

КОГНИТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ, ЕГО АДАПТАЦИОННАЯ ФУНКЦИЯ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ *

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

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

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

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

«Видовая гениальность»: специализированное развитие когнитивных способностей животных

Множество интересных результатов, посвященных специализированным когнитивным способностям животных, было получено после того, как исследователи перешли от традиционных объектов и методов (крысы и голуби в лабораторных опытах) к исследованию разнообразных видов в условиях, близких к естественным. Специализированное развитие когнитивных способностей, позволяющее некоторым видам эффективно решать жизненно важные проблемы, может рассматриваться как сумма когнитивных адаптаций.

Один из самых ярких примеров когнитивных адаптаций – это проявление так называемого «пространственного интеллекта» (spatial intelligence). Для многих видов жизненно важно запомнить расположение множества объектов на местности. Наиболее впечатляющие результаты демонстрируют животные, делающие запасы. К ним отно-

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 08-04-00489).

сятся, в частности, черноголовые гаички, сойки, кедровки, белки, кенгуровые крысы. Некоторые из запасающих видов способны запомнить расположение нескольких тысяч кладовых на срок до нескольких месяцев.

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

В комнате помещались ветки деревьев, в которых было просверлено в общей сложности 100 отверстий. Каждое отверстие прикрыли кусочком материи, так что птице надо было приподнять его, чтобы спрятать зернышко или достать его. В каждое отверстие помещалось только одно зернышко, так что птица должна была прятать каждое в новое отверстие. Синице давали возможность за один раз спрятать 12 зерен. После этого ее удаляли из комнаты на 2,5 часа. Затем птицу вновь впускали в комнату, и она начинала искать спрятанные семена. В среднем каждая птица ошибалась всего дважды, прежде чем находила семечко. Однако со временем у каждой птички появились предпочитаемые отверстия, в которые она заглядывала чаще, чем в другие. Поэтому следующий эксперимент поставили так, чтобы заставить память птиц работать против тенденции чаще использовать приглянувшиеся отверстия. Вновь, дав каждой гаичке возможность прятать семена, ее удаляли из комнаты и возвращали через 2,5 часа. Теперь птице позволяли спрятать еще одну порцию зернышек. Исследователи исходили из того, что если птицы запоминали, в какие отверстия спрятаны семена, то, пряча вторую порцию, они не будут в них заглядывать. Если гаички станут обследовать те же отверстия, то найдут их уже занятыми. Оказалось, что, распределяя вторую

порцию семян, птицы почти никогда не заглядывали в уже занятые отверстия. Однако, когда проголодавшимся птицам не поставили чашку с очередной порцией корма, они успешно отыскивали семена из первой порции [Shettleworth, 1998].

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

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

Механизмы формирования пространственного интеллекта до сих пор таят в себе немало загадок. Основы экспериментов, в которых выясняли, как животные формируют «когнитивные карты» (образы окружающего пространства), были заложены в работах Э. Толмена, посвященных лабораторным исследованиям пространственной ориентации и памяти у крыс в сравнении с человеком [Tolman, 1948]. Современные этологические эксперименты позволяют выяснить, как животные используют «привязку» нужных им объектов к природным ориентирам, а физиологические исследования выявили ведущую роль гиппокампа в про-



Рис. 1. Даже совсем юные сурикаты способны быстро составить «когнитивную карту» расположения убежищ на обширной кормовой территории семьи.

Фото Л. Холлен (L. Hollén)

явлении «пространственной гениальности». Важно отметить, что в ряду когнитивных адаптаций развитие «пространственного интеллекта» является одной из наиболее перспективных областей для экспериментальных исследований.

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

распространенные «бумажные осы») почти не уступают приматам. До сих пор было принято считать, что у общественных перепончатокрылых распознавание происходит по принципу «свой – чужой», и при этом основным критерием является запах семьи. Однако бумажные осы удивили исследователей способностью запоминать расположение желтых и черных пятен на «лицах» сородичей, и различать таким образом десятки особей, располагая их в ряд по степени иерархического положения в сообществе (рис. 2). Эксперименты, в которых исследователи перекрашивали ос, меняя у них ключевые признаки в виде пятен, показали, что реакции сородичей строго соответствуют расположению предъявляемых особей на иерархической лестнице [Tibbetts, Dale, 2007]. Иерархические отношения между самками ос находятся в прямом соответствии с возможностью откладывать определенное число яиц [обзор см: Reznikova, 2003]. По-видимому, непосредственная связь успешного распознавания индивидуумов и успеха в размножении лежит в основе когнитивной адаптации, позволяющей бумажным осам запоминать множество своих



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

потенциальных соперниц. К «чемпионам» распознавания и запоминания относятся и слоны. Эти социальные животные способны запомнить около 100 членов сообщества, и эти сведения сохраняются в их памяти, по меньшей мере, в течение 12 лет. Слоны различают своих сородичей не по визуальным признакам, как приматы и осы, а по акустическим характеристикам их сигналов. В экспериментах с воспроизведением записей голосов лучшие результаты распознавания и запоминания показали самки старше 50 лет [McComb et al., 2001].

Еще один пример сходных когнитивных адаптаций у представителей разных классов животных – это способности пчел, ос и голубей к категоризации предметов по визуальным признакам. Удивительно высоко развитые способности голубей к распределению объектов внешнего мира на категории были выявлены еще в середине про-

шлого 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. Усвоив, что, по условиям опыта, нужно указывать на слайды с изображением

деревьев, голуби узнавали их на любых новых картинках, было ли это отдельно стоящее дерево, кромка леса или даже отражение дерева в воде. Птицы безошибочно отличали деревья от кустарников и даже от сфотографированной крупным планом ботвы сельдерея. 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 куби-

стов и импрессионистов [Watanabe et al., 1995], их способности к категоризации многие стали считать артефактом, а авторы получили за свое исследование шуточную Иг-нобелевскую премию. Однако С. Ватанабе упорно продолжал эксперименты, и в работах последних лет достаточно убедительно показал, что голуби и люди используют сходные визуальные признаки при анализе живописных произведений. Это касалось как образцов высокого искусства, так и работ школьников, обучающихся рисованию: здесь оценки голубей и учителей полностью совпали [Watanabe, 2001; 2009].

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



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

Мы привели лишь некоторые примеры проявления когнитивных адаптаций. В современной когнитивной этологии накопилось множество сведений, позволяющих предположить, что разные виды животных могут проявлять признаки очень высоко развитых способностей, но в пределах довольно узких доменов. В частности, голуби проявляют не только удивительные способности к категоризации, но и превосходят человека в решении тестов IQ на пространственные преобразования (3D тесты). Однако в задачах «выбора по образцу» голуби значительно уступают приматам и дельфинам. Приматы, в том числе люди (маленькие дети) учатся выполнять такое задание за несколько проб, а голубям их требуются сотни. Если первоначальный набор предметов заменяют новым, голубям приходится решать задачу заново, а дельфины и шимпанзе справляются с ней почти без доучивания [Premack, 1983]. Описанные выше запасящие животные способны запомнить расположение тысяч тайников, в которых они спрятали пищу, но это не значит, что они смогут, скажем, найти выход из многоальтернативного лабиринта успешнее, чем это сделает крыса. Крыса далеко превзойдет в этом искусстве человека, зато ей не дано индивидуально распознать и запомнить десятки своих сородичей. Новокаледонские галки оказались «гениями» орудийной деятельности: в способностях быстро преобразовывать разные предметы и использовать их для решения сложных пространственных задач эти птицы превосходят столь признанных наукой умельцев, как шимпанзе [Bluff et al., 2007]. Некоторые высоко социальные виды муравьев оказались «гениями общения»: они могут решать сложнейшие, доступные немногим видам животных задачи, но только в тех ситуациях, когда надо запомнить и эффективно передать сородичам информацию о богатом источнике пищи [Резникова, Рябко, 1990; Reznikova, 2008].

Интеллект живых существ, таким образом, не обладает универсальностью. Это касается и человека, уступающего многим другим видам в решении пространственных задач и заданий, требующих специфической памяти, но обладающего целым рядом когнитивных адаптаций высокого уровня. В частности, исследования психолингвистов позволяют предполагать у человека врожденные способности к распознаванию фо-

нем и к формированию грамматических структур, лежащих в основе языкового общения [Chomsky, 1968; 2002; Пинкер, Джакендофф, 2008].

Влияние раннего опыта на формирование поведения

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

Чувствительный период в становлении поведения животных тесно связан с феноменом *импринтинга* – формой обучения, которая сочетает в себе черты, характерные как для научения, так и для инстинкта, и в то же время является уникальной. Еще в XIX в. Д. Сполдинг [Spalding, 1873] заметил, что, едва вылупившись из яйца, цыплята начинают следовать за любым движущимся объектом. В начале XX в. О. Хейнрот расширил эти наблюдения, исследуя множество разных видов птиц. Интерес к импринтингу больше всего стимулировали работы К. Лоренца, относящиеся к 30-м гг. Он описал многочисленные случаи, когда птицы не спаривались с особями своего вида из-за того, что они были лишены контакта с ними в ранний период жизни. Например, гуси, выращенные в доме Лоренца, в изоляции от сородичей в течение хотя бы первой недели жизни, в дальнейшем предпочитали общество людей. Птицы ждали перед дверью и

пытались следовать за людьми, как только те выходили из дома. Лоренц [Lorenz, 1935] назвал это явление немецким словом, означающим «впечатывание» (Prägung), переведенным на английский как запечатление (imprinting).

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

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

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

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

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

В дальнейшем было выяснено, что запечатление характерно не только для выводковых птиц, но и для других животных, в особенности для зрелорождающихся млекопитающих, способных сразу следовать за матерью (примеры здесь разнообразны, от морских свинок до копытных). Было показано, что может произойти запечатление на самые разные движущиеся объекты, в том числе, неодушевленные – так, утята следовали за мячиками и коробками разных размеров. Если объект привязанности представляет собой, скажем, картонный ящик, то у утенка устанавливаются к этому ящику такие же отношения, как к родителю. Были выяснены и дополнительные особенности, отличающие запечатление от классических условных рефлексов:

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

6. В отличие от условных рефлексов, которые начнут угасать, если их не под-

креплять 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 отдалить им ноги до потери способности передвигаться), они не убегают от человека, а начнут еще сильнее жаться к нему и быстрее следовать за ним.

В целом импринтинг рассматривается как процесс научения, который имеет место на конкретных стадиях развития и влияет на последующее поведение по отношению к родителям, братьям или половым партнерам.

Хотя запечатление ярче всего проявляется на ранних стадиях развития, оно может проявляться и в другие ответственные моменты онтогенеза. Так, известен «материнский импринтинг», исследованный на примере некоторых видов птиц и копытных животных. В книге Р. Шовена [1972] описан интересный эксперимент с голубьями: 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 запечатления, есть множество свидетельств того, как чувствительны животные, особенно птицы и млекопитающие, к событиям, происходящим в ранний период их жизни. Приведенный выше пример с детенышем шимпанзе, отказавшимся строить гнезда, говорит о том, что формы активности, невостребованные в течение определенного критического периода, в дальнейшем могут быть уже невозможными.

Становление поведения животных связано со спецификой сценариев развития, включающих степени контакта с родителями и уровень самостоятельности детенышей. Эти показатели широко варьируют, и близкородственные виды могут существенно различаться по степени самостоятельности на ранних стадиях. Так, слепорожденные и голые крысята и крольчата

совершенно беспомощны, а детеныши морских свинок и зайцев рождаются полностью покрытые мехом, с открытыми глазами и активны с момента рождения. В ряду птенцов разных видов птиц, от самых беспомощных (примером могут служить птенцы амадин, похожие больше на червячков, чем на птиц) до самостоятельных (таких как цыплята и утята), есть сверх-самостоятельные птенцы. Это потомки австралийских большеногов (семейство *Megapodiidae*), чьи отцы строят огромные (до 15 м в диаметре) инкубаторы, в которых сохраняются отложенные самкой яйца (рис. 4). Оптимальная для развития птенцов температура (около 34 °С) 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 пытались обмануть самцов, нагревая и охлаждая инкубаторы, но это не удавалось). Птенец никогда не видит своих родителей, он «выкапывается» из гнездового холма самостоятельно, сразу же отбегает в кусты, и в дальнейшем весь сложный жизненный сценарий ему предстоит развернуть без всякого социального влияния [Göth, Evans, 2004].

Естественно, воздействие факторов среды будет по-разному восприниматься представителями видов с разными сценариями онтогенетического развития. Как же разграничить влияние средовых и наследственных факторов на формирование поведения? Один из наиболее распространенных методов – воспитание животных в условиях депривации (изоляция, обеднения среды) разной степени. Такие опыты получили название «Каспар-Хаузер эксперименты», по имени юноши, воспитанного в изоляции, героя исторических легенд и литературных произведений. Одна из самых известных серий экспериментов на эту тему, связанных с изменением раннего опыта приматов, принадлежит Г. Харлоу [Harlow H., Harlow M., 1962]. Он выращивал макаков резусов в условиях разной степени депривации. Некоторые обезьяны были выращены в полной изоляции от других особей. В таких опытах использовали модели матерей разной степени комфортности для детенышей – от проволочных каркасов до больших плюшевых игрушек. Они были необходимы детенышам как предмет, к которому можно было прижиматься и проявлять другие реакции, в норме адресованные матери. Детеныши, за неимением выбора, привязывались к своим «матерям», а если их забирали, прижимались даже к фотографии, изображающей плюшевую или проволочную мать. При этом детеныши узнавали и выбирали портрет именно своей «мамаши». Когда выращенные в таких условиях обезьяны достигали зрелости, у них обнаруживались сильнейшие нарушения общественного и



а



б

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

репродуктивного поведения, хотя их физиологическое состояние было вполне удовлетворительным. Они не только отказывались от контакта с особями противоположного пола, но и в более раннем возрасте обнаруживали склонность к аномальным манипуляциям с ротовой полостью, сжимали руками собственное тело, раскачивались и в целом были апатичны, безразличны к внешней стимуляции. С большим трудом удалось добиться получения потомства от нескольких самок. Оказалось, что эти «матери-сироты» совершенно не способны ухаживать за детьми. Они полностью игнорировали все запросы детенышей, жевали их ладони и ступни, бросали их лицом на пол. Если выросшую в изоляции обезьяну помещали с нормальными сверстниками, она навлекала на себя проявления агрессии. Только постоянный контакт с молодыми обезьянами постепенно оказывал «лечебное» действие, и поведение сирот приближалось к норме, хотя и не достигало ее. Обобщающая книга Харлоу, посвященная этим экспериментам, называется «Обучение любить» [Harlow, 1971].

Немного позже Р. Хайнд [Hinde, 1974] провел гораздо менее жестокие эксперименты, получив, однако, сходные результаты, т. е. показал, что у приматов не только воспитание с помощью «эрзац-матерей», но даже и кратковременная разлука с матерью вызывает грубые нарушения в поведении. Сначала Хайнд изучил во всех деталях нормальное развитие макаков резусов при воспитании матерями, живущими в небольших группах. Удалось проследить за постепенным ростом самостоятельности детеныша. Мать редко допускает, чтобы детеныш удалялся от нее более, чем на расстояние вытянутой руки. Даже когда детеныш покидает мать, чтобы исследовать окружающую обстановку, он часто возвращается к ней, пользуясь ею как оплотом безопасности. Постепенно, по мере роста самостоятельности детеныша, мать становится менее внимательной и даже начинает отклонять некоторые из его попыток контакта. Познакомившись с естественным ходом развития, Хайнд исследовал влияние изоляции в условиях, гораздо менее радикальных, чем опыты Харлоу. Когда детенышу исполнялось 6 месяцев, и он мог питаться самостоятельно, его мать удаляли из группы на несколько дней. Детеныш при этом не попадал в

изоляцию, его «усыновляли» другие самки, и он пользовался большим вниманием. Тем не менее, в его поведении обнаруживались значительные изменения: он чаще издавал крики тревоги, меньше двигался и больше времени проводил в характерной сгорбленной позе. Когда мать возвращалась, детеныш сразу устремлялся к ней и проводил гораздо больше времени, держась за нее, чем это было до разлуки. Характер его отношений с матерью отличался от нормального. На восстановление прежних отношений уходило несколько недель.

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

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

Эти и другие опыты послужили основой для многочисленных и во многом обосно-

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

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

Этологические основы когнитивных достижений и ограничений

Ранние бихевиористы полагали, что формирование ассоциативных связей возможно между любыми стимулами и реакциями. Бихевиористская философия Б. Ф. Скиннера основывалась на том, что поведением животного можно полностью управлять, создав соответствующий порядок подкреплений. Подобным же образом И. П. Павлов долгое время считал, что любая последовательность действий может быть организована как цепь условных рефлексов. Ученики Скиннера – Келлер и Мариан Брэленды – впервые показали, что «неправильное» поведение животных может быть вызвано противоречием между поставленной задачей и врожденными поведенческими программами [Breland K., Breland M., 1961]. Дело в том, что дрессировщики столетиями используют врожденные стереотипы пове-

дения 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. Брэленд 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 конкурен-

тов и паразитов, окраска ядовитых насекомых и растений. Феномен облегченного формирования ассоциативных связей между жизненно важными стимулами и соответствующими реакциями, был назван *наведенным обучением* (*guided learning* [Gould, Margler, 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, если не большинство видов животных «запрограммированы» на обучение конкретным действиям в определенном контексте естественного поведения. В основе формирования когнитивных способностей часто лежит наследственно обусловленный шаблон восприятия, что облегчает задачу формирования сложных и гибких форм поведения. Например, трудно было бы ожидать, чтобы пчелы от рождения обладали «определителем» всех потенциально полезных для них цветов. Зато они обладают врожденной предрасположенностью быстро запоминать цвета, формы и размеры медоносов.

Феномен наведенного обучения объясняет рассмотренные выше проявления «специализированного интеллекта». Рассмотрим явление наведенного обучения более подробно. В этологической литературе накоплено множество данных о том, что представители многих видов, включая человека, демонстрируют врожденную предрасположенность к распознаванию и запоминанию определенных стимулов и формированию определенных ассоциаций. Так, голуби легко обучаются ассоциировать пищу с определенным цветом, но им почти невозможно ассоциировать пищу со звуком. В то же время они легко обучаются ассоциировать звук с опасностью. Это объяснимо: в естественных условиях зерна, которые клюют голуби, могут иметь определенный цвет, но не могут издавать звуков. У человека многие

фобии образуются со значительно большей легкостью на основе определенных стимулов, связанных с естественными опасными объектами – такими, как пауки или змеи. Известный бихевиорист Дж. Уотсон в одном из самых цитируемых исследований, посвященных формированию фобий у «маленького Альберта» (Little Albert study), предположил, что методом условных рефлексов можно сформировать у ребенка страх любого объекта. Это привело к далеко идущим выводам, о том, что поведение человека в принципе может быть сформировано на основе ряда условных рефлексов, образованных в раннем детстве [Watson, Rayner, 1920]. Однако развитие этологии внесло в эту концепцию существенные коррективы. Обосновывая гипотезу предрасположенности к формированию определенных ассоциативных связей у людей, М. Селигман [Seligman, 1970] обратил внимание на то, что в исследованиях Уотсона у маленького Альберта страх перед живой крысой или собакой, предъявляемыми одновременно с громким звуком, сформировался с первых же сочетаний; однако страх перед деревянной уткой у него так и не выработался, несмотря на честные усилия экспериментаторов, которые гремели молотком по железу, как только утка оказывалась в поле зрения мальчика. Продолжая поиски истоков человеческих фобий, экспериментаторы [Mineka, Cook, 1988] на примере макак-резусов показали, что у них легко можно сформировать страх перед змеями, но не перед другими объектами, обладающими сходными размерами и формой (например, цветок на длинном стебле).

Можно полагать, что в основе наведенного обучения лежат наследственно обусловленные *шаблоны восприятия*. Одним из наиболее естественных и изученных явлений в этой области является формирование страха перед хищниками у разных видов животных. Здесь мы опять встречаемся с разнообразием сценариев формирования поведения, с доминированием разных факторов: от выраженного врожденного специфического страха перед определенными чертами хищников до превалирующей роли социального обучения (подробно см. [Резникова, 2004]) на фоне отсутствия врожденных шаблонов восприятия. Именно такой сценарий, когда дети полностью «полагаются» на компетенцию и сигналы родителей,

был обнаружен в полевых экспериментах с большими синицами [Kullberg, Lind, 2002]. Авторы полагают, что отсутствие шаблонов восприятия хищников является одной из основных причин высокой смертности выводков больших синиц по сравнению с другими, близкими видами.

Классическими экспериментами, в которых был выявлен врожденный шаблон восприятия хищника, являются опыты Н. Тинбергена [Tinbergen, 1951], в которых цыплятам демонстрировали силуэт летящей птицы с двумя «выростами» – длинным и коротким. Передвигаясь длинным выростом вперед, силуэт был похож на гуся с длинной шеей и коротким хвостом, а двигаясь в обратном направлении, успешно имитировал коршуна с короткой шеей и 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 «сверхсамостоятельными» птенцами австралийских большеногов [Göth, 2001]. Двухдневным цыплятам предъявляли движущиеся чучела кошки, собаки, змеи и парящего коршуна. Оказалось, что птенцы обладают врожденными шаблонами восприятия летящего хищника, заставляющими их замирать и прятаться, и они легко формируют ассоциации между опасностью и обликом наземного хищника. В данном случае важно отметить различие между «готовым» страхом и предрасположенностью к быстрому обучению. Птенцы большеногов демонстрировали «готовый страх» коршуна (как и цыплята в опытах Тинбергена), но лишь предрасположенность к быстрому формированию реакции страха кошки, собаки и змеи. Подобная предрасположенность к быстрому формированию ассоциативных связей между обликом хищника и

реакцией страха была детально исследована у австралийского валлаби *Macropus eugenii* [Griffin et al., 2002]. Хотя валлаби сейчас не сталкиваются с естественными врагами, они когда-то обитали совместно с тасманийским волком, и у них, таким образом, есть «исторический опыт» общения с хищниками. Животным предъявляли чучела лисы и кошки (в качестве наземных хищников, с их характерными чертами, в частности, фронтально расположенными глазами) и сходное по размеру чучело нехищного животного (козленка). Результаты получились сходными с описанными выше исследованиями формирования страха змеи у макак. Врожденного страха перед предъявляемыми объектами животные не испытывали, однако, они значительно легче научились ассоциировать опасность (человек входил в вольтер и накрывал их ловчей сетью) с обликом хищника, чем с обликом козленка. Впоследствии они прятались при предъявлении чучела лисы или кошки, но не козленка. Это не значит, что валлаби нельзя научить бояться козленка, просто для этого понадобится так же много сочетаний, как и при формировании обычного условного рефлекса (десятки, возможно, сотни), тогда как для образования связи между опасностью и обликом хищника достаточно двух-трех сочетаний. Подобные опыты с недавнего времени проводятся и в нашей лаборатории. Наивные монгольские песчанки проявляют настороженное и взволнованное внимание к чучелу корсака, тогда как рядом со сходным по размеру чучелом утки зверьки чувствуют себя вполне комфортно (рис. 5).

Животные могут обладать врожденным шаблоном восприятия не только смертельно опасного хищника, но и подходящей добычи, а также опасного врага или конкурента. В опытах с игрунковыми обезьянками были выявлены признаки, которые служат им для распознавания насекомых, пригодных для охоты [Robinson, 1970]. «Образ конкурента» был выявлен при исследовании реакций рыжих лесных муравьев на модели, изображающие их врагов – хищных жукелиц [Дорошева, Резникова, 2006]. Оказалось, что для муравьев в облике потенциального врага важны такие детали, как темный цвет, двусторонняя симметрия и наличие «выростов», имитирующих ноги и антенны. Наивные (выращенные в лаборатории) муравьи легко отличают модели,



а



б

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

несущие эти признаки, и реагируют на них изначально агрессивно. Некоторые признаки, навязанные экспериментаторами (например, белый цвет модели), могут «выключить» проявления агрессии.

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

Таким образом, животные способны обладать врожденными шаблонами восприятия жизненно важных стимулов, которые могут находиться в разной степени готовности к использованию. В этом ряду человек, похоже, занимает вполне естественное по-

ложение примата, «оборудованного» врожденными шаблонами восприятия опасных объектов, которые требуют совершенствования путем приобретения индивидуального и социального опыта. Это предположение основано на результатах экспериментов с пятимесячными младенцами, которым предъявляли схематические изображения пауков, в сравнении со столь же схематичными изображениями нейтральных объектов – цветов [Rakison, Derringer, 2008]. Использовалась популярная в экспериментальной этологии процедура измерения длительности фиксации взгляда на предъявляемых объектах. Если испытуемые задерживают взгляд дольше, можно полагать, что объект привлекает внимание. Детям показывали изображения, движущиеся на экране. В первой серии опытов оказалось, что они дольше задерживают взгляд на схематических рисунках пауков, чем на схемах, составленных из тех же элементов (туловище, голова, конечности), но расположенных в хаотичном порядке. Это позволяет полагать, что дети опознают изображения пауков как более интересные, чем «бессмысленные» рисунки. Во второй серии опытов выяснилось, что такое различие направленного внимания наблюдается только тогда, когда части пауков были изображены реалистично, т. е. конечности изогнуты в характерной для животных позиции. Если же ноги паука были угловатыми, то детям было безразлично, в каком порядке они «слеплены» 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, которые привлекали их внимание больше, чем «бессмысленные» образы, составленные из тех же элементов, предложили ознакомиться с фотографиями реальных пауков на тех же экранах. После этого им опять предъявили первую серию схематичных изображений. Теперь взгляд младенцев притягивали «нарушенные» изображения. Ознакомившись с реальными объектами, соответствующими их врожденному шаблону восприятия, они генерализовали признаки, характерные для пауков, распознали их в «неправильных» изображениях и возмутились нарушениями, допущенными в конструировании образов. Сходные манипуляции с изображениями цветов оставляли детей равнодушными.

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

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

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

Заключение

Обобщение достижений когнитивной этологии позволяет полагать, что ни один биологический вид, включая человека, не является «*tabula rasa*» для обучения, а интеллект живых существ не обладает универсальностью. Когнитивная деятельность формируется на основе набора возможностей, к которым относятся видоспецифическая фильтрация стимулов, врожденные склонности к образованию одних ассоциативных связей и, возможно, запрет на образование других, набор генетически обусловленных стереотипов, ранний опыт. 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 специализи-

рованное развитие когнитивных способностей у животных.

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

Список литературы

Дорошева Е. А., Резникова Ж. И. Экспериментальное исследование этологических механизмов взаимодействия рыжих лесных муравьев и жужелиц // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 2. С. 183–191.

Мазохин-Поршняков Г. А. Обобщение зрительных стимулов как пример решения пчелами отвлеченных задач // Зоол. журн. 1969. Т. 48. С. 1125–1136.

Мазохин-Поршняков Г. А. Как оценить интеллект животных? // Природа. 1989. № 4. С. 18–25.

Пинкер С., Джакендофф Р. Компоненты языка: что специфично для языка и что специфично для человека? // Разумное поведение и язык. Коммуникативные системы животных и язык человека. М.: Языки славянских культур, 2008. С. 261–293.

Резникова Ж. И. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных // Журн. общ. биол. 2004. Т. 65, № 2. С. 136–152.

Резникова Ж. И. Интеллект и язык животных. Основы когнитивной этологии. М.: Академкнига, 2005.

Резникова Ж. И., Рябко Б. Я. Теоретико-информационный анализ «языка» муравьев // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51, № 5. С. 601–609.

Трут Л. Н. Эволюционные идеи Д. К. Беляева как концептуальный мост между биологией, социологией и медициной // Вестн. ВОГИС. 2008. Т. 12, № 1–2. С. 7–18.

Фирсов Л. А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л.: Наука, 1977.

Фирсов Л. А. По следам Маугли? // Язык в океане языков. Новосибирск: Сибирский хронограф, 1993. С. 44–59.

Шовен Р. Поведение животных. М.: Мир, 1972.

Bluff L. A., Weir A. A. S., Rutz C. et al. Tool-Related Cognition in New Caledonian Crows // Comparative Cognition & Behavior Reviews. 2007. Vol. 2. P. 1–25.

Bowlby J. Attachment and Loss. N. Y.: Basic Books, 1969.

Breland K., Breland M. The Misbehavior of Organisms // American Psychologist. 1961. Vol. 16. P. 681–684.

Chomsky N. Language and Mind. N. Y.: Harcourt, Brace & World, 1968.

Chomsky N. On Nature and Language. Cambridge: Cambridge University Press, 2002.

Gould J. L., Marler P. Learning by Instinct // Scientific American. 1987. Vol. 256. P. 74–85.

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.

Griffin A. S., Evans C. S., Blumstein D. T. Selective Learning in a Marsupial // Ethology. 2002. Vol. 108. P. 1103–1114.

Harlow H. Learning to Love. San Francisco: Albion Publishing Company, 1971.

Harlow H., Harlow M. Social Deprivation in Monkeys // Scientific American. 1962. Vol. 207. P. 136–146.

Herrnstein R. J., Loveland D. H. Complex Visual Concept in the Pigeon // Science. 1964. Vol. 146. P. 549–551.

Hinde R. A. Biological Bases of Human Social Behaviour. N. Y.: McGraw-Hill Book Company, 1974.

- Jacobs L. F.* The Evolution of the Cognitive Map // *Brain, Behavior and Evolution*. 2003. Vol. 62. P. 128–139.
- Kullberg C., Lind J.* An Experimental Study of Predator Recognition in Great Tit Fledglings // *Ethology*. 2002. Vol. 108. P. 429–441.
- Lorenz K.* Der kumpanin der umvelt des vogels: die artgenosse als ausloesendesmoment sozialer verhaltensweisen // *Journal für Ornithologie*. 1935. Bd. 83. S. 137–213.
- McComb K., Moss C., Durant S.M. et al.* Matriarchs as Repositories of Social Knowledge in African Elephants // *Science*. 2001. Vol. 292. P. 491–494.
- Manser M. R., Bell M. B.* Spatial Representation on Shelter Locations in Meerkats, *Suricata suricatta* // *Animal Behaviour*. 2004. Vol. 68. P. 151–157.
- Mateo J. M.* The Nature and Representation of Individual Recognition Cues in Belding's Ground Squirrels // *Animal Behaviour*. 2006. Vol. 71. P. 141–154.
- Mineka S., Cook M.* Social Learning and the Acquisition of Snake Fear in Monkeys // *Comparative Social Learning* / Eds. T. Zentall, B. G. Galef, Jr. New Jersey: Hillsdale, Erlbaum, 1988. P. 51–73.
- Premack D.* Animal Cognition // *Annual Review of Psychology*. 1983. Vol. 34. P. 351–362.
- Rakison D. H., Derringer J.* Do Infants Possess an Evolved Spider-Detection Mechanism? // *Cognition*. 2008. Vol. 107. P. 381–393.
- Reznikova Zh. I.* Experimental Paradigms for Studying Cognition and Communication in Ants (Hymenoptera Formicidae) // *Myrmecological News*. 2008. No. 11. P. 201–214.
- Robinson M. H.* Insect Anti-Predator Adaptations and Behaviour of Predatory Primates // *Congr. Latin Zool*. 1970. Vol. 2. P. 811–836.
- Scott J. P., Fuller J. L.* Genetics and the Social Behavior of the Dog. Chicago: University of Chicago Press, 1965.
- Seligman M. E. P.* On the Generality of the Laws of Learning // *Psychological Review*. 1970. Vol. 77. P. 406–418.
- Shettleworth S. J.* Cognition, Evolution and Behavior. N. Y.: Oxford University Press, 1998.
- 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 Ecol. Evol.* 2007. Vol. 22. P. 529–537.
- Tinbergen N.* The Study of Instinct. Oxford: Clarendon, 1951.
- Tolman E. C.* Cognitive Maps in Rats and Men // *Psychological Review*. 1948. Vol. 55. P. 189–208.
- Van Der Wall S. B.* An Experimental Analysis of Cache Recovery in Clark's Nutcracker // *Animal Behaviour*. 1982. Vol. 30. P. 84–94.
- Vokey J. R., Rendall D., Tangen J.M. et al.* Visual Kin Recognition and Family Resemblance in Chimpanzees (*Pan troglodytes*) // *Journal of Comparative Psychology*. 2004. Vol. 218 (2). P. 194–199.
- Watanabe S.* Van Gogh, Chagall and Pigeons: Picture Discrimination in Pigeons and Humans // *Animal Cognition*. 2001. Vol. 4. P. 147–151.
- 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.
- Watson J. B., Rayner R.* Conditioned Emotional Reactions // *Journal of Experimental Psychology*. 1920. Vol. 3. P. 1–14.

Материал поступил в редколлегию 21.08.2009

Zh. I. Reznikova

COGNITIVE BEHAVIOUR IN ANIMALS AND ITS ONTOGENETIC DEVELOPMENT

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

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