осенью или зимой, при встрече со снегирем противоположного пола, он может нормально общаться с ним и не проявляет никаких реакций по отношению к человеку. Однако если птица не видит особей своего вида, половое запечатление на человека сохраняется.

Запечатление у млекопитающих происходит как на оптические и акустические, так и на *ольфакторные* признаки — запах родительской особи. У изолированных от матерей детенышей импринтинг может произойти на человека, который ухаживает за ними в неволе, если детеныш впервые увидит его во время чувствительного периода. (Однако есть мнение, что в основе формирования привязанности к матери лежат, помимо запечатления, другие факторы.)

Реакция следования. В этой реакции запечатление проявляется наиболее ярко. Ее суть состоит в том, что детеныши зрелорождающихся животных вскоре после появления на свет неотступно двигаются вслед за родителями и одновременно — друг за другом (рис. 32).



Рис. 32. Реакция следования

Реакция следования характерна как для домашних животных, так и для диких. Например, самка гоголя перед вылуплением птенцов покидает свое гнездо, которое расположено в дупле дерева на высоте около 15 м от земли, и улетает. По возвращении она, уже не влетая в дупло, издает призывные крики, побуждающие птенцов покинуть гнездо. Птенцы приближаются к входу, а затем бросаются вниз. Они приземляются, тут же начинают активно передвигаться и следуют за матерью. Мать ждет, пока весь выводок окажется на земле, после чего направляется к водоему, среднее расстояние до которого около 2 км. Птенцы неотступно следуют за ней, двигаясь с достаточно большой скоростью. Когда птицы достигнут водоема, мать входит в воду, а птенцы следуют за ней. Такая же реакция следования присуща и другим птицам. Например, пеганки, которые гнездятся в норах на высоте 3–4 м от земли, подзывают к себе птенцов, которые спрыгивают к ним с этой высоты. Птенцы чистиковых птиц спрыгивают с мест гнездования (высокие скалы) уже в возрасте 19 дней.

Реакция следования проявляется и у млекопитающих. Она хорошо выражена у зрелорожденных животных, особенно у копытных, которые передвигаются иногда меньше чем через час или через несколько часов после рождения. Например, новорожденный верблюжонок уже через 10 минут делает первые попытки встать, а через 90 минут уже может свободно держаться на ногах; реакция следования формируется у него в течение суток.

Реакция следования выражена не только у копытных, она хорошо прослеживается и у грызунов, например у зрелорождающихся морских свинок. Подробно описана реакция следования и у других млекопитающих (например, тюленей), а также у рыб.

Значение формирования реакции следования велико, она ориентирована на родительскую особь и на других детенышей того же выводка. Благодаря формированию этой реакции детеныши сразу же после рождения держатся вблизи родительской особи, которой в такой ситуации легче направлять, контролировать и защищать их. Детеныши учатся отличать свою мать от других, стараются не отста-

вать от нее. Таким образом, по К. Фабри, «быстрая конкретизация инстинктивного поведения детенышей на индивидуально опознаваемых объектах (родителях, собратьях) обеспечивает здесь формирование жизненно важных приспособительных реакций в максимально сжатые сроки».

Как и другие случаи импринтинга, реакция следования приурочена к чувствительному периоду, на протяжении которого она формируется. Например, птенцы гоголя выпрыгивают из дупла в течение 12 часов со времени вылупления, это часы сенсительного периода. У птенцов кур и уток чувствительный период начинается сразу же после вылупления и заканчивается примерно через 10–15 часов. У некоторых животных этот период более продолжительный, например у морских свинок он растянут с шестого до 30–40-го дня жизни. Запечатление происходит очень быстро, часто достаточно одной встречи с объектом.

Для формирования реакции следования необязательно подкрепление. Э. Гесс приводит результаты своих опытов, когда следование за каким-либо предметом у птенцов искусственно затруднялось, например нанесением болевых раздражений. В этом случае реакция не только не исчезала, но и, напротив, становилась более интенсивной.

Таким образом, в ходе запечатления происходит быстрое постнатальное достраивание врожденного механизма поведения за счет индивидуально приобретаемых компонентов. Благодаря этому инстинктивное поведение уточняется, что обеспечивает эффективное выполнение инстинктивных действий.

§ 5. РАЗВИТИЕ ПСИХИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ В ЮВЕНИЛЬНОМ (ИГРОВОМ) ПЕРИОДЕ. ИГРЫ ЖИВОТНЫХ

В онтогенезе высших животных, как правило, четко выделяется такой период, как *ювенильный*, или *игровой*. Он явственно прослеживается у зрелорождающихся детенышей, у которых осуществляется созревание поведения в ходе игр, причем происходит это задолго до наступления половой зрелости.

Для объяснения природы игр и их значения в онтогенезе поведенческих реакций существует две основных концепции. Первая концепция принадлежит Г. Спенсеру. В рамках этой концепции игровая деятельность представляется как расход некой энергии, которая в данных условиях является для организма избыточной. Эта энергия не нужна для совершения действий, необходимых для обеспечения жизнедеятельности.

Вторая концепция игровой деятельности сформулирована К. Гроосом. Игра описывается им как своего рода упражнение животного в тех сферах деятельности, которые для него особенно важны, т. е. как своеобразная практика для животного. Позднее Ллойд-Морган добавил, что преимущество обучения животного в ходе игры заключается в том, что в этом случае есть возможность совершать ошибки. Никакая ошибка в действии не будет для животного ни пагубной для него, ни смертельно опасной, в то же время наследственно закрепленные действия получают возможность совершенствоваться.

В настоящее время стало ясно, что ни одна из этих гипотез не может полностью описать суть игрового поведения. У обеих теорий есть как сторонники, так и противники. Нет согласия даже по вопросу о значимости игр для формирования поведения взрослого животного. Как аргумент, подтверждающий, что игры не имеют для этого никакого функционального значения, ученые приводят тот факт, что нормальное поведение может быть сформировано и при отсутствии упражнений в ювенильном периоде онтогенеза. Например, концепция голландского зоопсихолога Ф. Бойтендайка основана на том, что игровое поведение приносит пользу животному лишь в эмоциональной сфере в момент игры, инстинктивное же поведение в любом случае созревает так, как наследственно закреплено, упражнения для этого процесса не нужны. Однако если полностью лишить детенышей возможности играть в детстве, психика взрослого животного в большинстве случаев развивается в искаженном виде. Например, у морских свинок становятся ненормальными реакции на сородичей, а в половом поведении наблюдаются инфантильные черты. Щенки

койота при отсутствии в ювенильном периоде игрового поведения вырастают агрессивными. Особенно ярко проявляются эти особенности у обезьян. Отмечено, что если лишить их возможности играть со сверстниками, во взрослом состоянии они не способны нормально общаться с половыми партнерами, а также выполнять материнские обязанности. При этом важно, что половое поведение формируется должным образом, если партнером по игре было другое животное или человек.

Представления другого известного этолога Г. Темброка также основаны на представлении об игре как об автономном, независимом действии. Однако ученый подчеркивает, что игровое поведение способствует тому, что количество вариантов поведения особи по отношению к факторам и стимулам внешнего мира увеличивается. В ходе игры осуществляются элементы научения, совершенствуются разные действия, в двигательной сфере поведения формируются новые системы.

А. Д. Слоним предположил, что в постнатальном периоде за счет действия на организм животного внешних или внутренних стимулов, не достигающих порогового значения, у него возникают инстинктивные реакции. Именно такая деятельность проявляется в форме игры.

Большинство ученых все же придерживаются взглядов на игровую деятельность как на упражнение в чувствительной и двигательной сфере, которое помогает животному подготовиться к взрослой жизни. При этом большое значение имеет обратная связь. От двигательных систем постоянно поступает информация об успешности игрового поведения, оно корректируется. Российский психолог Д. Б. Эльконин предположил, что игровая деятельность создает препятствия ранней фиксации инстинктивных реакций в готовом виде. Это дает животному возможность сориентироваться в изменчивой среде, «настроить» системы органов чувств и двигательные системы. В. Г. Торп рассматривает игровую деятельность в качестве упражнения, в ходе которого животное приобретает полезные навыки, а также расширяет информацию о мире. При этом, по мнению

Торпа, особое значение имеют игры, связанные с манипулированием различными объектами окружающей среды.

Значение игрового поведения для формирования и становления поведения взрослого животного доказано экспериментально. Г. Бингхэм в 1920-х гг. показал, что для нормального спаривания взрослых шимпанзе в детском возрасте им необходимы сексуальные игры. По наблюдениям Г. Харлоу и С. Дж. Суоми другие игры сходным образом помогают формированию у обезьян способностей к стадной жизни.

Игры имеют такое значение не только у обезьян, но и у других млекопитающих. Например, отмечено, что для нормального развития репродуктивного поведения у самцов норок необходимо, чтобы животные получили соответствующий игровой опыт с половозрелыми самками.

Д. Ниссен совместно с К. Л. Чау и Дж. Семмесом проводил эксперименты над детенышами шимпанзе, которых лишали возможности в раннем возрасте играть с предметами. У таких животных во взрослом состоянии была отмечена очень плохая координация движений передних конечностей: шимпанзе не могли точно определить место касания рукой, неуклюже ощупывали и брали предметы. Нормальные детеныши охотно цепляются за подходящего к ним служителя, однако детеныши в эксперименте не только не хватали его за одежду, но и не протягивали к нему лапок. Важный элемент поведения шимпанзе — *«реакция обыскивания»* — у таких детенышей тоже не проявлялся.

По концепции К. Фабри, игровая деятельность одновременно охватывает множество функциональных сфер и при этом постоянно развивается. Фабри указывает, что «игровая активность наполняет основное содержание процесса развития поведения в ювенильном периоде. Игра представляется не какой-то особой категорией поведения, а совокупностью специфически ювенильных проявлений обычных форм поведения... Игра является ювенильной фазой развития поведения в онтогенезе».

Таким образом, в ювенильном периоде основной путь формирования поведения — игры. Однако те компоненты онтогенеза поведе-

ния, которые действовали на более ранних стадиях, не исчезают. В ювенильном периоде сохраняются и эти факторы, но часто в измененном виде, сливаясь с игровой деятельностью. Игра осуществляется на инстинктивной основе, в ней есть элементы научения как факультативного, так и облигатного. Важно отметить, что в ходе игрового поведения совершенствуются не сами взрослые поведенческие акты целиком, а их отдельные компоненты. В процессе игровой деятельности животное накапливает индивидуальный опыт, который будет применен на практике значительно позднее.

Манипуляционные игры — это игры с предметами, в ходе которых происходит манипулирование объектами окружающей среды.

К. Фабри описал манипуляционные игры детенышей хищных млекопитающих, на примере которых можно проследить, что вносит игра в поведение взрослого животного. Лисенок до двенадцатидневного возраста производит манипуляционные движения двумя передними конечностями. Они очень примитивны, в них не задействованы челюсти и отсутствуют движения, которые осуществляются только одной передней лапой. Игровая деятельность проявляется у лисят после того, как у них откроются глаза, в возрасте около 16–23 суток. После этого резко начинается интенсивное развитие двигательной сферы поведения, увеличивается число форм манипулирования, возрастает разнообразие объектов среды, с которыми осуществляется манипулирование. У лисят появляются «игрушки», в роли которых могут выступать разнообразные объекты среды. Детеныши очень активны, подвижны.

Фабри так описывает типичные движения лисят: «поддевание объекта носом (часто с последующим подбрасыванием), удерживание объекта частично или целиком на весу в зубах (в первом случае объект опирается одним концом на субстрат), придерживание объекта ртом или носом на вытянутых вперед передних конечностях, которые неподвижно лежат на субстрате (объект при этом покоится на них, как на подставке), подгребание объекта передними лапами к себе, прижимание объекта к телу, лежа на спине, с одновременным обкусыванием, подталкиванием и передвиганием по поверхности тела носом или передними конечностями. В других случаях объект

прижимается конечностями к субстрату, и одновременно часть объекта оттягивается вверх или в сторону зубами. Часто производятся роющие движения и другие».

Именно в этом возрасте в поведении лисят появляются движения, связанные с манипуляциями одной конечностью (прикасание или придавливание объектов одной лапой, поглаживание или прикасание к объектам краем кисти одновременно с отводящими или приводящими движениями конечности, притягивание объектов к себе лапой с их одновременным защемлением согнутыми пальцами или зацеплением их за края когтями).

Таким образом, двигательная активность в ювенильном периоде резко обогащается. Первичные действия изменяются, за счет достраивания на их основе формируются новые. Качественные изменения поведенческих реакций развиваются за счет созревания *моторных* (двигательных) и *сенсорных* (чувствительных) компонентов этого первичного манипулирования. Например, вначале, в раннем онтогенезе, развивается реакция хватания соска губами, а в ювенильном периоде на ее основе формируется способность брать игрушки ртом. Первичные функции ротового аппарата и передних конечностей в ходе игровых движений расширяются и усиливаются, т. е. игра — это развивающая деятельность.

Все описанные закономерности проявляются не только в сфере дополнительных функций, но и в области основных функций эффекторных систем. Это можно четко проследить на развитии манипулирования пищей. Первоначальное употребление в пищу молока матери требует от детеныша развития только одной реакции — сосания. Однако со временем пищевые объекты меняются, реакция сосания уже не может обеспечить их потребление. Животное должно овладеть другими, новыми для себя формами действий, которые позволили бы ему адаптироваться к таким переменам пищи. Эти движения формируются и совершенствуются в ходе манипуляционных игр. Например, лисенок начинает облизывать, а затем и хватать челюстями различные объекты. Первоначально хватательные движения челюстей служили ему исключительно для игр, а их участие в

процессе поедания пищи связано с переменной функцией поведенческой реакции.

Манипуляционные игры наблюдаются не только у псовых, но и у других млекопитающих. Например, у детенышей барсука в ходе игровой деятельности развиваются такие действия, как рытье и переноска грунта с помощью передних конечностей, а также сгребание ими подстилочного материала.

Манипуляционные действия копытных чрезвычайно однообразны, потому что их двигательный аппарат специализирован преимущественно к опорной и двигательной функциям, что сводит к минимуму способность манипулировать. У копытных отсутствуют манипуляции, которые выполняются совместно челюстями и конечностями, или одновременно обеими передними конечностями, но зато развиваются манипуляционные действия, выполняемые головой или передними конечностями, например толкание предметов носом и нанесение ударов.

Очень хорошо развиваются манипуляционные игры у обезьян. У этих животных передние конечности не специализируются на каких-то одних функциях, а выполняют множество дополнительных. Именно поэтому у обезьян не только расширяется круг возможных манипуляций, но они приобретают и новые формы.

Игровая активность видотипична. Например, в играх щенков динго преобладают действия, связанные с преследованием одной особи другими. Это хорошо согласуется с образом жизни взрослых динго, которые охотятся, загоня добычу. Лисята часто во время игр подпрыгивают, затаиваются. Это объясняется специфичными для данного вида приемами охоты, например «мышкованием».

Совместные игры. Часто игровая деятельность осуществляется несколькими животными одновременно, т. е. приобретает характер совместных игр. В ходе таких игр помимо уже указанных функций, выполняется еще одна очень важная функция — формирование общения и группового поведения животных. *Совместные игры* — это игры, при которых происходит согласованное действие как минимум двух партнеров. Групповое поведение не только формируется в процессе игр, но и закладывается наследственно, т. е. оно инстинктивно.

Если животное с раннего возраста изолировано от других особей, во взрослом состоянии у него все равно проявятся некоторые элементы группового поведения.

Совместные игры могут либо носить характер манипуляционных, либо быть *неманипуляционными*, т. е. выполняться при полном отсутствии посторонних предметов. Второй вариант наиболее широко распространен. В совместных играх проявляются особенности жизни животных данного вида. Например, у морских свинок игры очень активны, состоят преимущественно в совместных пробежках и прыжках, в их играх отсутствуют приемы борьбы, которая появляется в онтогенезе поведения только при наступлении полового созревания. У другого вида грызунов — сурков — наблюдается обратная ситуация. У детенышей этих животных излюбленный метод игры — совместная борьба, толчки и бегство как часть игры. Однако в целом их игры не так подвижны, как у морских свинок.

Очень широко распространены игры у хищных млекопитающих. У кунных, например, они нередко приобретают характер игровой охоты и последующей борьбы, при этом преследуемое животное меняется местами с преследователем. В результате каждая особь получает возможность приобрести двигательные навыки. У детенышей медведя игровая деятельность также проявляется в борьбе, кроме того, медвежата плавают и бегают наперегонки, а также прячутся друг от друга, «репетируя» и отрабатывая приемы охоты затаиванием.

В ходе совместных игр, особенно игровой борьбы, часто складываются простейшие иерархические отношения между особями. Животные пока как бы получают навыки установки таких отношений, но не устанавливают сами непосредственные отношения соподчинения. Например, у псовых первые взаимные нападения появляются в возрасте менее месяца, а в 1–1,5 месяца соподчиненные отношения среди щенков уже начинают устанавливаться. При этом детеныши проявляют агрессивное поведение, которое не несет ритуализованного характера, — трепание и насакивание на партнера. В отличие от этих форм, имеющих сигнальное значение, ритуализованная

агрессия, служащая для установления иерархии у взрослых псовых, появляется в их поведении значительно позднее.

Часто совместные манипуляционные игры носят характер так называемых *трофейных* игр. Цель такой игры — завладеть каким-либо предметом, отняв его у партнеров по игре (рис. 33). В трофейных играх четко прослеживаются элементы демонстрационного поведения — демонстрируется обладание предметом, кроме того, происходят игровая борьба, сравнение сил, установление простых первичных иерархических отношений.

Во всех этих случаях мы имеем дело с (временным) присвоением животными попадающихся им предметов, которые, однако, опять-таки не приобретают характера имущества, не превращаются в собственность. Присвоение (в общем, не нужных для жизни, биологически бесполезных) предметов здесь лишь средство или, точнее, способ общения, причем общения своеобразного — опосредованного, ибо в совместных манипуляционных играх предметы выступают как своего рода «посредники» между игровыми партнерами. Ведь одновременно воздействуя на один и тот же предмет, животные общаются друг с другом двояким способом: и непосредственно, и опосредованно через предмет игры. Предмет не служит здесь заменой партнера по играм, а, наоборот, «инструментом» общения между играющими животными, которое в результате становится сложным, «опредмеченным». Здесь можно еще лучше, чем в других манипуляционных играх, проследить, как объекты игры приобретают условное, своего рода символическое значение. И в данном случае это «символическое» значение также не присуще объекту игры изначально, а возникает лишь на время игрового обращения с ним. Как только животное перестает играть с предметом, сейчас же исчезает и его «символическое» значение.

В рассмотренных здесь играх основное — оспаривание позиции или предмета, но не ради овладения ими, а ради импонирующего эффекта. Но одновременно с запугиванием, оспариванием и отнятием объекта в «трофейных» играх происходит и непосредственная «проба сил», когда животные, схватившись одновременно за предмет, тянут его в разные стороны. Все это имеет важное значение для установления субординационных отношений.



Рис. 33. Трофейная игра

Большое значение в совместных играх имеет согласованность действий животных, которая достигается путем обоюдной сигнализации. Такая сигнализация является врожденной, это своего рода ключевой раздражитель для игровой деятельности, поэтому она понятна каждому животному. В качестве сигналов могут выступать специфические позы, движения или звуки, выполняющие стимулирующую роль. Например, у детенышей псовых есть своеобразный ритуал «*приглашения к игре*»: щенок припадает на передние конечности, совершает резкие прыжки в сторону, виляет хвостом, коротко лает визгливым голосом, дотрагивается до партнера передней лапой, при этом уголки его рта растянуты, уши направлены вперед, а на лбу появляются продольные складки (рис. 34). В игру включаются и сигналы «*умиротворения*», которые должны показать партнеру, что деятельность носит игровой характер. В противном случае, как иногда происходит у взрослых животных, игра может перейти в настоящую борьбу с тяжелыми повреждениями.



Рис. 34. Приглашение к игре

Игровое поведение в сфере общения также характеризуется сменной функций. Так, сигналы, стимулирующие партнера к игре, вне игровой ситуации имеют характер подлинной угрозы и сигнализируют об агрессивном поведении.

Игровая деятельность тесно связана с *исследовательской активностью* животного. Однако некоторые ученые, например Л. Хамилтон и Г. Марлер, считают, что сходство между игрой и исследовательским поведением является лишь внешним и не имеет существенного значения. Скорее всего, исследовательская деятельность в этот период сочетается с игровой, в ходе которой также происходит сбор информации об окружающей среде. В любой игре есть элемент исследовательской деятельности, но исследование у молодого животного далеко не всегда происходит в форме игры. Высшей формой ориентировочно-исследовательской деятельности являются манипуляционные игры с биологически нейтральными предметами.

Отмечено, что игровое манипулирование особенно интенсивно проявляется при предъявлении животному малознакомых или новых предметов. Именно в таких играх животное активно воздействует на объект. В играх, не имеющих манипуляционного характера, например в беге наперегонки, исследовательская активность проявляется в минимальной степени. При совместных трофейных играх можно говорить об общей исследовательской деятельности животных, что имеет большое значение для формирования общения.

В процессе индивидуального развития познавательная и исследовательская деятельность животного усложняется, т. е. функция этой формы поведения расширяется. После того как животное выходит из гнезда, его исследовательская активность направляется на качественно другие объекты, т. е. помимо расширения функций, происходит и их смена.

В различных играх *развиваются общие физические способности животного*, например глазомер, сила, ловкость, быстрота и другие качества. Кроме того, совершенствуются элементы поведенческих реакций, связанных с питанием, размножением и другими жизненно важными и биологически значимыми действиями, формируются навыки общения, устанавливается иерархия.

У обезьян можно наблюдать особый род манипуляционных игр. Этот тип игр характеризуется сложностью форм обращения животных с предметами, а подвижность при этом невысока. Животное манипулирует предметами, подолгу оставаясь на одном месте, причем

действия его несут в основном деструктивный характер. Животное производит такие игровые действия в одиночестве. Такие игры, по мнению К. Фабри, следует относить к играм высшего ранга. Он пишет, что при подобных сложных играх с предметами совершенствуются высокодифференцированные и тонкие эффекторные способности (прежде всего пальцев) и развивается комплекс кожно-мышечной чувствительности и зрения. Познавательный аспект приобретает здесь особую значимость: животное обстоятельно и углубленно знакомится со свойствами предметных компонентов среды, причем особое значение приобретает исследование внутреннего строения объектов манипулирования в ходе их деструкции. Особое значение приобретает и то обстоятельство, что объектами манипулирования являются чаще всего «биологически нейтральные» предметы. Благодаря этому существенно расширяется сфера получаемой информации: животное знакомится с весьма различными по своим свойствам компонентами среды и приобретает при этом большой запас разнообразных потенциально полезных «знаний».

Интересные данные получены при сопоставлении игрового поведения животных и детей. Так, в некоторых играх детей младшего возраста можно четко выявить определенные компоненты, соответствующие формам игровой активности детенышей высших животных. Однако уже на этой стадии онтогенеза в играх детей прослеживается социально обусловленное содержание. В более старшем возрасте ребенка эта особенность игр только усиливается, а игра становится специфичной для «детеныша человека». Так, российский зоопсихолог А. Н. Леонтьев писал, что «специфическое отличие игровой деятельности животных от игры, зачаточные формы которой мы впервые наблюдаем у детей дошкольного возраста, прежде всего в том, что игры последних представляют собой предметную деятельность. Последняя, составляя основу осознания ребенком мира человеческих предметов, определяет собой содержание игры ребенка».

В играх детей, как и в играх животных, осуществляется сложная перестройка связей с факторами и стимулами внешней среды. В ходе онтогенеза изменяются и действия по отношению к этим стимулам. В обоих случаях при переходе от *доигрового* периода к *игровому* рез-

ко изменяется двигательная активность, особенно манипуляционная, меняются способы и объекты манипулирования. Однако становление и развитие игровой деятельности у детей имеет более сложный характер, чем у животных, даже высших.

РЕЗЮМЕ

Онтогенез — индивидуальное развитие организма. В силу того, что онтогенез видоспецифичен, отражает эволюционное приспособление к условиям обитания, существует огромное разнообразие форм. В целом, весь онтогенез делится на два периода — пренатальный, протекающий внутри оболочек яйца, и постнатальный: от момента выхода из яйцевых оболочек до смерти.

В пренатальном периоде практически отсутствует приспособительное поведение. У птиц описаны формы пренатального научения и общения.

Постнатальный период делят на ранний постнатальный, ювенильный и период зрелости. В раннем постнатальном периоде преобладают инстинктивные формы поведения и неассоциативные формы научения. Для ювенильного периода характерны ассоциативные формы научения и игра, обеспечивающая формирование и созревание сложных форм поведения.

Совместные и манипуляционные игры высших млекопитающих и птиц лежат в основе развития сложных психических функций — рассудочной деятельности и сознания, сложных форм коммуникации.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОПРОВЕРКИ

1. Приведите классификации видов онтогенеза.
2. Как описывает закономерности развития онтогенеза теория системогенеза?
3. Сравните особенности развития психики зрелорождающихся и незрелорождающихся животных.
4. Чем характеризуется развитие психики в пренатальном периоде?
5. Какие виды научения характерны для раннего постнатального периода?
6. Опишите функции игры.

ГЛАВА 5. ФИЛОГЕНЕЗ ПСИХИКИ. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ

На разных этапах развития данной отрасли психологии перед ней ставились различные задачи. В связи с этим авторы по-разному определяют круг проблем, очерчиваемых указанной наукой. Так, в ранее утвержденной программе для психологических вузов указывается, что термин «*Сравнительная психология*» используется в следующих значениях:

1. Раздел психологии, изучающий сходства и различия в поведении и психике животных и человека, а также их эволюцию в процессе онтогенеза.

2. Наука, объединяющая зоопсихологию и психологию человека.

3. З. А. Зорина, И. Н. Полетаева и Ж. А. Резникова (2002) определяют предмет сравнительной (или экспериментальной) психологии как изучение способности к обучению животных разных таксономических групп. Они указывают, что в настоящее время сравнительная психология животных как направление ориентирована на изучение эмоциональных реакций, разных форм обучения, развитие поведения у представителей более широкого спектра видов.

4. В иностранной литературе сравнительно-психологическими обычно называют исследования способностей животных к обучению и рассудочной деятельности, проводящиеся в лабораторной обстановке.

В учебнике зоопсихологии К. Э. Фабри, сравнительная психология трактуется как сравнительное изучение психических процессов у животных разных таксономических групп. В настоящий момент сравнительная психология, являющаяся составной частью учебного курса «Зоопсихология и сравнительная психология», обычно рассматривается в эволюционном аспекте с позиций концепции А. Н. Леонтьева об эволюции психики, дополненной К. Э. Фабри. Особое место в курсе занимают сравнительные исследования психики и поведения животных и человека.

Проблема эволюции психики занимает видное место в трудах таких классиков российской зоопсихологии, как Н. Н. Ладыгина-Котс, Г. З. Рогинский, Л. В. Крушинский. Большое внимание этому вопросу уделял и А. Н. Северцов.

В настоящее время сравнительные исследования психики и поведения животных и человека фактически превратились в междисциплинарную научную область.

§ 1. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА РАЗВИТИЕ ЗООПСИХОЛОГИИ

Все существа, населяющие нашу планету, отличаются широким разнообразием размеров, формы, сложности организации, а также способов добывания пищи, защиты от хищников и размножения. Подробное сравнение строения ныне живущих и ископаемых форм, изучение последовательности появления и вымирания видов в прошлом, исследования физиологического и биохимического сходства и различия между видами и анализ наследственности и изменчивости у многих видов растений и животных привели к созданию одной из величайших обобщающих биологических теорий — *теории эволюции*. Термин «*эволюция*» означает необратимое и, в известной мере, направленное историческое развитие живой природы.

Движущей и направляющей силой эволюции является *естественный отбор*.

Необходимо помнить, что в настоящее время эволюция не прекратилась, а, напротив, протекает даже быстрее, чем в прошлые эпохи. В течение последних нескольких сотен тысяч лет вымерли сотни видов животных и растений и появились сотни новых. Хотя этот процесс происходит слишком медленно, чтобы его можно было заметить, имеются замечательные примеры быстрых эволюционных изменений. Так, только в течение XX в. с помощью селекции было выведено множество новых видов животных, обладающих для человека полезными свойствами. Однако экологические катастрофы, которые особенно участились во второй половине XX в., привели к

уничтожению определенных видов животных, лишенных своей естественной среды обитания.

На протяжении тысячелетий людям казалось очевидным, что живая природа была создана такой, какой мы ее знаем сейчас, и всегда оставалась неизменной. Но уже в глубокой древности высказывались догадки о постепенном изменении, развитии (эволюции) живой природы. Зачатки теории эволюции органического мира можно найти в трудах древнегреческих философов.

Фалес Милетский (ок. 625–547 гг. до н. э.) (Греция) был первым, кто пытался найти общий источник возникновения всего существующего. Этим общим источником Фалес считал воду, что дало повод объявить его предшественником современных исследователей, полагающих, что жизнь зародилась на дне океана.

Анаксимандр (588–524 гг. до н. э.), согражданин и соратник Фалеса, полагал, что твердь сначала была покрыта водой и только постепенно начала высыхать. Из воздуха появились земля и вода, их смешение образовало ил, из которого под влиянием солнечного тепла произошли путем самозарождения растения, животные и люди.

Древнегреческий мыслитель Эмпедокл (ок. 490 – ок. 430 гг. до н. э.) из Акраганта считал, что вначале на свет появились разрозненные части различных организмов (головы, туловища, ноги). Они соединялись между собой в самых невероятных сочетаниях. Так появились, в частности, кентавры. Позднее будто бы все нежизнеспособные организмы погибли.

Гераклит (ок. 520 – ок. 460 гг. до н. э.) основой мира считал движение. «Все течет, — говорил Гераклит, — и ничто не остается неизменным». Эта основная идея могла бы лечь в основу действительно исторического взгляда на природу, но она осталась неразвитой Гераклитом.

Великий древнегреческий ученый *Аристотель* (384–322 гг. до н. э.) разработал подробную теорию постепенного развития живых форм, исходя из метафизической концепции о стремлении природы к изменению от простого и несовершенного к более сложному и совершенному.

В эпоху Возрождения интерес к естественным наукам усилился, и начиная с XIV в. число людей, принимавших теорию эволюции органического мира, все время возрастало. В своей книге «Происхождение видов путем естественного отбора» Ч. Дарвин (1809–1882) перечислил десятки людей серьезно относившихся к разработке теории эволюции. Ч. Дарвин сделал двойной вклад в фонд научных знаний: он представил множество тщательно подобранных сведений и неоспоримых доводов для доказательства существования органической эволюции, а также создал теорию естественного отбора, которая объясняла, как это происходит.

Изменчивость свойственна любой группе животных и растений. Число организмов каждого вида, рождающихся на свет, больше того количества, которое может найти пропитание и выжить. Вследствие этого происходит борьба за существование, конкуренция за пищу и место обитания. Выживающие особи дают начало следующему поколению, и таким образом «удачные» изменения передаются последующим поколениям.

В 1866 г. Г. Мендель (1822–1884) открыл законы распределения в потомстве наследственных факторов, названных позднее генами. Они включают: закон единообразия гибридов первого поколения; закон расщепления гибридов второго поколения; закон независимого комбинирования признаков.

Открытие генетических законов Менделя сделало необходимым внесение двух важных дополнений в дарвиновскую теорию естественного отбора:

- только наследуемые изменения могут служить материалом для действия естественного отбора;
- необходимо наличие географической или генетической изоляции зарождающихся видов для предотвращения их скрещивания с другими формами.

Другое дополнение к теории Ч. Дарвина обусловлено тем, что ему не были известны два источника изменчивости живых существ:

- действие среды на развивающийся зародыш;
- изменение в генах или хромосомах.

Изменения, возникающие в первом случае, называются модификациями: они не передаются по наследству и не имеют значения для эволюции. Изменения же, происходящие в генах или хромосомах, и служат материалом для эволюции, происходящей под действием естественного отбора.

Один из процессов, с помощью которых случай может сыграть определенную роль в процессе эволюции, описал С. Райт под названием «дрейфа генов». Это явление состоит в том, что в небольших скрещивающихся между собой популяциях гетерозиготные пары генов становятся гомозиготными скорее по воле случая, чем под влиянием отбора. Это может привести к накоплению известных неблагоприятных признаков и к последующей элиминации данной группы.

Новейшее изменение, внесенное в теорию естественного отбора, — это *теория преадаптации*. Поскольку мутации возникают случайно, некоторые из них порождают признаки, не имеющие важного значения для организма в его обычной среде или даже неблагоприятные для него. Если, однако, среда изменяется или же организм переходит в новую среду, эти признаки могут оказаться весьма существенными для выживания.

Подводя итоги, отметим, что в представлениях об эволюции органического мира Ч. Дарвина, Г. Менделя и С. Райта во главу угла поставлены изменения органов (основываясь на данных палеонтологии, морфологии, сравнительной физиологии и биохимии) или же генетические изменения (основываясь на данных эмбриологии и генетики). Это подготовило почву для изучения решающей роли в эволюции изменений нервной системы.

Обобщим вышесказанное и выделим пять основных законов эволюции.

1. Эволюция происходит с разной скоростью в разные периоды. В настоящее время она протекает быстро, и это отмечается появлением многих новых форм и вымиранием многих старых.

2. Эволюция организмов различных типов происходит с разной скоростью. На одном полюсе находятся плеченогие; некоторые виды этих животных совершенно не изменились за последние 500 млн лет, т. к. раковины ископаемых плеченогих совершенно идентичны рако-

винам современных видов. Другой полюс занимает человек; за последние несколько сот тысяч лет появилось и вымерло несколько видов человека. Вообще эволюция протекает быстрее при первом появлении нового вида, а затем по мере стабилизации группы постепенно замедляется.

3. Новые виды образуются не из наиболее высокоразвитых и специализированных, а, напротив, из относительно простых, неспециализированных форм.

4. Эволюция не всегда идет от простого к сложному. Существует много примеров «регрессивной» эволюции, когда сложная форма давала начало более простым. Большинство паразитов развились из свободноживущих предков, которые имели более сложную организацию, чем современные формы.

5. Эволюция затрагивает популяции, а не отдельных особей, и происходит в результате процессов мутирования, естественного отбора и дрейфа генов.

Прежде чем перейти к рассмотрению основных этапов эволюционного развития психики животных, необходимо отметить следующее.

Во-первых, существуют расхождения между психологической и зоологической классификацией видов животных. Эти расхождения обусловлены тем, что морфологические признаки, на которых построена систематика животных, не всегда определяют особенности и степень развития их психической деятельности. Так, например, в психологической классификации животных выделяется от двух до трех уровней развития психики, согласно которым все животные подразделяются на две-три группы. В зоологической же классификации в различных систематизациях выделяют от 10 до 33 типов животных.

Во-вторых, перед исследованием генезиса психики встает вопрос о первоначальной, исходной форме психического. По этому поводу можно выделить как минимум две крайние точки зрения. Согласно первой, развитие психической жизни начинается с появления так называемой гедонической психики, т. е. с зарождения примитивного самосознания. Оно заключается в первоначально смутном еще

переживании организмом своих собственных состояний, в переживании положительном при условии усиленного питания, роста и размножения и отрицательном при условии голодания, частичного разрушения и т. п. Эти состояния, являющиеся прообразом человеческих переживаний влечения, наслаждения или страдания, составляют главную основу, на которой в дальнейшем развиваются различные формы психического отражения, проявляющегося в т. ч. и в форме сознания, познающего окружающий мир. Этот взгляд может быть теоретически объяснен только при признании особой, заключенной в самом живом существе силы, существующей до появления основ внешних чувств.

Вторая точка зрения присуща большинству современных отечественных научных концепций, которые рассматривают жизнь прежде всего как процесс взаимодействия организма и окружающей его среды. Только на основе развития процесса внешнего взаимодействия происходит развитие внутренних отношений и состояний организма. Первичной является экстрачувствительность, функционально связанная с взаимодействием организма и его внешней среды.

А. Н. Северцов выделял два способа приспособления организмов к изменениям окружающих условий:

1) *наследственные изменения организации*, способ, посредством которого достигаются весьма значительные количественно приспособленные изменения строения и функций животных; способ весьма медленный, посредством которого животные могут приспособиться только к очень медленно протекающим и весьма постепенным изменениям среды;

2) способ *ненаследственного функционального изменения строения*, посредством которого животные могут приспособляться к незначительным, но быстро наступающим изменениям окружающих условий.

И в том, и в другом случае строение организмов изменяется. Оба эти способа приспособления встречаются и у животных, и у растений.

Кроме того, существуют еще способы приспособления, которые встречаются только у животных и которые мы могли бы обозначить как способы приспособления посредством изменения поведения животных без изменения их организации.

Северцов дает схематическую классификацию возможных путей изменения приспособленности животных к меняющейся окружающей среде.

1. *Наследственные приспособления* к очень медленным изменениям среды:

- наследственные изменения строения;
- наследственные изменения поведения без изменения строения (рефлексы и инстинкты).

2. *Ненаследственные приспособления* к сравнительно быстрым изменениям среды:

- структурно-функциональные изменения;
- изменения поведения животных «разумного типа».

Эволюция приспособлений посредством изменения поведения без изменения организации пошла в разных направлениях по двум главным путям и в двух типах животного царства достигла своего высшего развития.

В типе членистоногих прогрессивно эволюционировали наследственные изменения поведения, инстинкты. Так, и у их высших представителей, насекомых, мы находим необыкновенно сложные и совершенные, приспособленные ко всем деталям образа жизни инстинктивные действия. Вся жизнь общественного насекомого введена в строгие рамки, подчинена четко определенной рутине. Каждый повторяющийся случай обыденной жизни муравья или паука служит стимулом, вызывающим к деятельности определенную, в большинстве случаев весьма совершенную, инстинктивную реакцию, т. е. все правила поведения наследственны и даны раз и навсегда.

Но аппарат инстинктивной деятельности, такой сложный и совершенный, является вместе с тем крайне громоздким. Если происходит изменение среды, то изменение деятельности, посредством которой животное может приспособиться к новым условиям, совершается необыкновенно медленно. Поэтому к быстрым изменениям

животное этим путем приспособиться не может. Таким образом, мы здесь имеем тип животных очень совершенных, с высокоразвитой психикой, но у которых пластичность организации не превышает пластичности, достигаемой посредством наследственного изменения организации.

В типе хордовых эволюция пошла по другому пути. У них инстинктивная деятельность не достигала очень большой высоты (как и у членистоногих), но зато приспособление шло посредством индивидуального изменения поведения. Деятельность разумного типа стала развиваться прогрессивно и в значительной степени увеличила пластичность организмов, т. е. над наследственной приспособляемостью появилась целая надстройка индивидуальной приспособляемости поведения.

У человека эта надстройка достигла максимальных размеров, благодаря чему он и является существом, приспособляющимся к любым условиям существования, создающим себе искусственную среду — культуру и цивилизацию. Итак, с биологической точки зрения мы не знаем существа, обладающего большей способностью к приспособлению, а следовательно, большим количеством шансов на выживание в борьбе за существование, чем человек.

§ 2. КОНЦЕПЦИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ПСИХИКИ ЛЕОНТЬЕВА—ФАБРИ

Главное условие возникновения приспособляемости к окружающей среде — это ощущение. А. Н. Леонтьев выделил ощущение, отражающее внешнюю объективную действительность, в качестве элементарной формы психики и рассмотрел вопрос о возникновении психики как вопрос о возникновении «способности ощущения» или, иначе говоря, собственно чувствительности.

Таким образом, мы подошли к рассмотрению стадий развития психики. В современной отечественной психологии наибольшим признанием пользуются две классификации стадий эволюции психики: А. Н. Леонтьева и К. Фабри.

А. Н. Леонтьев выделял три стадии эволюции психики:

- 1) элементарной сенсорной психики;
- 2) перцептивной психики;
- 3) интеллекта.

К. Фабри на основе многочисленных более поздних по времени исследований психики животных скорректировал и уточнил интерпретацию данных А. Н. Леонтьева, создав собственный вариант стадий эволюции психики. В частности, К. Фабри объединил вторую и третью стадии развития психики.

К. Э. Фабри считает, что как в пределах элементарной сенсорной, так и в пределах перцептивной психики следует выделить существенно различающиеся уровни психического развития: низший и высший, допуская при этом существование и промежуточных уровней. Важно отметить, что крупные систематические группы животных не всегда и не вполне укладываются в указанные рамки. Это неизбежно, т. к. в пределах крупных *таксонов* (например, классов, подтипов или типов) всегда имеются роды или виды, стоящие на смежных уровнях психического развития, что можно объяснить зарождением качеств высшего психического уровня всегда на предшествующем уровне.

По мнению Фабри, расхождения между психологической и зоологической классификациями обусловлены тем, что морфологические признаки, на которых построена систематика животных, отнюдь не всегда определяют особенности и степень развития психической деятельности последних. Поведение животных представляет собой совокупность функций их эффекторных органов. А в процессе эволюции именно функция первично определяет форму, строение организма, его систем и органов. Их строение и двигательные возможности лишь вторично определяют характер поведения животного и ограничивают сферу его внешней активности.

Итак, с одной стороны, образ жизни определяет развитие приспособлений в эффекторной сфере, а с другой, — функционирование эффекторных систем, т. е. поведение, обеспечивает удовлетворение жизненных потребностей, обмена веществ в ходе взаимодействия организма с внешней средой.

Элементарная сенсорная психика, по определению А. Н. Леонтьева, — стадия развития психики, на которой деятельность животных отвечает тому или иному отдельному воздействию свойству (или совокупности отдельных свойств) в силу существенной связи данного свойства с теми воздействиями, от которых зависит осуществление основных биологических функций животных. Соответственно отражение действительности, связанное с таким строением деятельности, имеет форму чувствительности к отдельным воздействующим свойствам (или совокупности свойств), форму элементарного ощущения.

Возникновение чувствительных живых организмов связано с усложнением их жизнедеятельности. Это усложнение заключается в том, что выделяются процессы внешней деятельности, опосредствующие отношения организмов к тем свойствам среды, от которых зависит сохранение и развитие их жизни. Выделение этих процессов обусловлено появлением раздражимости к воздействиям, которые выполняют сигнальную функцию. В качестве ориентирующих элементов у простейших животных выступают простейшие таксисы. Так возникает способность отражения организмами воздействий окружающей действительности в их объективных связях и отношениях.

Например, в экспериментальном исследовании Е. Рабо установлено, что, как только насекомое попадает в паутину, паук немедленно направляется к нему и начинает опутывать его своей нитью. Что же именно вызывает эту деятельность паука и на что она направлена? Для того чтобы ответить на данный вопрос, нужно исключить один за другим различные моменты, которые, возможно, воздействуют на паука. Путем такого рода опытов удалось установить, что побуждает и направляет деятельность паука вибрация, которую производят крылья насекомого. Вибрация передается по паутине. Как только вибрация крыльев насекомого прекращается, паук перестает двигаться к своей жертве. Достаточно, однако, чтобы крылья насекомого снова начали вибрировать, как паук вновь устремляется к нему и вновь опутывает его паутиной. То, что вибрация действительно есть то, что вызывает деятельность паука, показывает следующий

опыт. К паутине прикасаются звучащим камертоном. В ответ на это паук устремляется к камертону, взбирается на него, опутывает паутиной и пытается нанести удар своими конечностями-челюстями. Значит, дело здесь именно в факте вибрации: ведь, кроме свойства вибрировать, между камертоном и насекомым, попавшим в паутину, нет ничего общего.

Почему же деятельность паука связана именно с воздействующей на него вибрацией, которая сама по себе, конечно, не играет никакой роли в его жизни? Потому, что в нормальных условиях воздействие вибрации находится в определенной связи, в определенном устойчивом отношении к питательному веществу насекомого, попадающего в паутину. Такое отношение воздействующего свойства к удовлетворению одной из его биологических потребностей называется биологическим смыслом данного воздействия (А. Н. Леонтьев). Биологический смысл тех или иных воздействий не является постоянным для животного, но, наоборот, изменяется и развивается в процессе его деятельности в зависимости от объективных связей соответствующих свойств среды.

Необходимо отметить, что смысловые связи, возникающие в деятельности животных, представляют собой условные связи, имеющие особый характер. Они образуются весьма быстро и столь же быстро разрушаются; для этого достаточно одного-двух сочетаний. В их основе лежат элементарные инстинктивные движения — *кинезы*. У простейших организмов различают два вида кинезов — *ортокинезы*, характеризующиеся поступательным движением простейших организмов, и *клинокинезы*, состоящие в изменении передвижения простейших организмов.

Отражение животными среды находится в единстве с их деятельностью. Основным в сложном единстве отражения и деятельности является деятельность животного, практически связывающая его с объективной действительностью. Вторичным, производным оказывается психическое отражение воздействующих свойств этой деятельности.

Деятельность животных на самой ранней, первой стадии развития их психики — стадии *элементарной сенсорной психики* — ха-

рактируется тем, что она отвечает тому или иному отдельному воздействию свойству (или совокупности отдельных свойств) в силу существующей связи данного свойства с теми воздействиями, от которых зависит осуществление основных биологических функций животных. Соответственно отражение действительности, связанное с таким строением деятельности, имеет форму чувствительности к отдельным воздействующим свойствам, форму элементарного ощущения.

Стадия элементарной сенсорной психики свойственна целому ряду животных. Возможно, элементарной чувствительностью обладают некоторые высшие инфузории, черви. Однако установлено, что рыбы, как и большинство членистоногих, имеют не элементарную сенсорную, а перцептивную психику. Так, опыты Копеледа и Броуна показали, что кольчатый червь или вовсе не реагирует на прикосновение к нему стеклянной палочкой, или реагирует отрицательно. Если, однако, прикосновение палочкой связать с кормлением, то реакция этого червя меняется: теперь прикосновение вызывает у него положительное движение к пище.

Элементарной формой научения у простейших организмов, находящихся на стадии элементарной сенсорной психики, является *привыкание*.

Материальную основу развития деятельности и чувствительности животных составляет развитие их анатомической организации. Тот общий путь изменений организмов, с которыми связано развитие в пределах стадии элементарной сенсорной психики, заключается в том, что органы чувствительности животных, стоящих на этой стадии развития, все более дифференцируются и их число увеличивается; соответственно дифференцируются и их ощущения.

Так, у низших животных клетки, возбудимые по отношению к свету, рассеяны по всей поверхности тела. Поэтому такие животные могут обладать лишь весьма диффузной светочувствительностью. У червей впервые светочувствительные клетки стягиваются к головному концу тела и, концентрируясь, приобретают форму пластинок; эти органы дают возможность уже достаточно точной ориентации в направлении к свету. Наконец, на еще более высокой степени раз-

вития (моллюски) в результате выгибания пластинок возникает внутренняя сферическая светочувствительная полость, которая позволяет воспринимать движения предметов.

Развиваются также и органы движения, органы внешней деятельности животных. Их развитие происходит особенно заметно в связи с двумя главными изменениями: с одной стороны, в связи с переходом к жизни в условиях наземной среды, а с другой, — у животных, живущих в водной среде, — в связи с переходом к активному преследованию добычи.

Вместе с развитием органов чувствительности и органов движения развивается также и орган связи и координации процессов — нервная система.

Одновременно с развитием органов восприятия, действия и нервной системы животных происходит изменение деятельности, которое заключается во все большем ее усложнении. Однако как общий тип строения деятельности, так и общий тип отражения среды на всем протяжении этой стадии резко не изменяются. Деятельность побуждается и регулируется отражением ряда отдельных свойств или комплекса свойств; восприятие действительности никогда, следовательно, не является восприятием целостных вещей.

Можно наблюдать, что в результате постепенного усложнения деятельности и чувствительности животных возникают развернутые несоответствия, противоречия в их поведении. В ходе дальнейшей эволюции это несоответствие разрешается путем изменения ведущей формы отражения и последующей перестройки общего типа деятельности животных. Совершается переход к новой, более высокой стадии развития отражения.

Таким образом, животные с элементарной сенсорной психикой:

- реагируют на отдельное воздействующее свойство (или совокупность отдельных свойств) в силу существующей связи данного свойства с теми воздействиями, от которых зависит осуществление основных биологических функций животных;
- имеют отражение действительности в форме чувствительности к отдельным воздействующим свойствам, форме элементарного ощущения;

- привыкание выступает у них в качестве элементарной формы научения.

Вторая стадия развития, следующая за стадией элементарной сенсорной психики, — стадия *перцептивной психики* — характеризуется способностью отражения внешней объективной действительности уже не в форме отдельных элементарных ощущений, вызываемых отдельными свойствами или их совокупностью, но в форме отражения вещей.

Переход к перцептивной стадии развития психики связан с изменением строения деятельности животных, которое подготавливается еще на предшествующей стадии. Это изменение в строении деятельности заключается в том, что уже наметившееся раньше содержание ее, объективно относящееся не к самому предмету, на который направлена деятельность животного, но к тем условиям, в которых названный предмет объективно дан в среде, теперь выделяется. Это содержание уже не связывается с тем, что побуждает деятельность в целом, но отвечает специальным воздействиям, которые его вызывают.

Усложнение деятельности происходит в двух главных направлениях. Одно из них наиболее ярко выражено по линии эволюции, ведущей от червей к насекомым и паукообразным. Оно проявляется в том, что деятельность животных приобретает характер иногда весьма длинных цепей, состоящих из большого числа реакций, отвечающих на отдельные последовательные воздействия. Деятельность такого типа особенно характерна для насекомых, у которых она достигает наиболее высоких ступеней своего развития. Эта линия усложнения деятельности не является прогрессивной, не ведет к дальнейшим качественным ее изменениям.

Другое направление, по которому идет усложнение деятельности и чувствительности, является, наоборот, прогрессивным. Оно приводит к изменению самого строения деятельности, а на этой основе и к возникновению новой формы отражения внешней среды, характеризующей уже более высокую стадию в развитии психики.

А. В. Запорожцем и И. Г. Диманштейн были проведены экспериментальные исследования. В отдельном аквариуме, в котором живут

два молодых американских сомика, устанавливается поперечная перегородка, не достигающая до одной из его стенок, так что между ее концом и этой стенкой остается свободный проход. Перегородка — из натянутой белой марли. Когда рыбы находились в определенной, всегда одной и той же стороне аквариума, то с противоположной его стороны на дно опускали кусочек мяса. Рыбы, побуждаемые распространяющимся запахом мяса, скользя у самого дна, направлялись прямо к нему. Такая фиксация животного на одном источнике раздражения и направление движения к этому источнику называется *телотаксисами*. При движении рыбы наталкивались на марлевую перегородку. Приблизившись к ней на расстояние нескольких миллиметров, они на мгновение останавливались, как бы рассматривая ее, и далее плыли вдоль перегородки, поворачивая то в одну, то в другую сторону, пока случайно не оказывались перед боковым проходом, через который и проникали дальше, в ту часть аквариума, где находилось мясо. При этом рыбы проявляли как *тропотаксисы* — движения, сориентированные по равнодействующей, образуемой в результате выравнивания интенсивности возбуждения в симметрично расположенных рецепторах, так и *менотаксисы* — движения под углом к источнику раздражения при несимметричном раздражении в симметрично расположенных рецепторах.

Наблюдаемая деятельность рыб побуждается запахом мяса и развертывается в направлении этого главного, доминирующего воздействия; с другой стороны, рыбы замечают (зрительно) преграду, в результате чего их движение в направлении распространяющегося запаха приобретает сложный, зигзагообразный характер. Это сложная координированная деятельность.

По мере повторения опытов с кормлением рыб в условиях преграды на их пути к пище происходит как бы постепенное «обтачивание» лишних движений, так что в конце концов рыбы с самого начала направляются прямо к проходу между марлевой перегородкой и стенкой аквариума, а затем — к пище.

Во второй части эксперимента перед тем, как кормить рыб, снималась перегородка. Хотя перегородка стояла достаточно близко от начального пункта движения рыб, так что, несмотря на свое относи-

тельно несовершенное зрение, они все же не могли не заметить ее отсутствия, рыбы тем не менее полностью повторяют обходный путь, т. е. движутся так, как это требовалось бы, если бы перегорodka была на месте. В дальнейшем путь рыб, конечно, выпрямляется, но это происходит лишь постепенно.

Если млекопитающее животное отделить от пищи преградой, то оно, конечно, будет обходить ее. Воздействие, на которое направлена деятельность этих животных, уже не сливается у них с воздействием со стороны преграды, оба выступают для них отдельно друг от друга. От первого зависят направление и конечный результат деятельности, от второго — то, как она осуществляется, т. е. способ ее осуществления, например путем обхода препятствия. Этот особый состав или сторона деятельности, отвечающая условиям, в которых дан побуждающий ее предмет, называется операцией.

На разных уровнях развития перцептивной психики стоит большинство существующих ныне рыб, позвоночных животных. Возникновение и развитие у животных перцептивной психики обусловлено рядом существенных анатомо-физиологических изменений. Главнейшее из них заключается в развитии и изменении роли дистантных (действующих на расстоянии) органов чувств, в первую очередь, зрения.

Их развитие выражается в том, что меняется как их значение в общей системе деятельности, так и форма их анатомических взаимосвязей с центральным нервным аппаратом. Зрение, процесс «кортикализации» которого происходит, начиная с рептилий, занимает в коре относительно все большее место. У птиц глаза становятся главным рецептором. Зрение играет основную роль также у многих высших млекопитающих.

Одновременно развиваются и органы внешних движений, т. е. «естественные орудия» животных, позволяющие осуществлять сложные операции, необходимые для жизни в условиях наземной среды (бег, лазание, преодоление препятствий и др.). Эта основная функция конечностей животных, заключающаяся в перемещении животного в пространстве, называется *локомоцией*. Управление ло-

комоциями все более усложняется, поэтому полное развитие операций у животных происходит уже в связи с развитием коры.

При переходе к стадии перцептивной психики качественно изменяется также и сенсорная форма закрепления опыта. У животных впервые возникают чувственные представления. Вместе с изменением строения деятельности животных и соответствующим изменением формы отражения ими действительности происходит перестройка и функций памяти. Мнемическая функция выступает в моторной сфере в форме двигательных навыков, а в сенсорной сфере — в форме примитивной образной памяти. В перцептивной психике в процессах анализа и обобщения внешней среды, воздействующей на животных, возникают дифференциация и обобщение образов вещей.

Таким образом, животные на стадии перцептивной психики характеризуются:

- способностью отражения внешней объективной действительности уже не в форме отдельных элементарных ощущений, вызываемых отдельными свойствами или их совокупностью, но в форме отражения вещей;
- изменением в строении деятельности, заключающемся в том, что уже наметившееся раньше содержание ее объективно относится не к самому предмету, на который направлена деятельность животного, но к тем условиям, в которых этот предмет объективно дан в среде;
- изменением сенсорной формы закрепления, т. е. возникают чувственные представления, а также дифференциация и обобщение образов вещей.

Развитие психики животных происходит в процессе их биологической эволюции и подчинено общим законам этого процесса. Каждая новая ступень психического развития имеет в своей основе переход к новым внешним условиям существования животных и является новым шагом в усложнении их физической организации.

Приспособление к более сложной среде приводит к дифференциации у животных простейшей нервной системы и специальных органов — органов чувствительности. На этой основе и возникает элементарная сенсорная психика — способность отражения отдельных свойств среды.

С переходом животных к наземному образу жизни и вызванным этим шагом развитием коры головного мозга возникает психическое отражение животными целостных вещей.

Дальнейшее усложнение условий существования, приводящее к развитию еще более совершенных органов восприятия и действия и еще более совершенного мозга, создает у животных возможность чувственного восприятия ими объективных соотношений вещей в виде предметных «ситуаций».

Таким образом, можно сделать вывод, что развитие психики определяется необходимостью приспособления животных к среде и что психическое отражение является функцией соответствующих органов, формирующихся у них в ходе этого приспособления.

Психика возникает и развивается у животных именно потому, что иначе они не могли бы ориентироваться в среде. Важно подчеркнуть отличие психического отражения животных от *сознательного отражения* — отражения предметной действительности в отдельности, ее объективных устойчивых свойств.

Развитие жизни приводит к такому изменению физической организации животных, что у них возникают органы чувств, органы действия и нервной системы, функцией которых является отражение окружающей их действительности. Характер этой функции зависит от объективного строения деятельности животных, практически связывающей животное с окружающим его миром. Отвечая изменению условий существования, деятельность животных меняет свое строение. Это и создает необходимость такого изменения органов и их функций, которое приводит к возникновению более высокой формы психического отражения. При этом предпосылкой и основой развития интеллекта животных выступает манипулирование, прежде всего с биологически нейтральными объектами. Другой важной предпосылкой интеллектуального поведения животных является способность к широкому переносу навыков в новые ситуации.

Однако развитие психического отражения животными окружающей среды как бы отстает от развития их деятельности. Например, простейшая деятельность, определяемая объективными связями воздействующих свойств и соотносящая животное со сложной средой,

обуславливает развитие элементарных ощущений, которые отражают лишь отдельные воздействия. Более сложная деятельность позвоночных животных, определяемая вещными соотношениями, ситуациями, связана с отражением целостных вещей. Наконец, когда на стадии интеллекта в деятельности животных выделяется «фаза подготовки», объективно определяемая дальнейшими возможностями самого животного, то форма психики характеризуется отражением вещных соотношений, вещных ситуаций.

Таким образом, развитие форм психического отражения является по отношению к развитию строения деятельности животных как бы сдвинутым на одну ступень вниз, так что между ними никогда не бывает прямого соответствия. Отличительной особенностью интеллекта животных является в дополнение к отражению отдельных вещей возникновение отражения их отношений и связей.

§ 3. Эволюция психики и антропогенез

Материальную основу сложного процесса развития психики животных составляет формирование «естественных орудий» их деятельности, т. е. органов и присущих этим органам функций. Эволюция органов и соответствующих им функций мозга, происходящая внутри каждой из стадий развития деятельности и психики животных, постепенно подготавливает возможность перехода к новому, более высокому строению их деятельности в целом. Возникающее же при этом переходе изменение общего строения деятельности животных, в свою очередь, создает необходимость дальнейшей эволюции отдельных органов и функций, которая теперь идет уже в новом направлении. Данное изменение направления развития отдельных функций при переходе к новому строению деятельности и новой форме отражения действительности обнаруживается очень ясно.

Выделим общее, что делает деятельность животных и их психику качественно отличными от человеческой деятельности и от человеческого сознания.

Как показали исследования А. Н. Леонтьева, *первое отличие* всякой деятельности животных от деятельности человека состоит в том,

что она является деятельностью инстинктивно-биологической. Иначе говоря, деятельность животного может осуществляться лишь по отношению к предмету жизненной, биологической потребности или по отношению к воздействующим свойствам, вещам и их соотношениям, которые для животного приобретают смысл в связи с удовлетворением определенной биологической потребности. Поэтому всякое изменение деятельности животного выражает собой изменение фактического воздействия, побуждающего данную деятельность, а не самого жизненного отношения, которое ею осуществляется.

Итак, деятельность животных всегда остается в пределах инстинктивных, биологических отношений к природе. Это общий закон деятельности животных. У животных отсутствует мир внутренних переживаний, т. е. выделение в сознании отражаемой реальности как объективной, которое присутствует у человека.

Второе отличие состоит в том, что возможности психического отражения животными окружающей их действительности также являются принципиально ограниченными. В силу того, что животное вступает во взаимодействие с многообразными, воздействующими на него предметами среды, перенося на них свои биологические отношения, они отражаются им лишь теми своими сторонами и свойствами, которые связаны с осуществлением этих отношений.

Так, если в сознании человека, например, фигура треугольника выступает безотносительно к наличному отношению к ней и характеризуется прежде всего объективно — количеством углов и т. д., то для животного, способного различать формы, данная фигура выделяется лишь в меру биологического смысла, который она имеет. При этом форма, выделившаяся для животного из ряда других, будет отражаться им неотделимо от соответствующего ей биологического отношения. Поэтому, если у животного не существует инстинктивного отношения к определенной вещи или к данному воздействующему свойству и данная вещь не стоит в связи с осуществлением этого отношения, то в таком случае и сама вещь как бы не существует для животного. Оно обнаруживает в своей деятельности безразличие к названным воздействиям, которые хотя и могут быть предметом восприятия, однако никогда при этих условиях не становятся им.

Именно этим объясняется ограниченность воспринимаемого животными мира узкими рамками их инстинктивных отношений.

Третье отличие заключается в том, что в противоположность человеку для животного всякий предмет окружающей действительности всегда выступает неотделимо от его инстинктивной потребности и само отношение к нему животного никогда не существует для него как таковое, само по себе, в отделенности от предмета. Когда человек вступает в то или иное отношение к вещи, то он отличает, с одной стороны, объективный предмет своего отношения, а с другой — само свое отношение к нему. Такого именно разделения и не существует у животного.

Четвертое отличие заключается в «речи» животных. Особенности взаимоотношений животных друг с другом определяют собой особенность их «речи». Как известно, общение животных выражается нередко в том, что одно животное воздействует на других с помощью звуковых сигналов.

В данном случае сходство с речевым общением человека только внешнее. Внутренне же эти процессы в корне различны. Человек выражает в своей речи некоторое объективное содержание и отвечает на обращенную к нему речь не просто как на звук, устойчиво связанный с определенным явлением, но именно на отраженную в речи реальность. Совсем другое мы имеем в случае голосового общения животных. Легко показать, что животное, реагирующее на голос другого животного, отвечает не на то, что объективно отражает данный голосовой сигнал, но на самый этот сигнал, который приобрел для него определенный биологический смысл.

Из того факта, что голосовое поведение животных является инстинктивным, однако, не следует, что оно вовсе не связано с психическим отражением ими внешней объективной действительности. Однако для животных предметы окружающей среды неотделимы от самого отношения их к этим предметам. Поэтому и выразительное поведение животного никогда не относится к самому объективному предмету. Это ясно видно из того, что та же самая голосовая реакция животного повторяется им не при одинаковом характере воздействующих предметов, но при одинаковом биологическом смысле данных

воздействий для животного, хотя бы воздействующие объективные предметы были при этом совершенно различны. Крики связаны с теми или иными явлениями действительности не по их объективно сходным признакам, но лишь по сходству инстинктивного отношения к ним животного. Они относятся не к самим предметам действительности, но связаны с теми субъективными состояниями животных, которые возникают в связи с этими предметами.

Итак, общение животных и по своему содержанию, и по характеру осуществляющих его конкретных процессов также полностью остается в пределах их инстинктивной деятельности. Биологическая ограниченность интеллектуального поведения обезьян проявляется в том, что оно всецело определяется образом жизни и чисто биологическими закономерностями.

Совсем иную форму психики, характеризующуюся совершенно другими чертами, представляет собой психика человека — человеческое сознание.

Переход к человеческому сознанию, в основе которого лежит переход к человеческим формам жизни, к человеческой общественной по своей природе трудовой деятельности, связан не только с изменением принципиального строения деятельности и возникновением новой формы отражения действительности. Психика человека не только освобождается от тех черт, которые являются общими для всех рассмотренных нами стадий психического развития животных, и не только приобретает качественно новые черты.

Выделяются три специфических условия возникновения сознания у человека в процессе биологической эволюции. Первое условие — опосредованность отношения человека к природе трудовыми связями с другими людьми, второе условие — активное воздействие на природу, третье условие — возникновение языка.

Наличие общественного сознания людей выступает главным условием существования индивидуального сознания.

Главное состоит в том, что с переходом к человеку меняются и сами законы, управляющие развитием психики. Если для всех представителей животного мира этими общими законами, которым подчинялись законы развития психики, были законы биологической

эволюции, то с переходом к человеку развитие психики начинает подчиняться законам общественно-исторического развития.

В настоящее время о процессе антропогенеза, равно как и о происхождении человеческого сознания, мы можем судить только косвенно, по аналогии с ныне живущими животными. Но не следует забывать, что все эти животные прошли длительный путь адаптивной эволюции и на их поведение наложила глубокий отпечаток специализация к условиям существования. Так, у высших позвоночных в эволюции психики наблюдается ряд боковых ответвлений, не имеющих отношения к линии, ведущей к антропогенезу, а отражающих лишь специфическую биологическую специализацию отдельных групп животных. Например, ни в коем случае нельзя сравнивать поведение предков человека и поведение птиц или поведение многих высокоразвитых млекопитающих. Даже ныне живущие приматы скорее всего пошли по регрессивному пути эволюции, и все они в настоящее время находятся на более низком уровне развития, чем предок человека. Любые, даже наиболее сложные, психические способности обезьян, с одной стороны, всецело определяются условиями их жизни в естественной среде, их биологией, а с другой — служат только приспособлению к данным условиям.

Обо всех этих фактах следует помнить при поисках биологических корней антропогенеза и биологических предпосылок зарождения человеческого сознания. По поведению ныне существующих обезьян, равно как и других животных, мы можем судить только о направлении психического развития и общих закономерностях этого процесса на длительном пути антропогенеза.

Происхождение трудовой деятельности. Общеизвестно, что основными факторами развития человеческого сознания являются трудовая деятельность, членораздельная речь и созданная на их основе общественная жизнь. На современном этапе для зоопсихологов наиболее важной задачей представляется изучение путей развития трудовой деятельности человека на примере использования орудийной деятельности высшими животными. Труд с самого своего зарождения был ручным. Человеческая рука — это, в первую очередь, орган труда, но и развилась она благодаря труду. Развитие и

качественные преобразования руки человека занимают центральное место в антропогенезе как в физическом, так и в психическом отношении. Важнейшую роль играют ее хватательные способности — явление, довольно редкое в животном мире.

В результате многочисленных экспериментов было выявлено, что и низшие, и высшие обезьяны осуществляют в ходе манипулирования практический анализ объекта. Например, они пытаются разломать попавший к ним предмет, исследуют различные его детали. Но у высших обезьян, в частности у шимпанзе, присутствуют также действия по синтезу предметов. Они могут пытаться скрутить отдельные детали, свинтить их, переплести. Подобные действия наблюдаются у человекообразных обезьян и в дикой природе, при постройке гнезд.

Помимо конструктивной деятельности, у некоторых обезьян, в частности шимпанзе, выделяют еще некоторые виды деятельности, которые проявляются при манипулировании предметами, — это ориентировочно-обследующая, обрабатывающая, двигательно-игровая, орудийная деятельность, а также сохранение или отвергание предмета. Объектами ориентировочно-обследующей, обрабатывающей и конструктивной деятельности чаще всего являются предметы, которые нельзя использовать в пищу.

Свидетельств умелого обращения шимпанзе и некоторых близких им видов приматов с различными предметами имеется великое множество, причем обезьяны, живущие в естественных условиях, ничуть не уступают в этом отношении своим собратьям, живущим среди людей, — в зоопарках и различных исследовательских центрах. Чрезвычайно развитая орудийная деятельность является одной из важнейших особенностей поведения человекообразных обезьян, отличающей их от подавляющего большинства других животных и приближающей к человеку. Выдающимися способностями в этой области гоминоиды обязаны не только своему необычайно развитому интеллекту, но и некоторым весьма специфическим, по сравнению с другими млекопитающими, чертам строения тела. Все эти черты сформировались как адаптация к древесному образу жизни, но оказались очень полезными и для тех видов, которые, подобно

предкам человека, вынуждены были полностью или частично сменить джунгли на открытые пространства саванн.

Итак, во-первых, у обезьян есть руки — пятипалые передние конечности со свободно сгибающейся и разгибающейся кистью и противопоставляемым первым (большим) пальцем. Это позволяет им делать то, чего никакие другие животные делать не могут — образовывать горсть, схватывать предметы, удерживать их пальцами. Благодаря высокой чувствительности подушечек пальцев и, следовательно, развитому осязанию, обезьяны могут производить с внешними объектами довольно сложные действия, требующие большой точности захвата. Во-вторых, у всех приматов есть ключица. У обезьян она устроена таким образом, что рука может свободно вращаться, двигаться вперед, назад и в стороны, а это также облегчает манипулирование предметами. Наконец, в-третьих, глаза у них находятся на передней стороне черепа, а не по бокам, что дает им объемное зрение (к тому же оно у них еще и цветное). Все это, плюс, разумеется, незаурядные умственные способности, и объясняет особую предрасположенность обезьян, особенно человекообразных, к орудийной деятельности.

Конечно, использовать различные объекты внешнего мира для решения тех или иных задач способны и другие животные. Многие примеры такого рода широко известны. Птицы, помимо того, что строят из травы и веток гнезда, могут применять некоторые предметы и для добывания пищи. Так, дрозд, чтобы разбить улитку, берет ее в клюв и бьет о камень; гриф, подняв камень в воздух, сбрасывает его на твердое страусовое яйцо; дятловый выюрок с помощью зажатой в клюве колочки кактуса выковыривает из древесной коры личинок и т. д. Среди млекопитающих в этом отношении особо отличаются бобры и морские выдры (каланы). Первые строят из палок и бревен плотины, а вторые разбивают о камни раковины моллюсков, причем камень выдра, находясь в воде, кладет себе на грудь, а моллюска держит лапами. Часто подобные формы поведения тоже описывают как орудийную деятельность. Однако даже если допустить, что манипуляции с колочкой, производимые выюрком, или использование камня каланом представляют собой результат научения и

связаны с работой сознания, все равно ни по сложности, ни по разнообразию, ни по глубине целеполагания эти действия не идут ни в какое сравнение с орудийной деятельностью обезьян.

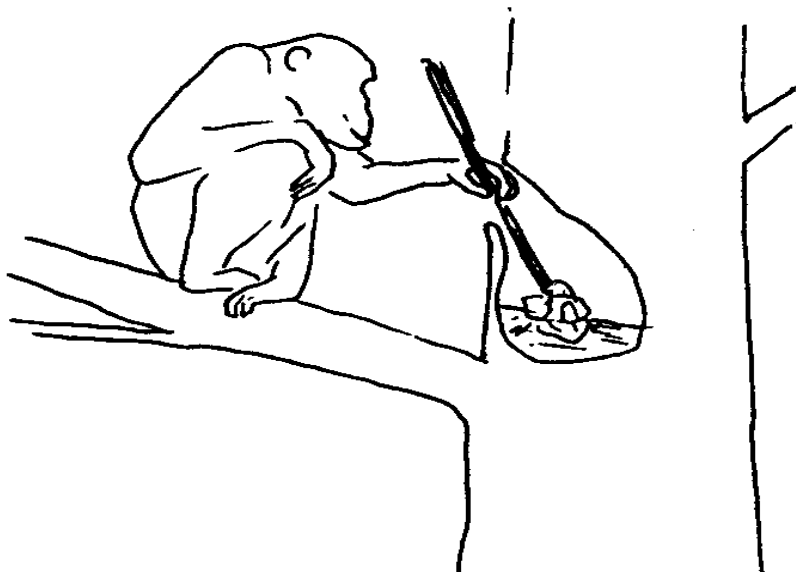


Рис. 35. Шимпанзе извлекает воду из дупла дерева с помощью палки и «губки» из листьев

О том, что обезьяны, причем не только человекообразные, способны использовать, а в экспериментальных условиях даже изготавливать простейшие орудия, в т. ч. каменные, известно очень давно. Еще в 1843 г. американские миссионеры Сэвидж и Уайман, работавшие в Западной Африке, сообщили о том, что шимпанзе были замечены за таким занятием, как раскалывание орехов с помощью камней. Об этом факте было известно Ч. Дарвину, который и сам наблюдал обезьян, пользовавшихся орудиями, но не в природных условиях, а в Лондонском зоопарке. В настоящее время данных об орудийной деятельности высших приматов накоплено огромное количество, и с каждым десятилетием объем их возрастает в геометрической прогрессии.

Для шимпанзе описано уже несколько десятков разных видов применения орудий. Среди наиболее популярных примеров такого рода раскалывание орехов камнем, извлечение воды из отверстий в деревьях с помощью губки из листьев, использование палки, чтобы протолкнуть такую губку поглубже (рис. 35), «ужение» муравьев на ветку, которую часто предварительно очищают от коры (рис. 36), извлечение меда из дупла с помощью палки и т. д. Действия, подобные перечисленным, вполне обычны для большинства изучавшихся популяций шимпанзе.

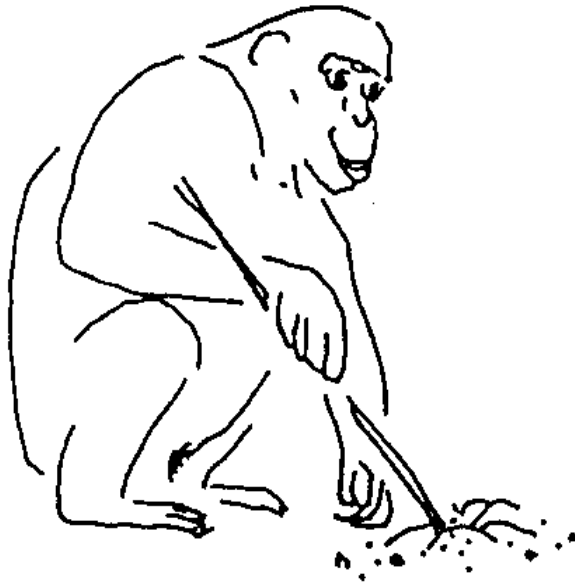


Рис. 36. «Рыбалка» шимпанзе.

Удочка есть, а вместо рыбы сойдут и муравьи

Известно множество случаев, когда живущие в природных условиях шимпанзе использовали при решении той или иной задачи попеременно два взаимодополняющих орудия, как, скажем, в приведенном уже примере с палкой и губкой для добывания воды. Один раз зафиксировано даже применение орудия для усовершенствования другого орудия: небольшого размера камень послужил находчи-

вону шимпанзе в качестве клина или подпорки, чтобы выровнять наклонную поверхность наковальни, с которой скатывались орехи (рис. 37). Единственный, пожалуй, вид орудийной деятельности, который у шимпанзе в естественных условиях пока не наблюдался — это изготовление орудий с помощью орудий же, но некоторые приматологи не теряют оптимизма и на этот счет. Во всяком случае, уже наблюдались эпизоды, когда обезьяна, расколов нечаянно особенно сильным ударом наковальню, использовала далее один из ее обломков в качестве молотка.

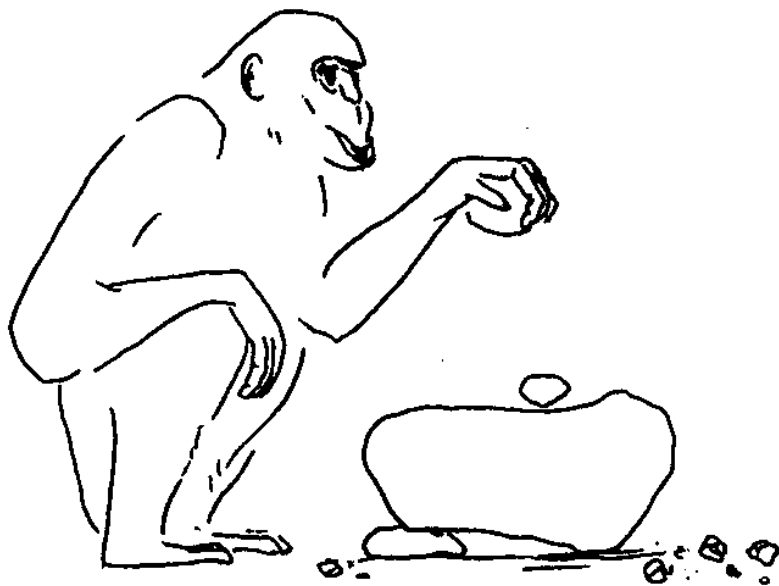


Рис. 37. Чтобы привести камень-наковальню в горизонтальное положение, шимпанзе подложил под него маленький камень. Теперь можно спокойно заняться орехами — они больше не будут скатываться

Замечено, что чем сложнее тот или иной вид орудийной деятельности, тем позже осваивают его молодые шимпанзе. Операции, где используется одно орудие, начинают выполнять самое раннее по достижении двух лет, операции с двумя орудиями не раньше 3,5 лет, и, наконец, использование трех орудий пока не зафиксировано у осо-

бей моложе 6,5 лет. При этом особенно интересно, что, как показывают некоторые наблюдения, определенную роль в передаче навыков наиболее важных и сложных трудовых операций от поколения к поколению может играть намеренное обучение старшими младших. Описан даже случай, когда самка шимпанзе не просто показывала детенышу, как колоть орехи, но и поправила его, когда он взялся за камень не так, как следовало.

Хотя использование орудий дело нелегкое и требующее длительного научения, оно приносит тем, кто не поленился овладеть им в совершенстве, значительные дивиденды. Например, подсчитано, что в Тай, потратив 2,3 часа на работу по раскалыванию орехов, шимпанзе получает 3762 килокалории, что в девять раз превышает расход энергии на этот вид деятельности. Для сравнения можно привести данные по бушменам пустыни Калахари, которые отнюдь не принадлежали к числу обремененных непосильным трудом обществ. Так вот, по оценкам изучавших их этнографов, бушменам, когда они еще вели традиционный для них охотничье-собираТЕЛЬСКИЙ образ жизни, нужно было в среднем работать 4,5 часа, чтобы получить 2000 килокалорий в день на человека.

Конечно, в большинстве ситуаций, с которыми приходится сталкиваться шимпанзе, они прекрасно обходятся своими естественными органами и к помощи орудий прибегают не так уж часто, но иногда обстоятельства вынуждают их трудиться просто-таки «не покладая рук». В частности, как было установлено в итоге длительных наблюдений в Боссу, в среднем в год на раскалывание орехов и раздавливание съедобной сердцевинки пальм с помощью каменных орудий у обезьян уходит всего одна десятая часть того времени, которое они посвящают поискам и добычанию пищи. Однако в июне, когда количество других кормовых ресурсов (прежде всего, фруктов) заметно сокращается, времени на такие занятия тратится в три раза больше.

Много споров вызвало в свое время обнаружение того обстоятельства, что характер орудий и способы их использования даже для сходных или одинаковых целей у шимпанзе часто варьируют от группы к группе. Далеко не все были готовы согласиться с идеей, что

эти вариации следует рассматривать как простейшие культурные традиции. Однако, как показало детальное сопоставление данных, полученных в результате многолетних наблюдений над шимпанзе семи разных популяций Восточной и Западной Африки, многие различия в их поведении нельзя объяснить ни особенностями среды обитания этих групп, ни генетическими различиями между ними, ни воздействием каких бы то ни было иных природных факторов. Единственным, или, по крайней мере, наиболее правдоподобным объяснением остается, таким образом, предположение о существовании в сообществах шимпанзе определенных традиций, знакомых всем или большинству их членов, отличающихся от традиций других сообществ и передаваемых от поколения к поколению через негенетические каналы. Эту гипотезу принимают сейчас практически все исследователи.

Примеры существования культурных традиций описаны не только у шимпанзе. Например, группы японских макаков на охраняемых территориях подкармливают зерном или бататами. Практически на глазах исследователей в некоторых группах (не во всех) возникли традиции мытья бататов в морской воде (рис. 38) и отделения зерна от песка при помощи воды.

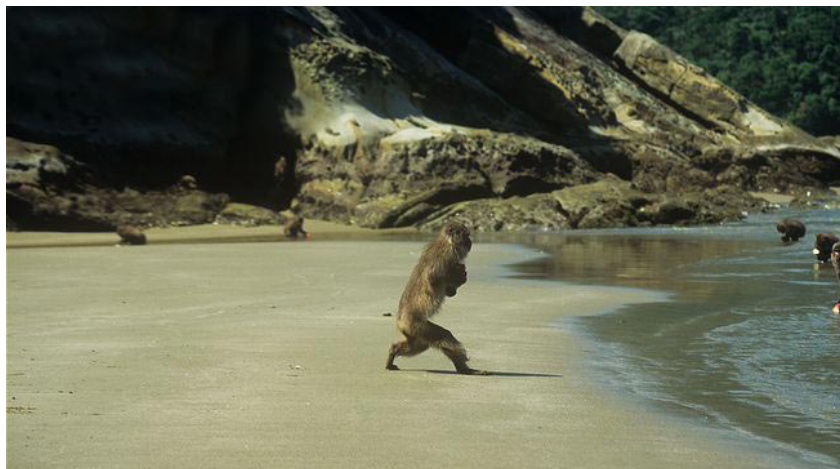


Рис. 38. Японские макаки моют бататы в морской воде

Вот лишь некоторые примеры «этнографических» различий между группами шимпанзе, связанные с орудийной деятельностью. В Гомбе обезьяны при «ужении» муравьев используют длинные палки (в среднем 66 см) и снимают с них пойманных насекомых рукой, тогда как в Тай палки более короткие, и снимают муравьев сразу губами. В Гомбе и Махале шимпанзе не колют орехи, а в Боссу и Тай колют, но разные виды, хотя те орехи, что колют в первом районе растут и во втором. В Боссу особь, раскалывающая орехи, всегда держит камень одной рукой, а в Тай иногда двумя. В Гомбе, Махале и Тай обезьяны часто используют листья как салфетки в гигиенических целях, тогда как в Боссу ничего подобного зафиксировано не было. Этот перечень можно продолжать еще очень долго — он включает около четырех десятков видов поведения и, вероятно, по мере продолжения наблюдений над жизнью шимпанзе будет удлиняться.

Кроме шимпанзе, довольно развитую орудийную деятельность в естественных условиях удалось выявить еще у орангутангов. Установлено, что на Суматре эти обезьяны часто пользуются палками для того, чтобы вскрывать фрукты с плотной кожурой (при этом палки предварительно очищают от коры), а также выковыривать насекомых из древесных стволов и добывать мед диких пчел. У орангутангов, как и у шимпанзе, частота и характер применения орудий варьируют от группы к группе, причем определенные различия прослеживаются даже между соседствующими популяциями.

Что касается бонобо (карликовых шимпанзе) и горилл, то в лесу на воле они, насколько можно судить по имеющимся сейчас данным, очень редко прибегают к помощи орудий, но в зоопарках и лабораториях доказывают, что это объясняется не отсутствием соответствующих способностей, а, скорее, отсутствием должной мотивации. В конце концов, Канзи — единственная обезьяна, достигшая действительно серьезных успехов в изготовлении каменных орудий, — принадлежит именно к виду карликовых шимпанзе. В природе представители этого вида, в отличие от обыкновенных шимпанзе, пользуются различными предметами в основном для игры, для того, чтобы привлечь к себе внимание сородичей, т. е. в различных видах социального взаимодействия, но не для добывания еды. Скорее все-

го, это объясняется довольно просто. Дело в том, что места, где обитают бонобо, отличаются обилием высококачественной и притом легкодоступной для обезьян пищи, что делает изощренные и трудоемкие методы ее получения, вроде тех, что зафиксированы у обыкновенных шимпанзе, ненужными.

Конструктивная деятельность шимпанзе, помимо гнездование, развита очень слабо. В условиях неволи эти обезьяны могут переплетать прутики и веревки, скатывать шарики из глины, но такое поведение направлено не на получение конечного результата, а наоборот, чаще всего переходит в деструктивное, в стремление что-то разломать, расплести.

Можно предположить, что у ископаемых антропоидов — предков человека — употребление орудий было развито значительно лучше, чем у современных человекообразных обезьян. По нынешнему состоянию орудийной деятельности у низших и высших обезьян мы можем судить об основных направлениях трудовой деятельности наших ископаемых предков, а также об условиях, в которых зародились первые трудовые действия. Предпосылкой трудовой деятельности служили, по-видимому, действия, выполняемые и современными антропоидами, а именно очищение веток от листьев и боковых сучков, расщепление лучины. Но у первых антропоидов эти орудия выступали еще не в качестве орудий труда, а скорее были средством биологической адаптации к определенным ситуациям.

Переход животных, строение и поведение которых формировалось в условиях лесной жизни, в качественно иную среду обитания был сопряжен с большими трудностями. Почти все антропоиды вымерли. В новых условиях обитания преимущество получили те из них, у которых на основе первоначального способа передвижения по деревьям развилось прямохождение. Животные, у которых передние конечности освободились, оказались в биологически более выгодном положении, т. к. смогли использовать свободные конечности для развития и совершенствования орудийной деятельности.

Из всех антропоидов открытых пространств уцелел единственный вид, который и стал впоследствии предком человека. По мнению большинства антропологов, он смог выжить в меняющихся

условиях среды только благодаря успешному использованию природных предметов в качестве орудий, а затем — употреблению искусственных орудий.

Не следует, однако, забывать, что орудийная деятельность смогла выполнить свою спасительную роль только после глубокой качественной перестройки. Необходимость такой перестройки была обусловлена тем, что манипуляционная активность (жизненно необходимая для нормального развития и функционирования двигательного аппарата) в условиях резко обедненной среды открытых пространств должна была компенсироваться. Возникли формы «компенсаторного моделирования», которые со временем повлекли за собой высокую концентрацию элементов психомоторной сферы, что подняло орудийную деятельность нашего животного предка на качественно новую ступень.

Дальнейшее развитие трудовой деятельности невозможно представить без использования разнообразных орудий, а также появления специальных орудий труда. Непосредственно орудием может служить любой предмет, используемый животным для решения поставленной задачи, но орудие труда непременно должно специально изготавливаться для определенных трудовых операций и предполагает знание о будущем его применении. Изготавливается этот тип орудия заранее, до того как его применение станет необходимым. Изготовление орудия труда можно объяснить только предвидением возникновения ситуаций, в которых без него не обойтись.

Возникновение труда коренным образом перестроило все поведение антропоидов. Из общей деятельности, направленной на непосредственное удовлетворение потребности, выделяется действие специальное, не направляемое непосредственным биологическим мотивом и получающее свой смысл лишь при дальнейшем использовании его результатов. Такое изменение поведения знаменовало начало общественной истории человечества. В дальнейшем общественные отношения и формы действия, не направляемые биологическими мотивами, становятся для поведения человека основополагающими.

Изготовление орудия труда (например, обтесывание одного камня с помощью другого) требует участия сразу двух объектов: первого, которым производятся изменения, и второго, на который эти изменения направлены и который в результате становится орудием труда. Воздействие одного предмета на другой, потенциально могущий стать орудием, наблюдается и у обезьян. Однако эти животные обращают внимание на изменения, происходящие с объектом непосредственного воздействия (орудием), а не на изменения, происходящие с обрабатываемым объектом, который служит не более чем субстратом. В этом отношении обезьяны ничем не отличаются от других животных. Их орудийные действия прямо противоположны орудийным действиям человека — для него наиболее важны изменения, происходящие со вторым объектом, из которого после ряда операций получается орудие труда.

От создания первых орудий труда наподобие ручного рубила синантропа до создания разнообразных совершенных орудий труда человека современного типа (неоантропа) прошли сотни тысяч лет. Но следует отметить, что уже на начальных стадиях развития материальной культуры можно видеть огромное разнообразие типов орудий, в т. ч. составных (наконечники дротиков, кремневые вкладыши, иглы, копьёметалки). Позже появились каменные орудия, например, топор или мотыга.

Проблема зарождения общественных отношений и членораздельной речи. Уже в самом начале трудовой деятельности зародились и первые общественные отношения. Труд изначально был коллективным, общественным.

Человеческое общество не подчиняется законам группового поведения животных. Оно возникло на основе других мотиваций и имеет свои законы развития. К. Э. Фабри по этому поводу писал: «Человеческое общество — не просто продолжение или усложнение сообщества наших животных предков, и социальные закономерности не сводимы к этологическим закономерностям жизни обезьяньего стада. Общественные отношения людей возникли, наоборот, в результате ломки этих закономерностей, в результате коренного из-

менения самой сущности стадной жизни зарождающейся трудовой деятельностью».

С момента своего появления на Земле обезьяны жили крупными стадами или семьями. У животных предков человека прогрессивное развитие стадности также проявилось в формировании прочных внутростадных отношений, которые оказались, в частности, особенно полезными при совместной охоте. У непосредственных предков человека подростки должны были, очевидно, усваивать традиции и умения, сформировавшиеся у предшествующих поколений, перенимать опыт старших членов сообщества, а последним, особенно самцам, следовало не только проявлять взаимную терпимость, но и уметь сотрудничать, согласовывать свои действия.

Особенности структуры сообществ, выявленные в наблюдениях за животными разных видов, показали, что внутривидовая иерархия, ее структура и механизмы поддержания, а также возможные отклонения зависят от ряда факторов.

Конкретная ситуация в сообществе почти всегда лабильна и также может выходить за рамки простых иерархических отношений. Этологи выделяют некоторые правила, соблюдающиеся в группах животных в обход существующей иерархической системы. Одно из таких правил — так называемое «право обладания». Так, например, если низкоранговая особь шимпанзе добывает редкое лакомство, все остальные окружают ее, выпрашивая свою долю. Высокоранговые животные при этом не пользуются никакими преимуществами.

Пластичность поведения животных в сообществе обусловлена их богатым индивидуальным и социальным опытом. Создается впечатление, что классическая линейная иерархия является лишь некой врожденной «матрицей», характерной для многих общественных животных. В течение жизни на нее накладывается приобретенное умение оценивать и использовать социальные связи.

Это положение было подтверждено экспериментально (Anderson, Mason, 1978). Были сформированы две группы макаков-резусов: одна состояла из обезьян, выращенных в изоляции, с «искусственными матерями», а члены другой росли со своими матерями и сверстниками. В обеих группах экспериментаторы искусственно созда-

вали конкуренцию за бутылочку с водой. Оказалось, что у животных, выращенных в изоляции, устанавливается стабильный порядок доступа к бутылочке, напоминающий «порядок клевания» у кур. В то же время у животных с нормальным опытом социальных контактов была обнаружена достаточно высокая лабильность социального поведения. Они были, например, способны объединяться в коалиции, могли искать защиты у доминанта в спровоцированной ими же драке и тем самым отвлечь его от бутылочки и т. п.

Наиболее убедительные примеры высших форм кооперации обнаружены у человекообразных обезьян. Пример «разделения труда» и «эксплуатации» в группе молодых шимпанзе описал Л. А. Фирсов (1977). Он провел свои наблюдения на озерном острове в Псковской обл., где молодые животные летом вели свободный образ жизни. На первом этапе эксперимента шимпанзе могли получить приманку из открывающегося ящика только в результате успешных действий партнера. Когда они усвоили этот навык, отношения между ними начали изменяться. Достаточно сбалансированные в начале эксперимента, они быстро переходили в фазу «беззастенчивой эксплуатации», когда большую часть заработанной приманки получали не «работники», а «наблюдатели». Прежняя картина отношений восстанавливалась лишь после энергичных столкновений. Несомненно, такое «разделение труда», особенно путем манипуляций поведением партнеров, требует известного социального опыта и гибкости поведения.

Дж. Гудолл (1992) приводит в своей книге ряд примеров, когда шимпанзе оказывали помощь другим членам группы, которые могли и не быть их родственниками. Еще один пример — наблюдение Р. Футса за «говорящей» обезьяной Уошо, которая жила на островке, окруженном рвом с водой и изгородью с электрическим током. Однажды молодая самка Синди, решив навестить Уошо, каким-то образом преодолела эту изгородь, но упала в воду и начала тонуть. Увидев это, Уошо, держась за траву, вошла в воду и умудрилась схватить Синди за руку, когда та, может быть, в последний раз всплыла на поверхность. Следует подчеркнуть, что между обезьянами не

было родственных отношений, да и познакомились они совсем незадолго до события.

Важнейшая роль в онтогенетическом становлении социального поведения (как и практически любых других его форм) принадлежит играм. В ходе игры используются элементы агонистического поведения и закладываются основы иерархических отношений между их участниками. По мере взросления игры многих животных приобретают все более грубый характер и нередко заканчиваются агрессивными эпизодами. Благодаря этому животные не только получают сведения о сильных и слабых сторонах своих партнеров по игре и об относительном иерархическом положении своей матери и матерей товарищей по играм, но и учатся драться, угрожать, устанавливать союзнические отношения.

Коммуникация составляет сущность любого социального поведения. Трудно представить себе общественное поведение без обмена информацией или же систему передачи информации, которая не была бы в каком-то смысле общественной. Когда животное совершает некое действие, изменяющее поведение другой особи, можно говорить о том, что имела место передача информации. Это весьма широкое определение, под которое подходят и те случаи, когда, например, спокойно кормящееся или, наоборот, тревожно насторожившееся животное только лишь своей позой воздействует на поведение других членов сообщества. Поэтому этологи, изучающие процесс коммуникации, задаются вопросом: «намеренно» ли передается сигнал или он лишь отражает физиологическое и эмоциональное состояние животного? Могут ли такие социальные животные, как обезьяны, дельфины, волки или муравьи передать друг другу точные сведения, например о том, в какой точке пространства находится источник пищи и как этой точки удобнее достичь.

Долгое время абсолютное большинство исследователей считали, что наличие языка — это уникальное свойство человека. Поскольку существует тенденция определять язык таким образом, что он предстает исключительной привилегией людей, это вносит в исследования определенные предубеждения.

Как отмечает в книге «Поведение животных» Д. Мак-Фарленд (1982), определить понятие языка с объективной точки зрения не легко, поскольку он характеризуется многими необходимыми признаками. Например, мы можем согласиться с тем, что язык — это средство коммуникации, но очевидно, что не все средства коммуникации являются языком. Язык человека обычно существует в форме речи, но это далеко не всегда так (азбука Морзе, языки там-тамов, сигналы дымных костров и семафоров, «свистовые» языки некоторых народов обычно рассматриваются как вспомогательные языковые средства). Вместе с тем, символический язык, используемый при общении глухонемых, — это грамматически организованная знаковая система. Язык человека использует символы, но также символичны и некоторые аспекты коммуникации у пчел. Люди осваивают язык в течение специфического чувствительного периода развития, но то же самое наблюдается у некоторых птиц, когда они учатся песне своего вида.

О том, что шимпанзе обладают потенциальной способностью к передаче не только видоспецифических сигналов, но и совершенно новой информации, свидетельствуют опыты по обучению обезьян языкам-посредникам, о которых уже упоминалось ранее.

Чтобы точнее охарактеризовать структуру и свойства «языка», который усваивали обезьяны и другие позвоночные, кратко рассмотрим некоторые положения лингвистики, привлекаемые авторами экспериментов к их анализу, и определим их наличие или отсутствие в усваиваемых шимпанзе языковых навыках. Как упоминалось выше, существует много определений и критериев языка. В связи с проблемой усвоения антропоидами языков-посредников широко обсуждалось и использовалось определение известного американского лингвиста Ч. Хоккета. Согласно его представлениям, язык человека обладает 7 ключевыми свойствами, которые частично присущи естественным языкам животных, а в полном объеме — только человеку.

Свойство *структурной двойственности* означает, что человеческий язык обладает одновременно и фонологической (звуковой), и грамматической (смысловой) организацией, т. е. построен из звуковых и смысловых элементов. Вместо того чтобы для каждого сооб-

щения использовать отдельный сигнал, как это характерно для большинства коммуникативных систем животных, речь человека строится из конечного числа звуков, или фонем, которые комбинируются огромным числом различных способов и благодаря этому образуют смысловую структуру. Языки животных данным свойством не обладают.

Свойство *семантичности* означает присвоение определенного значения некоторому абстрактному символу. Это свойство присуще как естественным языкам животных, так и языкам-посредникам.

Свойство *произвольности* означает, что сообщения слагаются из единиц, не имеющих очевидной связи с их смыслом. Альтернативой такой системе является иконическая, когда знаки являются «картинками», иллюстрирующими их смысл. Произвольность, как и двойственность, присуща и амслену, и йеркишу, и жетонам, с помощью которых «разговаривала» Сара. Примером иконического знака может служить изобретенный Уошо жест «нагрудник» (она очерчивала пальцем соответствующее место на груди), тогда как ее учили произвольному знаку — условной комбинации пальцев, ничего общего не имеющей с реальным предметом.

Свойство *взаимозаменяемости* заключается в том, что любой организм, способный посылать сообщения, должен быть способен и принимать их. Например, когда самка колюшки раздувает брюшко, самец в ответ совершает брачный ритуал, но их роли поменяться не могут, и таким образом, в языке колюшки взаимозаменяемость отсутствует. В отличие от этого все виды языков-посредников, освоенных шимпанзе, обладают таким свойством.

Свойство *специализации* заключается в отсутствии прямых физических следствий полученного сообщения, в том, что животное лишь передает информацию, но не действует непосредственно. Человек, по-видимому, обладает максимально специализированной системой общения. Если же вернуться к примеру с колюшкой, то самцы реагируют непосредственно на физические аспекты сообщения, посылаемого самкой, — раздувание брюшка и метание икры, тогда как самка реагирует на изменение окраски самца. Таким образом, сообщение самца более специализированно, чем сообщение самки.

В отличие от естественных языков животных языки-посредники обладают свойством специализации.

Наконец, **культурная преемственность** означает способность передавать информацию о смысле сигналов из поколения в поколение посредством обучения и подражания, а не генетической преемственности. Наблюдения Р. Футса за общением Уошо с ее приемным сыном Лулисом показывают, что такая преемственность в использовании языка-посредника, по-видимому, может существовать.

Зарегистрировано, по крайней мере, три случая, когда Уошо специально учила малыша знакам амслена (пища, жвачка, стул) — складывала соответствующим образом его пальцы. Два этих жеста так и вошли в его словарь. Взрослые шимпанзе также в ряде случаев усваивали знаки, подражая «говорящим» сородичам.

Эти данные представляют несомненный интерес, однако не могут служить достаточно убедительным доказательством наличия культурной преемственности языковых навыков у шимпанзе. Хотя они пользуются знаками в отсутствие человека, неясно, насколько эти знаки отличаются по своим функциям от естественного языка жестов и телодвижений. Не было проанализировано, о чем обезьяны сигнализируют друг другу и какой тип коммуникативных связей они обеспечивают этими жестами. Вместе с тем, в природных условиях культурная преемственность, по-видимому, играет определенную роль в создании диалектов естественного языка шимпанзе.

Принципиально важным свойством языка человека является **перемещаемость**, поэтому мы особенно подробно рассмотрим, насколько оно присуще языковому поведению шимпанзе. Имеется в виду, что предмет сообщения и его результаты могут быть удалены во времени и пространстве от источника сообщения. Наличие этого свойства подразумевает способность:

- 1) использовать знаки в отсутствие соответствующего объекта;
- 2) передавать информацию о прошлых и будущих событиях;
- 3) передавать информацию, которая может стать известной только в результате употребления знаков.

У естественных коммуникативных систем животных свойство перемещаемости полностью отсутствует. В работах Р. Футса приве-

дены отдельные наблюдения, свидетельствующие о наличии этого свойства в языке, усвоенном Ушо и Люси. Так, например, Люси, которую разлучили с ее любимой собакой, когда та заболела, постоянно называла ее по имени и говорила, что той больно.

Наиболее убедительно способность шимпанзе передавать информацию об отсутствующих и недоступных непосредственной сенсорной оценке предметах была продемонстрирована в работах С. Сэведж-Рамбо в 90-х гг. XX в. При сравнении поведения шимпанзе и детей обращает на себя внимание тот факт, что дети понимают слова еще до того, как начинают говорить сами (навык восприятия формируется у них раньше, чем навык воспроизведения). В то же время этого не наблюдалось в опытах на многих шимпанзе, в особенности обученных «йеркишу» по методике Д. Рамбо. В этих опытах употребление знаков было жестко формализовано и служило главным образом для получения нужных предметов. В ряде случаев животные, по-видимому, не понимали смысла знаков при изменении контекста. Кроме того, в упомянутых выше опытах шимпанзе подают знаки главным образом в присутствии предметов, если они получают за это подкрепление, тогда как дети произносят слова ради чистого удовольствия или для привлечения внимания окружающих к интересующим их вещам.

С. Сэведж-Рамбо предположила, что эти различия обусловлены особенностями методики, которую разработал для обучения шимпанзе Д. Рамбо. По ее мнению, ведущую роль в ней играло образование условной связи (ассоциации) между знаком и получением соответствующего предмета, а также подражание действиям тренеров, тогда как у детей слова усваиваются в самых разных ситуациях и им соответствуют более или менее отвлеченные внутренние представления, а не простые ассоциации. Особенно это различие проявлялось при сравнении поведения детей и шимпанзе Ланы. Ее обучение было строго формализовано во избежание возможных подсказок и т. п., и она действительно научилась главным образом нажатием на соответствующую клавишу компьютера для получения нужного ей предмета.

В отличие от этого новая методика С. Сэведж-Рамбо не фокусировала внимания обезьян на получении объекта. Их учили использовать знак (изображение, которое появлялось на экране после нажатия на определенную клавишу, так называемая «лексиграмма») не для получения предмета, а для его «наименования» в ситуации, где всегда было несколько предметов, и воспроизведение знака не было жестко связано с их получением. Поскольку одновременно воспитывали двух самцов — Шермана и Остина, — они научились общаться с помощью знаков, отвечать на них и влиять на поведение друг друга и окружающих. Благодаря этому они, по мнению авторов, усваивали язык как «функционально-действенный навык», как средство воздействия на поведение окружающих, а не просто как серию движений, которую надо совершить, когда того хочет экспериментатор.

Обученные по этой системе Шерман и Остин употребляли знаки в гораздо более разнообразных ситуациях, чем их предшественники, особенно Лана. Стремление к «наименованию» предметов обнаружилось у них спонтанно, без инструкции тренера. Очевидно, что научить такому специально невозможно. Не дожидаясь, когда тренер даст им или попросит предмет, как это бывало у всех других обезьян, они по собственной инициативе называли их и показывали тренеру, т. е. включали обычно исполняемые тренером функции в собственное поведение. При появлении тренера с набором игрушек они без всякой команды называли их и показывали, вместо того, чтобы ждать, когда тот решит играть и даст соответствующую команду. Это свойство проявилось и в отношениях между самими шимпанзе. Шерман (доминант) нажимал на соответствующую клавишу и давал Остину кусок апельсина. Оба нажимали нужную клавишу компьютера прежде, чем взять кусок пищи или игрушку, даже если те были спрятаны. Остин (низший по рангу) подводил Шермана к компьютеру и побуждал добывать лакомства.

Как подчеркивает автор, для такого уровня использования знаков (лексиграмм) как средства индикации (называния) предметов требуется понимание соответствия между: 1) предметом, который выбран из группы как объект наименования; 2) лексиграммой, выбранной на панели; 3) предметом, который в конце концов выбран и передается

экспериментатору. Наиболее жесткая проверка этого соответствия — процедура теста при двойном слепом контроле (рис. 39).

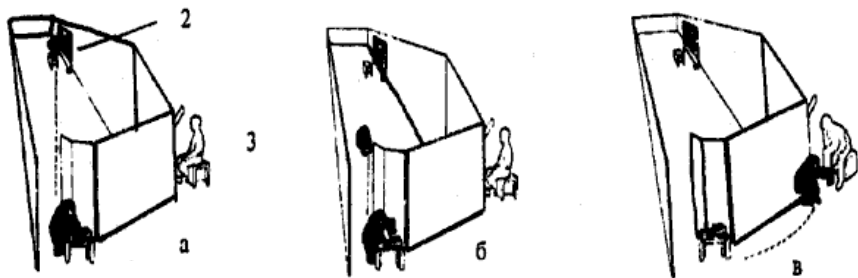


Рис. 39. Тест на символизацию при двойном слепом контроле:

1 — стол с предметом; 2 — клавиатура для выбора; 3 — экспериментатор, оценивающий результат выбора (пояснения в тексте)

В обстановке игры с тренером шимпанзе «называют» один из предметов, но предметы для выбора, тренер, которому их надо показывать, и клавиатура, на которую надо нажимать, пространственно разнесены для создания дополнительной нагрузки на образную память. Решив, какую игрушку выбрать, шимпанзе должен помнить, что именно он выбрал, пока идет к клавиатуре и высвечивает соответствующую лексигramму в отсутствие реального объекта. Затем он должен держать в памяти высвеченную лексигramму, когда перестает ее видеть, взять соответствующий предмет и передать его тренеру, который сидит у экрана и видит лексигramму только после вручения ему выбранного предмета, так что не может ничего «подсказать» обезьяне.

Оказалось, что оба шимпанзе правильно называли выбранный предмет практически в 100%, причем, когда Шерман однажды высветил лексигramму отсутствующего в наборе предмета, то не взял ничего. Эти опыты позволили сделать важное заключение о языковых возможностях шимпанзе.

По мнению авторов, стремление Шермана и Остина к наименованию предметов по собственной инициативе, в т. ч. когда они их не видят, свидетельствует о том, что усвоенные ими знаки приобрели свойства символов и эквивалентны навыкам, описанным у детей.

Они несомненно свидетельствуют о том, что языковые навыки обезьян при определенных условиях обучения могут обладать свойством перемещаемости. Еще более веские доказательства были получены в дальнейших работах С. Сэвидж-Рамбо на карликовом шимпанзе Канзи (рис. 40).



Рис. 40. Сью Сэвидж-Рамбо и Канзи

Как уже упоминалось, вопрос о наличии свойства перемещаемости в усвоенном шимпанзе языке особенно важен в связи с изучением мышления животных, поскольку употребление знака в отсутствие обозначаемого им предмета свидетельствует о формировании и хранении в мозге внутренних (мысленных) представлений об этом предмете.

Свойство продуктивности означает способность создавать и понимать бесконечное число сообщений, преобразуя исходный ограниченный запас символов в новые сообщения. Именно это свойство делает языки человека практически не ограниченными по своему объему и богатству. Вопрос о наличии данного свойства у языковых навыков шимпанзе был многократно проанализирован. О его наличии могла свидетельствовать способность комбинировать знаки для обозначения новых предметов: например, Уошо называла арбуз

«candy drink» («конфета — питье»), а впервые встреченного на прогулке лебедя — «water bird» («вода — птица»). При достаточно большом запасе знаков шимпанзе начинали гибко использовать синонимы для обозначения одного и того же предмета в зависимости от контекста (чашка — пить, красный, стекло).

Приведенные данные, по-видимому, свидетельствуют, что усвоенная шимпанзе система знаков амслена в некоторой степени обладает свойством «продуктивности». Впоследствии анализу этого свойства языков-посредников специального внимания почти не уделялось. Что касается естественных языков животных, то до недавнего времени считалось, что у них данное свойство практически отсутствует. В большинстве случаев это действительно так, однако ряд современных исследований показывает, что один компонент естественного языка шимпанзе — так называемые «долгие крики» — состоит из ограниченного числа базовых элементов, которые комбинируются по-разному в зависимости от ситуации и у разных животных и тем самым расширяют диапазон возможных сообщений.

В. И. Марков (1993) на основе многолетнего анализа акустических сигналов дельфинов приходит к выводу, что они обладают коммуникативной системой открытого типа, которая также наделена свойством продуктивности, хотя вопрос этот, несомненно, требует дальнейших исследований. Таким образом, в отличие от большинства естественных коммуникативных систем животных языки-посредники, которыми овладевали шимпанзе, обладают не только свойством семантической, но и элементами свойств продуктивности и перемещаемости.

Уже на самых ранних этапах экспериментов выяснилось, что обезьяны комбинируют знаки не только для обозначения новых предметов. Оказалось, что они склонны спонтанно объединять 2-3 и более знаков в цепочки, напоминавшие предложения, которые произносят дети 1,5–2,5 лет. Огромная доля усилий Гарднеров, их коллег и последователей была направлена на анализ структуры создаваемых обезьянами «предложений». Анализ 158 фраз, «произнесенных» Уошо, показал, что в большинстве случаев порядок слов в них отвечает принятому в английском языке и отражает те же, что у

детей, базисные семантические отношения типа: субъект — действие, действие — объект, указательная частица — объект. Иными словами, обезьяны прекрасно понимали и передавали информацию о направленности действия, о принадлежности предмета, о его местонахождении («Роджер щекотать Люси», «дай мне, я дам тебе», «кошка кусать собака» или «собака кусать кошка» и т. п.). Таким образом, типичные для шимпанзе последовательности знаков обычно были основаны на улавливании связей между предметами и явлениями внешнего мира, отражали их эмпирические представления.

На основании этих данных было высказано предположение о том, что обезьяны овладевают элементами синтаксиса.

Веские доказательства того, что шимпанзе действительно могут усваивать общие принципы построения фраз и даже делать это самостоятельно, на основе понимания их смысла, а не просто подражая экспериментатору, были получены лишь в работах С. Сэведж-Рамбо в 90-е гг. Сэведж-Рамбо начала воспитывать детенышей карликового шимпанзе и детей в сходной речевой среде и сравнила их способности понимать устную речь. Особенность этого долгосрочного эксперимента состояла в том, что он был начат в раннем возрасте, когда двум карликовым шимпанзе (бонобо) и трем детям было по 10 месяцев. Все они с начала обучения находились в сходных условиях: постоянно слышали устную человеческую речь. Шимпанзе научились также общаться с человеком и друг с другом при помощи компьютера. При этом обезьян не тренировали непосредственно на выполнение словесных команд, а лишь создавали им «языковую среду».

Оказалось, что в возрасте 5 лет Канзи спонтанно начал понимать устную речь, и не только отдельные слова (что отмечали и раньше другие исследователи), но и целые фразы. Без специальной тренировки он правильно выполнял каждый раз новые команды и понимал разницу между фразами «Унеси картошку за дверь» и «Иди за дверь, принеси картошку».

Опыты убедительно свидетельствуют, что шимпанзе могут понимать и сложные синтаксические конструкции типа: «Если не хочешь яблока, положи его обратно». Подобные конструкции понима-

ла и строила также шимпанзе Сара в опытах Д. Примэка. Однако она делала это только после долгой тренировки с каждой конкретной фразой, не понимая общего принципа, тогда как Канзи усваивал именно общий принцип и без дальнейшей дрессировки спонтанно мог давать собственные ответы на сотни вопросов. Канзи научился также общаться с человеком и другими обезьянами при помощи лексиграмм, наблюдая, как этому учили его приемную мать Матату (причем безуспешно). Свои собственные фразы он также составлял в соответствии с правилами, так что, например, лексиграмма, обозначающая его приемную мать, оказывалась то подлежащим, то дополнением («Хватай Матату», «Матата кусает»). Вывод о том, что шимпанзе действительно улавливает синтаксический строй английской речи, был сделан на основе экзамена, который включал 660 вопросов, заданных устно и совершенно не повторяющихся. Оказалось, что, как и его двухлетняя коллега — девочка Аля, Канзи безошибочно понимал все предложенные ему просьбы и вопросы (рис. 41).

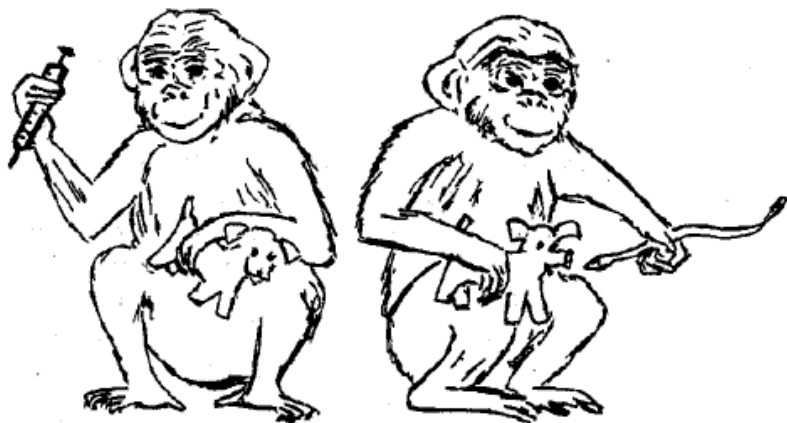


Рис. 41. Понимание устной речи у шимпанзе (рисунок Н. Рябчиковой).

По команде «Сделай собаке укол» Канзи приносит плюшевого щенка, потом находит шприц, снимает с него колпачок и колет им собаку. В другой раз в ответ на просьбу: «Пусть собака укусит змею» он находит среди прочих предметов игрушечную змею, открывает рот собаке и изображает укус

На основе этих опытов Сэведж-Рамбо сделала вывод, что язык Канзи достигает «протограмматического уровня, сравнимого по сложности с речевыми навыками двухлетнего ребенка». Еще один важный вывод работы состоит в том, что и для человека, и для шимпанзе критическим фактором, определяющим формирование способности понимать речь, является возраст, когда они начинают слышать речь, и условия, в которых они при этом находятся. Ведь шимпанзе, которых начали обучать не в 10 месяцев (как Канзи), а в 2-3 года, смогли усвоить гораздо более ограниченные навыки и не были способны понимать устную речь.

Эти данные заставили авторов обратиться к исследованию мозга шимпанзе в поисках морфологических основ зачатков речи. С помощью разнообразных методов (гистология, сканирование, позитронно-эмиссионная томография) была обнаружена асимметрия височных структур, причем в левом полушарии область *planum temporale* оказалась более развитой, чем в правом. Выводы американских ученых представляются тем более убедительными, что еще в 30-60-е гг. российские нейроморфологи Г. И. Поляков, С. М. Блинов, Е. П. Кононова, Ю. Н. Шевченко разрушили представление о том, что речевые зоны специфичны только для мозга человека. Они обнаружили многочисленные черты сходства речевых областей мозга человека и шимпанзе. В частности, еще в тот период было установлено, что в верхневисочной области шимпанзе имеется поле 37, ответственное у человека за понимание звуковой речи. Коль скоро мозг шимпанзе наделен речевыми структурами и способен их активизировать в соответствующих условиях, можно предположить, что последний общий предок человека и шимпанзе тоже имел эти структуры. Тогда и непосредственные предшественники человека — австралопитеки и *Homo erectus* — тоже могли иметь зачатки языка.

Несмотря на то, что историческое развитие человечества коренным образом отличается от общих закономерностей биологической эволюции, что неоднократно подчеркивали в своих трудах психологи, именно биологическая эволюция животных создала биологическую основу и предпосылки для небывалого в истории органического мира перехода на совершенно новый уровень развития. В этом

можно убедиться, внимательно рассмотрев все этапы развития психической деятельности животных. Без развития простейших инстинктов, их длительного совершенствования в результате эволюции, без низших ступеней развития психики было бы невозможно и возникновение человеческого сознания.

РЕЗЮМЕ

Проблема эволюции психики занимает видное место в современной психологии.

Подробное сравнение строения ныне живущих и ископаемых форм, изучение последовательности появления и вымирания видов в прошлом, исследования физиологического и биохимического сходства и различия между видами и анализ наследственности и изменчивости у многих видов растений и животных привели к созданию одной из величайших обобщающих биологических теорий — *теории эволюции*.

Существуют еще способы приспособления, которые встречаются только у животных и которые мы могли бы обозначить как способы приспособления посредством изменения поведения животных без изменения их организации.

Эволюция приспособлений посредством изменения поведения без изменения организации пошла в разных направлениях по двум главным путям и в двух типах животного царства достигла своего высшего развития. В типе членистоногих прогрессивно эволюционировали наследственные изменения поведения, инстинкты. В типе хордовых эволюция пошла по другому пути. У них инстинктивная деятельность не достигала очень большой высоты (как и у членистоногих), но зато приспособление шло посредством индивидуального изменения поведения. Деятельность разумного типа стала развиваться прогрессивно и в высокой степени повысила пластичность организмов, т. е. над наследственной приспособляемостью появилась целая надстройка индивидуальной приспособляемости поведения.

Развитие психики животных происходит в процессе их биологической эволюции и подчинено общим законам этого процесса. Каждая новая ступень психического развития имеет в своей основе переход к новым внешним условиям существования животных и является новым шагом в усложнении их физической организации.

Развитие психики определяется необходимостью приспособления животных к среде, и психическое отражение является функцией соответствующих органов, формирующихся у них в ходе этого приспособления.

У человека такая надстройка достигла максимальных размеров, благодаря чему он и является существом, приспосабливающимся к любым условиям существования, создающим себе искусственную среду — культуру и цивилизацию.

Выделяются три специфических условия возникновения сознания у человека в процессе биологической эволюции. Первое условие — опосредованность отношения человека к природе трудовыми связями с другими людьми, второе — активное воздействие на природу, третье — возникновение языка.

Вопросы для самопроверки

1. Дайте определение сравнительной психологии.
2. Сформулируйте основные законы эволюции.
3. Какие формы приспособления организмов к изменяющейся среде выделял Северцов?
4. Опишите особенности психики животных, относящихся к стадии элементарной сенсорной психики.
5. Опишите особенности психики животных, относящихся к стадии перцептивной психики.
6. Какова роль трудовой деятельности в антропогенезе?

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительная психология рассматривает проблему антропогенетически значимых черт высших позвоночных, особенно приматов. Особая область — изучение интеллекта животных. Иногда сравнительная психология воспринимается как метод, а не самостоятельная наука.

Зоопсихология изучает филогенез, онтогенез, закономерности и функции психики, врожденное и приобретенное. Она рассматривает в сравнительном аспекте психологию приматов и человека, особенно ребенка.

Зоопсихология изучает психику на основе анализа поведения. Индивидуально-приспособительная деятельность животного, т. е. адаптация особи к конкретным условиям среды, позволяет ему с большим или меньшим успехом выживать, преодолевая трудности и опасности повседневного существования. Эта деятельность многообразна по составу и включает врожденные и приобретенные компоненты разной природы.

Инстинкт — эволюционная выработанная врожденная приспособительная форма поведения, свойственная каждому виду животных. Инстинкт представляет собой совокупность унаследованных сложных реакций, возникающих в ответ на внешние и внутренние раздражения. Различают пищевые, оборонительные (защитные), половые, родительские и стадные инстинкты. Инстинктивное поведение включает наследственную закрепленность (унаследованный характер), адаптивность (приспособленность к конкретным условиям жизни вида), видотипичность, стереотипность и независимость от индивидуального опыта.

Научение у животных — приобретение и накопление животными в онтогенезе индивидуального опыта, совершенствование и видоизменение врожденной (инстинктивной) основы деятельности психической соответственно конкретным условиям среды обитания. Готовность к переносу индивидуального опыта из одних, уже бывших ситуаций в новые, за счет чего достигается индивидуальное приспособление живых организмов к среде обитания.

В ходе научения у животных развиваются те индивидуально-изменчивые компоненты поведения, которые придают им необходимую для выживания адаптивную лабильность и вариабельность. В итоге формируется единый поведенческий акт, содержащий как врожденные — видотипичные, так и благоприобретенные — индивидуально-изменчивые компоненты. К самым примитивным формам научения у животных относятся сенсорно-моторная тренировка и привыкание к длительно действующим или повторяющимся внешним раздражителям. Одной из форм научения является формирование навыка, в коем исполнительные операции являются достаточно автоматизированными и лишены излишних компонент; их повторение и закрепление позволяют достичь значительно лучшего приспособления к внешней среде. В этой основной форме — навыке — научение позволяет путем упражнения выработать более или менее автоматизированные двигательные приемы, обеспечивающие решение определенной биологической задачи. Содержание навыков определяется характером преодолеваемых при их формировании преград, совершенство навыков — дифференцированностью и генерализованностью восприятия условий, в коих они формируются. При дрессировке животных выработка навыков происходит под целенаправленным воздействием человека в соответствии с его замыслами: систематически подкрепляются (обычно пищей) требуемые движения, сочетаемые с подаваемыми дрессировщиком сигналами, устраняются (путем наказания) нежелательные движения. В качестве особой формы научения выступает запечатление.

Мышление животных — процесс психического отражения окружающего мира, присущий высшим позвоночным животным (особенно приматам). Характеризуется способностью к активному улавливанию и установлению связей между предметами на основе обобщенных психических образов. Взгляды ученых на мышление животных претерпели значительные изменения. На протяжении XX в. произошел переход от полного отрицания элементов разума у животных к признанию того факта, что они есть у довольно широкого круга позвоночных, а у приматов-антропоидов достигают уровня формирования довербальных понятий и овладения символами.

У животных разных видов, начиная с рептилий, обнаружена способность к операциям обобщения и абстрагирования, которая используется в анализе и обработке признаков разного характера и модальностей.

Считается, что этот уровень когнитивной деятельности — основа для возникновения в процессе эволюции речи. Самый высокий уровень развития таких операций характерен для человека, у которого обобщение и абстрагирование реализуются с помощью символов — слов.

Долгое время существовало, да и сейчас еще не полностью изжито представление, что между психикой человека, с одной стороны, и психикой животных — его близких и далеких родственников, с другой, лежит непроходимая пропасть и что способность к речи у человека не имеет никаких биологических корней. Такая точка зрения не была единственной, но именно она долгое время господствовала и в отечественной, и в зарубежной науке. Однако постепенно предположение о том, что и животные обладают какими-то, пусть самыми примитивными зачатками этой способности, получало все большее распространение, чему способствовали данные о способности антропоидов к целенаправленному применению и подготовке орудий, о сложности их социального поведения, а также о том, что естественные языки антропоидов превосходят по своей сложности языки большинства животных.

Способность животных к обобщению и абстрагированию, которая у наиболее высокоорганизованных млекопитающих и птиц достигает уровня формирования довербального понятия, позволяет овладевать символами и оперировать ими вместо обозначаемых реальных предметов и понятий. Эта способность выявляется как в традиционных лабораторных экспериментах («счет» у шимпанзе и ворон), так и в ситуации общения человека с антропоидами, дельфинами, а также попугаем с помощью языков-посредников. При определенных методиках воспитания и обучения усвоенные обезьянами знаки действительно используются как символы в широком спектре ситуаций — не только для выражения просьбы о предмете, но для его наименования, для воздействия на других обезьян и чело-

века, для передачи только им известной информации в отсутствие обозначаемого предмета, для составления синтаксически правильных предложений.

Открытие этого уровня когнитивных способностей животных подтверждает гипотезу Л. А. Орбели о наличии переходного этапа между первой и второй сигнальными системами и позволяет уточнить грань между психикой человека и животных. Оно свидетельствует, что и эта высшая когнитивная функция человека имеет биологические предпосылки. Тем не менее, даже у наиболее высокоорганизованных животных — шимпанзе — уровень овладения простейшим вариантом языка человека не превышает способностей 2–2,5-летнего ребенка.

ПРАКТИКУМ

Вопросы для подготовки к семинарским занятиям

1. Наука о поведении животных

- Науки, изучающие поведение и психику животных: зоопсихология, этология, сравнительная психология. Их методологические различия.

- Практическое значение зоопсихологии и сравнительной психологии.

- История становления науки о поведении животных.

- Отечественные исследователи психики животных.

- Зарубежные исследователи психики животных.

- Бихевиористский, этологический и физиологический подходы к изучению поведения животных.

- Филогенетический, онтогенетический и функциональный методы изучения поведения и психики животных.

- Методологическое правило Моргана.

- Методы зоопсихологических исследований.

- Разнообразие животного мира. Систематика. Формы индивидуального поведения животных.

2. Формы поведения животных

- Формы поведения животных. Классификации Дьюсбери, Крушинского и др.

- Индивидуальные формы поведения животных.

- Формы репродуктивного поведения животных.

- Формы социального поведения животных.

- Признаки истинного сообщества.

- Примеры общественной организации животных.

3. Факторы, влияющие на поведение животных

- Биологическое значение инстинкта и научения.

- Врожденное в поведении животных.

- Безусловные рефлексы. Инстинкты.

- Классификации видов врожденного поведения.

- Реализация видового опыта в индивидуальном поведении.
- Пластичность инстинктивного поведения.
- Внутренние и внешние детерминанты инстинктивного поведения. «Пусковые стимулы».
 - Ритуализованное поведение.
 - Этологическая концепция инстинктивного поведения.
 - Комплексы фиксированных действий.
 - Общая характеристика процесса научения.
 - Классификация форм обучения.
 - Облигатное, неассоциативное, стимул-зависимое обучение.
 - Суммация, привыкание, импринтинг, подражание.
 - Факультативное, ассоциативное, эффект-зависимое обучение.
 - Классические и инструментальные условные рефлексы.
 - Когнитивное обучение.
 - Психонервная деятельность, рассудочная деятельность, вероятностное прогнозирование.

4. Развитие психики в онтогенезе

- Виды онтогенеза.
- Классификация периодов онтогенеза.
- Теории системогенеза и диссолюции.
- Развитие с метаморфозом и психическая деятельность.
- Развитие поведения у зрело- и незрелорождающихся животных.
- Развитие психической деятельности в пренатальном периоде.
- Значение раннего опыта. Чувствительные периоды в развитии.
- Импринтинг, его свойства.
- Развитие, включающее взаимодействие наследственных наклонностей и обучения. Наследственная предрасположенность к определенным видам обучения.
 - Исследовательское поведение в онтогенезе.
 - Ювенильный (игровой) период. Основные концепции игрового поведения.
 - Функции игры. Значение игры для формирования поведения взрослого животного.
 - Игра и исследовательская деятельность животных.
 - Игры животных. Типология игр.

5. Филогенез психики, сравнительная психология

- Развитие психики в филогенезе. Теории Северцова, Леонтьева, Фабри и других исследователей.
- Общая характеристика низшего уровня элементарной сенсорной психики.
- Общая характеристика высшего уровня элементарной сенсорной психики.
- Общая характеристика низшего уровня перцептивной психики.
- Общая характеристика высшего уровня перцептивной психики.
- Характерные особенности и формы мышления у человекообразных обезьян. Экспериментальные методы его изучения.
- Значение эволюции психических функций животных для предыстории антропогенеза.
- Проблема происхождения трудовой деятельности.
- Групповое поведение обезьян и проблема зарождения общественных отношений.
- Обучение различных животных языкам-посредникам.
- Исследования сознания у животных.

ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАДАНИЯ

1. Наука о поведении животных

Задание № 1. Установите соответствие между цифрами и буквами

1. Объект зоопсихологии	а) закономерности фило- и онтогенеза психики животных и ее проявление в различных формах поведения
2. Предмет зоопсихологии	б) психика животных и человека
3. Объект сравнительной психологии	в) общие и количественно отличные закономерности формирования и проявления психики животных и человека
4. Предмет сравнительной психологии	г) психика животных

Задание № 2. Составьте глоссарий понятий: зоопсихология, сравнительная психология, этология, психика, поведение, психическая деятельность.

2. Формы поведения животных

Задание № 3. Понаблюдайте за поведением собаки и составьте этограмму. Постарайтесь выделить 10–15 характерных поз и звуковых сигналов (лай, ворчание, визг, поскуливание и др.) В зависимости от цели исследования этограмма может быть разной. Например, реакции животных на действия человека разнообразны: спит, отдыхает, прислушивается, просит кушать, уши прижимает и т. д. Обычно при составлении этограммы отмечают от 10 до 15 поз и действий с описанием, объяснением и расшифровкой. Полученные результаты запишите в таблицу и сделайте вывод.

№	Название поз и действий	Объяснение с расшифровкой
1		
2		
3		
4		
...15		

Можете воспользоваться дополнительной литературой.

Описание основных сигналов и поз есть, например, на сайте: Язык поз и звуковых сигналов у собак <http://dogs-planet.ru/encyclopedia>.

Задание № 4. Заполните таблицу.

Формы поведения		Особенности форм поведения	Примеры
Пищедобывательное			
Комфортное	Потягивание		
	Отряхивание		
	Груминг		
	Сон и отдых		
	Купание		
	Валяние		
	Чесание		

Оборонительное		
Строительное		
Половое		
Родительское		

Задание № 5. Заполните таблицу «Типы сообществ животных»

Типы сообществ животных	Характеристика типов сообществ животных	Примеры
Анонимные сообщества		
а) скопления или агрегации		
б) открытое сообщество		
в) закрытое сообщество		
Персонализированные (индивидуализированные) сообщества		

3. Факторы, влияющие на поведение животных

Задание № 6. Заполните таблицу «Виды агрессии»

Виды агрессии	Особенности	Примеры
Внутривидовая		
Территориальная		
Межвидовая		

Укажите, какие факторы провоцируют эти виды агрессивного поведения.

Задание № 7. Заполните таблицу «Обучение животных в естественных условиях»

Обучение	Характеристика	Примеры
Натуральные условные рефлексы		
Импринтинг		
Опосредованное (имитационное) обучение		
Облигатное обучение		
Факультативное обучение		

Задание № 8. Понаблюдайте за поведением собаки или кошки. Заполните таблицу.

Уровень организации поведения	Описание поведения	Обоснование
Инстинктивное		
Приобретенное		
Рассудочное		

4. Развитие психики в онтогенезе

Задание № 9. Понаблюдайте за поведением детеныша какого-либо животного (кошки, собаки, козы или др.). Укажите, на какой стадии постнатального онтогенеза он находится, обоснуйте примерами.

5. Филогенез психики. Сравнительная психология

Задание № 10. Дайте характеристику уровням элементарной сенсорной психики.

Животные	Особенности	Примеры
Низший уровень элементарной сенсорной психики		
Простейшие		
Кишечнополостные		
Плоские черви		
Высший уровень элементарной сенсорной психики		
Кольчатые черви		
Моллюски		

Задание № 11. Дайте характеристику уровням перцептивной психики.

Животные	Особенности	Примеры
Низший уровень перцептивной психики		
Насекомые		
Головоногие моллюски		
Высший уровень перцептивной психики		
Птицы		
Млекопитающие		

ЗАДАНИЯ ДЛЯ КОНТРОЛЯ

ТЕСТЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. Наука о поведении животных

1. *Подход к изучению животных, сторонники которого признавали, что животное, подобно человеку, обладает разумом, волей, свободой выбора, способно к высшим чувствам:*

- 1) антропоморфизм;
- 2) механицизм;
- 3) этология;
- 4) сравнительная психология.

2. *Какая из перечисленных задач не входит в сферу интересов зоопсихологии:*

- 1) возникновение психики;
- 2) выделение эволюционных стадий развития психики;
- 3) выявление механизмов развития психики;
- 4) происхождение человека как вида.

3. *Директор Парижского зоопарка, который впервые показал возможность проявления инстинкта в условиях изоляции от типичных для вида условий среды, — это:*

- 1) Ф. Кювье;
- 2) Р. Шовен;
- 3) Ж. Б. Ламарк;
- 4) Д. Мак-Фарленд.

4. *Создатель учения о высшей нервной деятельности, согласно которому элементарной единицей психической деятельности является условный рефлекс:*

- 1) И. М. Сеченов;
- 2) И. П. Павлов;
- 3) Л. С. Выготский;
- 4) А. Н. Леонтьев.

5. Крупный французский просветитель XVIII в., считавший, что инстинкты происходят от разумных действий:

- 1) Э. Б. Кондильяк;
- 2) Ж. Б. Ламарк;
- 3) Р. Декарт;
- 4) Ш. Ж. Леруа.

6. Античный философ, автор трактатов «О душе», «История животных», «О возникновении животных», впервые экспериментально изучавший формирование песни у певчих птиц, подкладывая яйца одних птиц в гнезда других:

- 1) Демокрит;
- 2) Аристотель;
- 3) Платон;
- 4) Сократ.

7. Метод исследования, в котором животному предлагали найти способ вскрыть запертую камеру, в которой спрятана приманка, получил название:

- 1) проблемный ящик;
- 2) дифференциальная дрессировка;
- 3) научение по подражанию;
- 4) обходного пути.

8. Метод исследования, в котором животному необходимо было найти способ выбраться из запертой камеры, чтобы достичь приманки, получил название:

- 1) проблемная клетка;
- 2) обходного пути;
- 3) дифференциальная дрессировка;
- 4) научение по подражанию.

9. Биологическая наука, изучающая поведение животных в естественных условиях; уделяющая преимущественное внимание анализу генетически обусловленных (наследственных, инстинктивных) компонентов поведения, а также проблемам эволюции поведения, получила название:

- 1) антропоморфизм;
- 2) механицизм;
- 3) этология;
- 4) сравнительная психология.

10. Разновидность формирующего эксперимента, предложенная Б. Скиннером, в котором животное, исследуя помещение, совершает различные действия. Если действие оказывается успешным, его подкрепляют (например, пищей). Этот методический прием получил название:

- 1) классическое обусловливание;
- 2) оперантное обусловливание;
- 3) дрессировка;
- 4) научение по подражанию.

2. Формы поведения животных

1. Перемещения животного в пространстве, необходимые для выполнения практически любых приспособительных функций, получили название:

- 1) локомоция;
- 2) манипулятивная активность;
- 3) исследовательская активность;
- 4) пищедобывательное поведение.

2. Многие человекообразные обезьяны регулярно используют орудия для получения пищи. Так, многие из них «выуживают» термитов прутиками и травинками, а пальмовые орехи относят на твердые основания — наковальни — и разбивают с помощью камней, используя их в качестве молотков. Согласно классификации форм поведения Д. Дьюсбери, такое поведение является примером:

- 1) пищедобывательного;
- 2) разумного поведения;
- 3) социального поведения;
- 4) игрового поведения.

3. *Поведение, включающее все типы взаимодействия животных в сообществе, получило название:*

- 1) индивидуальное поведение;
- 2) репродуктивное поведение;
- 3) социальное поведение;
- 4) иерархическое поведение.

4. *Многие виды животных ведут территориальный образ жизни. Основной признак территории — это то, что данный участок местности:*

- 1) метится (например, мочой);
- 2) защищается от посягательств сородичей;
- 3) является кормовой базой;
- 4) используется для строительства гнезда (логова).

5. *Д. Дьюсбери подразделяет поведение на три группы. Какая из перечисленных групп лишняя:*

- 1) индивидуальное поведение;
- 2) репродуктивное поведение;
- 3) родительское поведение;
- 4) социальное поведение.

6. *Совокупность действий с предметом, направленная на его адекватное использование в приспособительной деятельности, получила название:*

- 1) локомоция;
- 2) манипулятивная активность;
- 3) исследовательская активность;
- 4) пищедобывательное поведение.

7. *Поведение, связанное с образованием брачных пар, выведением потомства и его воспитанием, получило название:*

- 1) репродуктивное поведение;
- 2) родительское поведение;
- 3) социальное поведение;
- 4) индивидуальное поведение.

8. *Какая из разновидностей ухаживания имеет наибольшую эффективность в привлечении брачного партнера, не подвергая животное опасности быть обнаруженным хищником:*

- 1) «песня»;
- 2) «танец»;
- 3) «турнир»;
- 4) обмен пищей или строительным материалом.

9. *Особь, имеющая преимущество в доступе ко всем ресурсам территории:*

- 1) рецессив;
- 2) самец;
- 3) самка;
- 4) доминант.

10. *Аффилиация — это:*

- 1) действия с предметами;
- 2) самоочищение;
- 3) потребность в общении;
- 4) стремление занять определенное место в группе.

3. Факторы, влияющие на поведение животных

1. *Если на определенном участке существует температурный градиент (перепад температур), то движения инфузории-туфельки будут тем более быстрыми, чем дальше животное будет находиться от места с оптимальной температурой. Это является примером:*

- 1) ортокинеза;
- 2) клинокинеза;
- 3) гидротаксиса;
- 4) фототаксиса.

2. *Концепция классического условного рефлекса как формы обучения была разработана:*

- 1) И. П. Павловым;
- 2) Б. Скиннером;

- 1) И. М. Сеченовым;
- 2) Э. Торндайком.

3. К внутренним (эндогенным) факторам инстинктивного поведения можно отнести:

- 1) смена дня и ночи в течение суток;
- 2) повышение уровня тестостерона в крови;
- 3) появление пищи в поле зрения;
- 4) демонстрационное поведение полового партнера.

4. Певчие птицы охотно кормят кукушонка, размеры которого превышают их собственные, предпочитая его собственным птенцам. Это объясняется тем, что:

- 1) родители предполагают, что крупный птенец жизнеспособнее;
- 2) птицы проявляют жалость;
- 3) им все равно, кого кормить;
- 4) кукушонок обладает супраоптимальными признаками ключевого раздражителя.

5. Какая из перечисленных характеристик свойственна факультативному, ассоциативному, эффект-зависимому научению:

- 1) стимул не специфичен;
- 2) возникает с первого предъявления стимула;
- 3) требует многократных сочетаний стимула и подкрепления;
- 4) не приносит пользы животному.

6. К внешним факторам инстинктивного поведения можно отнести:

- 1) биологические часы;
- 2) понижение уровня глюкозы в крови;
- 3) предъявление ключевого раздражителя;
- 4) половое созревание.

7. Свойство пластичности нервной системы, проявляющееся в повышении чувствительности к многократно повторяющемуся раздражителю, называется:

- 1) сенситизация;
- 2) привыкание;

- 3) невроз;
- 4) условный рефлекс.

8. При этой форме обучения в ЦНС образуется временная связь между двумя стимулами, один из которых изначально был безразличен для животного, а другой выполнял роль вознаграждения или наказания. Эта форма обучения называется:

- 1) ассоциативное;
- 2) неассоциативное;
- 3) облигатное;
- 4) когнитивное.

9. Какое биологическое значение имеет факультативное обучение:

- 1) обеспечивает выживание особи;
- 2) обеспечивает сохранение вида;
- 3) облегчает адаптацию к среде обитания;
- 4) безразлично для животных.

10. Видоспецифические (одинаковые у всех особей данного вида), врожденные, шаблонные двигательные акты называются:

- 1) фиксированными комплексами действий;
- 2) ритуальными комплексами;
- 3) динамическими стереотипами;
- 4) условными рефлексами.

4. Развитие психики в онтогенезе

1. Индивидуальное развитие организма — совокупность преобразований, претерпеваемых организмом от зарождения до конца жизни, получило название:

- 1) онтогенез;
- 2) филогенез;
- 3) детство;
- 4) нервизм.

2. Почему повышение филогенетического уровня развития обнаруживает обратную корреляцию с незрелорождаемостью (чем

выше уровень развития вида, тем выраженнее незрелорождаемость детенышей). У незрелорождающихся животных:

- 1) психика и поведение более пластичны;
- 2) психика и поведение более сложные;
- 3) психика и поведение более консервативны;
- 4) большая устойчивость к стрессовым воздействиям.

3. Основным результатом исследований Куо на куриных эмбрионах было выявление:

- 1) влияния температуры на двигательную активность эмбриона;
- 2) влияния влажности на двигательную активность эмбриона;
- 3) очередности появления движений;
- 4) неадаптивного характера движений.

4. Какова биологическая роль полового запечатления:

- 1) обеспечивает нормальное размножение;
- 2) препятствует размножению;
- 3) повышает уровень половых гормонов;
- 4) обеспечивает подчинение самок самцами.

5. В чем основная концепция теории системогенеза П. К. Анохина:

- 1) развитие сенсорных систем опережает развитие двигательных систем;
- 2) развитие двигательных систем опережает развитие сенсорных;
- 3) гетерохронное созревание различных функциональных систем;
- 4) гетерохронное созревание различных сенсорных систем.

6. Какой вид чувствительности появляется первым в эмбриональный период развития млекопитающих:

- 1) зрительная;
- 2) слуховая;
- 3) тактильная;
- 4) обонятельная.

7. *Акустические контакты между эмбрионами и родительскими особями у птиц:*

- 1) ускоряют развитие;
- 2) замедляют развитие;
- 3) обеспечивают синхронность вылупления;
- 4) обеспечивают тренировку голосового аппарата.

8. *В каком виде онтогенеза поведение определяется преимущественно инстинктами:*

- 1) пренатальный;
- 2) онтогенез с метаморфозом;
- 3) онтогенез без метаморфоза;
- 4) нет правильного ответа.

9. *Какая из перечисленных функций не характерна для игр животных:*

- 1) совершенствование координации движений;
- 2) познавательная функция;
- 3) формирование навыков общения;
- 4) необходимое условие роста молодого животного.

10. *В чем основное значение совместных игр животных:*

- 1) в игре становится веселее;
- 2) подражают друг другу;
- 3) устанавливают иерархические отношения;
- 4) изгоняют слабых.

5. Роль рассудочной деятельности в организации поведения животных

1. *Процесс исторического развития мира живых организмов как в целом, так и отдельных групп — видов, родов, семейств, отрядов (порядков), классов, типов (отделов), царств:*

- 1) онтогенез;
- 2) филогенез;
- 3) ароморфоз;
- 4) нервизм.

2. Стадия развития психики, на которой деятельность животных отвечает тому или иному отдельному воздействию свойству (или совокупности отдельных свойств) в силу существенной связи данного свойства с теми воздействиями, от которых зависит осуществление основных биологических функций животных:

- 1) элементарная сенсорная психика;
- 2) перцептивная психика;
- 3) когнитивная психика;
- 4) интеллектуальная психика.

3. Дождевой червь (малощетинковый кольчатый червь) способен научиться выбирать в Т-образном лабиринте определенную сторону. Это свидетельствует, что уровень психического развития червя соответствует этапу:

- 1) низшей сенсорной психики;
- 2) высшей сенсорной психики;
- 3) низшей перцептивной психики;
- 4) высшей перцептивной психики.

4. Деятельность животного определяется на данной стадии филогенетического развития психики тем, что выделяется содержание деятельности, направленное не на предмет воздействия, а на те условия, в которых этот предмет объективно дан в среде. Стадия называется:

- 1) элементарная сенсорная психика;
- 2) перцептивная психика;
- 3) когнитивная психика;
- 4) интеллектуальная психика.

5. К. Э. Фабри преобразовал и дополнил теорию А. Н. Леонтьева:

- 1) ввел стадию сознания;
- 2) поделил стадии сенсорной и перцептивной психики на высшую и низшую;
- 3) убрал стадию кинезов;
- 4) ввел новые названия.

6. С точки зрения А.Н. Северцова, изменения условий жизни порождают необходимость изменения поведения. Он выделял три типа таких изменений. Какой указан неверно:

- 1) ненаследственные, за счет формирования кинезов;
- 2) наследственные, за счет формирования рефлексов;
- 3) наследственные, за счет формирования инстинктов;
- 4) ненаследственные, за счет «разумных действий».

7. Как утверждают ведущие российские психологи — Ладыгина-Котс, Леонтьев, Фабри, критерием наличия у животных зачатков мышления может быть следующий признак:

- 1) экстренное появление ответа в отсутствии готового решения;
- 2) познавательное выделение объективных условий, существенных для действия;
- 3) обобщенный, опосредованный характер отражения действительности;
- 4) наличие и выполнение промежуточных целей.

8. Существуют три наиболее важных эмпирических закона, владение которыми, согласно Л. В. Крушинскому, позволяет животному решать логические задачи. Какой из перечисленных законов он не выделял:

- 1) закон «неисчезаемости» предметов;
- 2) закон определенного направления и траектории движения;
- 3) закон «вместаемости» и «перемещаемости»;
- 4) закон упрощения и пользы.

9. Какой язык-посредник наиболее часто используется в экспериментах с человекообразными обезьянами:

- 1) жестовый язык глухонемых (амслен);
- 2) язык пластиковых жетонов;
- 3) язык компьютерных лексиграмм;
- 4) устная человеческая речь.

10. Уровень овладения языком человекообразными обезьянами сравнивают с уровнем ребенка:

- 1) полутора лет;

- 2) двух с половиной–трех лет;
- 3) семи лет;
- 4) девяти–десяти лет.

Ключи к тестам для самоконтроля

1. Наука о поведении животных

№ теста	Правильный ответ
1	1
2	4
3	1
4	2
5	2
6	2
7	1
8	1
9	3
10	2

2. Формы поведения животных

№ теста	Правильный ответ
1	1
2	1
3	3
4	2
5	3
6	2
7	1
8	1
9	4
10	3

3. Факторы, влияющие на поведение животных

№ теста	Правильный ответ
1	1
2	1
3	2
4	4
5	3
6	3
7	1
8	1
9	3
10	1

4. Развитие психики в онтогенезе

№ теста	Правильный ответ
1	1
2	1
3	3
4	1
5	3
6	4
7	3
8	2
9	4
10	3

5. Роль рассудочной деятельности в организации поведения животных

№ теста	Правильный ответ
1	2
2	1
3	2
4	2
5	2
6	1
7	4
8	4
9	1
10	2

ВОПРОСЫ ДЛЯ ПОДГОТОВКИ К ЭКЗАМЕНУ

1. Науки, изучающие поведение и психику животных: зоопсихология, этология, сравнительная психология. Их методологические различия.
2. Практическое значение зоопсихологии и сравнительной психологии.
3. История становления науки о поведении животных.
4. Отечественные исследователи психики животных.
5. Зарубежные исследователи психики животных.
6. Бихевиористский, этологический и физиологический подходы к изучению поведения животных.
7. Филогенетический, онтогенетический и функциональный методы изучения поведения и психики животных.
8. Методологическое правило Моргана.
9. Методы зоопсихологических исследований.
10. Формы поведения животных. Классификации Дьюсбери, Крушинского и др.
11. Индивидуальные формы поведения животных.
12. Формы репродуктивного поведения животных.
13. Формы социального поведения животных.
14. Биологическое значение инстинкта и научения.
15. Развитие, связанное с ростом и созреванием.
16. Врожденное в поведении животных.
17. Безусловные рефлексы. Инстинкты.
18. Классификации видов врожденного поведения.
19. Реализация видового опыта в индивидуальном поведении.
20. Пластичность инстинктивного поведения.
21. Внутренние и внешние детерминанты инстинктивного поведения. «Пусковые стимулы».
22. Ритуализованное поведение.
23. Этологическая концепция инстинктивного поведения.
24. Комплексы фиксированных действий.
25. Общая характеристика процесса научения.
26. Классификация форм обучения.

27. Облигатное, неассоциативное, стимул-зависимое обучение.
28. Суммация, привыкание, импринтинг, подражание.
29. Факультативное, ассоциативное, эффект-зависимое обучение.
30. Классические и инструментальные условные рефлексы.
31. Когнитивное обучение.
32. Психонервная деятельность, рассудочная деятельность, вероятностное прогнозирование.
33. Индивидуализации поведения для приспособления животных к меняющимся условиям обитания.
34. Работы зоопсихологов, направленные на изучение обучаемости животных, находящихся на разных этапах эволюционного развития.
35. Виды онтогенеза. Классификация периодов онтогенеза.
36. Развитие с метаморфозом и психическая деятельность.
37. Развитие поведения у зрело- и незрелорождающихся животных.
38. Развитие психической деятельности в пренатальном периоде.
39. Значение раннего опыта. Чувствительные периоды в развитии.
40. Импринтинг, его свойства.
41. Развитие, включающее взаимодействие наследственных наклонностей и обучения. Наследственная предрасположенность к определенным видам обучения.
42. Исследовательское поведение в онтогенезе.
43. Ювенильный (игровой) период. Основные концепции игрового поведения.
44. Функции игры. Значение игры для формирования поведения взрослого животного.
45. Игра и исследовательская деятельность животных.
46. Игры животных. Типология игр.
47. Развитие психики в филогенезе. Теории Северцова, Леонтьева, Фабри и других исследователей.
48. Общая характеристика низшего уровня элементарной сенсорной психики. Двигательная активность простейших и ее ориентация. Кинезы и таксисы. Пластичность поведения простейших.

49. Общая характеристика высшего уровня элементарной сенсорной психики. Появление нервной системы и основные этапы ее развития. Органы чувств. Зачатки высших форм поведения у беспозвоночных. Пластичность поведения.

50. Общая характеристика низшего уровня перцептивной психики. Двигательные и сенсорные способности высших беспозвоночных. Инстинктивное поведение и научение у высших беспозвоночных. Общение и групповое поведение у высших беспозвоночных (пчелы, муравьи, термиты). Территориальное поведение. Пластичность поведения.

51. Общая характеристика высшего уровня перцептивной психики. Локомоция и манипулирование у высших позвоночных. Комфортное поведение и сон. Органы чувств, ориентация в пространстве. Зрительные представления и обобщения у высших позвоночных. Общение, сложные сообщества. Пластичность поведения.

52. Проблема интеллекта животных.

53. Манипуляционная активность как основа высших познавательных способностей животных.

54. Основные элементы и критерии интеллекта животных.

55. Характерные особенности и формы мышления у человекообразных обезьян. Экспериментальные методы его изучения.

56. Значение эволюции психических функций животных для предистории антропогенеза.

57. Проблема происхождения трудовой деятельности. Предметная и предтрудовая деятельность человекообразных обезьян. Качественные отличия орудий животных от орудий труда человека.

58. Групповое поведение обезьян и проблема зарождения общественных отношений.

59. Биологические предпосылки зарождения человеческой речи. Язык животных. Обучение различных животных языкам-посредникам.

60. Исследования сознания у животных. Узнавание себя в зеркале у антропоидов и других животных. Внутренний план действий. Сознательный обман.

ГЛОССАРИЙ

Амслен (англ. *American Sign Language, ASL*) — язык глухонемых в Северной Америке. В отличие от «пальцевой азбуки», представляет собой самостоятельный язык жестов. Каждый жест состоит из жестовых единиц — хирем, которых в языке 55.

Гоминиды (от лат. *homo* — человек) — семейство отряда приматов. Включает человека современного типа (*Homo sapiens*) и ископаемых людей: питекантропов, неандертальцев и, вероятно, некоторых ископаемых высших приматов типа австралопитеков.

Гоминоиды — семейство человекообразных существ из семейства приматов. К гоминоидам относятся рамапитеки и австралопитеки.

Груминг — это активное поведение животных, направленное на очистку поверхности тела, например, умывание, купание.

Депривация — (англ. *deprivation* — лишение, утрата) в биологии и медицине лишение или ограничение возможностей удовлетворения каких-либо потребностей организма.

Драйв — понятие, применяемое в психологии мотивации и в теории научения. Означает неосознаваемое внутреннее влечение общего характера, порожденное некой органической потребностью.

Зоопсихология — наука, занимающаяся изучением психической деятельности животных во всех ее проявлениях.

Имитация — научение, происходящее в результате буквального копирования поведения объекта, являющегося образцом для подражания. Имитация является одним из механизмов социализации, состоящем в более или менее точном повторении индивидом поведения других людей или групп.

Инсайт — решение задачи на основе экстренного улавливания связей между стимулами или событиями.

Инстинкт — эволюционная выработанная врожденная приспособительная форма поведения, свойственная каждому виду животных. Инстинкт представляет собой совокупность унаследованных сложных реакций, возникающих в ответ на внешние и внутренние раздражения. Различают пищевые, оборонительные (защитные), половые, родительские и стадные инстинкты.

Инструментальное научение — научение, происходящее: а) за счет спонтанного порождения организмом множества разнообразных реакций на один и тот же стимул или ситуацию; б) с последующим закреплением только тех реакций, которые оказались наиболее удачными с точки зрения полученного эффекта.

Интеллект человека — общая познавательная способность, определяющая готовность к усвоению и использованию знаний и опыта, а также к разумному поведению в проблемных ситуациях.

Интенционные движения — подготовительные или незавершенные движения, нередко наблюдаемые на начальных стадиях какой-либо активности.

Йеркиш — искусственный язык, разработанный Д. Рамбо с сотрудниками для коммуникации с шимпанзе. Он состоит из набора произвольных символов, замещающих слова или понятия, и некоторых простых грамматических правил организации символов для выражения значения. Это название происходит от лаборатории Йеркес в Джорджии, США, где проводилась эта работа.

Кинез — ненаправленная двигательная реакция (локомоторного или частного типа), при которой скорость движения зависит от интенсивности стимула, а не от направления его действия. Кинезы свойственны только животным (а не растениям). Например, щупальца гидры в поисках пищи медленно движутся в разных направлениях, но если в непосредственной близости от гидры поместить водяных блох, щупальца начинают двигаться быстрее.

Латентное обучение (научение) — вид случайного обучения; процесс формирования определенных навыков в ситуации, когда их непосредственная реализация необязательна и они оказываются невостребованными.

Метод проб и ошибок — (стихийный) вид научения, при котором умения и навыки приобретаются в результате многократного повторения связанных с ними движений и постепенного устранения допускаемых ошибок.

Мышление — это опосредованное и обобщенное отражение действительности, в основе которого лежит произвольное оперирование образами и которое дает знание о наиболее существенных

свойствах, связях и отношениях объективного мира. Это наиболее сложная форма высшей нервной деятельности, по своим механизмам, функциям и приспособительному значению отличная от инстинктов и обучения. Мышление животных обычно называют элементарным или довербальным, подчеркивая, что это лишь зачатки тех сложнейших функций, которые составляют мышление человека. Именно поэтому Л. В. Крушинский для обозначения элементарного мышления животных предложил специальный термин «рассудочная деятельность».

Научение — в узком смысле — процесс и результат приобретения индивидуального опыта. Путем научения приобретаются знания, умения и навыки у человека; и новые формы поведения у животных.

Научение — в широком смысле — класс психологических процессов, обеспечивающих формирование новых приспособительных реакций.

Онтогенез — индивидуальное развитие организма, совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом от момента его зарождения до конца жизни.

Перцепция — восприятие, непосредственное отражение действительности органами чувств.

Поведение — присущее живым существам взаимодействие со средой, опосредованное их внешней (двигательной) и внутренней (психической) активностью; целеориентированная активность живого организма, служащая для осуществления контакта с внешним миром. Термин применим как к отдельным особям, индивидам, так и к их совокупностям (поведение биологического вида, группы социальной). В основе поведения лежат потребности организма, над которыми осуществляются исполнительные действия, служащие их удовлетворению.

Понятие — одна из логических форм мышления, высший уровень обобщения, характерный для мышления словесно-логического. Понятие может быть конкретным и абстрактным. Выделяются понятия эмпирические и теоретические. Наиболее абстрактные понятия называют категориями.

Представление — наглядные образы предметов, сцен и событий, возникающие на основе припоминания или продуктивного воображения. В отличие от восприятий, могут носить обобщенный характер. Если восприятия относятся только к настоящему, то представления — к прошлому и возможному будущему. Их существование не связано с наличием предмета и его воздействием на органы чувств. Актуализуются по ассоциациям слово – образ, образ – образ, чувство – образ, а также непроизвольно — через действие неосознаваемых механизмов.

Психонервная деятельность — деятельность, направляемая воспроизведением образов предыдущего опыта, основанная на образном поведении животного, когда основным действенным стимулом для запуска какого-либо поведенческого акта становится не сам реальный объективный стимул окружающей среды, а «нейронный» образ этого стимула, сформировавшийся в нервных центрах (И. С. Беритов). Поведенческие акты, определяемые психонервной деятельностью, возникают при воспроизведении образа жизненно важного объекта, приводящего к удовлетворению какой-либо органической потребности животного и человека. Например, в случае индивидуального пищевого поведения таким конечным объектом является пища. Воспроизведенный «образ» пищи проецируется в определенном месте внешней среды и служит стимулом для движения животного к данному месту подобно тому, как это происходит, когда действительно пища располагается в указанном месте. На определенном этапе формирования «психического» образа пищи он оказывается более сильным стимулом, чем реальная пища: животное подбегает к месту, ассоциируемому с пищей, но в действительности не содержащей ее (хотя животное хорошо видит, что пищи нет, но «образ пищи» оказывается сильнее реальности).

Рассудочная деятельность — синоним термина «мышление», предложенный Л. В. Крушинским и обозначающий «способность животного улавливать эмпирические законы, связывающие предметы и явления внешнего мира, и оперировать этими законами в новой для него ситуации для построения программы адаптивного поведенческого акта» (Крушинский, 1986). Крушинский считал это опреде-

ление рабочим. Оно, с одной стороны, подчеркивает специфику определенных актов поведения животных, их отличие от инстинктов и обучения, а с другой — четко отграничивает от высших психических функций человека.

Реакция следования — у животных — форма запечатления, проявляющаяся в следовании птенцов и детенышей млекопитающих за родителями и друг за другом. Биологический смысл реакции следования заключается в обеспечении сплоченности семьи и видовых групп.

Символизация — установление эквивалентности между нейтральными знаками (символами) и предметами, действиями, обобщениями разного уровня и понятиями.

Символы — это знаки, связанные с представлениями, которые в отличие от конкретных форм образного мышления отображают не только непосредственные стимулы, но и довербальные понятия, возникшие благодаря операциям обобщения и абстрагирования.

Таксисы — двигательные реакции свободно передвигающихся микроорганизмов и простейших растений, а также некоторых клеток многоклеточных организмов (зооспор, сперматозоидов, лейкоцитов) и отдельных частей клеток (ядер, пластид). Т. происходят под влиянием одностороннего раздражения, вызванного действием света (фототаксис), температуры (термотаксис), влаги (гидротаксис), тока жидкости (реотаксис), электрического тока (гальванотаксис), повреждения (травмотаксис), химических (хемотаксис), механических (баротаксис) и других раздражителей. По характеру реагирования на раздражение различают положительные Т. — движения по направлению к раздражителю, отрицательные Т. — движения от раздражителя и фоботаксисы — движения «испуга», не ориентированные по отношению к источнику раздражения. Характер Т. может изменяться в зависимости от интенсивности действия раздражителя и состояния организма.

Таксономическая группа (таксон) — группа организмов (животных и растений), связанных той или иной степенью родства, обособленных от других в той степени, чтобы им можно было присвоить ранг вида, рода, отряда, класса и т. п.

Условнорефлекторное научение — приобретение реакции на новые раздражители по механизму условного рефлекса.

Филогенез — историческое формирование группы организмов. В психологии филогенез понимается как: 1) процесс появления и исторического развития, эволюции психики и поведения животных; 2) процесс появления и эволюции форм сознания в ходе истории человечества. Основные проблемы при изучении филогенеза таковы: 1) выделение главных этапов эволюции психики животных — в связи с особенностями среды обитания, строения нервной системы и пр.; здесь одной из самых известных остается схема К. Бюлера: инстинкт — навык — интеллект; 2) выявление общих факторов эволюции — условий перехода от этапа к этапу; 3) выделение главных этапов эволюции форм сознания — в связи с особенностями деятельности производственной, отношений социальных, культуры, языка и пр.; 4) установление соотношения основных этапов филогенеза — в частности, человеческой психики — и онтогенеза.

Экстраполяционная, или рассудочная, деятельность — это способность организма, наблюдая за течением некоторого важного события, улавливать закономерность его протекания. В результате, когда наблюдение прерывается, организм экстраполирует, т. е. мысленно продолжает ход события, соответствующим образом строя свое поведение без специальной процедуры стандартного обучения. Экстраполяционные рефлексы основаны на способности животных и человека к прогнозированию событий, оценке, предвидению результатов своей деятельности в будущем (Л. В. Крушинский). Суть эксперимента по изучению экстраполяционной способности животного обычно сводится к следующему. Животное должно находить некий прямолинейно движущийся с постоянной скоростью объект. Особенность задачи для животного состоит в том, что первоначально видимый отрезок пути затем переходит в участок, закрытый невидимой перегородкой (ширмой), животное должно подойти к концу перегородки, учитывая, представляя себе (экстраполируя) невидимый участок, исходя из сложившейся у него в мозге картины направления движения объекта.

Экстраполяционный условный рефлекс — проявление в поведении животного способности определять направление дальнейшего перемещения значимого раздражителя, движущегося по прямой линии, после исчезновения его из поля зрения. Способность к экстраполяции базируется на эмпирическом улавливании животными закона движения. По Л. В. Крушинскому способность к экстраполяции является одним из критериев наличия у животных элементарной рассудочной деятельности.

Эмпатия — сочувствие, сопереживание, умение поставить себя на место другого, в т. ч. понимание знаний и намерений других индивидов.

Этология — раздел зоологии, изучающий поведение животных в естественных условиях. Этология уделяет преимущественно внимание генетически обусловленным формам поведения и их эволюции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная литература

1. Зорина З. А., Полетаева И. И. Зоопсихология. Элементарное мышление животных. М., 2001.
2. Фабри К. Э. Основы зоопсихологии. М., 1976.
3. Филиппова Г. Г. Зоопсихология и сравнительная психология: учебное пособие. 5-е изд. М.: Академия, 2009.

Дополнительная литература

1. Выготский Л. С., Лурия А. Р. Этюды по истории поведения: Обезьяна. Примитив. Ребенок. М., 1993.
2. Дьюсбери Д. Поведение животных: Сравнительные аспекты. М., 1981.
3. Леонтьев А. Н. Проблемы развития психики. М., 1981.
4. Мак-Фарленд Д. Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция. М., 1988.
5. Правоторов Г. В. Зоопсихология для гуманитариев. Новосибирск, 2001.

Учебное издание

Марина Васильевна ПЛОТНИКОВА

**ЗООПСИХОЛОГИЯ
И СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ**

Учебное пособие

Редактор

Технический редактор

Компьютерная верстка

Печать электрографическая

Печать офсетная

Ю. Ф. Евстигнеева

Н. Г. Яковенко

С. Ф. Обрядова

О. А. Булашов, А. Е. Котлярова

В. В. Торопов, С. Г. Наумов



Подписано в печать 03.07.2012. Тираж 130 экз.
Объем 16,0 усл. печ. л. Формат 60×84/16. Заказ 440.

Издательство Тюменского государственного университета
625003, г. Тюмень, ул. Семакова, 10
Тел./факс: (3452) 45-56-60; 46-27-32
E-mail: izdatelstvo@utmn.ru