



СРАВНИТЕЛЬНО-ПСИХОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ПОВЕДЕНИЯ: ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

РЕЗНИКОВА Ж.И.*, *Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия,*
e-mail: zhanna@reznikova.net

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

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

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

Одна из самых интересных нерешенных проблем когнитивной этологии и сравнительной психологии связана с исследованием взаимодействия наследственно обусловленных стереотипов поведения с навыками, основанными на индивидуальном и социальном опыте. В статье проанализировано влияние наследственной предрасположенности и раннего опыта на становление и проявления когнитивного поведения животных в сравнительном аспекте по отношению к поведению человека.

Для цитаты:

Резникова Ж.И. Сравнительно-психологические аспекты онтогенетического развития поведения: экспериментальные исследования // Экспериментальная психология. 2015. Т. 8. № 2. С. 77–103. doi:10.17759/exppsy.2015080207.

* Резникова Ж.И. Доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник, Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирский государственный университет. E-mail: zhanna@reznikova.net



«Видовая гениальность»: специализированное развитие когнитивных способностей у животных

Понятие интеллекта применительно к животным и человеку претерпело существенные изменения. В своей книге «Animal life and intelligence» К.Л. Морган (Morgan, 1891) определял интеллект животных как способность приобретения новых навыков. В наши дни интеллект животных понимается как способность применять полученные навыки в новых нестандартных ситуациях (Резникова, 2005). Ховард Гарднер (Gardner, 1983) заложил концепцию множественного интеллекта, которая успешно развивается применительно к человеку (Холодная, 2002; Gottfredson, 1998).

С точки зрения этолога, речь идет о множественных когнитивных адаптациях, многие из которых имеют черты конвергентного сходства у целого ряда видов (Reznikova, 2012). Множество интересных результатов, посвященных специализированным когнитивным способностям животных, было получено после того, как по мере развития этологических подходов исследователи перешли от традиционных объектов и методов (крысы и голуби в лабораторных опытах) к исследованию разнообразных видов в условиях, близких к естественным (Shettleworth, 1998). В данном разделе мы рассмотрим несколько из множества примеров когнитивных адаптаций.

Один из ярких примеров когнитивных адаптаций – это проявление «пространственного интеллекта», который для человека рассматривается как один из важных доменов множественного интеллекта. С помощью пространственного интеллекта живые организмы решают множество жизненно важных задач. Одна из них – навигация, проявляющаяся в разных масштабах у разных видов: от полярной крачки, мигрирующей ежегодно от Северного полюса к Южному, до некоторых крошечных беспозвоночных, которые за всю жизнь не преодолеют и десятка сантиметров. Ориентированию на местности посвящено множество работ, однако эта область когнитивной деятельности таит еще немало загадок. Важно отметить, что для видов, совершающих дальние миграции, способность ориентироваться на местности опирается на различные когнитивные функции. Так, экспериментальные исследования способностей животных к мысленному преобразованию трехмерных фигур, проведенные по той же схеме, которая была впервые предложена для человека (Shepard, Metzler, 1971) показали, что голуби и морские котики выполняют многие задания на том же уровне, что и люди (Zentall, Wasserman, 2012).

Для многих видов жизненно важной является способность запомнить расположение множества объектов на местности. Наиболее впечатляющие результаты демонстрируют животные, делающие запасы. К ним относятся, в частности, черноголовые гаички, сойки, кедровки, белки, кенгуровые крысы (обзор см.: Reznikova, 2007). Некоторые из запасающих видов способны запомнить расположение нескольких тысяч кладовых на срок до нескольких месяцев. Например, колумбийские кедровки запасают до 33000 семян, по 4–5 штук в одном месте. Эксперименты с синицами и сойками в естественных условиях позволили предположить, что птицы запоминают, где они спрятали семена и какие тайники они уже обследовали. Кенгуровых крыс также заставляли прятать и спустя 24 часа отыскивать семечки в 100 чашечках с песком. Хорошая память дает грызунам значительные адаптивные преимущества – они успевают отыскать свои тайники до того, как их найдут другие животные, а также до того, как найдут и съедят их самих. Пространственный интеллект проявляется не только при поиске спрятанной пищи.



Эксперименты с сурикатами выявили способности с раннего возраста запоминать пространственное расположение множества убежищ и при опасности мгновенно отыскивать ближайшее.

Основы экспериментов, в которых выясняли, как функционируют «когнитивные карты» (образы окружающего пространства), были заложены в работах Э. Толмена, посвященных лабораторным исследованиям пространственной ориентации и памяти у крыс в сравнении с человеком (Tolman, 1948). Предисловие к кибер-книге «Animal spatial cognition» (Brown, Cook, 2006) редакторы М. Браун и Р. Кук назвали «Что бы сказал Толмен?». Они вспоминают, что их первые аспирантские экспериментальные работы проводились буквально под взглядом Толмена: в здании психологического факультета Калифорнийского университета, носящего имя знаменитого психолога, портрет ученого доминировал над всем пространством. По их мнению, Толмен был бы доволен: современные этологические эксперименты позволяют выяснить, как животные используют «привязку» нужных им объектов к природным ориентирам, а физиологические исследования выявили ведущую роль гиппокампа в проявлении «пространственной гениальности».

Когнитивные адаптации, направленные на решение жизненно важных задач, могут быть сходными у представителей различных классов и даже разных типов животных. Хорошим примером такого конвергентного сходства является способность распознавать и запоминать множество членов сообщества у социальных животных – от слонов и приматов до насекомых. Так, шимпанзе обладают способностью узнавать и помнить не только членов сообщества, но и родственные связи между ними. Эксперименты с предъявлением портретов показали, что шимпанзе и люди используют, по-видимому, одни и те же визуальные признаки, и при этом обезьяны даже превосходят людей в объеме и скорости запоминания (Vokey et al., 2004). Способность запоминать и распознавать лица проходит у шимпанзе и людей сходные стадии в раннем онтогенезе и связана с обменом пристальными взглядами между матерью и новорожденным (Vard et al., 2005). Сходными оказались и нейронные механизмы распознавания лиц у нас и наших ближайших родственников (Parr, Siebert, Taubert, 2011). Тем более удивительно найти сходные возможности у представителей первичноротых. По способностям к «фейс-контролю» на основании визуальных признаков осы рода *Polistes* (широко распространенные «бумажные осы») почти не уступают приматам. До сих пор было принято считать, что у общественных перепончатокрылых распознавание происходит по принципу «свой–чужой», и при этом основным критерием является запах семьи. Однако бумажные осы удивили исследователей способностью запоминать расположение желтых и черных пятен на «лицах» сородичей и различать, таким образом, десятки особей, располагая их в ряд по степени иерархического положения в сообществе. Эксперименты, в которых исследователи перекрашивали ос, меняя у них ключевые признаки в виде пятен, показали, что реакции сородичей соответствуют расположению особей на иерархической лестнице (Tibbetts, Dale, 2007). Иерархические отношения между самками ос находятся в прямом соответствии с возможностью откладывать определенное число яиц (Reznikova, 2003). По-видимому, непосредственная связь успешного распознавания индивидуумов и успеха в размножении лежит в основе когнитивной адаптации, позволяющей бумажным осам запоминать множество своих потенциальных соперниц. Возвращаясь к млекопитающим, отметим, что к «чемпионам» распознавания и запоминания сородичей относятся и слоны. Эти со-



циальные животные способны запомнить около 100 членов сообщества, и эти сведения сохраняются в их памяти, по меньшей мере, в течение 12 лет. Слоны различают своих сородичей не по визуальным признакам, как приматы и осы, а по акустическим характеристикам их сигналов. В экспериментах с воспроизведением записей голосов лучшие результаты распознавания и запоминания показали самки старше 50 лет (McComb et al., 2001).

Еще один пример сходных когнитивных адаптаций у представителей разных классов животных – это способность пчел, ос и голубей к категоризации предметов по визуальным признакам. Высоко развитые способности голубей к распределению объектов внешнего мира на категории были выявлены еще в середине прошлого века. Птицы были обучены указывать, какая из предъявляемых фигур больше похожа на образец. Они дотрагивались клювом до соответствующих слайдов и получали вознаграждение, если выбранная картинка в наибольшей степени соответствовала той, что служила образцом. Оказалось, что голуби хорошо распознают встречающиеся в природе образы и, по-видимому, формируют соответствующие абстрактные категории. Их можно научить распознавать фотографии с водой и без нее, с деревом и без него, с человеком и без человека. Они способны на такие различия и в том случае, если значимый признак проявляется по-разному. Так, например, голубь опознает воду в форме капель, бурной реки или спокойного озера, человека выделяет независимо от того, одетый он или голый, один или в толпе (рис. 1). Усвоив, что, по условиям опыта, нужно указывать на слайды с изображением деревьев, голуби узнавали их на любых новых картинках, было ли это отдельно стоящее дерево, кромка леса или даже отражение дерева в воде. Птицы безошибочно отличали деревья от кустарников или от сфотографированной крупным планом ботвы сельдерея. Способности к распознаванию не ограничивались объектами, экологически значимыми для голубей. Например, они с такой же легкостью оперировали категорией «рыба» (картинки с рыбами и без), когда им показывали слайды подводных рифов, а ведь с подобными объектами голуби в своей жизни не сталкиваются. Обобщения такого типа были названы «естественными понятиями» (Herrnstein, Loveland, 1964). Как это часто бывает, дальнейшая детализация экспериментов несколько запутала представления исследователей о способности голубей к формированию обобщений. Так, голуби продолжали «считать» человеком и карикатурные изображения, а также картинки, где разные части (например, голова и ноги) менялись местами. После того, как оказалось, что голуби неплохо сортируют по категориям картины кубистов и импрессионистов (Watanabe, Sakamoto, Wakita, 1995), их способности к категоризации стали считать артефактом, а авторы получили за свое исследование игнобелевскую премию. Однако С. Ватанабе упорно продолжал эксперименты, и в работах последних лет достаточно убедительно показал, что голуби и люди используют сходные визуальные признаки при анализе живописных произведений. Это касалось как образцов высокого искусства, так и работ школьников, обучающихся рисованию: здесь оценки голубей и школьных учителей полностью совпали (Watanabe, 2009). Многолетние эксперименты с серыми воронами показали, что они способны к высшим формам абстрактного мышления: спонтанному сопоставлению по аналогии. Например, если по условию задачи нужно выбрать меньший из нескольких кругов, то и при предъявлении нескольких квадратов птица тоже выберет меньший (Smirnova et al., 2014).

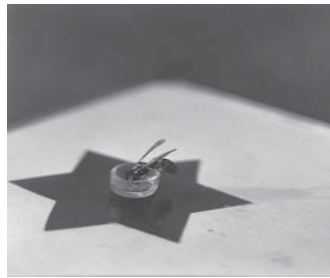


Рис. 1. Голубь распознает слайды с человеком и без. Фото из архива лаборатории Людвиг Губера (с разрешения)

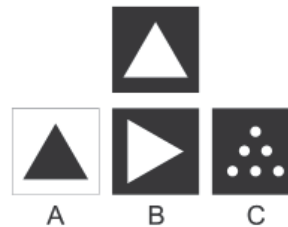
У насекомых высокие результаты в области категоризации были убедительно продемонстрированы на примерах пчел и ос. Эти насекомые проявили способности (рис. 2, а, б) к опознанию преобразованных фигур, разных фигур независимо от их площади и ориентации, к обобщению цветных образцов по признакам «новизна окраски», «двухцветность» и даже «парность–непарность» (Мазохин-Поршняков, 1989; Kartsev, 2014).



а



б



A

B

C

в

Рис. 2. Изучение способностей общественных перепончатокрылых к абстрагированию: а – автор статьи, в студенческие годы, меняет картинку на кормовом столике; б – помеченная оса, выбирающая кормушку на картинке (фото В. М. Карцева); в – одна из задач: насекомые должны опознать треугольник, независимо от способа его изображения



Мы привели лишь некоторые примеры проявления когнитивных адаптаций. В современной когнитивной этологии накопилось множество сведений, позволяющих предположить, что разные виды животных могут проявлять признаки очень высоко развитых способностей, но в пределах довольно узких доменов (Резникова, 2005; Reznikova, 2007, 2012). В частности, голуби превосходят человека в решении тестов IQ на пространственные преобразования. Однако, в задачах «выбора по образцу» голуби значительно уступают приматам и дельфинам. Приматы, в том числе люди (маленькие дети) учатся выполнять такое задание за несколько проб, а голубям их требуются сотни. Если первоначальный набор предметов заменяют новым, голубям приходится решать задачу заново, а дельфины и шимпанзе справляются с ней почти без доучивания). Запасающие животные способны запомнить расположение тысяч тайников, в которых они спрятали пищу, но это не значит, что они смогут, скажем, найти выход из многоальтернативного лабиринта также успешно, как это делает крыса. Крыса далеко превзойдет в этом искусстве человека, зато ей не дано индивидуально распознать и запомнить десятки своих сородичей. Новокаледонские вороны оказались «гениями» орудийной деятельности: в способностях быстро преобразовывать разные предметы и использовать их для решения сложных пространственных задач эти птицы превосходят столь признанных наукой умельцев, как шимпанзе (Bluff et al., 2007). Некоторые высоко социальные виды муравьев оказались «гениями общения»: они могут решать сложнейшие задачи, недоступные представителям большинства видов животных, но только в тех ситуациях, когда надо запомнить и эффективно передать сородичам информацию о богатом источнике пищи (Reznikova, Ryabko, 2011).

Интеллект человека обладает наибольшей универсальностью среди биологических видов. Уступая многим другим видам в решении пространственных задач и выполнении заданий, требующих специфической памяти и специфических перцептивных фильтров (например, восприятия запахов), мы обладаем целым рядом когнитивных адаптаций высокого уровня. Это прежде всего развитие языка, которое не рассматривается в рамках данной статьи, поскольку этому вопросу посвящен целый пласт научной литературы (Бурлак, 2011; Зорина, Смирнова, 2006; Разумное поведение и язык, 2008; Резникова, 2005). Исследования психолингвистов позволяют предполагать у человека врожденные способности к распознаванию фонем и к формированию грамматических структур, лежащих в основе языкового общения (Chomsky, 1968, 2002; Pinker, 2007). С развитием языка тесно связаны способности нашего вида к социальному общению и кооперации – столь высоко развитые, что делают человека уникальным. С изучением этих свойств связано интересное экспериментальное направление когнитивной этологии: сравнение различных доменов интеллекта у маленьких детей и у молодых антропоидов. Сопоставляются способности в решении «социальных» и «физических» задач. Под «физическими» задачами имеется в виду понимание того, как действуют физические силы: экспериментальная парадигма, заложенная Л. В. Крушинским (Крушинский, 1986) и получившая развитие как «популярная физика для животных» (Seed et al., 2012). Было продемонстрировано, что шимпанзе и орангутаны не уступают детям в решении таких задач и даже несколько превосходят их в тестах некоторых типов, а вот их «социальный интеллект», трактуемый авторами (Moll, Tomasello, 2007) в рамках концепции Л.С. Выготского (Vygotsky, 1978), находится на значительно более низком уровне. Это касается заданий, требующих кооперации и умения поставить себя на место партнера. И это несмотря на то, что антропоиды и другие виды приматов способны к проявлению макиавеллизма или так называемого политического интеллекта, т. е. к использованию своих сородичей в качестве живых орудий (Byrne, Whiten, 1997).



Влияние раннего опыта на формирование поведения

Для того, чтобы понять, как работает тот или иной механизм, его нередко приходится ломать, хотя и это не всегда приводит к пониманию. Так, воспитав детеныша шимпанзе в изоляции от сородичей с помощью «человеческой» приемной матери, Л. И. Фирсов обнаружил, что подросток шимпанзе не способен построить на дереве гнездо, несмотря на предоставленную ему возможность наблюдать за тем, как успешно это делают сородичи, взятые из джунглей подростками или взрослыми. В то же время голосовые сигналы, характерные для шимпанзе, проявились в репертуаре звукового общения и этого и других детенышей, воспитанных в изоляции от сородичей, в положенное время и без всяких изменений (Фирсов, 1983). Этот пример заставляет задуматься о сложном взаимодействии врожденных стереотипов поведения с индивидуальными и социальными навыками, приобретаемыми в разные периоды жизни. В рассмотренной ситуации большую роль, по-видимому, играл чувствительный период, по прошествии которого определенный поведенческий стереотип уже невозможно было сформировать.

Чувствительный период в становления поведения животных тесно связан с феноменом *импринтинга* – формой обучения, которая сочетает в себе черты, характерные как для научения, так и для инстинкта, и в то же время является уникальной. Еще в XIX в. Д. Сполдинг (Spalding, 1873) заметил, что, едва вылупившись из яйца, цыплята начинают следовать за любым движущимся объектом. В начале XX в. О. Хайнрот (Heinroth, 1911) расширил эти наблюдения, исследуя множество разных видов птиц. Интерес к импринтингу стимулировали работы одного из основателей этологии – нобелевского лауреата (1973) К. Лоренца, который являлся учеником Хайнрота. Лоренц описал многочисленные случаи, когда птицы отказывались спариваться с особями своего вида из-за того, что они были лишены контакта с ними в ранний период жизни. Например, гуси, выращенные в доме Лоренца, в изоляции от сородичей в течение хотя бы первой недели жизни, в дальнейшем предпочитали общество людей. Лоренц (Lorenz, 1935) назвал это явление немецким словом «впечатывание» (Prägung), переведенным на английский как запечатление (imprinting). Лоренц, анализируя данные, полученные на птицах, обозначил основные особенности, отличающие импринтинг от классического ассоциативного обучения.

1. Импринтинг приурочен к очень ограниченному периоду жизни животного – чувствительному, или критическому, периоду.

2. Однажды совершившись, процесс запечатления далее необратим. Так, если у птенца произошел импринтинг по отношению к птице другого вида, то более поздний контакт с птицами своего вида уже не сможет полностью устранить эффект раннего опыта.

3. Объект, на который направлено запечатление, может быть определен задолго до первого осуществления самого поведения. Например, ранний импринтинг, происшедший задолго до наступления половой зрелости, впоследствии будет влиять на выбор полового партнера.

4. Запечатление направлено не на определенную особь, которую видел птенец, а на целый класс стимул-объектов.

В дальнейшем было выяснено, что запечатление характерно не только для выводковых птиц, но и для других животных, в особенности для зрелорождающихся млекопитающих, способных сразу следовать за матерью (примеры разнообразны – от морских свинок до копытных). Было показано, что может произойти запечатление на самые разные движущиеся объекты.



щиеся объекты, в том числе неодушевленные – так, утята следовали за мячиками и коробками разных размеров. Если объект привязанности представляет собой, скажем, картонный ящик, то у утенка устанавливаются к этому ящику такие же отношения, как к родителю. Были выяснены и дополнительные особенности, отличающие запечатление от классических условных рефлексов.

5. Запечатление не требует повторения. Достаточно одного предъявления движущегося предмета, чтобы утята или ягнята сочли бы его своей матерью.

6. В отличие от условных рефлексов, которые начнут угасать, если их не подкреплять долгое время, импринтинг не угасает.

7. Отрицательное подкрепление приводит не к угасанию образовавшейся связи, а напротив, даже усиливает ее. Так, если утятам, движущимся за человеком, наступать на ноги, причиняя им боль (но, конечно, не так, чтобы отдавить им ноги до потери способности передвигаться), они не убегут от человека, а начнут еще сильнее жаться к нему и быстрее следовать за ним.

Таким образом, импринтинг – это быстрое и необратимое обучение на основе врожденной предрасположенности, приуроченное к критическому периоду развития.

Хотя запечатление ярче всего проявляется на ранних стадиях развития, оно может проявляться и в другие ответственные моменты онтогенеза. Так, известен «материнский импринтинг», исследованный на примере некоторых видов птиц и копытных животных. В книге Р. Шовена (Chauvin, 1977) описан интересный эксперимент с голубями: яйца черных и белых пар поменяли так, что первое потомство, которое воспитывала каждая пара, оказалось для них «неправильного» цвета. Однако родители не знали этого, они запечатлели облик своих потомков и в дальнейшем отказывались признавать птенцов того же цвета, что и они сами.

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

Становление поведения животных связано со спецификой сценариев развития, включающих степени контакта с родителями и уровень самостоятельности детенышей. Эти показатели широко варьируют, и близкие в систематическом отношении виды могут существенно различаться по степени самостоятельности на ранних стадиях. Так, слепорожденные и голые крысят и крольчата совершенно беспомощны, а детеныши морских свинок и зайцев рождаются полностью покрытые мехом, с открытыми глазами и активны с момента рождения. В ряду птенцов разных видов птиц, от самых беспомощных (птенцы амадин похожи больше на червячков, чем на птиц) до самостоятельных выводковых (таких, как цыплята и утята), присутствуют так называемые сверх-самостоятельные птенцы. Это потомки австралийских большеногов (семейство *Megarodiidae*), чьи отцы строят огромные (до 15 м в диаметре) инкубаторы, в которых сохраняются отложенные самкой яйца. Оптимальная для развития птенцов температура (около 34°) поддерживается активными действиями самца. Эту птицу за ее неустанный мрачный труд прозвали австралийской сомнамбулой.



Мегаподы служат примером причудливого сочетания морфологических адаптаций (крупные яйца, наличие сенсорных органов, позволяющих определять температуру в инкубационных камерах), сложного врожденного поведенческого репертуара (связанного, в частности, со строительством и поддержанием инкубатора) и гибкого поведения, позволяющего птице оперативно реагировать на изменения температуры (исследователи тщетно пытались обмануть самцов, нагревая и охлаждая инкубаторы). Птенец никогда не видит своих родителей, он «выкапывается» из гнездового холма самостоятельно, сразу же отбегает в кусты, и в дальнейшем весь сложный жизненный сценарий ему предстоит развернуть без всякого социального влияния (Göth, Evans, 2004).

Естественно, воздействие факторов среды будет по-разному восприниматься представителями видов с разными сценариями онтогенетического развития. Как же разграничить влияние средовых и наследственных факторов на формирование поведения? Один из наиболее распространенных методов – воспитание животных в условиях депривации разной степени. Такие опыты получили название «Каспар-Хаузер эксперименты», по имени юноши, воспитанного в изоляции, героя исторических легенд и литературных произведений. Одна из самых известных серий экспериментов на эту тему, связанных с изменением раннего опыта приматов, принадлежит Г. Харлоу (Harlow, 1971). Он выращивал макаков-резусов в полной изоляции от других особей. Использовали модели матерей разной степени комфортности для детенышей – от проволочных каркасов до больших плюшевых игрушек. Они были необходимы детенышам как предмет, к которому можно было прижиматься и проявлять другие реакции, в норме адресованные матери. Детеныши, за неимением выбора, привязывались к своим «матерям», а если их забирали, прижимались даже к фотографии, изображающей плюшевую или проволочную мать. При этом детеныши узнавали и выбирали портрет именно своей «мамаши». Когда выращенные в таких условиях обезьяны достигали зрелости, у них обнаруживались сильнейшие нарушения общественного и репродуктивного поведения, хотя их физиологическое состояние было вполне удовлетворительным. С большим трудом удалось добиться получения потомства от нескольких самок. Оказалось, что эти «матери-сироты» совершенно не способны ухаживать за детьми. Они игнорировали все запросы детенышей, жевали их ладони и ступни, бросали их лицом на пол. Только постоянный контакт с молодыми обезьянами постепенно оказывал «лечебное» действие и поведение сирот приближалось к норме, хотя и не достигало ее.

Немного позже Р. Хайнд (Hinde, 1974) провел гораздо менее травматичные эксперименты, получив, однако, сходные результаты. Он показал, что даже кратковременная разлука с матерью вызывает грубые нарушения в поведении. В экспериментах Хайнда когда детенышу исполнялось 6 месяцев и он мог питаться самостоятельно, его мать удаляли из группы на несколько дней. О детеныше заботились другие самки, однако его поведение значительно менялось: он чаще издавал крики тревоги, меньше двигался и больше времени проводил в характерной сторбленной позе. Когда мать возвращалась, детеныш сразу устремлялся к ней и проводил гораздо больше времени, держась за нее, чем это было до разлуки. Характер его отношений с матерью отличался от нормального. На восстановление прежних отношений уходило несколько недель.

Хайнд сделал несколько интересных выводов, имеющих аналогии с формированием привязанности у людей в раннем возрасте. Например, больше всего страдают от короткой разлуки те детеныши, чьи отношения с матерью до этого были наименее благополучными. Казалось бы, если отношения и так прохладны, разлука должна в меньшей степени



травмировать, однако создавалось впечатление, что такие детеныши как бы обладают меньшим «запасом прочности» и с огромным трудом переносят даже кратковременное отсутствие матери. Последствия такого перерыва для всех детенышей – как благополучных, так и неблагополучных – оказались всесторонними и устойчивыми. Даже через несколько лет Хайнд мог отличать обезьян, разлучавшихся с матерью, по их большей пугливости в незнакомой обстановке.

Опыты на животных послужили основой для многочисленных и во многом обоснованных аналогий с поведением человека и привлекли внимание психиатров, так как давно известно, что дети очень чувствительны к влиянию ранних впечатлений. Дж. Боулби (Bowlby, 1982) предложил теорию возникновения привязанности ребенка к матери, которая в большой степени вытекает из опытов на животных. Он высказал мысль, что период от 18 месяцев до 3 лет наиболее чувствителен и что отделение от матери или отсутствие в этот период фигуры, адекватной матери, ведет к тому, что риск психологических нарушений в юности и в последующей жизни сильно повышается.

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

Этологические основы когнитивных достижений и ограничений

Ранние бихевиористы полагали, что формирование ассоциативных связей возможно между любыми стимулами и реакциями. Бихевиористская философия Б. Ф. Скиннера основывалась на том, что поведением животного можно полностью управлять, создав соответствующий порядок подкреплений. Подобным же образом И. П. Павлов долгое время считал, что любая последовательность действий может быть организована как цепь условных рефлексов. Ученики Скиннера – Келлер и Мариан Брэленды – впервые показали, что «неправильное» поведение животных может быть вызвано противоречием между поставленной задачей и врожденными поведенческими программами (Breland, Breland, 1961). Дело в том, что дрессировщики столетиями используют врожденные стереотипы поведения животных, облегчающие им усвоение некоторых задач: свиньи раскатывают пяточком ковер, морские львы выполняют балансировку и жонглирование, кошки совершают точные прыжки. Попытки обучить животных действиям, находящимся вне русла видового стереотипа, приводят к трудностям, часто непреодолимым. С этим явлением и столкнулись Брэленды. Все началось с попытки разучить со свиньей забавный цирковой номер «живая копилка»: научить ее опускать большую деревянную «монету» в «копилку», изображающую свинку. «Актриса» многократно роняла монету на пол, толкала пяточком, поднимала, снова роняла, и так до бесконечности. Брэленды собрали множество подобных свидетельств, когда определенные действия (или отказ от действий) у животных было трудно или невозможно сформировать. Так, цыплята настойчиво скребли землю, когда от них требовалось всего лишь постоять спокойно 10 секунд на платформе (не двигая ногами), чтобы получить вознаграждение. Енот-полоскун, обученный разным трюкам, скоро прекращал их демонстрировать и предавался «потиранию» передними лапами невидимых предметов в несуществующей воде. На основании подобных данных Брэленды выдвинули *принцип инстинктивного смещения*: вместо того, чтобы сформироваться в направлении, нужном дрессировщику, активность животного устремляется по привычному руслу врожденных стереотипов. Появилось предположение, что в большинстве случаев успешного формирования



поведения «по Скиннеру» фигурируют не произвольные реакции, а часть врожденного репертуара. В свое время К. Брэнденд был поражен зрелищем голубя, наученного Скиннером играть в боулинг. Впоследствии оказалось, что толкательное движение, производимое голубем в «кегельбане», составляет неотъемлемую часть его пищевого поведения: отбрасывание земли в сторону для обнаружения семян.

С развитием когнитивной этологии стало ясно, что представители разных видов с большей готовностью формируют ассоциативные связи между стимулами и реакциями, относящимися к жизненно важным ситуациям. К жизненно важным стимулам относятся, в частности, внешние черты родителей, сигналы сородичей и соседей, характеристики хищников, опасных конкурентов и паразитов, окраска ядовитых насекомых и растений. Феномен облегченного формирования ассоциативных связей между жизненно важными стимулами и соответствующими реакциями, был назван *наведенным обучением* (Gould, Marler, 1987). Речь идет о том, что процессы обучения часто управляются врожденной предрасположенностью – иными словами, обучение контролируется инстинктом. Важно отметить, что формирование ассоциативной связи в контексте врожденной предрасположенности нередко происходит после единственного предъявления стимула. Так, птице достаточно один раз попробовать ядовитое насекомое, чтобы потом всю жизнь избегать объектов с подобной окраской. Как известно, для формирования лабораторных условных рефлексов, связывающих, скажем, звонок и вознаграждение, требуются десятки, а то и сотни сочетаний. Выясняется, что многие виды животных, если не большинство, «запрограммированы» на обучение конкретным действиям в определенном контексте естественного поведения. В основе формирования когнитивных способностей часто лежит наследственно обусловленный шаблон восприятия, что облегчает задачу формирования сложных и гибких форм поведения. Например, трудно было бы ожидать, чтобы пчелы от рождения обладали «определителем» всех потенциально полезных для них цветов. Зато они обладают врожденной предрасположенностью быстро запоминать цвета, формы и размеры медоносов.

Феномен наведенного обучения объясняет охарактеризованные выше проявления «специализированного интеллекта». Рассмотрим явление наведенного обучения более подробно. В этологической литературе накоплено множество данных о том, что представители многих видов, включая человека, демонстрируют врожденную предрасположенность к распознаванию и запоминанию определенных стимулов и формированию определенных ассоциаций. Так, голуби легко обучаются ассоциировать пищу с определенным цветом, но не могут ассоциировать пищу со звуком. В то же время они легко обучаются ассоциировать звук с опасностью. Это вполне объяснимо: в естественных условиях зерна, которые клюют голуби, могут иметь определенный цвет, но не могут издавать звуков, тогда как приближение хищника может сопровождаться как звуками, издаваемыми им самим, так и сигналами тревоги особей своего и других видов. У человека многие фобии возникают со значительно большей легкостью на основе определенных стимулов, связанных с естественными опасными объектами – такими, как пауки или змеи. Известный бихевиорист Дж. Уотсон в одном из до сих пор самых цитируемых в научной литературе исследований, посвященных формированию фобий у «маленького Альберта» (Little Albert study), предположил, что методом условных рефлексов можно сформировать у ребенка страх любого объекта. Это привело к далеко идущим выводам о том, что поведение человека в принципе может быть сформировано на основе ряда условных рефлексов, образованных в раннем детстве (Watson, Rayner, 1920). Однако развитие этологии внесло в эту концепцию существенные корректив-



вы. Обосновывая гипотезу предрасположенности к формированию определенных ассоциативных связей у людей, М. Селигман (Seligman, 1970) обратил внимание на то, что в исследованиях Уотсона и Райнер у маленького Альберта страх перед живой крысой или собакой, предъявляемыми одновременно с громким звуком, сформировался с первых же сочетаний объекта и звука; однако страх перед деревянной уткой у него так и не выработался, несмотря на честные усилия экспериментаторов, которые гремели молотком по железу, как только утка оказывалась в поле зрения мальчика. Продолжая поиски истоков человеческих фобий, экспериментаторы (Mineka, Cook, 1988) на примере макак резусов показали, что у них легко можно сформировать страх перед змеями, но не перед другими объектами, обладающими сходными размерами и формой (например, цветком на длинном стебле).

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

Классическими экспериментами, в которых был выявлен врожденный шаблон восприятия хищника, являются опыты Н. Тинбергена (Tinbergen, 1951): цыплятам демонстрировали силуэт летящей птицы с двумя «выростами» – длинным и коротким. Передвигаясь длинным выростом вперед, силуэт имитировал гуся с длинной шеей и коротким хвостом, а двигаясь в обратном направлении, успешно имитировал коршуна с короткой шеей и удлиненным хвостом. Идея эксперимента восходит к предположению Сполдинга (Spalding, 1873) о том, что некоторые виды птиц обладают врожденным страхом определенных черт, характеризующих хищника. В опытах Тинбергена птенцы тревожно замирали при виде силуэта «коршуна» и не реагировали на «гуся». Некоторые методические недочеты этой работы долго вызывали нарекания. Однако, к настоящему времени эксперименты, в которых «наивным» (незнакомым с объектами ранее) потенциальным жертвам экспонировались чучела разных хищников, позволяют довольно уверенно говорить о феномене врожденных «образов», или шаблонов восприятия. Показательны в этом плане опыты с упомянутыми выше «сверх-самостоятельными» птенцами австралийских большеногов (Göth, 2001). Двухдневным цыплятам предъявляли движущиеся чучела кошки, собаки, змеи, парящего коршуна и (для контроля) козленка. Оказалось, что птенцы обладают врожденными шаблонами восприятия летящего хищника, заставляющими их замирать и прятаться, и они легко формируют ассоциации между опасностью и обликом наземного хищника. В данном случае важно отметить различие между «готовым» страхом и предрасположенностью к быстрому обучению. Птенцы большеногов демонстрировали «готовый страх» коршуна (как и цыплята в опытах Тинбергена), а по отношению к кошкам, собакам и змеям у них проявлялась лишь предрасположенность к ускоренному обучению.

Предрасположенность к быстрому формированию ассоциативных связей между обликом хищника и реакцией страха была детально исследована у австралийского валлаби



Macropus eugenii (Griffin, Evans, Blumstein, 2002). Хотя валлаби сейчас не сталкиваются с естественными врагами, они когда-то обитали совместно с тасманийским волком, и у них, таким образом, сформировался «исторический опыт» общения с хищниками. Животным предъявляли чучела лисы и кошки (в качестве наземных хищников с их характерными чертами, в частности, фронтально расположенными глазами) и сходное по размеру чучело нехищного животного (козленка). Результаты получились сходными с описанными выше исследованиями формирования страха змеи у макак. Врожденного страха перед предъявляемыми объектами животные не испытывали, однако они значительно легче научились ассоциировать опасность (человек входил в вольер и накрывал их ловчей сетью) с обликом хищника, чем с обликом козленка. Впоследствии они прятались при предъявлении чучела лисы или кошки, но не козленка. Это не значит, что валлаби нельзя научить бояться козленка, просто для этого понадобится так же много сочетаний, как и при формировании обычного условного рефлекса (десятки, возможно, сотни), тогда как для образования связи между опасностью и обликом хищника достаточно двух-трех сочетаний.

Животные могут обладать врожденным шаблоном восприятия не только смертельно опасного хищника, но и подходящей добычи, а также опасного врага или конкурента. В опытах с игрунковыми обезьянками были выявлены признаки, которые служат им для распознавания насекомых, пригодных для охоты (Robinson, 1970). «Образ конкурента» был выявлен при исследовании реакций рыжих лесных муравьев на модели, изображающие их врагов – хищных жужелиц (Dorosheva, Reznikova, 2006). Оказалось, что для муравьев в облике потенциального врага важны такие детали, как темный цвет, двусторонняя симметрия и наличие «выростов», имитирующих ноги и антенны (рис. 3). Наивные (выращенные в лаборатории) муравьи легко отличают модели, несущие эти признаки и реагируют на них изначально агрессивно. Некоторые признаки, навязанные экспериментаторами (например, белый цвет модели), могут «выключить» проявления агрессии.



Рис. 3. Муравей вцепился в модель врага – жужелицы. Фото Е. А. Дорошевой

Помимо визуальных «врожденных образов» у животных были выявлены и «образы» акустические, в частности, реакции на тревожные крики. Варианты реакций на акустические стимулы также разнообразны, как и варианты реакций на визуальные стимулы. У некоторых видов приматов и птиц наивные молодые особи реагируют тревожными реакциями на крики сородичей с первого же предъявления, у других видов это происходит только под воздействием социального обучения; известны и промежуточные варианты, когда тре-



буется «доучивание», совершенствование врожденной реакции. Так, в опытах с альпийскими сусликами на основании проигрывания им записи звуков, издаваемых сородичами в ответ на появление разных хищников, исследователи выяснили, что молодые суслики значительно быстрее выучиваются реагировать на сигналы, соответствующие быстро бегающим хищникам, чем медленно подкрадывающимся (Mateo, 2006).

Таким образом, животные обладают врожденными шаблонами восприятия жизненно важных стимулов, которые могут находиться в разной степени готовности к использованию. В этом ряду человек, по-видимому, занимает вполне естественное положение примата, «оборудованного» врожденными шаблонами восприятия опасных объектов, которые требуют совершенствования путем приобретения индивидуального и социального опыта. Это предположение основано на результатах экспериментов с пятимесячными младенцами, которым предъявляли схематические изображения пауков, в сравнении со столь же схематичными изображениями нейтральных объектов – цветов (Rakison, Derringer, 2008). Использовалась популярная в экспериментальной сравнительной психологии процедура измерения длительности фиксации взгляда на предъявляемых объектах. Если испытуемые задерживают взгляд дольше, можно полагать, что объект привлекает внимание. Детям показывали изображения, движущиеся на экране. В первой серии опытов оказалось, что они дольше задерживают взгляд на схематических рисунках пауков, чем на схемах, составленных из тех же элементов (туловище, голова, конечности), но расположенных в хаотичном порядке. Это позволяет полагать, что дети опознают изображения пауков как более интересные, чем «бесмысленные» рисунки. Во второй серии опытов выяснилось, что такое различие направленного внимания наблюдается только тогда, когда части пауков были изображены реалистично, т. е. конечности изогнуты в характерной для животных позиции. Если же ноги паука были угловатыми, то детям было безразлично, в каком порядке они «склеены» в единый образ. В этой ситуации младенцы не распознавали паука. Самыми интересными оказались результаты третьей серии опытов. Детям, прошедшим первую серию опытов, т. е. уже знакомым со схематичными изображениями пауков, привлекавших их внимание больше, чем «бесмысленные» образы, составленные из тех же элементов, предложили ознакомиться с фотографиями реальных пауков на тех же экранах. После этого им опять предъявили первую серию схематичных изображений. Теперь взгляд младенцев притягивали «нарушенные» изображения. Ознакомившись с реальными объектами, соответствующими их врожденному шаблону восприятия, они генерализовали признаки, характерные для пауков, распознали их в «неправильных» изображениях и возмутились нарушениями, допущенными в конструировании образов. У детей произошла актуализация образа, соответствующего врожденному шаблону восприятия. Сходные манипуляции с изображениями растений оставляли детей равнодушными. Исследования реакции 7–18-месячных детей на изображения змей в сравнении с реакциями на других животных также подтвердили предположения о том, что в основе страха змей лежит врожденная избирательность внимания. Дети избирательно реагировали на характерные движения и облик змей и значительно дольше смотрели на змей, чем на другие объекты, когда слышали за кадром запись тревожных восклицаний, чем в тех случаях, когда звучали веселые голоса (DeLoache, LoBue, 2009). Интересно отметить гендерные различия в восприятии потенциально опасных объектов. 11-месячные девочки (но не мальчики) быстро обучаются ассоциировать шаржированные изображения человечков с тревожным выражением «лица» с образами змей и пауков. При этом сочетания веселых человечков с опасными объектами оставляют их равно-



душными, так же, как и сочетания тревожных лиц с нейтральными объектами, такими, как цветы или грибы (Rakison, 2009).

Нужно отметить, что, проявляя повышенное внимание к изображениям пауков и змей, дети не демонстрировали «готового страха». Откуда же берутся неисправимые «арахнофобы»? При Лондонском зоопарке есть курсы, посещая которые, люди стараются избавиться от навязчивого страха пауков, часто мешающего им в жизни. Основой обучения является личное знакомство с крупными пауками-птицеедами и другими представителями паукообразных. Люди, страдающие арахнофобией, действительно перестают бояться «прирученных» хелицерных, которых знают по именам, но это не излечивает их от фобии в целом. В норме же большинство взрослых людей испытывают по отношению к паукам умеренный страх, который, скорее, можно отнести к настороженному вниманию. В то же время известно, что помимо «арахнофобов» существуют и «арахнофилы», и то же можно сказать о любителях змей. Можно предположить, что врожденный шаблон восприятия, на основе которого у детей «включается» повышенное внимание к соответствующим образам, широко распространен среди людей, но у некоторых на этой основе формируется противоположная реакция (недаром говорится, что «от любви до ненависти один шаг»). На знаменитой «лисей ферме», основанной Д. К. Беляевым, в течение 40 поколений отбирались лисы: одни – на проявление агрессии, а другие – толерантности по отношению к человеку. Такая толерантность при продолжающемся отборе превращается в «горячую любовь», бурно выражаемую по отношению к любому двуногому (Трут и др., 2013). Возможно, что в основе обеих реакций (агрессии и «любви») лежит врожденный шаблон восприятия «примата на двух ногах», т. е. повышенное внимание к этому образу. Недавно определены молекулярно-генетические механизмы, вовлекаемые в отбор лисиц по поведению: у лисиц на 12-й хромосоме идентифицирован регион, наиболее тесно ассоциированный с ручным поведением и гомологичный региону на 5-й хромосоме собак, который считается ответственным за раннюю domestикацию волка и превращение его в примитивную собаку (Трут и др., 2013). При этом интересно, что сравнение экспрессии генов в мозгу у пар domestцированных и диких животных, в частности, собак и волков, выявило очень незначительные различия: подобные результаты заставили авторов обратиться – пока весьма туманно – к конкретной истории одомашнивания разных видов и к идее о видовой специфичности (Albert et al., 2012). Тем более возрастает значение регистрации поведенческих различий реакций разных видов, связанных с врожденными шаблонами восприятия. Основываясь на примерах боязни пауков и змей, можно предположить, что в норме умеренный страх этих объектов формируется у детей, когда они видят реакцию старших. В соответствии с концепцией «наведенного обучения» для формирования страха в этом случае не требуется повторных сочетаний, достаточно одного наблюдения. В качестве противоположного чувства, на основе врожденного повышенного внимания к образам пауков и змей, у некоторых людей уже в раннем возрасте формируется сильно выраженная симпатия к этим животным.

По-видимому, у людей, как и у представителей других биологических видов, а возможно, и в большей степени, выражена варибельность в наборах «врожденных образов врага», в порогах восприятия и силе реакции на связанные с ними стимулы. Некоторые дети боятся изображений совы и других образов с круглыми, фронтально расположенными глазами хищника, других пугают торчащие зубы, а против круглых, глядящих в упор глаз они ничего не имеют. Иногда реакции отдельных маленьких детей на игрушки или картин-



ки столь причудливы, что взрослым трудно вычленить значимые для детей характеристики объектов (рис. 4). Видимо, фобии человека значительно более разнообразны, чем страхи других приматов.



Рис. 4. Двухлетний ребенок, получив в подарок игрушечного бегемота: а) неприязненно изучает его; б) затем старается запихнуть его обратно в коробку; в) когда плотно закрыть крышку не удается, извлекает игрушку из коробки и «убивает» ее (сильно трясет); г) наконец, принимает решение убрать ее с глаз долой; д) прячет в шкаф; е) и, задвинув дверь, успокаивается. Этот ребенок хорошо говорит, но свои действия по отношению к игрушке, вызывающей отвращение, комментировать отказывается (все фото автора)

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

Сценарии развития, лежащие в основе видотипических стереотипов поведения

Известно, что целостная картина видотипического поведения складывается из различных составляющих, которые включают как наследственно обусловленные поведенческие стереотипы, так и поведение, сформированное в результате индивидуального и социального опыта. Единственным критерием, позволяющим разделить составляющие инстинкта и обучения в поведении животного, является эксперимент. К настоящему времени стало ясно, что эксперименты «каспар-хаузер» могут привести к желаемому результату только в тех случаях, когда они проводятся на основе популяционного подхода, т. е. учитывают индивидуальную изменчивость наследуемых стереотипов поведения. Дело в том, что в популяциях не все особи могут быть носителями всех возможных видотипических стереотипов поведения. Однако если среди тестируемых «наивных» мо-



лодых животных хотя бы одна особь демонстрирует целостный стереотип поведения по принципу «все и сразу», этого уже достаточно для того, чтобы считать такой стереотип входящим в наследственно обусловленную программу. Подобные результаты могут иногда разрушать мифы о передаче сложных поведенческих приемов с помощью культурных традиций (Reznikova, 2007).

Два примера хорошо иллюстрируют это положение. Первый касается формирования стереотипа охотничьего поведения у муравьев. Резникова и Пантелеева (Reznikova, Panteleeva, 2001) впервые описали массовую охоту обычных обитателей лесной подстилки – муравьев *Myrmica rubra* – на прыгающих ногохвосток (Collembola). Обнаружив на своем участке размножившихся ногохвосток, семья муравьев полностью переключается на эту добычу. Охотничий стереотип муравья напоминает действия мышкующей лисы. Его можно отнести к сравнительно сложным стереотипам, и нужно отметить, что разворачивание наследственной программы может полностью обеспечить реализацию и более сложного поведения у позвоночных. Например, воспитанные в изоляции от сородичей птенцы скопы в положенное время начинают нырять и ловить рыбу (Schaadt, Rymon, 1982). В этом случае охотничье поведение хищника пробуждается под действием стимулов, исходящих от различных средовых факторов, в том числе, от потенциальной добычи. В наших экспериментах с «наивными» муравьями *Myrmica* было показано, что наличие стимулов, исходящих от потенциальной добычи, является недостаточным условием для реализации охотничьего поведения. В лаборатории «каспар-хаузер»-муравьи относились к ногохвосткам вполне дружески. Поэтому сначала мы задались вопросом «есть ли у муравьев культура?», т. е. предположили, что муравьи обучаются охоте на прыгающую добычу путем наблюдения за удачливыми охотниками. Однако популяционный подход к исследованию данного стереотипа показал, что небольшая (около 7%) часть семей демонстрирует целостный охотничий стереотип по принципу «все и сразу», который в таком случае может быть отнесен к полностью врожденным стереотипам (Reznikova, Panteleeva, 2008). Оставалось неясным, как новое для семьи поведение, характерное для столь малой доли фуражиров, может стать массовым и привести к переключению муравьев на появившийся богатый источник пищи. Этот вопрос будет рассмотрен ниже.

Второй пример касается орудийного поведения новокаледонских ворон. В естественных условиях эти птицы изготавливают «грабли» и «удочки» для извлечения насекомых из-под коры деревьев. Подобное поведение долго считалось проявлением культурных традиций (Hunt, Gray, 2003). Такому объяснению, с привлечением когнитивной составляющей, способствовали и чудеса гибкости интеллекта, проявляемые галками в лабораторных экспериментах с выбором, применением и преобразованием орудий. Однако один из четырех «каспар-хаузер»-птенцов продемонстрировал стереотип изготовления орудий по принципу «все и сразу» и таким образом показал наследственную природу орудийного поведения у представителей своего вида (Kenward et al., 2005). Птенцов выращивать в изоляции гораздо сложнее, чем муравьев, и с птицами такой эксперимент не может быть массовым, поэтому мы не можем сказать, какую долю составляют «гении врожденной орудийной деятельности» среди ворон. Возможно, исследователям просто повезло в том, что один из четырех птенцов оказался носителем целостного стереотипа. Теперь с уверенностью можно сказать, что не все новокаледонские вороны с рождения являются умелыми. Как же получается, что в природе все члены наблюдаемых популяций пользуются орудиями (Hunt, Gray, 2003)?



Для объяснения механизмов распространения сложных поведенческих стереотипов в популяциях мы выдвинули гипотезу «распределенного социального обучения» (Резникова, Пантелеева, 2015; Reznikova, Panteleeva, 2008). Идея распределенного социального обучения состоит в том, что в популяции присутствуют немногочисленные носители целостных стереотипов поведения, достаточно сложных и не всегда востребованных. В ситуациях, когда соответствующее поведение оказывается полезным, эти особи служат «катализаторами» для более многочисленных носителей отдельных (до поры «спящих») фрагментов генетических программ, определяющих такого рода стереотипы. Путем простой и универсальной формы социального обучения, известной как «социальное облегчение», стереотипы достраиваются до целостных; данное предположение позволяет объяснить распространение новой для популяции формы поведения без привлечения таких сложных феноменов, как культурная преемственность. Ключевым свойством «аудитории», наблюдающей за результатами деятельности носителей целостного стереотипа, является врожденная предрасположенность к выполнению определенных стереотипов поведения, типичных для вида, но не входящих в основной поведенческий репертуар до той поры, пока условия соответствующим образом не изменились.

Мы назвали таких животных носителями *спящих поведенческих стереотипов*, имея в виду, что достроить целостный стереотип на основе уже имеющегося в генотипе фрагмента проще, чем учиться такому поведению заново (Резникова, Пантелеева, Левенец, 2014; Reznikova, Panteleeva, 2008).

Как отмечалось выше, некоторые приведенные в литературе последних лет доказательства существования культурных традиций у животных могут служить примерами проявления ими распределенного социального обучения. Одним из таких примеров является специфическая поведенческая модель груминга у шимпанзе, получившая название «груминг рука об руку». Пара шимпанзе принимает при груминге характерную позу, напоминающую букву «А», так как животные сцепляют высоко поднятые руки, а свободными руками перебирают друг другу шерсть. При наблюдении за устроившейся на отдых группой шимпанзе можно видеть то и дело вздымающиеся руки животных, взаимодействующих подобным образом. Эта поза характерна лишь для немногих популяций шимпанзе, и она вынесена на обложку книги У. Мак Грю «Культурные шимпанзе» (McGrew, 2004) как показательный пример культурных традиций. Эту точку зрения поддерживают и исследователи Йерксовского приматологического центра, изучающие проявление данной поведенческой модели в группах шимпанзе, содержащихся в неволе (Bonnie, de Waal, 2006). Однако тот факт, что этот поведенческий стереотип проявился по принципу «все и сразу» у одной из самок, и модель поведения распространилась лишь среди ограниченного числа сородичей, позволяет полагать, что наследственная предрасположенность играет заметную роль в проявлении данной формы поведения.

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



Поведенческая и когнитивная специализация в популяциях и сообществах

У многих видов животных в популяциях выделяются специализированные в поведенческом отношении группировки особей, сходные по таким признакам, как выбор диеты, специфика суточной активности, поисковое, охранное, территориальное и ориентировочное поведение, ярусное распределение. Так, в популяциях некоторых видов рыб одни особи постоянно кормятся на глубине, а другие – ближе к поверхности воды. Данный феномен представляет собой проявление *поведенческой специализации* (Volnik et al., 2003), которая может быть основана на предпочтениях определенных стимулов, скорости реакции, различиях в скорости передвижения, уровне агрессивности и множестве других психофизиологических характеристик, носящих, главным образом, врожденный характер. Можно привести множество примеров, и в их ряду – результаты, полученные в нашей лаборатории: среди наивных шмелей-трутней, появившихся на свет в лабораторном гнезде, одни стабильно предпочитали треугольные, а другие – круглые искусственные «цветы» (Reznikova, 2007). Описанные выше ситуации, когда разные особи обладают либо целостными стереотипами поведения, либо их фрагментами, также можно отнести к проявлению поведенческой специализации.

Разделение ролей в социально организованных сообществах животных основано на их индивидуальных различиях, которые являются следствием индивидуальной изменчивости в популяциях и могут быть морфологическими, физиологическими, поведенческими. Разграничение функций может быть постоянным и временным. Если разделение труда в сообществе основано на различиях в способностях к решению задач, требующих вовлечения определенных интеллектуальных ресурсов, можно говорить о *когнитивной специализации* в сообществах. Когнитивная специализация, как одна из составляющих поведенческой изменчивости в популяциях, основана на врожденных склонностях индивидуумов к образованию одних ассоциативных связей и, возможно, к «запрету» на образование других (Reznikova, 2007). О «запрете» речь идет, например, в тех случаях, когда в социальную роль особи входит «самопожертвование». Например, муравей, бросающийся на врага при защите территориальных границ, не должен проявлять способностей к избеганию опасности (подобно тому, как солдат не должен обдумывать полученный приказ). Последствия такого поведения могут быть весьма драматичны для индивидуума, но для семьи в целом готовность муравьев к самопожертвованию необходима. В то же время для муравья, собирающего углеводную пищу на колониях тлей, могут быть полезными способности избегать опасности. Мы полагаем, что разделение ролей в семьях общественных насекомых основано на врожденных психофизиологических характеристиках, включающих как «облегчение», так и «запреты» разных форм обучения (Reznikova, Iakovlev, 2008).

Казалось бы, мы ставим поведение членов сообщества на рельсы жестких, наследственно закрепленных предопределений. Однако даже в строго специализированном социуме общественных насекомых существуют немалые возможности для инициативного и новаторского поведения. Так, в экспериментах с пчелами и муравьями было показано, что если с простыми поисковыми задачами справляются все члены улья или муравейника, то проблемы, требующие способности абстрагировать и улавливать закономерности, доступны лишь немногим особям (Kartsev, 2014; Reznikova, 2012). Именно из их рядов, по-видимому, и вербуются разведчики, отыскивающие новые источники пищи и координирующие деятельность своих сородичей. Экспериментальные исследования выявили у муравьев подрода *Formica* s. str.



функциональные группы разведчиков, которые могут решать задачи, несравненно более сложные, чем фуражиры. Представители этой «интеллектуальной элиты» немногочисленны, они составляют менее 3% от общего числа внегнездовых рабочих (Ацаркина, Яковлев, Резникова, 2014). С помощью лабиринта «бинарное дерево» было выяснено, что разведчики способны запомнить последовательность поворотов на пути к кормушке и передать эту информацию фуражирам (Резникова, 2005; Novgorodova, 2006). Они также могут улавливать закономерности в предлагаемой им последовательности поворотов и использовать их для «сжатия» сообщения: так, «закономерная» последовательность «шесть раз налево» значительно проще для запоминания и передачи, чем, скажем, «налево-направо-направо-налево-направо-налево», т. е. «случайная» (Ryabko, Reznikova, 2011).

Вполне возможно, что мартышки, впервые ополоснувшие клубни в море, шимпанзе, впервые взявшие в руки каменные «молоты» и «наковальни» для раскалывания орехов (Whiten et al., 1999) и множество других животных-«инноваторов» находятся в том же ряду (Reznikova, 2007). Новаторское поведение индивидуума необязательно связано с высоким иерархическим рангом в сообществе, хотя высокоранговой особи будут подражать с большей вероятностью, чем изгою. Нужно отметить, что животные в социальных группировках достигают высших ступеней иерархии различными путями, и у высоко развитых социальных видов «путь вверх» прокладывается нередко с помощью интеллекта. Классический пример приведен Дж. Гудолл (Goodall, 1971): совсем молодой и не такой уж сильный шимпанзе Майк завоевал недосыгаемый авторитет в группе, стуча пустыми канистрами, которые он стащил в лагере исследователей.

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

Заключение

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

Процессы обучения во многом управляются наследственно обусловленной предрасположенностью, иными словами, обучение контролируется инстинктом. Обучение в контексте врожденной предрасположенности происходит часто после единственного сочетания стимулов и определяет поведение живых особей в таких жизненно важных ситуациях, как взаимодействие с хищниками, различение родителей, половых партнеров, ядовитых и съедобных объектов. Животные могут быть «оборудованы» либо готовыми врожденными



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

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

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

Финансирование

Работа поддержана грантом РНФ 14-14-00603.

Литература

- Ацаркина Н.В., Яковлев И.К., Резникова Ж.И. Индивидуальные поведенческие характеристики разведчиков и мобилизованных фуражиров у рыжих лесных муравьев // Евроазиатский энтомологический журнал. 2014. Т. 13. № 3. С. 209–218.
- Бурлак С.А. Происхождение языка: Факты, исследования, гипотезы. М.: Астрель: CORPUS, 2011. 464 с.
- Зорина З.А., Смирнова А.А. О чем рассказали «говорящие» обезьяны: Способны ли высшие животные оперировать символами? М.: Языки славянских культур, 2006. 424 с.
- Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности: Эволюционные и физиолого-генетические аспекты поведения. 2-е изд. М.: МГУ, 1986. 270 с.
- Мазохин-Поршняков Г.А. Как оценить интеллект животных? // Природа. 1989. № 4. С. 18–25.
- Разумное поведение и язык. Вып. 1. Коммуникативные системы животных и язык человека. Проблема происхождения языка / Сост. А. Д. Кошелев, Т. В. Черниговская. М.: Языки славянских культур, 2008. 416 с.
- Резникова Ж.И. Интеллект и язык животных и человека: Основы когнитивной этологии. М.: Академия, 2005.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н. Возможные эволюционные механизмы «культуры» у животных: гипотеза распределенного социального обучения // Журнал общей биологии. 2015. Т. 76. № 4. С. 309–323.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., Левенец Я.В. Анализ поведенческих стереотипов на основе идей колмогоровской сложности: поиск общего методического подхода в этологии и психологии // Экспериментальная психология. 2014. Т. 7. № 3. С. 112–125.
- Трут Л.Н., Гербек Ю.Э., Харламова А.В., Гулевич Р.Г., Кукекова А.В. Доместицируемые лисицы: молекулярно-генетические механизмы, вовлекаемые в отбор по поведению // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2013. Т. 17. № 2. С. 226–333.
- Фирсов Л.А. Довербальный язык обезьян // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1983. Т. 19. № 4. С. 381–389.



- Холодная М.А. Психология интеллекта: парадоксы исследования. 2-е изд., перераб. и доп. СПб.: Питер, 2002. 272 с.
- Albert F.W., Somel M., Carneiro M., Aximu-Petri A., Halbwax M., Thalmann O. et al. A comparison of brain gene expression levels in domesticated and wild animals // PLoS Genetics. 2012. Vol. 8. № 9. doi:10.1371/journal.pgen.1002962.
- Bard K.A., Myowa-Yamakoshi M., Tomonaga M., Tanaka M., Quinn J., Costall A., Matsuzawa T. Group differences in the mutual gaze of chimpanzees (*Pan troglodytes*) // Developmental Psychology. 2005. Vol. 41. № 4. P. 616–624. doi:10.1037/0012-1649.41.4.616.
- Bluff L.A., Weir A.A.S., Rutz C., Wimpenny J.H., Kacelnik A. Tool-related cognition in New Caledonian crows // Comparative Cognition and Behavior Reviews. 2007. Vol. 2. P. 1–25.
- Bolnik D.I., Swanback R., Fordyce J.A., Yang L.H., Davis J.M., Hulsey C.D., Forister M.L. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization // American Naturalist. 2003. Vol. 161. P. 1–28. doi:10.1086/343878.
- Bonnie K.E., de Waal F.B.M. Affiliation promotes the transmission of a social custom: handclasp grooming among captive chimpanzees // Primates. 2006. Vol. 47. P. 27–34. doi:10.1007/s10329-005-0141-0.
- Bowlby J. Attachment and loss. N. Y.: Basic Books. 1982. 425 p.
- Breland K., Breland M. The misbehavior of organisms // American Psychologist. 1961. Vol. 16. P. 681–684. doi:10.1037/h0040090.
- Brown M.F., Cook R.G. (Eds.). Animal Spatial Cognition: Comparative, Neural, and Computational Approaches [Electronic edition] / In cooperation with Comparative Cognition Press of the Comparative Cognition Society. November, 2006. URL: <http://www.pigeon.psy.tufts.edu/asc/>.
- Byrne R.W., Whiten A. Machiavellian intelligence II: Extensions and evaluations. Cambridge: Cambridge University Press. 1997. P. 1–23.
- Chauvin R. Ethology: the biological study of animal behavior. Translated by Joyce Diamanti. N.Y.: International Universities Press, 1977. 245 p.
- Chomsky N. Language and mind. N. Y.: Harcourt, Brace and World, 1968. 342 p. doi:10.1037/e400082009-004.
- Chomsky N. On Nature and Language. Cambridge: Cambridge University Press, 2002. 206 p. doi:10.1017/CBO9780511613876.
- DeLoache J.S., LoBue V. The narrow fellow in the grass: Human infants associate snakes and fear // Developmental Science. 2009. Vol. 12. № 1. P. 201–207. doi:10.1111/j.1467-7687.2008.00753.x.
- Dorosheva E.A., Reznikova Zh.I. An experimental study of behavioral mechanisms of relationships between red wood ants and ground beetles // Entomological Review. 2006. Vol. 86. № 2. P. 139–148. doi:10.1134/S0013873806020035.
- Gardner H. Frames of Mind: The Theory of Multiple Intelligences. N. Y.: Basic Book, 1983. 440 p.
- Goodall J. In the shadow of man. Boston: Houghton Mifflin Publishing, 1971. 279 p.
- Göth A. Innate predator recognition in Australian brush-turkey (*Alectura lathami*, Megapodidae) hatchlings // Behaviour. 2001. Vol. 138. P. 117–136.
- Göth A., Evans C.S. Social responses without early experience: Australian brush-turkey chicks use specific visual cues to aggregate with conspecifics // Journal of Experimental Biology. 2004. Vol. 207. P. 2199–2208. doi:10.1242/jeb.01062.
- Gottfredson L.S. The general intelligence factor // Scientific American Presents. 1998. Vol. 9(4). P. 24–29.
- Gould J.L., Marler P. Learning by instinct // Scientific American. 1987. Vol. 256. P. 74–85. doi:10.1038/scientificamerican0187-74.
- Griffin A.S., Evans C.S., Blumstein D.T. Selective learning in a Marsupial // Ethology. 2002. Vol. 108. P. 1103–1114. doi:10.1046/j.1439-0310.2002.00840.x.
- Harlow H. Learning to love. San Francisco: Albion Publishing Company, 1971. 122 p.
- Heinroth O. Beiträge zur Biologie, nämlich Ethologie und Physiologie der Anatiden // Verhandlungen der V Internationalen Ornithologischen Kongress, Berlin, 1911. P. 589–702.
- Herrnstein R.J., Loveland D.H. Complex visual concept in the pigeon // Science. 1964. Vol. 146. P. 549–551. doi:10.1126/science.146.3643.549.
- Hinde R.A. Biological bases of human social behavior. N. Y.: McGraw-Hill Book Company, 1974. 462 p.
- Hunt G.R., Gray R.D. Diversification and cumulative evolution in tool manufacture by New Caledonian crows. L.: Proceedings of the Royal Society, 2003. Vol. 270. P. 867–874. doi:10.1098/rspb.2002.2302.



- Kartsev V.M.* Situational Choices among Alternative Visual Stimuli in Honeybees and Paper Wasps when Foraging // *Honeybees: Foraging Behavior* / Malloy, Cameron (Editor). Reproductive Biology and Diseases. 2014. P. 93–118.
- Kenward B., Weir A.A.S., Rutz C., Kacelnik A.* Tool manufacture by naive juvenile crows // *Nature*. 2005. Vol. 433. P. 121–122. doi:10.1038/433121a.
- Kullberg C., Lind J.* An experimental study of predator recognition in great tit fledglings // *Ethology*. 2002. Vol. 108. P. 429–441. doi:10.1046/j.1439-0310.2002.00786.x.
- Lorenz K.* Der kumpanin der umvelt des vogels: die artgenosse als ausloesendesmoment sozialer verhaltensweisen // *Journal für Ornithologie*. 1935. Vol. 83. P. 137–213. doi:10.1007/BF01905355.
- Mateo J.M.* The nature and representation of individual recognition cues in Belding's ground squirrels // *Animal Behaviour*. 2006. Vol. 71. P. 141–154. doi:10.1016/j.anbehav.2005.04.006.
- McComb K., Moss C., Durant S.M., Baker L., Sayialel S.* Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants // *Science*. 2001. Vol. 292. P. 491–494. doi:10.1126/science.1057895.
- McGrew W.C.* The cultured chimpanzee. Reflections on Cultural Primatology. Cambridge: Cambridge University Press, 2004. 262 p. doi:10.1017/CBO9780511617355.
- Mineka S., Cook M.* Social learning and the acquisition of snake fear in monkeys. // *Comparative social learning* / T. Zentall, B. G. Galef Jr. (eds.). N. J.: Hillsdale, Erlbaum, 1988. P. 51–73.
- Moll H., Tomasello M.* Cooperation and human cognition: the Vygotskian intelligence hypothesis // *Philosophical Transactions of the Royal Society. B: Biological Sciences*, 2007. Vol. 362 (1480). P. 639–648. doi:10.1098/rstb.2006.2000.
- Morgan C.L.* Animal life and intelligence. L.: Edward Arnold, 1891. 519 p. doi:10.1037/12970-000.
- Novgorodova T.A.* Experimental investigation of information transmission in *Formica pratensis* (Hymenoptera, Formicidae) using «binary tree» maze // *Entomological Review*. 2006. Vol. 86. № 3. P. 287–293. doi:10.1134/S0013873806030043.
- Parr L.A., Siebert E., Taubert J.* Effect of familiarity and viewpoint on face recognition in chimpanzees // *Perception*. 2011. Vol. 40. № 7. P. 863–872. doi:10.1068/p6971.
- Pinker S.* The Language Instinct. How the Mind Creates Language. Harper Perennial Modern Classic, 2007. 483 p.
- Rakison D.H.* Does women's greater fear of snakes and spiders originate in infancy? // *Evolution and Human Behavior*. 2009. Vol. 30. № 6. P. 438–444. doi:10.1016/j.evolhumbehav.2009.06.002.
- Rakison D.H., Derringer J.* Do infants possess an evolved spider-detection mechanism? // *Cognition*. 2008. Vol. 107. P. 381–393. doi:10.1016/j.cognition.2007.07.022.
- Reznikova Zh.* Altruistic Behaviour and Cognitive Specialization in Animal Communities // *Encyclopedia of the Sciences of Learning, Part 1* / N. Seel (Ed.). Springer. 2012. P. 205–208.
- Reznikova Zh.* Animal Intelligence: From Individual to Social Cognition. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. 488 p.
- Reznikova Zh.* Government and nepotism in social insects: new dimension provided by an experimental approach // *Euroasian Entomological Journal*. 2003. Vol. 2. P. 3–14.
- Reznikova Zh., Iakovlev I.K.* Development of aggression as a possible basis of «professional» specialization in ants // *Doklady Biological Sciences*. 2008. Vol. 418. P. 56–58. doi:10.1134/S0012496608010195.
- Reznikova Zh., Panteleeva S.* An ant's eye view of culture: propagation of new traditions through triggering dormant behavioural patterns // *Acta Ethologica*. 2008. Vol. 11. № 2. P. 73–80. doi:10.1007/s10211-008-0044-3.
- Reznikova Zh., Panteleeva S.* Interaction of the Ant *Myrmica rubra* L. as a Predator with Springtails (*Collembola*) as a Mass Prey // *Doklady Biological Science*. 2001. Vol. 380. P. 475–477. doi:10.1023/A:1012383607521.
- Reznikova Zh., Ryabko B.* Numerical competence in animals, with an insight from ants // *Behaviour*. 2011. Vol. 148. № 4. P. 405–434. doi:10.1163/000579511X568562.
- Robinson M.H.* Insect anti-predator adaptations and behaviour of predatory primates // *Congr. Latin Zool*. 1970. Vol. 2. P. 811–836.
- Ryabko B., Reznikova Zh.* Using Shannon Entropy and Kolmogorov Complexity to study the communicative system and cognitive capacities in ants // *Complexity*, 1996. Vol. 2. P. 37–42. doi:10.1002/(SICI)1099-0526(199611/12)2:2<37::AID-CPLX8>3.0.CO;2-K.
- Schaadt C.P., Rymon L.M.* Innate fishing behavior of Ospreys // *Raptor Research*. 1982. Vol. 16. P. 61–62.



- Seed A., Seddon E., Greene B., Call J. Chimpanzee «folk physics»: bringing failures into focus // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2012. Vol. 367 (1603). P. 2743–2752. doi:10.1098/rstb.2012.0222.
- Seligman M.E.P. On the generality of the laws of learning // *Psychological Review*. 1970. Vol. 77. P. 406–418. doi:10.1037/h0029790.
- Shepard R., Metzler J. Mental rotation of three dimensional objects // *Science*. 1971. Vol. 171 (972). P. 701–703. doi:10.1126/science.171.3972.701.
- Shettleworth S.J. *Cognition, evolution and behavior*. N. Y.: Oxford University Press, 1998. 688 p.
- Smirnova A., Zorina Z., Obozova T., Wasserman E. Crows Spontaneously Exhibit Analogical Reasoning // *Current Biology*. 2014. Vol. 25. № 2. P. 256–260. doi:10.1016/j.cub.2014.11.063.
- Spalding D.A. Instinct, with original observations on young animals // *Macmillan's Magazine*. 1873. Vol. 27. P. 282–293.
- Tibbetts E.A., Dale J. Individual recognition: it is good to be different // *Trends of Ecology and Evolution*. 2007. Vol. 22. P. 529–537. doi:10.1016/j.tree.2007.09.001.
- Tinbergen N. *The study of instinct*. Oxford: Clarendon Press, 1951. 228 p.
- Tolman E. C. Cognitive maps in rats and men // *Psychological Review*. 1948. Vol. 55. P. 189–208. doi:10.1037/h0061626.
- Vokey J.R., Rendall D., Tangen J.M., Parr L.A., de Waal F.B. Visual kin recognition and family resemblance in chimpanzees (*Pan troglodytes*) // *Journal of Comparative Psychology*. 2004. Vol. 218. № 2. P. 194–199. doi:10.1037/0735-7036.118.2.194.
- Vygotsky L.S. *Mind in society: the development of higher psychological processes*. Cambridge: MA: Harvard University Press, 1978. P. 79–91.
- Watanabe S. Pigeons can discriminate between «good» and «bad» paintings by children // *Animal Cognition*. 2009. Vol. 12. P. 1435–1448.
- Watanabe S., Sakamoto J., Wakita M. Pigeon's discrimination of paintings by Monet and Picasso // *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. 1995. Vol. 63. P. 165–174. doi:10.1901/jeab.1995.63-165.
- Watson J.B., Rayner R. Conditioned emotional reactions // *Journal of Experimental Psychology*. 1920. Vol. 3. P. 1–14. doi:10.1037/h0069608.
- Whiten A., Goodall J., McGrew W.C., Nishida T., Reynolds V., Sugiyama Y., Tutin C.E.G., Wrangham R.W., Boesch C. Culture in chimpanzees // *Nature*. 1999. Vol. 399. P. 682–685. doi:10.1038/21415.
- Zentall T.R., Wasserman E.A. (eds). *The Oxford Handbook of Comparative Cognition*. N.Y.: Oxford University Press, 2012. 960 p.

COMPARATIVE PSYCHOLOGICAL ASPECTS OF ONTOGENETIC DEVELOPMENT OF BEHAVIOR: A REVIEW OF EXPERIMENTAL STUDIES

REZNIKOVA ZH. I. *, *Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia,*
e-mail: zhanna@reznikova.net

For citation:

Reznikova Zh.I. Comparative psychological aspects of the ontogenetic development of behavior: a review of experimental studies. *Экспериментальная психология = Experimental Psychology (Russia)*, 2015, vol. 8, no. 2, pp. 77–103 (In Russ., abstr. in Engl.). doi:10.17759/exppsy.2015080207

* Reznikova Zh.I. Dr. Sci. (Biology), Professor, Leading Research Associate, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk State University. E-mail: zhanna@reznikova.net



One of the most interesting unsolved problems in cognitive ethology studies is associated with the interaction of hereditarily determined behavioral patterns and the skills based on individual and social experience, and with the ability to apply the results of this interaction to new situations. Human intellect may be characterized by outstanding versatility. Representatives of different animal species exhibit extremely complex forms of cognitive activity, but within very narrow domains. Cognitive behavior is based on a set of features, which include species-specific filtering of stimuli, innate tendency to form certain associative links and prohibit the formation of other, genetically determined set of stereotypes, early experience. Species-specific limitations shape specialized cognitive development in different species, including humans.

Keywords: cognitive ethology, comparative psychology, behavioral patterns, training, predisposition, ontogeny of behavior, early experience, imprinting.

Funding

The study was supported by the Russian Science Foundation, project 14-14-00603.

References

- Albert F.W., Somel M., Carneiro M., Aximu-Petri A., Halbwax M., Thalmann O. et al. A comparison of brain gene expression levels in domesticated and wild animals. *PLoS Genetics*, 2012, vol. 8 (9). doi:10.1371/journal.pgen.1002962.
- Atsarkina N.V., Yakovlev I.K., Reznikova Zh.I. Individual'nye povedencheskie kharakteristiki razvedchikov i mobilizovannykh furazhirov u ryzhikh lesnykh murav'ev [Individual behavioural features of scouts and recruits in red wood ants (Hymenoptera: Formicidae)]. *Evroaziatskii entomologicheskii zhurnal [Euroasian Entomological Journal]*, 2014, vol. 13, no. 3, pp. 209–218.
- Bard K.A., Myowa-Yamakoshi M., Tomonaga M., Tanaka M., Quinn J., Costall A., Matsuzawa T. Group differences in the mutual gaze of chimpanzees (Pan troglodytes). *Developmental Psychology*, 2005, vol. 41, no. 4, pp. 616–624. doi:10.1037/0012-1649.41.4.616.
- Bluff L.A., Weir A.A.S., Rutz C., Wimpenny J.H., Kacelnik A. Tool-related cognition in New Caledonian crows. *Comparative Cognition and Behavior Reviews*, 2007, vol. 2, pp. 1–25.
- Bolnik D.I., Svanback R., Fordyce J.A., Yang L.H., Davis J.M., Hulseley C.D., Forister M.L. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, 2003, vol. 161, pp. 1–28. doi:10.1086/343878.
- Bonnie K.E., de Waal F.B.M. Affiliation promotes the transmission of a social custom: handclasp grooming among captive chimpanzees. *Primates*, 2006, vol. 47, pp. 27–34. doi:10.1007/s10329-005-0141-0.
- Bowlby J. Attachment and loss. *New York, Basic Books*, 1982. 425 p.
- Breland K., Breland M. The misbehavior of organisms. *American Psychologist*, 1961, vol. 16, pp. 681–684. doi:10.1037/h0040090.
- Brown M.F., Cook R.G. (Eds.). *Animal Spatial Cognition: Comparative, Neural, and Computational Approaches*. In cooperation with Comparative Cognition Press of the Comparative Cognition Society November, 2006. URL: <http://www.pigeon.psy.tufts.edu/asc/> (date of access: 25.01.2015).
- Burlak C.A. *Proiskhozhdenie yazyka: Fakty, issledovaniya, gipotezy [The origin of language. Facts, research, hypothesis]*. Moscow, Astrel' CORPUS, 2011. 464 p.
- Byrne R.W., Whiten A. *Machiavellian intelligence II: Extensions and evaluations*. Cambridge, Cambridge University Press, 1997. 1–23 p.
- Chauvin R. *Ethology: the biological study of animal behavior* / Translated by Joyce Diamanti. N.Y., International Universities Press, 1977. 245 p.
- Chomsky N. *Language and mind*. New York, Harcourt, Brace and World, 1968. 342 p. doi:10.1037/e400082009-004.
- Chomsky N. *On Nature and Language*. Cambridge, Cambridge University Press, 2002. 206 p. doi:10.1017/CBO9780511613876.
- DeLoache J.S., LoBue V. The narrow fellow in the grass: Human infants associate snakes and fear. *Developmental Science*, 2009, vol. 12, no. 1, pp. 201–207. doi:10.1111/j.1467-7687.2008.00753.x.
- Dorosheva E.A., Reznikova Zh.I. An experimental study of behavioral mechanisms of relationships between



- red wood ants and ground beetles. *Entomological Review*, 2006, vol. 86, no. 2. pp. 139–148. doi:10.1134/S0013873806020035
- Firsov L. A. Dovernal'nyi yazyk obez'yan [Preverbal language monkeys]. *Zhurnal evolyutsionnoi biokhimii i fiziologii* [Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology], 1983, vol. 19, no. 4, pp. 381–389.
- Gardner H. *Frames of Mind: The Theory of Multiple Intelligences*. New York, Basic Book, 1983. 440 p.
- Goodall J. *In the shadow of man*. Boston, Houghton Mifflin Publishing, 1971. 279 p.
- Göth A. Innate predator recognition in Australian brush-turkey (*Alectura lathami*, Megapodidae) hatchlings. *Behaviour*, 2001, vol. 138, pp. 117–136.
- Göth A., Evans C. S. Social responses without early experience: Australian brush-turkey chicks use specific visual cues to aggregate with conspecifics. *Journal of Experimental Biology*, 2004, vol. 207, pp. 2199–2208. doi:10.1242/jeb.01062.
- Gottfredson L. S. The general intelligence factor. *Scientific American Presents*, 1998, vol. 9, no. 4, pp. 24–29.
- Gould J. L., Marler P. Learning by instinct. *Scientific American*, 1987, vol. 256, pp. 74–85. doi:10.1038/scientificamerican0187-74.
- Griffin A. S., Evans C. S., Blumstein D. T. Selective learning in a Marsupial. *Ethology*, 2002, vol. 108, pp. 1103–1114. doi:10.1046/j.1439-0310.2002.00840.x.
- Harlow H. *Learning to love*. San Francisco, Albion Publishing Company, 1971. 122 p.
- Heinroth O. *Beträge zur Biologie, näm entlich Ethologie und Physiologie der Anatiden, verhandlungen der V Internationale Ornithologische Kongress*. Berlin, 1911, pp. 589–702.
- Herrnstein R. J., Loveland D. H. Complex visual concept in the pigeon. *Science*, 1964, vol. 146, pp. 549–551. doi:10.1126/science.146.3643.549.
- Hinde R. A. *Biological bases of human social behavior*. New York, McGraw-Hill Book Company, 1974. 462 p.
- Hunt G. R., Gray R. D. Diversification and cumulative evolution in tool manufacture by New Caledonian crows. *Proceedings of the Royal Society*. London, 2003, vol. 270, pp. 867–874. doi:10.1098/rspb.2002.2302.
- Kartsev V. M. Situational Choices among Alternative Visual Stimuli in Honeybees and Paper Wasps when Foraging. In C. Malloy (ed.), *Honeybees: Foraging Behavior. Reproductive Biology and Diseases*, 2014. pp. 93–118.
- Kenward B., Weir A. A. S., Rutz C., Kacelnik A. Tool manufacture by naive juvenile crows. *Nature*, 2005, vol. 433, pp. 121–122. doi:10.1038/433121a.
- Kholodnaya M. A. *Psikhologiya intellekta: paradoksy issledovaniya* [Psychology of Intelligence: Paradoxes of research]. 2nd ed. Saint Petersburg, Piter, 2002. 272 p.
- Krushinskii L. V. *Biologicheskie osnovy rassudochnoi deyatel'nosti: Evolyutsionnye i fiziologo-geneticheskie aspekty povedeniya* [Biological basis of rational activity: evolutionary, physiological and genetic aspects of behavior]. 2nd ed. Moscow, MGU, 1986. 270 p.
- Kullberg C., Lind J. An experimental study of predator recognition in great tit fledglings. *Ethology*, 2002, vol. 108, pp. 429–441. doi:10.1046/j.1439-0310.2002.00786.x.
- Lorenz K. Der kumpanin der umvelt des vogels: die artgenosse als ausloesendesmoment sozialer verhaltensweisen. *Journal für Ornithologie*, 1935, vol. 83, pp. 137–213. doi:10.1007/BF01905355.
- Mateo J. M. The nature and representation of individual recognition cues in Belding's ground squirrels. *Animal Behaviour*, 2006, vol. 71, pp. 141–154. doi:10.1016/j.anbehav.2005.04.006.
- Mazokhin-Porshnyakov G. A. Kak otsenit' intellekt zhivotnykh? [How to estimate intelligence of animals?]. *Priroda* [Nature], 1989, no. 4, pp. 18–25.
- McComb K., Moss C., Durant S. M., Baker L., Sayialel S. Matriarchs as repositories of social knowledge in African elephants. *Science*, 2001, vol. 292, pp. 491–494. doi:10.1126/science.1057895.
- McGrew W. C. *The cultured chimpanzee. Reflections on Cultural Primatology*. Cambridge, Cambridge University Press. 2004. 262 p. doi:10.1017/CBO9780511617355.
- Mineka S., Cook M. Social learning and the acquisition of snake fear in monkeys. In T. Zentall, B. G. Galef Jr. (eds.), *Comparative social learning*. New Jersey, Hillsdale, Erlbaum, 1988. pp. 51–73.
- Moll H., Tomasello M. Cooperation and human cognition: the Vygotskian intelligence hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, vol. 362 no. 1480, pp. 639–648. doi:10.1098/rstb.2006.2000.
- Morgan C. L. *Animal life and intelligence*. London, Edward Arnold, 1891. 519 p. doi:10.1037/12970-000.
- Novgorodova T. A. Experimental investigation of information transmission in *Formica pratensis*



- (Hymenoptera, Formicidae) using «binary tree» maze. *Entomological Review*, 2006, vol. 86, no. 3, pp. 287–293. doi:10.1134/S0013873806030043.
- Parr L. A., Siebert E., Taubert J. Effect of familiarity and viewpoint on face recognition in chimpanzees. *Perception*, 2011, vol. 40, no. 7, pp. 863–872. doi:10.1068/p6971.
- Pinker S. *The Language Instinct. How the Mind Creates Language*. Harper Perennial Modern Classic, 2007. 483 p.
- Rakison D. H. Does women's greater fear of snakes and spiders originate in infancy?. *Evolution and Human Behavior*, 2009, vol. 30, no. 6, pp. 438–444. doi:10.1016/j.evolhumbehav.2009.06.002.
- Rakison D. H., Derringer J. Do infants possess an evolved spider-detection mechanism?. *Cognition*, 2008, vol. 107, pp. 381–393. doi:10.1016/j.cognition.2007.07.022.
- Razumnoe povedenie i yazyk. Vyp. 1. Kommunikativnye sistemy zhyvotnykh i yazyk cheloveka. Problema proiskhozhdeniya yazyka* [Language and reasoning animal communication and human language: language origins]. ed. A. D. Koshelev, T. V. Chernigovskaya. Moscow, Yazyki slavyanskikh kul'tur, 2008. 416 p.
- Reznikova Zh. Altruistic Behaviour and Cognitive Specialization in Animal Communities. In N. Seel (Ed.), *Encyclopedia of the Sciences of Learning*. Springer. Part 1. 2012. pp. 205–208.
- Reznikova Zh. *Animal Intelligence: From Individual to Social Cognition*. Cambridge, Cambridge University Press. 2007. 488 p.
- Reznikova Zh. Government and nepotism in social insects: new dimension provided by an experimental approach. *Euroasian Entomological Journal*, 2003, vol. 2, pp. 3–14.
- Reznikova Zh., Iakovlev I. K. Development of aggression as a possible basis of «professional» specialization in ants. *Doklady Biological Sciences*, 2008, vol. 418, pp. 56–58. doi:10.1134/S0012496608010195.
- Reznikova Zh., Panteleeva S. An ant's eye view of culture: propagation of new traditions through triggering dormant behavioural patterns. *Acta Ethologica*, 2008, vol. 11, no. 2, pp. 73–80. doi:10.1007/s10211-008-0044-3.
- Reznikova Zh., Panteleeva S. Interaction of the Ant *Myrmica rubra* L. as a Predator with Springtails (Collembola) as a Mass Prey. *Doklady Biological Science*, 2001, vol. 380, pp. 475–477. doi:10.1023/A:1012383607521.
- Reznikova Zh., Ryabko B. Numerical competence in animals, with an insight from ants. *Behaviour*, 2011, vol. 148, no. 4, pp. 405–434. doi:10.1163/000579511X568562.
- Reznikova Zh. I. *Intellekt i yazyk zhyvotnykh i cheloveka: Osnovy kognitivnoi etologii* [Intelligence and language of animals and humans: Basic foundation of cognitive ethology]. Moscow, Akademiya, 2005.
- Reznikova Zh. I., Panteleeva S. N. Vozmozhnye evolyutsionnye mekhanizmy «kul'tury» u zhyvotnykh: gipoteza raspredelennoho sotsial'nogo obucheniya [Possible evolutionary mechanisms of animal “culture”: the hypothesis of distributing social learning]. *Zhurnal Obshchei biologii* [Biology Bulletin Reviews], 2015. T. 76. № 4. C. 309–323.
- Reznikova Zh. I., Panteleeva S. N., Levenets Ya. V. Analiz povedencheskikh stereotipov na osnove idei kolmogorovskoi slozhnosti: poisk obshchego metodicheskogo podkhoda v etologii i psikhologii [Analysis of behavioral patterns based on the ideas of Kolmogorov complexity: a search for a common methodological approach in ethology and psychology]. *Eksperimental'naya psikhologiya* [Experimental Psychology], 2014, vol. 7, no. 3, pp. 112–125.
- Robinson M. H. Insect anti-predator adaptations and behaviour of predatory primates. *Congr. Latin Zool*, 1970, vol. 2, pp. 811–836.
- Ryabko B., Reznikova Zh. Using Shannon Entropy and Kolmogorov Complexity to study the communicative system and cognitive capacities in ants. *Complexity*, 1996, vol. 2, pp. 37–42. doi:10.1002/(SICI)1099-0526(199611/12)2:2<37::AID-CPLX8>3.0.CO;2-K.
- Schaadt C. P., Rymon L. M. Innate fishing behavior of Ospreys. *Raptor Research*, 1982, vol. 16, pp. 61–62.
- Seed A., Seddon E., Greene B., Call J. Chimpanzee «folk physics»: bringing failures into focus. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, vol. 367 (1603). pp. 2743–2752. doi:10.1098/rstb.2012.0222.
- Seligman M. E. P. On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*, 1970, vol. 77, pp. 406–418. doi:10.1037/h0029790.
- Shepard R., Metzler J. Mental rotation of three dimensional objects. *Science*, 1971, vol. 171 no. 972, pp. 701–703. doi:10.1126/science.171.3972.701.



- Shettleworth S.J. *Cognition, evolution and behavior*. N.Y., Oxford University Press, 1998. 688 p.
- Smirnova A., Zorina Z., Obozova T., Wasserman E. Crows Spontaneously Exhibit Analogical Reasoning. *Current Biology*, 2014, vol. 25, no. 2, pp. 256–260. doi:10.1016/j.cub.2014.11.063.
- Spalding D. A. Instinct, with original observations on young animals. *Macmillan's Magazine*, 1873, vol. 27, pp. 282–293.
- Tibbetts E. A., Dale J. Individual recognition: it is good to be different. *Trends of Ecology and Evolution*, 2007, vol. 22, pp. 529–537. doi:10.1016/j.tree.2007.09.001.
- Tinbergen N. *The study of instinct*. Oxford, Clarendon Press, 1951. 228 p.
- Tolman E. C. Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, 1948, vol. 55, pp. 189–208. doi:10.1037/h0061626.
- Trut L.N., Gerbek Yu.E., Kharlamova A.V., Gulevich R.G., Kukekova A.V. Domestitsiruemye lisitsy: molekulyarno-geneticheskie mekhanizmy, vovlekaemye v otbor po povedeniyu [Domesticated foxes: molecular and genetic mechanisms that are involved in the selection on behavior]. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii [Russian Journal of Genetics: Applied Research]*, 2013, vol. 17, no. 2, pp. 226–333.
- Vokey J. R., Rendall D., Tange J. M., Parr L. A., de Waal F. B. Visual kin recognition and family resemblance in chimpanzees (Pan troglodytes). *Journal of Comparative Psychology*, 2004, vol. 218, no. 2, pp. 194–199. doi:10.1037/0735-7036.118.2.194.
- Vygotsky L. S. *Mind in society: the development of higher psychological processes*. Cambridge, MA, Harvard University Press. 1978. pp. 79–91.
- Watanabe S. Pigeons can discriminate between «good» and «bad» paintings by children. *Animal Cognition*, 2009, vol. 12, pp. 1435–1448.
- Watanabe S., Sakamoto J., Wakita M. Pigeon's discrimination of paintings by Monet and Picasso. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1995, vol. 63, pp. 165–174. doi:10.1901/jeab.1995.63-165.
- Watson J. B., Rayner R. Conditioned emotional reactions. *Journal of Experimental Psychology*, 1920, vol. 3, pp. 1–14. doi:10.1037/h0069608.
- Whiten A., Goodall J., McGrew W. C., Nishida T., Reynolds V., Sugiyama Y., Tutin C. E. G., Wrangham R. W., Boesch C. Culture in chimpanzees. *Nature*, 1999, vol. 399, pp. 682–685. doi:10.1038/21415.
- Zentall T. R., Wasserman E. A. (eds.). *The Oxford Handbook of Comparative Cognition*. New York, Oxford University Press, 2012. 960 p.
- Zorina Z. A., Smirnova A. A. *O chem rasskazali «govoryashchie» obez'yany: Sposobny li vysshie zhivotnyye operirovat' simvolami? [Something to tell talking monkeys: Are higher animals operate with symbols?]*. Moscow, Yazyki slavyanskikh kul'tur, 2006. 424 p.