

# СОТСКАЯ МАРИЯ НИКОЛАЕВНА

## ЗООПСИХОЛОГИЯ

### Содержание:

- Тема 1. История изучения поведения животных  
Вопросы к теме.
- Тема 2. Основные направления в изучении поведения животных  
Вопросы к теме.
- Тема 3. Исследования поведения животных в природе  
Вопросы к теме.
- Тема 4. Физиологические основы поведения  
Вопросы к теме.
- Тема 5. Коммуникации животных  
Вопросы к теме.
- Тема 6. Инстинктивное поведение  
Вопросы к теме.
- Тема 7. Обучение  
Вопросы к теме.
- Тема 8. Рассудочная деятельность. Элементарное мышление животных  
Вопросы к теме.
- Тема 9. Формирование поведения животных  
Вопросы к теме.
- Тема 10. Биологические формы поведения  
Вопросы к теме.
- Тема 11. Социальное поведение  
Вопросы к теме.
- Тема 12. Поведение, связанное с размножением  
Вопросы к теме.
- Тема 13. Онтогенез поведения  
Вопросы к теме.
- Тема 14. Сравнительная психология  
Вопросы к теме.

### Словарь терминов

п. 1.1., п. 1.2., п. 1.3.

## ЗООПСИХОЛОГИЯ И СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ

### ТЕМА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

- 1.1. Эволюция отношения человека к животным
- 1.2. Представления о поведении животных в XVII–XVIII вв.
- 1.3. Изучение поведения животных в XIX и начале XX вв.

- 1.1. Эволюция отношения человека к животным
  - 1.1.1. Культ животных в религиях
  - 1.1.2. Представления о поведении животных в средние века

На протяжении всей своей истории человек был самым тесным образом связан с жи-

вотными и даже в той или иной степени зависел от них. Они служили для него источником пищи и одежды, предсказывали разнообразные изменения в окружающем мире, предупреждали об опасностях. По изменению поведения диких животных люди узнавали о приближении землетрясений, наводнений или извержениях вулканов. В пещерах, которые занимали первобытные люди, часто обитали и разнообразные животные. Одни из них оказывались нежелательными соседями и изгонялись, другие же, напротив, могли оказаться полезными. Люди могли использовать в пищу запасы, сделанные грызунами, дичь, добытую хищниками, яйца птиц, мед диких пчел и пр. Предки домашних собак предупреждали человека о приближении чужого, лаем сигнализировали о загнанном звере, добыть которого оказывалось намного проще с помощью лука или копья. Понимание закономерностей поведения животных в ряде случаев имело существенное, а часто и решающее значение в борьбе человека за существование. Изучая постройки муравьев, термитов, пчел и птиц он учился строить, а плотины бобров наводили его на мысль о возможности преобразования окружающего ландшафта.

Среди животных было немало и таких, которых следовало опасаться и уметь избегать столкновений с ними. Использовать животных в пищу, разорять их кладовые или изгонять из мест их обитания нужно было с большой осторожностью. Кроме того, человеку было хорошо известно, что во многих случаях животные имеют более совершенный слух, зрение или обоняние, а некоторые из них и недоступные человеку виды чувствительности, например способность к восприятию сейсмических сигналов, эхолокации и т.п.

### **1.1.1. Культ животных в религиях**

Фактически на заре существования человека животные для него выполняли функции не пресловутых «братьев наших меньших», а, как раз наоборот, служили объектами для подражания и почитания. В связи с этим существовала масса обрядов и ритуалов, которые осуществлялись, например, перед выходом на охоту или сбором меда диких пчел. Соответствующие обряды исполнялись и после разделки туши убитого животного и после захоронения ее остатков. Необыкновенно почтительное отношение к животным было свойственно религиям древнего мира. Многие древние божества являлись людям в образе животных или полуживотных, например с головой, ногами или хвостом, принадлежащими льву, быку или орлу. Так, Бог Пта предстал в образе быка, бог Осирис – с головой ястреба, финикийская богиня Аштар в облике коровы и т.д. Почитание животных, оставившее свои следы и в поздних развитых религиях, некогда было распространено чрезвычайно широко. Роль животных в религиозных верованиях народов Земли была удивительно разнообразной. В облике животного нередко выступало само божество. Животное считалось спутником или помощником бога. Так, в религии древних греков богиня охоты Артемида изображалась с ланью, ужасный пес Кербер сторожил вход в ад. У многих народов происхождение людей связывалось с млекопитающими, птицами, рыбами и даже насекомыми. Калифорнийские индейцы племени койотов верили, что их предками были койоты. Многие группы сибирских народов – обские ханты, нарымские селькупы, уральские манси вели свое происхождение от медведя, зайца, гуся, кедровки, журавля, шуки или лягушки. Животные выступали покровителями людей, помогали им в промыслах. У эскимосов Канады и Баффиновой Земли благодетельницей считалась богиня Седна в образе моржихи, у эскимосов Лабрадора существовало мужское божество в образе белого медведя. В мифах многих народов животные дают людям огонь, служат источником разных благ, учат обычаям и обрядам. По бурятским легендам, первым шаманом был орел. Он вступил в связь с женщиной и передал ей искусство шаманить. Божественный ворон у коряков и чукчей почитался как творец Вселенной, Земли, рек, гор, а также людей, которых он обучил промыслам, дал им оленей.

В разных уголках Земли была широко распространена вера в оборотничество – превращение колдунов и колдуний в животных: ворон, сов, волков, черных кошек. В облике животного представлялась и душа человека. Когда умер знаменитый философ Плотин (III в.

н.э.), то его коллега будто бы увидел под постелью покойника змею, тут же скрывшуюся в трещине стены. Философ был уверен, что змея была душой умершего. У древних персов собаки окружались величайшим почетом, ибо считалось, что в них помещаются человеческие души после смерти, поэтому труп человека отдавался на съедение бродячим собакам. У сибирских шаманов духи-помощники «существовали» в виде разнообразных животных.

Хорошо известны факты почитания священных животных, которых нельзя было уничтожать и обижать. Убийство священного животного в Древнем Египте каралось смертной казнью, а древнегреческий историк Геродот, живший в середине V в. до н.э. свидетельствовал, что смерть кошки у египтян оплакивалась горше, чем смерть сына. Кошек мумифицировали, а затем хоронили. В процессе археологических раскопок в Египте были обнаружены целые кладбище мумий священных кошек.

У многих народов самой лучшей жертвой божеству считалось животное, причем в разных районах земного шара предпочитали для жертвоприношения различных животных. Лопари закалывали оленя, туркмены и казахи – барана, в ряде районов Узбекистана на первом месте выступали курица или петух, кое-где на Кавказе – коза или козел.

Так или иначе, следы почитания животных в том или ином виде встречаются в религиях всех времен и народов. Универсальной была древнейшая форма почитания животных – тотемизм, в этом кроется одна из причин широкого распространения культа животных. Происхождение тотемизма связано, очевидно, с тем, что на ранних этапах развития человек еще не выделял себя из природы, из мира животных, для него звери, птицы, растения были такими же существами, как он сам. Действительно, на ранних стадиях развития человеческой цивилизации человек мало отличался от окружающих его живых существ других видов и во многом зависел от них. Некоторые представления и обряды, зародившиеся еще в первобытных обществах, перешли в религии последующих. На дальнейшее развитие почитания животных оказало влияние развитие промыслового культа, а также наличие такого фактора, как суеверный страх перед опасными животными. Убийство животного, независимо от его цели, будь то убийство с целью жертвоприношения или просто ради употребления в пищу сопровождалось обязательными обрядами. Пережитки особого отношения к животным в той или иной степени сохраняются почти у всех народов, особенно у народов с развитым охотничьим хозяйством. Яркий пример тому – народы Сибири и океанских побережий, у которых еще и в наши дни сохраняется культ медведя, оленя, моржа или кита.

Если на первых этапах развития человеческого общества силы природы господствовали над человеком и определяли его мировоззрение и религиозные представления, то позднее в религиях в гораздо большей степени стали отражаться отношения между людьми в обществе. У большинства народов, перешедших к земледелию и скотоводству, с развитием классового общества пережитки тотемизма стерлись или исчезли, а следы бывшего почитания животных сохранились лишь в мифологии, искусстве и некоторых суевериях. Массовое использование животных в чисто утилитарных целях уже не требовало никаких обрядов, и, напротив, требовало поставить их на гораздо более низкий по сравнению с человеком уровень.

### **1.1.2 Представления о поведении животных в средние века**

В средние века одним из главных философских вопросов стал вопрос о душе. В древние времена считалось, что душа присутствует в природе везде, где есть движение и теплота. Первое философское учение, основанное на вере во всеобщую одухотворенность мира, получило название «анимизм». Анимизм явился и исторически первым учением о душе. В его основе лежало убеждение в том, что у всего, что существует на свете, есть элементы души. Душа же понималась как независимая сущность, отделенная от тела и способная управлять всеми живыми и неживыми предметами. Древние философы– идеалисты исходили из представления о некоем изначальном «мире идей» – «мировом разуме», аналогичном понятию Бога в более поздних церковных учениях. Порождением этого универсального разума является душа человека и животных, которая, как утверждал Сократ, соединившись с телом, под-

вергается влиянию чувствительности и направляется в своих действиях влечениями и страстями.

Величайший мыслитель древности Аристотель был первым подлинным естествоиспытателем среди философов. Он достаточно много наблюдал за животными разных видов и даже проводил некоторые эксперименты. Аристотель отмечал большие различия в поведении разных животных, а также принципиальную разницу между животными и человеком. На этом основании он утверждал, что человек и животные имеют души разного типа. Человеку Аристотель приписывал бессмертную «разумную душу» – воплощение божественного духа. Душа, по Аристотелю, оживляет тленную материю, но только тело способно к чувственным впечатлениям и влечениям. Поэтому в отличие от человека, наделенного разумом, способностью к познанию и свободной волей, у животных имеется лишь смертная «чувственная» душа. Принятый в учении Аристотеля анимизм под влиянием общей атмосферы, характерной для средневековья, породил представление о том, что душа является божественным сверхъестественным началом, поэтому исследовать ее научными методами нельзя. Попытки подобного рода стали караться церковью, которая присвоила себе безраздельное и исключительно монопольное право заниматься проблемами, связанными с душой.

В средние века достаточно интенсивно развивалось изучение анатомии и медицины, вследствие чего стало очевидно, что человек и животные анатомически весьма похожи. Основное различие между ними, по мнению философов того времени, заключалось в наличии у человека души.

В средние века в странах Европы получило широкое распространение направление в естественных науках, названное креационизмом (от лат. creator – создатель), которое являлось составной частью теологического мировоззрения. Это мировоззрение базировалось на общей идеалистической идее, что все в природе является результатом сознательного действия «Высшего разума» и совершается по predetermined планам. Согласно этой идее, все существование и развитие природы зависит от Бога, а поведение контролируется наличием или отсутствием души.

Этой точки зрения придерживался крупнейший мыслитель Европы XVII в. Р. Декарт (1596–1650). Созданное им психологическое учение получило название картезианство. Основой его теории явилось христианское учение о бессмертии души. Эта идея доминировала в его время среди просвещенной части Европы. Р. Декарт допускал существование души вне тела, а мышление относил к свойствам души. Для души, с его точки зрения, характерно наличие особых мыслительных способностей, которые Р. Декарт называл «мыслящей субстанцией». Возможность существования души вне тела он допускал только для людей. Душа животных, по его мнению, радикально отличалась от души человека и не могла жить вечно.

Р. Декарт считал, что животные являются автоматами без чувств, разума и знания. Наличие у животных качеств, превосходящих человеческие, он объяснял «развитием или редукцией определенных органов». В одном из своих сочинений он писал: «Также весьма замечательно, что, хотя многие животные больше нас показывают искусства в некоторых своих действиях, но те же самые животные не показывают его вовсе в других действиях; так что все, что они делают лучше нас, не есть доказательство их ума, потому что в таком случае они должны были бы иметь разума больше нас и делали бы все лучше, но скорее у них его вовсе нет; действует же в них природа по устройству их органов: так часы составлены только из колес и пружин, а между тем могут считать минуты и измерять время вернее, нежели мы со всем своим разумом». В связи с этим Декарт считал, что изучать нужно органы, а не поведение животных, которое полностью подчинено анатомической структуре организма. Вопли, которые издает животное в процессе вивисекции, по его мнению, есть не что иное, как скрип плохо смазанного механизма, но никак не проявление чувств.

Таким образом, человек окончательно и бесповоротно стал «венцом творения», а ритуалы и обряды, связанные с почитанием животных, у большинства народов остались в глубоком прошлом.

## 1.2. Представления о поведении животных в XVIII в.

В эпоху Возрождения наука и искусство освободились от догм и ограничений, наложенных на них религиозными представлениями. Стали активно развиваться естественные, биологические и медицинские науки, возродились и преобразовались многие виды искусств. Систематическое изучение поведения животных как неотъемлемая часть научного познания природы начинается с середины XVIII в.

Интересно отметить, что практически с самого начала ученые выделяли две формы поведения. Одну из них называли «инстинктом» (от лат. *instinctus* – побуждение). Это понятие появилось в трудах философов еще в III в. до н.э. и означало способность человека и животных выполнять определенные стереотипные действия в силу внутреннего побуждения. Вторую категорию явлений называли «разумом». Однако под этим понятием имели в виду не только разум как таковой, а фактически любые формы индивидуальной пластичности поведения, в том числе и те, которые обеспечиваются обучением.

Характерный для того периода развития науки подход к поведению животных демонстрирует в своих трудах французский натуралист Ж. Бюффон (1707–1788). Бюффон был одним из первых натуралистов, который при создании своей системы развития природы руководствовался не только морфологическими различиями животных разных видов, но и их поведением. В своих трудах он достаточно подробно описывает нравы, привычки, особенности восприятия, эмоции и обучение животных. Бюффон утверждал, что многие животные наделены зачастую более совершенным, чем у человека, восприятием, но, в то же время их действия носят чисто рефлекторный характер.

Бюффон выступил с критикой антропоморфического подхода к трактовке поведения животных. Анализируя поражающее своей высокой адаптивностью поведение насекомых, он подчеркивал, что их действия являются чисто механическими. Так, например, он утверждал, что запасы, создаваемые пчелами и муравьями, не соответствуют их нуждам и собираются без всякого намерения, хотя многие его современники склонны были рассматривать эти и подобные им явления как проявления «разума» и «предусмотрительности». Полемицируя с ними, Бюффон подчеркивал, что такие явления, сколь бы сложными и запутанными они ни казались, можно объяснить и не приписывая животным подобных способностей. В то же время, при описании «естественной истории» отдельных видов он указывал, что одни животные «умнее» других, констатируя тем самым различия в уровне развития их умственных способностей.

Бюффон считал, что такое понятие, как «разум», нельзя использовать для описания элементарных форм поведения животных. В то же время, хотя Бюффон и не использовал термин «инстинкт», при анализе поведения насекомых он был близок к выделению этого понятия. Таким образом, он способствовал созданию предпосылок для классификации форм поведения. Пытаясь провести рубеж между психикой человека и животных, Бюффон указывал, что основные различия между ними заключаются в том, что животные не имеют представления ни о своем прошлом, ни о будущем. Кроме того, они не способны сравнивать свои восприятия, которые, по его мнению, лежат в основе формирования понятий.

Одно из первых определений инстинкта принадлежит немецкому ученому, профессору математики и языковедения Гамбургской академии Реймарусу (1694–1768). Согласно его мнению, все действия животных данного вида, которые проявляются без индивидуального опыта и выполняются по одной схеме, следует рассматривать «как чистое последствие естественного и врожденного инстинкта, независимое от намерения, размышления и изобретательности». Согласно представлениям Реймаруса, инстинктивные действия объединяются в достаточно определенную группу поведенческих актов, отличных от других форм поведения животных. Кроме инстинктов, этот ученый допускал наличие у животных и действий, которые можно сопоставить с разумным поведением человека. В эту категорию он включал, прежде всего, способности к подражанию и обучению.

Уже в конце XVIII в. существовали различные взгляды на происхождение инстинкта.

Так, совершенно разные точки зрения на это высказывали Кондильяк (1755) и Леруа (1781). Кондильяк сформулировал гипотезу о «генезисе инстинктов», в которой инстинкт рассматривается как результат редукции разумных способностей. Согласно его мнению, индивидуальный опыт, возникший в результате удачного решения экстренно возникшей задачи, может трансформироваться в автоматические формы поведения, сохраняемые и передаваемые по наследству.

Леруа, напротив, считал, что инстинкт является элементарной способностью, которая превращается в высшее психическое свойство в результате длительных усложнений. Он писал: «Животные представляют (хотя в низшей степени, чем мы) все признаки ума; они чувствуют, демонстрируют очевидные знаки боли и удовольствия; вспоминают, избегают того, что им повредило бы и ищут то, что им понравилось; сравнивают и судят, колеблются и выбирают; размышляют о своих действиях, потому что опыт обучает их, а повторный опыт изменяет их первоначальное суждение». Таким образом, Леруа являлся одним из первых исследователей развития умственных способностей животных.

### **1.3. Изучение поведения животных в XIX и начале XX вв.**

#### 1.3.1. Работы иностранных авторов

#### 1.3.2. Исследования российских ученых

#### **1.3.1. Работы иностранных авторов**

С начала XIX в. наука о поведении животных прочно перешла в ранг естественных и стала все больше отдаляться от философии. Основная заслуга в этом принадлежала французскому естествоиспытателю Ж.-Б. Ламарку (1744–1829). В 1809 г. он издал свою знаменитую «Философию зоологии», в которой психология животных рассматривалась как самостоятельная научная дисциплина. Он создал законченную теорию эволюции, в основе которой лежала психологическая реакция организма на воздействие внешней среды. Ламарк полагал, что все изменения организмов происходят под влиянием внешней среды. Главным фактором изменчивости он считал способность организма реагировать на внешние воздействия, а затем путем упражнения развивать то, что достигнуто этой реакцией, и затем передавать по наследству приобретенное. Ламарк писал: «Организмы изменяются не вследствие прямого на них воздействия среды, а вследствие того, что среда изменяет психику животного...». Более того, он считал, что в основе изменчивости видов лежит «усиление внутреннего чувства животных», которое может привести к образованию новых частей или органов. Фактически Ламарк был первым, кто обнаружил связь психических реакций организма на внешнюю среду с эволюцией животного мира. Он признал зависимость психики от нервной системы, создал первую классификацию психических актов. Самым простым психическим актом, согласно представлениям Ламарка, является раздражимость, более сложным – чувствительность и самым совершенным – сознательность. В соответствии с этими психическими свойствами он делил всех представителей животного мира на три группы. При этом Ламарк не выделял человека в какую-то особую категорию. Он считал, что человек является частью животного мира и отличается от других животных только степенью сознательности или разумности. В каждой группе животных Ламарк предполагал наличие инстинктов. По его мнению, инстинкт является стимулом к деятельности без участия мыслительных актов и «не может иметь степеней или вести к ошибкам, так как не выбирает и не судит». Кроме того, Ламарк предполагал возможность существования некоего «коллективного разума», способного к эволюционному развитию.

С середины XIX в. начинается систематическое экспериментальное изучение поведения животных. Автором одного из первых экспериментальных исследований был директор Парижского зоопарка Ф. Кювье (1773–1837), брат знаменитого палеонтолога Г. Кювье. В своей работе он стремился сопоставлять систематические наблюдения за животными в при-

вычной для них среде обитания, с их поведением в зоопарке. Особую известность получили его опыты с бобрами, искусственно выкормленными и воспитанными в неволе в изоляции от сородичей. Кювье обнаружил, что бобренок-сирота успешно строил хатку, несмотря на содержание в неподходящих для этого условиях и при отсутствии возможности научиться таким действиям у взрослых бобров. Эти опыты сыграли существенную роль в понимании природы инстинкта. Вместе с тем Ф. Кювье удалось зафиксировать и немало других, не менее важных, но не получивших столь же широкой известности фактов. На основе наблюдений за животными в Парижском зоопарке он провел сравнительное изучение поведения млекопитающих нескольких отрядов (грызунов, жвачных, лошадей, слонов, приматов, хищных), причем многие из них стали объектом научного исследования впервые.

Ф. Кювье собрал многочисленные факты, свидетельствовавшие об «уме» животных. При этом его особенно интересовали различия между «умом» и инстинктом, а также между умом человека и «умом» животных. Кювье отметил наличие разной степени «ума» у животных разных видов. Например, Кювье ставил грызунов ниже жвачных только на основании того, что они не отличают человека, который за ними ухаживает, от остальных. В отличие от грызунов, жвачные животные хорошо узнают своего хозяина, хотя могут и «сбиться», когда тот меняет одежду. По мнению Кювье, хищные и приматы имеют наивысшую степень ума, который возможен у животных. Наиболее выраженный «ум» он отмечал у орангутанга. Серьезной заслугой Кювье явилось первое в истории подробное и достаточно точное описание повадок орангутанга и некоторых других обезьян.

Оценивая удивительные по «целесообразности» и «разумности» действия животных, например постройку хаток бобрами, он указывал, что такие действия совершаются не целенаправленно, а как проявление сложного инстинкта, в «котором все слепо, необходимо и неизменно; тогда как в уме все подлежит выбору, условию и изменямости».

Таким образом, Ф. Кювье впервые показал возможность проявления инстинкта в условиях изоляции от типичных для вида условий среды; попытался провести границу между «умом» и «инстинктом», дал сравнительную характеристику «ума» представителей разных таксономических групп.

Решающее значение для возникновения и развития сравнительных и экспериментальных исследований поведения и психики животных имели труды Ч. Дарвина (1809–1882).

В работах «О выражении ощущений у животных и человека» (1872), а также «Инстинкт» и «Биографический очерк одного ребенка» (1877) Дарвин впервые использовал объективный метод изучения психики.

На большом фактическом материале Дарвин тщательно проанализировал репертуар выразительных движений у человека и животных, главным образом приматов. Обобщая результаты этого сравнения, он пришел к выводу, что проявления ощущений у животных и человека имеют много черт сходства. В своей книге «О выражении ощущений у животных и человека» Дарвин отмечал, что некоторые формы выражения эмоций человека, например, вздыбливание волос под влиянием крайнего испуга или оскаливание зубов во время приступа ярости, можно понять, только предположив, что некогда человек существовал в более примитивном и звероподобном состоянии. Сходство некоторых способов выражения эмоций у различных, но близких видов, как, например, аналогичные движения одних и тех же мышц во время смеха у человека и различных обезьян, гораздо легче понять, если предположить, что они происходят от одного предка. На этом основании он пришел к выводу об общности происхождения обезьян и человека. Большой заслугой Дарвина является и то, что он впервые применил принцип объективного анализа к такому психическому явлению, как выражение эмоций, которое до того момента считалось одним из наиболее субъективных.

Многочисленные наблюдения за поведением животных, проведенные Дарвином в естественных условиях и в неволе, позволили ему четко выделить три основные категории поведения – инстинкт, способность к обучению и элементарную «способность к рассуждению». В настоящее время такой классификации поведенческих актов придерживается большинство исследователей. Дарвин определял инстинкты как «акты, которые могут быть выполнены

после некоторого опыта одинаково многими особями одного вида, без понимания цели, с которой эти действия производятся». Дарвин считал, что признаки поведения, как и морфологические признаки, характеризуются наследственной изменчивостью. На примере нескольких инстинктов он показал возможные пути формирования признаков поведения «путем медленного накопления многочисленных слабых, но полезных уклонений», которые «обязаны своим возникновением тем же причинам, какие вызывают изменения в строении тела».

Эти положения Дарвин высказывает в своей книге «Происхождение видов» (1896) и в ряде статей, рассматривая возможные пути формирования таких форм поведения, как инстинкт размножения у кукушки, строительный инстинкт пчел и «рабовладельческий» инстинкт муравьев.

Теория эволюции Чарльза Дарвина анатомически сблизила человека и животных, показав общность их телесного устройства. В биологическом плане человек перестал быть существом особого рода; в его поведении выявилось много общего с животными.

Разницу между психикой человека и высших животных, как бы она ни была велика, Дарвин определял как разницу «в степени, а не в качестве». Его представление о том, что психическая деятельность человека является лишь одним из результатов единого процесса эволюционного развития, стимулировало применение сравнительного метода в психологии. Этот метод может, в частности, заключаться в сборе данных о чертах сходства психики животных и человека, например, в интеллектуальных или речевых способностях. Он был реализован исследованиями в области зоопсихологии, которые стали активно проводиться в конце XIX-начале XX в.

В числе первых ученых, обратившихся к проблеме сходства психики животных и человека, был друг и единомышленник Дарвина Дж. Роменс (1848–1894). Наибольшую известность получила его книга «Ум животных» (1888), где он выступил как натуралист, стремившийся доказать единство и непрерывность развития психики на всех уровнях эволюционного процесса. Материалом для этого послужили многочисленные наблюдения за сложными проявлениями поведения у животных разного филогенетического уровня, в том числе и беспозвоночных. Среди множества проявлений поведения позвоночных Роменс выделял «разумные». По его мнению, отличительной особенностью «разумных» действий было их влияние на приспособление животного к новым условиям существования.

Большую роль в выработке критериев, необходимых для надежного разделения разных форм поведения, сыграли работы английского психолога К. Ллойда-Моргана (1852–1936). В частности, его интересовала проблема соотношения инстинктов и обучения в поведении животных. В книге «Привычка и инстинкт» Ллойд-Морган рассматривал возможность изменения инстинктов под влиянием индивидуального опыта. Тщательно разграничивая все унаследованное, инстинктивное и индивидуально приобретенное, Ллойд-Морган в то же время обращал внимание на постоянное переплетение этих компонентов в поведении животного. С его точки зрения, инстинктивные действия могут видоизменяться в результате накопления индивидуального опыта, образуя комплексы поведенческих реакций, названные инстинктивными привычками. Вместе с тем Ллойд-Морган обращал внимание на то, что наследуются не только инстинкты, но и способность к усвоению определенных видов индивидуального опыта.

Ллойду-Моргану принадлежит также инициатива исследования процесса обучения у животных, успешно реализованная его учеником Э. Торндайком.

Ллойд-Морган решительно выступал против антропоморфизма в трактовке феноменов поведения животных. Он сформулировал исключительно важное для экспериментальной работы в зоопсихологии «Правило экономии», известное под названием «Канон Ллойда-Моргана». Согласно этому правилу, «то или иное действие ни в коем случае нельзя интерпретировать как результат проявления какой-либо высшей психической функции, если его можно объяснить на основе наличия у животного способности, занимающей более низкую ступень на психологической шкале».

Этим положением необходимо руководствоваться экспериментаторам при анализе и



трактовке сложных форм поведения животных, которые можно считать проявлениями разума.

Исследованием поведения животных в экспериментальных условиях, подобно Ф. Кювье, занимался Д. Сполдинг. В 1872 г. он применил метод депривации при изучении онтогенеза поведения птиц. Этот ученый выращивал птенцов ласточек в тесных клетках, где они были лишены возможности не только летать, но и шевелить крыльями. Таким образом исключалась возможность влияния тренировки на формирование способности птиц к полету. В возрасте, когда живущие на воле ласточки обычно покидают свои гнезда, Сполдинг выпускал своих пленниц из клеток и видел, что их полет ничем не отличался от полета нормальных ласточек. На основании своих экспериментов ученый высказал предположение, что наряду с поведением, которое формируется путем обучения, существуют и врожденные его формы, проявляющиеся в соответствующий период развития без специального опыта или обучения.

Эти мало известные работы Сполдинга нашли свое продолжение и подтверждение в исследованиях Ч. Уитмена и О. Хейнрота.

Ч. Уитмен занимался сравнительным изучением поведения животных. Ему принадлежит описание поведения многих видов птиц и некоторых межвидовых гибридов. Он подчеркивал, что поведение животных можно изучать с эволюционных позиций подобно тому, как изучают строение тела. Занимаясь систематикой птиц, Уитмен неоднократно отмечал, что наиболее характерными отличиями некоторых таксономических групп птиц являются не морфологические, а поведенческие признаки. Так, например, голубеобразные при питье совершают сосательные движения и глотают воду, не запрокидывая головы. Это отличает их от представителей других отрядов птиц, подавляющее большинство которых сначала набирает воду в рот, а затем проглатывает ее, запрокидывая голову назад. Именно этот признак оказался единственным, однозначно объединяющим всех птиц отряда голубеобразных, тогда как по морфологическим признакам отдельные группы видов различались довольно сильно. Используя в качестве критерия способ питья, удалось установить, что голуби и ржанки относятся к разным систематическим группам, а не к одной, как предполагали ранее. В своих исследованиях Уитмену удалось выявить целый ряд поведенческих признаков, имеющих таксономическое значение. Впоследствии проблема поведенческих различий между видами получила широкое освещение в работах этологов и зоологов.

О. Хейнрот исследовал поведение птиц, выращенных в зоопарке. Подобно Уитмену, он пытался обнаружить характерные для вида признаки поведения, которые можно было бы использовать в систематике. Хейнрот сосредоточил внимание на различных видоспецифических стереотипных движениях и голосовых реакциях. Он пришел к выводу, что многие из них имеют наследственную основу и не требуют для своего проявления специального обучения. Сравнивая между собой формы подобных реакций у птиц родственных видов, он прослеживал пути их эволюции и использовал эти данные для установления филогенетического родства между видами. Хейнрот изучал также внутривидовое общение птиц и обратил внимание на параллелизм специфических телодвижений и поз и связанных с ними морфологических признаков, например, особенностей оперения птиц и тех движений, при совершении которых оперение приобретает сигнальное значение. Он предположил, что это обусловлено параллельным развитием морфологических и поведенческих признаков в процессе эволюции. Работы Хейнрота оказали прямое влияние на формирование научных представлений его ученика, основоположника этологии К. Лоренца.

Ученик и последователь Уитмена, У. Крэг в своей работе «Влечения и антипатии как составляющие инстинкта» (1918) пришел к выводу, что поведение зависит не только от действующих на животное раздражителей, но и от его внутренних потребностей.

Фактически он первым обратил внимание на три главных компонента инстинктивного поведения:

- влечение, или побуждение (drive);
- поисковое поведение (appetitive behavior);

– завершающее действие (consummately act).

В дальнейшем эти положения Крэга были развиты в работах этологов и легли в основу классической этологической концепции о формировании поведенческого акта.

Наряду со Сполдингом, Уитменом, Хейнротом и Крэгом, Я. Юкскюль считается одним из основоположников классической этологии. Особую известность получила его концепция о существовании у каждого вида животных специфического, характерного только для него, перцептивного мира «окружения». Из огромного разнообразия стимулов, действующих на животное, лишь небольшое их число вызывает ответную реакцию. Юкскюль привел следующий, ставший хрестоматийным пример специфичности действия стимулов. Оплодотворенная самка клеща, находясь на конце ветки растения, пребывает в состоянии готовности отложить яйца. Однако специфическим раздражителем, который «разрешает» ей перейти к этому процессу, является запах масляной кислоты – продукта секреции кожных желез млекопитающих. Этот запах служит сигналом, по которому она перестает удерживаться на растении и падает на проходящее мимо животное, в кожу которого и откладывает яйца.

Представления Юкскюля о специфичности действия стимулов послужили основой концепции ключевых раздражителей, или релизеров, в классической этологии.

Кроме зоологов и ученых-эволюционистов проблемами поведения животных занимались и психологи. Среди них можно отметить, например, таких ученых, как Ф.Я.И. Бейтендинк, У. Джеймс, У. Мак-Дугалл и др.

Ученик Юкскюля – Ф.Я.И. Бейтендинк получил известность в научном мире скорее благодаря своим трудам в области философии и антропологии, чем исследованиями в области сравнительной психологии. Однако в своих ранних работах он пытался при помощи объективных методов исследовать присущие животным организмам «пространственные и временные структуры поведения», реализуемые на основе процесса «сенсомоторной селекции», специфичной для каждого вида. Некоторые его исследования были посвящены сенсомоторному научению, формированию условных рефлексов с элементами предвидения, описанию агрессивных контактов между видами, анализу игр животных и многим другим проблемам. Хотя работы Бейтендинка в настоящее время почти забыты, многие его выводы и теоретические положения лежат в русле вполне современных концептуальных и методологических подходов сравнительной этологии.

Один из основоположников современной психофизиологии У. Джеймс дал определение инстинкта как «способности действовать целесообразно, но без сознательного предвидения цели, и без предварительной выучки производить данное целесообразное действие». Говоря о целесообразности инстинктивных действий, Джеймс отмечал, что нервная система животного обеспечивает «предорганизованный комплекс» реакций, который, однако, вызывается не простой стимуляцией, а «чувственными впечатлениями, восприятием или образом». Он считал необходимым допустить, что каждое существо рождается приспособленным к восприятию определенных объектов среды, подобно тому, как ключ соответствует замку.

Представления Джеймса об инстинктах включали и другие понятия, которые предвосхитили концепции классической этологии. В частности, он постулировал представления о специфической мотивации, о критических периодах в формировании инстинктивных действий и об их взаимодействии с навыками в ходе приобретения животным индивидуального опыта.

Интересно отметить, что Джеймс не соглашался с распространенной в его время точкой зрения, что ввиду высокого уровня развития интеллекта человек обладает малым числом инстинктов. Он, напротив, утверждал, что у человека больше различных инстинктов, чем у животных. Однако они оказываются «замаскированными» его способностью к обучению и мышлению. Это представление впоследствии получило подтверждение и развитие в работах по этологии человека.

Важно, что концепция инстинкта была для Джеймса лишь частью его общих представлений о поведении. Для объяснения феноменов поведения он привлекал представления о

существовании трех четких механизмов, среди которых инстинкт был третьим, а первыми двумя соответственно – идеомоторный механизм произвольных действий и навык, который представлялся ему как своего рода «короткое замыкание» сознательных действий при повторениях произвольных актов.

Знаменитый англо-американский психолог У. Мак-Дугалл, автор «Введения в социальную психологию», создал теорию «психической целенаправленности». В соответствии с ней инстинкт не только регулирует поведение, но обеспечивает также и основу для субъективного опыта, стремления и направленности к цели. Мак-Дугалл полагал, что все желания человека в своей основе исходят из инстинктов. Эмоции, чувства, желания и стремления составляют субъективный аспект инстинкта, тогда как поведение, в итоге достигающее цели, является объективным аспектом инстинкта, общим для человека и животных. Он считал, что все поведение человека инстинктивно по своему происхождению и лишь несколько видоизменяется под влиянием опыта. По его мнению, для объяснения действий человека недостаточно предположить у него наличие идеи о действии. Более важно и существенно объяснить, почему он хочет действовать именно так. Мак-Дугалл приводил столь обширный, практически бесконечный перечень инстинктов человека, что он наглядно демонстрировал слабые места его же концепции. «Заблуждения номинализма», обнаружившиеся в его стремлении «назвать», а значит, как ему представлялось, и объяснить этот феномен, также были очевидны. Д. Дьюсбери (1981) считает, что концепция Мак-Дугалла внушила психологам весьма скептическое отношение к теории инстинкта. В полной мере оно выявилось лишь позднее, когда в спорах между этологами и психологами стала зарождаться современная концепция поведения.

Огромное значение для развития науки о поведении сыграли работы английского ученого Э. Торндайка (1874–1949). Наряду с И.П. Павловым, он считается основателем научного метода исследования процесса обучения в контролируемых лабораторных условиях. Широкую известность принесли Торндайку его опыты с так называемыми «проблемными ящиками». Идея эксперимента была подсказана К. Ллойд-Морганом, неоднократно наблюдавшим, как его собака самостоятельно отпирала садовую калитку. Воссоздание подобной ситуации в эксперименте представлялось в то время удобной моделью для изучения разума животных. В этих опытах животное помещалось в запертый ящик, а для того, чтобы выйти из него, оно должно было нажать на педаль или рычаг, открывающий задвижку, найти которые животное могло только случайно. В поисках выхода из ящика животное вначале совершает множество беспорядочных движений – проб, которые в своем большинстве бывают ошибочными, и в конце концов совершает нужное действие, помогающее ему освободиться из заточения. В последующих экспериментах количество проб и ошибок раз от раза уменьшается. В своей книге «Интеллект животных», изданной еще в 1898 г., Торндайк утверждал, что решение задачи является интеллектуальным актом, и что «правильное» движение является как результат активных действий индивида путем последовательного перебора различных манипуляций. Впоследствии подобный способ решения экспериментальных задач получил название: «метод проб и ошибок». Методика «проблемных ящиков» получила широкое распространение и стала использоваться многими экспериментаторами в качестве одного из лабораторных тестов. Не забыта она и в наши дни.

По Торндайку, исходным моментом поведенческого акта является наличие так называемой проблемной ситуации, т.е. таких внешних условий, для выхода из которых у животного нет готового двигательного ответа. Разрешение проблемной ситуации определяется взаимодействием организма и среды как единого целого. Животное осуществляет активный выбор действий, а формирование данных действий происходит путем упражнений.

Торндайк сформулировал свою концепцию в ряде законов:

- закон упражнения – сила связи между реакцией на ситуацию с самой ситуацией пропорциональна частоте повторения таких совпадений;
- закон готовности – повторение таких совпадений изменяет готовность организма к проведению нервных импульсов;

– закон ассоциативного сдвига – если при одновременном действии стимулов один из них вызывает реакцию, то и другие приобретают способность вызывать ту же самую реакцию (законы 1–3 были известны в психологии и ранее, но Торндайк перенес смысловой акцент с постулирования формирования ассоциаций внутри нервной системы на установление связей между движениями и внешними событиями);

– закон эффекта – любой акт, приводящий в данной ситуации к положительному эффекту, далее ассоциируется с ней, так что если ситуация повторяется вновь, то выполнение этого акта становится более вероятным, чем прежде; напротив, любой акт, оказывающий в данной ситуации отрицательное воздействие на животное, при ее повторении появляется с меньшей вероятностью.

Своими экспериментами Торндайк существенно расширил арсенал методов объективного изучения поведения. Введенные им в практику лабораторного проблемных ящичков», позволяли количественно оценивать ход процесса научения. Торндайк первым ввел графическое изображение хода выработки навыка исследования методы, в том числе и метод «– «кривую научения». Переход к строгой количественной оценке проявлений поведения животных в эксперименте сделал Торндайка основоположником сравнительной психологии. Зарождение этого направления было толчком для создания в Америке ряда лабораторий. Работы Торндайка впервые позволили экспериментально дифференцировать различные формы индивидуального приспособительного поведения, показав, что в основе действий животного, которые часто воспринимаются как проявление разума, могут лежать более простые процессы, и прежде всего обучение методом проб и ошибок.

Важнейший вклад в изучение поведения животных внесли австрийский ученый Конрад Лоренц и нидерландский ученый Нико Тинберген, которых считают основателями современной этологии. Научный подход этих ученых был подготовлен исследованиями Уитмена, Крейга в Америке и Хейнрота в Германии, однако именно их работы обеспечили основу для будущего развития этологии, а их подход оказался альтернативным для господствовавшего тогда в Америке бихевиоризма.

Конрад Лоренц родился в Австрии. Он изучал медицину в Вене и параллельно занимался сравнительной анатомией, философией и психологией. Сначала он работал демонстратором, а затем читал курсы по сравнительной анатомии и зоопсихологии. В то же время в своем фамильном доме в Альтенберге он изучал поведение животных. В 1940 г. он стал профессором философии в Кенигсбергском университете, но в 1943 г. его призвали в армию – на медицинскую службу. В 1944 г. Лоренц был взят в плен советскими войсками. После освобождения в 1948 г. он работал в университете города Мюнстера, а затем в Зеевизене в Институте физиологии поведения имени Макса Планка. Там он работал до 1973 г., пока не ушел в отставку.

Николас Тинберген родился в Гааге (Нидерланды) и изучал биологию в Лейденском университете. В 1930 г. он отправился с экспедицией в Гренландию, а в 1938 г. посетил Лоренца в Альтенберге. Во время Второй мировой войны он был интернирован в лагерь заложников в Нидерландах. После освобождения Тинберген стал профессором зоологии в Лейденском университете. В 1949 г. его пригласили читать курс зоологии в Оксфордском университете, где он организовал группу по изучению поведения животных. В 1974 г. он ушел в отставку.

В 1973 г. Конраду Лоренцу и Нико Тинбергену вместе с Карлом фон Фришем была присуждена Нобелевская премия по медицине. И Лоренц, и Тинберген подчеркивали важность непосредственного изучения поведения животных в естественной среде. Научный подход Лоренца отличается большей философской направленностью. Его многочисленные теории оказали большое влияние на развитие науки о поведении. Тинберген был талантливым биологом-натуралистом, который провел множество тонких экспериментов в природных условиях. Главное, что отличает исследования Лоренца и Тинбергена – это попытка соединить эволюционное, или функциональное, понимание сути поведения и причинное, или механизмное.

### 1.3.2. Исследования российских ученых

Наука о поведении животных весьма плодотворно развивалась и в России. В середине XIX в., в противовес распространенным тогда идеалистическим и метафизическим теориям, последовательно отстаивал исторический подход к изучению живой природы выдающийся ученый, один из первых эволюционистов, профессор Московского университета Карл Рулье (1814–1858). Он решительно выступал против имевших в те годы место представлений о сверхъестественной природе инстинкта. Он утверждал, что наряду с анатомией, физиологией и экологией, необходимо изучать и инстинкты животных. Первопричиной происхождения психических способностей Рулье считал взаимодействие организма со средой, в которой обитает данное животное. Зарождение и развитие инстинктов он рассматривал как частный случай общей биологической закономерности – как продукт воздействия внешнего мира на организм, а конкретные факты происхождения инстинктов – как результат взаимодействия наследственности, изменчивости и постепенного повышения уровня организации животного в ходе исторического развития. Свою точку зрения на инстинкт Карл Рулье обосновывал на основе своих полевых исследований или экспериментов, делая при этом упор на выявление роли и взаимодействия факторов среды и физиологических процессов. Такой комплексный подход к поведению животных, стремление по возможности более полно выявить определяющие его экологические и эволюционные факторы позволяют считать Карла Рулье одним из ведущих естествоиспытателей середины XIX в.

Множество интересных наблюдением за поведением животных было проведено в конце XIX в. учеными–зоологами М. Мензбиром, Д. Кайгородовым и др.

Большой вклад в сравнительное изучение природы инстинктов и разработку самой методологии «биопсихологических», по его терминологии, исследований внес талантливый русский биолог и зоопсихолог В. А. Вагнер (1849–1934). Он занимался систематическим изучением поведения животных разного уровня развития, и многие из его исследований носили сравнительно-психологический характер. Так, например, исследуя особенности строительства гнезд птицами разных видов и паутины разными видами пауков, Вагнер пришел к выводу, что степень сходства поведения отражает степень их таксономической близости. На основе строения паутины у разных систематических групп пауков он смог проследить общность черт «строительного поведения» таксономических групп животных, разошедшихся миллионы лет назад. Эти исследования принесли Вагнеру большую известность как естествоиспытателю. Огромный интерес представляют и поражают своей современностью его работы, посвященные половому поведению животных.

В докторской диссертации «Биологический метод в зоопсихологии» (1902) Вагнер сделал первую сводку своих работ по психологии животных. Он подчеркивал огромное значение зоопсихологии в поиске путей эволюции психических способностей в животном мире – эволюции, которая ведет в конечном счете к пониманию генезиса нашего собственного «Я». «Объективный биологический метод» Вагнера отвергал изучение психики человека как пути к пониманию психики животных. Основные идеи диссертации получили дальнейшее развитие в работе «Биологические основания сравнительного метода». Вагнер считал, что при изучении поведения необходимо использовать специальные методологические подходы, в том числе, прежде всего, филогенетический и онтогенетический.

Филогенетический подход заключается в том, что особенности инстинктов животного данного вида следует оценивать в сравнении с поведением видов – ближайших родственников. На основе такого сравнения можно проследить последовательную эволюцию инстинктов у разных групп животных.

Онтогенетический подход рекомендует анализировать все индивидуальные проявления инстинктов у отдельной особи в процессе ее развития в онтогенезе. Таким образом можно во многом понять происхождение данного инстинкта.

Согласно мнению В.А. Вагнера, использование этих подходов является одним из воз-

можных путей для понимания эволюционного инстинктивного поведения.

Большое внимание уделял В. А. Вагнер и проблеме индивидуально-приобретенного поведения, а также его роли в жизнедеятельности животных. Согласно традициям своего времени, он называл подобное поведение «разумом», включая в это понятие результаты научения, накопление опыта в форме ассоциаций и подражаний.

Вагнер отмечал, что, поскольку индивидуально-приобретенное поведение всегда связано с биологически важными ситуациями, провести границу между ним и врожденным поведением трудно. Для возможности разграничения врожденного и приобретенного поведения он рекомендовал использовать ряд критериев: анатомо– физиологический, онтогенетический и биопсихологический.

Однако применение анатомо-физиологического критерия сразу же привело самого автора к ошибочному заключению. Он утверждал, что «разумные» способности есть только у животных, обладающих корой, хотя уже в то время были известны многочисленные факты успешного обучения разных видов беспозвоночных животных. Способность к обучению позвоночных со слабо развитой корой также свидетельствует об ограниченности подобного критерия. Возможно, что именно здесь лежат истоки бытовавшего вплоть до недавнего времени представления о том, что у птиц преобладают инстинктивные формы поведения, а способность к обучению ограничена, поскольку у них практически отсутствует новая кора.

Онтогенетический критерий предполагает, что развития инстинктов как такового не происходит. Инстинкты, по Вагнеру, имеют последовательные возрастные стадии, которые сменяют друг друга, тогда как «разумные» способности развиваются постепенно.

Биопсихологический критерий оценивает возможность животного выбирать, какое из действий совершить: «разумные действия» отождествляются с таким выбором (в противоположность жесткости инстинктивных движений). Кроме того, в отличие от инстинкта, «разумные» действия могут быть очень сложными и осуществляться достаточно редко. Следует отметить, однако, что этот критерий также нельзя считать удачным, потому что, как уже было известно в начале XX в. и хорошо известно сейчас, многие инстинктивные действия также отличаются большой сложностью, содержат много элементов, жестко соединенных между собой, и могут осуществляться, например, всего один раз в год, занимая совсем небольшой промежуток времени. В качестве примера можно привести многие эпизоды поведения птиц в период размножения или сложное поведение общественных насекомых.

В. А. Вагнер полностью отрицал способность животных к каким бы то ни было проявлениям зачатков разума в прямом смысле этого слова. Он считал, что эти явления можно вполне объяснить формированием навыков. Он подробно проанализировал полученные В. Келером первые экспериментальные доказательства того, что индивидуально-приспособительная деятельность животных не ограничивается только способностью к обучению и включает также элементы разумных решений. Отдавая должное методам В. Келера, Вагнер тем не менее считал его выводы неверными. Столь же ошибочной была и его оценка способности животных к обобщению по признаку сходства, обнаруженная Ладыгиной-Котс в экспериментах на шимпанзе.

Свои выводы и общетеоретические заключения Вагнер строил на основе наблюдений, многие из которых были поистине замечательными. Однако он не был экспериментатором, и это, возможно, определило характер многих его выводов. В.А. Вагнер отказывал животным в наличии у них зачатков разума, он также считал, что способность к научению как таковая не является особой формой поведения. Сообщества социальных насекомых, в частности шмелей, он рассматривал как специальную форму симбиоза! Это тоже не соответствует действительности, и уже в то время социальная структура сообществ перепончатокрылых была известна.

Работы Вагнера оказали существенное влияние на развитие отечественной науки о поведении. Введенный им «объективный биологический метод» был воспринят и получил широкое применение в работах отечественных зоопсихологов. Представления Вагнера об эволюционном происхождении инстинктов и значении сравнительного изучения поведения для

разработки проблем филогенеза во многом предвосхитили и ряд положений этологии.

Особый вклад в исследование поведения и психики животных внесла Н.Н. Ладыгина-Котс (1889–1963). Еще обучаясь на первом курсе естественного отделения физико-математического факультета Высших Женских Курсов в Москве, она заинтересовалась зоологией и практическими занятиями по анатомии, которые вел молодой преподаватель А.Ф. Котс. Из лекций, читаемых на Высших женских курсах, особенно увлекательным был демонстрационный курс эволюционного учения, сопровождавшийся показом богатейших коллекций различных животных, собранных и демонстрируемых Котсом. Это были коллекции, которые стали основой будущего Дарвиновского музея. В 1911 г. Н.Н. Ладыгина вышла замуж за А.Ф. Котса и с этого момента вплотную включилась в работу по музею. Однако основным ее увлечением и предметом изучения стало изучение поведения животных. Как пишет Ладыгина-Котс, решающим моментом, натолкнувшим ее на изучение поведения, была книга проф. В.М. Бехтерева «Психика и жизнь», где им были освещены вопросы, относящиеся к изучению психики простейших, одноклеточных организмов. С этого момента изучение поведения животных стало для нее главной проблемой жизни. В 1913 г. супруги Котс приобрели молодого шимпанзе. Шимпанзе Иони прожил в их доме 2,5 года, и в течение всего этого времени был подвергнут тщательному изучению, как с точки зрения его эмоциональных проявлений, так и познавательных способностей. В этом же, 1913 г. в Дарвиновском музее была создана зоопсихологическая лаборатория. Результаты наблюдений за Иони, к сожалению, рано погибшим, составили тему дипломной работы его воспитательницы, а несколько позже были опубликованы в виде отдельной книги «Исследование познавательных способностей шимпанзе». Эта работа еще до ее опубликования вызвала огромный интерес среди психологов и зоологов, среди которых были профессора: Г.И. Челпанов, А.И. Нечаев, К.Н. Корнилов, Г.И. Россолимо, С.И. Огнев, А.Н. Северцов, Г.А. Кожевников и др. В 1916 г. Н.Н. Ладыгина-Котс была приглашена работать в Институт психологии Московского Университета для прохождения практикума по экспериментальной психологии. Ее последующая научная деятельность была связана с анализом поведения самых разных животных при помощи самых разнообразных методов исследования. Так, в 1917 г. она занималась исследованием познавательных способностей макака-резуса методом «проблемных клеток», в 1919 г. были проведены опыты с 10 видами попугаев, направленные на выявление способности птиц к различению цветов. Основные выводы этих работ были опубликованы в «Отчете зоопсихологической лаборатории» при Дарвиновском музее.

В 1920–1923 гг. А.Ф. Котс был директором Московского зоопарка. В эти годы внимание Ладыгиной-Котс переключилось на анализ проблем инстинкта при использовании наблюдения за различными животными зоопарка. Она занималась тщательным изучением развития в онтогенезе ряда видов птиц, а также проявлением и вариациями основных инстинктов различных млекопитающих. В 1921–23 гг. Ладыгиной-Котс было проведено более 30 тыс. опытов с волками и собаками на тему «Индивидуальные вариации реакций на зрительные стимулы (цвет, форму, величину, рисунок)». В 1927 г. у супругов Котс родился сын. С первого часа его жизни и до 7-летнего возраста за его психическим развитием проводились непрерывные наблюдения. Протоколы этих наблюдений составили 1000 страниц текста и были проиллюстрированы многими тысячами фотографий, передающими особенно выразительные моменты поведения и умственного развития ребенка. Эти дневники были использованы в монографии «Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях» (1935), проиллюстрированной десятками фотографий и рисунков. Тщательно проанализировав движения, игры и сложные действия шимпанзе и ребенка, Н.Н. Ладыгина-Котс пришла к выводу, что психика ребенка качественно отличается от психики обезьян. Отмечая многочисленные черты сходства поведения шимпанзе и человека на ранних стадиях онтогенеза, она указывает на те критические точки, с которых развитие психики ребенка идет принципиально иными темпами и на качественно другом уровне, чем у шимпанзе. Несмотря на большую степень сходства психики шимпанзе с человеческой, по уровню развития интеллекта, понимания речи человека и овладения его языком, шимпан-

зе все же не превышают уровня двухлетнего ребенка.

Полемизируя с В. Келером и Р. Йерксом, которые подчеркивали черты сходства в когнитивной деятельности антропоидов и человека, Н.Н. Ладыгина-Котс акцентировала внимание на имеющихся между ними различиях. Один из важных ее выводов: «...шимпанзе не почти человек, а совсем не человек». Эти сравнительные наблюдения за развитием детеныша шимпанзе и ребенка вызвали большой интерес у ученых и явились толчком к проведению аналогичных работ. Так, например, в 1931 г. супругами Келлог, имевшими собственного 10-месячного ребенка, была взята на воспитание 7,5-месячная самка шимпанзе Гуа. В 1952 г. маленькую шимпанзе Викки «удочерили» Кэти и Кейт Хейс. Эти работы оказались исключительно плодотворными с точки зрения изучения сравнительной психологии, сравнительной антропологии и дали много информации для лучшего понимания процесса антропогенеза.

В процессе работы с обезьянами, Н.Н. Ладыгиной-Котс была разработана экспериментальная методика «Выбор по образцу», пользуясь которой, она детально изучила зрительные восприятия шимпанзе и установила, что они различают все цвета спектра и тонкие оттенки цветов. Было показано, что шимпанзе различают также геометрические плоскостные и объемные фигуры: треугольники, многоугольники, шары, пирамиды, конусы и т.п. Она выяснила, что шимпанзе быстрее различают и лучше запоминают яркие цветные краски, шарообразную и конусообразную форму, очевидно, соответствующие окраске и форме фруктов и корнеплодов, которыми обезьяны питаются в природных условиях. Эта методика получила большую популярность у исследователей поведения и рассудочной деятельности животных.

Центральное место в трудах Н.Н. Ладыгиной-Котс занимала проблема элементарного мышления животных как предпосылки человеческого мышления, позволяющего выявить и восстановить предысторию его возникновения в процессе эволюции. Особое внимание уделялось особенностям восприятия, манипуляционной, орудийной и конструктивной деятельности приматов.

Будучи биологом широкого профиля, Ладыгина-Котс проявляла постоянный и глубокий интерес к проблемам сравнительной психологии. Многие из ее экспериментальных работ были посвящены сравнительным исследованиям поведения животных разных таксономических групп. В 1958 г. ею была опубликована монография «Развитие психики в процессе эволюции организмов», в которой рассматривается последовательное усложнение психической деятельности животных по мере усложнения строения их центральной нервной системы.

Научное наследие Н.Н. Ладыгиной-Котс продолжает оказывать большое влияние на современных исследователей эволюционных предпосылок мышления человека как в России, так и за рубежом.

Большой вклад в развитие науки о поведении животных в России внесли ученые-физиологи. Среди них необходимо прежде всего отметить таких корифеев, как И.М. Сеченов, В.М. Бехтерев, И.П. Павлов и целый ряд его учеников.

И.М. Сеченов (1829–1905) занимался изучением физиологии нервных процессов. Среди главных заслуг этого ученого было открытие процесса торможения, существующего в нервной системе наряду с возбуждением, без которого невозможно представить осуществление центральной нервной системой интегративных функций. Через четыре года после выхода в свет книги «Происхождение видов» была издана книга И.М. Сеченова «Рефлексы головного мозга», в которой он показал, что в основе мышления лежит рефлекторная деятельность мозга, и что психическая деятельность подлежит экспериментальному изучению. В ряде последующих работ И.М. Сеченов настойчиво возвращается к проблеме физиологических основ мышления. Он четко формулирует положение о том, что для разработки физиологических основ мышления следует изучать проявление простейших психических актов у животных, а не у человека.

Независимые друг от друга исследования Дарвина и Сеченова имели принципиальное значение для всего дальнейшего изучения поведения животных и человека, а также для изу-



чения закономерностей рассудочной деятельности. Дарвин установил основную причину адаптивной эволюции поведения и четко выделил рассудочную деятельность в качестве одной из основных составляющих сложных форм поведения животных. Сеченов охарактеризовал существенные параметры рассудочной деятельности, тем самым наметив объективные пути изучения поведения в наиболее сложных формах их проявления. После Дарвина и Сеченова изучение поведения пошло по двум основным руслу: эволюционно-зоологическому и физиолого-психологическому.

В центре научных интересов знаменитого русского ученого В.М. Бехтерева (1857–1928) стояла проблема человека. Крупнейший вклад в науку составили его труды по анатомии мозга и невропатологии. Он ввел понятие сочетательного, т.е. фактически условного рефлекса как приобретенного свойства нервной системы, а также представление о сложных органических рефлексах, т.е. инстинктах, механизм которых он также считал чисто рефлекторным. Бехтерев полагал, что источником знания о поведении и работе мозга человека и животного являются объективное наблюдение и эксперимент, а не субъективный анализ поведения. Он ставил своей целью создать широкое учение о личности, которое служило бы основой для воспитания человека и преодоления аномалий его поведения. В 1926 г. вышла книга «Основы рефлексологии человека», в которой была отражена созданная Бехтеревым комплексная теория, получившая название «рефлексологии». К числу особых заслуг В.М. Бехтерева перед зоопсихологией нужно отнести факт написания им в начале века книги «Психика и жизнь», ставшей отправной вехой для начала работы Н.Н. Ладыгиной-Котс.

Одним из главных основоположников экспериментального изучения поведения животных в России был И.П. Павлов (1849–1936).

Существенный вклад в развитие медицины, в физиологию вегетативной нервной системы, эволюционную физиологию и биохимию, а также в формирование современных представлений о закономерностях становления поведения внес Л.А. Орбели (1882–1958). На основе наблюдений и экспериментов им был сделан вывод о существовании процесса созревания врожденных поведенческих реакций, входящих в видоспецифический репертуар, которые, как он специально подчеркивал, не следует смешивать с поведением, приобретенным в результате жизненного опыта. Его обобщения в области эволюции мозговых функций затрагивали сложную проблему прогрессивного развития новых, более высокоорганизованных форм деятельности мозга, которые обеспечивали наиболее сложный уровень поведенческих адаптаций видов.

Согласно представлениям Л.А. Орбели, процесс прогрессивной эволюции сопровождается увеличением пластичности поведения. Важную роль в формировании современных взглядов на происхождение высших психических функций человека сыграла его гипотеза о том, что в процессе эволюции существовали промежуточные этапы развития сигнальных систем, т.е. был переходный уровень отражения психикой реальной действительности. Эти представления получили блестящее подтверждение в современных исследованиях способности к обобщению и использованию символов у высших позвоночных. Независимость гражданской позиции и научных взглядов Л.А. Орбели сделали его главным объектом нападок идеологов от науки во время печально известной «Павловской» сессии АН СССР 1950 г.

После окончания «эпохи господства учения об условных рефлексах», представления Орбели об эволюции мозга и поведения послужили толчком для развития множества работ, развивающих его научные положения. В настоящее время Л.А. Орбели признан одним из наиболее выдающихся ученых России и мира. В честь этого ученого регулярно проводятся представительные совещания по проблемам сравнительной и эволюционной физиологии и биохимии.

Из многочисленных учеников И.П. Павлова необходимо упомянуть профессора МГУ Л.Г. Воронина (1908–1983). Свою научную деятельность Л.Г. Воронин начинал в институте Физиологии им. Павлова в Колтушах под руководством Л.А. Орбели. В 1953 г. по его инициативе на Биологическом факультете Московского Государственного университета была создана кафедра Высшей нервной деятельности, которую он возглавлял до конца жизни. Эту

кафедру в свое время окончили многие ведущие ученые России, а теперь и многих стран зарубежья. Несмотря на то, что Л.Г. Воронин был ярким сторонником учения об условных рефлексах и фактически «ортодоксальным павловцем» и, кроме того, еще и секретарем партийной организации факультета, он достаточно терпимо относился к исследователям, представляющим другие направления. В частности, необходимо отметить, что Л.В. Крушинский смог создать свою лабораторию при кафедре ВНД в самые реакционные годы. Официально она называлась «лабораторией патофизиологии», однако ни для кого не было секретом, что в те годы в ней активно проводились эксперименты по изучению элементарной рассудочной деятельности.

Работы Л.Г. Воронина и его учеников были посвящены исследованию условно-рефлекторной деятельности животных разных таксономических групп, имеющих разный уровень развития мозга. Эта работа была своего рода продолжением исследования Торндайком способности к обучению у животных разного уровня организации. Подтвердив ранее установленные факты отсутствия принципиальных различий в скорости формирования простых условных рефлексов у животных с высокоразвитым мозгом и у представителей относительно примитивных групп, исследователи перешли к сравнительной оценке формирования так называемых «цепей» условных рефлексов. По мысли Л.Г. Воронина, они были отражением возможностей аналитико-синтетической деятельности мозга животных соответствующего уровня организации. Он рассматривал данные этих экспериментов как подтверждение правильности «павловского» тезиса об исключительной роли условного рефлекса как единицы поведения в целом.

Наряду с этим Л.Г. Воронин внес весомый вклад в развитие отечественной приматологии. В 50–е гг. он организовал экспедицию в Африку за обезьянами. Животные были предназначены для созданного при его участии питомника в Сухуми, который долгие годы был центром разнообразных медицинских и физиологических исследований. Необходимо отметить, что в реакционные годы питомник явился и своего рода резервацией, в которой под видом исследования условно-рефлекторной деятельности приматов всесторонне изучались и другие стороны их поведения, что было прекрасно известно Л.Г. Воронину.

На основе результатов собственных исследований и данных мировой литературы Л.Г. Воронин обобщил представления об особенностях формирования условных рефлексов разной сложности у животных, стоящих на разных ступенях развития нервной системы. Поскольку эта классификация базировалась на огромном фактическом материале, она оказалась очень полезной и успешно используется последующими поколениями физиологов высшей нервной деятельности. Л.Г. Воронин (1977) считал, что в процессе эволюции животных возникло по крайней мере шесть уровней нервных механизмов приобретенного поведения.

Согласно его терминологии, это:

- суммационная реакция;
- угасательная реакция;
- условный рефлекс, несамовосстанавливающийся после угашения;
- истинный условный рефлекс;
- комбинационные условные рефлексы;
- абстрактно-логические условные связи.

Важный вклад в исследования поведения и психики человекообразных обезьян внесли работы ученика Л.А. Орбели Л. А. Фирсова. Его лабораторные исследования включали сравнительную оценку:

- разных видов памяти;
- способности к подражанию;
- способности к обобщению и формированию довербальных понятий;
- голосового общения;
- некоторых аспектов социальных взаимодействий у человекообразных обезьян.

Многоплановые исследования Л.А. Фирсова показали, что шимпанзе обладают высочайшим уровнем развития поведения и психики. Они действительно способны к одно-

ментному образованию множества условных реакций разного уровня сложности. Фирсов проанализировал природу таких условно-рефлекторных связей и показал, что часть из них – «подлинные» условные рефлексы, другие реализуются на основе синтеза новых и старых ассоциаций, третьи возникают благодаря «переносу» ранее сформированных реакций (за счет «вторичного научения»), четвертые – благодаря подражанию, а пятые – как реализация «каузальной связи», т.е. улавливания закономерностей процессов и явлений.

Фирсов пришел к заключению о том, что психика антропоидов характеризуется таким уровнем способности к формированию довербальных понятий, который можно рассматривать как промежуточный между первой и второй сигнальными системами.

Всесторонние лабораторные исследования с помощью традиционных методов Л.А. Фирсов сочетал с наблюдениями и экспериментами в условиях, приближенных к естественным. С этой целью группу шимпанзе (а затем и макаков-резусов) в летний период выпускали на небольшой остров, расположенный на одном из озер в Псковской области. Практически не вмешиваясь в жизнь животных, исследователи наблюдали, как воспитанные в неволе обезьяны осваивают природные корма, строят гнезда, избегают опасности, играют, как складываются отношения в сообществе. Большое внимание уделялось анализу орудийной деятельности обезьян, для чего были созданы специальные экспериментальные установки. Для того чтобы достать из них пищевую приманку, животным было необходимо воспользоваться каким-либо орудием, в данном случае палкой, которую нужно было специально подыскать или выломать. Были повторены также опыты на «выбор по образцу», где в качестве стимулов использовались не геометрические фигуры, как это практикуется в лабораториях, а растения, цветы, веточки, палочки и другие природные объекты. В процессе опытов и наблюдений регулярно проводилась профессиональная киносъемка, которая легла в основу ряда документальных фильмов. В 90-е гг. Л. А. Фирсов занимался также «живописью» обезьян. Он автор целого ряда монографий и обзорных статей (см. Хрестомат. 1.2).

В связи с проблемой мышления самый большой интерес представляют работы Л.А. Фирсова, посвященные соотношению образной и условно-рефлекторной памяти, сравнительному изучению функции обобщения, а также орудийной деятельности обезьян.

Большая заслуга в сохранении и развитии зоопсихологии и сравнительной психологии как самостоятельной науки в России принадлежит профессору факультета психологии МГУ К.Э. Фабри (1923–1990). Судьба этого ученого сложилась весьма непросто. Он родился в Вене в семье видного деятеля Коммунистической партии Австрии. В 1932 г. его отцу было предоставлено политическое убежище, и семья Фабри переехала в СССР. Перед самой войной К.Э. Фабри поступил на биологический факультет МГУ, но учеба была прервана войной, в течение которой он работал сначала в госпиталях, а затем военным переводчиком. После войны он продолжил обучение на том же факультете, специализируясь одновременно по зоологии позвоночных и антропологии, а также посещал занятия на психологическом отделении философского факультета МГУ. Научным руководителем К.Э. Фабри в годы его первых самостоятельных исследований была Н.Н. Ладыгина-Котс. Под ее идейным руководством, находясь в «научном подполье», Фабри занимался изучением манипуляционных особенностей разных видов млекопитающих, а также игровой деятельности животных.

Официальную возможность заниматься изучением поведения и психики животных Фабри получил только в 1964 г., в Институте биофизики в Пущино-на-Оке. В этом институте им были проведены оригинальные исследования импринтинга у птиц, существенно дополнившие классические представления о природе этого феномена.

В начале «оттепели», в 1966 г. Фабри стал читать курс лекций по зоопсихологии и этологии на только что организованном факультете психологии МГУ. В 1976 г. увидел свет учебник «Основы зоопсихологии», переизданный в 1993 и 2000 гг. В течение двадцати с лишним лет он оставался основным и практически единственным учебником по зоопсихологии для студентов высших учебных заведений.

В 1977 г. при поддержке А.Н. Леонтьева, К.Э. Фабри удалось на факультете психологии МГУ организовать группу зоопсихологов, которая в дальнейшем была преобразована в

лабораторию зоопсихологии, существующую и поныне.

Важной заслугой этого ученого явилось и то, что благодаря его усилиям получили широкое распространение и приобрели необычайную популярность в нашей стране труды К. Лоренца и Н. Тинбергена. В те трудные годы К.Э. Фабри сумел доказать необходимость перевода и издания в СССР трудов этих выдающихся этологов, впоследствии ставших лауреатами Нобелевской премии. Он был научным редактором и автором предисловий первых советских изданий их книг.

### **Словарь терминов**

Анимизм

Антропоморфизм

Безусловный рефлекс

Инстинкт

Креационизм

Метод проблемных ящиков

Разум

Тотемизм

Условный рефлекс

### **Вопросы для самопроверки**

Как менялось отношение человека к животным в процессе его эволюции?

Какое значение вкладывали первые исследователи поведения животных в понятия «инстинкт» и «разум»?

Что такое «антропоморфизм»?

В чем заключается основная заслуга Ламарка в изучении поведения животных?

Какую роль для развития представлений о психике животных сыграли работы Ч. Дарвина?

Как развивалась наука о поведении животных в России?

Какой вклад в развитие этой науки внес Л.А. Фирсов?

Что такое методологическое правило Моргана?

Кто является автором метода «выбор по образцу»?

### **Список литературы**

Войтонис Н.Ю. Предыстория интеллекта. М.;Л., 1949.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.4; Л., 1937.

Дарвин Ч. О выражении ощущений у человека и животных // Собр. соч. М., 1953.

Дембовский Я. Психология животных. М.; 1959.

Дембовский Я. Психология обезьян. М.; 1963.

Орбели Л.А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.; Л., 1949.

Ладыгина-Котс Н.Н. Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях. М.; 1935.

Ладыгина-Котс Н.Н. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян. М.; 1959.

Павлов И.П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности животных. М.; 1973.

Павлов И.П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга // Полн. собр. соч. Т. IV. М.; Л., 1952.

Павлов И.П. Павловские среды. М.; Л., 1949. С. 262–263.

Дьюсбери Д. Поведение животных: Сравнительные аспекты. М., 1981.

Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И.. Основа этологии и генетики поведения. М.:Высшая школа, 2002.

Зорина З.А., Полетаева И.И.. Зоопсихология. Элементарное мышление животных.

М.:»Аспект– Пресс», 2001.

Крушинский Л.В.. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1986.

Ладыгина-Котс Н.Н. Развитие психики в процессе эволюции организмов. М., 1958.

Мак-Фарленд Д. Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция. М., 1988.

Меннинг О. Поведение животных: Вводный курс. М., 1982.

Савельев С.А. Введение в зоопсихологию. М. 2000.

Северцов А.С. Эволюция и психика. М., 2000.

Тинберген Н. Поведение животных. М., 1969; 1978.

Тих Н.А. Предыстория общества. Л., 1970.

Хайнд Р. Поведение животных: Синтез этологии и сравнительной психологии. М., 1975.

Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1993.

### **Темы курсовых работ и рефератов**

Культ животных в религиях.

Представления о поведении животных в XII–XIII вв.

Картезианство и его роль в изучении естественных наук.

Изучение поведения животных в XIX и первой половине XX вв.

История изучения поведения животных в России.

Вклад Н.Н. Ладыгиной-Котс в развитие зоопсихологии.

п. 2.1., п. 2.2., п. 2.3., п. 2.4., п. 2.5.

## **ТЕМА 2. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ В ИЗУЧЕНИИ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ**

2.1. Этология

2.2. Физиология Высшей нервной деятельности

2.3. Изучение проблемы «мышления», или рассудочной деятельности, животных

2.4. Экспериментальная психология

2.5. Сравнительная психология и зоопсихология в России

В XX в. проблемы, связанные с поведением животных, привлекли к себе внимание ученых самых разных специальностей, и прежде всего зоологов, психологов и физиологов. Его стали активно исследовать при помощи методик, традиционных для одной или другой биологической специальности.

Это привело к тому, что фактически одновременно сформировалось несколько самостоятельных направлений, а точнее, даже отдельных наук о поведении. Так, в 30–е гг. на основе зоологии сформировалась этология – наука о поведении животных в естественной среде обитания. Ее основоположниками были австрийский ученый К. Лоренц (1903–1989) и голландский исследователь Н. Тинберген (1907–1988). Эта наука получила широкое распространение в среде зоологов. Основными методами этологии стало наблюдение за поведением животных в природе и изучение развития естественного поведения у детенышей, выращенных в лабораторных условиях. Таким образом, этологами в основном изучались врожденные, инстинктивные элементы поведения.

На основе экспериментальных исследований поведения человека и животных в лабораторных условиях зародилась экспериментальная психология. Первым из психологов, применившим экспериментальный подход к изучению поведения животных, был американский ученый Э. Торндайк, разработавший так называемый «метод проблемных клеток». Большой вклад в развитие зоопсихологии внесли и российские исследователи: В.А. Вагнер, Н.Н. Ладыгина-Котс, Н.Ф. Левыкина, К.Э. Фабри и др.

Вскоре в экспериментальной психологии сформировалось несколько направлений, претендующих на самостоятельность. Такими направлениями были: зоопсихология, целью которой является экспериментальное изучение психики животных; сравнительная психология, занимающаяся сравнительным изучением психики разных таксономических групп животных и развитием психики в эволюции. Кроме этого, поведение животных стали изучать и приверженцы таких направлений психологии, как бихевиоризм и гештальтпсихология.

Практически одновременно с разработкой в США Торндайком основ экспериментальной психологии, в России И.П. Павловым было создано новое направление в физиологии – учение о высшей нервной деятельности, целью которого было объективное изучение психики животных и человека. В основе учения И.П. Павлова лежал рефлекторный принцип, а элементарной единицей всех проявлений высшей нервной деятельности был признан условный рефлекс. Основной задачей данной науки было изучение физиологических механизмов поведения с использованием электрофизиологических, фармакологических и других методов.

Сложные процессы, происходившие в середине XX в. в науке и в обществе, привели к обособлению и даже к определенному антагонизму между этологией, зоопсихологией и физиологией ВНД. Фактически занимаясь изучением одних и тех же процессов, ученые всячески подчеркивали свое отрицательное отношение к методам другой науки. Следствием этого явилось и то, что одни и те же процессы и явления в разных науках часто обозначались совершенно разными терминами. Это еще более усиливало расхождение между направлениями науки о поведении в середине XX в., и они продолжали развиваться параллельно.

К 80–м гг. XX столетия стремление к обособлению наук стало постепенно ослабевать. Ученые всех специальностей стали активно применять методы смежных наук. Данный процесс затронул и научные направления, связанные с поведением.

Этологи, кроме исследований в природе, стали использовать и экспериментальные методы, включающие обучение, изучение элементарной рассудочной деятельности, а также электрофизиологические и фармакологические методики.

Зоопсихологи, в свою очередь, стали широко пользоваться физиологическими методиками и изучать поведение животных в природе.

Физиологи, по мере совершенствования технологий, также вышли за пределы экспериментальных установок и приступили к изучению физиологических процессов у животных в «свободном поведении».

Таким образом, круг замыкается, и фактически все направления изучения поведения животных в настоящее время сливаются в единую науку о поведении, пока еще не имеющую определенного названия.

Нередко употребляются такие термины как «нейробиология» или «нейронауки», объединяющие широкий комплекс наук и интегрирующие сведения, полученные в смежных областях знаний о мозге и поведении.

В настоящее время убедительно показано, что каких-либо принципиальных различий в закономерностях формирования поведения животных и человека фактически не существует. Следовательно, психологу, и особенно тому, который занимается детьми и подростками, знание биологических основ формирования поведения совершенно необходимо. Поэтому предмет «Зоопсихология и сравнительная психология» включен в число обязательных курсов всех высших учебных заведений, имеющих специализацию по психологии. Однако при этом необходимо иметь в виду, что на самом деле этот курс значительно шире и фактически включает в себя основы синтетической науки о поведении. Название курса «Зоопсихология» носит, таким образом, достаточно условный характер.

## 2.1. Этология

### 2.1.1. Возникновение этологии как самостоятельной науки

### 2.1.2. Основные направления этологических исследований

### 2.1.3. Основные положения этологии

Этология (от греч. *ethos* – нравы, характер) – биологическая наука, изучающая поведение животных в естественных условиях; уделяет преимущественное внимание анализу генетически обусловленных (наследственных, инстинктивных) компонентов поведения, а также проблемам эволюции поведения. Термин «этология» был введен в биологию в 1859 г. И. Жоффруа Сент Илером.

#### 2.1.1. Возникновение этологии как самостоятельной науки

Поначалу этология возникла как одно из направлений зоологических исследований, которое систематизировало фактический материал о поведении животных в естественных условиях. Постепенно из чисто описательной науки, связанной с изучением инстинктов, этология превратилась в целостную концепцию, включающую анализ поведения в онто- и филогенезе, изучение его механизмов и приспособительного значения. И хотя некоторые конкретные модели и разработки не выдержали проверки временем, влияние классической этологии на современные исследования поведения животных весьма значительно.

Развитие этологии, изучение целостного поведения животных в естественных условиях имеет длительную историю. В трудах естествоиспытателей XVIII-XIX вв. был собран огромный описательный материал. Это, прежде всего, труды немецкого ученого Г. Реймаруса, французских исследователей Ж. Бюффона, Ж. Фабра и Ф. Кювье, позволившие выделить и четко определить категорию инстинктивного поведения. Непосредственное влияние на развитие этологии оказали труды Ч. Дарвина. Собранные им многочисленные факты о поведении животных в естественных условиях позволили различить основные категории поведения – инстинкт, обучение и способность к элементарному рассуждению. Дарвин указывал, что поведение животного, так же, как его строение, характеризуется изменчивостью и передается по наследству. На примере инстинктов Дарвин показал пути формирования признаков поведения в процессе естественного отбора.

Непосредственное влияние на формирование этологических представлений оказали исследования ученых – английского – Д. Сполдинга, американских – Ч. Уитмена и У. Крэга, немецкого – О. Хейнрота, в которых было экспериментально показано, что некоторые формы поведения животных имеют врожденную и видоспецифическую основу.

Как самостоятельное научное направление, отличное от физиологических и психологических школ исследования поведения, этология оформилась в 30-е гг. XX в. Ее признанные основоположники – австрийский зоолог К. Лоренц и нидерландский зоолог Н. Тинберген. В теоретических работах К. Лоренца были обобщены основные взгляды предшественников – американских ученых Ч. Уитмена и У. Крэга, немецких Я. Юксюля и О. Хейнрота и ряда ученых других направлений, например французского ученого Ж. Леба, американских ученых Г. Дженнингса, У. Мак-Дугалла и др.

В работах Лоренца, Тинбергена и их последователей, таких, например, как нидерландский ученый Г. Берендс, немецкие ученые В. Виклер и П. Лейхаузен, а также многих других, были заложены основы теории развития инстинктивного поведения. Основоположники этологии определяли ее как «объективное изучение инстинктивных движений» (Н. Тинберген) или как «морфологию поведения животных» (К. Лоренц).

Начиная с середины 30-х гг. XX в. этология становится одним из главных направлений в изучении поведения.

Этология послужила основой для возникновения ряда самостоятельных направлений, таких как: когнитивная этология, нейроэтология, социобиология, этология человека. Она и по сей день продолжает составлять базу для широкого диапазона работ, в том числе, например, для исследования сложных коммуникативных процессов у животных.

## 2.1.2. Основные направления этологических исследований

Этология развивалась сначала как альтернатива строго лабораторной науке – сравнительной психологии. Первоначально, вплоть до 60–х гг. XX века, между приверженцами этих наук существовала достаточно активная конфронтация, однако со временем были предприняты вполне удачные попытки синтеза этих направлений с целью создания общей науки о поведении животных. Одной из наиболее полных и до сих пор не устаревших книг по поведению животных является монография Р. Хайнда (1975), целью которой было именно непротиворечивое изложение огромного количества данных, накопленных учеными разных направлений.

Основными проблемами, которые подлежат изучению в этологии, являются:

- Приспособительное значение поведения.
- Индивидуальное развитие поведения.
- Эволюция поведения.
- Общественное поведение животных.
- Структура поведенческого акта.

Круг основных проблем, которые должна изучать этология, наиболее четко очертил Н. Тинберген. Анализ поведенческого акта, по мнению этого ученого, можно считать полноценным, если после разностороннего описания его феноменологии исследователь получит возможность ответить на следующие 4 вопроса:

- Какие факторы регулируют проявление данного поведения?
- Каков способ его формирования в онтогенезе?
- Каковы пути его возникновения в филогенезе?
- В чем состоят его приспособительные функции?

Эти знаменитые «4 вопроса Тинбергена» фактически являются лаконичной формулировкой теоретической основы всей современной науки о поведении. Для полноценного ответа на эти вопросы исследование должно базироваться на количественной оценке данных с анализом результатов в сравнительном аспекте и с обязательным учетом экологической специфики вида; необходимо также анализировать филогенетические корни и особенности онтогенеза данной формы поведения.

## 2.1.3. Основные положения этологии

Основой для развивавшейся этологами концепции послужили данные об особенностях формирования в онтогенезе ряда актов поведения. Некоторые из них представляют собой фиксированную стереотипную последовательность действий, характерную для данного вида и выполняемую по определенному шаблону. Эти последовательности, названные «фиксированными комплексами действий», были выделены этологами в качестве единиц инстинктивного поведения. Таким образом, фиксированные комплексы действий (ФКД) – это видоспецифические (одинаковые у всех особей данного вида), врожденные (т.е. проявляющиеся в «готовом виде», без предварительной тренировки), шаблонные (т.е. стереотипные по порядку и форме исполнения) двигательные акты.

К. Лоренц называл их «наследственными координациями» или «эндогенными движениями».

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

У животного в определенный период развивается состояние той или иной специфической мотивации (пищевой, половой и др.). Под ее влиянием формируется так называемое «поисковое поведение», в результате которого животное отыскивает «ключевой раздражитель», реакция на который в виде «завершающего акта» заканчивает данный этап цепи пове-



денческих действий.

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

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

Например, выбор гнездовой территории птицей иногда ограничивается перелетом в определенное, ранее уже использованное место; в других случаях требуются и длительные поиски, борьба с другими самцами, а при поражении – выбор нового участка. Поисковая фаза, как и завершающий акт, строится на врожденной основе. В ходе онтогенеза эта основа дополняется приобретенными реакциями. Именно поисковое поведение является средством индивидуального приспособления животных к окружающей среде, причем это приспособление бесконечно разнообразно по своим формам.

Основу формирования поискового поведения в онтогенезе составляют такие процессы, как привыкание и обучение во всех его многообразных формах. Именно к поисковой фазе поведенческого акта относятся и проявления элементарной рассудочной деятельности, когда для достижения цели животное в новой для него ситуации оперирует ранее сформировавшимися понятиями и уловленными им эмпирическими законами, связывающими предметы и явления внешнего мира (Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. 2-е изд. М., 1986.).

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

Типичные примеры таких ФКД – различные формы угрожающего и полового поведения, специфические позы «выпрашивания пищи», подчинения и др. Именно реакции типа завершающих актов и представляют собой, по Лоренцу, инстинктивные движения в чистом виде, как это было определено выше. Как уже указывалось, такие реакции часто оказываются филогенетически более консервативными, чем многие морфологические признаки. Примером их служит одновременное вытягивание крыла и ноги, а также шеи и крыла, наблюдаемое у птиц всех видов (см. Хрестомат. 2.1).

## **2.2. Физиология высшей нервной деятельности**

2.2.1. Учение И.П. Павлова о высшей нервной деятельности

2.2.2. Учение о высшей нервной деятельности и проблема мышления животных

### **2.2.1 Учение И.П. Павлова о высшей нервной деятельности**

Физиология высшей нервной деятельности, заложившая фундамент изучения физиологических основ психических явлений, начинает формироваться в первом десятилетии XX в. В этот период практически параллельно Э. Торндайк в США разрабатывал основы экспериментальной психологии, а в России И.П. Павлов (1849–1936) создавал новое направление в физиологии – учение о высшей нервной деятельности.

Установленные Павловым и его школой закономерности высшей нервной деятельности, лежащие в основе поведения человека и животных, явились крупнейшим событием в изучении физиологии нервной системы в первой половине XX в. Основным объектом, единицей исследования являлся при этом рефлекс. Изучение высшей нервной деятельности, проведенное Павловым, с неоспоримой убедительностью доказало идею Сеченова, что деятельность головного мозга в самых сложных своих проявлениях осуществляется по рефлекторному принципу. Основным акцент в исследованиях Павлова сделан, однако, не на изучении закономерностей поведения, а на изучении закономерностей механизма рефлекторной деятельности, лежащей в основе поведения.

Изучение закономерностей высшей нервной деятельности с ее элементарной единицей – рефлексом требовало специальных условий эксперимента. Основным требованием такого эксперимента являлось создание условий, в которых наиболее четко выступала бы рефлекторная деятельность нервной системы. Выбранный Павловым и использованный в качестве объекта исследования закономерностей высшей нервной деятельности слюнный рефлекс привел к необходимости выключения всего многообразия поведения животного. Последнее достигалось помещением животного в такие условия, в которых на него действовало минимальное количество внешних раздражителей, и все многообразие его поведения угадалось. Основным функциональным индикатором разыгрывающихся процессов нервной деятельности являлся слюнный рефлекс.

И.П. Павлов показал, что в основе сложных актов поведения животных лежат те же закономерности, которые были обнаружены при изучении слюнного рефлекса. Этим было доказано, что открытые и изученные при помощи слюнного рефлекса закономерности высшей нервной деятельности являются универсальным механизмом нервной деятельности, лежащим в основе актов поведения. Согласно схеме, предложенной Павловым, поведение животных складывается из безусловных рефлексов, сочетание которых дает сложное безусловно-рефлекторное поведение, и условных рефлексов. Такое строгое разделение рефлекторной деятельности на врожденную и индивидуально приобретенную было тем шагом, без которого изучение высшей нервной деятельности было невозможно.

Таким образом, «элементарной единицей» всех проявлений высшей нервной деятельности был признан условный рефлекс. В дальнейшем метод условных рефлексов послужил одним из основных способов объективного изучения физиологических механизмов приобретенного поведения животных. На его основе сформировалось одно из ведущих направлений современной физиологии.

Эта сторона научной деятельности И.П. Павлова широко известна, однако она не исчерпывает ни его реальных интересов, ни тех разносторонних работ, которые проводились в его лабораториях. Так, наряду с углубленными исследованиями условных рефлексов животных и человека, в лаборатории И.П. Павлова как при его жизни, так и впоследствии проводился анализ и «безусловно-рефлекторной деятельности», а короче говоря, инстинктов, хотя этот термин физиологи павловской школы почти не использовали. Изучались проблемы онтогенеза поведения, и были начаты работы по генетике высшей нервной деятельности.

### **2.2.2. Учение о высшей нервной деятельности и проблема мышления животных**

Широко распространено мнение о том, что И. П. Павлов отрицательно относился к гипотезе о наличии у животных более сложных форм высшей нервной деятельности, чем условный рефлекс. Действительно, в процессе работы на собаках, он не допускал ни малейшей мысли о том, что в поведении этих животных в экспериментальной камере могут присутствовать какие-либо элементы помимо безусловных и условных рефлексов. Так, например, известно, что он даже штрафовал своих сотрудников за высказывания типа: «собака подумала» или «собака решила». Первая реакция И.П. Павлова на работы В. Келера и Р. Йеркса о способности шимпанзе к «инсайту» как проявлению разумного решения была резко отрица-

тельной. Он обвинил этих авторов «...во вредной... тенденции отступления от истины», и это его высказывание до сих пор периодически цитируется многими авторами. Позднее он писал: «Келеру... нужно было доказать, что обезьяны разумны и приближаются по разумности к человеку, – не то что собаки», тогда как поведение шимпанзе есть не что иное, как «...ряд ассоциаций, которые частью уже получены в прошлом, частью на ваших глазах сейчас образуются и получают» (Павлов И.П. Павловские среды. М.; Л., 1949. Т. 2. С. 429).

Чтобы опровергнуть выводы В. Келера и доказать, что в поведении даже высших обезьян нет ничего, выходящего за рамки условно-рефлекторных механизмов, Павлов приступил к собственным экспериментам. Так, в 1933 г. в его лаборатории появились шимпанзе Роза и Рафаэль. Сотрудники лаборатории П.К. Денисов, а позднее Э.Г. Вацура и М.П. Штодин, работая с этими животными, сначала повторили опыты В. Келера, а затем провели и собственные оригинальные исследования. Результаты этих экспериментов оказались достаточно неожиданными для И.П. Павлова, сильно расширили его представления о поведении человекообразных обезьян и позволили ему сделать выводы о возможности наличия у животных более высокого уровня интегративной деятельности мозга, чем условный рефлекс.

Разбирая опыты с Рафаэлем на лабораторном семинаре (вошедшем в историю науки под названием Павловских Сред), Павлов отмечал способность этой обезьяны оперировать «массой свойств и отношений между явлениями». Он считал, что в этих опытах можно наблюдать «...случаи образования знания, улавливания нормальной связи вещей», и называл это «зачатками конкретного мышления, которым мы орудуем» (Павлов И.П. Павловские среды. М.; Л., 1949. С. 17. Заседание 13.11.1935). Необходимо обратить внимание на то, что Павлов не отождествлял эти «зачатки конкретного мышления» с условными рефлексам: «А когда обезьяна строит вышку, чтобы достать плод, это условным рефлексом не назовешь...» Анализируя поведение обезьян, Павлов отмечал, что «...когда обезьяна пробует и то, и другое, это и есть мышление в действии, которое вы видите собственными глазами» (Там же. С. 430).

Однако, к большому сожалению, большая часть учеников И. П. Павлова не оценила и не поддержала тех радикальных изменений, которым подверглись на основе проведенных опытов взгляды их учителя. Более того, было приложено немало сил, чтобы представить самые сложные формы поведения антропоидов всего лишь цепями и сочетаниями условных рефлексов. Даже уже в 70–е гг. XX столетия попытки Л. В. Крушинского привлечь внимание научной общественности к этой стороне павловского наследия не вызвали должного понимания у представителей данной школы.

После смерти И.П. Павлова, последовавшей в 1936 г., работы на человекообразных обезьянах продолжились под руководством Л.А. Орбели, одного из наиболее выдающихся его учеников. Однако настоящее развитие идеи И.П. Павлова о «зачатках конкретного мышления» у животных получили лишь во второй половине XX в. в работах ученика Л.А. Орбели, ленинградского физиолога Л. А. Фирсова, а также в работах Л. В. Крушинского в МГУ.

### **2.3. Изучение проблемы «мышления», или рассудочной деятельности, животных**

Начиная с самых ранних этапов развития науки о поведении, многие ученые с уверенностью говорили о наличии у животных элементов разума. Как уже упоминалось, первоначально понятие «разум» использовали главным образом как альтернативу понятию «инстинкт». Им обозначали любые индивидуальные формы приспособительного поведения, в подавляющем большинстве случаев связанные с обучением.

В четкой форме предположение о наличии у животных зачатков разума впервые высказал Ч. Дарвин, считавший, что, наряду с инстинктами и ассоциациями, они обладают и «способностью к рассуждению». Обсуждая этот вопрос в «Происхождении человека», он подчеркивал, что «разница между психикой человека и высших животных, как бы она ни была велика, это, конечно, разница в степени, а не в качестве».

Гипотеза о наличии у животных элементов мышления имела для Дарвина принципиальное значение, в связи с решением вопроса о происхождении человека. Однако с момента своего появления она вызывала серьезные возражения и до сих пор не получила окончательного признания у физиологов и психологов, и, в особенности, у философов. Одна из причин этого – опасение быть обвиненными в антропоморфизме, другая причина – догматическая убежденность в уникальности высших психических функций человека. В связи с этим исследования проблемы мышления животных всегда были не столь многочисленными, как анализ других форм поведения.

Весьма определенно по вопросу эволюции поведения и рассудочной деятельности животных и человека высказался А.Н. Северцов в своей книге «Эволюция и психика» (1922). Его основное положение сводится к тому, что у животных помимо инстинктов и простых условных рефлексов существует тип поведения, который может быть охарактеризован как разумный. Северцов считал, что данный тип поведения прогрессивно развивается в эволюционном ряду и является важнейшим фактором эволюционного процесса (см. Хрестомат. 2.2).

В начале XX в. Э. Торндайк, считавший способность к обучению показателем интеллекта, разработал свой знаменитый «метод проблемных ящиков». Идея этого метода была подсказана ему Ллойдом-Морганом, который видел, как его собака открывала задвижку калитки, и расценил это как проявление интеллекта. Наблюдая за решением подобных задач в условиях эксперимента, Торндайк пришел к выводу, что интеллект животных позволяет им действовать только путем проб и ошибок и постепенно обучаться правильной реакции, поэтому в его монографии «Animal intelligence» (1911) говорилось только об этой стороне интеллекта животных, но не о собственно зачатках мышления. Тем не менее это было первое систематическое экспериментальное исследование высших психических функций животных в контролируемых лабораторных условиях.

На основе экспериментов по обучению крыс в разных типах лабиринтов американский психолог Э. Толмен (1886–1959) пришел к выводу, что схема бихевиористов «стимул-реакция» оказывается недостаточной для описания поведения в целом, поскольку она сводит все его многообразие к совокупности элементарных ответов на стимулы. Для объяснения результатов своих экспериментов он выдвинул представление о том, что, находясь в лабиринте, животное обучается выявлять смысловые связи между элементами среды, которые он называл стимулами. Так, в разных типах экспериментов по обучению крыс Толмен показал, что животные усваивают информацию об общих характеристиках экспериментальной камеры или лабиринта, хотя сначала это никак не сказывается на поведении. В процессе обучения животное приобретает знания (cognition) обо всех деталях ситуации, сохраняет их в форме внутренних представлений и может использовать в нужные моменты. У животного формируется некая «когнитивная карта», или «мысленный план», всех характеристик лабиринта, а затем по нему оно строит свое поведение. «Мысленный план» может создаваться и в отсутствие подкрепления.

Придерживаясь в целом бихевиористской схемы «стимул-реакция» для объяснения результатов своих опытов, Э. Толмен пришел к выводу, что связи между стимулами и поведенческими реакциями являются не прямыми, а опосредованными. Их изменяют, модифицируют так называемые «промежуточные переменные», которые «вклиниваются» между стимулом и ответной реакцией, определяя характер ее течения. Среди промежуточных переменных большое место занимают психологические явления, например такие, как мотивация и формирование мысленных представлений.

Данная концепция основывается на признании целенаправленности в поведении животного. Толмен выдвинул предположение о том, что животное учится выявлять, «что ведет к чему», причем то, что оно усваивает, может и не обнаруживаться внешне, в виде какой-либо деятельности («реакции»), но хранится в памяти в форме представлений или образов.

Идея Толмена о существовании у животных некоего «процесса представления» согласовывалась с данными, ранее полученными американским психологом У. Хантером. Для исследования такой способности он предложил метод отсроченных реакций, который позволял

оценить, в какой степени животное способно реагировать на воспоминание о стимуле в отсутствие этого реального стимула.

Представления Э. Толмена лежат в основе практически всех современных исследований когнитивных процессов у животных. Основные результаты его исследований были изложены в монографии «Целенаправленное поведение животных и человека» (1932). Идеи Толмена получили дальнейшее развитие в работах ряда ученых, его последователей.

В отечественной физиологии сходные представления развивал И. С. Бериташвили (или Беритов; 1884–1974) – один из крупнейших отечественных физиологов, основатель грузинской школы физиологии. В разработке своих представлений он смог избежать прямого давления официальной павловской доктрины, оставаясь в то же время в течение определенного времени на позициях рефлекторной теории. Он провел ряд исследований на собаках, в которых продемонстрировал наличие у них способности к формированию пространственных представлений, названных им термином «поведение, направляемое образом», и «психонервных образов» объектов внешней среды. По сути дела, эти понятия были весьма близки представлениям гештальтпсихологии, но чтобы дистанцироваться от психологического подхода и, таким образом, избежать обвинений в идеализме, была использована другая терминология. Термин «психонервный», по мнению Бериташвили, подчеркивал материалистическую природу явления.

И.С. Бериташвили (1932) полагал, что многие формы поведения регулируются целостным «представлением», или «образом», о той внешней среде, в которой находится животное. В этом «представлении» отражены те объекты среды, которые существенны для организации поведения. Необходимые знания приобретаются в процессе активной ориентировочно-исследовательской деятельности и хранятся в памяти.

И.С. Бериташвили выделял следующие виды поведения:

- прирожденное (инстинктивное);
- индивидуальное поведение, направляемое образами;
- автоматизированное индивидуально-приобретенное (условно-рефлекторное) поведение.

Концепция И.С. Бериташвили имела много элементов, общих с современной концепцией «когнитивных карт», основанной Толменом и развиваемой начиная с 70-х гг. нейрофизиологами на Западе.

Труды его школы, наравне с работами Толмена, стоят у истоков современных исследований когнитивных процессов у животных.

Первое экспериментальное доказательство наличия у животных элементов разумного поведения было получено в 20-е гг. прусским психологом и философом В. Келером (1887–1967). Он первым попытался с помощью экспериментов ответить на вопрос, насколько различаются умственные способности человека и человекообразных обезьян. В 1913–1920 гг. он работал на острове Тенерифе Канарского архипелага на станции по изучению антропоидов, принадлежавшей Прусской Академии наук. На острове имелась колония, состоявшая из 9 молодых обезьян и одной взрослой самки, что составляло достаточно большой для таких исследований материал. Келер предлагал шимпанзе несколько типов задач, достаточно разнообразных, но построенных по одному принципу, так чтобы животное могло достичь цели, только если «выявляло объективные отношения между элементами ситуации, существенные для успешного решения». В процессе работы было проведено три серии опытов.

Использование животными «обходных путей». В процессе решения данного типа обезьяны, для того, чтобы овладеть приманкой, должны были, увидев ее через окно, открыть дверь в коридор, пройти через ряд комнат и выйти во двор.

Употребление орудий. В задачах на использование орудий, для того, чтобы достать подвешенный к потолку банан, обезьяны должны были сбить его при помощи палки или достать его, взобравшись на какое-либо возвышение. Обезьяны составляли такие пирамиды из двух, трех, четырех и даже большего числа ящиков и, взобравшись на самый верх, доста-

вали плоды. В случаях, когда ящики были наполнены камнями или песком, обезьяны сначала их опорожняли, потом подтягивали к приманке и складывали пирамиду. В иных случаях они взбирались на ящики и, действуя палкой, сбивали приманку. В других опытах обезьяны срывали бананы, подпрыгивая к потолку, опираясь на длинную палку, подобно прыгунам с шестом.

Изготовление орудий. В подобных экспериментах обезьяна, для того, чтобы достать приманку, лежащую на некотором расстоянии от клетки, должна была удлинить имевшиеся в ее распоряжении короткие бамбуковые палки, вставив их одна в другую.

В результате своих опытов В. Келер пришел к выводу, что шимпанзе способны к решению только таких задач, в которых все предметы, входящие в задачу, находились в одном зрительном поле, т.е. в зрительном восприятии обезьяны. Таким образом, животное имело возможность решить задачу не путем проб и ошибок, а за счет улавливания структуры задачи. В этом состояло принципиальное отличие опытов Келера от «проблемных ящиков» Торндайка, где животное заведомо не могло «понять», как действует замок, открывающий дверцу клетки, хотя бы потому, что он находился снаружи и был скрыт от его глаз. Поэтому в тех экспериментах животные могли действовать и действовали только методом проб и ошибок.

Теоретический анализ поведения в данной экспериментальной ситуации проводился автором с позиций гештальтпсихологии. На основании своих опытов В. Келер пришел к выводу, что шимпанзе способны к решению некоторых проблемных ситуаций не методом проб и ошибок, а за счет механизма, который он назвал «инсайтом», т.е. «проникновением», или «озарением» (от англ. «insight – проникательность, способность проникновения), – за счет улавливания связей между стимулами или событиями. В основе этого механизма лежит, по мнению В. Келера, тенденция не только автоматически реагировать на отдельные стимулы, но воспринимать всю ситуацию в целом, со всеми ее внутренними связями и благодаря этому принимать адекватное решение. Тем самым шимпанзе, по выражению Келера, «...обнаруживают такое рассудочное поведение, которое в общих чертах присуще человеку и которое обычно рассматривают как специфически человеческое» (Келер В. Исследование интеллекта человекоподобных обезьян. М., 1925. С. 226).

В процессе исследований он описал также способность шимпанзе к орудийной и конструктивной деятельности. Эти наблюдения В. Келера также имели большое значение, поскольку использование животными орудий представлялось наиболее очевидной демонстрацией наличия у них элементов мышления. В настоящее время орудийная деятельность продолжает оставаться одним из популярных экспериментальных методов для изучения данных процессов у животных.

Опыты В. Келера вызвали большой интерес к изучению психики обезьян и оказали огромное влияние на последующее развитие всей науки о поведении животных. Вслед за работами В. Келера в 20–30-е гг. появились многочисленные и разноплановые исследования поведения антропоидов, выполненные, главным образом, зоопсихологами.

Примерно в одно время с Келером исследованием поведения обезьян занимался и Р. Йеркс. Он проводил сравнительные исследования обезьян разных видов, используя серию стандартных экспериментов. Согласно полученным Йерксом результатам, психическое развитие гориллы несколько уступает психическому развитию шимпанзе и орангутанга. Однако некоторые авторы ставили данные Йеркса под сомнение, поскольку его результаты были получены на единственных экземплярах орангутанга, шимпанзе и гориллы. Р. Йеркс также подтверждал наличие элементарного мышления у человекообразных обезьян. Он писал: «...результаты экспериментальных исследований подтверждают рабочую гипотезу, согласно которой научение у шимпанзе связано с иными процессами, нежели подкрепление и торможение. ...Можно предполагать, что в скором времени эти процессы будут рассматриваться как предшественники символического мышления человека».

Подробная сводка этих работ опубликована в книге Я. Дембовского «Психология

обезьян» (1963) и в послесловии к ней, написанном Н.Н. Ладыгиной-Котс.

Изучением поведения и высшей нервной деятельности обезьян занимались многие ученые как за рубежом, так и в нашей стране.

В 20–60-е гг. прошлого века в ряде зоопарков СССР, Сухумском обезьяньем питомнике и в Павловской лаборатории в Институте физиологии в Колтушах был выполнен целый ряд других исследований поведения и психики обезьян. В этих работах принимала участие целая плеяда замечательных исследователей: Н.Н. Ладыгина-Котс, Г.З. Рогинский, В.П. Протопопов, Н.Ю. Войтонис и его ученики, Л.Г. Воронин и его сотрудники, позднее Л.А. Фирсов и др.

В работах Г.З. Рогинского, Н.Ю. Войтониса, Н. А. Тих и других были описаны различные формы наглядно-действенного мышления, орудийной и конструктивной деятельности, приведены дополнительные сведения о способности к обобщению и абстрагированию у разных видов обезьян. Ряд работ был посвящен сравнению психики высших и низших обезьян.

Наряду с работами на приматах, уже начиная с 30-х гг. делались попытки поисков зачатков мышления у позвоночных других таксономических групп. Среди первых исследований в этом направлении были работы американских ученых Н. Майера и Т. Шнейрлы. Исследуя способность белых крыс к решению задач на обходные пути, преодоление различных преград, а также к обучению в лабиринте, они пришли к выводу, что и грызуны обладают некоторыми зачатками рассудочной деятельности (reasoning). Основанием для такого заключения послужила обнаруженная у грызунов способность в новой ситуации «спонтанно интегрировать изолированные элементы прошлого опыта, создавая новую, адекватную ситуации поведенческую реакцию». В отличие от этого, обучение, по их мнению, обеспечивает лишь ответ на сохраняющиеся в памяти признаки или воспроизводит за счет сходного состояния мотивации ранее уже осуществлявшиеся реакции.

Другой подход к поиску элементов разума у более низкоорганизованных животных – исследование способности к обобщению и формированию довербальных понятий – применил брат Вольфганга Келера, коллега и единомышленник К. Лоренца, Отто Келер (1889–1974). Работы этого ученого составили важнейший этап в исследовании зачатков мышления у позвоночных целого ряда видов. О. Келер исследовал широкий круг проблем поведения животных, но основную известность получили его опыты по обучению птиц «счету», а точнее – оценке и оперированию количественными, и в особенности числовыми параметрами стимулов. На основании этих опытов он пришел к выводу о высокой способности птиц к обобщению количественных параметров стимулов и сформулировал представление о наличии довербального мышления не только у антропоидов, но и у некоторых позвоночных-неприматов. По его мнению, не речь привела к развитию у человека способности к обобщению, а наличие такой способности у наших древних животных предков явилось основой для возникновения речи. Такие же идеи, исходя из общих представлений о закономерностях эволюции, высказывал академик Л.А. Орбели (1949).

Работы О. Келера знаменовали собой начало нового этапа в методологии исследований поведения. Его подход характеризовался следующими особенностями. В отличие от большинства экспериментов своих предшественников, работы которых носили описательный характер и допускали в основном качественный анализ, он разработал методики, обеспечивающие строгую контролируемость лабораторного эксперимента и количественный анализ получаемых данных.

О. Келер во время опыта изолировал животных от экспериментатора, чтобы исключить возможность влияния бессознательно подаваемых им сигналов.

Принципиальной новизной отличалась и разработанная О. Келером процедура опыта, согласно которой в процессе обучения постоянно меняли все второстепенные признаки (цвет, расположение, площадь поверхности и т.п.) стимулов, составляющих множество, кроме главного – числа элементов, входящих в его состав. Кроме того, все опыты записывались на киноплёнку, что создавало новый, ранее никогда не достигавшийся уровень объективности регистрации и возможность последующего тонкого анализа результатов. Благодаря рабо-

там О. Келера «счет» у животных сделался такой же моделью для изучения зачатков мышления, как орудийная и конструктивная деятельность.

В середине XX столетия пристальное внимание ученых привлекли дельфины. Их большой, внешне сходный с мозгом человека мозг, разнообразие поведения, хорошая приручаемость, а также множество легенд об уме дельфинов побудили многих исследователей к изучению поведения этих животных.

Огромный вклад в развитие науки о поведении внес профессор Московского Государственного университета Л. В. Крушинский (1911–1984), один из основателей кафедры Высшей нервной деятельности биологического ф-та МГУ, которой он заведовал в последние годы жизни. Леонид Викторович обладал разносторонней биологической эрудицией и широким кругом научных интересов, включавших проблемы биологии развития, патофизиологии, генетики поведения, этологии, теории эволюции. Наряду с этим он прекрасно ориентировался в проблемах физиологии высшей нервной деятельности (павловской школы) и в 1937 г. был приглашен Л.А. Орбели в Колтуши в качестве консультанта запланированных еще И.П. Павловым работ по генетике типологических особенностей ВНД собак.

С начала 40-х гг. и вплоть до ее разгрома после августовской сессии ВАСХНИЛ в 1948 г., Л.В. Крушинский под руководством профессора М.М. Завадовского работал на кафедре динамики развития биологического факультета МГУ. В эти годы он выполнил серию работ по проблемам онтогенеза поведения и сформулировал концепцию так называемых «унитарных реакций» о соотношении врожденного и приобретенного в формировании целостного поведенческого акта.

Наибольшую известность получили его исследования мышления животных. В конце 50-х гг. Л. В. Крушинский, работавший на биологическом ф-те МГУ, совместно с сотрудниками организованной им лаборатории, которая сначала называлась «Лабораторией патофизиологии», а затем – «Физиологии и генетики поведения», приступил к многоплановому физиолого-генетическому исследованию зачатков мышления у широкого диапазона видов животных из разных отрядов и классов позвоночных. Нигде в мире подобные работы в тот период практически не проводились. Этот ученый внес большой вклад в дело изучения этой сложнейшей и интереснейшей проблемы, имеющей огромное значение для психологии. Л.В. Крушинский сформулировал рабочее определение рассудочной деятельности, а также предложил оригинальные методики ее лабораторного изучения. Основная ценность этих методик заключалась в том, что они были пригодны для тестирования представителей самых разных видов, что и было проделано в лаборатории Л.В. Крушинского. Это позволило дать сравнительную характеристику развития рассудочной деятельности в ряду позвоночных, от рыб до высших млекопитающих, проанализировать некоторые аспекты ее морфофизиологических механизмов и роль в обеспечении адаптивности поведения. Такой подход включал также попытки изучения генетической детерминации и онтогенеза этой формы поведения. Кроме этого, необходимо отметить и тот факт, что Л.В. Крушинский был прекрасным натуралистом. Поэтому данные лабораторных экспериментов он всегда старался сопоставить с образом жизни конкретного вида животного. Кроме того, Л.В. Крушинский проанализировал некоторые аспекты морфофизиологических механизмов рассудочной деятельности животных и ее роль в обеспечении адаптивности поведения, генетическую детерминацию и онтогенез этой формы поведения. Глобальным обобщением всего многообразия полученных в лаборатории фактов стала концепция физиолого-генетических основ рассудочной деятельности животных.

Работы Л.В. Крушинского представляли собой многоплановое физиолого-генетическое исследование зачатков мышления у широкого диапазона видов животных из разных таксономических групп. Следует отметить, что, хотя отечественная биология в целом, в том числе физиология животных и человека, казалось бы, глубоко восприняла эволюционную теорию и руководствовалась ею в своем развитии, именно гипотеза о наличии у животных элементов мышления вызывала скепсис и активное сопротивление представителей павловской школы, а также психологов. Между тем И.П. Павлов, на которого они обычно ссылались, в послед-



ние годы жизни признавал, что «было бы неоправданной претензией утверждать, что двумя описанными общими механизмами (временная связь и анализаторы) исчерпывается раз и навсегда вся высшая нервная деятельность высшего животного» (Павлов И.П. Павловские среды. М.; Л., 1949. С. 262–263).

Л.В. Крушинский был первым, кто привлек внимание коллег к этому высказыванию И.П. Павлова. Однако до недавнего времени ему не придавали должного значения, поскольку оно было сделано на так называемых «Павловских средах» – семинарах, регулярно проводившихся в лаборатории при жизни И.П. Павлова, – и опубликовано после расшифровки стенограмм, отредактированных его учениками. В связи с этим работы Л.В. Крушинского по рассудочной деятельности животных были встречены в штыки и долгое время сопровождались ожесточенной и неконструктивной критикой официальных кругов. Это положение изменилось только во второй половине 60–х гг. прошлого столетия.

Основные результаты и теоретические воззрения Л.В. Крушинского изложены в его книге «Биологические основы рассудочной деятельности» (1977), посмертно удостоенной Ленинской премии и переведенной на английский язык. В 1991 и 1993 гг. были изданы два тома «Избранных трудов» Л.В. Крушинского, в которые вошли наиболее важные статьи из его научного наследия.

Работы Л.В. Крушинского можно рассматривать с позиций разных наук о поведении, зоопсихологии, сравнительной психологии, этологии, генетики поведения, однако нельзя забывать, что основная часть его исследований проводилась на кафедре ВНД и в большой степени носила физиологический характер.

## **2.4. Экспериментальная психология**

### 2.4.1. Бихевиоризм

### 2.4.2. Гештальтпсихология

### 2.4.3. Сравнительная психология

В начале XX в. возникла кризисная ситуация в психологии. Причин ее было несколько: отрыв психологии от практики; почти тупиковая ситуация, связанная с многолетним использованием интроспекции в качестве основного метода научного исследования, оказавшегося несостоятельным; невозможность объяснить ряд основополагающих проблем самой психологии, в частности связь психических явлений с физиологическими и с поведением человека. Одновременно в психологии обнаружился колоссальный разрыв между теоретическими построениями и конкретным поведением человека. Кризису способствовала и теория эволюции Ч. Дарвина, которая анатомически сблизила человека и животных, показав общность их телесного устройства. В биологическом плане человек перестал быть существом особого рода; в его поведении обнаруживалось много общего с животными. Дарвин сделал первый решительный шаг в признании единства психики человека и животных. В свете этих данных возник интерес к поиску общего между человеком и животными и в других отношениях, например в интеллектуальных и речевых способностях. К тому же к этому времени образцом науки становятся точные и естественные знания. Психология на данном этапе этим требованиям не отвечала. Кризис привел к краху сложившихся основных направлений в психологии. Возникшие попытки его преодоления привели к созданию целого ряда новых, в том числе экспериментальных, направлений. Среди них непосредственное отношение к зоопсихологии имели бихевиоризм, гештальтпсихология и сравнительная психология.

### **2.4.1. Бихевиоризм**

К числу экспериментальных методов, возникших в период кризиса психологии в первые годы XX столетия, относится и бихевиоризм (от англ. Behavior – поведение). Его создателем считается американский ученый Джон Уотсон. Он открыто провозгласил необходи-

мость замены традиционного предмета психологии, а именно душевных явлений, (объявив их принципиально непознаваемыми при помощи естественно-научных методов,) на поведение, проявления которого можно зарегистрировать и оценить количественно. Для этого вполне достаточно выполнить три условия: точно описать само поведение, выяснить те физические стимулы, от которых оно зависит, и установить связи, существующие между стимулами и поведением. Научный поиск бихевиористов в основном и был направлен на выяснение соответствующих связей, чтобы на их основе объяснить поведение как реакции на стимулы. Основные положения бихевиоризма Дж. Уотсон четко сформулировал в программной статье «Психология глазами бихевиориста» в 1913 г.

Он утверждал:

поведение построено из секреторных и мышечных реакций организма, которые в свою очередь детерминированы действующими на животное внешними стимулами;

анализ поведения следует проводить строго объективно, ограничиваясь регистрацией внешне проявляющихся феноменов;

основным содержанием экспериментальной психологии является регистрация реакций в ответ на строго дозированное и контролируемое раздражение.

Эти положения произвели настоящий переворот в экспериментальной психологии. Впоследствии они были дополнены и расширены другими исследователями. С точки зрения бихевиористов, поведение животных и человека принципиально одинаково. Поэтому вполне допустимо, изучая поведение животных, непосредственно переносить на человека результаты соответствующих исследований и, наоборот, «по-человечески» трактовать виды и формы поведения животных. Утверждалось, что человек отличается от животного только большей сложностью своих поведенческих реакций и большим разнообразием стимулов, на которые он способен реагировать. Жесткая концептуальная схема бихевиоризма породила целый ряд новых, специфичных для него терминов. Именно бихевиористы были сторонниками упомянутой выше тенденции исследовать поведение только двух видов лабораторных животных – белой крысы и голубя. Они активно отстаивали тезис, что исследования психики должны сводиться к изучению поведения, прежде всего к анализу связей между стимулами и возникающими на их основе реакциями (принцип «смежности» (contiguity) стимула и реакции). На долгие десятилетия формула «стимул-реакция» (S-R) стала рассматриваться как универсальная основа для интерпретации поведения.

Сформулированные Д. Уотсоном принципы получили очень широкое распространение и дальнейшее разноплановое развитие. Большой вклад в развитие бихевиоризма внес американский исследователь Б.Ф. Скиннер (1904–1990). Он создал один из наиболее известных ныне методов изучения инструментальных, или оперантных, условных рефлексов в специальной экспериментальной камере, получившей среди исследователей название «скиннеровской камеры».

Стремление к объективизации науки о поведении в психологии, безусловно, было положительным моментом по сравнению с наукой о душе. Однако полностью оторваться от изучения психических феноменов было нельзя, учитывая их фактическое значение в жизни и поведении высших животных и особенно человека. Даже Д. Уотсон не мог полностью отрицать наличия и значения психических явлений в жизни человека. Он считал их функциями, которые выполняют некоторую активную роль в приспособлении организма к условиям жизни. В процессе развития бихевиоризма появились экспериментальные факты, выводы из которых вступили в противоречие с основными догмами этого учения. Поэтому довольно скоро ортодоксальные взгляды основоположника бихевиористского учения были смягчены его последователями.

Это было сделано в 30–е гг. XX столетия американским исследователем Э. Толменом (1886–1959). Этот ученый сформулировал новую концепцию, основанную на признании целенаправленности в поведении животного и допускавшую существование физиологических процессов, которые опосредуют проявление реакции на стимул. Она послужила основой для

последующего изучения когнитивных процессов. Эта научная гипотеза была названа необихевиоризмом.

В настоящее время убежденных сторонников «чистого» бихевиоризма практически не осталось. Однако это направление продолжает привлекать к себе внимание, в связи с интересными исследованиями на человеке, в первую очередь благодаря именно работам Б.Ф.Скиннера.

### **2.4.2. Гештальтпсихология**

Бихевиоризм, отрицающий наличие сознания у человека и его признаков у животных, очень быстро столкнулся с проблемами объяснения сложных экспериментов. Большинству экспериментаторов стало ясно, что сложное поведение невозможно объяснить, сводя его к простой совокупности рефлексов. Недостаточным оказалось и объяснение его наиболее сложных форм с позиций необихевиоризма. Был необходим более целостный подход к изучению поведения. Таким направлением в психологии, также заявившим о себе в период кризиса, явилась гештальтпсихология. Если бихевиоризм как один из путей выхода из состояния кризиса возник и получил свое основное развитие в США, то данное направление зародилось в 20–е гг. в Германии и получило признание в Европе. Гештальтпсихология тоже ориентировалась на естественные науки как на образец научного знания, но больше использовала достижения физики и математики, а не физиологии. В противоположность ассоциативной психологии первичными элементами психической деятельности гештальтпсихология считала не отдельные ощущения, а целостные образы – гештальты (gestalt), которые характеризуются константностью и устойчивостью. Центральным тезисом гештальтпсихологии является принцип целостности при анализе сложных психических явлений. Гештальтпсихология сформировалась на основе изучения механизмов восприятия зрительных образов, которые были перенесены на весь феномен мышления. По мнению ее сторонников, в мозге при контакте с внешним миром возникает некая структура «видения», или «мышления», которая называется «гештальтом». Затем, при сравнении различных «гештальтов» со структурой проблемной ситуации, может возникнуть совпадение между «образом» (гештальтом) и решением реальной задачи. Это совпадение в гештальтпсихологии называют озарением, или инсайтом. Инсайт, по мнению гештальтпсихологов, и является механизмом решения конкретной задачи.

Одним из основоположников этого направления был В. Келер (1887), который показал, что целостное поведение необходимо рассматривать как особое качество, не сводимое к образующим его частям – рефлексам и простым реакциям. По отношению к человеку гештальтпсихология связана с началом исследований организации сознания, а не формальным объединением ассоциаций и ощущений, как у бихевиористов.

Гештальтпсихологи заявили о себе утверждением о существовании собственных законов формирования сложных, целостных систем психических явлений, не сводимых к элементарным законам сочетания элементов. В исследованиях гештальтпсихологов изучение сложных явлений по элементам и их связям было заменено выяснением структуры этих связей и законов их формирования. По этой причине данное направление в истории психологии иногда называют структурной психологией.

Что касается животных, гештальтпсихология сыграла большую роль в анализе индивидуального развития их поведения и становления нервных функций.

### **2.4.3. Зоопсихология и сравнительная психология**

Зарождение научной зоопсихологии и сравнительной психологии относится к концу XVIII-началу XIX в., моменту появления трудов крупнейших биологов того времени – Ж. Бюффона и Ж.Б. Ламарка.

Зоопсихология – это наука о проявлениях, закономерностях и эволюции психического

отражения на уровне животного, о происхождении и развитии в онто- и филогенезе психических процессов у животных и о предпосылках и предыстории человеческого сознания.

Как отмечает Е.Н. Панов (1970), термин «зоопсихология» нередко используется в разных значениях. В частности, основанный в 1937 г. К. Лоренцем и О. Келером журнал, где публиковались основные работы этологов, также назывался зоопсихологическим («*Zeitschrift für Tierpsychologie*») – и лишь позднее был переименован в «*Ethologie*».

В конце XIX в., в противовес господствовавшему в психологии методу интроспекции, основанному на самонаблюдении, стал внедряться экспериментальный подход к изучению психики человека. Этот подход был предложен немецким ученым В. Вундтом (1832–1920). Тогда же начал свои исследования на животных и английский психолог Э. Торндайк. Своими экспериментами этот ученый существенно расширил арсенал методов объективного изучения поведения. Введенные им в практику лабораторного исследования методы, в том числе и метод «проблемных ящиков», позволяли количественно оценивать ход процесса научения (см. тему 1.3.1). Кроме самого эксперимента, ставшего весьма популярным среди экспериментаторов, Торндайк разработал графическое изображение хода выработки навыка – «кривую научения», которая находит свое применение и в наши дни. Работа Торндайка явилась поворотным моментом в развитии зоопсихологии. Наиболее важными ее моментами стали показанная роль подкрепления («закон эффекта») и возможность строгой количественной оценки поведения животных в эксперименте. Таким образом, Э.Торндайк стал признанным основоположником сравнительной психологии и зоопсихологии. Зарождение этого направления послужило стимулом для дальнейших работ в данном направлении и организации в Америке ряда лабораторий. Так, на грани XIX-XX вв. У. Смолл в университете Кларка начал исследовать обучение в лабиринтах у белых крыс. Роберт Йеркс в это же время стал заниматься сравнительной психологией в Гарварде. В Чикаго диссертацию о неврологическом и психологическом созревании у крыс написал Дж. Уотсон. К 1910 г. в США существовало уже восемь зоопсихологических лабораторий, а в нескольких других учебных заведениях читались лекции по этому предмету.

На ранних этапах развития зоопсихологии ученые работали с животными многих видов. Так, например, Р. Йеркс изучал медуз, дождевых червей, мышей и приматов. Были опубликованы работы, посвященные инфузориям, ракам, попугаям, крачкам и другим «не традиционным» животным.

Работы Торндайка впервые позволили экспериментально отдифференцировать различные формы индивидуального приспособительного поведения, показав, что в основе действий животного, которые часто воспринимаются как проявление разума, могут лежать более простые процессы, и прежде всего обучение методом проб и ошибок. Постепенно диапазон видов, изучаемых зоопсихологами, резко сузился. Среди экспериментальных исследований стали в основном преобладать работы по разным формам научения у белых крыс.

Одной из причин такой ситуации был вывод Э. Торндайка о том, что законы, управляющие научением, по существу одинаковы для всех видов. К такому выводу он пришел после проведения сравнительного изучения в эксперименте способности животных к обучению и сопоставления его скорости у представителей разных видов. Результаты данных экспериментов показали, что обезьяны обучаются несколько быстрее других животных, но в целом скорость обучения простым навыкам у всех млекопитающих приблизительно одинакова.

Подобные же данные были получены целым рядом других ученых, в том числе, несколько позже, Л.Г. Ворониным и его сотрудниками. Этот факт оказал важное влияние на будущие исследования, поскольку выяснилось, что все позвоночные обучаются приблизительно одинаково и изучать закономерности и механизмы этого процесса представлялось целесообразным на более доступных лабораторных животных – крысах и голубях. Многие десятилетия они были основными объектами зоопсихологических экспериментов, считавшихся «сравнительными», хотя на самом деле таковыми не являлись. Основное внимание при анализе поведения отводилось проблемам обучения.

Столь узкий выбор экспериментальных объектов зоопсихологов вызывал резкую кри-

тику со стороны ученых других поведенческих профилей. Так, например, в середине 40-х гг. американский психолог Ф. Бич опубликовал карикатуру, на которой была изображена играющая на дудочке белая крыса, бодро ведущая за собой в «пропасть заблуждения» узких специалистов-психологов.

Под сравнительной психологией понимается сравнительное изучение психических процессов у животных разных таксономических групп. В иностранной литературе сравнительно-психологическими обычно называют исследования способностей животных к обучению и рассудочной деятельности, проводящиеся в лабораторной обстановке. В нашей стране сравнительная психология, являющаяся составной частью учебного курса «Зоопсихология и сравнительная психология», обычно рассматривается в эволюционном аспекте с позиций концепции А.Н. Леонтьева об эволюции психики. Сравнительной психологии посвящен специальный раздел нашего учебника.

## 2.5. Сравнительная психология и зоопсихология в России

В России основоположниками научного изучения психической активности животных были К. Ф. Рулье и В. А. Вагнер. Основанное ими направление получило название зоопсихологии. Оно изучало проявления, закономерности и эволюцию психики животных. Особое внимание уделялось происхождению и развитию психики в онто- и филогенезе, а также выявлению возможных предпосылок и предыстории человеческого сознания. В 30–50-е гг. XX в. их труды получили дальнейшее развитие в работах Н.Н. Ладыгиной-Котс (1935; 1959), Н.Ю. Войтониса (1949), Г.З. Рогинского (1948) – специалистов по изучению психики человекообразных обезьян с точки зрения биологических предпосылок антропогенеза, возникновения и развития человеческого сознания. Объектом их исследований были манипуляционная активность и орудийная деятельность, сложные навыки и интеллект, стадное поведение обезьян – как предпосылка зарождения социальности и языка человека.

В XX в. в России проводилось множество исследований, посвященных поведению животных.

Среди них четко выделялись три основные направления:

- изучение поведения в природе;
- зоопсихологические исследования;
- изучение физиологических механизмов.

Зоологические исследования в начале века еще не называли этологическими, однако работы целого ряда российских ученых оказываются вполне созвучными работам классиков этологии. Так, например, в середине 30-х гг. Г.Л. Скребицкий и Т.И. Бибилова изучали поведение речных чаек на подмосковном озере Киево. В частности исследовалось отношение чаек к собственным яйцам. Ученые перекладывали яйца из одного гнезда в другое, заменяли их яйцами других видов, подкладывали в гнезда разнообразные макеты яиц, в большей или меньшей степени напоминавшие настоящие. Оказалось, что чайки охотно принимали за яйца практически любые гладкие предметы округлой формы. Анализируя результаты экспериментов, авторы пришли к выводу, что положительная реакция чайки на яйцо определяется лишь несколькими его элементарными признаками: округлостью, отсутствием выступов, углублений или насечек. Обсуждая полученные данные, Г.Л. Скребицкий и Т.И. Бибилова высказывали мысли, по своей сути, совершенно идентичные точке зрения этологов на роль ключевых раздражителей в поведении животных. Данная работа аналогична классическому исследованию Тинбергена, также проведенному на чайках, посвященному изучению пищевой реакции птенцов, в котором изучалось, как птенцы реагируют на форму головы и клюва взрослой птицы, цвет клюва и т.д. В опытах Тинбергена также использовались разнообразные макеты. Интересно отметить, что данные исследования были проведены совершенно независимо друг от друга, но выводы, сделанные учеными, весьма похожи.

Многочисленные и глубокие исследования поведения птиц в природе и лабораторных

условиях были проведены отечественными учеными-орнитологами А.Н. Промптовым и Е.В. Лукиной. Большое внимание эти ученые уделяли пластичности инстинктивного поведения, роли врожденного и приобретенного в формировании поведения.

Необходимо отметить, что в большей или меньшей степени поведением животных занимались практически все зоологи. Среди них можно отметить таких выдающихся ученых, как А.Н. Формозов, П.А. Мантейфель, Е. Г. Спангенберг, И.И. Барабаш-Никифоров, Н.А. Зворыкин, Д.Н. Кашкаров и многие, многие другие.

Очень большое внимание поведению и его роли в эволюции уделял выдающийся ученый-эволюционист А.Н. Северцов, основоположник эволюционной морфологии.

Уже в начале XX в. в России вполне сложилась зоопсихологическая школа, успешно развивавшаяся и в первой его половине. Среди русских зоопсихологов необходимо, прежде всего, отметить упомянутого выше В.А. Вагнера, внесшего огромный вклад в мировую и российскую науку.

Большое значение имели работы российского ученого В.М. Боровского, посвященные мотивациям поведения. В своих трудах этот исследователь уделял много внимания проблемам, связанным с внутренними ритмами живых организмов.

Целая группа ученых вполне успешно занималась исследованием поведения обезьян. Среди них первое место занимают работы Н.Н. Ладыгиной-Котс (см. тему 1. пункт 3.2). Среди многочисленных исследований, проведенных ею, особое место занимает сравнительное изучение развития в онтогенезе поведения детеныша шимпанзе и ребенка, которые нашли свое отражение в книге «Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях» (1935). Н.Н. Ладыгина-Котс в те годы возглавляла данное направление зоопсихологии в России. Под ее руководством проводились исследования поведения антропоидов в Московском зоопарке (см. Хрестомат. 2.1).

Следует отметить, что в первой половине XX в. ведущие зоопарки страны служили обширными лабораториями для проведения различных исследований, не приносящих вреда животным. Так, изучение психики приматов проводилось в Московском зоопарке группой исследователей во главе с Н.Н. Ладыгиной-Котс, в Ленинградском – под руководством Г.З. Рогинского, а в Киевском зоопарке подобные исследования возглавлял В.П. Протопопов. Множество зоопсихологических исследований было проведено Н.Ю. Войтоном и его учениками в питомнике обезьян в Сухуми.

Существовала и зоопсихологическая лаборатория в знаменитом «Уголке имени Дурова». Основал ее сам знаменитый дрессировщик, интересовавшийся научными основами формирования поведения животных. В лаборатории проводили зоопсихологические эксперименты многие ведущие ученые, регулярно проводились научные семинары. Лаборатория продолжила свое существование и после смерти знаменитого дрессировщика.

Самые большие достижения в науке о поведении животных в России были получены в области изучения физиологии высшей нервной деятельности. Широкую известность получили труды И.М. Сеченова, Н.К. Бехтерева, И.П. Павлова. Вопреки искусственно насаждаемому мнению, И.П. Павлов был ученым исключительно широкого профиля. Его занимали многие проблемы, связанные с поведением животных. Это было и «учение о высшей нервной деятельности», и формирование поведения в онтогенезе, и сложные формы поведения антропоидов, и проблемы генетики поведения. Большим достижением И.П. Павлова было создание колоссальной научной школы, включавшей в себя многих крупнейших ученых последующих лет.

К сожалению, негативные процессы в науке, возникшие в силу особенностей внутриполитической обстановки в СССР, в большой степени затормозили развитие науки о поведении животных.

После смерти И.П. Павлова в 1936 г. павловская школа стала приобретать в СССР черты монополии. В 1950 г. в Москве была проведена научная сессия, посвященная проблемам физиологического учения академика И.П. Павлова, так называемая «Павловская сессия» АН СССР. Ее сценарий в большой степени повторял печально известную сессию ВАСХНИЛ

1948 г., на которой была полностью разгромлена советская генетика. На этой «Павловской сессии» была сделана попытка официально утвердить право на существование в физиологии лишь одного исследовательского направления: Учения Павлова. Последователи этой теории отвергали как «порочные» все реально существующие факты, которые не укладывались в рамки концепции. И.П. Павлов (к этому моменту умерший), фактически полностью повторил печальную роль Мичурина в физиологии. Отныне единственно допустимым методом исследования работы головного мозга и поведения в целом стал «метод условных рефлексов». Все остальные идеи И.П. Павлова были прочно забыты. Под сомнение были поставлены даже официально опубликованные материалы семинаров его лаборатории, так называемые «Павловские среды», как якобы не проверенные и не подписанные самим Иваном Петровичем. Ссылки на «Павловские среды» официально не признавались. Таким образом, группа ортодоксальных сторонников идей Павлова полностью монополизировала эту область науки, подвергнув жесткой критике практически все другие концепции и направления физиологии, причем эта критика базировалась не на научных, а на идеологических позициях. Так же, как и после сессии ВАСХНИЛ, многие ученые были уволены со своих должностей, а их лаборатории закрыты.

Практически каждое научное сообщение или публикация в обязательном порядке должны были упоминать о «единственно верном научном направлении материалистической науки» в области физиологии. Такая ситуация превращала учение Павлова об условных рефлексах из научного направления в набор догм, следовать которым надлежало не только в области высшей нервной деятельности, но и в общей физиологии, медицине и психологии.

Господство этого учения в отечественной биологии на долгие годы, вплоть до начала 70-х гг., отодвинуло на задний план практически любые другие подходы к изучению поведения. Таким образом, начиная с 50-х гг., изучение высших психических функций животных в нашей стране сделалось объектом преимущественно физиологических исследований.

Ожесточенной критике подверглись и «западные» научные течения, например: этология, зоопсихология, бихевиоризм. Подобно генетике и кибернетике, они превратились в «лженауки» и «продажных девок» буржуазной идеологии. Результаты исследований, полученные в области этих наук, в России не публиковались и поэтому практически не доходили до научной общественности. Контакты с западными учеными также были сокращены до минимума. Научные статьи и монографии, опубликованные в нашей стране, крайне редко становились известны за рубежом. В силу этих обстоятельств между отечественной и зарубежной науками о поведении животных возник своего рода терминологический барьер. Он привел к тому, что зачастую объяснение результатов какого-либо эксперимента, проведенного нашими физиологами, оказывалось совершенно непонятным для зарубежных зоопсихологов или этологов. Такое положение не могло не ударить и по учению Павлова. В результате долгой изоляции нашей науки, даже в настоящее время, такие важные и очень содержательные понятия, как типологические особенности высшей нервной деятельности, свойства основных нервных процессов (возбуждения и торможения) – подвижность и уравновешенность, понятие об анализаторах и т.п. – остаются почти не известными мировой науке.

Однако, несмотря на жесткий пресс цензуры, некоторые опальные ученые в России все же продолжали свои исследования, практически нелегально.

Так, например, Н.Н. Ладыгина-Котс продолжала заниматься изучением поведения обезьян у себя дома, в квартире на территории Дарвинского музея, основателем и директором которого был ее муж Александр Федорович Котс. Л.А. Фирсов исследовал «условно-рефлекторную деятельность» антропоидов; Л.В. Крушинский, помимо своей любимой работы, занялся проблемами патологии поведения и вполне преуспел на этом поприще.

Положение в физиологии изменилось лишь после отставки Н.С. Хрущева, бывшего покровителем Т.Д. Лысенко, распространявшего свое влияние на все биологические дисциплины. Начиная с середины 60-х гг., в нашей стране стали активно переводить на русский язык и публиковать разнообразные книги, посвященные поведению животных, которые стали пользоваться огромным читательским спросом. Увеличилось и количество исследований,

касающихся поведения животных. Кроме вышедших из подполья оставшихся в живых ученых старшего поколения, проблемами, связанными с поведением, стало заниматься множество исследователей самых разных биологических специальностей.

### **Словарь терминов**

Бихевиоризм  
Гештальтпсихология  
Импринтинг  
Инсайт  
Когнитивные карты  
Необихевиоризм  
Этология

### **Вопросы для самопроверки**

Какие науки изучают поведение животных и в чем заключается различие их методологических подходов?

История становления науки о поведении животных.

Что такое бихевиоризм и необихевиоризм?

Что такое Гештальтпсихология?

Что такое метод проблемных клеток?

Что такое когнитивная карта?

Что такое «инсайт»?

Что является предметом изучения сравнительной психологии?

### **Список литературы**

- Дембовский Я. Психология обезьян. М., 1963.  
Дьюсбери Д. Поведение животных: Сравнительные аспекты. М., 1981.  
Ладыгина-Котс Н.Н. Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях. М., 1935.  
Ладыгина-Котс Н.Н. Развитие психики в процессе эволюции организмов. М., 1958.  
Леонтьев А.Н. Проблемы развития психики. М., 1972.  
Лоренц К. Кольцо царя Соломона // Человек находит друга. М., 1995.  
Лоренц К. Человек находит друга. М., 1995.  
Мак-Фарленд Д. Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция. М., 1988.  
Меннинг О. Поведение животных: Вводный курс. М., 1982.  
Прайор К. Не рычите на собаку! М., 1995.  
Тинберген Н. Поведение животных. М., 1969; 1978.  
Тинберген Н. Социальное поведение животных. М., 1993.  
Тих Н.А. Предыстория общества. Л., 1970.  
Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1993.  
Шовен Р. Поведение животных. М., 1972.  
Хайнд Р. Поведение животных: Синтез этологии и сравнительной психологии. М., 1975.  
Хрестоматия по зоологии и сравнительной психологии: Учебное пособие для студентов факультетов психологии высших учебных заведений по специальностям 52100 и 020400 «Психология». М., 1997.  
Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.  
Бериташвили И.С. Индивидуально приобретенная деятельность центральной нервной системы. Тифлис, 1932.  
Бериташвили И.С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. М., 1974.  
Бехтерев В.М. Общие основы рефлексологии человека. Л., 1926.



- Вагнер В. Биологические основания сравнительной психологии. Спб.:М., 1913.
- Дарвин Ч. О выражении ощущений у человека и животных // Собр. соч. М., 1953.
- Дембовский Я. Психология животных. М., 1959.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.; Л., 1937.
- Дембовский Я. Психология обезьян. М., 1963.
- Зорина З.А. Элементарное мышление животных и птиц // Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии. М., 1998. С. 160–172.
- Келер В. Исследование интеллекта человекоподобных обезьян. М., 1925.
- Котляр Б.И., Шульговский В.В. Физиология центральной нервной системы. М., 1979.
- Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. 2–е изд. М., 1986.
- Крушинский Л.В. Избр. труды. Т. 1. М., 1991.
- Ладыгина-Котс Н.Н. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян. М., 1959.
- Павлов И.П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности животных. М., 1973.
- Павлов И.П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга // Полн. собр. соч. Т. IV. М.; Л., 1952.
- Павлов И.П. Павловские среды. М.; Л., 1949. С. 262–263.
- Рогинский Г.З. Навыки и зачатки интеллектуальных действий у антропоидов (шимпанзе). Л., 1948.
- Северцов А.Н. Введение в теорию эволюции // Изд-во МГУ. М., 1981.
- Тинберген Н. Поведение животных. М., 1978.
- Толмен Э. Когнитивные карты у крыс и человека // Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии. М., 1997. С. 172–184.
- Уотсон Д.Б. Психология как наука о поведении. Одесса, 1925.
- Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1993.
- Фирсов Л.А. Память у антропоидов: Физиологический анализ. Л., 1972.
- Фирсов Л.А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л., 1977.
- Фирсов Л.А. Высшая нервная деятельность человекообразных обезьян и проблема антропогенеза // Физиология поведения: нейробиологические закономерности: Руководство по физиологии. Л., 1987. С. 639–711.
- Фирсов Л.А. По следам Маугли // Язык в океане языков. Новосибирск, 1993. С. 44–59.
- Ярошевский М.Г. История психологии от античности до середины XX века. М., 1997.

### **Темы курсовых работ и рефератов**

- Основные положения этологии и ее связь с другими науками о поведении.
- Физиология высшей нервной деятельности и ее роль в изучении поведения.
- Развитие зоопсихологических исследований в России.
- Л.В. Крушинский и его вклад в развитие науки о поведении.
- Основные направления изучения поведения животных в природе.

п. 3.1., п. 3.2., п. 3.3., п. 3.4., п. 3.5., п. 3.6.

## **ТЕМА 3. ИССЛЕДОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В ПРИРОДЕ**

- 3.1. Краткая история изучения поведения животных в природе
- 3.2. Основные направления изучения поведения животных
- 3.3. Изучение популяционных взаимоотношений
- 3.4. Изучение поведения отдельных таксономических групп
- 3.5. Поведение животных в урбанизированной среде
- 3.6. Исследование поведения человекообразных обезьян в естественной среде обитания

Изучением поведения животных невозможно заниматься в белом халате, тратя на это строго определенное время, регламентированное рабочим днем. Для того чтобы понять все нюансы поведения, исследуемый объект необходимо досконально изучить. Нужно знать о животном все: что оно ест и какую пищу любит больше всего, когда спит и когда бодрствует, какой материал предпочитает в качестве подстилки в гнезде и т.д. Наблюдения непосредственно в природе требуют многочасовых и многомесячных сидений в засаде и многокилометровых троплений по следу. Исследователю приходится продираться сквозь чащу, лазить по горам, вязнуть в болотах, будучи при этом обвешанным тяжелой техникой в виде бинокля, фотоаппарата с телеобъективом, радиопередатчика и т.д. Содержание нетрадиционных лабораторных объектов в неволе требует практически круглосуточного внимания. Животные имеют обыкновение заболеть, драться, убегать из вольер или рожать в самое неудачное время. Поэтому приходится оставаться ночевать на работе или брать зверей домой. Сам исследователь при этом должен быть практически мастером на все руки. Он должен уметь строить вольеры и домики, налаживать и чинить радиоаппаратуру, компьютеры, автомобили и лодочные моторы, косить траву, рубить мясо, варить супы, каши и компоты, делать уколы, накладывать швы, принимать роды и еще много всего другого. Таким образом, подобная работа превращается в совершенно особый образ жизни, который и ведут сотрудники зоопарков, биостанций, заповедников, вивариев и научно-исследовательских лабораторий. Семейная жизнь такого энтузиаста может сложиться только с единомышленником. История знает множество примеров подобных семейных пар. Это, например, супруги Шаллер, Адамсон, Крейслер, Ван Лавик Гудолл, Лукина и Промптов, Голованова и Пукинский и многие другие одержимые и окрыленные люди. Дети подобных родителей порой вырастают вперемешку с подопытными объектами, а зачастую и сами служат ими. Примером тому могут служить сравнительные исследования детей и детенышей человекообразных обезьян.

Кроме того, исследователи поведения животных в природе весьма рьяно вступаются за сохранение животных, которых изучают, и мест их обитания, что порой приводит к тяжелым столкновениям с местным населением или даже местной властью. В результате таких конфликтов погибли от рук браконьеров Даяна Фосси, Джой Адамсон, советский ученый, изучавший тигров на Дальнем востоке, Леонид Капланов и целый ряд других отважных людей.

### **3.1. Краткая история изучения поведения животных в природе**

Поведение животных стало предметом изучения еще задолго до периода расцвета естественных наук. Знакомство с повадками животных было жизненно необходимо человеку на заре цивилизации. Оно способствовало успеху в охоте и ловле рыбы, приручению животных и развитию скотоводства, строительству и спасению от стихийных бедствий и т.д. Накопленные путем наблюдения знания служили основой для первых собственно научных обобщений, которые всегда были связаны с выяснением связи между человеком и животными и их положения в картине мироздания. Древние представления об инстинктах и разуме животных сформировались на основе наблюдения за животными в естественной среде обитания. Огромный вклад в изучение и понимание поведения внесли систематические наблюдения за животными разных таксономических групп, выполненные зоологами и натуралистами широкого профиля. До сих пор остаются интересными и актуальными книги Ч. Дарвина, А. Брема, В.А. Вагнера, Ж. Фабра, Э. Сетон-Томсона, Г. Гагенбека и других авторов конца XIX – начала XX в. Активное развитие экспериментальных направлений в первой половине XX в. несколько снизило популярность чисто описательных методов, применявшихся зоологами-натуралистами, и потребовало от них внедрения более точных методик. Стремительное развитие техники сделало возможным использование принципиально новых методов, например, дистанционное наблюдение с помощью биотелеметрии, применение радиоактивных изотопов, эхолокационных установок и т.п.

С середины прошлого века во всем мире, а с начала 60-х гг. и в нашей стране исследования поведения животных в естественных и приближенных к ним условиях снова приобре-

тают широкий размах. Поведение становится одной из главных проблем, которой уделяют внимание все исследователи, изучающие животных. В стороне остаются разве что ортодоксальные морфологи. Эти работы были и остаются достаточно разнообразными по содержанию. В течение последних десятилетий, как в нашей стране, так и за рубежом, было выпущено огромное количество печатных работ на данную тему, проанализировать которые в данной книге совершенно невозможно. Поэтому мы рассмотрим лишь основные направления, в которых проводились исследования поведения животных в природе, не касаясь основной массы литературных источников и упомянув лишь некоторых корифеев, главным образом отечественной науки.

Интерес к поведению животных резко возрос после издания в нашей стране целого ряда научно-популярных книг, написанных западными авторами и переведенных на русский язык. Среди них, прежде всего, необходимо отметить книги Б. Гржимека, Д. Дарелла, Я. Линдблада, Р. Шовена, Ж. Кусто, Н. Тинбергена, К. Лоренца, Дж. Лилли и др., которыми буквально зачитывались как специалисты-биологи, так и широкая масса читателей, не имевшая ни малейшего отношения к биологии. Многие из этих книг дали толчок началу специфических направлений исследования поведения животных. Так, например, вышедшие в 1966 году книга американского биолога Л. Крейслера «Тропами карибу», и в 1968 г. – книга канадского естествоиспытателя, этнографа и писателя Фэрли Моуэта «Не кричи – волки!», посвященные изучению поведения диких волков, вызвали колоссальную волну интереса к этим животным и способствовала развитию наблюдений за поведением животных в дикой природе.

## **3.2. Основные направления изучения поведения животных**

### 3.2.1. Регистрация этограмм

### 3.2.2. Коммуникации животных

### 3.2.3. Биологические ритмы

В настоящее время этологические наблюдения становятся неотъемлемой частью любого полноценного зоологического исследования по биологии вида. Важнейшая роль в выяснении адаптивного значения тех или иных форм поведения принадлежит полевым исследованиям. Исследования поведения животных в природе ведутся в разных направлениях. В одних случаях изучается какая-либо часть поведенческого комплекса, например агрессивное поведение, миграции, гнездостроительная или орудийная деятельность. Подобные исследования могут касаться лишь одного вида или носить сравнительный характер и затрагивать разные таксономические группы. Много работ, посвященных поведению, связано с комплексным изучением популяций и происходящими в них процессами. Обширный класс исследований касается изучения поведения одного вида или группы близких видов. Данные работы проводятся в нескольких направлениях.

Во-первых, это труды зоологов, работающих в заповедниках, заказниках и просто в научных экспедициях и накопивших огромный запас наблюдений за поведением диких животных в природе.

Во-вторых, это специальные работы, когда наблюдатель поселяется в непосредственной близости от места обитания изучаемого объекта, постепенно приучает животных к себе и тщательно исследует их поведение.

В-третьих, это специальные наблюдения за прирученными животными, возвращенными в естественную среду их обитания.

В-четвертых, это наблюдения за животными в условиях, приближенных к естественным: большие вольеры, искусственно созданные популяции и т.п. Во многих случаях исследователи вели параллельные наблюдения за животными в естественных условиях и в вольерах, что позволяло уточнить многие, недоступные при наблюдениях только в природе, детали поведения, в том числе связанные с организацией сообществ и коммуникаций у целого ряда видов.

### **3.2.1. Регистрация этограмм**

Среди этологических методов исследования поведения в природе важное место отводится регистрации этограмм, т.е. всей последовательности поведенческих актов и поз животного, что приводит к доскональному знанию поведенческого репертуара животных данного вида. На основе этограмм можно составить соответствующие «социограммы», графически демонстрирующие частоты проявления тех или иных актов поведения при общении особей в группах. Таким образом, составление этограмм представляет собой четкий количественный метод, позволяющий, помимо визуального наблюдения, достаточно широко использовать автоматические приемы регистрации отдельных поведенческих актов. Этот метод изучения позволяет не только проводить сравнение между отдельными видами, но и достаточно точно выявить влияние отдельных факторов среды, возрастные и половые различия, а также межвидовые взаимоотношения. Наиболее полная картина поведенческого репертуара животного складывается при сочетании полевых наблюдений с наблюдениями в лабораторной или вольерной обстановке за прирученными животными.

В процессе подобных исследований изучено поведение многих видов животных, в том числе и таких, которых до сих пор не касались классические этологи. Эти работы существенно расширили спектр изученных видов и таксономических групп по сравнению с теми, которые были изучены ранее.

### **3.2.2. Коммуникации животных**

Специфическую часть исследований, составляет изучение коммуникативных процессов. Работа в этом направлении дает не только важные теоретические результаты, но и открывает новые перспективы управления поведением животных.

Очень большое внимание уделяется ольфакторной коммуникации-обонянию. Так, описана роль обонятельных сигналов в социальном, агрессивном, половом, пищедобывательном и других биологических формах поведения многих видов животных. Особая роль уделяется изучению морфологии и функции хеморецепторов, а также специфических феромонов: агрессии, видовой принадлежности, пола, физиологических состояний. Изучение химической коммуникации целого ряда видов показало способность животных выделять разнообразные феромоны и, используя специфические железы, осуществлять мечение территории с целью передачи специфической информации особям как своего, так и других видов.

Описаны видоспецифические реакции многих видов на разнообразные запахи и зависимость их от погоды, времени года и целого ряда других внешних причин. Специально изучены особенности мечения участка обитания. Разработан ряд приманок, которые позволяют вести успешный отлов животных, преследующий разные цели, при этом оказывается возможным дифференцированное изъятие из популяции совершенно определенных особей. Успешно развиваются исследования возможностей обонятельного анализатора домашних собак, и расширяется сфера практического применения их чутья.

Многими исследователями изучается акустическая ориентация и общение. Фактически этими исследованиями занимается отдельная наука – биоакустика. В задачи биоакустики входит изучение всевозможных способов звуковой связи между живыми существами, механизмы образования и восприятия звуков, а также принципы кодирования и декодирования передаваемой информации в живых биоакустических системах. Биоакустика интересуется и объединяет не только этологов и зоопсихологов, но и зоологов, физиологов, психологов, инженеров-акустиков, лингвистов, математиков и инженеров-конструкторов. Исследованы акустические сигналы многих представителей разных таксономических групп животных от насекомых до человекообразных обезьян, и их роль в общении, как внутривидовом, так и межвидовом. Огромное внимание уделяется проблемам эхолокации. Большой размах получили работы, связанные с акустической коммуникацией дельфинов. Изучены морфологиче-

ские структуры, определяющие изучение сигналов и их прием, обработку информации и управление на основе ее поведением. Детально изучена и эхолокация дельфинов.

У стадных и стайных животных особенно важную роль приобретает визуальное общение. Как правило, оптические метки совмещаются с химическими, что увеличивает значение такой сигнальной сети для ориентации в пространстве и как средства разграничения индивидуальных и групповых территорий. Хорошо изучены демонстративные позы и движения, играющие важную роль в социальном поведении.

Совершенно особое место занимает проблема языка животных, включающая в себя комплексное изучение всех видов коммуникаций, являющихся его слагаемыми. Исследования, посвященные этой теме, проводятся как в природной, так и в лабораторной обстановке. Работы, проводимые в природе, оказываются возможными только при условии хорошей технической оснащённости экспериментаторов. Поэтому большая доля данных исследований осуществляется в условиях, приближенных к естественным, а также на прирученных животных, выращенных в искусственных условиях. Особую часть языковой проблемы составляют работы, посвященные обучению животных языкам-посредникам, изучение которой ведется главным образом в лабораторных условиях и будет рассмотрена нами несколько позже.

### **3.2.3. Биологические ритмы**

Специальной главой в изучении поведения стали исследования суточных ритмов активности животных. Изучено влияние внешних и внутренних факторов на суточный ритм активности. Установлены общие свойства суточного ритма разных таксономических групп: эндогенность – связь со всей организацией животного, инерционность – сохранение некоторое время после изменения внешних условий, лабильность, адаптивность. Оказалось, что свет является главным синхронизирующим фактором, а температура, ветер, осадки оказывают десинхронизирующее действие.

Было показано, что инстинктивное поведение в большой степени зависит от сезонных ритмов, которые способствуют определенной периодичности жизненных процессов животного, например, размножению, миграциям, запасанию корма и т.д. На проявление некоторых инстинктивных действий у ряда вида животных оказывают влияние солнечные, лунные и другие биологические ритмы.

## **3.3. Изучение популяционных взаимоотношений**

3.3.1. Пространственно-экологическая структура популяций

3.3.2. Популяционная генетика

3.3.3. Методы изучения поведения животных в популяциях

### **3.3.1. Пространственно-экологическая структура популяций**

В изучении поведения животных в природе большое место уделяется таким вопросам, как структура популяций, типы популяций, внутривидовые и внутривидовые отношения, эволюция популяций и роль популяций в эволюции. Большой вклад в изучение структуры популяций животных внесли такие корифеи отечественной зоологии, как Н.П. Наумов и И.А. Шиллов.

Н.П. Наумов показал, что поддержание сложной системы внутривидовых группировок, а также управление их динамикой обеспечивается с помощью системы каналов коммуникаций. Вносимые жизнедеятельностью животных изменения в окружающую среду, в виде разнообразных меток и следов, приобретают информативное значение и служат основой как внутривидовой, так и межвидовой пространственной ориентации. Таким образом, трансформированная животными среда становится частью надорганизменных систем-популяций и биоценозов, образуя своеобразное сигнальное биологическое поле, имеющее огромное ин-

формационное значение для всех организмов, населяющих данный биогеоценоз.

И.А. Шилов из всего многообразия пространственно-экологической структуры популяций, выделяет два основных принципа построения, отличающихся способом использования территории. Видам, ведущим оседлый образ жизни, присущ интенсивный тип использования пространства. Для тех видов, которые ведут кочевой образ жизни, характерен экстенсивный тип использования территории. Оба типа использования территории можно, в свою очередь, дифференцировать на более мелкие подразделения, каждое из которых характеризуется совершенно особыми внутригрупповыми отношениями. Такая классификация популяций оказывается весьма полезной для изучения социального поведения животных.

Сопоставление характера общественных отношений у китообразных и ушастых тюленей показало, что у китообразных характер общественных отношений отличается сложными лабильными формами поведения, наличием разнообразных коммуникационных сигналов, сотрудничеством и взаимопомощью среди взрослых особей, многолетней привязанностью детенышей к своим матерям и сильно развитым материнским инстинктом. Чрезвычайно пластично игровое поведение дельфинов.

В семействе ушастых тюленей с крайне выраженной общественной полигамной структурой формы социального поведения жестко запрограммированы, отличаются малой лабильностью и определяются главным образом агрессией и конкуренцией среди членов общества (см. Хрестомат. 3.1, 3.2).

### **3.3.2. Популяционная генетика**

Очень существенной областью этологии, граничащей с генетикой и эволюционным учением, является популяционная генетика. Важнейшим положением популяционной генетики является факт дробления популяции на отдельные локальные микроэволюционные группы кастово-родственных животных. Такая дифференциация популяций создает благоприятные возможности для проявления генетической изменчивости в популяции.

Основные исследования по популяционной генетике были выполнены учениками и сотрудниками С. С. Четверикова. Они впервые продемонстрировали важную роль микропопуляций в процессе эволюции. Во второй половине XX столетия появилось большое количество работ, в которых была отражена роль этологической изоляции в дифференциации популяции. Так, например, В. М. Белькович и А. В. Яблоков показали, что вся популяция дельфинов белух разбивается на семейно-кастовые группировки, тщательно поддерживающие родственные отношения в течение всей жизни. Эти наблюдения были позднее подтверждены наблюдениями за целым рядом других животных.

### **3.3.3. Методы изучения поведения животных в популяциях**

Поведение целого ряда крупных млекопитающих изучается в основном посредством троплений. Данный метод заключается в том, что исследователь по следам прослеживает все перемещения зверя в течение какого-либо отрезка времени. Лучше всего следы животного оказываются видны на свежеснеженном снегу. Тропление дает возможность воссоздать с наибольшей полнотой и точностью картину зимних перемещений животных. Оно дает хорошее представление об индивидуальном участке, его границах и взаимоотношениях данного животного с представителями того же вида, занимающими соседние участки.

Использование мечения животных радиоактивными изотопами открыло принципиально новые перспективы, позволяя с недоступной другим методам точностью судить о цикличности в использовании различных частей индивидуальных участков зверей, о пространственной структуре популяции и ее динамике.

Метод биотелеметрии широко применяется для прослеживания за перемещениями отдельных особей. Его огромное преимущество заключается в том, что он дает возможность точно определить местонахождение животного в любой момент. Данный метод оказался

весьма удобен для исследования многих сторон жизни животных.

Множество проведенных работ касается внутривидовых взаимоотношений у представителей разных видов. Подобные исследования проводились на животных самых разных таксономических групп, но самыми традиционными из них были и продолжают оставаться грызуны. Чаще всего подобные работы проводятся на животных, помещенных в искусственные, приближенные к естественным условия. В некоторых случаях исследователям удавалось сочетать работу в таких условиях с наблюдениями в природе.

Наиболее сложной оказывается проблема физиологического анализа поведения, наблюдаемого непосредственно в природной обстановке. Здесь, как правило, исследователь сталкивается не только с влиянием большого количества факторов среды и условий жизни, но и с неоднородной по генетическому составу популяцией вида, со значительной индивидуальной изменчивостью у отдельных ее представителей. Тем не менее полевые исследования поведения животных в последние годы получили широкое развитие.

### **3.4. Изучение поведения отдельных таксономических групп**

3.4.1. Краткая история

3.4.2. Изучение поведения вида непосредственно в месте его обитания

3.4.3. Поведение грызунов

3.4.4. Поведение копытных

3.4.5. Поведение хищников

3.4.6. Наблюдения за выращенными в неволе и возвращенными в природные условия животными

#### **3.4.1. Краткая история**

На заре развития зоопсихологии и физиологии высшей нервной деятельности основные исследования проводились на белых крысах, голубях, кошках, собаках. Высшие психические функции изучались на человекообразных обезьянах. Ученые считали, что такой диапазон исследуемых видов вполне достаточен для познания основных закономерностей развития поведения. Этологи, прежде всего К. Лоренц и Н. Тинберген, заметно расширили спектр изученных видов, однако они также имели довольно узкий круг изблюбленных объектов. Так, несмотря на то, что Н. Тинберген проводил наблюдения за животными многих видов, в том числе роющими осами, гренландскими ездовыми собаками, и т.д., основные его научные выводы были сделаны на основе исследований поведения серебристых чаек и рыбок-клоушечек. Любимыми объектами исследований К. Лоренца стали галки, серые гуси, разные виды уток, а также домашние собаки и кошки. По мере развития научных знаний о поведении, все более и более насущным становилось накопление информации о поведении представителей всего многообразия животного мира, поскольку только таким образом возможно понять закономерности эволюции поведения и психики.

Многие исследователи посвятили свою работу детальному описанию поведения самых разных видов, от насекомых до млекопитающих. Во второй половине XX в. в России выпущено множество строго научных, а также ничуть не уступающих им, написанных великолепным языком научно-популярных монографий, принадлежащих перу как российских, так и иностранных исследователей, посвященных поведению отдельных видов.

Изучению насекомых посвящены исследования А. Захарова, Г. Длусского, Ж. Резниковой, Г. Мазохина-Поршнякова, П. Мариковского, А. Халифмана и др. (см. Хрестомат. 3.2).

Среди авторов многочисленных монографий о птицах можно вспомнить К. Лоренца, Н. Тинбергена, О. Хейнрота, Б. Хейнриха, Е. Лукину и А. Промптова, А. Мальчевского, Михеева, Голованову и Пукинскую и др.

Е. Лукина и А. Промпотов всю жизнь посвятили изучению поведения птиц. Их загородный участок в Колтушах под Ленинградом был превращен в своеобразный птичий запо-

ведник, где было развешена масса искусственных гнездовых, постоянно велась подкормка, летом ставились водоемы для питья и купанья. Посещающие их участок птицы привыкли к постоянным наблюдениям и практически не боялись исследователей. Это позволило им изучить многие закономерности поведения птиц. Кроме того, фактически существовала и домашняя лаборатория, где содержалось и успешно размножалось множество ручных птиц. Таким образом, этим ученым удалось, не выезжая из дома, оказаться непосредственно в среде обитания своих подопытных объектов.

Среди множества работ, посвященных изучению поведения животных, нельзя не отметить труды российского ученого Е.Н. Панова. Последовательные и фундаментальные исследования поведения птиц, которые можно рассматривать как творческое развитие классической этологии, принадлежат именно ему. Е.Н. Панов прошел хорошую школу полевой орнитологии и одним из первых в нашей стране начал использовать профессиональную звукозаписывающую аппаратуру для анализа коммуникационного поведения птиц. Глубокий знаток поведения птиц в естественных условиях, он выполнил серии сравнительных исследований различных аспектов социального поведения каменок, сорокопутов, чаек и других групп видов. На основе огромного фактического материала, собранного в многочисленных экспедициях, и глубокого знания мировой литературы он смог создать ряд фундаментальных концепций механизмов коммуникационного поведения птиц, этологической структуры популяций и видообразования (Панов, 1983). Е.Н. Панов – автор ряда блестящих научно-популярных книг о разных аспектах поведения животных (Панов, 1970а, б) (см. Хрестомат. 3.1). В качестве редактора переводов книг классиков этологии (прежде всего К. Лоренца и Н. Тинбергена), а также автора предисловий к ним Е.Н. Панов сделал доступными широкому читателю исследования по этологии и способствовал широкому распространению представлений об этой науке. В 2000 г. увидела свет его монография «Бегство от одиночества», посвященная социальному и половому поведению животных.

### **3.4.2. Изучение поведения вида непосредственно в месте его обитания**

Большая часть опубликованных монографий касается исследования поведения млекопитающих. Для этого многие исследователи надолго поселялись в непосредственной близости к объекту исследования и в течение длительного времени ждали, пока животные привыкнут к такому соседству. В 1959 г. английский ученый Дж. Шаллер, вместе со своей супругой приехал в Национальный парк на границе Заира и Руанды с целью изучения поведения горных горилл. Супруги Шаллер провели в диких джунглях рядом с гориллами целый год, и их наблюдения в корне изменили представления об этих животных. Написанная Шаллером книга «Год под знаком гориллы» стала поистине научным бестселлером, поразившим умы множества читателей. В 1963 г. по стопам Шаллера в тот же национальный парк изучать горилл отправилась американская исследовательница Д. Фосси. Она провела бок о бок с этими удивительными животными около 20 лет и была убита браконьерами, против которых усиленно выступала. История Д. Фосси в какой-то мере легла в основу знаменитого триллера о Кинг-Конге. Книги Д.Фосси, в том числе хорошо известная в России «Гориллы в тумане», внесли огромный вклад в познания о поведении наших ближайших родственников.

В 1960 г., совсем молодой, 18-ти летней девушкой начала свои, ставшие знаменитыми исследования поведения в природе шимпанзе английская исследовательница Дж. Гудолл. Ее наблюдения продолжались свыше 30 лет. Ей удалось добиться непосредственных дружеских контактов с обезьянами и провести с ними целый ряд поведенческих экспериментов в местах их обитания. Много ценных наблюдений за мартышковыми обезьянами было сделано в природе Дж. Круком.

Подобным же образом изучали и представителей других таксономических групп.

Несколько позже, уже известный нам Дж. Шаллер изучал в центральной Азии снежных барсов, ведущих строго одиночный, территориальный образ жизни. Он постоянно наблюдал



за каждым животным в отдельности и пытался проследить биографию каждого зверя.

Дж. Гудолл, вместе со своим мужем Г. Ван Лавик изучала поведение павианов, гиен и гиеновых собак. Результаты этих исследований известны нам по их книгам «В тени человека» и «Невинные убийцы».

Канадский этнограф и естествоиспытатель Ф. Моуэт несколько лет в одиночестве прожил в палатке рядом с волчьим логовом, изучая семейную жизнь волков и их взаимоотношения с другими стаями. Подобным же образом наблюдали за волками и североамериканскими северными оленями карибу супруги Крейслер, также жившие в палатке неподалеку от логова волков.

### **3.4.3. Поведение грызунов**

Ряд крупных исследований, посвященных экологии грызунов, содержат сведения по поведению этих животных, в том числе образу жизни, использованию нор, суточной активности, перекочевкам. Множество исследований советских зоологов посвящено участкам обитания грызунов и особенностям их использования. Большинство этих работ основано на материалах мечения и регистрации повторных поимок. Широкое распространение получили исследования этологической структуры популяций и внутрипопуляционных отношений грызунов.

Среди подобных исследований можно упомянуть работы, весьма актуальные в практическом отношении, посвященные поведению серых крыс и домовых мышей. Так, например, многими исследователями было показано, что формирование иерархической структуры в группах серых крыс проходит в два этапа: становления и стабилизации, причем динамика этого процесса зависит от индивидуальных особенностей включенных в группу животных.

Ряд исследователей изучали агрессивное поведение мышей при ссаживании на нейтральной территории. Была показана возможность прогнозирования характера встречи по поведению и реакции одного из животных на начальных этапах контакта, а также проанализированы факторы, влияющие на проявление агрессивности. В частности, было изучено влияние старших самцов в группах домовых мышей на агрессивность и половое поведение молодых. Достаточно подробно как в природных, так и в лабораторных условиях было изучено популяционное поведение разных видов песчанок, сурков, луговых собачек и др. Особый интерес у исследователей вызвало социальное и строительное поведение бобров.

### **3.4.4. Поведение копытных**

Особенно значительны успехи изучения поведения разных видов копытных. Большой интерес представляют работы С.А. Северцова (1951), развившего теорию о рогах парнокопытных как турнирном оружии в борьбе за самку. Благодатный материал для изучения различных форм ритуализации представляют собой те группы копытных животных, самцы которых вооружены рогами разнообразной формы (козы, овцы, олени, антилопы и др.). На первый взгляд, эти рога производят впечатление опасного оружия, и, рассматривая их, мы мысленно представляем себе драку двух столь основательно вооруженных самцов как беспощадное кровопролитие. Однако даже чуть более внимательное изучение формы рогов у большинства видов копытных заставляет нас усомниться в том, что с помощью такого оружия можно нанести оппоненту сколько-нибудь серьезную рану. Действительно, у многих видов рога изогнуты внутрь или обращены назад, или многократно ветвятся, тогда как наиболее эффективными в качестве орудия нападения были бы короткие заостренные рога, обращенные прямо вперед.

Всестороннее изучение рогов у копытных животных позволило канадскому исследователю В. Гейсту построить очень интересную и правдоподобную гипотезу относительно эволюции этих загадочных органов. Прежде всего, он пришел к выводу, что рога не играют существенной роли в защите против хищников, и поэтому их эволюцию надо рассматривать

исходя из взаимоотношений отдельных особей в пределах вида (то есть с точки зрения социального поведения). В. Гейст выделил четыре основные стадии в эволюции рогов и соответственно в эволюции демонстративного поведения у копытных.

Баскин Л.М. (1986) в течение многих лет изучал социальную структуру стад северных оленей. Одним из оригинальных аспектов его работы был анализ традиционных приемов оленеводов с точки зрения этолога. Он пришел к выводу, что успешное взаимодействие человека с многотысячными стадами этих животных базируется на тонком знании особенностей их поведения.

Наблюдая за стадами северных оленей, Баскин изучил формирование поведения лидеров, разработал принципы управления поведением оленей. Изучение поведения ряда видов копытных позволило этому исследователю установить преобладание в онтогенезе поведения копытных облигатного обучения, что обеспечивает формирование у животных реакций, соответствующих условиям, в которых обитает материнская популяция. Различия в поведении домашних и диких копытных объяснено обстановкой облигатного обучения домашних на стадии, соответствующей моменту полового созревания диких из-за упрощенной среды обитания, нарушения социальной преемственности опыта. Баскиным разработано положение о типах вожаков у копытных: лидере, доминанте, руководителе, показаны механизмы формирования их поведения. Он описал принципы рассредоточения копытных по пастбищу на основе соблюдения видоспецифичной врожденной индивидуальной дистанции. Таким путем эволюционно предупреждено разрушение копытными пастбищ (см. Хрестомат. 3.3).

### **3.4.5. Поведение хищников**

В 70–е гг. в СССР стали проводиться собственно этологические исследования хищников. Большое внимание привлекло поведение тигра. А.Г. Юдаков (1974) установил наложение территории тигра-самца на территории самок, причем тигрицы могли использовать тропы самца, пользовались его защитой от других самцов. Животные, не имевшие своего участка, бродяжничали и не участвовали в размножении. Е.Н. Матюшкин (1973, 1974, 1977) посвятил свои исследования ориентации тигров на участке обитания, их поведению в обжитых районах. Им сделан вывод о возможности обитания тигра в соседстве с человеком.

В последнее десятилетие усилился интерес исследователей к белому и бурому медведю. Изучены, в частности, особенности залегания белых медведей в берлоги (см., например: Беликов, Куприянов, 1977). Интересные исследования по поведению бурых медведей проведены Н.К. Верещагиным (1967), Грачевым Ю.М. (1977), В.С. Пажетновым (1977), В.Е. Костоглодом (1976).

Значительный размах приобрело изучение поведения волков. Большое значение приобрела проблема соседства человека и волка, адаптации в поведении хищника к обитанию в культурном ландшафте. При сокращении численности волка наблюдается расширение индивидуальных охотничьих участков благодаря исчезновению на соседних территориях «запретительных меток».

Многие авторы отмечают способность волков оценивать обстановку во время охоты и находить правильный выход из критического положения. Исключительно интересной адаптацией к выживанию нарушенной человеком популяции является способность к гибридизации в природе с собакой – обычно пищевым объектом.

Среди работ, посвященных изучению биологии кунных, на первое место необходимо поставить монографию Д. В. Терновского (1977), в которой подробно освещены вопросы онтогенеза хищнического поведения и взаимоотношений многих видов. Много сведений по поведению кунных содержится также в работах П.А. Мантейфеля (1934, 1947), В.И. Тихвинского (1937), Г.А. Новикова (1938), В.П. Вшивцева (1972), А.Г. Войлочникова (1977), В. Рожнова.

Использование камней для раскалывания раковин моллюсков широко распространено среди каланов в Калифорнии. Однако эта способность редко встречается в более северных

районах обитания. На Командорских островах это явление не наблюдал никто из наших исследователей. Наблюдение за каланами показывает, что они обладают весьма пластичными формами поведения, и это позволяет предположить, что они имеют достаточно развитую рассудочную деятельность.

### **3.4.6. Наблюдения за выращенными в неволе и возвращенными в природные условия животными**

Интересным методом изучения поведения млекопитающих, мало доступных наблюдению в природе, стало выращивание ручных животных. Выдающиеся успехи в этом плане достигнуты при изучении поведения лосей. Проводя эксперименты по доместикации лося, эти исследователи установили особенности импринтинга, онтогенеза пространственного поведения в связи с расселением, выяснили множество деталей поведения. Аналогичные работы проведены с пятнистыми оленями А.А. Салганским (1974), показавшим возможность изменения социального поведения путем содержания оленей большими группами. М.Ю. Треус (1975), наблюдая за каннами, содержащимися в больших вольерах, установила критический период (10 дней) стойкого импринтинга канн на человека, а также ряд особенностей социального поведения.

В лаборатории В. Е. Соколова изучается поведение кабарог, содержащихся в вольерах, описаны детали полового поведения и маркировки территории.

В.С. Пажетнов (1985; 1991) исследует онтогенез и экологию поведения бурого медведя. Многолетние наблюдения позволили описать закономерности формирования пищевого, исследовательского и оборонительного поведения у медвежат первого года жизни и использовать эти знания для разработки метода выращивания медвежат-сирот, при котором их можно выпускать в дикую природу практически без риска возвращения к человеку и без угрозы для его безопасности.

Наблюдая за медвежатами, взятыми из берлоги в возрасте 70 дней, В.С. Пажетнов установил возможность импринтинга на человека до 75-дневного возраста, сохранение реакции следования до 28 мес., узнавание человека «в лицо» с 5 мес., хищническое поведение с 6 мес. Были прослежены интимные детали строительства берлоги, залегания в спячку, изучены особенности пищевого и территориального поведения.

Среди книг о поведении животных, переведенных в нашей стране в середине 60 гг., наблюдению в природе за прирученными животными посвящены такие увлекательнейшие книги, как «Тропами карибу» Л. Крайслер, (1966) и «Рожденная свободной», «Живущая свободной», «Пятнистый сфинкс», Дж. Адамсон. Книга Л. Крайслер посвящена волкам. Авторы книги занимались наблюдением в тундре Аляски за дикими волками, и в то же время воспитывали волчат, оставшихся без родителей. В книге подробно описан онтогенез и развитие поведения волков, взаимоотношения волчат друг с другом, с людьми – воспитателями, с взрослыми дикими волками, собаками и посторонними людьми. Вышедшая в середине шестидесятых годов эта книга заставила массу биологов и просто заинтересованных читателей пересмотреть свое отношение к волкам, до сих пор считавшимся главными истребителями сельскохозяйственных и охотничье-промысловых животных. До того времени единственно правильным взглядом на волка считался «взгляд через прицел». Книга Л. Крайслер, наряду с книгой Ф. Моуэта буквально произвела переворот в умах множества людей и стимулировала многих биологов (в том числе и автора настоящего пособия!) заняться изучением поведения этого замечательного зверя.

Джой Адамсон исследовала поведение диких львов. Ей пришлось воспитывать осиротевших львят, один из которых, львица по имени «Эльса», долго жила в лагере исследователей, а затем была возвращена в природу. Автор подробно описывает развитие поведения львицы в онтогенезе, обучение охоте, взаимоотношения с дикими львами и выращивание ее собственных детенышей. Позже аналогичным образом в руки ученых попал детеныш гепарда, которому пришлось пройти тот же путь. Книга «Пятнистый сфинкс» посвящена поведе-

нию гепардов. Джой Адамсон сделала очень много для сохранения дикой природы Африки и внесла интереснейший вклад в изучение многих диких животных этого континента, особенно крупных кошачьих. Эта талантливая исследовательница погибла в Кении от рук браконьеров.

Много ценнейших наблюдений за прирученными животными, фактически в природной обстановке, было сделано Конрадом Лоренцом. Он жил в маленьком городке Альтенберге, недалеко от Вены. В его поместье, пользуясь полной свободой, жило множество разных зверей и птиц. В течение многих лет Лоренц занимался изучением поведения диких гусей. Выросшие в неволе гуси совершенно спокойно летали по окрестностям, но из поколения в поколение гнездились в его саду, куда возвращались после зимовки. Через несколько лет стая гусей увеличилась в несколько раз. Благодаря наблюдению за поведением этих птиц, Лоренц сделал много глобальных выводов, составивших основу современной этологии. Ценным научным материалом для исследований Лоренца являлись и все остальные его питомцы. На чердаке его дома в Альтенберге жила колония галок, которые тоже были фактически полуручными. Подробное изучение взаимоотношений между этими птицами, проведенное Лоренцом, положило начало изучению сообществ животных.

### **3.5. Поведение животных в урбанизированной среде**

Поведение, приуроченное к определенным условиям существования, часто связанным с хозяйственной деятельностью человека, может рассматриваться как пример адаптивного поведения популяции или вида животных. Здесь особенно большое значение приобретают общие черты приспособления дикого животного к человеку, к создаваемым им новым раздражителям в природной обстановке.

Напряженная урбанизация дает нам ряд поразительных примеров быстрых изменений стереотипов поведения от поколения к поколению. Эти факты связаны с массовым вселением животных в крупные города и населенные пункты, а также с общим расширением площади культурных ландшафтов. Как предполагает Г.Н. Симкин (1973), они определяются двумя категориями явлений: запечатлением и так называемой системой натуральных рефлексов, которые в комплексе основных форм «обучения» выделяются особой прочностью связей, а часто и практической их «неугасаемостью» в течение всей жизни животного. Изменения в биоценозах, вносимые человеком, вызывают изменения и в характере распределения животных на территории. Различные типы влияния деятельности человека на поведение диких животных изучаются в полевой обстановке зоологами, и уже сейчас отечественная этология располагает достаточным материалом, чтобы анализировать пути формирования поведения животных в поле.

### **3.6. Исследование поведения человекообразных обезьян в естественной среде обитания**

Интерес к поведению высших обезьян в естественной среде обитания биологи проявляли еще в середине XX в. Первая серьезная попытка была предпринята в 1930 г. по инициативе американского приматолога Р. Йеркса, который на два с половиной месяца отправил своего сотрудника Генри Ниссена во Французскую Гвинею для организации полевых наблюдений за шимпанзе. Однако систематические исследования, длительностью от нескольких месяцев до нескольких десятилетий, начались только в 60-е гг. XX в., когда в них постепенно включились десятки ученых разных стран. Наиболее весомый вклад в изучение поведения популяции горных горилл в Танзании внесли английский этолог Дж. Шаллер (1968) и американская исследовательница Д. Фосси (1990). Этим ученым удалось сделать довольно полное описание разных сторон жизни этих обезьян, проследить многие судьбы от рождения до самой смерти и наряду со всем остальным зафиксировать проявления разума в привычной для них среде обитания. Их наблюдения подтвердили, что многочисленные рассказы об уме

обезьян (см. тему 7) – это вовсе не исключение и не фантазия наблюдателей. Оказалось, что в самых разных сферах своей жизнедеятельности обезьяны прибегают к сложным действиям, включающим составление плана, и предвидят их результат.

Гораздо большее внимание было уделено изучению поведения шимпанзе. Их наблюдали в нескольких районах Африки десятки ученых. Наиболее крупный вклад в понимание поведения этих обезьян внесла выдающаяся английская исследовательница – этолог Джейн Гудолл.

Джейн Гудолл начала свои исследования в 1960 г., чуть позже Д. Шаллера, совсем молодой девушкой. В начале работы у Джейн не было помощников, и с ней поехала в Африку мать, чтобы не оставлять дочь одну. Они разбили палатку на берегу озера, в долине Гомбе-Стрим, и Джейн приступила к наблюдениям за свободно живущими шимпанзе. Потом, когда ее данными заинтересовались во всем мире, у нее возникли тесные контакты с коллегами, приезжавшими из разных стран, а главными помощниками стали местные зоологи – танзанийцы.

В своих взаимоотношениях с шимпанзе Дж. Гудолл прошла три этапа. Долгие недели она бесплодно бродила по лесам, не встречая обезьян или только слушая издали их крики. На этом этапе она старалась лишь преодолеть естественный для диких животных страх, потому что обезьяны просто разбегались при ее появлении. Через некоторое время они перестали убегать при виде девушки и явно заинтересовались ею. Сначала шимпанзе пытались угрожать ей, однако эти реакции со временем угасли, и они стали встречать Гудолл как сородича: при ее появлении не убегали, а издавали особый приветственный крик, в знак дружелюбия раскачивали ветви деревьев, а в некоторых случаях вообще не обращали на нее внимания, реагируя как на «свою». А потом наступил долгожданный момент, когда кто-то из обезьян первый раз коснулся ее руки. Все долгие десятилетия после этого знаменательного дня обезьяны воспринимали присутствие исследовательницы как нечто само собой разумеющееся. Так же спокойно они переносили и появление ее коллег. В первые годы работы Гудолл активно поощряла непосредственные контакты шимпанзе с человеком. Однако с течением времени становилось очевидным, что работы в Гомбе-Стрим будут продолжаться и расширяться и в них будут участвовать все новые исследователи. Ввиду этого было решено отказаться от такой практики и не подвергать людей риску нападения этих чрезвычайно сильных и ловких животных. Во избежание возможных осложнений впредь было решено не подходить к шимпанзе ближе, чем на 5 метров, и уклоняться от установления прямых контактов.

С годами методы и направления работы группы Дж. Гудолл менялись. Например, несколько лет обезьян подкармливали бананами в специальном пункте недалеко от лагеря. Это помогло выявить особенности, которые остались бы неизвестными, если бы ученые ограничились только наблюдениями за естественным поведением обезьян (см. тему 7).

Длительные наблюдения дали Дж. Гудолл возможность хорошо «познакомиться» со всеми членами группы. В ее книге «Шимпанзе в природе: поведение» (1992) прослеживаются «биографии» и судьбы десятков отдельных особей на протяжении десятилетий, иногда от рождения до смерти. Нет, пожалуй, ни одной стороны поведения шимпанзе, которые остались бы за пределами ее внимания. Наряду с детальным описанием всех видоспецифических форм индивидуального, репродуктивного и социального поведения шимпанзе автор внимательно анализирует роль индивидуально-приспособительных факторов. Большое внимание в книге уделено описанию того, как происходит формирование необходимых навыков у детенышей, какова роль подражания в обучении не только молодняка, но и взрослых особей.

Многие наблюдения Гудолл свидетельствуют об уме этих животных, их способности экстренно, «с ходу», придумывать неожиданные решения новых задач. Целая глава ее книги посвящена «социальному сознанию» шимпанзе, их способности предвидеть последствия своих действий, прибегать к различным маневрам и даже обману при общении с сородичами.

Таким образом, регулярные наблюдения за поведением животных в привычной для них среде обитания привели Дж. Гудолл и ряд других этологов к следующему выводу: для человекообразных обезьян характерно рассудочное поведение, включающее умение планировать,

предвидеть, способность выделять промежуточные цели и искать пути их достижения, вычленять существенные моменты данной проблемы.

В эти же годы появилось новое направление в фундаментальных, начатых еще при жизни И.П. Павлова, исследованиях высшей нервной деятельности человекообразных обезьян в Колтушах. В дополнение к лабораторным экспериментам, посвященным сравнительной оценке разных видов памяти обезьян, их способности к подражанию, формированию доверительных понятий, Л.А. Фирсов (1977, 1993) в течение ряда лет исследовал поведение шимпанзе в условиях, приближенных к естественным. С этой целью в течение нескольких полевых сезонов группу шимпанзе выпускали на небольшой озерный остров в Псковской области. Исследователи наблюдали за тем, как воспитанные в неволе шимпанзе осваивают природные корма, строят гнезда, избегают опасности. Для анализа орудийной деятельности обезьян были созданы специальные установки, получить пищу из которых можно было только при помощи орудий – палок, выломанных в ближайшем лесу. Наряду с этим, в природных условиях были повторены опыты на выбор по образцу, где в качестве стимулов использовались не геометрические фигуры, как это практикуется в лабораториях, а растения, цветы, веточки, палочки и другие природные объекты. В процессе наблюдений велась киносъемка, и на ее основе был создан фильм «Обезьяний остров». Данная работа оказалась чрезвычайно плодотворной. Благодаря ей выводы, сделанные на основе лабораторных экспериментов, были проверены и обогащены наблюдениями в естественной среде обитания.

### **Словарь терминов**

этограмма  
социограмма  
биотелеметрия  
биоакустика  
коммуникации  
биологические ритмы  
популяционная генетика  
метод троплений  
урбанизированная среда

### **Вопросы для самопроверки**

Расскажите об основных направлениях исследований поведения животных в природе.  
Что такое этограмма?  
Что такое социограмма?  
Каковы основные направления изучений популяционных взаимоотношений?  
Какой вклад в изучение поведения животных вносит популяционная генетика?  
Что дает изучение поведения в природных условиях прирученных животных?  
Как влияет на поведение животных урбанизированная среда?  
Расскажите об исследованиях поведения в природе человекообразных обезьян.

### **Список литературы**

Хейнрих Б. Ворон зимой. М., 1994.  
Тинберген Н. Мир серебристой чайки. М., 1974.  
Лоренц К. Год серого гуся. М., 1984.  
Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц. М., 1978.  
Длусский Г.М. Муравьи рода Формика. М., 1967.  
Еськов Е.Л. Астическая сигнализация общественное насекомых. М., 1979.  
Захаров А.Л. Муравей, семья, колония. М., 1978.  
Резникова Ж.И. Угловая ориентация и эффект обучения у рыжих лесных муравьев // Матер. VII науч. студ. конф. Новосибирск, 1969.  
Резникова Ж.И. Пространственная ориентация и способность муравьев усваивать логи-

- ческую структуру задачи // Этология насекомых и клещей. Томск, 1969б.
- Резникова Ж.И. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск, 1983.
- Баскин Л.М. Этология стадных животных. М., 1986.
- Беликов С.Е. Куприянов А.Г. Географические особенности некоторых аспектов поведения белого медведя // Поведение млекопитающих. Вопросы териологии. М., 1977.
- Бибиков Д.И. (отв. ред). Волк: происхождение, систематика, морфология, экология. М., 1985.
- Вальдман А.В., Пошивалов А.Д. Фармакологическая регуляция внутривидового поведения. Л., 1984.
- Гольцман М.Е. Социальный контроль поведения млекопитающих; ревизия концепции доминирования / Итоги науки и техники. ВИНТИ // Зоология позвоночных. М., 1983.
- Гольцман М.Е., Наумов Н.П., Никольский А.А. и др. Социальное поведение большой песчанки (*Rhombomys opimus* Lichf) // Поведение млекопитающих: Вопросы териологии. М., 1977.
- Гороховская Е.А. Становление классической этологии: историко-логический анализ / Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1998.
- Гудолл Дж. Шимпанзе в природе: поведение. М., 1992.
- Данилкин А.Л. Звуковая сигнализация сибирских косуль (*Capreolus capreolus pygargus* Pal) // Поведение млекопитающих: Вопросы териологии. М., 1977.
- Дерягина М.А. Манипуляционная активность приматов. М., 1986. № 1.
- Дуглас-Гамильтон И., Дуглас-Гамильтон О. Жизнь среди слонов. М., 1981.
- Крайслер Л. Тропами карибу. М., 1966.
- Кроуcroft П. Артур, Билл и другие... или все о мышах. М., 1970.
- Крук Дж. Структура и динамика сообщества у гелад (*Theropithecus gelada*) // Успехи современной териологии. М., 1977.
- Крученкова Е.П., Гольцман М.Е. Родительское поведение песца (*Alopex lagopus* Seppenov) на острове Медном. Факторы, определяющие связь взрослых песцов и детенышей // Зоол. журн. 1994. Т. 73.
- Крушинская Н.Л., Лисицына Т.Ю. Поведение морских млекопитающих. М., 1993.
- Лавик-Гудолл Дж., Лавик-Гудолл Г. Невинные убийцы. М., 1977.
- Линден Ю. Обезьяны, человек и язык. М., 1981.
- Лисицына Т.Ю. Структура лежбищ и социальное поведение ушастых тюленей // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М., 1982.
- Матюшкин Е.Н. Выбор пути и освоение территории амурским тигром (по данным зимних троплений) // Поведение млекопитающих: Вопросы териологии. М., 1977.
- Махмутов С.М. О поведении алтайского цокора (*Myospalax myospalax* Laxm.) // Поведение млекопитающих: Вопросы териологии. М., 1977.
- Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Усп. совр. териол. М., 1977.
- Никольский А.А. Звуковая сигнализация млекопитающих в эволюционном процессе. М., 1984.
- Никольский А.А. Экологическая акустика млекопитающих. М., 1992.
- Никольский А.А., Фроммолт К.-Х. Звуковая активность волка. М., 1989.
- Новиков С.Н. Феромоны и размножение млекопитающих. Л., 1988.
- Овсянников Н.Г. Поведение и социальная организация песца. М., 1993.
- Пажетнов В.С. Мои друзья медведи. М., 1985.
- Пажетнов В.С. Бурый медведь. М., 1990.
- Панов Е.Н. Общение в мире животных. М., 1970б.
- Панов Е.Н. Сигнализация и «язык» животных. М., 1970б.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М., 1983.
- Поярков А.Д. «Исторический» (биографический) метод описания социальной органи-

зации и поведения бродячих собак // Методы исследования в экологии и этологии. Пушинона-Оке, 1986.

Прайор К. Несущие ветер. М., 1981.

Рябко Б.Я., Резникова Ж.И. Способности муравьев к сложению и вычитанию небольших чисел // Российская наука: Выстоять и возродиться. М., 1997.

Смирин В.М. Смирин Ю.М. Звери в природе. М., 1991.

Тинберген Н. Осы, птицы, люди. М., 1970.

Тинберген Н. Поведение животных. М., 1978.

Фирсов Л.А. По следам Маугли // Язык в океане языков. Новосибирск, 1993.

Хаютин С.Н., Дмитриева Л.П. Организация раннего видоспецифического поведения. М., 1991.

Шаллер Дж. Год под знаком гориллы. М., 1968.

Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977.

Яблоков А.В., Белькович В.А., Борисов В.И. Киты и дельфины. М., 1972.

### **Темы курсовых работ и рефератов**

Поведение волков в природе.

Поведение человекообразных обезьян в природе.

Поведение китообразных.

Поведение львов.

Поведение гиен и гиеновых собак.

Наблюдения за выращенными в природе и возвращенными в естественную среду животными.

Поведение врановых птиц в природе и в экспериментальных условиях.

п. 4.1., п. 4.2., п. 4.3., п. 4.4., п. 4.5., п. 4.6., п. 4.7., п. 4.8.

## **ТЕМА 4. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПОВЕДЕНИЯ**

4.1. Безусловные рефлексy

4.2. Условные рефлексy

4.3. Условия образования условных рефлексов

4.4. Возбуждение и торможение

4.5. Проблема наследования условных рефлексов

4.6. Срывы высшей нервной деятельности у животных

4.7. Представления о типах высшей нервной деятельности

4.8. Нейрогуморальная регуляция поведения

В основе поведения всех многоклеточных животных, за исключением самых примитивных, лежит деятельность нервной системы. Все раздражения, идущие как из внешнего мира, так и из организма самого животного, воспринимаются нервными окончаниями, передаются по нервам к определенным нервным центрам, перерабатываются там и направляются оттуда по другим нервам к мышцам (или железам), результатом чего является определенное действие, выполняемое животным. Таким образом, в основе поведения животного лежит деятельность его нервной системы с ее наиболее сложным отделом – головным мозгом. Поэтому для понимания закономерностей формирования поведения животных необходимо знание основных физиологических процессов, лежащих в его основе. Данные процессы подробно изучаются в специальном учебном курсе «Физиология центральной нервной системы», поэтому мы кратко остановимся лишь на самых основных его понятиях.

В 1902 г., в процессе изучения нервной регуляции процесса пищеварения, И.П. Павлов обнаружил, что отделение слюны у подопытных собак начиналось еще до попадания пищи в



рот, а сразу как только они оказывались в экспериментальной камере. Данный феномен был назван «психическим слюноотделением» и лег в основу фундаментального учения об условных рефлексах.

На основе изучения слюнных условных рефлексов у собак И.П. Павлов осуществил настоящий переворот в естествознании, создав новое направление в физиологии, которое он назвал «учением о Высшей нервной деятельности». Оно представляет собой глобальную концепцию о физиологических основах поведения человека и животных, получившую широчайшее распространение в России. Дальнейшую разработку этого учения, в основе которого лежал так называемый рефлекторный принцип, успешно развивали и продолжали многочисленные ученики и последователи И.П. Павлова, представлявшие так называемую «павловскую школу».

С момента создания Павловым его учения физиология мозга сделала гигантские шаги. Нейрофизиологи научились вживлять в мозг электроды и записывать биоэлектрические импульсы как от отдельных нейронов, так и от целых «ансамблей» нервных клеток. Исследованы физиология и биохимия отдельных частей нейрона, выяснены многие интимные стороны его деятельности. Тем не менее, несмотря на явные успехи физиологии, основные представления о механизмах образования условных рефлексов до сих пор не разгаданы. Основной проблемой является замыкание временной связи. Таким образом, несмотря на то, что от классических павловских экспериментов нас отделяет почти столетие, до полного раскрытия всех тайн физиологии Высшей нервной деятельности (ВНД) фактически так же далеко, как и в те далекие времена. Поэтому мы считаем, что основы физиологии ВНД вполне правомочно и наиболее доступно изучать именно по И.П. Павлову, поскольку его учение остается в силе и по сей день.

## 4.1. Безусловные рефлексы

В основе поведения животных лежат простые и сложные врожденные реакции – безусловные рефлексы, стойко передающиеся по наследству. Животное для проявления безусловных рефлексов не нуждается в обучении, оно рождается с готовыми для их проявления рефлекторными механизмами, включающими определенный проводниковый аппарат, т.е. готовый нервный путь – рефлекторную дугу, обеспечивающий прохождение нервного раздражения от рецептора к соответствующему рабочему органу (мышце или железе) при воздействии определенного раздражителя. Так, если нанести болевое раздражение на конечность собаки, она ее непременно отдернет. Данная реакция безусловно проявится со строгой закономерностью у любой собаки, поэтому реакции такого типа И.П. Павлов назвал безусловными рефлексами.

Самые первые врожденные реакции новорожденного детеныша: дыхание, сосание, мочеотделение и другие физиологические акты – все это безусловные рефлекторные реакции, обеспечивающие первое время существование организма. Они возникают под воздействием раздражений, идущих в основном от внутренних органов: переполненный мочевой пузырь вызывает мочеотделение, наличие кала в прямой кишке вызывает потуги, приводящие к испражнению и т.д. По мере роста и созревания животного появляется ряд других, более сложных безусловных рефлексов. Таков, например, половой рефлекс. Запах самки, готовой к размножению, вызывает у самца безусловно-рефлекторную реакцию, которая проявляется в виде последовательности довольно сложных, но в то же время закономерных действий, направленных на совершение полового акта. Вся разница между половым рефлексом и отдергиванием лапы при болевом раздражении заключается лишь в различной их сложности.

В проявлении сложной безусловно рефлекторной реакции участвует целый ряд простых безусловно-рефлекторных актов. Так, например, пищевая реакция новорожденного щенка осуществляется при участии целого ряда более простых актов – сосания, глотательных движений, рефлекторной деятельности слюнных желез и желез желудка. При этом, поскольку предыдущий безусловно-рефлекторный акт является стимулом для проявления по-

следующего, говорят о цепном характере безусловных рефлексов. Практически наблюдать единичный простой безусловный рефлекс возможно только в лабораторных условиях, нанося точечное раздражение на одно единственное нервное окончание и наблюдая ответ одной рефлекторной дуги. В естественных условиях, даже в случае простого укола пальца булавкой, всегда бывает задействовано несколько чувствительных нейронов и в отдергивании руки принимает участие целый пучок двигательных нейронов, иннервирующих соответствующие мышцы. Поэтому в процессе изучения поведения животных более корректным вместо термина «безусловный рефлекс» является употребление термина «безусловно-рефлекторная реакция».

## 4.2. Условные рефлексы

Сразу же после рождения детеныш млекопитающего, еще будучи связанным пуповиной с матерью, ползет к ее соскам и начинает сосать. Не вполне четкие вначале, его действия уже в течение первых часов становятся более уверенными. Сосательные движения делаются четче и результативнее, он запоминает запах матери, облегчающий ее поиск. Вскоре детеныш научается отыскивать самые молочные соски. Таким образом, его врожденная безусловная реакция сосания, как снежный ком, обрывает приобретенными реакциями – условными рефлексами. По определению И.П. Павлова, условный рефлекс – это временная нервная связь бесчисленных агентов окружающей животное среды, воспринимаемых рецепторами данного животного, с определенными функциями организма. Таким образом, условный рефлекс является ответным действием животного на определенный раздражитель, приобретаемый в процессе индивидуальной жизни.

Экспериментальная работа по изучению механизмов образования условных рефлексов проводилась в лаборатории И.П. Павлова в Колтушах, вблизи Санкт-Петербурга. Для того чтобы избавиться от влияния многочисленных случайных раздражителей, мешающих выработке условного рефлекса, работу с собаками проводили в изолированных звуконепроходимых камерах, в так называемой «Башне молчания». Экспериментатор находился вне камеры и наблюдал за собакой через небольшое отверстие со специальной системой стекол, не дающей возможности животному видеть экспериментатора. Кроме того, собаку фиксировали в специальном станке, ограничивающем возможность ее лишние движения.

До начала работы собаке делали операцию, при которой один из протоков слюнных желез выводился на щеку. После этой операции часть слюны попадала не в полость рта, а через фистулу выводилась наружу, что позволяло фиксировать начало слюноотделения, количество и качество выделившейся слюны. В камере находился ряд приборов, при помощи которых можно было подавать собаке различные сигналы: звуковые (звонки, удары метронома, треск трещотки и т.д.), световые (вспышки лампочки, проекция разных фигур на экране и т.д.). На кожу собаки могли при помощи специальных аппаратов подаваться прикосновения разной частоты, различные температурные раздражения и т.д. Автоматически собаке подавалась кормушка с подкормкой, обычно в виде мясо-сахарного порошка.

Классический «павловский» эксперимент по выработке условных рефлексов проводился следующим образом. Собаке, находящейся в камере и в станке, автоматически подавалась пища (безусловный раздражитель), затем появлению пищи начинал предшествовать «условный раздражитель», или «условный сигнал», в виде звонка, вспышки лампочки или звука метронома. Реакция собаки на безусловный раздражитель в виде пищи сопровождается безусловно-рефлекторным отделением слюны. Предъявление безусловного стимула вслед за условным в процессе эксперимента, называется «подкреплением». Если при выработке условного рефлекса применяется подкрепление, соответствующее имеющейся у животного мотивации (например, пищевое подкрепление у голодного животного), то оно называется «положительным». Возможна выработка условного рефлекса и с применением «отрицательного подкрепления» (наказания), т.е. такого воздействия, которого животное стремится избегать. В эксперименте в качестве отрицательного подкрепления чаще всего используют удары

электрического тока, заставляющие животное перебегать в безопасное отделение камеры или вызывающие у него безусловно-рефлекторное отдергивание конечности. Примером отрицательного подкрепления может быть действие воздушной струи, направленной на роговицу глаза, вызывающей мигательный рефлекс.

Физиологический механизм условно-рефлекторной пищевой реакции у собаки осуществляется следующим образом: пища, попадая в полость рта, раздражает вкусовые рецепторы, при этом в нервных окончаниях чувствительного нерва возникает возбуждение, передающееся по центростремительным нервам к слюноотделительному центру, находящемуся в продолговатом мозгу. Из него по центробежным нервам нервное возбуждение направляется к слюнным железам, вызывая отделение слюны. Но одновременно с этим от слюноотделительного центра возбуждение передается и к пищевому центру коры полушарий головного мозга, в котором временно возникает очаг повышенного возбуждения. Если одновременно или немного раньше дачи пищи перед собакой начнет вспыхивать электрическая лампочка, в нервных окончаниях, находящихся в сетчатке, возникает возбуждение, которое дойдет до затылочной доли коры больших полушарий (зрительного коркового центра). Таким образом, в коре полушарий при этом образуются два очага возбуждения: в пищевом корковом центре и в зрительном корковом центре. Более сильный очаг возбуждения пищевого коркового центра притягивает к себе возбуждение из зрительного коркового центра. В результате этого между обоими центрами устанавливается связь.

При систематическом одновременном возбуждении обоих центров между ними происходит упрочение связи. При загорании лампочки очаг возбуждения в зрительном корковом центре будет самостоятельно направляться к пищевому корковому центру. Даже если собака не получила пищи, вспышка лампочки будет возбуждать пищевой корковый центр, а из него возбуждение пойдет к продолговатому мозгу, в котором возбудится слюноотделительный центр и передаст, в свою очередь, возбуждение слюнным железам, а последние ответят на это секрецией слюны. Такова упрощенная схема механизма образования условного рефлекса.

Условный рефлекс, по Павлову, – целостная реакция животного, требующая для своего осуществления участия многих нейронных объединений сложноорганизованного мозга, тогда как по представлениям нейрофизиологии рефлекс – достаточно элементарный механический акт, осуществляемый любым отделом центральной нервной системы.

Выработка условных рефлексов, поскольку она требует определенного структурного совершенства нервной системы, происходит лишь у животных, обладающих достаточно развитым мозгом. Есть основания предполагать, что среди беспозвоночных их образование возможно начиная с высших кольчатых червей, а у позвоночных – с акул и скатов. У высших моллюсков, ракообразных и насекомых, а в ряду позвоночных (уже с костистых рыб) условные рефлексы становятся основным видом индивидуально приобретаемых поведенческих реакций.

### **4.3. Условия образования условных рефлексов**

В процессе работы И.П. Павлов открыл и сформулировал ряд условий, необходимых для образования условных рефлексов.

1. Условный и безусловный раздражители должны совпадать во времени. Например, если звук звонка или загорание лампочки соединить с кормлением, то эти, ранее безразличные раздражители через несколько сочетаний начинают вызывать у собаки пищевую реакцию. Эта реакция на ранее безразличный раздражитель, который приобрел теперь сигнальное значение для проявления пищевой реакции, и есть условный рефлекс.

2. Условный раздражитель должен несколько опереждать безусловный. Например, при обучении собаки хождению рядом словесная команда «рядом» должна несколько (на 1–2 секунды) предшествовать рывку поводком, вызывающему ответную безусловно-рефлекторную реакцию. Если раздражитель, который должен стать условно-рефлекторным сигналом, предшествует действию безусловного раздражителя, вызывающего безусловный рефлекс не

на 2–3 секунды, то такой условный рефлекс называют совпадающим. Условный рефлекс может быть выработан и если условный раздражитель упреждает безусловный, и на более длительное время (до 2–3 минут). Такой условный рефлекс носит название запаздывающего. Он будет вырабатываться медленнее, чем совпадающий. В качестве примера выработки подобного рефлекса можно привести тот факт, что многие современные городские собаки спустя некоторое время после установки в квартире домофона начинают лаять на его сигнал, больше напоминающий звонок телефона, чем дверной, хотя между этим сигналом и приходом в квартиру посторонних людей проходит некоторое время. Звонок телефона при этом обычно не вызывает у собак никакой реакции.

3. Полушария головного мозга животного во время выработки условного рефлекса должны быть свободны от других видов деятельности. Если производить дрессировку кобеля на небольшом расстоянии от суки в период течки или на участке, где побывала такая сука, половой безусловный рефлекс неизбежно будет затруднять выработку условного. Если перед началом занятий не погулять с собакой и не дать ей возможность опорожнить мочевой пузырь и прямую кишку, раздражения, идущие от этих внутренних органов, будут также затормаживать выработку условных рефлексов.

4. Сила безусловного раздражителя при выработке условного рефлекса должна быть большей, чем сила условного раздражителя. Так, например, условный раздражитель большой силы (например, сильный звук, окрик и т.п.) может затормозить у собаки проявление безусловного рефлекса (например, пищевого). Безусловный рефлекс в это время должен быть в достаточно возбужденном состоянии. Если условный рефлекс вырабатывается на основе пищевого, необходимо, чтобы собака была достаточно голодна; накормленная собака будет слабо реагировать на пищевое подкрепление, и условный рефлекс будет вырабатываться медленнее, чем у голодной.

Под контролем коры головного мозга находятся все общие физиологические функции организма, например газообмен, обмен веществ, терморегуляция, величина кровяного давления. Они могут изменяться под влиянием условно-рефлекторных раздражителей.

Условные рефлексы могут базироваться не только на безусловных, но и на условных рефлексах. Если, например, выработать оборонительный рефлекс на вспышку лампочки, а затем производить сочетание ее со звуком звонка, не производя при этом подкрепления током, то через некоторое время один звук звонка начнет вызывать оборонительную реакцию. Это рефлекс второго порядка. На его фундаменте, хотя и с большим трудом, может быть выработан в некоторых случаях таким же образом условный рефлекс третьего порядка, четвертого и далее порядков. Условные рефлексы высшего порядка, как правило, бывают менее прочными, чем рефлексы первого порядка.

Основное в условно рефлекторной деятельности – принцип сигнальности. Условный раздражитель «сигнализирует» о предстоящем начале действия безусловного раздражителя, о наступлении тех или иных событий, подготавливая организм к ним, вызывая в нем все те реакции, которые обычно возникают при действии соответствующего безусловного раздражителя. Выработка условных рефлексов – приобретение животным элементарных знаний об окружающей его среде, о существующих в ней закономерностях. Условный рефлекс обеспечивает высокую степень обобщения: условный раздражитель как бы обобщается с безусловным и может теперь вызывать все те реакции, которые раньше вызывал только безусловный раздражитель. Бряцание миски, из которой обычно кормят собаку, или звонок, вслед за которым всегда следует мясо, обобщаются с пищей, вызывая секрецию слюны и другие проявления пищевой реакции. Следовательно, в условном раздражителе качества или свойства объектов внешнего мира превращаются в их признаки. В то же время условный рефлекс обеспечивает высокую степень отвлечения от действительности. Ведь звуковой условный пищевой раздражитель (звонок или стук миски, вызывающие пищевую реакцию) – лишь звуковые сигналы, а не сама пища. Таким образом, условный рефлекс, имеющий, несомненно, физиологическую природу, представляет собой одновременно и психическое явление,

элементарный психический акт. Поэтому, изучая условно рефлекторную деятельность, исследователи в то же время познают и психологию подопытных объектов.

#### 4.4. Возбуждение и торможение

Стержнем представлений И. П. Павлова о механизмах деятельности центральной нервной системы является взаимодействие основных нервных процессов - возбуждения и торможения. Любая реакция организма обусловлена возбуждением определенных групп нервных клеток, а ее прекращение – развитием торможения.

Эти процессы могут быть как врожденными, так и приобретенными. Врожденными свойствами нервной системы являются безусловное возбуждение и безусловное торможение, а приобретенными: условное возбуждение и условное торможение. Кроме того, И.П. Павлов разделял все типы торможения на внешнее и внутреннее.

1. Внешнее торможение. Если во время классического павловского эксперимента производить шум, стук и т.д., то у стоящей в станке собаки возникает ориентировочная реакция, которая тормозит условный рефлекс. Переполненный мочевой пузырь, жажда, недомогание и другие раздражения, идущие от внутренних органов, также оказывают тормозящее действие на скорость выработки условных рефлексов.

Каков бы ни был раздражитель, он приведет к возникновению нового очага возбуждения в коре головного мозга, и этот очаг ослабит или усилит условно-рефлекторную деятельность. Это так называемое внешнее торможение, так как новый очаг возбуждения, возникший в коре, является внешним по отношению к дуге выполняемого рефлекса. Раздражители, вызвавшие развитие торможения, могут идти как из внешнего мира, так и от внутренних органов животного. Внешнее торможение относится к врожденному безусловному свойству нервной системы.

Оно бывает двух родов:

- гаснущее, когда действующий во время работы собаки раздражитель постепенно перестает вызывать ориентировочный рефлекс у животного;
- неугасающее, возникающее при наличии какой-либо физиологической потребности или наличия в организме патологического процесса.

К безусловному торможению относится и запредельное торможение, возникающее в нервной системе в ответ на очень сильные раздражители. Оно возникает в том случае, когда наступает предел работоспособности нервных клеток. В связи с тем, что тормозной процесс предохраняет нервные клетки от истощения, этот вид торможения называется еще и охранительным. Запредельное торможение часто проявляется в виде отказа собаки от выполнения простейших команд, замирания в одной позе, засыпании.

2. Внутреннее торможение. Наряду с образованием положительных условных рефлексов, в индивидуальной жизни животного образуется внутреннее торможение, служащее основой тормозных, или отрицательных, условных рефлексов. Такое торможение называют активным, или условным.

Выделяют три вида условного торможения:

- угасательное;
- дифференцировочное;
- запаздывательное.

Угасательное торможение возникает в том случае, если условный раздражитель не сопровождается подкреплением. Он постепенно теряет свое сигнальное значение, и рефлекс на него угасает.

Разные условные рефлексы без подкрепления угасают с неодинаковой скоростью. Более «молодые» и непрочные условные рефлексы угасают быстрее, чем «старые», прочные условно-рефлекторные связи. При угасании условного рефлекса происходит не просто раз-

рыв условно-рефлекторной связи, а развивается активный тормозной процесс в коре головного мозга, который и подавляет условно-рефлекторную связь. Это положение подтверждается тем, что полностью угашенный условный рефлекс через некоторое время вновь восстанавливается.

Угасание условных рефлексов – биологически важное приспособление. Благодаря ему организм перестает напрасно тратить энергию – реагировать на сигнал, утративший свое значение. В силу данного обстоятельства, термин «условный рефлекс» в физиологии часто заменяется термином «временная связь».

Дифференцировочное торможение развивается в коре головного мозга в том случае, если животное должно отдифференцировать один внешний раздражитель, являющийся для него условно-рефлекторным сигналом, от другого, сходного с ним раздражителя, который сигналом не является.

Дифференцировочное торможение участвует в образовании любого условного рефлекса. Оно же играет исключительную роль и в том случае, когда вырабатываются два двигательных рефлекса на два различных раздражителя. Например, необходимо добиться, чтобы подопытная собака в ответ на свет лампы нажимала передней лапой на педаль, а в ответ на звонок схватывала зубами кольцо и тянула его к себе. Следовательно, животное должно дифференцировать внешние раздражители – звонок и свет – и два различных движения. Сначала собака будет совершать много неправильных движений, но так как эти движения не подкрепляются пищей, то количество их будет постепенно уменьшаться и, наконец, останутся только правильные.

Дифференцировочное торможение имеет большое биологическое значение. Благодаря ему животные и человек в процессе индивидуальной жизни выделяют из окружающей среды огромное количество благоприятных и неблагоприятных сигналов, различают их и реагируют на них соответствующим образом.

Известно, что волки при охоте на копытных очень быстро прекращают преследование здорового животного, которое способно убежать от них. Больное или слабое животное они гонят до тех пор, пока оно не обессилит, часто на достаточно большое расстояние. Умение отдифференцировать животное – потенциальную жертву – от животного, преследование которого бесполезно, приходит с личным опытом зверя.

Запаздывательное торможение. При выработке запаздывающих условных рефлексов (отсроченных реакций) пищевая условно-рефлекторная реакция у собаки проявляется только к тому моменту, когда дается соответствующее пищевое подкрепление, хотя условно-рефлекторный раздражитель давался раньше. В тот промежуток времени, когда условно-рефлекторный раздражитель уже воздействовал, а пищевой реакции еще нет, в коре головного мозга собаки развивается запаздывающее торможение. Биологическое значение этого вида торможения состоит в том, что оно предохраняет организм от преждевременной траты энергии. Например, хищники часто подолгу лежат, притаившись и подкарауливая свою жертву. Было бы неэкономно для организма, если бы на действие натуральных раздражителей (запахи, следы и т.д.) у зверя все время осуществлялись бы секреторные процессы (слюноотделение, выделение желудочного сока и т.д.).

Скорость образования внутреннего торможения зависит от разных причин. У возбудимых животных оно образуется труднее, чем у тормозных. В процессе возрастного формирования высшей нервной деятельности у собаки скорость образования тормозных рефлексов нарастает, а к старости снижается. Образование торможения зависит и от силы раздражителя: чем сильнее раздражитель, тем быстрее он становится тормозным.

Иногда постороннее раздражение, вызывающее сильную оборонительную реакцию, препятствует развитию внутреннего торможения и способствует проявлению угашенных условных рефлексов. Это явление называется растормаживанием.

Возбуждение и торможение являются теми процессами, которые лежат в основе высшей нервной деятельности, в основе поведения. Взаимодействие этих процессов, их движение по коре полушарий и их последовательная смена составляют ту сложность и многообра-

зие, которыми характеризуется высшая нервная деятельность.

Если в каком-либо участке коры головного мозга возник очаг возбуждения или торможения, то возбуждение или торможение вначале непременно будут распространяться из пункта своего возникновения, захватывая соседние участки коры. Например, проявление собакой активно-оборонительной реакции способствует усилению ее пищевой возбудимости. Это происходит из-за того, что возбуждение из части коры мозга, связанной с проявлением агрессии, распространилось (иррадиировало) и на участки мозга, связанного с пищевыми реакциями. Процесс возбуждения распространяется примерно в четыре раза быстрее, чем процесс торможения. После иррадиации происходит обратное явление – концентрация, состоящее в том, что возбуждение (или торможение) начинает сосредотачиваться в той части мозга, в которой оно возникло и из которой распространилось.

Таким образом, кратко резюмируя учение о Высшей нервной деятельности, его можно свести к следующим положениям.

Высшая нервная деятельность представляет собой результат взаимодействия двух основных нервных процессов – возбуждения и торможения.

Под воздействием условного сигнала в коре головного мозга формируется очаг возбуждения. Из этого очага возбуждение иррадирует по коре головного мозга. Внешнее проявление иррадиации возбуждения называется процессом генерализации, который заключается в возможности появления условно рефлекторной реакции не только на данный стимул, но и на близкие к нему по параметрам раздражители (например, не только на звуковой тон определенной высоты, который использовался при обучении, но и на другие звуки близких диапазонов).

Свойством генерализации обладает и тормозной процесс. Очаги возбуждения и торможения обладают свойством отрицательной индукции, благодаря которому на периферии очага возбуждения в коре появляется очаг торможения, а на периферии очага торможения соответственно очаг возбуждения.

Процессы возбуждения и торможения взаимодействуют на основе не только их иррадиации, но и концентрации; если иррадиации нервных процессов соответствует явление генерализации, то концентрация процесса возбуждения проявляется в формировании дифференцированных условных рефлексов.

Сам процесс формирования условного рефлекса заключается в образовании связи между двумя очагами возбуждения, вызванными условным и безусловным раздражителями.

## **4.5. Проблема наследования условных рефлексов**

Несмотря на то, что вопрос о наследовании приобретенных признаков в современной генетике казался бы давно «снят с повестки дня», проблема, связанная с наследованием условных рефлексов, постоянно всплывает на поверхность. В частности, она представляет собой одну из «болевых» точек практического собаководства. В большинстве руководств по служебному собаководству можно прочесть, что если собак производителей не дрессировать, то от них будут рождаться глупые щенки. При этом авторы часто ссылаются на эксперименты И.П. Павлова, якобы доказавшего, что условные, т.е. приобретенные рефлексы передаются по наследству.

Школа И.П. Павлова. В действительности дело обстояло следующим образом. В 20–х гг. прошлого столетия в лаборатории И.П. Павлова был проведен эксперимент на мышах, целью которого было выяснение возможности передачи по наследству навыка ориентироваться в лабиринте. Данный эксперимент проводился следующим образом. Мышей обучали пробегать лабиринт. От обученных мышей получали потомство, которое снова обучали. Подобным образом продолжали действовать на протяжении 10 поколений. В результате проведенных опытов оказалось, что скорость пробегания лабиринта от поколения к поколению постепенно увеличивалась, и потомки 10–го поколения обучались заметно быстрее, чем мы-

ши исходного. В результате этой работы были сделаны выводы том, что условные рефлексы могут передаваться по наследству, о чем в 1924 г. была опубликована статья, получившая довольно широкую известность.

Однако спустя некоторое время у И.П. Павлова возникли сомнения в правомочности полученных результатов и выводов, сделанных из них.

Сотрудники его лаборатории тщательно проанализировали методику проведения эксперимента и пришли к выводу, что скорость пробегания мышами лабиринта в большой степени зависела от поведения экспериментатора. В ходе опыта мыш сначала вылавливали из жилой клетки, затем помещали в стартовую камеру, с треском открывали задвижку при входе в лабиринт. Все эти действия пугали зверька, поэтому требовалось некоторое время для его адаптации и угашения возникшей у него вследствие испуга пассивно оборонительной реакции. В процессе работы экспериментатор постепенно научался действовать все более и более аккуратно и стал меньше пугать мыш перед опытом и в ходе его. В результате мыши стали тратить меньше времени на адаптацию и стали обучаться быстрее. Таким образом, И.П. Павлов пришел к выводу, что различия в скорости обучения пробежки в лабиринте у мышей разных поколений были вызваны погрешностью в методике проведения эксперимента.

Позже данный эксперимент был повторен в автоматизированном варианте и, как показали опыты, никакой разницы между мышами первого и последнего поколений не обнаружилось. В связи с этим великий ученый опубликовал свое отношение к этому вопросу в письме, напечатанном в «Правде» (13 мая 1927 г. № 106): «Первоначальные опыты с наследственной передачей условных рефлексов у белых мышей при улучшении методики и при более строгом контроле до сих пор не подтверждаются, так что я не должен причисляться к авторам, стоящим за эту передачу». К сожалению, это письмо оказалось быстро забыто.

Проблема наследования условных рефлексов интересовала и ряд других ученых. Эксперименты, связанные с последовательным, от поколения к поколению, обучением были проведены на животных целого ряда видов и показали аналогичные результаты. Поэтому в настоящий момент разногласия среди большинства ученых по этому вопросу практически отсутствуют.

Вопрос о наследовании условных рефлексов – индивидуальных приспособительных реакций организма, осуществляющихся посредством нервной системы, – частный случай идеи о наследовании любых приобретенных признаков организма. Эта идея – некогда предмет ожесточенных дискуссий – ныне окончательно отвергнута. Все опыты, которые проводились для доказательства наследования приобретенных признаков, при проведении правильно поставленных экспериментов не подтвердились.

Те различия в способности обучения, которые наблюдаются у животных связаны со многими факторами:

- типологическими особенностями их высшей нервной деятельности;
- способностью к определенным формам обучения;
- степени выраженности оборонительных реакций и т.д.

Необходимо отметить, что обучаемость является наследственно обусловленным фактором. Поэтому отбор собак по рабочим качествам служит исключительно важным моментом племенной работы.

Несомненным аргументом против наследования условных рефлексов может служить, например, тот факт, что, несмотря на изучение многими и многими поколениями людей школе таблицы умножения, вундеркиндов, знающих ее от рождения, до сих пор не описано. То же самое можно сказать и о многих других навыках.

Другие физиологические школы. Помимо школы И.П. Павлова, успешно развивающей условно-рефлекторную теорию и в наше время, существует целый ряд других направлений. Так, например, весьма широко известна физиологическая школа ученика И.П. Павлова, академика П.К. Анохина, обосновавшего и развившего принцип системной организации дея-



тельности организма – теорию функциональных систем.

Среди многих проблем, разработкой которых занимался П.К. Анохин и его ученики, важное место занимал вопрос о системной работе ЦНС в условиях формирования ответа организма на внешние раздражители. Экспериментальные данные, полученные в условно рефлекторных экспериментах, при параллельной регистрации суммарной электрической активности ряда структур мозга и активности отдельных нейронов, позволили ему сформулировать концепцию «функциональной системы». Еще в 1937 г. П.К. Анохин дал этому понятию такое определение: «группа нервных образований с соответствующими рабочими органами на периферии, которые выполняют специфическую и четко определенную функцию». В дальнейших исследованиях понятие функциональной системы претерпело определенные, однако, не принципиальные изменения. Одним из первых в отечественной и мировой физиологии Анохин привлек внимание к феномену «обратной афферентации», который в дальнейшем стал известен как принцип отрицательной обратной связи (этот же принцип представляет собой краеугольное понятие кибернетики). Важным этапом развития взглядов П.К. Анохина было введение им представления о системогенезе, т.е. о закономерностях развития функциональных систем (Анохин, 1948).

В концепции функциональной системы условный рефлекс рассматривается в качестве результата сложного многокомпонентного процесса. Ведущим системообразующим фактором считается достижение определенного «конечного» результата, соответствующего потребностям организма в данный момент. Начальный узловый механизм функциональной системы – «афферентный синтез». Это комплекс физиологических процессов, состоящий из нескольких «функциональных блоков» – доминирующей мотивации, обстановочной афферентации (всей суммы внешней и внутренней стимуляции, получаемой мозгом в обстановке эксперимента), так называемой «пусковой афферентации» и памяти. В результате интеграции этих процессов происходит «принятие решения». Именно оно определяет «конечный результат» процесса: на основе «афферентного синтеза» выбирается один из множества вариантов ответа организма. Как следствие этого, уменьшается число степеней свободы в действии функциональных систем других уровней и формируется программа действий. Параллельно с ней создается так называемый «акцептор результатов действия», т.е. нервная модель будущих (ожидаемых) результатов, некий идеальный образ. Возникающее на следующей стадии эфферентное возбуждение ведет к определенному действию и результату. Информация о параметрах результата через обратную связь (обратную афферентацию) воспринимается акцептором результатов действия для сопоставления с ранее сформированной («идеальной») моделью. Если параметры результата не соответствуют предсуществующей модели, то возникает новое возбуждение, которое должно произвести соответствующую коррекцию. Акцептор результатов действия направляет активность организма вплоть до момента достижения желаемой цели.

Структура поведенческого акта. Поведенческий акт может быть различной степени сложности, а формируясь и осуществляясь в конкретных условиях, он не может не зависеть от них. В процессе научения животные усваивают новые формы поведения.

С точки зрения П.К. Анохина, структура поведенческого акта представляет собой последовательную смену следующих стадий:

- афферентного синтеза;
- принятия решения;
- акцептора результатов действия;
- эфферентного синтеза;
- формирования самого действия;
- оценки достигнутого результата.

Стадия афферентного синтеза представляет собой анализ совокупности информационных сигналов, поступающих в ЦНС и дающих основание животному принять решение о возможном поведении. Во время этой стадии учитывается наличие потребности организма в

чем-либо, а также возможных путей ее удовлетворения, имеющихся в памяти животного; воздействие разнообразных факторов внешней среды (обстановочная афферентация); и сигналов, запускающих поведение (пусковая афферентация).

Любой поведенческий акт направлен на удовлетворение какой-либо потребности организма.

Доминирующая потребность активизирует соответствующие отделы памяти, хранящие информацию о возможных путях удовлетворения данной потребности, а также активизирует двигательные системы организма, способствующие ее скорейшему удовлетворению. Кроме наличия соответствующей потребности, возможность осуществления поведенческого акта зависит также от условий, в которых приходится действовать животному. Факторы внешней среды, или обстановочная афферентация, влияют на проявление и характер поведенческого акта, а иногда и сами могут вызывать привычное для данной ситуации поведение. Значение обстановочной афферентации заключается в том, что, создавая скрытое возбуждение, она приурочивает поведение к определенному месту, наиболее целесообразному для удовлетворения соответствующей потребности. Как правило, поведение в несвойственной для него обстановке, не связанное с удовлетворением данной потребности, протекает менее выражено, неполно или неэффективно. В результате взаимодействия информации о потребности, обстановке и данных памяти формируется готовность организма к определенному действию, которое запускается соответствующими сигналами или стимулами, т.е. пусковой афферентацией. Пусковая афферентация привязывает поведение к конкретному времени, конкретной обстановке и конкретной ситуации. Стадия афферентного синтеза завершается переходом в стадию принятия решения, которая определяет тип и направление поведения. При этом формируется так называемый акцептор результата действия, представляющий собой образ будущих событий, результата, программы действия и представление о средствах достижения необходимого результата.

На стадии эфферентного синтеза формируется конкретная программа поведенческого акта, которая переходит в действие – с какой стороны забежать, какой лапой толкнуться и с какой силой. Полученный животным результат действия по своим параметрам сравнивается с акцептором результата действия. Если происходит совпадение, удовлетворяющее животное, поведение в данном направлении заканчивается; если нет – поведение возобновляется с изменениями, необходимыми для достижения цели.

Большую роль в целенаправленном поведении играют эмоции. Если параметры выполненного действия не соответствуют акцептору действия (поставленной цели), то возникает отрицательное эмоциональное состояние, создающее дополнительную мотивацию к продолжению действия, его повторению по скорректированной программе до тех пор, пока полученный результат не совпадет с поставленной целью (акцептором действия). Если же это совпадение произошло с первой попытки, то возникает положительная эмоция, прекращающая его.

Таким образом, наиболее важным компонентом, определяющим поведение, является достижение биологически полезного результата, удовлетворение ведущих биологических потребностей: голода, жажды, агрессии, половой, родительской и т.п. Только при наличии биологически важной цели поведение становится целесообразным для животного, необходимым для него и повторяющимся с большой вероятностью в будущем. Согласно теории функциональных систем, хотя поведение и строится по рефлекторному принципу, оно определяется как последовательность или цепь условных рефлексов. Действие животных определяется не только внешними раздражителями, но и внутренними потребностями и возникает на основе опережающего отражения действительности – программирования, а ведущим фактором организации поведения, его целью является получение биологически полезного результата.

Теория функциональной системы П.К. Анохина расставляет акценты в решении вопроса о взаимодействии физиологических и психологических процессов и явлений. Она показывает, что те и другие играют важную роль в совместной регуляции поведения, которое не

может получить полное научное объяснение ни на основе только знания физиологии высшей нервной деятельности, ни на основе исключительно психологических представлений. Для многочисленных учеников и последователей П.К. Анохина теория функциональных систем служила и служит теоретической канвой для формулировки определенных физиологических задач и для объяснения полученных в экспериментах результатов, однако ее прогностические возможности оказываются, как правило, невысокими, по-видимому, в связи с чрезвычайно общим характером исходных формулировок. Тем не менее концепция функциональной системы была и остается одним из широко распространенных в отечественной науке подходов к рассмотрению механизмов целостного поведения.

#### **4.6. Срывы высшей нервной деятельности у животных**

Предъявление животному непосильной задачи как в лабораторной обстановке, так и в естественной среде его обитания может вызвать у него срыв высшей нервной деятельности, который проявляется в различных отклонениях условно-рефлекторной деятельности. Он может быть проходящим или очень глубоким и длительным, и сопровождаться трофическими нарушениями во многих системах и органах. И.П. Павлов понимал под неврозом то, что «животное не отвечает, как следует, условиям, в которых оно находится».

Формы проявления неврозов. Неврозы у животных проявляются в трех основных формах:

- невроз в форме возбуждения;
- невроз в форме торможения;
- невроз в форме фобии.

Невроз в форме возбуждения проявляется в резком повышении возбудимости, дифференцировки оказываются сорванными, животное не в состоянии затормаживать свои условные рефлексы. При этом условные рефлексы могут быть значительной величины, но дифференцировки, как правило, бывают нарушены. Наблюдается хаотическая двигательная возбудимость, может наблюдаться усиленное слюноотделение.

Невроз в форме торможения проявляется в том, что вся условно-рефлекторная деятельность полностью или почти полностью отсутствует, животное становится вялым, заторможенным.

Невроз в форме фобии можно определить как навязчивые переживания страхов в определенной обстановке. Имеют специфические поведенческие проявления, цель которых – избегание предмета страха, в том числе и обстановки, связанной с ним, или уменьшение страха с помощью навязчивых действий.

Причины возникновения неврозов. Чаще всего неврозы развиваются вследствие перенапряжения возбудительного процесса, которое может возникнуть в результате действия сильных раздражителей на психику животного.

Перенапряжение данного процесса с последующим развитием невроза в лаборатории И.П. Павлова наблюдалось в следующих случаях.

В эксперименте у собак вырабатывали положительный рефлекс на отрицательный условный раздражитель, т.е. пищевое подкрепление собака получала после нанесения раздражения электрическим током. Сначала ток был слабым, но его постепенно усиливали. Несмотря на большую силу тока, у собак происходило условное слюноотделение. Однако, когда электроды стали прикладывать к конечностям, близким к костям, у собак развился срыв нервной деятельности. Теперь даже самый слабый ток стал вызывать у них бурную оборонительную реакцию. Вся условно-рефлекторная деятельность собак оказалась нарушенной на длительное время. В этом случае слишком сильный условный раздражитель привел к развитию невроза.

Невроз может развиваться под воздействием сильных раздражителей, вызывающих безусловнорефлекторную реакцию. Возникновение неврозов в определенной «травмирующей»

обстановке характеризуется очень быстрым образованием «патологических» условных рефлексов, вероятно по типу доминанты, связывающих состояние организма с отдельными раздражителями окружающей среды или их совокупностью. Очень характерным примером этому служит невроз, явившийся следствием наводнения 1924 г. в Ленинграде, во время которого были затоплены помещения, в которых находились подопытные собаки И.П. Павлова и его сотрудников. Собак пришлось с большим трудом вытаскивать из залитых водой клеток, через затопленные дверцы, погружая их для этого в воду целиком. Конечно, это сверхсильное воздействие вызвало у собак значительное потрясение нервной системы, в результате чего у некоторых из них развился невроз, который отразился на условно-рефлекторной деятельности собак. Потребовались недели, чтобы условно-рефлекторная деятельность собак возвратилась к норме. Но и тогда, когда условные рефлексы восстановились, стоило пустить струю воды под дверь камеры, в которой работали с собакой, как у нее вновь нарушалась условно-рефлекторная деятельность.

С точки зрения физиологии высшей нервной деятельности, чрезмерно сильные раздражители вызывает в нервных клетках возбуждательный процесс чрезмерной интенсивности, что приводит к его перенапряжению.

Под понятием сверхсильный раздражитель подразумевают не какую-то определенную его физическую силу, а лишь то обстоятельство, что эта сила превышает возможности нервных клеток реагировать на нее соответствующим максимальным возбуждением. Если клетки ЦНС ослаблены (утомлением, болезнью или другими причинами), тогда даже обычный раздражитель умеренной силы может оказаться «сверхсильным». Поэтому систематическое переутомление, напряженная работа без отдыха в трудных условиях может вызвать так называемый невроз истощения. При этом наблюдается периодичность в работоспособности ЦНС – условные рефлексы то появляются, то исчезают.

1. Причиной развития невроза также может служить и перенапряжение тормозного процесса.

Перенапряжение тормозного процесса может происходить по следующим причинам:

- при дифференцировке слишком близких (похожих) раздражителей;
- при затягивании действия отрицательных раздражителей;
- при длительной отсрочке подкрепления.

Весьма неблагоприятно действуют: отсрочка подкрепления на неопределенное время и ожидание отрицательного подкрепления. Для некоторых животных наибольшую трудность представляет выработка внутреннего торможения. К перенапряжению тормозного процесса и срывам высшей нервной деятельности у них могут приводить: удлинение времени действия тормозных раздражителей, выработка запаздывающего торможения в системе коротко отставленных рефлексов, суммация разных форм внутреннего торможения, образование тонких и сложных дифференцировок. Например, продление времени действия дифференцировочного раздражителя приводит к напряжению тормозного процесса, вызывая длительный его срыв, что проявляется в резком хаотическом возбуждении, в развитии различных отклонений в поведении животного, появлении каких-либо фобий (страхов).

Срыв торможения может быть получен у животного при предъявлении ему заданий, связанных с трудной и тонкой дифференцировкой.

Так, в опытах, проведенных в павловской лаборатории (1921), длительные нарушения высшей нервной деятельности были получены при установлении предела дифференцирования зрительных раздражителей. Вначале у собаки вырабатывалась грубая дифференцировка круга от эллипса с соотношением полуосей 2:1. Постепенно приближая форму эллипса к форме круга, удалось выработать дифференцировку круга от эллипса с соотношением полуосей 9:8. Однако попытка упрочить эту дифференцировку привела к нарушению различения круга и эллипса даже с соотношением полуосей 2:1. Изменилось и общее поведение собаки: она лаяла, визжала, срывала капсулу для регистрации слюны, грызла резиновые трубки и т.п.

Неврозы, возникшие вследствие тонкой дифференцировки, оказываются весьма упор-

ными, так, в описанном выше эксперименте условно-рефлекторная деятельность животного восстанавливалась только после двухмесячного перерыва в работе. Дифференцировку удалось выработать вновь лишь при постепенной тренировке процесса торможения путем применения более простых тормозных раздражителей.

2. Перенапряжение подвижности нервных центров происходит при быстрой смене тормозного раздражителя положительными, или наоборот. Такая сшибка процессов возбуждения и торможения также может привести к развитию невроза. Перенапряжение подвижности нервных процессов может произойти, когда клетки больших полушарий вынуждены слишком быстро переходить из возбужденного состояния в тормозное и наоборот. Перестройка функционального состояния нервных клеток требует определенного времени и тренировки. Попытки насильственного ускорения такой перестройки могут вести к серьезным нарушениям функции, что и проявляется в срыве подвижности.

Такой срыв может произойти в следующих случаях:

- при экстренной обратной переделке сигнального значения условных раздражителей;
- при сшибке возбуждательного и тормозного процессов путем вызова одного из них до того, как закончится другой (положительные и отрицательные условные раздражители подаются сразу один за другим без перерыва);
- при ломке прочно выработанного стереотипа раздражителей.

В условиях ослабления клеток больших полушарий у подопытных собак оказалось возможным вызвать неврозы резким изменением привычного для них стереотипа раздражителей. Неспособные к столь быстрой перестройке своего функционального состояния клетки коры теряли нормальную подвижность, что вело к развитию невроза.

Невроз в результате «сшибки» был получен впервые на собаке, у которой тормозной раздражитель (12 прикосновений к коже на 30 секунд) непосредственно сменяли применением положительного раздражителя (24 прикосновения к коже на 30 секунд). Это привело к длительному отклонению поведения собаки от нормы с полным или почти полным отсутствием условных рефлексов (срыв в сторону торможения). Ненормальная условно-рефлекторная деятельность наблюдалась у нее в общей сложности в течение 5 недель.

Описаны неврозы, возникающие при выработке условных рефлексов на чрезмерно сложные комплексные раздражители и дифференцировок к ним, на применение раздражителей с вероятностным подкреплением (например, подкрепление каждого третьего-четвертого применения раздражителей); при выработке рефлексов на цепи последовательных раздражителей или других сложных систем условных связей. Описаны также информационные неврозы – их возникновение было наглядно показано при перегрузке оперативной памяти собак.

Возникновение неврозов в виде торможения или фобий неоднократно отмечалось у животных разных видов при предъявлении им логических задач в процессе исследования элементарной рассудочной деятельности. Интересно отметить, что невротические состояния у животных обычно проявлялись на следующий день после успешных решений задач.

Профилактика неврозов. Изучение экспериментальных неврозов показало, что повторное воздействие чрезвычайных факторов или создание условий, вызывающих невроз, в одних случаях ведет к дальнейшему нарушению высшей нервной деятельности, в других – к ее улучшению, нормализации.

В случаях, когда невроз возникает вследствие перенапряжения нервных процессов, лечение, в первую очередь, должно включать предоставление отдыха нервной системе и исключение из опытов тех раздражителей, которые привели к срыву.

Для предотвращения неврозов и фобий прежде всего необходимо соблюдать постепенность тренировки нервных процессов: постепенное увеличение сложности навыков, силы раздражителей, длительности занятий и т.п.

С.Н. Выржиковским, Ф.П. Майоровым и Л.В. Крушинским было показано, что отсутствие тренировки, особенно в раннем детском возрасте, которую нервная система ежедневно получает в разных жизненных ситуациях, лишает животное возможности приспособления не

только к трудным нервным задачам, но и к относительно простым ситуациям (ранняя сенсорная депривация).

Постепенность усложнения задач, предъявляемых нервной системе, чередование отдыха и тренировки нервных процессов – важнейшие принципы совершенствования работы мозга.

#### **4.7. Представления о типах высшей нервной деятельности**

С давних времен люди отмечали индивидуальные особенности в поведении друг друга и животных. Еще с древнегреческого периода сохранились известные и в наше время названия четырех темпераментов: холерический (от слова «холе»– желчь), сангвинический («сангвис» – живая кровь), флегматический («флегма» – слизь) и меланхолический («меланхоле» – черная желчь).

На основании изучения условно-рефлекторной деятельности собак И.П. Павлов создал свое учение о типах высшей нервной деятельности. В основу деления собак по типам ВНД была положена оценка:

- силы основных нервных процессов возбуждения-торможения;
- уравновешенности этих процессов;
- подвижности этих процессов.

На основании представлений о силе нервных процессов было введено понятие сильного и слабого типа нервной деятельности.

К слабому типу относятся собаки, мало приспособленные к напряженной нервной деятельности. Вследствие слабости процессов возбуждения и торможения их нервная система имеет низкую работоспособность. Слишком сильные раздражители вызывают у них запредельное торможение. В обычной жизни это трусливые собаки, легко тормозимые всякими изменениями в окружающей среде. Из-за большой слабости торможения об уравновешенности и подвижности их нервных процессов говорить не приходится.

Собаки с сильным типом высшей нервной деятельности неодинаковы. У животных, обладающих очень сильным процессом возбуждения, положительные условные рефлексы вырабатываются быстро и прочно, в то время как тормозные вырабатываются медленно, а часто растормаживаются. У других собак и положительные, и тормозные условные рефлексы образуются одинаково быстро и оказываются весьма стойкими. При этом одни собаки оказываются более возбудимыми и подвижными, а другие – малореактивными и медлительными.

Таким образом, И.П. Павловым было выделено четыре типа высшей нервной деятельности:

- слабый тип (меланхолики), имеющий низкий предел работоспособности нервных клеток;
- сильный уравновешенный подвижный (сангвиники) – собаки с сильными и хорошо уравновешенными процессами возбуждения и торможения и хорошей их подвижностью;
- сильный уравновешенный инертный (флегматики) – с сильными процессами возбуждения и торможения и плохой их подвижностью;
- сильный возбудимый, безудержный (холерики) – с сильным процессом возбуждения, но со слабым – торможения.

Эти четыре типа высшей нервной деятельности в крайнем выражении встречаются весьма редко. Кроме них, выделяют так называемые промежуточные типы. Так, например, когда собаку по характеристике одного свойства нервных процессов можно отнести к сильному типу, а по характеристике другого – к слабому, то говорят о слабой вариации сильного типа или о сильной вариации слабого типа. Теоретически, на основании комбинаций трех свойств возбуждения и торможения можно выделить 96 вариаций типов ВНД. Промежуточные типы относятся к этим возможным комбинациям (Воронин, 1965).

Для определения этих качеств нервной системы в лаборатории И.П. Павлова был разработан стандарт испытаний, требующий применения целого ряда методик и фармакологических препаратов. Определение типов ВНД при помощи этих тестов занимает период от 6 до 18 месяцев, в зависимости от того, какое количество тестов необходимо для определения каждого свойства нервных процессов. С практической целью, например в служебном собаководстве, такой способ определения типов ВНД из-за длительности неприемлем.

Таким образом, понятие «тип высшей нервной деятельности» оказывается весьма расплывчатым, и в настоящее время чаще говорят лишь о типологических особенностях животного.

Тем не менее, представление о типологических особенностях животных является очень важным при практической работе с ними. Животные с разными типологическими особенностями могут требовать совершенно разных подходов к дрессировке, обладать различной устойчивостью к стрессам, иметь разную агрессивность и так далее. Очень большое значение может иметь и психологическая совместимость животных друг с другом, а также животного и человека, также в огромной степени зависящая от типологических особенностей отдельных представителей.

## 4.8. Нейрогуморальная регуляция поведения

Регулирующая роль эндокринной и нервной систем в живом организме. В процессе эволюции в наиболее выгодном положении оказывались существа, имевшие совершенную систему команд, управляющих организмом. Любые частично дополняющие друг друга системы давали их носителям преимущества в жестоких доисторических условиях. В настоящее время все высшие организмы имеют дополняющие друг друга системы регуляции функций. Примером могут служить эндокринная и нервная системы, осуществляющие регуляцию основных жизненно важных функций организма.

Принцип работы нервной системы основан на преобразовании внешних раздражений в электрохимические импульсы и, далее, в ответную реакцию организма. Деятельность всех желез внутренней секреции, с самого их возникновения, не была автономной, а регулировалась центральной нервной системой по нервным проводникам, продуктами нейросекреции или посредством гормонов других эндокринных желез, выведение которых в кровь происходило в результате нервных импульсов. Поэтому говорить о самостоятельной гормональной, независимой от нервной регуляции совершенно некорректно. У всех многоклеточных животных, начиная с низших червей, регуляцию и интеграцию всех функций организма осуществляет центральная нервная система. Нервная система обеспечивает ответные реакции целостного организма на все воздействия внешней или внутренней среды, вызывающие раздражения рецепторов. Однако воздействия центральной нервной системы на эффекторы могут осуществляться двумя путями: путем передачи импульсов возбуждения по эфферентным нервам (нервно-проводниковый путь) и путем введения в кровь или лимфу гормонов и других физиологически активных веществ (гуморальный путь).

В настоящее время, рассматривая особенности жизнедеятельности организма животного, в том числе нервной регуляции функций, мы видим, что некоторые части нервной системы – головного мозга, обладают дополнительными функциями, выделяя гормоны – вещества, обладающие физиологической активностью и регулирующие целый ряд функций организма, например деятельность щитовидной железы, половых желез и т.д. Это наиболее эволюционно древние участки мозга, к которым относятся гипофиз и гипоталамус, одновременно входящие в состав эндокринной системы. Нервные клетки, обладающие секреторной активностью, в настоящее время обнаруживаются у всех беспозвоночных и позвоночных животных. Некоторые продукты обмена веществ нервной клетки, так называемые нейросекреты, приобрели сигнальный характер и взяли на себя регуляторные функции. При этом отдельные группы нервных клеток специализировались на выработке медиаторов нервного возбуждения.

Взаимодействие с окружающей средой и обитающими в ней организмами часто осуществляется через систему гормональной регуляции. Так, например, особые вещества, называемые феромонами, интенсивно выделяемые самками в окружающую среду в период эструса, оказывают влияние на особей своего вида, привлекая самца к самке, готовой к размножению. Самцам некоторых видов, для того чтобы почувствовать запах самки, бывает достаточно нескольких молекул феромона на один кубический метр воздуха.

Железы внутренней секреции образованы скоплениями железистого эпителия, пронизанного большим количеством кровеносных и лимфатических сосудов, а также нервных окончаний. Выделяемые ими гормоны оказывают регулирующее влияние на определенные ткани или органы. Для осуществления действия гормона необходимо выполнение следующих условий: осуществление синтеза гормона, его активация (созревание), доставка к месту «работы» и наличие в органах или тканях, на которые оказывается влияние клеток-мишеней со специфическими рецепторами данного гормона.

Регуляторная деятельность желез внутренней секреции выражается в их взаимовлиянии, воздействии на органы-мишени, а также в антагонистическом действии некоторых гормонов на функции органов мишеней. В настоящий момент известно свыше пятидесяти подобных регуляторов, обеспечивающих нормальное функционирование организма.

Деятельность желез внутренней секреции подвержена ритмическим колебаниям, как суточным, так и сезонным, что отражает приспособленность к существованию данного вида в определенной экологической нише. Широко известны колебания активности половых желез в связи с циклами размножения или щитовидной железы в связи с адаптацией к зимним условиям. В эксперименте показано существование также ритмов связанных с фазами Луны. Цикличность биологических процессов обеспечивает максимальную эффективность работы организма и обеспечивается также циклическими изменениями деятельности эндокринной системы. Подобная периодичность в нарастании уровня тех или иных гормонов в крови способствует формированию в ЦНС очагов возбуждения – доминант, «запускающих» инстинктивное поведение.

Активность эндокринной системы меняется в течение жизни от этапа становления секреторной функции железы, который формируется в зависимости от железы, или в эмбриональный период (гипофиз), или позже (половые железы), через этап полноценного функционирования к постепенному угасанию.

Влияние нервной системы на функционирование желез внутренней секреции. Влияние нервной системы на функционирование желез внутренней секреции может осуществляться как опосредованно, через изменение концентрации определенных веществ, влияющих на эти железы, так и непосредственно, путем нервной регуляции. Некоторые гормоны секретируются в кровь только в результате возбуждения гормонообразующих клеток, наступающего рефлекторно в ответ на раздражение определенных рецепторов. Секреция других гормонов, напротив, систематически тормозится нервными импульсами и происходит только после прекращения их поступления из ЦНС, вызванного воздействием определенного комплекса факторов окружающей среды.

В качестве примера стимулирующего действия нервных импульсов можно привести тот факт, что механическое раздражение сосков сосущим детенышем рефлекторно вызывает поступление в кровь гормона окситоцина, выделяемого задней долей гипофиза. Окситоцин, в свою очередь, стимулирует сокращение миоэпителиальных клеток молочной железы и гладких мышечных клеток в стенках молочных протоков, что способствует молокоотдаче.

Тормозящее воздействие нервных импульсов на секрецию гормона хорошо иллюстрирует следующий пример. У самок тараканов особые эндокринные железы, так называемые прилежащие тела, вырабатывают гонадотропный гормон, стимулирующий рост ооцитов в яичниках. Однако нервные импульсы, идущие из мозга, тормозят функцию прилежащих тел и секрецию этого гормона. Погружение сперматофора в совокупительную сумку самки во время спаривания рефлекторно прекращает тормозящее действие нервных импульсов на



прилежащие тела, что ведет к выведению в гемолимфу их гормона, вызывающего рост ооцитов и поступление в них желтка. Это способствует росту и развитию оплодотворенных яйцеклеток.

Влияние гормонов на нервную систему. Гормоны могут действовать на все отделы нервной системы от высших нервных центров до рецепторов и эфферентных нервных окончаний. Обычно их действие выражается в изменении возбудимости нервных образований. Некоторые безусловные рефлексы могут осуществляться только при достаточном содержании определенных гормонов в крови. Например, у взрослых самцов лягушки «обнимательный рефлекс», ярко выраженный в период спаривания, исчезает после кастрации и восстанавливается после инъекции экстрактов семенников или препаратов мужского полового гормона. Чувствительность нервных клеток к гормонам неодинакова в различном возрасте и при разных функциональных состояниях организма и при разнообразных воздействиях факторов окружающей среды.

Влияние гормонов на высшую нервную деятельность собак изучалось сотрудниками школы И.П. Павлова.

Так, например, было установлено, что удаление щитовидной железы у щенков вызывает общую задержку развития и роста. У них практически не выражен половой тип, половой инстинкт отсутствует. Выработка условных рефлексов у таких животных затруднена и требует многократных повторений для закрепления. Очень трудно бывает выработать и дифференцированное торможение. Серьезные нарушения поведения после тиреоидэктомии наступают и у взрослых собак. Введение гормона щитовидной железы, напротив, значительно повышает возбудимость нервных клеток коры больших полушарий.

Серьезные изменения в организме животных наступают после удаления половых желез. Как показали опыты И.П. Павлова, после кастрации самцов собак, у них наблюдается некоторое нарушение условно-рефлекторной деятельности, причем особенно сильно нарушается процесс торможения. У собак сильных типов ВНД нормальная работа коры головного мозга спустя некоторое время восстанавливается. Введение мужского полового гормона повышало величину условных рефлексов как у кастрированных, так и у интактных животных.

Глобальные повреждения высшей нервной деятельности с нарушением процессов возбуждения и торможения, а также со снижением устойчивости к сильным раздражителям вызывает у животных удаление надпочечников. Введение малых доз кортизона или дезоксикортикостерона ведет к усилению процессов возбуждения и внутреннего торможения в коре больших полушарий. Однако введение больших доз этих гормонов нарушает как положительные, так и отрицательные условные рефлексы, и развивается запредельное торможение.

Адреналин сужает кровеносные сосуды кожи и внутренних органов, за исключением сосудов головного мозга и сердца, учащает сердечные сокращения. Адреналин действует возбуждающим образом на симпатическую нервную систему и восходящую и нисходящую части ретикулярной формации. Это приводит к повышению возбудимости нервной системы; продуцируются специфические возбуждающие вещества – симпатини. Животное проявляет усиленную двигательную активность, увеличивается его агрессивность и т.д.

Роль нейрогуморальной регуляции в процессе адаптации организма к условиям окружающей среды. Параллельное развитие систем регуляции привело к образованию двух самостоятельных систем, дополняющих друг друга и способных как к экстренной, так и тонкой длительной регуляции. Обе эти системы – нервная и гуморальная, или, иначе, эндокринная, – осуществляя нейрогуморальную регуляцию, играют важную роль в процессах адаптации организма к условиям окружающей среды.

При воздействии различных экстремальных факторов, как физических (жара, холод, травма), так и психических (опасность, конфликт, радость), в организме возникает общая неспецифическая нейрогормональная реакция организма, т.е. так называемый стресс.

Факторы, вызывающие состояние стресса, Г. Селье (1974) назвал стрессорами, а сово-

купность изменений, происходящих в организме под воздействием стрессоров, – адаптационным синдромом. Ученые выделяют свыше двадцати видов стресса, например: эмоциональный, социальный, гипокинетический, репродуктивный, вакцинальный, лекарственный, инфекционный, пищевой, транспортировочный, гипоксический, болевой, температурный, световой, шумовой и т.д.

В развитии адаптационного синдрома выделяют четыре фазы:

- тревоги (активации);
- сопротивления (компенсация);
- истощения (декомпенсации);
- восстановления.

Выраженность адаптационного синдрома зависит от силы воздействующих факторов и от функционального состояния многих физиологических систем, а также от характера поведения животного. Так, например, стрессором для собаки может быть испуг, перенапряжение при дрессировке, смена хозяина, часто появление новой собаки или нового члена семьи, перемена места жительства и т.д. Причем один и тот же фактор для одного животного не играет никакой роли, а для другого может оказаться сильнейшим стрессором.

В качестве стрессоров могут выступать как отрицательные, так и положительные воздействия. Без некоторого уровня стресса невозможна никакая активная деятельность. Стресс может быть не только вреден, но и полезен для организма, он мобилизует его возможности, повышает устойчивость к отрицательным воздействиям (инфекциям, кровопотере и др.), может приводить к облегчению и даже полному исчезновению многих соматических заболеваний. Вредный стресс, возникающий вследствие чрезмерной интенсивности стрессорного фактора или вследствие неадекватной реакции гормональной системы при любом, в том числе слабом, воздействии факторов, снижает сопротивляемость организма, вызывая возникновение и ухудшение течения многих заболеваний.

Важное значение для характера последствий действия стресса имеют поведенческие реакции на стрессовую ситуацию. Активный поиск способов изменения стрессовой ситуации способствует устойчивости организма и не ведет к развитию заболеваний. Отказ от активного поиска приводит к развитию фазы истощения и, в тяжелых случаях, может привести организм к гибели. Индикатором этих типов поведения и важным механизмом их регуляции является уровень катехоламинов в мозге. Таким образом, нервно-гуморальная система определяет характер реагирования организма на стресс.

При повышении плотности популяции возрастает степень конкуренции между ее членами за территорию, пищу и т.д. Увеличивается число социальных контактов, в том числе отрицательных, между животными. В результате у них происходит нарастание признаков адаптационного синдрома, увеличивается уровень кортикостероидов в крови, гипертрофируются надпочечники, разрушается иммунная система, что, в первую очередь, проявляется в процессах размножения. Увеличивается эмбриональная смертность, снижающая численность пометов, нарушается процесс лактации, что ведет к гибели подсосного молодняка. У наиболее предрасположенных к стрессу особей затормаживаются процессы сперматогенеза и онтогенеза, и они выпадают из размножения. Кроме того, в популяции увеличивается число заболеваний, являющихся прямым следствием стресса, в том числе сердечно-сосудистой и пищеварительной систем. Снижение иммунного статуса делает животных менее защищенными от инфекционных заболеваний. Если в популяции не оказывается особей, способных противостоять стрессу, то она может полностью погибнуть. За счет отбора, способствующему выживанию особей, более устойчивых к его воздействию, стресс может приводить к изменению генетической структуры популяции. Таким образом, стресс играет как отрицательную – деструктивную, так и положительную – конструктивную роль и его можно рассматривать как один из мощных механизмов естественного отбора.

## **Словарь терминов**

Безусловный рефлекс  
Условный рефлекс  
Безусловный раздражитель  
Условный раздражитель  
Условный сигнал  
Условия образования условных рефлексов  
Совпадающий условный рефлекс  
Запаздывающий условный рефлекс  
Условный рефлекс второго ( третьего, четвертого и т.д.) порядка  
Возбуждение  
Торможение  
Безусловное торможение  
Безусловное возбуждение  
Условное возбуждение  
Условное торможение  
Внешнее торможение  
Внутреннее торможение  
Гаснущее торможение  
Неугасающее торможение  
Запредельное торможение  
Охранительное торможение  
Угасательное торможение  
Дифференцировочное торможение  
Запаздывательное торможение  
Отсроченные реакции  
Растормаживание  
Иррадиация возбуждения  
Иррадиация торможения  
Концентрация возбуждения  
Концентрация торможения  
Отрицательная индукция  
Функциональная система  
Обратная афферентация  
Принцип обратной связи  
Пусковая афферентация  
Акцептор действия  
Акцептор результата действия  
Обстановочная афферентация  
Пусковой стимул  
Срыв ВНД  
Невроз  
Фобия  
Сверхсильный раздражитель  
Типы ВНД  
Нейрогуморальная регуляция

### **Вопросы для самопроверки**

Каковы условия образования условных рефлексов?  
Что такое «запаздывающий условный рефлекс»?  
Что такое внутреннее торможение?  
Что такое внешнее торможение?  
Что такое дифференцировочное торможение?

Какова роль запредельного и охранительного торможения в жизни животных?  
В чем причины возникновения неврозов у животных?

### **Список литературы**

Анохин КВ., Судаков К.В. Системная организация поведения: новизна как ведущий фактор экспрессии ранних генов в мозге при обучении // Усп. физиол. наук. 1993. Т. 24. № 3. С. 53–69.

Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.

Анохин П.К. Системогенез как общая закономерность эволюционного процесса // Бюл. эксп. биол. мед. 1948. Т. 26. №9–10. С. 168–185.

Бериташвили И.С. Индивидуально приобретенная деятельность центральной нервной системы. Тифлис, 1932.

Бериташвили И.С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. М., 1974.

Бехтерев В.М. Общие основы рефлексологии человека. Л., 1926.

Воронин Л.Г. Лекции по сравнительной физиологии высшей нервной деятельности. М., 1965.

Котляр Б.И., Шульговский В.В. Физиология центральной нервной системы. М., 1979.

Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. 2-е изд. М., 1986.

Мак-Фарленд Д. Поведение животных. М., 1988.

Павлов И.П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности животных, М., 1973.

Павлов И.П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга // Полн. собр. соч. Т. IV. М, Л., 1952.

Павлов И.П. Павловские среды. М.; Л., 1949. С. 262–263.

Северцов А.С. Введение в теорию эволюции // М.: Изд-во МГУ, 1981.

Селье Г. На уровне целого организма, М., 1972.

Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме. М., 1960.

Суворов Я. Ф., Андреева В.Н. Проблемы наследования условных рефлексов в школе И.П. Павлова // Журн. высш. нервн. деят. 1990. Т. 40. №1. С. 3–14.

Шульговский В.В. Физиология целенаправленного поведения млекопитающих. МВ 1993.

Шульговский В.В. Физиология центральной нервной системы. М., 1997.

### **Темы курсовых работ и рефератов**

История и основные положения учения И.П. Павлова о высшей нервной деятельности.

Типологические особенности ВНД, методы их определения.

Концепция функциональной системы П.К. Анохина.

Срывы высшей нервной деятельности.

Нейрогуморальная регуляция поведения животных.

п. 5.1., п. 5.2., п. 5.3., п. 5.4.

## **ТЕМА 5. КОММУНИКАЦИИ ЖИВОТНЫХ**

5.1. Биологическое сигнальное поле

5.2. Язык животных

5.3. Органы чувств. Анализаторы

5.4. Способы коммуникаций животных

### **5.1. Биологическое сигнальное поле**

Поддержание сложной системы внутривидовых группировок, от семей и гаремов, популяционных парцелл и колоний, до популяций и надпопуляционных комплексов, а также управление их динамикой обеспечивается с помощью комплексной системы связей, осуществляемых по оптическому, акустическому, химическому, механическому и электрическому (электромагнитному) каналам. Вносимые жизнедеятельностью организмов изменения в окружающую среду в связи с этим приобретают информативное значение и служат не только основой пространственной ориентации, но становятся путями направленной передачи информации в пределах популяции и межвидовых связей в пределах биогеоценоза. Таким образом, трансформированная организмами среда становится частью надорганизменных систем популяций и биоценозов, образуя своеобразное сигнальное «биологическое поле» (Наумов, 1977). Многосторонний интерес к изучению поведения организмов, их сигнализации, общения и связей позволяет глубже понять механизм структурирования видового населения и наметить пути и способы управления его динамикой. Все же степень изученности природы сигналов и способов кодирования в них информации остается пока невысокой.

Изучение химической сигнализации показало ее высокую специфичность. Для позвоночных и беспозвоночных животных установлено существование «видовых запахов», запахов, присущих «семейным», «колониальным» и другим группировкам, индивидуальных и половых запахов. Индивидуальный запах может зависеть не только от химизма выделений потовых или сальных желез, но и от состава микрофлоры поверхности кожи, разлагающей выделенные жирные кислоты.

Широкое использование различных выделений, включая мочу и кал, для маркирования территории и оставления пахучих следов укрепляет связи особей в группе и координирует их поведение, изолируя группу от ее соседей. Химические маркеры (феромоны или телергоны) могут иметь и более широкое значение, синхронизируя биологические явления в популяции и влияя на состояние особей.

Видоспецифичность, популяционная и внутривидовая (групповая) специфика характерна и для других средств связи. Песни и позывы птиц, млекопитающих, амфибий, рыб, насекомых и других животных содержат информацию не только видового назначения, но обслуживают и межвидовые связи. С этим связано включение в видовой репертуар голов (сигналов) других видов, а иногда – звуков неживого окружения. В акустической сигнализации животных существуют местные особенности разного масштаба. Отличаются пение и даже некоторые позывы групп птиц, живущих на расстоянии в 1–2 км (Мальчевский, 1959). Значительнее и постояннее особенности «диалектов-наречий» местных и географических популяций. То же зарегистрировано у млекопитающих, амфибий и насекомых.

Оптические связи и визуальная сигнализация подчиняются тем же общим закономерностям. Важное сигнальное значение имеют не только форма тела или его частей, цвет и рисунок раскраски, но и ритуальные движения, жесты и мимика. Выработка стереотипа поведения в группе сопровождается установлением характерных для нее типов движений, что становится изолирующим группой механизмом. Визуальное общение приобретает особенно важное значение у стадных и стайных животных (обезьян, копытных, ластоногих, китообразных, многих птиц и насекомых).

Большую роль в разграничении индивидуальных, семейных и групповых участков играют визуальные метки: земляные накопки и порои (грызуны), мочевые точки (псовые), сдирание коры деревьев (медведи), скусывание веток, кучи помета (у некоторых копытных и хищников), а также вид убежищ (гнезд, нор, логовищ, лежек), следы и тропы. Как правило, оптические метки совмещаются с химическими, что увеличивает значение такой сигнальной сети для ориентации в пространстве и как средства разграничения индивидуальных и групповых территорий.

Механическая рецепция и соответствующая сигнализация широко используются в водной среде, играя важную роль в образовании стай (рыб) и согласовании в них поведения особей, различении пищи и врагов в пространственной ориентации. Для сухопутных животных ее роль относительно невелика. В ней также существует популяционная специфика. Так, К.

фон Фриш (Frisch, 1980) показал, что австрийские пчелы не понимали «языка виляющего танца» итальянских пчел. Электромагнитная сигнализация, рецепция и способность электрических рыб и стай неэлектрических рыб создавать искусственное электрическое поле служат средством регуляции пространственного распределения особей, координации их поведения в стае и ориентации в пространстве.

Существование в химическом, акустическом, оптическом и других «языках» (системах сигнализации и общения) животных групповых, локальных и популяционных «диалектов» (наречий) и видовой специфики соответствует иерархии пространственной структуры вида, еще раз подтверждая ее реальность.

Циркулирующая в популяции и сообществе информация передается по более или менее определенным каналам. Их формирование связано со следовыми явлениями, возникающими при распространении сигналов. При этом среда (популяции или биоценоза) играет роль не только канала передачи веществ, энергии и информации, но и места накопления следов происходивших событий – своеобразной «памяти» этих надорганизменных систем.

Трансформированная этими процессами среда заслуживает названия «биологического (сигнального) поля», которое в популяциях и иных группировках организмов одного вида, так же как и в биоценозах, выполняет функции не только каналов сигнальных и вещественно-энергетических связей, но и механизма управления с элементами отбора и обработки информации и памяти.

Биологическое (сигнальное) поле возникает в результате трансформации исходной среды и ее приспособления к потребностям обитателей. Оно имеет комплексный характер, так как поля разной физико-химической природы совмещаются, налегая друг на друга. При этом может возникать пространственная система пунктов, где концентрируется обмен информацией. Таковы упоминавшиеся «мочевые точки» хищных млекопитающих (особенно псовых), места токовищ и колониальные поселения и лежбища. В них визуальные марки (метки) могут комбинироваться с химическими и дополняться акустической сигнализацией, превращая «поселение» или колонию в организованное единство. Такая система связей регулирует территориальное размещение, поддерживает постоянное общение соседей и предупреждает о появлении врагов или другой опасности.

Примерами пространственно организованной комплексной информационной системы могут быть следы и тропы, а также различного типа подземные и надземные убежища (норы, логовища). В них визуально воспринимаемые признаки комбинируются обычно с разного рода химическими и иными метками. Так метят свои «дороги» в древесном ярусе обезьяны, древесные беличьи, некоторые птицы и другие лесные животные. Места рева, где формируются гаремы копытных, отмечаются оптически (лоси и олени обламывают ветви и сдирают кору небольших деревьев, оставляя ясно заметные белые стволы), метятся химически, и для привлечения к ним используются звуковые сигналы-призывы («рев» самцов). Следы животных на грунте не только визуальные, но обычно и химические метки, указывающие направление передвижения, ими пользуются не только хищники, преследующие добычу, но и особи одного вида. «Реакция следования» играет важную роль в организации расселения молодняка, открывая возможность выбора рационального направления. Особенное значение это имеет при подъемах численности, когда расселение перерастает в массовую эмиграцию.

При регулярных миграциях животные часто передвигаются по тропам, проложенным предшествовавшими поколениями. Их направление оказывается обычно удивительно «рациональным». Так, трассы проложенных автомобильных и железных дорог на Великих равнинах США удивительно совпали с основными путями кочевков стад бизонов, созданными длинным рядом поколений. Это особенно убедительный пример биологического поля как фактора, организующего поведение животных. Та же роль присуща и различного рода убежищам, значение которых не исчерпывается использованием готовых гнезд или нор, но может расцениваться как показатель степени благоприятности участка; для расселяющейся молодежи это имеет существенное значение.

## 5.2. Язык животных

Подобно человеку животные обитают в весьма сложном мире, наполненном множеством информации и контактов с разнообразными объектами живой и неживой природы.

Абсолютно каждая популяция, будь то насекомые, рыбы, птицы или млекопитающие, это не случайное скопление особей, а совершенно определенным образом упорядоченная, организованная система. Поддержание порядка и организации возникает в результате столкновения интересов отдельных животных, каждое из которых определяет свое место и положение в общей системе, ориентируясь на своих собратьев. Для этого животные должны иметь возможность сообщать себе подобным о своих потребностях и о возможностях их достижения. Следовательно, у каждого вида должны существовать определенные способы передачи информации. Это различные способы сигнализации, которые, по аналогии с нашими собственными, могут быть условно названы «языком».

Язык животных представляет собой достаточно сложное понятие и не ограничивается только звуковым каналом связи. Важную роль в обмене информацией играет язык поз и телодвижений. Оскаленная пасть, вздыбленная шерсть, выпущенные когти, угрожающее рычание или шипение достаточно убедительно свидетельствуют об агрессивных намерениях зверя. Ритуальный, брачный танец птиц – это сложная система поз и телодвижений, передающая партнеру информацию совсем иного рода. В таком языке животных огромную роль играют, например, хвост и уши. Их многочисленные характерные положения свидетельствуют о тонких нюансах настроений и намерений хозяина, значение которых не всегда понятно наблюдателю, хотя очевидно для сородичей животного.

Важнейшим элементом языка зверей является язык запахов. Чтобы убедиться в этом, достаточно понаблюдать за вышедшей на прогулку собакой: с каким сосредоточенным вниманием и тщательностью обнюхивает она все столбы и деревья, на которых имеются метки других собак, и оставляет поперх них свои. У многих животных существуют специальные железы, выделяющие специфическое для данного вида сильно пахнущее вещество, следы которого животное оставляет на местах своего пребывания и тем самым метит границы своей территории. Муравьи, дружно бегущие бесконечной цепочкой по узенькой муравьиной тропке, ориентируются по запаху, оставляемому на земле впереди идущими особями.

Наконец, звуковой язык имеет для животных совершенно особое значение. Для того, чтобы получить информацию при помощи языка поз и телодвижений, животные должны видеть друг друга. Язык запахов предполагает, что животное находится поблизости от того места, где находится или побывал другой зверь. Преимущество языка звуков состоит в том, что он позволяет зверям общаться, не видя друг друга, например, в полной темноте и на далеком расстоянии. Так, трубный глас оленя, призывающего подругу и вызывающего на бой соперника, разносится на многие километры. Важнейшей особенностью языка животных является его эмоциональный характер. Азбука этого языка включает возгласы типа: «Внимание!», «Осторожно, опасность!», «Спасайся, кто может!», «Убирайся прочь!» и т.п. Другая особенность языка животных – это зависимость сигналов от ситуации. У многих животных в лексиконе имеется всего лишь десяток – другой звуковых сигналов. Например, у американского желтобрюхого сурка их всего 8. Но при помощи этих сигналов сурки оказываются способны сообщить друг другу информацию значительно большего объема, чем сведения о восьми возможных ситуациях, поскольку каждый сигнал в разных ситуациях будет говорить соответственно о разном. Смысловое значение большинства сигналов животных носит вероятностный характер в зависимости от ситуации.

Таким образом, язык большинства животных – это совокупность конкретных сигналов – звуковых, обонятельных, зрительных и т.д., которые действуют в данной ситуации и произвольно отражают состояние животного в данный конкретный момент.

Основная масса сигналов животных, передаваемых по каналам основных видов коммуникации, не имеет непосредственного адресата. Этим естественные языки животных принципиально отличаются от языка человека, который функционирует под контролем сознания

и воли.

Сигналы языка животных строго специфичны для каждого вида и генетически обусловлены. Они в общих чертах одинаковы у всех особей данного вида, а их набор практически не подлежит расширению. Сигналы, используемые животными большинства видов, достаточно разнообразны и многочисленны.

Однако все их многообразие у разных видов по смысловому значению укладывается приблизительно в 10 основных категорий:

- сигналы, предназначенные половым партнерам и возможным конкурентам;
- сигналы, обеспечивающие обмен информацией между родителями и потомством;
- крики тревоги;
- сообщения о наличии пищи;
- сигналы, помогающие поддерживать контакт между членами стаи;
- сигналы-«переключатели», предназначенные для того, чтобы подготовить животное к действию последующих стимулов, так называемая метакоммуникация. Так, характерная для собак поза «приглашения к игре» предшествует игровой борьбе, сопровождающейся игровой агрессивностью;
- сигналы-«намерения», предшествующие какой-либо реакции: например, птицы перед взлетом производят особые движения крыльями;
- сигналы, связанные с выражением агрессии;
- сигналы миролюбия;
- сигналы неудовлетворенности (фрустрации).

Большая часть сигналов животных строго видоспецифична, однако среди них есть и такие, которые могут быть вполне информативны и для представителей других видов. Это, например, крики тревоги, сообщения о наличии пищи или сигналы агрессии.

Наряду с этим сигналы животных и очень конкретны, то есть сигнализируют сородичам о чем-то определенном. Животные хорошо различают друг друга по голосу, самка узнает самца, детенышей, а те, в свою очередь, прекрасно различают голоса родителей. Однако, в отличие от речи человека, обладающей свойством передавать бесконечные объемы сложнейшей информации не только конкретного, но и абстрактного характера, язык животных всегда конкретен, то есть сигнализирует о конкретной окружающей обстановке или состоянии животного. В этом принципиальное отличие языка животных от речи человека, свойства которой предопределены необычайно развитыми способностями мозга человека к абстрактному мышлению.

Системы коммуникаций, которыми пользуются животные, И.П. Павлов назвал первой сигнальной системой. Он подчеркивал, что эта система является общей для животных и человека, поскольку для получения информации об окружающем мире человек использует фактически те же системы коммуникаций.

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

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

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

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



языки глухонемых.

Ни одно из самых высокоразвитых живых существ, обладающих сложной системой звуковой связи, обитающих на Земле, не может сравниться в этом отношении с человеком. Речь человека – это непревзойденная по своей сложности и совершенству система абстрагирования от конкретных предметов и явлений окружающей действительности, обуславливающая такие наши чисто человеческие способности и потребности, как мышление, сознание и самосознание, науку, искусство, наивысшие формы общественного и социального поведения. Человек одержим стремлением к бесконечному познанию и преобразованию окружающего его мира, чего лишены все другие живые существа, довольствующиеся более скромными жизненными задачами. Достигнув наивысшего умственного развития, создав науку, искусство, грандиозную технику, человек объявил себя «царем природы» и стал по-сматривать на нее как бы со стороны, и даже несколько свысока. Вспомним знаменитую фразу Мичурина: «Мы не можем ждать милостей от природы. Взять их у нее наша задача!» Таким образом, мы часто забываем, что мы сами являемся неотделимой частью самой природы, лишь одной из многочисленных веточек огромного филогенетического дерева, имеющего один корень.

Пройдя долгий и сложный путь эволюционного развития, человек по своей природе представляет единство биологического и социального, материального и духовного, сознательного и бессознательного. Какую бы функцию человеческого организма мы не рассматривали – движение, питание, размножение и т.п., мы находим в ней черты как человека, так и животного. Не является исключением в этом смысле и наша речь. Наряду с чисто человеческими свойствами – возможностью передачи бесконечных объемов информации абстрактного характера, она обнаруживает и черты определенного сходства с системой звуковой сигнализации высших животных. Сходство это заключается в способности голоса человека в процессе речи передавать слушателю информацию о своем эмоциональном состоянии. Способность животных сообщать голосом о своем эмоциональном состоянии, хорошо известна. Так, мы ощущаем состояние дискомфорта, слыша тревожный крик ворон, а вечерняя песня зяблика действует на нас успокаивающе. Услышав раздраженное жужжание ос, мы стараемся отойти подальше. По голосу даже незнакомой собаки мы отлично понимаем, в каком настроении она в данный момент пребывает – в гневе, радости, страхе или в горе. Точно так же собака, как и многие другие животные, не понимая человеческой речи, отлично понимает наши эмоциональные интонации. Весьма интересно, что язык животных носит явное сходство с языком эмоций человека. Так, значение, например, возгласа «Ах!» мы понимаем только в зависимости от ситуации. А что для нас означает плач ребенка или его смех? Это мы тоже выясняем по ситуации. На общность эмоционально-выразительных свойств человека и животных обратил внимание еще Чарльз Дарвин. В своих известных трудах «Выражение эмоций у человека и животных» и «Происхождение человека и половой отбор» он приводит этот аргумент в пользу животного происхождения человека.

В настоящее время наличие зачатков второй сигнальной системы исследуют у приматов, а также у некоторых других видов высокоорганизованных животных: дельфинов, попугаев, а также врановых птиц.

Существует два подхода к анализу этой проблемы:

- проведение тестов на символизацию в обычных лабораторных экспериментах;
- обучение животных особым языкам – так называемым языкам-посредникам, которые представляют собой упрощенные аналоги речи человека. Языки-посредники в основном воспроизводят его структуру, но реализованы с помощью более доступных для животных и не требующих тонкой артикуляции средств – жестов, выбора жетонов, нажатий на клавиши компьютера и др.

Однако язык человека возник отнюдь не на голом месте. В настоящее время накапливается все больше сведений о том, что языки приматов и, по-видимому, других высокоорганизованных животных иногда выходят за рамки видоспецифической коммуникационной сис-

темы. Известно, например, что в языке верветок, зеленых мартышек и шимпанзе имеются звуковые сигналы для обозначения конкретных объектов и явлений, в частности различных видов хищников. Они обозначают не «хищника вообще» как опасность, а конкретно леопарда, змею и др. Точно так же есть сигналы для обозначения не любого корма для утоления голода, а определенной пищи (подробнее см.: Зорина и др., 2002). Звуковые сигналы шимпанзе также бывают не только видоспецифическими, но могут передавать совершенно новую конкретную информацию.

Способность шимпанзе к пониманию синтаксиса, обнаруженную при усвоении языковых посредников и общении с человеком в лабораторных исследованиях, по-видимому, можно увидеть и в естественном поведении этих животных.

Действительно, у приматов существует сложная звуковая коммуникация (наряду с системами сигналов других модальностей). Например, самец шимпанзе пытается кричать «похоже» на ту обезьяну, с которой он в настоящий момент взаимодействует (т.е. воспроизводит акустические характеристики ее криков). Это может служить способом унификации криков членов данной группы. Показано, что в «долгих криках» шимпанзе присутствуют переменные элементы, которые в разных ситуациях идут в разной последовательности (см. ниже). В формировании индивидуального звукового репертуара каждого самца шимпанзе большое значение имеет подражание сородичам. Это свойство сильно отличает их язык от обычных коммуникативных систем животных.

Было даже высказано предположение, что естественная коммуникативная система шимпанзе является промежуточной между языком человека и коммуникативными системами других животных (ее иногда называют «протоязыком»).

### **5.3. Органы чувств. Анализаторы**

Связь с окружающим миром осуществляется при помощи органов чувств, которые предназначены для восприятия окружающего мира. Они получают информацию об изменениях окружающей среды или, иначе говоря, сигналы или стимулы – такие, как световые или звуковые колебания, изменения температуры и т.д. Адекватное восприятие окружающей среды обеспечивает выживаемость, а также возможность адаптации к изменяющимся условиям. Полученная органами чувств информация кодируется, превращается в электрохимические импульсы и передается по нервам в центральную нервную систему, где особым образом анализируется и сопоставляется с информацией, полученной от других органов чувств и из памяти. За этим следует ответ организма. В результате изменяется поведение животного и включаются компенсаторные механизмы, приводящие к реакциям адаптации. Органы чувств животного и его среду можно рассматривать во взаимосвязи как непрерывно действующую саморегулирующуюся систему, предназначенную для обеспечения животному наиболее благоприятных условий.

Каждый орган чувств воспринимает изменения окружающей среды при помощи находящихся в них рецепторов. Рецепторы, находящиеся в органах чувств, специализированы, что позволяет им наиболее оптимально реагировать на воздействия окружающей среды.

Имеются два основных типа органов чувств, или рецепторов: контактные и дистантные. К первым относятся органы вкуса и осязания: они получают сигналы от объектов, находящихся в контакте с телом животного. Дистантные рецепторы, такие как глаза, уши и нос, собирают сигналы, которые могут быть ослаблены в результате того, что этим сигналам приходится преодолевать некоторое расстояние, а поэтому необходимо, чтобы органы чувств собрали и модифицировали их в серии нервных импульсов. Биологические преобразователи – рецепторные клетки в органах чувств преобразуют энергию внешней среды в электрохимическую. Раздражение рецепторной клетки приводит к образованию электрического потенциала, который распространяется по нейрону и порождает мощный нервный импульс. Информация, полученная с помощью органов чувств, в головном мозге подвергается сложной обработке с помощью анализаторов.

Анализатор, согласно И.П. Павлову, представляет собой единую функциональную систему, состоящую из трех отделов:

- периферического или рецепторного;
- проводящего;
- центрального, или мозгового.

Периферический отдел анализатора представлен чувствительными нервными окончаниями – рецепторами, воспринимающими определенные раздражения.

Проводящий отдел состоит из чувствительных нервных волокон, по которым возбуждение, возникшее в рецепторах, передается в кору головного мозга.

В центральном отделе происходит высший тончайший анализ поступившего раздражения, в результате чего возникает ощущение. Например, зрительный анализатор состоит из периферического отдела – глаза, проводящего отдела – зрительного нерва и центрального отдела – участка в затылочной доле коры больших полушарий мозга. В сетчатке глаза происходит восприятие световых раздражений. Возникшее возбуждение передается по зрительному нерву в головной мозг. В коре головного мозга происходит анализ импульсов, и возникают зрительные ощущения. Необходимым условием возникновения ощущений является нормальное функциональное состояние всех отделов анализатора. Выпадение функции хотя бы одного из них, например, в результате повреждения или заболевания приводит к нарушению деятельности всего анализатора. Так, нарушение зрения может быть вызвано и заболеванием сетчатки глаза, и повреждением зрительного нерва, и нарушением деятельности участка коры головного мозга.

Нервный центр каждого анализатора имеет определенную локализацию. Каждый анализатор имеет представительство в нескольких областях, расположенных в различных частях коры головного мозга. Наряду со специфическими моносенсорными корковыми нейронами, реагирующими только на односенсорное раздражение, обнаружены и мультисенсорные нейроны, воспринимающие разные сенсорные раздражители. Таких нейронов особенно много в ассоциативных областях коры головного мозга. Вследствие схождения (конвергенции) возбуждений различных сенсорных модальностей на нейронах различных отделов мозга устанавливается взаимодействие между многими анализаторами. На основе анализа сигналов, поступающих в мозг, осуществляется синтез информации с последующим формированием программы поведения. Чувствительность рецепторов, а также функциональное состояние проводниковой части анализатора, определяются нисходящими влияниями коры головного мозга, что позволяет организму из многих раздражителей активно отбирать наиболее адекватную в данный момент информацию.

Для изучения анализаторов применяют классический метод условных рефлексов, а также электрофизиологический, психофизиологический и морфологический методы.

Все рецепторы принято подразделять на две группы:

- рецепторы, воспринимающие раздражения, возникающие внутри организма – интерорецепторы;
- рецепторы, воспринимающие раздражения из внешней среды – экстерорецепторы.

Интерорецепторы – обнаружены во всех внутренних органах: сердце, желудке, кишечнике, селезенке, кровеносных сосудах, костях, мышцах и т.д. Они воспринимают раздражения, сигнализирующие о процессах, происходящих во внутренних органах. Например, в стенке кровеносных сосудов находятся рецепторы, которые приходят в состояние возбуждения при изменениях кровяного давления или химического состава крови. И.П. Павлов указывал на большое значение чувствительности внутренних органов в регуляции их деятельности. В частности, саморегуляция деятельности сердечно-сосудистой системы связана с наличием чувствительных нервов и их окончаний в сердце и кровеносных сосудах.

Чувствительные нервные окончания в мышцах, сухожилиях, связках и суставных сумках названы проприорецепторами. При изменении напряжения мышц, натяжения связок,

суставных сумок и сухожилий и при других раздражениях в проприорецепторах возникает возбуждение, которое передается в спинной и головной мозг. Благодаря этому возникает ощущение положения всего тела и отдельных его частей и осуществляется координация движений. При нарушении мышечно-суставной чувствительности нарушается характер походки и других движений. Рецепторы внутренних органов – висцерорецепторы – воспринимают раздражения во внутренних органах. Вестибулорецепторы сигнализируют о положении тела в пространстве.

Экстерорецепторы – воспринимают раздражения из внешней среды. К числу их относятся кожные рецепторы, органы вкуса, обоняния, зрения и слуха.

Таблица 1.		
Рецепторы	Интерорецепторы	Проприорецепторы Висцерорецепторы Вестибулорецепторы
	Экстерорецепторы	Кожные рецепторы Рецепторы вкуса Рецепторы обоняния Рецепторы зрения Рецепторы слуха

Чем выше положение животного в эволюционной иерархии, тем сложнее его органы чувств и тем совершеннее аппарат биокommunikации. Когда органы чувств регистрируют изменения в среде, например, при появлении нового зрительного образа, звука или запаха, информация передается в мозг. И этот «биологический компьютер» сортирует и интегрирует все входящие данные так, чтобы его обладатель мог соответствующим образом на них отреагировать.

Например, у насекомых глаза не могут фокусироваться, и они видят лишь расплывчатые силуэты предметов; напротив, у позвоночных глаза фокусируются, поэтому они воспринимают предметы вполне отчетливо. Человек и многие животные издают звуки с помощью голосовых связок, расположенных в гортани. Насекомые издают звуки, потирая одну часть тела о другую, а некоторые рыбы «барабанят», щелкая жаберными крышками, змеи отпугивают противников громко шурша чешуей и т.д. У человека и других млекопитающих органы обоняния находятся в носовой полости, а органы вкуса – в ротовой. У некоторых же животных, например у членистоногих, органы обоняния располагаются на усиках, а вкусовые органы – на конечностях. Усики-антенны и чувствительные волоски-сенсиллы служат насекомым органами тактильного чувства, или осязания.

## 5.4. Способы коммуникаций животных

5.2.1. Тактильная чувствительность. Осязание

5.2.2. Хемокоммуникация

5.2.3. Зрительная коммуникация

5.2.4. Акустическая коммуникация

Всем животным приходится добывать пищу, защищаться, охранять границы территории, искать брачных партнеров, заботиться о потомстве. Для нормальной жизни каждой особи необходима точная информация обо всем, что ее окружает. Получение этой информации

происходит посредством систем и средств коммуникации. Животные принимают коммуникативные сигналы и другую информацию о внешнем мире с помощью физических чувств – зрения, слуха и осязания, а также химических чувств – обоняния и вкуса.

У большинства таксономических групп животных присутствуют и одновременно функционируют все органы чувств. Однако в зависимости от их анатомического строения и образа жизни функциональная роль разных систем оказывается неодинаковой. Сенсорные системы хорошо дополняют друг друга и обеспечивают полную информацию живого организма о факторах внешней среды. В то же время, в случае полного или частичного выхода из строя одной или даже нескольких из них, оставшиеся системы усиливают и расширяют свои функции, чем компенсируют недостаток информации. Так, например, ослепшие и оглохшие животные оказываются способны ориентироваться в окружающей среде с помощью обоняния и осязания. Хорошо известно, что глухонемые люди легко научаются понимать речь собеседника по движению его губ, а слепые – читать при помощи пальцев.

В зависимости от степени развития у животных тех или иных органов чувств, при общении могут использоваться разные способы коммуникаций. Так, во взаимодействиях многих беспозвоночных, а также некоторых позвоночных, у которых отсутствуют глаза, доминирует тактильная коммуникация. У многих беспозвоночных имеются специализированные тактильные органы, например антенны насекомых, часто снабженные хеморецепторами. Благодаря этому их осязание тесно связано с химической чувствительностью. Из-за физических свойств водной среды, ее обитатели общаются между собой главным образом с помощью зрительных и звуковых сигналов. Достаточно разнообразны коммуникативные системы насекомых, особенно их химическая коммуникация. Самое большое значение они имеют для общественных насекомых, социальная организация которых может соперничать с организацией человеческого общества.

Рыбы используют по крайней мере три типа коммуникативных сигналов: звуковые, зрительные и химические, часто их комбинируя.

Хотя земноводные и пресмыкающиеся имеют все характерные для позвоночных органы чувств, формы их коммуникации сравнительно просты.

Коммуникации птиц достигают высокого уровня развития, за исключением хемокоммуникации, имеющейся буквально у единичных видов. Общаясь с особями своего, а также других видов, в том числе с млекопитающими и даже с человеком, птицы используют главным образом звуковые, а также зрительные сигналы. Благодаря хорошему развитию слухового и голосового аппарата, птицы имеют прекрасный слух и способны издавать множество разных звуков. Стайные птицы используют более разнообразные звуковые и зрительные сигналы, чем птицы одиночные. У них существуют сигналы, собирающие стаю, извещающие об опасности, сигналы «все спокойно» и даже призывы к трапезе.

В общении наземных млекопитающих довольно много места занимает информация об эмоциональных состояниях – страхе, гневе, удовольствии, голоде и боли.

Однако этим далеко не исчерпывается содержание коммуникаций – даже у животных, не относящихся к приматам.

Кочующие группами животные посредством зрительных сигналов поддерживают цельность группы и предупреждают друг друга об опасности;

– медведи, в пределах своего участка, обдирают кору на стволах деревьев или трутся о них, информируя таким образом о размерах своего тела и половой принадлежности;

– скунсы и ряд других животных выделяют пахучие вещества для защиты или в качестве половых аттрактантов;

– самцы оленей устраивают ритуальные турниры для привлечения самок в период гона; волки выражают свое отношение агрессивным рычанием или дружелюбным помахиванием хвоста;

– тюлени на лежбищах общаются с помощью криков и особых движений;

– рассерженный медведь угрожающе кашляет.

Коммуникативные сигналы млекопитающих были выработаны для общения между особями одного вида, но нередко эти сигналы воспринимаются и особями других видов, оказавшимися неподалеку. В Африке один и тот же источник иногда используется для водопоя одновременно разными животными, например, гну, зеброй и водяным козлом. Если зебра с ее острым слухом и обонянием чувствует приближение льва или другого хищника, ее действия информируют об этом соседей по водопою, и они соответственно реагируют. В этом случае имеет место межвидовая коммуникация.

Человек использует для общения голос в неизмеримо большей степени, чем любой другой примат. Для большей экспрессивности слова сопровождаются жестами и мимикой. Остальные приматы используют в общении сигнальные позы и движения гораздо чаще, чем мы, а голос – гораздо реже. Эти компоненты коммуникативного поведения приматов не являются врожденными – животные обучаются различным способам общения по мере взросления.

Воспитание детенышей в дикой природе основано на подражании и выработке стереотипов; за ними ухаживают большую часть времени и наказывают, когда необходимо; они узнают о том, что съедобно, наблюдая за матерями, и учатся жестам и голосовому общению в основном методом проб и ошибок. Усвоение коммуникативных стереотипов поведения – процесс постепенный. Наиболее интересные особенности коммуникативного поведения приматов легче понять, если учесть обстоятельства, в которых используются разные типы сигналов – химические, тактильные, звуковые и зрительные.

#### **5.4.1. Тактильная чувствительность. Осязание**

На поверхности тела животных находится огромное количество рецепторов, являющихся окончаниями чувствительных нервных волокон. По характеру чувствительности рецепторы разделяют на болевые, температурные (тепловые и холодные) и осязательные (механорецепторы).

Осязание – это способность животных к восприятию различных внешних воздействий осуществляемая рецепторами кожи и опорно-двигательного аппарата.

Осязательное ощущение может быть разнообразным, так как возникает в результате комплексного восприятия различных свойств раздражителя, действующего на кожу и подкожные ткани. Посредством осязания определяется форма, величина, температура, консистенция раздражителя, положение и перемещение тела в пространстве и т.д. В основе осязания лежит раздражение специализированных рецепторов и преобразование в центральной нервной системе поступающих сигналов в соответствующий вид чувствительности (тактильную, температурную, болевую).

1. Кожный анализатор. Рецепторами этого анализатора служат:

- свободные окончания нервов в эпителии, которые воспринимают болевые и температурные ощущения, давление и служат хеморецепторами;
- осязательные клетки, оплетенные сетью нервных волокон;
- осязательные тельца, образованные группами осязательных клеток, заключенных в соединительнотканную оболочку. Лучше всего они развиты на пальцах лазающих млекопитающих, на конце хобота слона, рыльца крота и т.д.

Но основными рецепторами, воспринимающими эти раздражения и отчасти положение тела в пространстве, у млекопитающих служат волосы, особенно вибриссы. Вибриссы реагируют не только на прикосновения к окружающим предметам, но и на колебания воздуха. У норников, имеющих широкую поверхность соприкосновения со стенками норы, вибриссы, кроме головы, разбросаны по всему туловищу. У лазающих форм, например, у белок, лемуринов, они расположены также на брюшной поверхности и на частях конечностей, контактирующих с субстратом при передвижении по деревьям.

Тактильное чувство обусловлено раздражением механорецепторов (тельца Пачини и

Мейснера, диски Меркеля и др.), расположенных в коже на некотором расстоянии друг от друга. Животные способны довольно точно определять место локализации раздражений: ползание насекомых по коже или их укусы вызывают резкую двигательную и оборонительную реакцию. Самая высокая концентрация рецепторов у большинства животных отмечается в области головы, соответственно участки кожи головы, слизистые оболочки ротовой полости губ, век и языка имеют наиболее высокую чувствительность к прикосновениям. В первые дни жизни детеныша млекопитающего главным осязательным органом является полость рта. Прикосновение к губам вызывает у него сосательные движения.

Непрерывное воздействие на механо- и термореперторы приводит к понижению их чувствительности, т.е. они быстро адаптируются к этим факторам. Кожная чувствительность тесно связана и с внутренними органами (желудком, кишечником, почками и др.). Так достаточно нанести раздражение на кожу в области желудка, чтобы получить повышенную кислотность желудочного сока.

При раздражении болевых рецепторов возникшее возбуждение передается по чувствительным нервам в кору головного мозга. При этом поступающие импульсы идентифицируются как возникающая боль. Чувство боли имеет большое значение: боль сигнализирует о нарушениях в организме. Порог возбуждения болевых рецепторов видоспецифичен. Так, у собак он несколько ниже, чем, например, у человека. Раздражение болевых рецепторов вызывает рефлекторные изменения: усиленное выделение адреналина, повышение кровяного давления и другие явления. При действии некоторых веществ, например новокаина, болевые рецепторы выключаются. Этим пользуются для проведения местной анестезии при операциях.

Раздражение температурных рецепторов кожи является причиной возникновения ощущения тепла и холода. Можно выделить два вида термореперторов: холодные и тепловые. Температурные рецепторы распределены в различных участках кожи неравномерно. В ответ на раздражение температурных рецепторов, рефлекторно сужаются или расширяются просветы кровеносных сосудов, как следствие этого изменяется теплоотдача, соответственно меняется и поведение животных.

2. Тактильная коммуникация у разных таксономических групп. Несмотря на то, что осязание несколько ограничено в своих возможностях передачи информации по сравнению с другими органами чувств, во многих отношениях это главный из каналов коммуникации почти для всех видов живой материи, отвечающих на физический контакт.

Беспозвоночные. Тактильная коммуникация оказывается доминирующей в общественных взаимодействиях многих беспозвоночных; например, у слепых рабочих в некоторых колониях термитов, которые никогда не покидают своих подземных туннелей, или у дождевых червей, которые ночью выползают из нор для спаривания. Тактильные сигналы оказываются главными у ряда водных кишечнополостных: медуз, актиний, гидр. Большое значение тактильная коммуникация имеет для колониальных кишечнополостных. Так при прикосновении к отдельному участку колонии гидроидных полипов, животные сразу же сжимаются в крохотные комочки. Тут же вслед за этим, сжимаются и все остальные особи колонии. Тактильная коммуникация в силу своей природы возможна только на очень близком расстоянии. Длинные антенны тараканов и раков действуют как «разведчики», которые позволяют им исследовать мир в радиусе одной длины тела, но это – почти предел для осязания. У беспозвоночных осязание тесно связано с химической чувствительностью, потому что специализированные тактильные органы, например антенны или пальпы насекомых, часто снабжены также хеморецепторами. Общественные насекомые путем комбинации тактильных и химических сигналов передают членам своих семей-колоний большое количество разнообразной информации. В колонии общественных насекомых отдельные особи постоянно вступают в прямой телесный контакт друг с другом. Постоянное облизывание и обнюхивание друг друга у муравьев свидетельствует о важности прикосновений как одного из средств, организующих этих насекомых в колонию. Подобным же образом, касаясь антеннами брюшка своих «коров» (тлей), муравьи информируют их, что те должны выделить капельку «молочка» (см.

Хрестомат. 5.1).

В колониях некоторых видов ос, где самки объединены в систему иерархии, признаком подчинения при встрече служит отрыгивание пищи, которую доминирующая оса тут же поедает.

Высшие позвоночные. Тактильная коммуникация сохраняет свое значение у многих позвоночных, в частности у птиц и млекопитающих, наиболее общественные виды которых проводят значительную часть времени в физическом контакте друг с другом. У них важное место во взаимоотношениях занимает так называемый груминг, или уход за перьевым или шерстным покровом. Он заключается во взаимной чистке, вылизывании или просто перебирании перьев или шерсти. Груминг, осуществляемый самкой в процессе выращивания потомства, и взаимный груминг детенышей в помете играет важную роль для их физического и эмоционального развития. Телесный контакт между отдельными особями у общественных видов служит необходимым звеном в регулировании взаимоотношений между членами общества. Так, одним из наиболее действенных способов, к которому обычно прибегают небольшие певчие птички – амадины, чтобы умиротворить агрессивно настроенного соседа, служит «демонстрация приглашения к чистке пера». При возможной агрессии одной из птиц, направленной на другую, объект нападения высоко задирает голову и при этом топорщит оперение горла или затылка. Реакция агрессора оказывается совершенно неожиданной. Вместо того чтобы напасть на соседа, он начинает покорно перебирать клювом распущенное оперение его горла или затылка. Подобная же демонстрация имеет место у некоторых грызунов. При встрече двух животных, занимающих разные ступени иерархической лестницы, подчиненное животное позволяет доминанту вылизывать свои мех. Разрешая высокоранговой особи дотрагиваться до себя, низкоранговая тем самым проявляет свою покорность и переводит потенциальную агрессивность доминанта в другое русло.

Дружественные телесные контакты широко распространены среди высокоорганизованных животных. Прикосновения и другие тактильные сигналы широко используются при общении обезьянами. Лангуры, павианы, гиббоны и шимпанзе часто дружески обнимают друг друга, а павиан может слегка дотронуться, толкнуть, ущипнуть, куснуть, обнюхать или даже поцеловать другого павиана в знак искренней симпатии. Когда два шимпанзе встречаются впервые, они могут осторожно дотронуться до головы, плеча или бедра незнакомца.

Обезьяны постоянно перебирают шерсть – чистят друг друга, что служит проявлением подлинной близости, интимности. Особенно важным оказывается груминг в тех группах приматов, где поддерживается социальное доминирование, например у макаков-резусов, павианов и горилл. В таких группах подчиненная особь часто сообщает, громко чмокая губами, что она хочет почистить другую, занимающую более высокое положение в социальной иерархии. У обезьян груминг является типичным примером социосексуальных контактов. Хотя такого рода взаимоотношения нередко объединяют животных одного пола, тем не менее подобные контакты чаще наблюдаются между самками и самцами, причем первые играют активную роль, вылизывая и вычесывая самцов, тогда как вторые ограничиваются тем, что подставляют партнерше те или иные участки своего тела. Такое поведение не связано прямо с сексуальными взаимоотношениями, хотя изредка груминг приводит и к совокуплению (см. Хрестомат. 5.2).

## 5.4.2. Хемокоммуникация

1. Восприятие вкуса. Ощущение вкуса имеет большое значение для животных. По вкусу они определяют съедобность или несъедобность апробируемого продукта. Совершенно особый вкус имеют вещества, используемые в качестве лекарств или минеральных подкормок. Большое значение для животных имеет вкус пищи, очень многие из них имеют совершенно особые вкусовые предпочтения. Владельцы разнообразных домашних животных хорошо знают, сколь разборчивы в еде оказываются порой их любимцы.

На основе избирательной и высокочувствительной реакции сенсорных клеток возника-



ют чувство вкуса и запаха.

2. Вкусовой анализатор. Орган вкуса относится к органам химического чувства и способствует предварительному анализу качества различных веществ, попадающих в ротовую полость. Пищевые вещества оказывают раздражающее действие на волосяные луковицы только в растворенном состоянии. Растворителем для них в полости рта является слюна. На поверхности языка можно выделить области специфической чувствительности, с вкусовыми луковицами, содержащими рецепторные клетки, реагирующие на химические соединения, обладающие определенным вкусом.

Вкусовое ощущение возникает в результате воздействия растворов химических веществ на хеморецепторы вкусовых образований языка и слизистой оболочки ротовой полости; при этом возникают ощущения горького, кислого, сладкого, соленого или смешанного вкуса. Вкусовое чувство у новорожденных детенышей пробуждается раньше всех других ощущений.

Главной частью органа вкуса являются так называемые вкусовые луковицы (вкусовые почки), которые находятся во вкусовых сосочках языка, а также в мягком небе и глотке. Вкусовые луковицы состоят из специальных клеток, около которых оканчиваются вкусовые (чувствительные) нервные волокна. Специальные железы, расположенные между вкусовыми сосочками, выделяют жидкость, промывающую вкусовые луковицы.

Поступающие в полость рта растворенные слюной химические вещества пищи попадают в углубления вкусовых сосочков, где соприкасаются с микроворсинками, образованными оболочками чувствительных клеток. Они способствуют образованию в них рецепторного потенциала, который по нервным волокнам вкусового нерва проходит сначала в продолговатый мозг, а от него – к коре больших полушарий. Здесь и создается ощущение вкуса. Мозговой отдел вкусового анализатора находится в височной доле. Ощущение вкуса играет очень важную роль в процессе пищеварения. Оно возбуждает пищевой центр, что воспринимается как чувство аппетита. Возбуждение пищевого центра обладает стимулирующим действием на пищеварительный тракт. В ощущении вкуса пищи большое значение имеет запах пищи. При попадании пищи в рот животное определяет ее съедобность. От этого зависит характер выделяемой слюны. При попадании съедобных веществ выделяется густая слизистая слюна, а при несъедобных или раздражающих, веществ – жидкая. Некоторые вещества могут вызвать рвоту. Съедобная пища оказывает стимулирующее влияние на пищеварительную систему. Вкусовая рецепция непосредственно связана с обонянием.

3. Ольфакторная коммуникация, обоняние. Обоняние – восприятие животными посредством соответствующих органов определённого свойства (запаха) химических соединений в окружающей среде. От вкусовой рецепции обоняние отличается тем, что пахучие вещества, воспринимаемые с его помощью, обычно присутствуют в более низких концентрациях. Они служат лишь сигналами, указывающими на определённые предметы или события во внешней среде. Наземные животные воспринимают пахучие вещества в виде паров, доставляемых к органу обоняния с током воздуха или путём диффузии, а водные – в виде растворов. Для очень многих животных: насекомых, рыб, хищников, грызунов, – обоняние оказывается важнее зрения и слуха, поскольку даёт им больше информации об окружающей среде. Чувствительность к запахам порой бывает просто фантастической: например, самцы некоторых бабочек реагируют на несколько молекул полового феромона самки в кубическом метре воздуха. Степень развития обоняния может достаточно сильно различаться даже в пределах одной таксономической группы животных. Так, млекопитающих делят на макросматиков, у которых обоняние развито хорошо (к ним относится большинство видов), микросматиков – с относительно слабым развитием обоняния (тюлени, усатые киты, приматы) и аносматиков, у которых типичные органы обоняния отсутствуют (зубатые киты). Обоняние служит животным для поиска и выбора пищи, отслеживания добычи, спасения от врага, для биоориентации и биокоммуникации (мечение территории, отыскание и узнавание полового партнёра и т.д.). Рыбы, земноводные, млекопитающие хорошо различают запахи особей своего и других видов, а общие групповые запахи позволяют животным отличать «своих» от «чужаков».

Число пахучих веществ огромно, причём запах каждого из них уникален: нет двух различных химических соединений с абсолютно одинаковым запахом. По действию запахов на организм собаки их можно разделить на привлекающие и возбуждающие, отталкивающие и безразличные. Привлекающие и возбуждающие запахи имеют положительное физиологическое значение для организма животного. К таким запахам относятся: запах пищи, запах выделений самки в период размножения, запах хозяина для собаки и др.

Отталкивающие запахи не имеют положительного физиологического значения и вызывают в организме реакции, направленные к тому, чтобы освободиться от их действия. Примером таких запахов могут быть резкие запахи парфюмерии, табака, краски. Для некоторых животных таким запахом будет являться запах хищника.

Обонятельный анализатор. Обонятельный анализатор позвоночных состоит из воспринимающего аппарата, проводящих путей и коркового центра.

Орган обоняния позвоночных представляет собой периферический аппарат обонятельного анализатора. Он располагается в носовой полости и занимает относительно небольшой участок в области верхнего носового хода и задней части носовой перегородки. Слизистая оболочка обонятельной области покрыта обонятельным эпителием, являющимся непосредственно рецепторным аппаратом обонятельного анализатора. Обонятельный эпителий состоит из обонятельных клеток, имеющих веретенообразную форму, обусловленную наличием одного дендрита и одного аксона, дендрит которых заканчивается на поверхности слизистой оболочки обонятельными пузырьками, снабженными ресничками. Реснички погружены в слой слизи, покрывающей поверхность обонятельного эпителия. Принесенные потоком воздуха молекулы вступают в контакт с мембранами ресничек и стимулируют их к возникновению импульса. Обонятельные луковицы – это выпячивания мозгового вещества головного мозга, представляющие собой совокупность нервных клеток. Дендриты этих клеток вступают в контакт с волокнами указанных выше волокон; аксоны следуют в центральном направлении и образуют обонятельный тракт. Непосредственные соприкосновения запаховых частиц с обонятельными клетками происходит в обонятельной области носовой полости. Восприятие запаха возможно только при движении воздуха, включающего молекулы пахучих веществ, через носовую полость. неподвижный воздух, хотя бы и содержащий их, не вызывает никаких обонятельных ощущений. Появление ощущений зависит не только от концентрации запаха и времени его воздействия, но и от скорости, с которой пахучая смесь проходит через носовую полость. Скорость же прохождения запаха через нос может широко варьировать в зависимости от частоты дыхания животного. Вот почему животное, стремясь получить максимум запаховой информации, усиленно принюхивается, часто втягивая в себя воздух, и тем самым ускоряет время прохождения запаховых частиц через нос.

У многих млекопитающих-макросматиков обонятельная область носа увеличена за счёт дополнительных раковин костной стенки носовой полости. У пресмыкающихся и некоторых млекопитающих в перегородке носа, кроме основных органов обоняния, расположен вомероназальный, или яacobсонов, орган. Он есть у земноводных, большинства рептилий и многих млекопитающих. У последних он представляет собой две тонкие трубки в основании носовой перегородки, открывающиеся в носовую полость. Изнутри эти трубочки выстланы чувствительным эпителием, от рецепторов которого отходит особая ветвь обонятельного нерва. Похоже, что обонятельные рецепторы вомероназального органа избирательно настроены на самые важные для животного запахи, связанные с опасностью, поисками пищи и полового партнера, и обладают невероятной чувствительностью. Современная концепция дуального обоняния предусматривает существование у позвоночных основной и дополнительной обонятельных систем. Первая играет в природе важную роль в восприятии запахов, связанных с питанием, поведением в системе «хищник-жертва», а также при распознавании индивидуальных запахов особей, запахов «группы» и др. Вторая отвечает за восприятие феромонов. Данная система играет ключевую роль в регуляции полового и материнского поведения. Рецепторную роль в ней выполняет уже упомянутый выше вомероназальный орган.

У рыб органы обоняния представлены парными носовыми ямками, или мешками, рас-

положенными на голове в соседстве с ротовым отверстием и включающими многочисленные соединительнотканые пластинки, покрытые обонятельным эпителием. У насекомых органами обоняния служат чувствительные образования – обонятельные сенсиллы, размещающиеся главным образом на антеннах. У ряда моллюсков роль органов обоняния играют осфрадии.

Острота обоняния (абсолютный порог) измеряется минимальной концентрацией пахучих веществ, вызывающей обонятельную реакцию. Чувствительность обоняния к одному и тому же запаху у животного может меняться в зависимости от его физиологического состояния. Она снижается при общем утомлении, насморке, а также при утомлении самого обонятельного анализатора, при слишком длительном действии достаточно сильного запаха на обонятельные клетки животного.

Для определения направления источника запаха имеет значение влажность носа животного. Она необходима для определения направления ветра, а следовательно, и направления, откуда принесен запах. Без ветра животные обнаруживают запахи лишь на очень близких расстояниях. Боковые вырезы на носу у млекопитающих предназначены для восприятия запахов, приносимых боковым и задним ветрами.

Феромоны. Особую группу пахучих веществ составляют феромоны, которые выделяются животным обычно с помощью специальных желез в окружающую среду и регулируют поведение представителей того же вида. Феромоны – биологические маркеры собственного вида, летучие хемосигналы, управляющие нейроэндокринными поведенческими реакциями, процессами развития, а также многими процессами, связанными с социальным поведением и размножением. Если у позвоночных обонятельные сигналы действуют, как правило, в сочетании с другими – зрительными, слуховыми, тактильными сигналами, то у насекомых феромон может играть роль единственного «ключевого стимула», полностью определяющего их поведение. Общение с помощью феромонов обычно рассматривают как сложную систему, включающую в себя механизмы биосинтеза феромона, его выделения в окружающую среду, распространения в ней, восприятия его другими особями и анализа полученных сигналов.

Интересны способы обеспечения видовой специфичности феромонов. В состав феромона всегда входят несколько химических веществ. Обычно это органические соединения с низким молекулярным весом – от 100 до 300. Видовые различия их смесей достигаются одним из трех способов: 1) одинаковый набор веществ с разным их соотношением у каждого вида; 2) одно или несколько общих веществ, но разные дополнительные вещества у каждого вида; 3) совершенно разные вещества у каждого вида.

Наиболее известны следующие феромоны:

- эпагоны, «феромоны любви» или половые аттрактанты;
- одмихнионы, «путеводные нити», указывающие дорогу к дому или к найденной добыче, они же и метки на границах индивидуальной территории;
- торибоны, феромоны страха и тревоги;
- гонофионы, феромоны, меняющие половые свойства;
- гамофионы, феромоны полового созревания;
- этофионы, феромоны поведения;
- лихневмоны, феромоны вкуса.

Индивидуальный запах. Запах представляет собой своеобразную «визитную карточку» животного. Он сугубо индивидуален. Но в то же время запах видоспецифичен, по нему животные четко отличают представителей своего вида от любого другого. Члены одной группы или стаи при наличии индивидуальных различий имеют и общий специфический групповой запах.

Индивидуальный запах животного формируется из целого ряда составляющих: его половой принадлежности, возраста, функционального состояния, стадии полового цикла и т.д. Эта информация может кодироваться рядом пахучих веществ, входящих в состав мочи, их соотношением и концентрацией. Индивидуальный запах может меняться под воздействием

различных причин в течение всей жизни животного. Огромную роль в создании индивидуального запаха играет микробный пейзаж. Микроорганизмы, обитающие в полостях кожных желез, принимают активное участие в синтезе феромонов. Источниками запаха служат продукты неполного анаэробного окисления секретов, выделяемых животным в различных полостях тела и железах. Перенос бактерий от особи к особе может осуществляться в процессе взаимодействия членов группы: спаривании, кормлении молодняка, родах и т.д. Таким образом, внутри каждой популяции поддерживается определенная общегрупповая микрофлора, обеспечивающая сходный запах.

4. Роль обоняния в некоторых формах поведения. Обоняние имеет исключительно большое значение в жизни животных многих таксономических групп. С помощью обоняния животные могут ориентироваться относительно некоторых физиологических состояний, которые присущи в данный момент другим членам группы. Например, испуг, волнение, степень насыщения, болезни сопровождаются у животных и человека изменением обычного запаха тела.

Особенно большое значение ольфакторная коммуникация имеет для процессов, связанных с размножением. У многих как позвоночных, так и беспозвоночных животных обнаружены специфические половые феромоны. Так, некоторые насекомые, рыбы, хвостатые амфибии имеют феромоны, стимулирующие развитие женских половых желез и вторичных половых признаков у самок. Феромоны самцов некоторых рыб ускоряют созревание самок, синхронизируя размножение популяции.

Термиты и близкие к ним муравьи наделены функциональной системой торможения развития самок и самцов. Пока рабочие муравьи слизывают нужные дозы гонофионов с брюшка яйцекладущей самки, новых самок в гнезде не будет. Ее гонофионы подавляют развитие яичников у рабочих муравьев. Но как только яйцекладущая самка погибает, сейчас же начинают плодоносить некоторые рабочие муравьи. В 1954 г. Батлер открыл, что челюстные железы матки пчел выделяют особое маточное вещество, которое она размазывает по телу, позволяя затем рабочим муравьям слизывать его. Главная его роль в том, чтобы подавлять развитие яичников у рабочих пчел. Но как только матка исчезает, а с ней и этот феромон, у многих рядовых членов семьи сразу же начинают развиваться яичники. Затем эти пчелы откладывают яйца, хотя они и не оплодотворены. То же происходит, когда маточного феромона не хватает на всех членов пчелиной семьи. Биологическая активность этого феромона столь высока, что рабочей пчеле достаточно лишь коснуться хоботком тела живой или мертвой матки, как наступает торможение развития яичников.

Огромное значение для полового поведения имеют феромоны, выделяемые самками для привлечения самцов. В период течки у самок млекопитающих усиливается секреция многих кожных желез, особенно окружающих аногенитальную зону, в составе секрета которых в это время появляются половые гормоны и феромоны. В еще большем количестве во время течки эти вещества содержатся и в моче самок. Они способствуют созданию запахов, привлекающих внимание самцов.

Целый ряд феромонов – гонофионов, описанных у беспозвоночных, способствуют перемене пола животного в течение его жизни. Морской многощетинковый червь офриотрох в начале своей жизни всегда самец, а когда он подрастает, то превращается в самку. Взрослые самки этих червей выделяют в воду гонофион, заставляющий самок превращаться в самцов. Нечто подобное происходит и у некоторых брюхоногих моллюсков. Они тоже в молодости самцы, а затем становятся самками.

Самцы многих насекомых (мух, сверчков, кузнечиков, тараканов, жуков и т.д.) на разных частях своего тела несут железы, секрет которых дает самкам стимул к размножению. Взрослые самцы пустынной саранчи, выделяя особые феромоны, ускоряют созревание молодых саранчуков.

У млекопитающих описаны гамофионы, воспринимаемые в основном обонянием. Они играют немалую роль в размножении. Лучше всех в этом отношении изучены мыши. Моча агрессивных самцов содержит феромон агрессии, в состав которого входят метаболиты муж-

ских половых гормонов. Этот феромон может способствовать возникновению агрессии у доминирующих самцов и реакции подчинения у низкоранговых. Помимо агрессии, запах мочи самцов домашних мышей вызывает у особей того же вида много других поведенческих и физиологических реакций. Так, например, запах незнакомого самца подавляет исследование новой территории другими самцами, привлекает самок, блокирует беременность, вызывает синхронизацию и ускорение эструсовых циклов, ускоряет половое созревание молодых самок и подавляет нормальное развитие сперматогенеза у молодых самцов.

Поскольку половые гормоны и феромоны всех млекопитающих в принципе одинаковы, то подобные явления возможно наблюдать и у животных других видов.

Обоняние является одним из самых ранних чувств, «включающихся» в онтогенезе. Детеныши уже в первые дни после рождения запоминают запах матери. К этому времени у них уже вполне развиваются нервные структуры, обеспечивающие восприятие запаха. Запах детенышей играет важную роль для развития нормального материнского поведения суки. В период лактации самки продуцируют особый, материнский феромон, который придает специфический запах детенышам и обеспечивает нормальные взаимоотношения между ними и матерью.

Специфический запах появляется и тогда, когда животное испытывает страх. При эмоциональном возбуждении резко увеличивается секреция потовых желез. Иногда у животных при этом происходит непроизвольный выброс секрета пахучих желез, мочеиспускание и даже калоизвержение. Большое информационное значение имеют пахучие метки, которыми животные маркируют свои владения.

5. Мечение территории. Огромную роль играет обоняние в территориальном поведении животных. Практически все животные маркируют свои участки с помощью специфического запаха. Мечение – чрезвычайно важная форма поведения для многих видов наземных животных: оставляя пахучие вещества в разных точках своего участка обитания, они сигнализируют о себе другим особям. Благодаря пахучим меткам происходит более равномерное, а главное, структурированное распределение особей в популяции, противники, избегая прямых контактов, которые могли бы привести к увечьям, получают достаточно полную информацию о «хозяине», а половые партнеры легче находят друг друга.

Кожные железы млекопитающих. Вся кожа млекопитающих густо пронизана многочисленными железами. По строению и характеру выделяемых секретов кожные железы разделяют на два типа – потовые и сальные. Секреты всех кожных желез представляют собой продукты выделения железистых клеток составляющих их стенки.

Потовые железы, выделяющие жидкий секрет – пот, – играют в организме роль дополнительных органов выделения. Кроме того, потоотделение способствует охлаждению кожи и играет важную роль в терморегуляции. Интенсивность потоотделения зависит в сильной степени от температуры окружающей среды, но может возникать и под воздействием других факторов, в том числе и эмоциональных. Регулируется потоотделение эндокринной системой и нервными центрами, расположенными в головном и спинном мозге. Сальные железы имеют несколько другой тип секреции, чем потовые. Но тем не менее функционируют они, как правило, вместе, имея общие наружные выводные протоки.

У млекопитающих, покрытых шерстью, потовые железы, выделяющие жидкий пот, имеются на мякишах лап. На остальной поверхности тела располагаются более крупные потовые железы, соединяющиеся обычно с волосяными фолликулами и выделяющие более густой, похожий на молоко и пахучий пот, который, смешиваясь с секретом сальных желез, образует естественную жировую смазку кожи и волос.

Отсутствие выделения собаками жидкого пота ведет к широкому распространению мнения о том, что потовые железы у них отсутствуют вообще. Однако это в корне неверно.

Терморегуляторная функция потоотделения у млекопитающих, покрытых шерстью, практически отсутствует, но выделительная сохраняется в полной мере. Усиление потоотделения происходит при заболеваниях животного, когда организм всеми способами старается избавиться от вредных продуктов обмена, накапливающихся в процессе болезни. (Вспомни-

те, как часто потеем в таких ситуациях и мы сами). Поэтому запах выделений кожных желез имеет важное информационное значение для определения физиологического состояния животного. Так, например, при некоторых инфекционных заболеваниях животные приобретают специфический запах, который заставляет здоровых особей избегать контактов с больными.

В некоторых участках поверхности тела такие железы увеличены и секретируют более обильно. В их сумках всегда присутствует микрофлора, разлагающая жирные кислоты секрета и имеющая строго индивидуальный специфический состав. Она в сильной степени обуславливает индивидуальный запах особи. Именно поэтому участки тела, где таких желез больше всего: углы рта, область половых органов, анальное отверстие и т.п. – млекопитающие наиболее интенсивно обнюхивают при встрече.

К таким специфическим железам можно отнести мейбомиевы железы, расположенные по краям век глаз. Их жировые выделения смазывают края век, препятствуя вытеканию слез, и, в то же время, защищают ресницы от деформирующего воздействия слезной жидкости.

На верхней стороне хвоста представителей семейства собак, вблизи его корня располагается фиалковая железа. Названа она так вовсе не потому, что ее секрет пахнет фиалками, а потому, что этот цветок напоминают ее контуры на срезе. Биологическое значение фиалковых желез до конца еще не выяснено. Ряд исследователей полагает, что их секреция связана с узнаванием представителей своего вида и индивидуальным опознанием особей.

Крупные сальные и потовые железы располагаются в коже препуция. Их выводные протоки открываются в волосяные влагалища крупных одиночных остевых волос с хорошо развитой сердцевинкой. Размеры волосяных влагалищ и выводных протоков увеличиваются с возрастом животного. Секрет этих желез смазывает пучок волос, расположенных на конце препуция, по которым во время мочеиспускания стекает моча и защищает их от ее воздействия. Кроме этого, во время мочеиспускания этот секрет присоединяется к моче, что сообщает ей дополнительный запах. Моча же, как общеизвестно, – вещество, которое наиболее активно используется млекопитающими для мечения территории.

Сильно развиты железы и в коже влагалища, их секреция увеличивается с половозрелостью и достигает апогея во время течки. Наряду с запахом влагалищных выделений запах их секрета также меняется на разных ее стадиях, усиливая информацию о состоянии самки. Большое количество разнообразных желез, выделяющих обильный секрет, сосредоточено в анальной зоне. Секрет этих желез также связан с маркировочным поведением и индивидуальным опознанием. Наиболее заметные из них – так называемые околоанальные железы, открывающиеся своими протоками в анальные сумки. Их секрет складывается из выделений потовых и сальных желез и примешивающихся к ним пластинок отторгнутого рогового слоя эпителия. Индивидуальная микрофлора придает секрету специфический запах. В период течки в секрете околоанальных желез самок появляются специфические феромоны, привлекающие кобелей. Опорожнение анальных сумок происходит при мышечном сжатии их при акте дефекации. Биологическое значение анальных сумок у млекопитающих заключается в смазывании кожи анального отверстия и облегчения акта дефекации, привлечении самцов во время течки, для индивидуального опознавания особей, для маркировочного поведения. Иногда при сильном возбуждении или испуге происходит самопроизвольное опорожнение анальных сумок.

Кроме обычных кожных желез, у некоторых млекопитающих встречаются и специфические пахучие железы, носящие название мускусных. Их выделения имеют множественные функции: облегчает встречу особей разного пола, используется для мечения занятой территории, служит средством защиты от врагов. Таковы мускусные железы кабарги, овцебыка, землероек, выхухоли, ондатры; каудальные, промежностные и анальные железы некоторых хищных; копытные и зароговые железы коз, серн и некоторых других парнокопытных; предглазничные железы оленей и антилоп и т.д. Исключительно защитное значение имеют пахучие железы некоторых куньих. Так, например, у скунса эти выделения настолько едки, что вызывает у человека, подвергнувшегося их действию, тошноту, а иногда и обморочное состояние. К тому же запах выделений скунса отличается чрезвычайной стойкостью и сохраняется

во внешней среде в течение длительного времени.

Маркировка территории. Большинство животных так или иначе привязано к участку своего обитания. Остроту конкуренции из-за территории до некоторой степени предотвращает маркировка занятого участка обитания, выполненная его хозяином. Явление это широко распространено среди млекопитающих и осуществляется путем оставления на видных местах своих следов; меток в виде выделений пахучих желез, экскрементов, затесов или царапин на коре деревьев, камнях или сухом грунте, сохраняющих запах выделений подошвенных желез. Олени и некоторые антилопы метят занятую ими территорию обильно выделяемым пахучим секретом предглазничных желез, для чего трутся мордой о ветки и стволы деревьев. Косули, серны, снежные козы в период гона бодают кусты, оставляя на них пахучие выделения зароговой железы. Мускусный пекари прокладывает пахучую трассу, стирая на своем пути о свисающие ветки секрет спинной мускусной железы. Медведь также иногда оставляет пахучий след, поднимаясь на задние лапы у стволов деревьев и потираясь о них мордой и спиной, чаще же он сдирает кору когтями, нанося на задиры секрет подошвенных желез. Звери, живущие в норах, постоянно оставляют пахучие следы на стенах норы. В сельской местности и в городах легко проследить маркировку у домашних кошек. Проходя мимо маркируемого предмета, кошка останавливается, поворачивается к нему задом и выбрызгивает немного мочи с особенно резким запахом, производя при этом характерные движения хвостом. Маркировке подлежат все «выдающиеся» предметы: конек крыши, углы строений, столбы, кочки, стволы деревьев, колеса машин и т.д. Впоследствии подобные пункты подвергаются маркировке всеми кошками данного района. Маркировочное мочеиспускание принципиально отличается от «гигиенического», когда кошка предварительно выкапывает ямку в субстрате и затем тщательно закапывает свои производные, чтобы замаскировать запах. Все представители семейства псовых также метят территорию при помощи мочи. Самцы поднимают ногу и метят все возможные выдающиеся предметы: деревья, столбы, камни и т.д. Каждый последующий самец обязательно старается оставить свою метку выше, чем предыдущий. Суки так же метят территорию. Маркировочное поведение особенно усиливается перед течкой и во время ее. В местах массовых прогулок домашних собак образуются специфические мочевые точки. Обнюхивая на прогулке метки, оставленные другими собаками, собаки получают много ценной и интересной информации. Информационное значение имеет и кал. Испражняясь, многие животные стараются оставить его на возможно более высоких местах, иногда даже приклеивают его к стволам деревьев или камням.

Интенсивному мечению с помощью мочи подвергаются границы территории обитания стаи собак или волков. Обычно этим занимается доминирующий кобель. Как пишет Ф. Моуэт (1968), стая волков примерно раз в неделю совершает обход «фамильных земель» и освежает межевые знаки. Английский исследователь Ф. Моуэт занимался изучением поведения полярных волков Аляски и жил в палатке на территории стаи. Однажды, в то время, когда волки ушли на ночную охоту, ученый решил таким же образом «застолбить» «свою» территорию площадью около трехсот квадратных метров. Вернувшись с охоты, волк-самец сразу же заметил метки Ф. Моуэта и стал их изучать... «Встав на ноги, он еще раз принюхался к моему знаку и, очевидно, принял решение. Быстро, с уверенным видом он начал систематический обход участка, который я застолбил для себя. Подойдя к очередному «пограничному» знаку, он обнюхивал его разок-другой, затем старательно делал свою отметку на том же пучке травы или на камне, но с наружной стороны. Через какие-нибудь пятнадцать минут операция была закончена. Затем, волк вышел на тропу там, где кончались мои владения, и рысцой пустился к дому, предоставив мне пищу для самых серьезных размышлений.» (Ф. Моуэт. Не кричи, волки! М., 1968, С. 75.)

Данный пример показывает, что метки особи одного вида могут быть понятны и информативны для особей другого вида.

6. Роль обоняния для разных таксономических групп. Рассмотрим более подробно эти группы.

Беспозвоночные. Хемокоммуникация играет очень большую роль для большинства

беспозвоночных. Наиболее примитивные из них не имеют специальных органов обоняния, но большая часть поверхности тела чувствительна к присутствию в воде химических веществ. Среди водных беспозвоночных химические сигналы используют ресничные инфузории сувойки и усонogie рачки – морские желуди, они выделяют химические вещества, которые привлекают особей их вида. Некоторые водные беспозвоночные, например омары и крабы, имеют специфические органы хемокоммуникации – вкусовые почки у основания ног. Широко распространенные наземные моллюски – виноградные улитки во время спаривания вонзают друг в друга тонкие дробиковидные «любовные стрелы». Эти миниатюрные образования содержат вещество, которое подготавливает реципиента к переносу спермы.

Насекомые. Самое широкое распространение имеет химическая коммуникация у насекомых. Это относится прежде всего к пчелам и муравьям, что связано со сложной структурой сообществ и разделением функций между их членами.

У муравьев разные формы химической чувствительности играют большую роль, чем другие виды рецепции. Общение между особями осуществляется с помощью длинных усиков, или антенн, которые выполняют двоякую функцию, являясь одновременно органами осязания и обоняния.

Запахи имеют исключительно важную роль в запуске поведения у муравьев. От муравейника или гнезда к местам сбора пищи тянутся проторенные дорожки. Свои пути муравьи метят, выделяя специфические феромоны. Муравей, выйдя из муравейника, чувствует себя, вероятно, как человек, стоящий у развилки ярко освещенных улиц или шоссе, снабженных указателями, уводящими вдаль. Но человек живёт в основном в мире зрения, а муравей в мире запахов, прикосновений и вкуса, и поэтому для них метки феромонов всё равно что для нас хорошо освещённые надписи магазинов. Пахучие метки также показывают, по какой дорожке лучше пойти, чтобы найти больше пищи. Хорошо проторенные дорожки имеют более сильный запах, поскольку по ним прошло больше муравьёв, которые, прикасаясь брюшком к почве, оставляли пахучий след.

Кроме того, муравьям свойственно ещё топахимическое чувство, когда по запаху они могут определить форму метки или пахнущего предмета. Феромоны управляют всей жизнью муравьев. Например, феромон тревоги, который выстреливает потревоженный муравей, ментально приводит в возбуждение других. Это, как цепная реакция, распространяется дальше, и вот уже сотни муравьев готовы броситься на врага.

Не только самки выделяют особые феромоны, диктующие определённое поведение рабочим муравьям, но и личинки выделяют специфические вещества, побуждающие взрослых особей кормить их. По запаху обитатели муравейника узнают по запаху «своих» и «чужих». Даже о том, жив или мёртв муравей, его сородичи узнают по специфическим выделениям. Когда два муравья сталкиваются «лицом к лицу», одно из насекомых нередко «облизывает» другому голову и брюшко. Предполагается, что это способствует переносу выделений, имеющих в пределах каждой колонии свой специфический запах. По-видимому, именно благодаря этому запаху муравьи способны легко отличать членов своего муравейника от «чужаков». У многих видов муравьев пришельца, случайно оказавшегося на территории другого муравейника, хозяева просто-напросто убивают.

Не только для муравьев, но и для многих насекомых запаховые указатели – важнейшие и необходимейшие ориентиры, которыми они всегда пользуются. Когда утром шмели вылетают из гнезда, они некоторое время кружатся около него, деловито гудя крыльями и нанося на соседние растения и почву пахучие метки-капельки. Каждый вид шмелей ставит указатель по-разному, так, чтобы не путаться, возвращаясь домой: на разных растениях, разной высоте от земли и разным запахам.

Каждый пчелиный улей, подобно каждому муравейнику, имеет свой запах. Когда молодые пчёлы учатся летать около родного улья, то взрослые часто помогают им, сев на леток, вывернув пахучую железу и разгоняя вокруг запах движениями крыльев. Родной запах не дает заблудиться молодым пчёлам.

Пчёлы, найдя обильный корм, метят это место при помощи пахучей железы. За каждой



возвращающейся с хорошим взятком пчелой в воздухе тянется невидимая дорожка запаха. По этой ниточке ориентируются другие пчелы. Если внимательно присмотреться к пчёлам, собирающим мёд на цветущем лугу, можно заметить поразительный факт: одна пчела спешит с клевера на клевер и не обращает внимания на остальные цветки, другая летит к тимьяну, а третья интересуется только незабудкой. Биологи назвали такое поведение «цветочным постоянством». Это относится к отдельным особям, а не ко всей семье.

Цветочное постоянство выгодно как для пчёл, так и для растений. Для пчёл – потому что они, сохраняя верность определенным цветкам, повсюду встречают одинаковые условия работы, к которым они уже привыкли. Но ещё большее значение имеет такое поведение пчёл для цветков, так как от этого зависит их быстрое и успешное опыление; ясно, что пыльца клевера, например, оказалась бы совершенно не пригодной для тимьяна.

Каким же образом пчёлы так уверенно отыскивают на лугу цветки растений одного вида? Отчасти по окраске, но в основном по запаху. Пчёлы отчетливо удерживают в памяти нужный запах, а так как в природе едва ли найдутся два вида цветков с совершенно одинаковым запахом, цветочное постоянство пчёл вполне объяснимо.

Относительная роль запаха и цвета в привлечении пчёл зависит в каждом отдельном случае от интенсивности запаха цветка и его окраски. Но в целом можно сказать, что издали ориентиром для пчёл служит окраска цветка, и они руководствуются ею во время полёта, однако в непосредственной близости от цветка они по запаху узнают, то ли это растение, которое они ищут.

Феромоны используются как половые аттрактанты и стимуляторы, а также как предупреждающие и следовые вещества муравьями, пчелами, бабочками, в том числе тутовым шелкопрядом, тараканами и многими другими насекомыми. Эти вещества, обычно в виде пахучих газов или жидкостей, выделяются специальными железами, расположенными во рту или на брюшке насекомого. Некоторые половые аттрактанты (например, используемые ночными бабочками) настолько эффективны, что могут восприниматься особями того же вида при концентрации всего лишь в несколько молекул на кубический сантиметр воздуха.

Рыбы. Рыбы имеют две пары ноздрей, расположение которых на голове может быть совершенно разным, в зависимости от вида рыбы. Поток воды проходит через все отверстия, втекающая в передние и вытекающая через задние ноздри, раздражает чувствительные клетки, которые сообщают рыбе о запахе. У рыб широко известна реакция на так называемое «вещество испуга», выделяющееся в воду. «Реакция испуга» (рассредоточение стаи, резкие, мечущиеся движения) легко воспроизводится в эксперименте, если, например, в аквариум подавать экстракт кожи рыб того же или систематически близкого вида. Биологическая определенность реакции на «вещество испуга» подтверждается тем, что, например, у верховок реакция на реальное появление хищника (щуки), его зрительный образ (щука в стеклянном сосуде) и отпугивающее вещество была совершенно одинаковой. Реакция на вещества, выделяемые раненой (или убитой) хищником рыбой, представляет собой несомненную адаптацию на популяционном уровне, когда полезный для популяции эффект избегания хищника достигается ценой гибели одной или нескольких особей.

Что касается природы «вещества испуга», то это может быть кровь или тканевая жидкость (известна реакция испуга на рыб с поврежденной кожей), но некоторые авторы считают, что это вещество может быть секретом специальных кожных желез. Показано, в частности, что вещество, выделяемое особыми колбовидными клетками эпидермиса, вызывало реакцию испуга у представителей *Ostariophysi*, *Kneriidae* и *Phractolaemidae*, причем действие этого вещества было одинаково эффективным независимо от систематической принадлежности «донора» и «реципиента». В этом случае не исключено, что секреция «вещества испуга» возможна и у неповрежденных рыб под влиянием нервных стимулов, связанных с реакцией на появление хищника; объективного подтверждения такой возможности пока не сделано. Биологическая адекватность продукции «вещества испуга» наглядно оттеняется наблюдениями за некоторыми рыбами. Так, у *Piniophales promelas* самцы в период нереста утрачивают клетки эпидермиса, содержащие это вещество, что, по всей вероятности, связано с осо-

бенностями поведения: они активно очищают субстрат для откладки икры и могли бы в результате случайных царапин отпугивать самок. Регуляция продуцирования «вещества испуга» имеет гормональный характер: самцы, искусственно подвергнутые воздействию тестостерона, переставали продуцировать это вещество.

Опыты, проведенные с головастиками 8 видов бесхвостых амфибий, обнаружили реакцию испуга на специфический кожный секрет у головастиков жаб. Секреция этого вещества («буфотоксипа») производится особыми клетками кожи.

Характерно, что «запах страха» обнаружен и у домашних мышей-грызунов, ведущих, как это было показано выше, групповой образ жизни. Если обычно в группе запах отдельных особей имеет привлекающие свойства, то запах мышей, предварительно напуганных (обдуванием или встряхиванием), вызывал отчетливую защитную реакцию.

Огромное значение имеет обоняние для так называемых проходных рыб, совершающих длительные миграции из верховий рек, в которых они вывелись из икры, в море. В море они вырастают и живут до состояния половой зрелости, а затем снова возвращаются на место своего рождения, чтобы отложить икру. Так, каждую весну миллионы тихоокеанских лососей возвращаются в свои воды на нерест. Им приходится проделывать вверх по рекам труднейший путь длиной в несколько сот километров. Например, тихоокеанский лосось-чавыча, которого японцы называют «князем лососей», поднимаясь по крупнейшей реке Аляски – Юкону, проходит путь в 4000 километров. Экспериментальное изучение физиологии рыб во время миграций показало, что основным ориентиром в поисках дома для рыб служит запах воды родной реки. Необыкновенно чувствительное обоняние помогает лососям спастись от многочисленных хищников, которые во множестве собираются на берегах рек во время их хода. Так, было показано, что если опустить в воду руку, лапу собаки или медведя, то лососи, находящиеся ниже по течению, сразу замирают, отходят назад и лишь через 15–20 минут возобновляют движение. Учёные назвали вещества, которые они улавливают, «фактором звериной шкуры».

Необыкновенно чувствительное обоняние имеют и многие другие виды рыб. Например, угорь в такой массе воды, которая заполняет Ладожское озеро, распознал бы ложку фенолэтилового спирта. Даже человек не располагает такими сверхчувствительными приборами. А акулы способны почуять запах растворённой в воде крови при её концентрации 1 : 10000000.

Рыбы, подобно насекомым и некоторым другим животным, используют феромоны – химические сигнальные вещества. Сомики-кошки опознают особей своего вида, ощущая вкус выделяемых ими веществ, вероятно продуцируемых гонадами или содержащихся в моче или слизистых клетках кожи. После первой встречи сомиков, они запоминают вкус феромонов друг друга. Следующая встреча этих рыб может окончиться войной или миром в зависимости от сложившихся ранее отношений. Довольно многие рыбы имеют шипы, снабженные ядовитыми железами, защищающими их от нападения хищников.

Амфибии. Многие амфибии имеют специальные железы, выделяющие едкий, а иногда и ядовитый секрет. Некоторые жабы, обороняясь, выпускают сильно закисленную жидкость, вырабатываемую околоушными железами (по одной позади каждого глаза). Колорадская жаба может брызнуть этой ядовитой жидкостью на расстояние до 3,6 м. По крайней мере, один вид саламандр использует специальный «любовный напиток», вырабатываемый в брачный период особыми железами, расположенными около головы.

Рептилии. Чувство обоняния и вкуса хорошо развито у змей и ящериц; у крокодилов и черепах оно сравнительно слабое. Ритмически высовывая язык, змея усиливает чувство обоняния, перенося пахучие частицы к специальной сенсорной структуре – расположенному во рту т.н. яacobсонову органу. Некоторые змеи, черепахи и аллигаторы выделяют мускусную жидкость в качестве предупреждающих сигналов; другие используют запах как половой аттрактант.

Подобно мигрирующим рыбам, по запаху воды ориентируются и морские черепахи, также совершающие далекие миграции к местам размножения. Кратчайший путь черепах от Бразилии к острову Вознесения идет как раз навстречу Экваториальному противотечению,

движущаяся масса воды которого и создаёт «зону», или «клин запаха». Реально предположить, что их обоняние позволяет, попав в «клин запаха», не терять его и двигаться против течения.

Птицы. Основная масса птиц почти полностью лишена обоняния. Однако среди всей массы птиц существуют некоторые виды, представляющие собой исключение из правила. К таким исключениям относится знаменитый новозеландский киви, имеющий хорошее обоняние. Очевидно, эта особенность киви связана с его наземным образом жизни в зарослях тропического леса. Эта птица имеет совершенно особое строение клюва, отличающее его от других таксономических групп птиц. Так, ноздри у киви расположены не в основании клюва, а на его конце. Во время поиска добычи птица клювом вынюхивает в земле червей и насекомых.

Хорошо развитое обоняние имеют американские индейковые грифы, распространенные в лесах Северной Америки от границы Канады до Патагонии и летающие низко над землей. Густые кроны деревьев не позволяют им высматривать падаль, подобно живущим на открытых пространствах азиатским грифам. Выжить крупному пернатому хищнику-падальщику в подобных условиях позволяет то, что он вынюхивает «пахучую» добычу в зарослях. Экспериментально доказано наличие обоняния у некоторых видов уток, а также некоторых видов синиц.

Млекопитающие. В животном мире наибольшего развития обонятельные способности достигают у млекопитающих с их высоко развитым головным мозгом. Изучением обоняния и его роли во всем комплексе поведения ученые занимаются весьма обстоятельно. Одной из задач, стоящих перед исследователями, является моделирование данной способности, с целью создания обонятельных датчиков, позволяющих улавливать разнообразные запахи. Однако до сих пор данная задача фактически не находит своего решения и наиболее точным обонятельным прибором остается собачий нос. Слизистая органов обоняния у собак содержит в тысячи раз больше чувствительных клеток, чем нос человека, лучше развиты у них и обонятельные доли мозга. С помощью своего носа собака может распознавать множество как природных, так и синтетических, пахучих веществ. По малейшим нюансам она способна различать индивидуальные запахи людей и животных, поэтому собаку можно обучить узнавать по запаху, например, конкретного человека. Именно эту особенность и используют люди, дрессируя собак для розыскной службы. Индивидуальный запах присущ, конечно, не только человеку, и собака может опознать отдельных индивидуумов по следу, будь то тигр, медведь или мышь. Благодаря четкому индивидуальному опознаванию можно изымать из популяции конкретных особей, например тигров-людоедов. Тонкое чутье собак широко используется и для других целей, например, для розыска взрывчатых веществ или наркотиков. В настоящее время без них не обходится ни одна таможенная служба. Весьма активно используют собак, помогающих отыскивать людей в завалах после землетрясений, под снежными лавинами, или туристов, заблудившихся в горах, различные службы спасения. С 1966 г. в нашей стране начали применять собак для поиска полезных ископаемых. Сотрудники Карельского филиала Академии наук СССР с помощью собак отыскивали месторождение вольфрама на Кольском полуострове, никеля – в Приладожье и другие. В некоторых странах собак довольно успешно обучают разыскивать места утечки газа из городских газовых магистралей.

Интересный эксперимент по практическому использованию собачьего чутья был проведен в одном из подмосковных свиноводческих хозяйств, где практикуется искусственное осеменение. Для того, чтобы искусственное осеменение было успешно, необходимо весьма точно определять фазу полового цикла самок. Для этой цели удавалось вполне успешно использовать собак. Кобелей, поскольку они вполне адекватно реагировали на соответствующие феромоны свиноматок, обучали подавать определенный сигнал, например, лаять или нажимать лапой на рычаг. Таким образом, эффект искусственного осеменения был значительно выше.

### 5.4.3. Зрительная коммуникация

1. Зрение играет огромную роль в жизни животных. Это один из важных сенсорных каналов, связывающих с внешним миром. В то время как звуковые сигналы могут восприниматься животными на достаточно большом расстоянии, а обонятельные оказываются вполне информативными и в отсутствие в поле зрения или слуха других особей, зрительные сигналы могут действовать лишь на относительно коротком расстоянии. Ключевую роль в зрительной коммуникации играют позы и телодвижения, при помощи которых животные сообщают о своих намерениях. Во многих случаях такие позы дополняются звуковыми сигналами. На относительно большом расстоянии могут действовать сигналы тревоги в виде мелькающих пятен белого цвета: хвост или пятно на зад у оленей, хвосты кроликов, увидев которые, представители того же вида кидаются в бегство, даже не видя самого источника опасности. Связь при помощи зрительных сигналов особенно характерна для позвоночных, головоногих моллюсков и насекомых, т.е. для животных с хорошо развитыми глазами. Интересно отметить, что цветовое зрение практически универсально для всех групп, за исключением большинства млекопитающих. Яркая разноцветная раскраска некоторых рыб, рептилий и птиц поразительно контрастирует с универсальной серой, черной и коричневой окраской большинства млекопитающих. Многие членистоногие имеют хорошо развитое цветовое зрение, но тем не менее зрительная сигнализация у них не очень распространена, хотя цветовые сигналы используются в демонстрациях ухаживания, например у бабочек или манящих крабов.

У позвоночных особенно важную роль зрительная коммуникация получила для процесса общения между особями. Практически во всех их таксономических группах существует множество ритуализированных движений, поз и целых комплексов фиксированных действий, играющих роль ключевых раздражителей для реализации многих форм инстинктивного поведения.

Зрительный анализатор состоит из воспринимающего аппарата – глаза, проводящих путей – зрительного нерва и зрительного центра в коре головного мозга.

Глаз представляет собой периферическую часть зрительного анализатора. В зрительном восприятии большую роль играют движения головы и глазных яблок, позволяющие осуществлять направленное изучение объекта и обозревать окружающую среду. Двигательный аппарат глазного яблока составляет сеть мускулов. К внутреннему содержимому глаза относятся: 1) сосудистый тракт, 2) сетчатая оболочка с ее пигментным слоем, 3) хрусталик, 4) стекловидное тело. Кроме того, глаз содержит водянистую влагу, постоянно циркулирующую и заполняющую строму стекловидного тела, заднюю и переднюю камеры.

Глазное яблоко – парный орган, расположенный в передней части глазницы и имеющий форму шара, несколько сплющенного спереди назад. Глазное яблоко покрыто тремя оболочками, образующими его стенку и ограничивающими его внутреннее содержимое. Фиброзная оболочка является наружной и представлена склерой (белочной оболочкой), которая в передней части глаза переходит в роговицу.

Под склерой лежит сосудистая оболочка, богатая кровеносными сосудами, питающими глазное яблоко и имеющая в своем составе большое количество пигментных клеток – меланоцитов, почему и имеет черный цвет. Поверх сосудистой оболочки лежит особая отражательная перепонка (зеркальце, тапетум), от которой зависит свечение глаза у животных. Сосудистая оболочка, дойдя до роговицы, спускается в виде округлой пластинки с отверстием в середине. Эта пластинка называется радужной оболочкой, а отверстие – зрачком. Радужная оболочка содержит гранулы пигмента, от размеров, формы и распределения которых и зависит цвет глаз. Зрачок выполняет функции диафрагмы в фотоаппарате. При сильном освещении сетчатки он рефлекторно сужается, при слабом – расширяется. Таким образом, обеспечивается поступление оптимального количества света во внутренние среды глаза. Глубже лежит пигментная оболочка и еще глубже сетчатка, со зрительными клетками – палочками и колбочками. К зрачку сзади прилегает хрусталик, прикрепленный особыми хрусталиковыми (цинновыми) связками к мускульному ресничному телу. Впереди зрачка находится передняя

глазная камера с водянистой влагой, сзади, между задней поверхностью радужины и хрусталиком, задняя глазная камера. Далее, позади хрусталика, помещается стекловидное тело, заполняющее полость глазного яблока. В месте отхождения от дна глазного нерва находится слепое пятно, а близ него – желтое пятно, место наиболее ясного видения. В качестве защитных образований глаза служат веки, выстланные слизистой оболочкой конъюнктивой. Веки снабжены ресницами, назначение которых состоит в том, чтобы препятствовать засорению глаз. В наружном углу глаза располагается слезная железа, выделения которой омывают глаз и стекают по слезному каналу в носовую полость.

Светопреломляющие структуры глаза образуют систему специализированных образований. Прозрачная роговица имеет выпуклую форму. За радужной оболочкой расположено прозрачное двояковыпуклое тело – хрусталик. Он является главной частью глаза, преломляющей свет. Форма хрусталика меняется в процессе аккомодации глаза к видению приближенных или удаленных предметов. Когда животное смотрит вдаль, ресничная мышца расслабляется, а связки хрусталика натягиваются – это обуславливает уплощение хрусталика. В том случае, если рассматриваемый предмет находится на близком расстоянии, происходит сокращение ресничной мышцы, в результате чего хрусталиковые связки расслабляются, и хрусталик как эластическое тело принимает более выпуклую форму. Наибольшей способностью к аккомодации обладают приматы, наименьшей – виды, ведущие ночной образ жизни.

2. Особенности зрения представителей разных таксономических групп. У разных представителей животного мира, в зависимости от их анатомического строения и условий обитания, органы зрения устроены несколько по-разному.

Низшие беспозвоночные. Интересно отметить, что у многих близкородственных беспозвоночных глаза часто весьма заметно различаются по строению и функциям. У низших многоклеточных животных, таких как кишечнорастворные или плоские черви, появляется диффузная чувствительность к свету, обусловленная наличием светочувствительных клеток-глазков. Эти «глазки» еще не способны воспринимать изображение, они лишь реагируют на общий уровень освещенности. Однако свободноживущие кишечнорастворные – медузы обладают уже специальными многоклеточными органами светочувствительности. В простейшем случае эти органы представлены так называемыми глазными пятнами, которые находятся среди обыкновенных эпителиальных клеток и даже нечетко ограничены от них. Более дифференцированным рецептором является глазная ямка. Еще чаще у медуз встречаются уже настоящие глаза, причем наиболее сложно устроенные из них представляют собой погруженные под слой эпителиальных клеток глазные пузыри приблизительно шарообразной формы. Эпителий над глазным пузырем утончен и представляет собой прозрачную роговицу, дно и стенки пузыря состоят из двух типов клеток: ретинальных и пигментных, причем ретинальные клетки снабжены чувствительными палочками. В полости глазного пузыря находится стекловидное тело. Иногда встречается даже хрусталик и радужка, т.е. налицо оказываются все компоненты глаза высших животных. Таким образом, в ряду медуз можно проследить путь усложнения структуры от самого примитивного органа светочувствительности до сложного, высокодифференцированного глаза. Очень разнообразны по своему строению и глаза червей, как и других низших многоклеточных беспозвоночных. В принципе, о них можно сказать то же, что говорилось в отношении глаз медуз. В соответствии с многообразием движений кольчатых червей, разнообразием способов добывания пищи и других моментов жизнедеятельности находится и уровень развития сенсорной сферы этих животных. Так, например, у кольчатых червей встречаются сложно устроенные глаза, снабженные даже хрусталиками. Имеются весьма сложные глаза и у некоторых планарий и улиток. Но их обладатели, насколько известно, неспособны к зрительному восприятию предметов. За исключением, может быть, некоторых улиток, у всех этих животных фотоскопические глаза, позволяющие отличать свет от тьмы и направление, откуда световые лучи падают на животное, а также перемещение светотеней в непосредственной близости от животного. Светочувствительность при этом может быть очень высокой. Например, двустворчатый моллюск – морской гребешок, имеющий несколько десятков глаз, захлопывает створки раковины уже при

уменьшении интенсивности освещения на 0,3 %.

Для сравнения можно указать, что человек воспринимает уменьшение освещения лишь не менее, чем на 1%. У активно плавающих многощетинковых кольчатых червей, ведущих хищный образ жизни, глаза не только отличаются исключительно сложным строением и величиной, но и снабжены аккомодационным устройством в виде специальных сократительных волокон, способных передвигать хрусталик и тем самым менять фокусное расстояние. Это единственный известный случай среди низших беспозвоночных. Аккомодация глаза встречается только у головоногих моллюсков и позвоночных. Возможно, что у этих червей в какой-то степени уже существует предметное зрение.

Головоногие моллюски. У многих представителей головоногих моллюсков глаза устроены по типу глаз позвоночных. При этом необходимо отметить, что их глаза отличаются необычайно большими размерами. Так, глаз гигантского кальмара, длина шупалец которого превышает 15 метров, достигает диаметра 40 см, что является абсолютным рекордом для всего царства животных.

Членистоногие. Паукообразные имеют несколько пар простых глаз. Они расположены в головной части и воспринимают лишь изменения освещенности и движения. Слабое зрение компенсируется хорошо развитым осязанием.

Голова и грудь десятиногих покрыты хитиновым панцирем – карапаксом, плоским и коротким у крабов и цилиндрическим, удлинённым у остальных представителей отряда. Его передний конец часто вытянут в шиловидный, острый на конце рострум. По бокам от основания рострума прикрепляются стебельчатые глаза. Они могут поворачиваться в разные стороны и обеспечивают широкий кругозор.

Каждый глаз состоит обычно из большого количества фасеток, число которых увеличивается с возрастом. Так, у некоторых видов креветок их число превышает 3000. Фасетки отделены друг от друга пигментными клетками, и каждая из них воспринимает лишь лучи, падающие перпендикулярно к ее роговице. Она отражает только небольшую часть объекта, на который смотрит рак, другие же фасетки видят иные части этого объекта. Таким способом осуществляется «мозаичное зрение». Ночью зрительные пигменты расходятся к концу и к основанию глаза, и косые лучи могут достигать сетчатки – рак оказывается способен видеть объект целиком, но довольно туманно. В воде десятиногие видят только близко расположенные предметы. Рак *Galathea* на расстоянии 1,5 м не замечает даже крупные движущиеся объекты, но на расстоянии 40 см хорошо различает белые квадраты площадью 2 см<sup>2</sup>. Поэтому водные десятиногие в поисках пищи, самок, убежища пользуются не столько зрением, сколько обонянием, осязанием и химическим чувством. Зато в жизни сухопутных видов, обладающих особенно длинными глазными стебельками, зрение играет очень важную роль. Все сухопутные десятиногие при поисках пищи руководствуются в первую очередь зрением. Пальмовый вор видит пищу с расстояния в несколько метров и прямо направляется к ней. Он успешно преследует других сухопутных десятиногих, например краба *Cardysoma*. Крабы-привидения (*Ocypode*) благодаря своим необыкновенно длинным глазным стебелькам и сложно устроенным глазам издали видят добычу и умудряются, как уже указывалось, ловить даже птиц.

Несколько иначе происходит охота за движущимися объектами, при которой основное значение приобретает зрение. Хищные крабы неподвижно лежат на дне и высматривают добычу. При виде движущейся жертвы они бегут, а крабы-плавунцы быстро плывут прямо к ней и обычно ее настигают. Многие крабы, в особенности крабы-плавунцы, таким образом успешно ловят рыб.

В коммуникации крабов, омаров и других ракообразных значительная роль принадлежит зрению. Ярко окрашенные клешни крабов-самцов привлекают самок и одновременно предупреждают самцов-соперников, что им лучше держаться на расстоянии. Некоторые виды крабов исполняют брачный танец, при этом они размахивают своими большими клешнями в ритме, характерном для данного вида. Многие глубоководные морские беспозвоночные, например морской червь *Odontosyllis*, имеют ритмически вспыхивающие светящиеся органы,

называемые фотофорами.

Насекомые. Многие насекомые обладают двумя типами глаз – простыми глазками и парными сложными глазами. Простые одиночные глаза в разном количестве имеются у разных достаточно примитивных видов насекомых. Зрение у подобных видов довольно слабое, обычно они могут воспринимать лишь свет и темноту.

Главный орган зрения насекомых – это своеобразные сложные глаза, получившие название фасеточных, так как их поверхность состоит из отдельных, четко очерченных участков – фасеток. Каждой фасетке соответствует самостоятельный глазок – омматидий, изолированный от своих соседей пигментной прокладкой и функционирующий независимо от них. Общий внешний покров глаза образует над омматидиями утолщения, обозначаемые как роговица, или роговой хрусталик, и играющие роль диоптрического аппарата глаза. Каждый омматидий содержит 7–9 зрительных клеток, аксоны которых оканчиваются в оптических ганглиях мозга. Благодаря такому устройству сложных глаз в мозг насекомого передаются « мозаичные » изображения воспринимаемых предметных компонентов среды. Конечно, это не означает, что насекомое действительно видит окружающий мир в виде мозаики. В головном мозге поступающие из отдельных омматидиев зрительные раздражения синтезируются в целостную картину, как это имеет место и у позвоночных. Все же нам очень трудно представить себе, как на самом деле видит насекомое. Еще в прошлом веке делались попытки путем фотографирования через фасетки глаза определить четкость и дальность зрения насекомых и раков. Позже, в частности в 60–е годы XX в., такие опыты повторялись, но едва ли возможно таким образом решить проблему, ибо, как известно, видит не глаз, а мозг. Насекомые, очевидно, весьма близоруки: ясное видение, например, бабочки крапивницы возможно лишь на расстоянии приблизительно 2–3 см; от объектов, расположенных дальше, уже начиная с 5–7 см, насекомые получают лишь расплывчатые изображения, но, скорее всего, этого вполне достаточно для общей ориентировки в пространстве. На расстоянии пчела способна увидеть лишь объекты в сто раз большей величины, чем это необходимо для зрения человека. Отдельный цветок она увидит лишь тогда, когда приблизится к нему вплотную. Все эти особенности зрения насекомых вполне соответствуют тому микроландшафту, в котором живут эти животные. Острота зрения (разрешающая способность) зависит у насекомых, при прочих равных условиях, в частности, от количества омматидиев, которое, однако, сильно колеблется даже в пределах отрядов. Так, у жуков это количество колеблется от трех-четырёх десятков до нескольких десятков тысяч. У пчелы каждый глаз состоит приблизительно из четырёх тысяч фасеток. Чем мельче фасетки, тем слабее в них освещение, но тем детальнее зрение. Особенно большое значение это имеет для предметного зрения. Кроме того, при более выпуклом глазе оси омматидиев сильнее расходятся, и в результате расширяется поле зрения. Одновременно суживается точка, видимая одной фасеткой, чем также увеличивается острота зрения. Лучше всего насекомые видят подвижные объекты или неподвижные предметы во время собственного движения. Пролетающая над лугом пчела, например, видит покачивающиеся на ветру цветы или же изображение неподвижного цветка скользит по ее фасеточному глазу. В любом случае это подвижное (расплывчатое) изображение заставляет ее спуститься вниз и обследовать растение с минимального, т.е. оптимального для зрения пчелы расстояния. Что касается цветового зрения, то видимый ими спектр шире, чем у человека, так как его граница проходит в ультрафиолетовом секторе. Вообще цветовое зрение насекомых представляет собой универсальное явление.

Зрительные сигналы насекомых выполняют различные функции. Вершиной развития инстинктивных компонентов поведения общения является ритуализация поведения, заключающаяся в определенной последовательности движений, особенно четко проявляющаяся в половом поведении насекомых, в частности в « ухаживании самцов » за самками. В большой степени ритуализированными оказываются и угрожающие движения. Исключительно интересная форма зрительной коммуникации, которая может действовать на очень больших расстояниях, наблюдается у светлячков. У них средством привлечения особей другого пола служат люминесцентные вспышки холодного желто-зеленого света, производимые с опреде-

ленной частотой. Кроме того, некоторые виды светляков используют световые сигналы и в других целях. Так, неплодотворенные самки светляка *Photuris versicolor* испускают видоспецифические комплексы вспышек света в ответ на сигналы самцов, которые приближаются к ним для спаривания. После спаривания самка перестает светиться, и в следующие две ночи ее поведение меняется. Она принимает позу хищника с поднятыми передними ногами и открытыми челюстями. Теперь она снова начинает светиться, но уже не применяет кода, характерного для ее вида. Она испускает сигналы, характерные для родственного ей более мелкого вида из этого же рода. Когда самец сверчка данного вида приближается к ней, она убивает и съедает его.

Танцы пчел. Пчелы, обнаружив источник пищи, возвращаются в улей и оповещают остальных пчел о его расположении и удаленности с помощью особых перемещений на поверхности улья (т.н. танец пчел). Танцы пчел представляют собой весьма совершенный способ визуальной коммуникации, подобному которому нет даже у высших позвоночных. Найдя источник пищи и вернувшись в улей, пчела раздает другим пчелам-сборщицам пробы нектара и приступает к «танцу», который состоит из пробежек по сотам. Рисунок танца зависит от местонахождения обнаруженного источника пищи: если он находится рядом с ульем (на расстоянии 2–5 метров от него), то производится «танец-толчок». Он заключается в том, что пчела беспорядочно бежит по сотам, время от времени виляя брюшком. Если корм обнаружен на расстоянии до 100 метров, то выполняется «круговой» танец, состоящий из пробежек по кругу попеременно по часовой стрелке и против нее. Если же нектар обнаружен на большем расстоянии, то выполняется «виляющий» танец, состоящий из пробежек по прямой, сопровождающихся виляющими движениями брюшка с возвращением к исходной точке то справа, то слева. Интенсивность виляющих движений указывает на расстояние находки: чем ближе находится кормовой объект, тем интенсивнее выполняется танец. Кроме расстояния, с помощью танца пчелы указывают и направление к корму. Так, во второй форме танца угол между линией пробежки и вертикалью на вертикально расположенных сотах соответствует углу между линией полета пчелы от улья к кормовому объекту и положением солнца. Танцующая на сотах пчела тут же привлекает к себе внимание других сборщиц, которые сразу же по окончании танца отправляются в полет за взятком (см. Хрестомат. 5.3).

Рыбы. Глаза рыб имеют уплощенную роговицу и шаровидный хрусталик. С помощью органов зрения рыбы различают только близко находящиеся предметы (10–15 метров) и воспринимают сигналы, регулирующие их поведение в стае. Рыбы обладают хорошим зрением, но плохо видят в темноте, например в глубинах океана. Большинство рыб в той или иной степени воспринимает цвет. Это важно в брачный период, поскольку яркая окраска особей одного пола, обычно самцов, привлекает особей противоположного пола. Изменения окраски служат предупреждением для других рыб, говорящим о том, что не следует вторгаться на чужую территорию. В период размножения некоторые рыбы, например трехиглая колюшка, устраивают брачные танцы; другие, например сомики-кошки, демонстрируют угрозу, поворачиваясь широко открытым ртом в сторону чужака.

Амфибии. Зрительная коммуникация играет основную роль в ориентации у наземных амфибий. По сравнению с рыбами роговица глаза у амфибий более выпуклая и защищена от высыхания веками. Неподвижные земноводные различают лишь движущиеся предметы, однако при движении они начинают различать и неподвижные.

Весной, в период размножения, самцы многих видов амфибий приобретают яркую окраску, которая в сочетании с комплексом ритуальных движений имеет важное значение для полового отбора. У некоторых видов лягушек и жаб ярко окрашенное горло, например темно-желтое с черными пятнами, наблюдается не только у самцов, но и у самок, причем обычно у последних цвет его ярче. Некоторые виды используют сезонную окраску горла не только для привлечения партнера, но и как зрительный сигнал, предупреждающий, что территория занята. Среди амфибий существует довольно много видов, имеющих железы с едким или ядовитым секретом. Многие из них имеют яркую предупреждающую окраску.

Рептилии. Органы зрения пресмыкающихся достигают высокого уровня развития. Глаз



хорошо приспособлен к распознаванию предметов в воздушной среде. Веки, а также мигательные перепонки защищают роговицу от механического повреждения и высыхания. Аккомодация достигается перемещением хрусталика и изменением его кривизны. Некоторые дневные виды обладают цветовым зрением. Глаза хамелеона могут одновременно смотреть в разные стороны, пока хамелеон спокоен, его глазные яблоки могут вращаться независимо друг от друга, отыскивая съедобных насекомых. Однако неизвестно, способен ли хамелеон видеть одновременно два разных предмета или его мозг реагирует, когда его глаза глядят в разные стороны, только на что-то одно. Глаза всех змей постоянно открыты, вместо век глаза защищает прозрачная пленка (очки), предохраняющая их от пыли. Эти очки меняются во время линьки. Перед линькой они становятся мутными, и змея на несколько дней, в большой мере, теряет остроту зрения. У ночных гекконов глаза имеют огромные зрачки, позволяющие им хорошо видеть в темноте. Днем зрачки практически полностью закрываются и открытыми остаются лишь четыре крохотных отверстия, пропускающие совсем мало света. При этом геккон видит не четыре разных изображения, а одно – весьма четкое.

Многие пресмыкающиеся отгоняют вторгшихся на их территорию чужаков своего или других видов, демонстрируя угрожающее поведение, – они открывают рот, раздувают части тела (как очковая змея), бьют хвостом и т.п. У змей зрение сравнительно слабое, они видят движение предметов, а не их форму и окраску; более острым зрением отличаются виды, охотящиеся на открытых местах. Некоторые ящерицы, например гекконы и хамелеоны, в период ухаживания исполняют ритуальные танцы или своеобразно покачиваются при движении. Многие ящерицы, например, степные агамы в период размножения приобретают яркую окраску, усиливающуюся при агрессивных столкновениях.

Птицы. Поскольку зрительная коммуникация для птиц является ведущей, они имеют прекрасно развитые глаза. Птицы обладают исключительной зоркостью и способны хорошо различать цвета и оттенки, а также зрительные раздражения с разной длиной волны. Аккомодация глаза достигается изменением формы хрусталика и его перемещением. Острота зрения некоторых хищных птиц представляет собой мировой рекорд среди прочих представителей животного мира. Так, например, сокол способен при благоприятных условиях увидеть сидящего голубя на расстоянии полутора километров. Хорошо известна способность грифов на огромном удалении замечать трупы животных. Поскольку у птиц хорошо развито цветовое зрение, для них имеют большое значение разнообразные цветовые сигналы. Так, птицы хорошо запоминают укусы ос и в дальнейшем избегают иметь дело с насекомыми, окрашенными в желто-черный цвет. Самцы зарянок проявляют агрессию по отношению к любому изображению птицы с красной грудкой. Самцы птицы-беседочника, обитающей в Австралии и Новой Гвинее, для того, чтобы привлечь самок, строят и украшают особые беседки. Обычно, чем тусклее окрашена птица, тем богаче и изысканней украшена ее беседка. Некоторые птицы подбирают раковины улиток, побелевшие от времени кости, а также все, что окрашено в синий цвет: цветы, перья, ягоды. Птицы, главным образом самцы, используют яркую внешность, чтобы отпугнуть самцов-соперников и привлечь к себе самок. Однако яркое оперение привлекает хищников, поэтому самки и молодые птицы имеют маскировочную окраску. Яркую окраску имеет внутренняя часть ротовой полости у птенцов, что срабатывает в качестве ключевого раздражителя для процедуры их кормления.

Самцы многих видов птиц в период размножения принимают сложные сигнальные позы, чистят перья, исполняют брачные танцы и совершают различные другие действия, сопровождаемые звуковыми сигналами. Головное и хвостовое оперение, короны и гребни, даже подобное переднику расположение грудных перьев используются самцами для демонстрации готовности к спариванию. Обязательный любовный ритуал у странствующего альбатроса – сложный брачный танец, исполняемый совместно самцом и самкой.

Брачное поведение самцов птиц иногда напоминает акробатические трюки. Так, самец одного из видов райских птиц проделывает самый настоящий кульбит: сидя на ветке на виду у самки, плотно прижимает крылья к телу, падает с ветки, совершает полный кувырок в воздухе и приземляется в исходном положении. Широко распространены в мире птиц и разно-

образные ритуализированные движения, связанные с оборонительным поведением.

Особое значение приобретает зрение при дальнейшей ориентации мигрирующих птиц. Так, хорошо изучена ориентация птиц по топографическим признакам, например по береговой линии, поляризованному освещению небосвода и астрономическим ориентирам – солнцу, звездам.

Млекопитающие. Млекопитающие отличаются поразительным многообразием приспособлений к среде обитания. Здесь и наземные виды, и звери, обитающие под землей, ведущие древесный или земноводный образ жизни, настоящие водные и летающие. Такое многообразие обусловлено общей гибкостью представителей этого класса, универсальностью плана их строения. Несмотря на то, что зрение млекопитающих не достигает такой остроты, как у птиц, можно предполагать, что у млекопитающих с бинокулярным зрением при рассмотрении окружающих предметов глаза движутся координированно. Такие движения глаз называются содружественными. Как правило, различают два типа движения глаз. В одном случае оба глаза движутся в одном направлении по отношению к координатам головы, в другом случае, когда попеременно смотрят на близкие и далекие предметы, каждое из глазных яблок совершает приблизительно симметричные движения относительно координат головы. При этом угол между зрительными осями обоих глаз меняется: при фиксации далекой точки зрительные оси почти параллельны, при фиксации близкой точки – сходятся. Компенсаторные движения глаз при движениях головы рассмотрены выше; при разглядывании разноудаленных предметов движения – глаз конвергентные и дивергентные. При рассмотрении объектов внешнего мира глаза совершают быстрые и медленные следящие движения. Млекопитающие имеют разное расположение глаз. Так, боковое зрение кролика и лошади увеличивает поле зрения. У обезьян и человека оно ограничено, но за счет одновременного видения предмета двумя глазами расстояние и величина предметов оценивается лучше. У форм, ведущих сумеречный или ночной образ жизни, глаза либо достигают очень крупных размеров, например, у лемурув-долгопятов, сов или козодоев, либо невелики, как, например, у летучих мышей. Тогда недостаток зрения компенсируется высоко развитым слухом, обонянием, осязанием. У роющих подземных видов – кротов, слепцов, гоферов глаза в большей или меньшей степени редуцированы.

Визуальная коммуникация млекопитающих главным образом заключается в передаче информации посредством мимики, поз и движений. Они способствуют развитию ритуализированных форм поведения, важных для поддержания иерархического порядка в группе. Подобные позы и мимические движения характерны для всех видов млекопитающих, но наибольшее значение они приобретают у видов с высоким уровнем социализации. Так, у собак и волков выделено около 90 стереотипных видоспецифических последовательностей движений. Это, прежде всего, лицевая мимика. Изменение выражения «лица» достигается за счет движений ушей, носа, губ, языка, глаз. Другое важное средство выражения состояния у собаки – ее хвост. В спокойном состоянии он находится в обычном положении, характерном для породы. Угрожая, животное держит взъерошенный хвост напряженно поднятым вверх. Низкоранговые животные низко опускают хвост, поджимая его между ног. В движении хвоста важна быстрота и амплитуда. Свободное помахивание хвостом наблюдается во взаимодействиях дружелюбного характера. Во время ритуала приветствия помахивание хвостом осуществляется интенсивно. О многом говорят и напряженность всего тела, поднятие шерсти на загривке и т.д. В стабильных группах взаимодействия имеют форму демонстраций, в которых выявляется социальный ранг животного. Особенно отчетливо он проявляется при встречах. Собака высокого статуса ведет себя активно, обнюхивает партнера, высоко поднимая хвост. Низкоранговая собака, наоборот, поджимает хвост, застывает, давая себя обнюхать, окончательная поза подчинения – падение на спину с подставлением доминанту самых чувствительных зон своего тела. Между этими крайними позициями существует масса переходных состояний.

Наблюдения за поведением волков в вольере показывают, что сражения между ними, которые могут вызвать гибель одного из них, бывают крайне редко. Как отмечает К. Лоренц,

ключевым сигналом у них, как бы отключающим агрессивное поведение, служит поворот одного из волков к сопернику изогнутой шеей. Подставляя свою самую уязвимую часть (место, где проходит яремная вена), он как бы отдает себя на милость победителя, и тот сейчас же принимает «капитуляцию». Волки в сражении действуют как будто по заранее продуманному ритуалу. Поэтому все эти явления и получили название ритуального поведения. Им владеют не только хищники, но в большей или меньшей степени все млекопитающие. Ритуальное поведение часто формируется из самых обычных движений животного, первоначально связанных с совершенно другими потребностями. Так, например, поза спаривания часто становится позой доминирования одного животного над другим. Огромное значение визуальная коммуникация имеет для приматов. Язык мимики и жестов у них достигает большого совершенства. Основными зрительными сигналами высших обезьян являются жесты, мимика, а иногда также положение тела и цвет морды. Среди угрожающих сигналов – неожиданное вскакивание на ноги и втягивание головы в плечи, удары руками по земле, яростное сотрясение деревьев и беспорядочное разбрасывание камней. Демонстрируя яркий цвет морды, африканский мандрил укрощает подчиненных. В сходной ситуации обезьяна-носач с острова Борнео демонстрирует свой огромный нос. Пристальный взгляд у павиана или гориллы означает угрозу. У павиана он сопровождается частым морганием, движением головы вверх и вниз, прижиманием ушей и изгибом бровей. Для поддержания порядка в группе доминирующие павианы и гориллы то и дело бросают пристальные ледяные взгляды на самок, детенышей и подчиненных самцов. Когда две незнакомые гориллы неожиданно сталкиваются лицом к лицу, пристальный взгляд может оказаться вызовом. Вначале раздается рев, два могучих животных отступают, а затем резко сближаются, наклонив вперед головы. Остановившись перед самым соприкосновением, они начинают пристально смотреть друг другу в глаза, пока один из них не отступит. Настоящие схватки редки.

Такие сигналы, как гримасничанье, зевота, движение языка, прижимание ушей и чмоканье губами, могут быть и дружественными, и недружественными. Так, если павиан прижимает уши, но не сопровождает это действие прямым взглядом или морганием, его жест означает подчинение.

Шимпанзе используют для общения богатую мимику. Например, плотно сжатые челюсти с обнаженными деснами означают угрозу; хмурый взгляд – запугивание; улыбка, особенно с высунутым языком, – дружелюбие; оттягивание нижней губы, пока не покажутся зубы и десны, – умиротворенную усмешку; надувая губы, мать-шимпанзе выражает свою любовь к детенышу; повторяющаяся зевота означает замешательство или затруднение. Шимпанзе часто зевают, когда заметят, что за ними кто-то наблюдает.

Некоторые приматы используют в общении хвост. Например, самец лемура ритмично движет хвостом перед спариванием, а самка лангура опускает хвост до земли, когда к ней подходит самец. У некоторых видов приматов подчиненные самцы при приближении доминирующего самца поднимают хвосты, обозначая свою принадлежность к низшему социальному рангу (см. Хрестомат. 5.2, см. Хрестомат. 5.5).

#### **5.4.4. Акустическая коммуникация**

Акустическая коммуникация по своим возможностям занимает промежуточное положение между оптической и химической. Подобно зрительным сигналам издаваемые животными звуки являются средством для передачи экстренной информации. Их действие ограничено временем текущей активности животного, передающего сообщение. Видимо, не случайно в очень многих случаях выразительные движения у животных сопровождаются соответствующими звуками. Но, в отличие от визуальных, акустические сигналы могут быть переданы на расстоянии в отсутствие зрительного, тактильного или ольфакторного контакта между партнерами. Акустические сигналы, подобно химическим, могут действовать на большом расстоянии или в полной темноте. Но одновременно они являются антиподом химических сигналов, так как не обладают долговременным действием. Таким образом, звуко-

вые сигналы животных – средство экстренной связи для передачи сообщений как при непосредственном зрительном, тактильном контакте между партнерами, так и при его отсутствии. Дальность передачи акустической информации определяется четырьмя основными факторами: 1) интенсивностью звука; 2) частотой сигнала; 3) акустическими свойствами среды, через которую передается сообщение и 4) порогами слуха животного, принимающего сигнал. Звуковые сигналы, передаваемые на большие расстояния, известны у насекомых, земноводных, птиц и многих видов млекопитающих средних и крупных размеров.

Распространение звука представляет собой волновой процесс. Источник звука передает колебания частицам окружающей среды, а они в свою очередь – соседним частицам, создавая таким образом серию чередующихся сжатий и разрежений с усилением и ослаблением давления воздуха. Эти движения частиц графически изображаются в виде последовательности волн, вершины которых соответствуют сжатиям, а впадины между ними – разрежениям. Скорость движения этих волн в данной среде и есть скорость звука. Число волн, проходящих в секунду через какую-либо точку пространства, называется частотой звуковых колебаний. Ухо того или иного вида животных воспринимает звук лишь в ограниченном диапазоне частот, или длин, волн. Волны с частотой ниже 20 Гц не воспринимаются как звуки, а ощущаются как вибрации. Вместе с тем, колебания с частотой выше 20 000 Гц (так называемые ультразвуковые) также недоступны уху человека, однако воспринимаются ушами целого ряда животных. Другой характеристикой звуковых волн является интенсивность, или громкость, звука, которую определяют по расстоянию от пика или впадины волны до средней линии. Интенсивность служит и мерой энергии звука.

1. Слуховой анализатор. Ухо млекопитающего состоит из трех частей – наружного, среднего и внутреннего уха, которые посредством слухового нерва соединяются со слуховой зоной коры больших полушарий и образуют слуховой анализатор.

Наружное ухо – служит для улавливания слуха. Оно собирает и направляет звуковые волны в нижележащие отделы уха и служит как бы локатором, улавливающим и направляющим звук. Наружное ухо состоит из ушной раковины с ее двигательным аппаратом и наружного слухового прохода. В глубине наружного слухового прохода расположена барабанная перепонка, отделяющая наружное ухо от среднего. Она представляет собой тонкую пластинку из соединительной ткани, натянутую между костными стенками слухового прохода. Среднее ухо состоит из барабанной полости с 4 слуховыми костями, размещающимися внутри нее, и слуховой или евстахиевой, трубы.

Среднее ухо посредством специального отверстия, соединяющегося со слуховой трубой, сообщается с окружающей средой. Это имеет большое значение. При сильных звуках звуковая волна достигает барабанной перепонки как через наружный слуховой проход, так и через евстахиеву трубу. Давление на барабанную перепонку как с наружной, так и с внутренней стороны становится одинаковым, что и предупреждает ее разрыв. В барабанной полости имеются два окна – круглое и овальное. Круглое окно, закрытое волокнистой мембраной, отделяет барабанную полость от барабанной лестницы улитки. Овальное лежит на границе вестибулярной лестницы и закрыто стремечком.

Слуховые косточки: молоточек, наковальня, стремечко и чечевицеобразная косточка соединены между собой суставами и прикреплены связками к стенке барабанной полости; вместе с напрягателем барабанной перепонки и стремечным мускулом они служат аккомодационным аппаратом слуха.

Звуковые волны собираются наружным ухом или ушной раковинной и направляются по слуховому проходу к барабанной перепонке. Она представляет собой мембрану, колеблющуюся при ударах о нее звуковых волн и являющуюся, таким образом, первым звеном преобразователя. Эти колебания в среднем ухе усиливаются и передаются к рецепторным клеткам внутреннего уха.

Молоточек прикреплен своей рукояткой к барабанной перепонке, а другим концом сочленяется с наковальней, соединяющейся со стремечком. Колебания молоточка, которые

возникают в соответствии с колебаниями барабанной перепонки, через наковальню передаются к стремечку, которое находится в отверстии овального окна, ведущего во внутреннее ухо. Площадь овального окна в восемнадцать раз меньше площади барабанной перепонки, и поэтому косточки среднего уха работают как усилитель, увеличивая давление, оказываемое на барабанную перепонку, в восемнадцать раз. Чтобы предохранить внутреннее ухо от повреждения при усилении слишком громкого звука, к молоточку и наковальне прикреплены особые мышцы, которые, сокращаясь, отводят эти косточки от барабанной перепонки и овального окна. При этом звук может переходить во внутреннее ухо, но его интенсивность значительно ослабляется.

Внутреннее ухо расположено в скалистой части каменистой кости височной области черепа и представлено костным лабиринтом с расположенным внутри него перепончатым лабиринтом. Рецепторная часть слухового анализатора – спиральный, или кортиев, орган расположена внутри перепончатого лабиринта.

Слуховые клетки кортиева органа густо оплетаются разветвлениями слухового нерва, которые собираются в спиральный узел и далее в составе слухового нерва идут в кору височных долей головного мозга. Нервное возбуждение, возникающее в слуховых клетках, проводится к корковым центрам слухового анализатора, где оно превращается в ощущение слуха.

Проводящие пути слухового анализатора состоят из двух частей – периферической и центральной. Улитковый нерв, представляющий собой периферический путь, образован отростками нейронов спирального ганглия улитки. Он проходит через внутренний слуховой проход височной кости и заканчивается в дорсальном и вентральном ядрах улиткового нерва в продолговатом мозге. Центральные проводящие пути слухового анализатора начинаются отростками нейронов этих ядер и направляются в ядра подкорковых слуховых центров. Отсюда по отросткам их нейронов импульсы направляются в слуховые центры височных долей коры больших полушарий.

Возможно также проведение звука к улитке через кости черепа (костная проводимость). Чувствительность слуховой системы у разных животных различна и зависит от многих факторов, например высоты и силы звука. Нервные элементы слуховой системы обнаруживают, помимо частотной, определенную избирательность к интенсивности и длительности звука. При длительном действии сильных звуков чувствительность слуха понижается (явление адаптации), после прекращения действия звука возбудимость слухового анализатора восстанавливается.

Ухо чувствительно не только к частоте и громкости звуков, оно может также определять направление источника звука. Млекопитающие с подвижными стоячими ушами улавливают местоположение источника звука, поворачивая их до тех пор, пока звук не станет возможно более громким. Собаки с висячими ушами, прислушиваясь, оттопыривают их.

Если, например, назвать собаку по имени, то она повернет голову и уши в направлении источника звука, но если в это же время ее окликнет другой человек, то она повернет к нему другое ухо, чтобы сосредоточить внимание на обоих звуках сразу. В определении точности направления звука помогают хрящевые бугорки в ушах, они задерживают и отражают в нужном направлении звуковые волны. Величина задержки звука зависит от угла, характеризующего направление на источник звука. Оценивая разницу во времени прихода звука к каждому уху, мозг способен определить местонахождение его источника. Если он расположен прямо впереди или сзади, звук приходит в оба уха одновременно: если он находится слева, то требуется больше времени, чтобы звук достиг правого уха и т.д.

Человеческое ухо воспринимает от 20 000 до 60 000 колебаний в секунду. Собака хорошо различает звук до 90000 колебаний в секунду. Собака различает звуки, отличающиеся друг от друга на 1/16 тона (например 800 Гц и 812 Гц). Слабый шум собака воспринимает на расстоянии до 24 м, так, например, лайки слышат малейший шорох белки, затаившейся высоко на дереве. Человек же слышит звук подобной интенсивности на расстоянии 3–4 метров.

Полукружные каналы, внутри которых расположен вестибулярный аппарат, являются

органом определения положения головы в пространстве, а отсюда и всего тела, так как с положением головы связано и положение тела. Ощущение положения тела зависит еще и от проприоцепторов, находящихся внутри мышц, сухожилий и суставов. Этот нервный аппарат связан с мозжечком.

Центры равновесия находятся в коре височных долей головного мозга.

2. Звуковые сигналы. Звуковые сигналы, издаваемые животными, могут восприниматься ими на большом расстоянии. Тональность и частота звуковых сигналов зависят от образа жизни животных. Так, низкочастотные звуки лучше всего проникают через густую растительность; к этому типу сигналов обычно относятся крики лесных тропических птиц, а также обезьян, населяющих эти леса. Звуки, издаваемые многими приматами, специально рассчитаны на слышимость на большие расстояния. Распространение звукового сигнала зависит также от способа его издавания. Территориальные птицы поют свои песни, выбирая для этого самую высокую точку местности («песенный пост»), что повышает эффективность их распространения. Птицы открытых ландшафтов, например жаворонки и луговые коньки, поют, летая высоко над своим гнездовым участком. В воде звуки распространяются с меньшим затуханием, чем в воздухе, и поэтому водные животные широко используют их для коммуникации. Рекорд дальности в звуковой коммуникации животных поставлен горбатыми китами, их песни могут восприниматься другими китами, находящимися на расстоянии нескольких десятков километров. Большое значение имеет акустическая коммуникация для размножения. Так, рев оленей-быков оказывает стимулирующее воздействие на половую сферу самок, это обеспечивает синхронизацию полового созревания. У оленей в брачный период режут только самцы. У лисиц, кошек голос подают как самцы, так и самки. У лосей первой сигнализирует храпом о месте своего нахождения самка, а потом на него откликается самец.

Средства акустической коммуникации, характерные для представителей семейства собачьих делятся большинством исследователей на две группы: контактные и дистантные. К контактными сигналам относятся рычание, скуление, фырканье, визг, писк. Эти сигналы издаются животным в ситуациях непосредственного контакта между животными. Все они могут проявляться в разных ситуациях. Скуление – первый сигнал, появляющийся у щенков. По своей сути скуление – ответ на дискомфорт. Взрослые звери скулят при болевых воздействиях, социальной изоляции, при взаимодействиях дружеского порядка, нетерпении. Визг – сигнал боли, в большинстве случаев он блокирует агрессию нападающего. Рычание издается собакой при агрессивных взаимодействиях, это сигнал угрозы. Большая доля игр, особенно щенячьих, сопровождается рычанием. Фыркают обычно настороженные звери. У домашних собак или прирученных зверей подобные сигналы часто бывают обращены к человеку и могут служить призывом к контакту, признаком нетерпения или просьбой о чем-нибудь. Каждый из них имеет множество модуляций.

К дистантным сигналам относятся лай и вой. Лают собаки в разных ситуациях совершенно по-разному. Лай может быть разной тональности, громкости и частоты. По характеру лая собаки внимательный хозяин почти всегда может определить его причину. Так, например, охотник безошибочно определяет, какую дичь обнаружила его лайка. Она совершенно по-разному облаивает лося или медведя, белку или рябчика. Характер лая гончих тоже бывает совершенно разным при гоне зайца или лисицы, по следу или «по-зрячему». Самым близительным образом лай можно разделить на следующие категории: лай разной интенсивности при активно-оборонительной реакции разной степени; лай разной интенсивности при разной степени пассивно-оборонительной реакции; лай-приветствие; лай в игре; лай в закрытом помещении или на привязи; лай-требование обратить на себя внимание и т.д.

Вой – обычное средство коммуникации представителей семейства собачьих, ведущих стайный образ жизни. Его значение в жизни шакалов, волков и койотов многообразно. Исследователи поведения волков считают, что групповой вой волков играет роль территориальной метки, т.е. свидетельствует о том, что на данной территории находится группа волков. С помощью воя волки и шакалы призывают партнеров.

А.Н. Никольский и К.Х. Фроммольт (1989) разделяют вой волков на индивидуальные и групповые. Среди групповых воев можно выделить спонтанные, когда выть начинают все члены стаи почти одновременно, и вызванные, возникающие в ответ на вой одного из членов стаи, находящегося на расстоянии. Спонтанные и вызванные вой имеют разную сезонную динамику.

В виварии биологического факультета МГУ в 70–80-е гг. содержалась группа волков, несколько пар шакалов и довольно много собак. Вольеры с этими животными были расположены на некотором расстоянии друг от друга. Ежедневно, приблизительно в пять часов вечера шакалы начинали выть, к ним присоединялись волки и собаки. Этот групповой хор звучал в течение нескольких минут, и затем постепенно стихал. Выть звери иногда начинали и в другое время суток, но такой регулярности при этом не наблюдалось. В это же время в виварии содержались лисицы и енотовидные собаки. Эти одиночные звери никогда не присоединялись к общему хору и никак не реагировали на вой.

Ряд исследователей, изучавших акустическую коммуникацию шакалов, отмечают, что шакалы в стае обычно начинают выть последовательно один за другим. Затем их сигналы сближаются по частоте и по времени так, что выделить индивидуальные характеристики воя отдельных зверей становится невозможным. Подобное «слияние индивидуальных признаков» служит, по мнению ученых, для демонстрации сплоченности группы. Так шакалы показывают своим соседям, что на этом месте находится не просто группа, а именно сплоченная семья.

Вой волков и шакалов служит для обмена разнообразной информацией между стаями. Упомянутый выше Ф. Моэт (1968) пишет о том, что эскимосы-охотники хорошо понимают вой волков и заключенную в нем информацию. Домашние собаки воют реже, чем волки, возможно, этот признак частично элиминирован отбором в процессе доместикации. Чаще всего они воют в изоляции или в ответ на звуки, вызывающие у них раздражение, например, на музыку. Очевидно, такие звуки аналогичны спонтанному вою волков, который возбуждает вызванный вой.

### 3. Акустическая коммуникация представителей разных таксономических групп.

Водные беспозвоночные. Двустворчатые моллюски, усоногие рачки и другие подобные им беспозвоночные производят звуки, открывая и захлопывая свои раковины или домики, а такие ракообразные, как лангусты, издают громкие скребущие звуки, потирая антеннами о панцирь. Крабы предупреждают или отпугивают чужаков, потрясая клешней, пока она не начинает трещать, причем самцы крабов издают этот сигнал даже при приближении человека. Благодаря высокой звукопроводимости воды сигналы, издаваемые водными беспозвоночными, передаются на большие расстояния.

Насекомые. Насекомые, быть может первыми на суше, стали издавать звуки, как правило, похожие на постукивания, хлопки, царапанье и т.п. Эти шумы не отличаются музыкальностью, но производятся они высокоспециализированными органами. На звуковые сигналы насекомых оказывают воздействие интенсивность света, наличие или отсутствие поблизости других насекомых и непосредственный контакт с ними.

Одним из самых распространенных звуков является стридуляция, т.е. стрекотание, вызываемое быстрой вибрацией или потиранием одной части тела о другую с определенной частотой и в определенном ритме. Обычно это происходит по принципу «скребок – смычок». При этом одна нога (или крыло) насекомого, имеющая вдоль края 80–90 маленьких зубчиков, быстро движется назад и вперед по утолщенной части крыла или другой части тела. Стадная саранча и кобылки используют именно такой механизм стрекотания, тогда как кузнечики и трубочники потирают друг о друга видоизмененные передние крылья.

Самым громким стрекотанием отличаются самцы цикады. На нижней стороне брюшка этих насекомых расположены две перепончатые мембраны – т.н. тимбальные органы. Эти мембраны снабжены мышцами и могут выгибаться внутрь и наружу, как доньшко у жестянки. Когда мышцы тимбалов быстро сокращаются, хлопки или щелчки сливаются, создавая почти непрерывное звучание.

Насекомые могут производить звуки, стуча головой по дереву или листьям, брюшком и передними ногами по земле. Некоторые виды, например бражник мертвая голова, имеют настоящие миниатюрные звуковые камеры и производят звуки, втягивая и выпуская воздух через мембраны в этих камерах.

Многие насекомые, в особенности мухи, комары и пчелы, издают звуки в полете вибрацией крыльев; некоторые из этих звуков используются в коммуникации. Пчелиные матки трещат и гудят: взрослая матка гудит, а неполовозрелые матки трещат, пытаясь выбраться из своих ячеек.

подавляющее большинство насекомых не имеет развитого слухового аппарата и для улавливания звуковых вибраций, проходящих через воздух, почву и другие субстраты, используют антенны. Некоторые насекомые имеют целый ряд специальных, подобных уху, образований, способствующих более тонкому различению звуковых сигналов.

Это, например:

- тимпанальные органы (у бабочек, кузнечиков, сверчков, цикад);
- волосковидные сенсиллы, состоящие из воспринимающих вибрацию щетинок на поверхности тела;
- хордотональные (струновидные) сенсиллы, расположенные в различных частях тела;
- и, наконец, специализированные, так называемые подколенные органы, воспринимающие вибрацию (у кузнечиков, сверчков, бабочек, пчел, веснянок, муравьев).

Рыбы. Утверждение «нем как рыба», давным-давно опровергнуто учеными. Рыбы производят множество звуков, стуча жаберными крышками, и при помощи плавательного пузыря. Каждый вид издает особые звуки. Так, например, морской петух «кудахчет» и «квохчет», ставрида «лает», рыба-барабанщик из породы горбылевых издает шумные звуки, действительно напоминающие барабанный бой, а морской налим выразительно урчит и «хрюкает». Сила звука некоторых морских рыб так велика, что они вызвали взрывы акустических мин, получивших распространение во второй мировой войне и предназначенных, естественно, для поражения кораблей противника. Звуковые сигналы используются для сбора в стаю, как приглашение к размножению, для защиты территории, а также как способ индивидуального распознавания. У рыб нет барабанных перепонок, и они слышат не так, как люди. Система тонких косточек, т.н. веберов аппарат, передает колебания от плавательного пузыря к внутреннему уху. Диапазон частот, которые воспринимают рыбы, сравнительно узок – большинство не слышит звуков выше верхнего «до» и лучше всего воспринимает звуки ниже «ля» третьей октавы.

Земноводные. Среди земноводных только лягушки, жабы и древесные лягушки издают громкие звуки; из саламандр одни пищат или тихо свистят, другие имеют голосовые складки и издают негромкий лай. Звуки, издаваемые земноводными, могут означать угрозу, предупреждение, призыв к размножению, они могут использоваться как сигнал неблагополучия или как средство защиты территории. Некоторые виды лягушек квакают группами по три особи, а большой хор может состоять из нескольких громкоголосых трио.

Пресмыкающиеся. Некоторые змеи шипят, другие издают треск, а в Африке и Азии встречаются змеи, которые стрекочут с помощью чешуек. Поскольку змеи и другие пресмыкающиеся не имеют наружных ушных отверстий, они ощущают только те вибрации, которые проходят через почву. Так что гремучая змея вряд ли слышит собственный треск.

В отличие от змей, тропические ящерицы гекконы имеют наружные ушные отверстия. Гекконы очень громко щелкают и издают резкие звуки.

Весной самцы аллигаторов режут, призывая самок и отпугивая других самцов. Крокодилы издают громкие тревожные звуки, когда напуганы, и сильно шипят, угрожая вторгшемуся на их территорию чужаку. Детеныши аллигаторов пищат и хрипло квакают, чтобы привлечь внимание матери. Галапагосская гигантская, или слонобая, черепаха издает низкий хриплый рев, а многие другие черепахи угрожающе шипят.

Птицы. У птиц акустическая коммуникация исследована лучше, чем у каких-либо дру-



гих животных. Птицы общаются с особями своего вида, а также других видов, в том числе с млекопитающими и даже с человеком. Для этого они используют звуковые (не только голосовые), а также зрительные сигналы. Благодаря развитому слуховому аппарату, состоящему из наружного, среднего и внутреннего уха, птицы хорошо слышат. Голосовой аппарат птиц, т.н. нижняя гортань, или сирикс, располагается в нижнем отделе трахеи.

Стайные птицы используют более разнообразные звуковые и зрительные сигналы, чем птицы одиночные, которые знают иногда всего одну песню и повторяют ее вновь и вновь. У стайных птиц есть сигналы, собирающие стаю, извещающие об опасности, сигналы «все спокойно» и даже призывы к трапезе.

У птиц поют преимущественно самцы, но чаще не для того, чтобы привлечь самок (как обычно считается), а для предупреждения, что данная территория находится под охраной. Многие песни весьма затейливы и спровоцированы выделением в весеннюю пору мужского полового гормона – тестостерона. Большая часть «разговоров» у птиц происходит между матерью и птенцами, которые выпрашивают пищу, а мать их кормит, предупреждает или успокаивает.

Птичье пение формируется и генами, и обучением. Песня птицы, выросшей в изоляции, оказывается неполной, т.е. лишенной отдельных «фраз», входящих в состав песни данного вида.

Неголосовой звуковой сигнал – крыловой барабанный стук – используется воротничковым рябчиком в период спаривания для привлечения самки и предупреждения самцов-конкурентов о необходимости держаться подальше. Один из тропических манакинов во время ухаживания щелкает хвостовыми перьями, как кастаньетами. По крайней мере, одна птица, африканский медоуказчик, прямо общается с человеком. Медоуказчик питается пчелиным воском, но не может извлечь его из дуплистых деревьев, где пчелы устраивают свои гнезда. Неоднократно приближаясь к человеку, громко крича и, затем, направляясь к дереву с пчелами, медоуказчик приводит человека к их гнезду; после того, как мед взят, он поедает оставшийся воск.

Наземные млекопитающие. Звуки, производимые мартышкообразными и человекообразными обезьянами, сравнительно просты. Например, шимпанзе часто кричат и визжат, когда напуганы или рассержены, и это действительно элементарные сигналы. Однако у них также есть и удивительный шумовой ритуал: периодически они собираются в лесу и барабаниют руками по торчащим корням деревьев, сопровождая эти действия криками, визгом и воем. Этот барабанно-певческий фестиваль может длиться часами и слышен, по крайней мере, за полтора километра. Есть основания считать, что таким способом шимпанзе созывают своих собратьев к местам, изобилующим пищей.

Давно известно, что гориллы бьют себя в грудь. На самом деле это не удары кулаком, а шлепки полусогнутыми ладонями по раздутой груди, поскольку предварительно горилла набирает полную грудь воздуха. Шлепки информируют членов группы, что поблизости посторонний, а возможно и враг; в то же время они служат предупреждением и угрозой чужаку. Биение в грудь – лишь одно из целой серии подобных действий, включающих также сидение в выпрямленном положении, боковой наклон головы, крики, ворчание, вставание на ноги, срывание и разбрасывание растений. Полностью такие действия вправе осуществлять только доминирующий самец – вожак группы; подчиненные самцы и даже самки исполняют части репертуара. Гориллы, шимпанзе и павианы ворчат и издают лающие звуки, а гориллы еще и режут в знак предупреждения и угрозы.

Среди приматов широко распространена межвидовая коммуникация. Лангуры, например, внимательно следят за тревожными криками и перемещениями павлинов и оленей. Пастбищные животные и павианы реагируют на предупреждающие крики друг друга, так что у хищников мало шансов на внезапное нападение.

Водные млекопитающие. Водные млекопитающие, как и наземные, имеют уши, состоящие из наружного отверстия, среднего уха с тремя слуховыми косточками и внутреннего уха, соединенного слуховым нервом с головным мозгом. Слух у морских млекопитающих

превосходный, ему помогает и высокая звукопроводность воды.

К числу самых шумных водных млекопитающих относятся тюлени. В период размножения самки и молодые тюлени воют и мычат, и эти звуки часто инициируются лаем и ревом самцов. Самцы режут в основном для того, чтобы обозначить территорию, на которой каждый собирает гарем из 10–100 самок. Голосовое общение у самок не столь интенсивное и связано, прежде всего, со спариванием и заботой о потомстве.

Киты постоянно издают такие звуки, как шелканье, скрип, вздохи на низких тонах, а также нечто подобное скрипу ржавых петель и приглушенным ударам. Считается, что многие из этих звуков есть не что иное, как эхолокация, используемая для обнаружения пищи и ориентации под водой. Они также могут быть средством поддержания целостности группы.

Среди водных млекопитающих бесспорным чемпионом по испусканию звуковых сигналов является дельфин афалина. Звуки, издаваемые дельфинами, описываются как стоны, писки, скуление, свист, лай, визг, мяуканье, скрип, шелчки, чириканье, похрюкивание, пронзительные крики, а также как напоминающие шум моторной лодки, скрип ржавых петель и т.п. Эти звуки состоят из непрерывной серии вибраций на частотах от 3000 до более чем 200000 Герц. Они производятся при выдувании воздуха через носовой проход и две клапановидные структуры внутри дыхала. Звуки модифицируются усилением и ослаблением напряжения носовых клапанов и за счет движения «язычков», или «пробок», расположенных внутри воздухоносных путей и дыхала. Производимый дельфинами звук, похожий на скрип ржавых петель, представляет собой «сонар», своеобразный эхолокационный механизм. Постоянно посылая эти звуки и принимая их отражение от подводных скал, рыб и других объектов, дельфины могут легко перемещаться даже в полной темноте и находить рыбу.

Дельфины, несомненно, общаются друг с другом. Когда дельфин издает короткий унылый свист, а за ним свист высокий и мелодичный, это означает сигнал бедствия, и другие дельфины немедленно приплывают на помощь. Детеныш всегда отвечает на адресованный ему свист матери. Когда дельфины рассержены, они «лают», а тявкающий звук, издаваемый только самцами, как полагают, привлекает самок (см. Хрестомат. 5.6).

4. Ультразвуковая локация. У летучих мышей и целого ряда других животных выработался своеобразный механизм ориентировки с помощью ультразвуковой локации. Сущность ее заключается в улавливании при помощи очень тонкого слуха отраженных предметами звуков высокой частоты, издаваемых голосовым аппаратом зверька. Учащая ультразвуковые импульсы и улавливая их отражения, летучая мышь способна определять не только наличие предмета, но и расстояния до него и т.п. Такая локация почти полностью заменяет слабо развитое зрение. Сходного типа устройство имеется и у китообразных, способных передвигаться в совершенно непрозрачной воде, не наталкиваясь на препятствия. Достаточно хорошо изучен своеобразный ультразвуковой язык дельфинов. Однако единого мнения ученых о нем пока не существует, возможно, это связано с некоторой неадекватностью подхода к анализу этого явления. Изучаются, главным образом, свисты дельфинов, тогда как для передачи информации гораздо перспективнее локационные сигналы. Эхолокация создала предпосылки для возникновения уникальной системы коммуникации, недоступной другим животным.

Владея в совершенстве своим звукогенератором, имея склонность к звукоподражанию, китообразные, видимо, используют для передачи информации имитацию эхосигналов, отраженных от окружающих предметов, чтобы сообщить о них членам своего стада. Целый ряд наблюдений подтверждает это предположение. Дельфины азовки особенно широко применяют для общения сигналы, напоминающие локационные послылки.

Использование для передачи информации копий эха от локационных послылок должно сделать общение очень полным, очень конкретным и обеспечить передачу друг другу огромного объема информации. Локационная послылка, вернувшись к дельфину слабым эхом, содержит об отразившем ее предмете достаточно полную информацию. Почему бы теперь дельфину не повторить этот эхосигнал, но уже громко, чтобы слышало все стадо. Зачем им особый язык, когда эхолокатор одинаково пригоден и для зондирования окружающего пространства с целью получения о нем информации, и для широкого распространения получен-

ной информации путем копирования эха?

Применение эхолокации для общения может сочетаться со специальными коммуникационными сигналами. У дельфинов обнаружены свистовые сигналы, названные опознавательными. Зоологи считают, что это собственное имя животного. Отсаженный в отдельное помещение дельфин непрерывно генерирует свои позывные, явно стремясь установить звуковой контакт со стадом. Опознавательные сигналы разных дельфинов отчетливо различаются. Иногда животные генерируют «чужие» позывные. Что это значит? Может быть, «интеллигенты» моря, как попугаи передразнивают друг друга. А возможно, что члены стаи с помощью чужих позывных окликают своих товарищей, приглашая на «беседу» вполне определенных животных.

### **Словарь терминов**

Органы чувств.

Анализатор.

Рецепторы.

Интерорецепторы.

Экстерорецепторы.

Проприорецепторы.

Вистерорецепторы.

Вестибулорецепторы.

Контактные анализаторы.

Дистантные анализаторы.

Коммуникации.

Тактильная коммуникация.

Ольфакторная коммуникация.

Хемокоммуникация.

Визуальная коммуникация.

Акустическая коммуникация.

Тактильная коммуникация.

Орган боковой линии.

Вибриссы. Механорецепторы.

Грумминг.

Вкусовые луковицы.

Макросматики. Микросматики.

Аносматики.

Обонятельные луковицы.

Вомероназальный, или Якобсонов орган.

Обонятельные сенсиллы.

Антенны насекомых.

Асфрадии.

Феромоны.

Эпагоны.

Одмхнионы.

Торибоны.

Гонофионы.

Гамофионы.

Этофионы.

Лихневмоны.

Индивидуальный запах.

Мечение территории.

Мускус.

Мускусная железа.

Мочевые точки.  
Половые аттрактанты.

### **Вопросы для самопроверки**

- Что понимается под языком животных?  
Что такое анализатор?  
Перечислите основные анализаторы позвоночных животных.  
Какие функции выполняет орган боковой линии?  
Что такое груминг и какова его роль в общении животных?  
Какие анализаторы относятся к контактными, а какие – к дистантным? Что означают эти понятия?  
В каких условиях обитания для животных важнее всего тактильная коммуникация?  
Каковы основные функции хемкоммуникации?  
У каких групп животных лучше всего развито обоняние?  
Что такое феромоны?  
Какую роль в жизни животных играет индивидуальный запах?  
Зачем животные метят территорию?  
У каких животных лучше всего развито зрение?  
Какова роль визуальной коммуникации в общении животных?  
Какие зрительные сигналы используют животные?  
Что такое танцы пчел и какая информация передается с их помощью?  
Какова основная особенность акустических сигналов?  
В чем заключаются особенности звукового общения животных, обитающих в водной среде?  
Какие животные используют эхолокацию?  
Для каких животных важнее иметь хороший слух: дневных или ночных?

### **Список литературы**

- Бибиков Д.И. (отв. ред). Волк: происхождение, систематика, морфология, экология. М., 1985.  
Гудолл Дж. Шимпанзе в природе: поведение. М., 1992.  
Данилкин А.Л. Звуковая сигнализация сибирских косуль (*Capreolus capreolus pygargus* Pal) // Поведение млекопитающих. Вопросы териологии. М., 1977. С. 239–243.  
Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М., Л., 1937.  
Дарвин Ч. О выражении ощущений у человека и животных/Собр. соч. М., 1953.  
Дембовский Я. Психология животных. М., 1959.  
Дембовский Я. Психология обезьян. М., 1963.  
Длусский Г.М. Муравьи рода *Formica*. М., 1967.  
Дьюсбери Д. Поведение животных: Сравнительные аспекты. М., 1981.  
Захаров А.Л. Муравей, семья, колония. М., 1978.  
Ильичев В.Д., Силаева О.Л. Говорящие птицы. М., 1990.  
Кауль Р.М. Ориентация лугового муравья *Formica pratensis* Retz // Зоол. журн. 1983. Т. 62. № 2. С. 240–244.  
Келер В. Исследование интеллекта человекоподобных обезьян. М., 1925.  
Константинов В.М. Фауна, население и экология птиц антропогенных ландшафтов лесной зоны русской равнины: Автореф. дис... докт. биол. наук. М., 1992.  
Крайслер Л. Тропами карибу. М., 1966.  
Крушинская Н.Л., Лисицына Т.Ю. Поведение морских млекопитающих. М., 1983.  
Крушинский Л.В. Формирование поведения животных в норме и патологии. М., 1960.  
Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. 2–е изд. М., 1986.  
Лавик-Гудолл Дж., Лавик-Гудолл Г. Невинные убийцы. М., 1977.  
Ладыгина-Коте Н.Н. Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх,

привычках и выразительных движениях. М., 1935.

Ладыгина-Котс Н.Н. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян. М., 1959.

Левченко И.А. Передача информации о координатах источника корма у пчелы медоносной. Киев, 1976.

Линден Ю. Обезьяны, человек и язык. М., 1981.

Лопатина Н.Г. Сигнальная деятельность семьи медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.). Л., 1971.

Лоренц К. Кольцо царя Соломона. М., 1978.

Лоренц К. Год серого гуся. М., 1984.

Лоренц К. Человек находит друга. М., 1992.

Лоренц К. Агрессия (так называемое «зло»). М., 1994.

Мак-Фарленд Д. Поведение животных. М., 1988.

Марков Е.М. Продуктивность коммуникативной системы дельфина афалины: к проблеме внечеловеческих языковых систем // Язык в океане языков. Новосибирск, 1993. С. 86–147.

Меннинг О. Поведение животных: Вводный курс. М., 1982.

Никольский А.А. Звуковая сигнализация млекопитающих в эволюционном процессе. М., 1984.

Никольский А.А. Экологическая акустика млекопитающих. М., 1992.

Никольский А.А., Фроммолт К.-Х. Звуковая активность волка. М., 1989.

Новиков С.Н. Феромоны и размножение млекопитающих. Л., 1988.

Резникова Ж.И. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск, 1983.

Панов Е.Н. Общение в мире животных. М., 1970.

Панов Е.Н. Сигнализация и «язык» животных. М., 1976.

Панов Е.Н. Механизмы коммуникации у птиц. М., 1978.

Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М., 1983.

Прайор К. Несущие ветер. М., 1981.

Соколов В.Е., Данилкин А.Л. Запаховая сигнализация и обонятельное поведение копытных // Поведение млекопитающих. Вопросы териологии. М., 1977. С. 107–123.

Сулханов А.В. Запаховые метки муравья *Formica sanguinea* // Зоол.журн. 1979. Т. 58. № 1. С. 61–68

Тинберген Н. Осы, птицы, люди. М., 1970.

Тинберген Н. Мир серебристой чайки. М., 1974.

Тинберген Н. Поведение животных. М., 1978.

Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1976.

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

Фосси Д. Гориллы в тумане. М., 1990.

Фриш К. Из жизни пчел. М., 1980.

Хайнд Р. Поведение животных. М., 1975.

Шаллер Дж. Год под знаком гориллы. М., 1968.

Шовен Р. Поведение животных. М., 1972.

### **Темы курсовых работ и рефератов**

Тактильная коммуникация и ее роль в общении животных.

Ощущение вкуса и его роль в жизни животных.

Роль обоняния в половом поведении животных.

Феромоны и их роль в поведении животных.

Обонятельная коммуникация насекомых.

Роль визуальной коммуникации в половом поведении птиц.

Танцы пчел.

Визуальная коммуникация и агрессия.

Акустическая коммуникация в мире насекомых.  
Акустическая коммуникация птиц и ее формирование в онтогенезе.  
Акустическая коммуникация рыб.

п. 6.1., п. 6.2., п. 6.3., п. 6.4., п. 6.5.

## **ТЕМА 6. ИНСТИНКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ**

- 6.1. История изучения инстинктов
- 6.2. Основные положения концепции К. Лоренца
- 6.3. Некоторые физиологические механизмы инстинктивного поведения
- 6.4. Развитие концепции К. Лоренца в работах Тинбергена
- 6.5. Методы изучения инстинктов

### **6.1. История изучения инстинктов**

Понятие «инстинкт» появилось в трудах философов еще в III в. до нашей эры. Древние философы давали этому понятию следующее определение: инстинкт – это бессознательное, внутреннее побуждение, целесообразность которого обусловлена божеством (от латинского *instinctus* – побуждение). Позже понятие инстинкта стало предметом ожесточенного спора между материалистами и идеалистами. Философы-идеалисты продолжали придерживаться точки зрения древних мыслителей. В то же время многие философы-материалисты XVIII в., взяв за основу материалистическую сторону учения Декарта о рефлекторном принципе действия нервной системы, объясняли инстинктивные влечения как результат определенных изменений, происходящих в той или другой системе организма.

Описание и научная характеристика инстинктивных актов поведения у животных дается в XVIII в. в работах Бюффона, Реомюра, Леруа, Альбрехта, Галлера, Реймаруса. Последний дает весьма четкое для своего времени определение: все акты поведения, которые предшествуют индивидуальному опыту и исполняются животными одинаковым образом, должны быть рассматриваемы как инстинкты. Вполне материалистическое объяснение зависимости происхождения инстинкта от условий жизни животного в начале XIX в. было дано Ламарком. В первой половине прошлого столетия Ф. Кювье произвел ряд экспериментов по изучению формирования сложных инстинктов у животных. Его известные опыты, посвященные «строительному» инстинкту бобров, не потеряли значения и до настоящего времени. Большой интерес для учения о поведении и инстинктивной деятельности животных имели взгляды К. Рулье. В самом начале 40–х гг., он выступил против широко распространенной то время среди психологов точки зрения, что инстинкт и психическая деятельность животных непознаваемы и не подлежат научному анализу. Рулье полагал, что основным подходом к объяснению причин инстинктивного поведения должно быть решение вопроса о причинах, определяющих историческое развитие данной формы деятельности животных. Эту причину он, так же как и Ламарк, видел в том образе жизни, в тех условиях существования, в которых на протяжении своей истории пребывал тот или другой вид.

Важным этапом в исследовании инстинктов явилось учение Дарвина. Он дал достаточно четкое определение инстинкта: «Такой акт, который может быть выполнен нами лишь после некоторого опыта или одинаково многими особями без знания с их стороны цели, с которой он производится, обыкновенно называют инстинктом». Так же как и для морфологических признаков, главную причину формирования инстинкта Дарвин видел в естественном (или искусственном) отборе наследственной изменчивости врожденных актов поведения. Таким образом, его Учение внесло принципиально новую идею в вопрос о происхождении инстинктов. Дарвин указывал, что инстинкт животных отныне» ...не нарочно дарованные или созданные инстинкты, а только следствие одного общего закона, обуславливающего развитие всех органических существ, именно размножения, изменения, переживания наибо-

лее сильных и гибели слабых».

Дальнейшее изучение инстинкта пошло по двум основным руслам.

С одной стороны, по линии детального изучения многообразия и адаптивного значения инстинкта у различных животных. Представителем этого направления работ за рубежом был Ллойд Морган, у нас – В. Вагнер. Вагнер собрал и обобщил большое количество наблюдений за инстинктивным поведением животных и изучил изменчивость и адаптивное значение ряда инстинктов. Позже разработку этого направления весьма плодотворно продолжили этологи.

Другое направление в развитии учения об инстинкте в России связано с физиологией. С первых шагов объективного изучения высшей нервной деятельности И.П. Павлов поделил все рефлексы, лежащие в основе поведения животных, на условные и безусловные. Сложные безусловные рефлексы он отождествлял с инстинктами.

Основание для этого он видел в следующем:

– во-первых, в невозможности провести резкую границу между инстинктом и рефлексами;

– во-вторых, в не меньшей сложности рефлексов по сравнению с инстинктом, поскольку рефлексы, как и инстинкт, образуют «многоэтажные» цепи, захватывающие весь организм, причем конец одного рефлекса возбуждает начало другого;

– в третьих, отдельные звенья сложной цепи рефлексов, так же как и инстинкт, зависят от гуморального состояния организма и от взаимодействия друг с другом.

И.П. Павлов выделял следующие основные рефлекторные (инстинктивные) реакции организма: 1) пищевые, 2) оборонительные, 3) половые, 4) ориентировочные, 5) родительские. Эти группы инстинктивных реакций являются общими для всех видов животных. Однако отдельные виды имеют специфические, характерные лишь для них инстинкты, например: строительные инстинкты бобров, миграционные птиц, «полоскательные» енота-полоскуна и т.д.

Весьма обстоятельная попытка дать точное определение инстинкта была сделана немецким зоологом Г. Э. Циглером (1914). Этот ученый считал, что инстинктивное поведение характеризуется следующими признаками.

Инстинктивное поведение наследственно обусловлено и является характерным свойством определенного вида или расы.

Оно не требует предварительного научения.

Оно выполняется по существу одинаково у всех нормальных индивидуумов вида или расы.

Инстинктивное поведение соответствует анатомическому строению животного, т.е. находится в связи с нормальным функционированием его органов.

Оно приспособлено к естественным условиям жизни вида и находится в связи с регулярными естественными изменениями условий жизни, например, с временами года.

Таким образом, определение инстинкта, предложенное Циглером, ничем по существу не отличается от павловского определения безусловного рефлекса и достаточно четко формулирует его не только с физиологической, но и с биологической стороны.

Сложность самого понятия инстинкта как наследственно детерминированного акта поведения, пределы изменчивости этого акта, значение, трактовка его в природе и т.д. – все это заставило многих натуралистов неоднократно возвращаться к пересмотру и уточнению самого термина. Очевидно, последовательность двигательных актов, их зависимость от влияния среды, физиологического состояния, приспособленность к условиям жизни данного вида являются неизменными спутниками инстинктов. В процессе развития организма инстинкты формируются и исчезают, заменяясь один другим.

Характерной чертой большинства инстинктов является приуроченность их к определенным возрастным или сезонным периодам. При этом проявление многих инстинктов коренным образом изменяет весь стереотип жизни животного. Миграционные, пищедобыва-

тельные инстинкты, а также инстинкты размножения занимают определенные длительные периоды в жизни животных. В основе этого стационарного инстинктивного поведения, несомненно, лежит появление в центральной нервной системе стойких очагов повышенной возбудимости – доминанты. Впервые на возникновение доминантных отношений обратил внимание и описал их как один из наиболее общих принципов работы нервных центров известный русский физиолог А.А. Ухтомский (1945). Под этим термином понимают временное существование в центральной нервной системе очагов повышенной возбудимости, которые могут усиливаться под влиянием различных раздражителей, падающих на организм извне или возникающих в нем самом, в то время как многие другие центры оказываются заторможенными. Ухтомский подчеркивал, что накапливающаяся длительная стационарная активность центров нервной системы, обусловившая снижение порогов возбудимости одних реакций и торможение других, является механизмом, обеспечивающим стабильность поведения животных соответственно основным биологическим фазам его жизни. При этом огромную роль играют гуморальные факторы, которые являются причиной стационарных изменений возбудимости ЦНС, они и оказываются непосредственной причиной различной реактивности нервных центров, ответственных за развитие определенного инстинкта. Половые инстинкты со всей совокупностью характерных для каждого вида реакций реализуются на фоне повышенной активности половых желез. Родительские инстинкты млекопитающих и птиц обуславливаются определенными гормональными сдвигами, при которых существенную роль играет усиленная секреция передней долей гипофиза гормона пролактина. В головном мозге существуют определенные центры, в которых происходит замыкание дуг безусловных рефлексов, являющихся врожденными компонентами инстинктивных реакций, функциональное состояние которых имеет существенное значение для осуществления того или иного инстинкта. Особенно большое значение в этом отношении имеет гипоталамическая область. Повреждение этого отдела промежуточного мозга приводит к серьезным нарушениям ряда инстинктивных актов и напротив, раздражение гипоталамуса слабым электрическим током посредством вживления электродов, приводит к проявлению определенных инстинктов. Стационарные изменения возбудимости (доминанта) нервных центров безусловно-рефлекторных компонентов инстинкта определяют направление биологической адаптации организма в различные периоды его жизни. Закономерности механизмов рефлекторной деятельности в экспериментах И.П. Павлова изучались на собаках, помещенных в специальный станок. При этом создавались такие условия, при которых на собаку действовало минимальное количество внешних раздражителей и все многообразие ее поведения угасало. Основным функциональным индикатором разыгрывавшихся процессов был слюнный рефлекс.

Пищевой, половой, оборонительный, материнский и некоторые другие рефлексы являются, согласно положению павловской школы, той врожденной основой, на которой строится все дальнейшее поведение. Это четкое выделение группы врожденных рефлексов совершенно необходимо и оправдано при изучении рефлекторной деятельности. Однако, когда мы переходим от изучения закономерностей рефлекторной деятельности нервной системы к изучению закономерностей поведения, то проводить четкое разделение актов поведения на условные и безусловные оказывается невозможным.

Таким образом, инстинкты могут быть определены как сложные безусловные рефлексы, «обрастающие» условно-рефлекторными компонентами в результате приспособления животных к конкретным для каждой особи условиям обитания. Стационарные изменения возбудимости (доминанта) нервных центров безусловно-рефлекторных компонентов инстинкта определяют направление биологической адаптации организма в различные периоды его жизни. Основным критерием, отличающим инстинктивное поведение от неинстинктивного, является, таким образом, больший удельный вес безусловно-рефлекторных компонентов по сравнению с условно-рефлекторными в формировании данного типа поведения.

Развиваемое представление о физиологической природе инстинктов, вытекающее из современных данных, главным образом отечественных исследователей, объясняет ряд сто-



рон инстинктивной деятельности животных. Прежде всего, становится понятной поражающая на первый взгляд «целесообразность» инстинктивных актов поведения, так как она определяется не только результатом естественного отбора врожденных компонентов инстинкта в предшествующих поколениях, но и результатом индивидуального опыта каждой особи, приспособляющей свой врожденный шаблон поведения к конкретным условиям жизни.

Колоссальный вклад в изучение инстинктивного поведения внесли этологи, поскольку эта наука с самого начала была ориентирована на изучение поведения животных в естественной среде их обитания, причем преимущественно на его инстинктивную сторону. Их несомненным достижением является то, что от общих рассуждений они перешли к последовательному и объективному изучению реакций животного с качественной и количественной их регистрацией. Одновременно с этим тщательному анализу подвергается и его среда обитания, оказывающая активирующее или, наоборот, тормозящее влияние на соответствующие двигательные акты.

Ведущая роль в создании современного учения об инстинктах в этологии принадлежит классикам этой науки К. Лоренцу и Н. Тинбергену.

## **6.2. Основные положения концепции Лоренца**

### **6.2.1. Структура поведенческого акта (по Лоренцу)**

В процессе создания своей «рабочей гипотезы поведения» Лоренц опирался не только на собственный экспериментальный материал, но творчески осмыслил и привел в единую систему представления своих предшественников. Его несомненной заслугой явилось уточнение и унификация терминологии, применявшейся для описания поведения его предшественниками. Кроме этого, им был введен и целый ряд ныне применяемых терминов.

В качестве единицы инстинктивного поведения Лоренц выделяет «наследственные координации», или, как он позднее называл их, «эндогенные движения», т.е. видоспецифические, врожденные, шаблонные двигательные акты. Сейчас их принято называть комплексами фиксированных действий (Fixed action patterns).

В основу своей первоначальной концепции Лоренц положил деление поведения на две категории: врожденное (собственно инстинктивное) и приобретенное (сформированное за счет индивидуального опыта, обучения). Однако он указывал, что такое дробление в большинстве случаев бывает условным. Каждая последовательность поведенческих актов рассматривалась Лоренцом как сложное взаимодействие инстинктов и обучения. Огромное значение для всей науки о поведении имело создание им концепции о структуре поведенческого акта.

### **6.2.1. Структура поведенческого акта (по Лоренцу)**

Первой стадией поведенческого акта является поисковое поведение. На данной стадии животное, пришедшее в состояние специфической готовности к какому-то виду деятельности (например, готовности к размножению), активно ищет стимулы, при действии которых эта деятельность могла бы осуществиться. Так, в начале сезона размножения самцы некоторых видов птиц выбирают место для гнезда и охраняют занятый участок, ожидая появления самки. Например, самцы весьма обычной для Подмосковья птицы мухоловки-пеструшки, отправляются на поиски дупла. Это дупло может быть как естественным, так и искусственным – скворечником или синичником. Найдя дупло, самец мухоловки-пеструшки начинает около него петь, чем показывает другим самцам своего вида, что это место занято. Пение самца около дупла привлекает к нему самку того же вида, поисковое поведение которой направлено именно на поиск поющего самца. Лоренц называет эту фазу поведенческого акта поисковой (или аппетентной – appetitive). Поисковое поведение может широко варьировать, часто представляет собой сложный комплекс реакций и характеризуется «спонтанностью»,

так как оно проявляется главным образом под влиянием внутренних стимулов.

Например, выбор гнездовой территории иногда ограничивается перелетом в определенное, ранее уже использованное место, а в других случаях требует и длительных поисков, борьбы с другими самцами, а при поражении – выбора нового участка. По представлению Лоренца, именно поисковая фаза поведенческого акта относится к категории целенаправленного поведения, так как совершаемые действия подчинены определенной цели, которая может быть достигнута разными путями.

Поисковая фаза строится на врожденной основе, но в ходе онтогенеза эта основа дополняется приобретенными реакциями. Именно поисковое поведение является средством индивидуального приспособления животных к окружающей среде, причем это приспособление бесконечно разнообразно по своим формам. Основу формирования поискового поведения в онтогенезе составляют такие процессы, как привыкание и обучение во всех его многообразных формах. Именно к поисковой фазе поведенческого акта относятся и проявления элементарной рассудочной деятельности животных, когда для достижения цели животное в новой для него ситуации оперирует ранее сформировавшимися у него понятиями и уловленными им эмпирическими законами, связывающими предметы и явления внешнего мира (Крушинский, 1986). В рассматриваемом нами примере роль обучения может проявиться, например, в том, что участки и места для гнезд, выбираемые взрослыми опытными самцами, как правило, лучше, чем у птиц, впервые участвующих в размножении.

Окончание этой фазы наступает, когда животное достигнет ситуации, в которой может осуществиться следующее звено данной цепи реакций.

Вторая стадия. Многие инстинктивные действия проявляются только в ответ на строго определенные раздражители, получившие название ключевых, или знаковых. Важно отметить, что ключевые раздражители животные опознают уже при первом предъявлении, без всякого индивидуального опыта. Так, в нашем примере с мухоловкой-пеструшкой в качестве подобного раздражителя для самца выступает дупло, а ключевым раздражителем для самки оказывается поющий около дупла самец. Эти стимулы снимают блокирующие механизмы в нервной системе самца и самки и способствуют проявлению соответствующей инстинктивной реакции в виде процедуры ухаживания, спаривания, строительства гнезда и т.д. Этот механизм снятия блока Лоренц назвал «врожденной схемой реагирования» (*angeborene auslösende Schema*). В настоящее время чаще встречается предложенный английскими этологами термин «врожденный разрешающий механизм» (*innate releasing mechanism*). Для пояснения принципа его действия часто пользуются аналогией с ключом и замком. Знаковый стимул сравнивают с ключом, идеально соответствующим замку – врожденному разрешающему механизму, который снимает торможение с центров, обеспечивающих осуществление соответствующей реакции.

Таким образом, «ключевыми» оказываются такие раздражители, при действии которых происходит срабатывание «врожденного разрешающего механизма». Они весьма разнообразны по своей природе и могут быть адресованы любому из анализаторов. Специфические вещества – половые аттрактанты, феромоны, улавливаемые готовыми к размножению половыми партнерами, выступают как ключевые раздражители в половом поведении многих насекомых, амфибий и ряда млекопитающих. У многих животных и птиц в качестве ключевых стимулов полового поведения выступают морфологические признаки – особенности окраски тела, рога оленей, гребни и хохлы у птиц, яркая окраска кожи «лица» и ягодиц павиана и т.д. Этот вид зрительно воспринимаемых ключевых стимулов принято называть «релизерами».

Ключевыми раздражителями для фиксированных комплексов инстинктивных действий у животных могут быть характерные для каждого вида звуковые стимулы – пение, крики угрозы или ухаживания. Особую категорию ключевых стимулов составляют видоспецифические комплексы движений. Примером могут служить брачные демонстрации, позы угрозы и подчинения, приветственные ритуалы и т.д. В качестве ключевых раздражителей могут выступать и определенные факторы среды. Так, например, широко известно, что стимулом к

размножению волнистых попугайчиков, хорошо размножающихся в неволе, является появление в клетке дуплянки. В данном случае в качестве ключевого раздражителя выступает все то же дупло. Ключевыми раздражителями для размножения некоторых видов аквариумных рыб служит помещение в аквариум камней определенной формы, керамических трубок, растений определенного вида, а также изменение уровня воды или ее температуры.

Особую группу ключевых стимулов составляют такие, для опознавания которых требуется специфический тип обучения – запечатление, или импринтинг. В отличие от обычных форм обучения, происходящего на протяжении всей жизни животного, эта форма приобретения индивидуального опыта приурочена к строго определенному «чувствительному» периоду онтогенеза. В этот период животное «фиксирует», «запечатлевает» раздражитель, на который впоследствии будет осуществляться та или иная врожденная реакция. Это явление было известно биологам, но Лоренц первый полно описал, а главное – определил его роль в формировании поведенческого акта.

Классический пример запечатления – формирование реакции следования за матерью у птенцов выводковых птиц, или, по современной терминологии, запечатление привязанности. Сама по себе реакция эта врожденная, но в течение первых часов после вылупления из яйца молодые птицы должны «запечатлеть» облик матери.

Помимо запечатления привязанности, которое обеспечивает контакт детенышей с матерью в ранний период онтогенеза, существует и так называемое половое запечатление, которое в дальнейшем обеспечивает правильный выбор полового партнера. Так, например, в опытах Лоренца и его учеников селезни, воспитанные уткой другого вида, став взрослыми, пытались спариваться только с самками вида-воспитателя, игнорируя самок собственного вида.

Описав явление запечатления, Лоренц привлек к нему пристальное внимание исследователей многих специальностей, которые изучили его роль в формировании поведения животных разных систематических групп, уточняли продолжительность и значение чувствительных периодов, влияние параметров запечатлеваемого стимула, сопоставляли свойства запечатления и ассоциативного обучения и т.д.

Завершающий акт. В отличие от вариабельного по форме поискового поведения непосредственное осуществление стоящей перед животным цели, удовлетворение руководившего им побуждения происходит в виде видоспецифических фиксированных комплексов действий. Они лишены приобретенных элементов и могут совершенствоваться в онтогенезе только за счет созревания ответственных за них структур мозга, но не за счет обучения. Типичные примеры таких действий – различные формы угрожающего и полового поведения. Подчеркивая тот факт, что реакции типа завершающих актов у всех представителей вида (или более крупной систематической категории) одинаковы и проявляются у молодых животных без специального обучения, Лоренц назвал их эндогенными движениями. Именно реакции типа завершающих актов и представляют собой, по Лоренцу, инстинкт в чистом виде, как он был определен выше. Как уже указывалось, такие реакции могут быть более устойчивыми в филогенезе, чем многие морфологические признаки.

Простая схема «поисковое поведение – ключевые стимулы – завершающий акт», которую обычно используют для описания поведения, в чистом виде наблюдается только при выполнении относительно простых поведенческих актов. В качестве подобного простого поведенческого акта можно привести пример гигиенического поведения кошки. Поисковая стадия данного поведенческого акта начинает развиваться в тот момент, когда у кошки возникает потребность в мочеиспускании или испражнении, и заключается в том, что животное отправляется искать участок с достаточно рыхлым грунтом, чтобы в нем выкопать ямку. В природных условиях такое место может находиться на некотором расстоянии от местоположения кошки в данный момент, грунт может быть самым разным, большое значение в поиске имеет и предварительный опыт кошки. Когда необходимое место, играющее роль ключевого раздражителя, найдено, вступает в силу завершающий акт, в виде фиксированного ком-

плекса действий. Кошка выкапывает ямку, мочится или испражняется и затем закапывает ее. В природных условиях это действие направлено на то, чтобы не оставлять после себя специфического запаха. Однако в условиях квартиры кошки часто производят процедуру закапывания в кювете, лишенной какого-либо субстрата, или вообще на голом кафельном полу. Подобная «бессмысленность» данного поведенческого акта как раз и показывает жесткую инстинктивную обусловленность фиксированного комплекса действий, представляющего собой его завершающий акт.

Подобные простые акты поведения из общего поведенческого репертуара животного удается вычленить достаточно редко. Чаще же всего каждый акт поведения, развивающийся по классической схеме, оказывается включенным в более сложную систему. Так, например, в некоторых случаях поисковое поведение приводит не к завершающему акту, а к такому сочетанию раздражителей, которое стимулирует следующую фазу поискового поведения. Так, в нашем примере с мухоловкой-пеструшкой, после создания пары у птиц, завершающему акту в виде спаривания предшествует период ухаживания. После спаривания начинается следующая стадия поискового поведения – строительство гнезда, затем откладка яиц, насиживание, выкармливание птенцов и т.д. Для определения таких форм многостадийного поискового поведения ученик Тинбергена, Берендс ввел понятие «иерархии поискового поведения».

Итак, как уже говорилось выше, сложный инстинктивный акт можно представить в виде целой цепочки более простых поведенческих актов, состоящих из поисковой стадии и завершающего акта. Интересно, что если подобная цепочка прерывается, то дальнейшее развитие поведения зависит от того, на какой стадии инстинктивного акта, поисковой или завершающей, произошел этот обрыв. Для того, чтобы пояснить данную мысль, обратимся к хрестоматийным опытам французского энтомолога Фабра, проведенных с одиночными осами-сфексами.

Самки этих роющих ос откладывают яички в брюшную полость сверчков, предварительно проколов жалом три ганглия, и тем самым парализовав их. Парализованного сверчка оса затаскивает в предварительно выкопанную норку, которую затем замуровывает грунтом. В течение всего периода роста и развития личинка сфекса питается таким парализованным, но живым сверчком, сохраняющим необходимые для развития личинки питательные качества, начиная поедать его с наименее жизненно важных органов. Фабр с удивлением описывает точность, с которой оса находит ганглии у сверчков, как будто она знаком с анатомией насекомых. Несколько позже было показано, что ориентиром для прокола служит рисунок на спинке насекомого. Сама деятельность осы складывается из поисков добычи, нападения на нее, укола в ганглии, погружения яйцеклада в брюшко и откладки яичка, подтаскивания сверчка к месту норки, ее выкапыванию, затаскивания сверчка в норку и заделывания норки. Данные операции следуют последовательно одна за другой.

Фабр провел серию экспериментов с самкой сфекса. Ему было известно, что оса втаскивает сверчка в вырытую норку только за усики. Пока самка сфекса копала норку Фабр обрезае такому парализованному сверчку усики. Вылезшая из норы оса оказывалась совершенно беспомощной и даже не делала никаких попыток втащить сверчка в норку, захватив его за какую-либо другую часть тела. В результате оса снова отправилась на поиски сверчка, для которого ей пришлось копать новую норку. Фактически ей пришлось заново осуществлять всю последовательность действий, и, поскольку Фабр больше не вмешивался в ее деятельность, осуществить данный инстинктивный акт ей удалось.

В другом эксперименте Фабр на глазах у осы вытащил парализованного сверчка из норки, но она возвратилась к норке и, несмотря на отсутствие там сверчка, замуровала ее. Вылупившаяся личинка должна неминуемо погибнуть, но это было уже вне действия инстинкта сфекса, механически повторяющего одни и те же манипуляции на протяжении тысяч поколений.

Таким образом, в первом случае, разрыв цепочки инстинктивных действий привел к тому, что животное начало всю процедуру сначала. Во втором же, поскольку основная по-

следовательность действий осой уже была выполнена, она довела до конца завершающий акт поведения.

Важным компонентом концепции Лоренца является тот факт, что, наряду со строго рефлекторным проявлением многих инстинктивных действий в ответ на ключевой стимул, в ряде случаев они проявляются спонтанно.

Классическим примером спонтанного проявления инстинктивного действия, возникающего в обычных условиях в ответ на специфический стимул, является наблюдение Лоренца за поведением ручного скворца, который был воспитан в изолированных условиях и не имел возможности выполнять стереотипную видоспецифическую реакцию, т.е. завершающий акт пищедобывательного поведения, заключающийся в поимке на лету насекомого. Постепенно птица стала все более и более неразборчиво реагировать на внешние раздражители, пытаясь преследовать их, что свидетельствует о снижении порога реакции. Если адекватные раздражители – насекомые – так и не появлялись, то в их отсутствие наблюдалась полная последовательность движений, необходимых для их поимки. Скворец неожиданно взлетал, щелкал клювом в пустоте, возвращался на жердочку, выполнял характерные движения, которыми обычно умерщвляется насекомое, и, наконец, «глотал муху». По выражению Лоренца, реакция происходила в этом случае «вхолостую». Подобное этому поведение было описано Хайндом на примере канарейки. Лишенная материала для строительства гнезда, птица переносила и вплетала несуществующие травинки в несуществующее гнездо. Данные примеры иллюстрируют возможность существенного снижения порога инстинктивных действий, если они долго не совершались в силу каких-то причин.

Наряду с этим, для многих случаев характерно повышение порога реагирования, когда соответствующая реакция воспроизводится с трудом или вообще не воспроизводится. Например, в начале сезона размножения брачные позы и демонстрации самцов вызывают ответную реакцию только у самок, уже готовых к размножению, тогда как, например, у молодых самок они не вызывают никаких реакций. Вместе с тем зимой брачные демонстрации перестанут быть эффективными даже для взрослых самок.

Последующий анализ показал, что все сложные поведенческие акты в той или иной степени содержат как спонтанные, так и рефлекторные элементы. В действительности очень трудно бывает установить, до какой степени отдельные элементы поведения спонтанны или же вызываются внешними стимулами, которых просто не может уловить наблюдатель. Далее постоянные внешние условия сами по себе через некоторое время могут становиться внешними стимулами для возникновения соответствующих реакций.

Наличие фактов спонтанности инстинктивного поведения сыграло важную роль в формировании представлений Лоренца о внутренних механизмах поведенческого акта.

### **6.3. Некоторые физиологические механизмы инстинктивного поведения**

- 6.3.1. Гипотеза Лоренца о внутренних механизмах инстинктивных действий
- 6.3.2. Гидравлическая модель К. Лоренца
- 6.3.3. Современная оценка гидравлической модели Лоренца
- 6.3.4. Влияние гормонов на инстинктивную деятельность

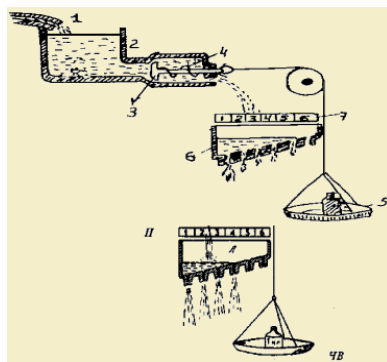
#### **6.3.1. Гипотеза Лоренца о внутренних механизмах инстинктивных действий**

На основе имеющихся сведений о свойствах инстинктивных действий Лоренц выдвинул ряд положений об их внутренних механизмах. Согласно его представлениям, под действием ряда внешних и внутренних факторов (гормоны, температура, освещенность и т.п.) в соответствующих нервных центрах происходит накопление «энергии, или потенциала действия», специфических в отношении определенного побуждения (голод, жажда, половая по-

требность и т.п.). Возрастание этой активности выше некоторого уровня приводит к проявлению поисковой фазы поведенческого акта, которая, как уже говорилось, характеризуется широкой изменчивостью исполнения как у данной особи, так и у разных представителей одного вида. Она состоит в активном поиске ключевых раздражителей, при действии которых может быть удовлетворено возникшее у животного побуждение. Когда эти раздражители найдены, осуществляется завершающий акт – фиксированный комплекс действий, движений. Этот комплекс движений видоспецифичен и характеризуется высокой степенью генотипической обусловленности. При чрезмерном накоплении «специфической энергии действия» завершающий акт может осуществиться спонтанно, т.е. в отсутствие соответствующих раздражителей (реакция «вхолостую»). Термин «специфическая энергия действия» применялся в значительной мере как метафора, и должен был подчеркнуть, что внутренние мотивирующие факторы влияют только на определенные системы поведенческих реакций, связанные, например, с добыванием пищи и не связанные с размножением.

Анализируя гипотезу Лоренца о внутренних механизмах инстинктивных действий, трудно заметить, что его представления по своей сути весьма близки к представлению физиологов о рефлекторной природе инстинктов. Стационарное повышение возбудимости (доминанта) центров нервной системы, происходящее под влиянием гуморальных факторов, в соответствии с изменением физиологического состояния организма снижает порог раздражения нервной системы на те внешние раздражения, которые вызывают проявление инстинктивных реакций поведения. Слишком большое снижение порога раздражения неминуемо приведет к тому, что ряд неспецифических и слабо действующих раздражителей будут также вызывать инстинктивную реакцию поведения, могущую произвести впечатление «спонтанной». Однако на самом деле эта «спонтанность» инстинкта является не следствием прорванного блока, удерживающего импульсы возбуждения, а следствием действия раздражений, ранее бывших подпороговыми, на стационарно повышенно возбудимые нервные центры безусловно-рефлекторных компонентов инстинкта.

### 6.3.2. Гидравлическая модель К. Лоренца



Лоренц предложил гипотетическую модель осуществления реакций типа завершающих актов, общие принципы которой были заимствованы из гидравлики. Хотя в свое время модель активно использовалась для трактовки механизмов поведенческого акта, а положенные в ее основу принципы никогда не были опровергнуты, в настоящее время она представляет лишь исторический интерес.

Основные конструктивные элементы модели Лоренц заимствовал из гидравлики, и модель иногда называли «психогидравлической». При повышении мотивации, например при лишении животного пищи, накапливается «специфическая энергия действия», т.е. энергия, которая относится только к чувству голода и не связана ни с какими другими типами поведения. В модели это представлено как постепенное накопление воды в резервуаре, куда она поступает через кран. Вытекание воды из резервуара представляет собой активность животного, в частности двигательную активность. В норме выход из резервуара закрыт клапаном,

который снабжен пружиной. Клапан открывается двумя способами. Первый – это помещение на чашку весов грузов разного веса, что соответствует действию различных внешних раздражителей. Постепенно нарастающее давление воды в резервуаре и груз на чашке весов действуют в одном направлении: открывают клапан. Чем выше уровень воды, тем меньший груз необходимо добавить на чашку весов, а иногда открывание клапана обеспечивает только давление воды – это будет соответствовать активности вхолостую. Разные типы активности животного представлены в модели в виде разных отверстий в градуированном наклонном лотке. При слегка открытом клапане воды выливается мало, она попадает лишь в первое, самое нижнее отверстие лотка. Это соответствует форме активности, имеющей самый низкий порог, т.е. одной из форм поискового поведения. Если клапан открывается сильнее, вода выливается и через другие отверстия лотка, что соответствует активности с более высоким порогом. Если вся вода вылилась, поведенческая реакция не проявляется, как бы ни были сильны действующие на животное стимулы. Понятие «истощение двигательного акта», которое используется в классической этологии, относится именно к этому случаю.

### **6.3.3. Современная оценка гидравлической модели Лоренца**

В определенных пределах предложенная Лоренцем модель хорошо описывает феноменологию инстинктивных действий, а также циклические изменения, происходящие в реактивности нервной системы животного к внешним раздражителям – снижение порога совершения действия, если оно долго не выполнялось, восстановление готовности к инстинктивным действиям после перерыва и возможность появления реакций на неспецифические раздражители. В течение некоторого времени она являлась стимулом к развитию новых исследований. Однако наряду с этим модель Лоренца неоднократно подвергалась критике, отчасти необоснованной, но отчасти и справедливой (например, механистичность построения). При создании модели принимались в расчет лишь самые общие черты, отражающие схему работы моделируемой системы, а также ее соответствие известным из опыта фактам. Хорошо иллюстрируя многие из известных феноменов, гидравлическая модель Лоренца была все же не в состоянии объяснить все многообразие поведения. Однако это свидетельствовало лишь о том, что представление о запасании «специфической энергии действия» имеет ограниченное применение, и соответствующие термины и понятия не универсальны.

Современная оценка концепции Лоренца о врожденном разрешающем механизме опирается на большое количество экспериментальных фактов, полученных в последние годы. Очевидно, что и «специфическая энергия действия», и ключевые стимулы – это понятия, которые в переводе на язык современной нейрофизиологии выражаются такими терминами, как «специфическое побуждение», активация той или иной мотивационной системы, а также видоспецифическая избирательность перцепторного аппарата.

### **6.3.4. Влияние гормонов на инстинктивную деятельность**

Роль «специфической энергии» в осуществлении инстинктивных действий в значительной степени выполняют гормоны. Они, в частности, играют большую роль в сезонных изменениях поведения животных. Последние же, как показывают многочисленные современные исследования, тесно связаны с сезонным циклом деятельности желез внутренней секреции, таких как надпочечники, гипофиз, щитовидная железа, половые железы. Железы внутренней секреции во многом определяют уровень состояния организма, его доминантное состояние или состояние аппетита. Под этими состояниями понимают особую направленность деятельности организма, когда любой раздражитель из внешней или внутренней среды вызывает определенный цикл реакций: пищедобывательную деятельность, половое поведение, гнездостроение, стремление к миграциям и т.п. Гормональные изменения в организме во многом зависят от действия внешних факторов: температуры среды, питания, наличия особей другого пола, ландшафта и т.д., но проявляются циклически независимо от факторов

внешней среды. Так, например, содержание большинства видов диких животных в помещениях с постоянной температурой в течение года не устраняет у них свойственных весеннему сезону изменений обмена веществ. Однако выделение гипофизом и половыми железами гормонов, определяющих поведение животного в период размножения, в большой степени зависит от длины светового дня.

У многих позвоночных, обитающих в умеренной зоне северного полушария, при искусственном содержании в условиях характерного для зимы короткого светового дня, не обнаруживается нормальной весенней активности этих желез, даже если весна давно наступила. Но если тех же животных содержать при постепенно увеличивающейся длине дня или при постоянных сутках с 16-часовым днем и 8-часовой ночью, их гипофиз и половые железы начнут выделять гормоны – животные станут размножаться даже среди зимы.

Факторы внешней среды оказывают совершенно неодинаковое влияние на состояние животных разных видов. Так, например, освещение вызывает активизацию полового поведения, повышает образование спермы у многих кунных – хорька, норки. У зимоспящего грызуна бурундука такие же изменения можно наблюдать только при воздействии сравнительно высокой температуры среды.

Очень большой материал свидетельствует о значении гормонов для протекания инстинкта размножения. Известно, что поведение, связанное с размножением, контролируется целым набором гормонов, вырабатываемых половыми железами и гипофизом. Некоторые гормоны гипофиза стимулируют выделение в первую очередь половых гормонов, совместное же действие тех и других проявляется по-разному. Такие формы поведения, как брачные игры, бои между самцами, охрана гнезда, проявляются у большинства животных, как правило, только в том случае, если и половые гормоны и гормоны гипофиза поступают в организм в соответствующей последовательности.

Изменения поведения, связанные с изменением уровня половых гормонов, хорошо иллюстрирует феномен так называемой ложной беременности, хорошо известный многим владельцам собак и других домашних животных. Это явление возникает вследствие того, что вскоре после овуляции, на месте фолликула, из которого вышла яйцеклетка, начинается рост так называемого желтого тела. Оно представляет собой специфическую эндокринную железу, выделяющую гормоны, обеспечивающие нормальный ход беременности, родов, лактации, материнского поведения и т.д. У собак и многих других хищных млекопитающих рост желтого тела происходит независимо от того, была самка оплодотворена или нет. Гормоны, выделяемые этой железой, вызывают в организме неоплодотворенной самки изменения, аналогичные тем, которые развиваются при беременности. Такое состояние называется ложной беременностью и в большей или меньшей степени возникает у всех самок. У собак симптомы ложной беременности проявляются следующим образом. Через 1,5–2 месяца после очередной течки незначительно набухают молочные железы и делается рыхлой слизистая оболочка влагалища. В некоторых случаях, особенно если вязка была, но беременность в силу каких-либо причин не наступила, или в доме есть щенки у другой суки, котята у кошки, а иногда и грудной ребенок у хозяйки, симптомы ложной беременности становятся более явными. По истечении срока, приблизительно соответствующему сроку нормальной беременности, в крови суки снижается уровень прогестерона и повышается уровень пролактина. Благодаря действию этих гормонов у суки появляется молоко, начинает проявляться материнский инстинкт, а в некоторых случаях развиваются «ложные роды». Этот процесс очень похож на настоящие роды: сука устраивает гнездо, тяжело дышит, иногда у нее даже возникают элементы потуг, сопровождающиеся выделением слизи. Дальнейшее поведение суки весьма напоминает послеродовое. Она становится беспокойной, скулит, отказывается от корма, неохотно выходит на прогулку и затем очень спешит домой. Некоторые суки переносят в определенное место предметы, похожие на щенков (игрушки, домашние тапочки), затем ложатся около них, и принимают позу как во время кормления щенков. При наличии щенков у одной суки другая стремится залезть к ним, а иногда даже перетаскивает их к себе. Если в этот момент к суке подложить щенков, она начинает ухаживать за ними и кормить.



Когда в доме содержится несколько сук, а щенков рождает только одна, другие могут принять полноценное участие в их выкармливании, что частенько и происходит. Возможно, что биологический смысл ложной беременности заключается именно в этом. При жизни собак в стае у них обычно возникает синхронизация циклов. Но в то же время щенки бывают чаще всего у одной, главной суки, изредка у двух. Участие же многих членов стаи в выкармливании щенков может спасти им жизнь при гибели или болезни матери.

Степень проявления ложной беременности, по-видимому, связана с различным уровнем секреции пролактин-ингибирующего фактора, образующегося в гипоталамусе.

Непосредственное удаление отдельных эндокринных желез или угнетение их функции введением определенных лекарственных веществ также приводит к значительным изменениям поведения. Так, например, кастрация в большой степени снижает половую активность. Однако исчезновение половых реакций после кастрации происходит не сразу, а лишь спустя несколько месяцев. Это связано с тем, что половые гормоны, помимо семенников и яичников, продуцируются целым рядом эндокринных желез.

В то же время, половая активность у кастрированных животных может быть восстановлена введением самцам андрогенов (мужских половых гормонов), а самкам – эстрогена (женского полового гормона). С помощью этих же гормонов можно спровоцировать половую активность вне сезона размножения. Этот метод довольно часто используется при разведении животных в неволе.

Важно отметить, что введение половых гормонов вызывает больший эффект у низкоорганизованных млекопитающих, например у крыс, морских свинок, нежели у высших, как, например, у обезьян. Это объясняется большим участием нервной системы в половом поведении высших организмов. Поэтому можно сделать общий вывод (по крайней мере, по отношению к половому поведению), что в процессе эволюции роль гормонального компонента в регуляции полового инстинкта снижается, а роль нервной системы возрастает. Сохранение половой активности при выпадении гормонального фактора (в старости или после операции кастрации) выражено у человека.

Кроме специфических гормонов, оказывающих влияние на отдельные стороны поведения (например, половое), некоторые эндокринные железы вырабатывают неспецифические активизирующие гормоны. К таким гормонам, определяющим общее состояние напряжения функций организма (стресс), относятся так называемые 17-кетостероидные вещества, выделяемые из мочи как мужского, так и женского организма. Эти гормоны образуются как в коре надпочечников, так и в половых железах. Их роль очень велика, они участвуют в регуляции и удержании солей натрия, регулировании обмена углеводов и деятельности половых желез. Выделение 17-кортикостероидов регулируется гормонами гипофиза, в свою очередь тесно связанного в своей функции с центральной нервной системой.

Другим источником внутренних стимулов являются рецепторы. Так, например, чувствительные нервные окончания, расположенные в стенках мочевого пузыря, сигнализируют об их возросшем натяжении и, следовательно, переполнении органа, что вызывает у животного позывы к мочеиспусканию. Сходным образом, когда дыхательные центры продолговатого мозга сигнализируют об избытке углекислоты в крови, дыхание учащается. Функции многих аналогичных внутренних датчиков также непосредственно связаны с поведением.

В большинстве случаев инстинктивное поведение развивается под воздействием гормонов и раздражении рецепторов одновременно.

Примером может служить кормление птенцов у голубей. Взрослые птицы кормят свое потомство, отрывая «зобное молочко» – богатое протеинами вещество, которое вырабатывают железы зоба. Зимой эти железы бездействуют, но когда гипофиз начинает выделять гормон пролактин, они активизируются. А так как время кормления птенцов совпадает у голубей с повышением содержания пролактина в крови, можно было бы подумать, что именно данный гормон контролирует процесс столь специфического кормления. На самом же деле пролактин провоцирует отрывание лишь постольку, поскольку способствует наполнению зоба «зобным молочком», а сам процесс кормления происходит только в том случае, если

птенец силой своей тяжести слегка надавит на зоб одного из родителей. Таким образом, именно одновременное присутствие птенцов и натяжение зоба вызывают у родителей акт кормления.

Детальное изучение любого инстинктивного поведения показывает, что оно представляет поразительно сложную цепь больших и малых действий. Поведение многих птиц в период размножения начинается с того, что самец занимает территорию и изгоняет соперников, после чего к нему присоединяется самка. За этим следуют спаривание, постройка гнезда, насиживание яиц и, наконец, вскармливание птенцов. Все эти процессы запускаются удлинением светового дня, которое стимулирует деятельность гипофиза; но реакция гипофиза – всего лишь первое звено в длинной цепи репродуктивных фаз. Чтобы понять всю последовательность цикла поведения, мы должны, очевидно, знать не только, что послужило первым толчком, но и то, каким образом птица в соответствующее время включается в нужную фазу.

Посмотрим, как это происходит на одном из этапов воспроизводительной активности – при постройке гнезда. Самка канарейки, как и многие другие певчие птицы, строит гнездо в два этапа. Сначала из травинок или чего-нибудь похожего строится основная чаша гнезда, которая позже выстилается перьями. По мере того как работа движется вперед, птица собирает все меньше травы и больше перьев. Многочисленными экспериментами было показано, что гнездостроительная деятельность в целом находится под контролем женских половых гормонов. Однако переключение с травинок на перышки регулируется не самим гормоном, а внешними раздражителями. Когда самка в перерывах между собиранием строительного материала отдыхает в гнезде, она натывается на жесткие соломинки. В другое время птица не была бы так чувствительна к этому неудобству, но по мере приближения времени откладки яиц она начинает терять перья на брюшке. Выпадение перьев вызывает гормон, выделение которого обусловлено присутствием самца и самим процессом постройки гнезда. Взаимодействие этих факторов и приводит к образованию, так называемого наседного пятна, в виде участка гиперемированной кожи. Наседное пятно усиленно снабжается кровью, в силу чего самка в процессе насиживания получает возможность согревать яйца. По мере строительства гнезда наседное пятно делается все более чувствительным к прикосновению. В результате стимулирующее воздействие со стороны гнезда возрастает, и самка переключается на собирание перьев. Выстилая чашу гнезда этим мягким материалом, птица, естественно, избегает неприятных ощущений.

Это лишь один из многих процессов, контролирующих правильное протекание воспроизводительного поведения. Весь механизм в целом прекрасно согласован: выделение гормонов и внешние стимулы, непрерывно взаимодействуя, приводят на каждом этапе к нужному поступку.

## **6.4. Развитие концепции К. Лоренца в работах Тинбергена**

### **6.4.1. Иерархическая теория инстинкта Н. Тинбергена**

Представления Лоренца, заложившего основы этологии, развил голландский ученый Н. Тинберген. Большая часть его исследований была проведена в 50–е гг. XX столетия в Оксфордском университете. Там под руководством Тинбергена было образовано особое направление, получившее известность как английская школа этологии.

Тинбергену принадлежит разработка иерархической модели поведения, которая в большей степени учитывала физиологические данные, чем исходная модель Лоренца. На базе этой модели он выделил некоторые формы конфликтного поведения и высказал гипотезу о их механизмах.

Тинберген и его ученики в течение многих лет систематически исследовали в природных условиях поведение ряда видов насекомых и птиц. Классическим объектом их лабораторных исследований стала трехглая колюшка – легко размножающийся в неволе вид пресноводных рыб, обладающий целым рядом интересных поведенческих особенностей. Репро-

дуктивное поведение колюшки послужило моделью для выявления многих важных принципов организации поведения животных.

Огромное значение для современной этологии приобрели работы школы Тинбергена, проведенные на колониальных морских птицах. Эти работы явились основой многих современных представлений о сообществах животных и факторах, регулирующих их структуру. Кроме того, они способствовали изучению проблемы многообразных форм приспособления животных к борьбе с хищниками, которая накладывает отпечаток практически на все стороны поведения. Многообразные исследования Тинбергена оказались весьма важными и для проблемы эволюции поведения.

### **6.4.1. Иерархическая теория инстинкта Н. Тинбергена**

Основой для разработанной Тинбергеном модели поведения послужили следующие факты. Известно, что между различными стереотипными двигательными реакциями существует ряд закономерных отношений. В некоторых ситуациях группы инстинктивных движений появляются совместно, они характеризуют определенное внутреннее состояние животного и проявляют общие флюктуации порога поведенческой реакции. Повышение порога реакции А поднимает порог реакции В (и наоборот), а это свидетельствует о том, что обе они зависят от общего функционального «центра». Наблюдая за сложными поведенческими комплексами действий, можно видеть некоторую регулярность в последовательности проявления тех или иных действий. В качестве примера можно привести агрессивные столкновения рыб за раздел территории. У многих костистых рыб, в том числе и у цихлид, им почти всегда предшествует демонстрация запугивания. Причем у одних видов эти столкновения следуют за очень коротким периодом запугивания, а у других – за весьма разнообразными демонстрациями запугивания серьезное агрессивное столкновение с ранениями следует лишь в том случае, если силы обоих самцов равны. Наконец, у третьей группы видов настоящие драки уже не наблюдаются, и крайне ритуализированная церемония запугивания выполняется до полного истощения одного из соперников, что и решает спор.

В такого рода ритуализованных столкновениях имеется специфическая последовательность движений: они начинаются с демонстрации боковых поверхностей тела, за которой следует подъем вертикальных плавников. Затем следуют удары хвостом, которые через посредство боковой линии, воспринимающей изменение давления воды, могут, вероятно, сообщить о силе противника. После этого противники встают друг перед другом, вслед за чем начинаются взаимные толчки с открытой пастью, а у других видов – укусы в открытый рот. Они продолжаются до тех пор, пока один из соперников не устанет, окраска его бледнеет, и в конце концов он уплывает.

Такие ритуализованные драки и агрессивные столкновения – прекрасные примеры специфической последовательности стереотипных двигательных реакций: удары хвостом не начнутся до подъема спинного плавника, а толчки отмечаются только после многих ударов хвостом. По интенсивности демонстрации запугивания и ударов хвоста опытный наблюдатель может определить, кто победит и начнутся ли толчки «с открытой пастью» вообще, или же один из соперников просто сбежит до начала «серьезной драки».

Интерпретируя подобные явления, Тинберген выдвинул гипотезу об иерархии центров, управляющих отдельными поведенческими реакциями. Согласно Тинбергену, инстинкт представляет собой завершенную иерархическую организацию поведенческих актов, реагирующую на определенный раздражитель четко координированным комплексом действий.

Согласно представлениям Тинбергена, изменение возбудимости центров под влиянием внешних и внутренних воздействий происходит в определенной последовательности. Сначала повышается возбудимость «центра» поисковой фазы поведения, и голодное животное начинает поиск пищи. Когда пища будет найдена, произойдет «разрядка» центра, стоящего на более низком уровне иерархии и контролирующего осуществление завершающего акта (поедание пищи). Схему иерархии центров, управляющих поведением самца колюшки в период

размножения, Тинберген представляет следующим образом.

Высший центр репродуктивного поведения самца активизируется увеличенной длиной дня, гормональными и другими факторами. Импульсы из этого центра снимают блок с центра поискового поведения. Разрядка этого центра выражается в поисках условий для постройки гнезда. Когда такие условия (подходящая территория, температура, необходимый грунт, мелководье, растительность) найдены, происходит разрядка центров следующего уровня иерархии и благодаря этому становится возможной постройка гнезда.

Если на территорию данного самца проникает соперник, то возбудимость центра агрессивного поведения повышается. Результат этого центра агрессивного поведения – преследования и драки с самцом-соперником. Наконец, при появлении самки повышается возбудимость центра полового поведения и начинается ухаживание за самкой, представляющее собой комплекс фиксированных действий.

В дальнейшем вопросы иерархической организации поведения изучал Хайнд (1975). Он показал, что хотя в принципе комплекс фиксированных действий большой синицы можно расположить в иерархическую схему, однако не всегда удастся сделать это полностью, так как некоторые из движений характерны для двух и более видов инстинктов. Иногда эти движения являются завершающими актами, а иногда – просто средством создания условий, в которых можно осуществить завершающее действие.

У молодых животных иерархия поведения часто еще не сформирована. У птенцов, например, сначала появляются, на первый взгляд бессмысленные, изолированные двигательные акты, и только позже они интегрируются в сложный функциональный комплекс движений, связанных с полетом.

Расчленение иерархии поведения на элементы часто можно наблюдать во время игры, когда отдельные поведенческие акты, связанные с различными функциями, свободно комбинируются в сочетания, не характерные для нормального поведения.

Существенно, что модель Тинбергена предусматривает возможность взаимодействия между «центрами» различных видов поведения. Дело в том, что случаи, когда животное в каждый данный момент занято каким-то одним видом деятельности, являются скорее исключением, чем правилом. Обычно одни виды активности сменяют другие. Наиболее простой пример такого взаимодействия – подавление одних центров другими. Например, если у самца чайки во время ухаживания за самками усиливается голод, то он может прекратить брачные демонстрации и отправиться на поиски корма. В данном случае поведение определяется не присутствием внешнего раздражителя, а соответствующим внутренним побуждением.

Как особый случай проявления взаимодействия «центров» можно рассматривать так называемое конфликтное поведение, когда у животного наблюдается одновременно несколько тенденций к различным (часто противоположным) типам поведения. Одним из примеров конфликтного поведения является поведение самцов территориальных видов, описанное Тинбергеном в результате наблюдений за трехиглой колюшкой и за различными видами чачек.

Например, если самец А вторгается на территорию самца В, то последний нападает на него и преследует, а самец А спасается бегством. То же самое произойдет, если самец Б вторгнется на территорию самца А. Если же столкновение произойдет на границе этих двух территорий, то поведение обоих самцов будет выглядеть иначе: у обоих самцов элементы реакций нападения и бегства будут чередоваться. Причем элементы нападения будут выражены тем сильнее, чем ближе самец к центру своей территории. Напротив, по мере удаления от центра будут сильнее выражены элементы бегства.

Как показали наблюдения за озерной чайкой, угрожающее поведение самцов на границе двух территорий включает пять поз, характер и последовательность которых зависят от реакций противника. Каждая из поз отражает определенную степень конфликта между противоположными внутренними побуждениями: агрессивностью – стремлением напасть на противника и страхом – стремлением убежать от него.

Подобный же анализ позволил объяснить и механизм так называемых «замещающих движений» (displacement activity), которые иногда также обнаруживаются у животных в конфликтных ситуациях. Например, в пограничной между двумя участками зоне два самца серебристой чайки, стоящие друг перед другом в угрожающих позах, могут внезапно начать чистить перья; белые гуси на земле совершают те же движения, что и при купании; серые гуси в этих ситуациях отряхиваются, а петухи клюют траву и все, что находится поблизости. Эти реакции являются, как выяснилось, врожденными, так как проявляются без соответствующего индивидуального опыта.

В других случаях конфликт страха и агрессивности приводит к тому, что животное нападает не на противника, а на более слабую особь (как это наблюдал Лоренц у серых гусей), или даже на неодушевленный предмет (чайки при этом клюют листья или землю). Такая «переадресованная» активность, как и «замещающие» действия, проявляется в тех случаях, когда агрессивность и страх уравниваются, уступая место другим видам активности, не связанным непосредственно с данной ситуацией.

Таким образом, иерархическая теория инстинктов Тинбергена может объяснить вышеперечисленные явления – и поведение в ситуации конфликта, и замещающие действия, и переадресованную активность.

Работы, начатые Тинбергеном и его сотрудниками, впоследствии, были продолжены и расширены. Накопленный огромный фактический материал (см. например: Хайнд, 1975) показал плодотворность такого подхода и позволил проанализировать многие виды демонстративного поведения. Результаты этих исследований частично соответствовали основным положениям схемы Тинбергена, частично требовали ее усовершенствования. Они как бы продемонстрировали пределы ее применимости и наметили направления ее дальнейшего развития.

## 6.5. Методы изучения инстинктов

Метод наблюдения и регистрации. Наиболее общим и распространенным методом исследования инстинкта как формы поведения животных является наблюдение. Описание поведения животного, сопоставление его особенностей у разных видов, установление характера поведения в зависимости от сезонов года, времени суток, наличия других животных и т.д. для многих поколений ученых явилось основным приемом изучения инстинкта. Эти методы не могли осветить таких вопросов, как происхождение инстинкта, физиологические механизмы, которые лежат в его осуществлении, роль унаследованных элементов и приобретенных в типичном для данного вида поведении, и т.д. Но вместе с тем, именно работам добросовестных наблюдателей и описательному методу учение об инстинкте обязано весьма важными сведениями.

Если естествоиспытатели XVIII в. ограничивали изучение инстинкта простым наблюдением и сопоставлением этих наблюдений на различных видах, то в XIX в. большое место в работах натуралистов начинает занимать эксперимент. Исследователи намеренно ставят перед изучаемыми ими животными ряд задач, искусственно создают для них различные жизненные ситуации, что позволяет ответить уже на многие вопросы происхождения отдельных инстинктивных действий.

Однако наряду с экспериментом развивается и техника наблюдения, которая в связи с развитием приборостроения, кино и фотографирования, а также большого числа физико-химических методов становится на путь совершенно объективной регистрации поведения животных.

Оснащение техническими средствами не только повысило точность регистрации, но и имело ту положительную сторону, что отбросило неизбежное при произвольных описаниях субъективное толкование исследуемых явлений.

Такие проявления жизни животных, как прием пищи и пищедобывание, игра, поведе-

ние при спаривании, материнское поведение, стали предметом регистрации с количественной оценкой во времени и пространстве, регистрации физических и химических изменений в окружающей среде (вместо субъективных оценок наблюдателя, невольно сопоставлявшего их с проявлениями ощущений и переживаний человека).

Это не значит, что наблюдение простым глазом и регистрация наблюдаемых явлений потеряли свое значение. Многие проявления деятельности приходится изучать именно таким образом, однако фиксация наблюдаемых явлений стала более объективной.

Наибольшее место в наблюдениях инстинктивной деятельности занимает последовательное изучение (регистрация) двигательных актов животного в определенной жизненной ситуации. Такой прием получил наименование «каталогизации» поведения или составления этограмм. Обычно техникой такой регистрации служит кино съемка, на основании которой составляют ряд схем, характеризующих типичные формы поведения животного. Особенно большое место такой метод занимает при изучении так называемых выразительных форм поведения. Это направление исследования ведет свое начало от замечательной работы Дарвина «О выражении ощущений у человека и животных», давшей для своего времени непревзойденный анализ проявлений общности выражений ощущений у животных и у человека и тем самым заложившей прочный фундамент под изучение эволюции поведения.

Этограммы могут быть представлены в виде таблицы признаков, совпадающих и не совпадающих у разных животных, признаков, характеризующих поведение представителей данного вида в отдельные периоды биологического цикла (питание, спаривание, выращивание молодняка, стадные отношения и др.). На основании сопоставления таких таблиц выделяются отдельные типичные элементы поведения и изучается их наследование, мутационная изменчивость и т.д.

При сопоставлении этограмм как объективных критериев видовых форм поведения этологи ставят также задачи исследования онтогенеза и филогенеза отдельных его форм, происхождения более сложных из более простых.

Метод хронометража. Качественный прием характеристики инстинктивного поведения, описанный выше, дополняется также и количественным, в основе которого лежит изучение протекания реакций во времени. Для этого применяется метод хронометража, когда определенные двигательные акты фиксируются во времени либо визуально, либо с помощью специальной аппаратуры. Наиболее простым примером такой регистрации поведения является изучение суммарной двигательной активности животного в течение суток, в разные сезоны года, в разных условиях среды.

Техника регистрации при хронометрировании поведения очень разнообразна и зависит от задачи исследования, объекта и оснащенности исследователя. Применяются метод графической регистрации (на механической, электрической или радиоэлектрической основе), метод визуального наблюдения и механической регистрации специальными отметчиками и счетчиками, записи акустических явлений и т.д. Как известно, этологический метод предполагает регистрацию и всесторонний анализ большого числа единиц поведения, для чего необходимы четкая идентификация актов поведения и поз, а также система их классификации. (С этой целью были созданы «Этологические атласы»).

Итак, все приемы наблюдений и регистрации поведения животного имеют значение для установления видовых (таксономических) различий поведения или отдельных его элементов, установления их особенностей протекания в природе. Однако они не могут решить одного из важнейших вопросов, стоящих перед исследователем инстинкта, – вопроса о происхождении того или другого элемента поведения, двигательного акта или всей сложной деятельности в целом.

Метод изоляции новорожденного. Необходимость решения этого кардинального вопроса заставила исследователей разработать специальную методику изучения инстинктов путем выделения элементов врожденного поведения. Наиболее важное значение для выявления врожденных элементов поведения из наблюдающегося в естественных условиях жизни сложного их сочетания получил метод изоляции новорожденного от определенных факторов

внешней среды (так называемый метод Каспар-Хаузера).

Применение подобного метода встречалось в глубокой древности. Легендарный законодатель древней Спарты Ликург поместил двух щенков одного помета в яму, а двух других вырастил на воле в общении с другими собаками. Когда собаки подросли, он в присутствии большого стечения народа выпустил зайца. Щенок, воспитанный на воле, бросился за зайцем, поймал и задушил его. Щенок, воспитанный в полной изоляции, трусливо бросился бежать от зайца. Этот опыт имел большое значение для понимания роли воспитания в формировании характеров. Несмотря на целиком легендарный характер самого опыта (равно как и его автора), он был неоднократно повторен в разных вариантах в павловских лабораториях, где подтвердились основные «выводы» Ликурга. Как прием изоляции организма от внешних раздражителей этот эксперимент сохранил все свое значение до наших дней и стал основой изучения врожденного, независимого от условий воспитания и внешней среды поведения организмов. После наблюдений Ф. Кювье над бобренок, этот метод применялся в огромном количестве исследований. В опытах Сполдинга птенцы ласточки содержались в тесных клетках, которые исключали всякую возможность полета или упражнения в движениях крыльями. Несмотря на это, ласточки, выпущенные в тот период развития, когда они нормально должны летать, летали так же, как их сородичи в этом же возрасте.

Еще Морган (1899) описал случай, когда взятые слепыми из гнезда и выращенные в комнате белки брали орехи, клали их на ковер и совершали движения «закапывания» их в землю. После совершения определенного числа движений закапывания белка принималась за новый орех, и все начиналось сначала. В этом случае налицо имелся пищевой материал (орехи), который в естественных условиях при запасании корма закапывается.

Нужно сказать, что приведенные выше исследования страдают тем общим недостатком, что количественная характеристика деятельности, выполняемой организмом после периода изоляции, практически невозможна.

Метод муляжа. Четвертым методическим приемом, широко используемым при изучении инстинктивного поведения в эксперименте и отчасти в природе, является метод муляжей. Муляж, по идее, имитирует природные раздражители и хорошо известен охотникам, применяющим модели уток или такие звуковые раздражители, как манки. К группе методических приемов муляжирования относится воспроизведение как моделей животных и растений, так и пищевых веществ, запахов и звуков, имитирующих природные раздражители. Метод имитирования природных взаимоотношений широко распространен в экспериментальной биологии. Он широко применялся еще Фабром в наблюдениях над насекомыми. Интересными фактами, установленными с помощью муляжей, являются факты усиления врожденных реакций или их ослабления при соответствующем усилении или ослаблении контрастности цветов раздражителя (например, более яркое оперение муляжа птицы-партнера при половом поведении), при действии запахового раздражителя большей интенсивности, чем природный и т.д. Эти факты представляются важными для изучения проблем физиологической адекватности раздражителей, значения силовых отношений природных раздражителей.

Наибольший интерес с этой стороны представляет описание полового поведения самца колюшки на приближение к нему различных искусственных моделей самки. Если модель (даже весьма грубая по оформлению) имеет расширение в области брюшка, то со стороны самца колюшки наблюдается реакция ухаживания. Если модель самки не имеет этого расширения (имитирующего наличие неоплодотворенной икры), то реакция ухаживания отсутствует или даже может наблюдаться агрессия. В этом случае применение муляжа, лишь в какой-то степени имитирующего живой биологический объект, вызывает более интенсивную реакцию, чем натуральный раздражитель – самка с менее раздутым брюшком.

Из методов изучения инстинкта, применяемых физиологами, следует остановиться на методе разрушения и раздражения отдельных частей мозга (центральной нервной системы) и на методе изучения гормональных влияний или действия фармакологических препаратов на проявления инстинкта.

Методически изучение инстинктивной деятельности представлено в настоящее время

очень широко. По существу для исследования инстинкта применяются все современные методы изучения поведения, высшей нервной деятельности, нейрофизиологии, эндокринологии и физиологии анализаторов. Однако, тем не менее, далеко не все методы являются применимыми для наблюдения над различными формами инстинктивной деятельности.

### **Словарь терминов**

Инстинкт  
Доминанта возбуждения  
Импринтинг  
Фиксированный комплекс действий (ФКД)  
Структура поведенческого акта  
Специфическая мотивация  
Поисковое поведение  
Ключевой раздражитель  
Завершающий акт  
Наследственные координации  
Эндогенные движения  
Врожденный разрешающий механизм  
Релизеры  
Запечатление  
Спонтанное проявление инстинктов  
Гидравлическая модель Лоренца  
Специфическая энергия  
Истощение двигательного акта  
Аппетенция  
Этограмма  
Метод Каспар-Хаузера  
Метод муляжей

### **Вопросы для самопроверки**

Что такое инстинкт?  
Что такое Фиксированный комплекс действий?  
Что такое ключевой раздражитель?  
Что такое врожденный разрешающий механизм?  
Что такое завершающий акт инстинктивного поведения?  
Какую роль в развитии инстинктивного поведения играют гормоны?  
С помощью каких методов изучают инстинкты?  
Что такое этограмма?  
Что такое метод Каспар-Хаузера?

### **Список литературы**

Дьюсбери Д. Поведение животных: Сравнительные аспекты. М., 1981.  
Мак-Фарленд Д. Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция. М., 1988.  
Меннинг О. Поведение животных: Вводный курс. М., 1982.  
Тинберген Н. Поведение животных. М., 1969, 1978.  
Тинберген Н. Социальное поведение животных. М., 1993.  
Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1976.  
Шовен Р. Поведение животных. М., 1972.  
Хайнд Р. Поведение животных: Синтез этологии и сравнительной психологии. М., 1975.

Хрестоматия по зоологии и сравнительной психологии: Учебное пособие для студентов факультетов психологии высших учебных заведений по специальностям 52100 и 020400



«Психология». М., 1997.

Вагнер В. Биологические основания сравнительной психологии. Спб.-М., 1913.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М., Л., 1937.

Зорина З.А. Элементарное мышление животных и птиц // Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии. М., 1998. С. 160–172.

Крушинский Л.В. Избр. труды. Т. 1. М., 1991.

Северцов А.С. Введение в теорию эволюции // Изд-во МГУ. М., 1981.

Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии: Учебное пособие МГППУ, 2003. Сост. М.Н. Сотская

### **Темы курсовых работ и рефератов**

Структура поведенческого акта

Гидравлическая модель Лоренца и ее оценка в современной науке.

Основные положения теории Лоренца о развитии инстинктивного поведения.

Развитие теории Лоренца в трудах Тинбергена.

Иерархическая теория инстинктов Тинбергена.

Физиологические механизмы развития инстинктивного поведения.

Основные методы изучения инстинктов.

## **СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ**

Абстрагирование – мыслительная операция, основанная на выделении существенных свойств и связей предмета и отвлечении от других, несущественных.

Абстрактное мышление – мышление, оперирующее сложными отвлеченными понятиями и умозаключениями, позволяющее мысленно вычленить и превратить в самостоятельный объект рассмотрения отдельные стороны, свойства или состояния предмета, явления. Такое вычлененное и самостоятельное свойство является абстракцией обобщения и образования понятий. Выделение содержательных, обладающих относительной самостоятельностью, абстракцией соответствует теоретическому мышлению, способному к созданию рационалистических схем, тогда как формальные абстракции вычленяют свойства предмета, не существующие сами по себе и независимо от него, и соответствуют эмпирическому уровню.

Абстракция – (от лат. abstractio – отвлечение), одна из основных операций мышления, состоящая в том, что субъект, вычленяя какие-либо признаки изучаемого объекта, отвлекается от остальных. Результатом этого процесса является построение умственного продукта (понятия, модели, теории, классификации и др.), который также обозначается термином «Абстракция». Вычленение из целостного предмета его отдельных свойств. Абстракция служит базой для процессов обобщения и образования понятий. Эмпирическому и теоретическому уровням мышления соответствуют формальная и содержательная абстракции. Мыслительная операция, основанная на выделении существенных свойств и связей предмета и отвлечении от других, несущественных.

Агонистическое поведение – сложный комплекс поведенческих реакций, который образуют нападение, угроза, подчинение и бегство.

Агрегация – скопления животных, которые формируются под действием какого-либо физического фактора среды, например, пищи, воды или определенной температуры. Примером агрегаций могут служить стайки головастиков на прогретых солнцем мелководьях или скопления животных разных видов у водоемов во время засухи.

Агрессия – (от лат. aggredi – нападать), индивидуальное или коллективное поведение, действие, направленное на нанесение физического или психологического вреда, ущерба либо на уничтожение другого животного или группы.

Адаптивная эволюция поведения – см. Адаптация.

Адаптивное поведение – см. Адаптация.

Адаптивные модификации – см. Адаптация.

Адаптивный – см. Адаптация.

Адаптация – (от лат. *adapto* – приспособляю), приспособление строения и функций организма, его органов и клеток к условиям среды. Процессы А. направлены на сохранение гомеостаза. А. – одно из центральных понятий биологии, широко применяется как теоретическое понятие в тех психологических концепциях, которые подобно гештальтпсихологии и теории интеллектуального развития, разработанной швейцарским психологом Ж. Пиаже, трактуют взаимоотношения индивида и его окружения как процессы гомеостатического уравнивания. Изменения, сопровождающие А., затрагивают все уровни организма: от молекулярного до психологической регуляции деятельности. Решающую роль в успешности А. к экстремальным условиям играют процессы тренировки, функциональное, психическое и моральное состояние индивида.

Адекватный – тождественный, вполне соответствующий, точно совпадающий, правильный. Адекватные понятия.

Адреналин – гормон мозгового слоя надпочечников животных и человека. Поступая в кровь, повышает потребление кислорода и артериальное давление, содержание сахара в крови, стимулирует обмен веществ и т.д. При эмоциональных переживаниях, усиленной мышечной работе содержание адреналина в крови повышается.

Аксон – (от греч. *αξων* – ось), (нейрит – осевой цилиндр), отросток нервной клетки (нейрона), проводящий нервные импульсы от тела клетки к иннервируемым органам или другим нервным клеткам. Пучки аксонов образуют нервы.

Актиния – морское животное, относящееся к типу кишечнополостных.

Активно-оборонительная реакция – агрессия, направленная на особей своего или других видов. Например, у собак она заключается в облаивании раздражителя, вызывающего агрессию, нападении на него с укусами различной силы. Степеней проявления активно-оборонительной реакции может быть достаточно много.

Акустическая коммуникация – передача информации при помощи звуков.

Акцептор – см. Акцептор результатов действия.

Акцептор результатов действия – (от лат. *acceptor* – принимающий), психологический механизм предвидения и оценки результатов действия в функциональных системах. Термин введен П.К. Анохиным в 1955 г. В информационном аспекте Акцептор результатов действия представляет собой «информационный эквивалент результата», извлекаемый из памяти в процессе принятия решения, обуславливающий организацию двигательной активности организма в поведенческом акте и осуществляющий сличение результата с его «опережающим отражением». В случае их совпадения осуществленная функциональная схема распадается, организм может переходить к другому целенаправленному поведению; в случае частичного несовпадения вводятся поправки в программу действия; в случае полного несовпадения развивается ориентировочно-исследовательское поведение.

Алоцентрическая стратегия – стратегия поиска животным приманки в лабиринте, при которой животное полагается на свое мысленное представление о пространственной структуре данной среды.

Альбатрос – крупная морская птица, относящаяся к отряду буревестников.

Амадина – мелкая птица из семейства ткачиковых (отряд воробьиные).

Амфибии – (от греч. *amphibia* – ведущий двойной образ жизни), (земноводные) класс наземных позвоночных, обычно сохраняющих в онтогенезе стадию водной личинки; более или менее тесная связь с водной средой характерна для большинства видов амфибий и во взрослом состоянии.

Анализатор – специфический нервный аппарат, при помощи которого животное анализирует информацию, полученную при помощи органов чувств. Каждый орган чувств воспринимает изменения окружающей среды при помощи находящихся в них рецепторов. Рецепторы, находящиеся в органах чувств, специализированы, что позволяет им наиболее оптимально реагировать на воздействия окружающей среды. Имеются два основных типа органов чувств или рецепторов: дистантные и контактные. Биологические преобразователи – ре-

цепторные клетки в органах чувств преобразуют энергию внешней среды в электрохимическую. Раздражение рецепторной клетки приводит к образованию электрического потенциала, который распространяется по нейрону и порождает мощный нервный импульс. Информация, полученная с помощью органов чувств в мозге, подвергается сложной обработке с помощью анализаторов.

Анализатор, согласно И.П. Павлову представляет собой единую функциональную систему, состоящую из трех отделов: 1) периферического, или рецепторного, 2) проводящего, 3) центрального, или мозгового.

Периферический отдел анализатора представлен чувствительными нервными окончаниями – рецепторами, воспринимающими определенные раздражения. Проводящий отдел состоит из чувствительных нервных волокон, по которым возбуждение, возникшее в рецепторах, передается в кору головного мозга. Здесь, в центральном отделе, происходит высший тончайший анализ поступившего раздражения, в результате чего возникает ощущение.

Андрогены – мужские половые гормоны позвоночных животных и человека; вырабатываются главным образом семенниками, а также корой надпочечников и яичниками. Стимулируют развитие и функцию мужских половых органов, развитие вторичных половых признаков. По химической природе – стероиды. Основным представителем – тестостерон.

Анимизм – первое философское учение, основанное на вере во всеобщую одухотворенность мира.

Анестезия – (греч. anaesthesia), потеря чувствительности вследствие поражения чувствительных нервов. Искусственная анестезия для обезболивания при хирургических операциях достигается воздействием анестезирующего вещества на головной мозг (общая анестезия – наркоз), на нервные окончания и стволы в месте операции (местная анестезия) или на спинной мозг (спинномозговая анестезия).

Аногенитальная зона – область расположения половых органов и анального отверстия на теле животного.

Анонимное сообщество – сообщество животных, не имеющее социальной структуры, состоящее из особей, персонально не знающих друг друга. Однако, несмотря на это, в этих сообществах особи согласованно реагируют на различные биологически значимые сигналы, например, сигналы опасности.

Анонимное сообщество закрытого типа – в сообществе подобного типа его члены не различают друг друга персонально, но могут выделять особей, не принадлежащих к нему, например, по запаху. Появление чужака в сообществе закрытого типа вызывает резкую агрессию к нему у всех взрослых членов группы.

Анонимное сообщество открытого типа – в данном сообществе его члены не проявляют агрессии к вновь присоединившимся особям своего вида. Таковы, например, стада многих видов копытных или перелетные стаи птиц.

Аносматики – животные, не имеющие органов обоняния.

Антенны насекомых – усики насекомых, выполняющие функции органов тактильной чувствительности и хемокоммуникации.

Антропоид – человекообразная обезьяна.

Антропология – наука о происхождении и эволюции человека, образовании человеческих рас и о нормальных вариациях физического строения человека

Антропоморфизм – (от греч. anthropos – человек и morphe – вид, форма), представление о наличии у животных психических свойств и способностей, присущих в действительности только человеку. Антропоморфическое толкование поведения животных с точки зрения человеческих мотивов и поступков означает стирание грани между человеком и животным и ведет к игнорированию качественных особенностей человеческой психики.

Аппортировочная реакция – наследственно обусловленная склонность некоторых собак держать во рту какой-либо предмет.

Археоптерикс – древнейшая вымершая птица подкласса ящерохвостых. Археоптерикс жил в юрском периоде. Формой тела, строением конечностей и наличием оперения сходен с

современными птицами, возможно, летал, но по многим признакам еще близок к пресмыкающимся.

Ассоциативный – см. Ассоциация.

Ассоциация – (от лат. *associatio* – соединение), связь между психическими явлениями, при которой актуализация (восприятие, представление) одного из них влечет за собой появление другого. Явление ассоциации описано еще Платоном и Аристотелем, однако термин «ассоциация» был предложен Дж. Локком в ХУП в.

Ассоциативное обучение – тип обучения, при котором в ЦНС формируется временная связь между двумя стимулами, один из которых изначально был для животного безразличен, а другой выполнял роль вознаграждения или наказания.

Астрильды – мелкая птица из семейства ткачиковых (отряд воробьиные).

Аттрактанты – (от лат. *attraho* – притягиваю к себе), природные или синтетические вещества, привлекающие животных, особенно насекомых. Применяются как приманки для вредителей сельскохозяйственных растений.

Автотрофы – организмы, использующие для построения своего тела углекислый газ в качестве единственного или главного источника углерода.

Аутоτροφный (*Autotrophic*) – см. Автотрофы.

Африканский мандрил – см. Мандрил.

Африканский протоптерус – ныне живущая весьма древняя рыба.

Афферентный – (от лат. *afferens* – приносящий), несущий к органу или в него (напр., афферентная артерия); передающий импульсы от рабочих органов (желез, мышц) к нервному центру (афферентные, или центростремительные, нервные волокна). Ср. Эфферентный.

Афферентный синтез – (от лат. *afferens* (*afferentis*), приносящий), в теории функциональной системы (П.К. Анохин) синтез материала, запечатленного в памяти, мотивации, информации о среде и пускового стимула с целью принятия решения. Память трактуется при этом как совокупность взаимосвязанных функциональных систем различного уровня иерархии, сформированных в процессе эволюции и в индивидуальном жизненном опыте, а мотивация – как конкретизация одной из потребностей организма. При афферентном синтезе благодаря мотивации актуализируются все системы, деятельность которых когда-либо приводила к удовлетворению данной потребности. Информация о среде помогает достигнуть требуемых в данной обстановке результатов. Окончательное решение осуществляется в тот момент, когда какое-либо событие – пусковой стимул – дает перевес одной из систем, уже выбранных под действием мотивации и обстановки. В связи с тем, что иерархическая организация систем в памяти отражает эволюционную и индивидуальную историю приспособительных соотношений организма со средой, существует и соответствующая иерархия А. с. Подобно любому системному процессу А. с. имеет место не в какой-либо отдельной структуре мозга, а представляет собой процесс взаимодействия нейронов самой различной (центральной и периферической, афферентной и эфферентной) морфологической принадлежности в объеме всего мозга и организма.

Безусловно-рефлекторный – см. Безусловный рефлекс.

Безусловный раздражитель – раздражитель, вызывающий у животного безусловно-рефлекторную реакцию, например, слюноотделение при виде пищи.

Безусловный рефлекс – (от лат. *reflexus* – отражение), наследственно закрепленная стереотипная форма реагирования на биологически значимые воздействия внешнего мира или изменения внутренней среды организма (по И.П. Павлову).

Безусловно-рефлекторная реакция – см. Безусловный рефлекс. Наблюдать единичный простой безусловный рефлекс возможно только в лабораторных условиях, нанося точечное раздражение на одно единственное нервное окончание и наблюдая ответ одной рефлекторной дуги. В естественных условиях, даже в случае простого укола пальца булавкой всегда бывает задействовано несколько чувствительных нейронов и в отдергивании руки принимает участие целый пучок двигательных нейронов, иннервирующих соответствующие мышцы. Поэтому в процессе изучения поведения животных более корректным вместо термина «без-

условный рефлекс» является употребление термина «безусловно – рефлекторная реакция». В проявлении сложной безусловно-рефлекторной реакции участвует целый ряд простых безусловно-рефлекторных актов. Так, например, пищевая реакция новорожденного щенка осуществляется при участии целого ряда более простых актов – сосания, глотательных движений, рефлекторной деятельности слюнных желез и желез желудка. При этом поскольку предыдущий безусловно-рефлекторный акт является стимулом для проявления последующего, говорят о цепном характере безусловных рефлексов.

Беседковые птицы – шалашники, семейство певчих воробьиных, близкое к семейству райских птиц.

Бесхвостые амфибии – лягушки, жабы.

Билатеральный – (Bilateral), (в анатомии) имеющий отношение или воздействующий на обе части тела, ткани или органа человека или на его парные органы (например глаза, молочные железы или яичники).

Бинокулярное зрение – (от лат. bini – два и oculus – глаз, Binocular Vision), способность одновременно четко видеть изображение предмета обоими глазами; в этом случае животное или человек видит одно изображение предмета, на который смотрит. Позволяет четко видеть удаленные предметы, а также создает объемность изображения. Синоним:» Зрение стереоскопическое».

Биоакустика – раздел зоологии, изучающий звуковую сигнализацию животных (биокоммуникацию) в природе, их ориентацию в пространстве с помощью естественных эхолокаторов, а также строение слуховой и голосовой систем.

Биогеоценоз – (от греч. bios – жизнь, ge – Земля и koinós – общий), однородный участок земной поверхности с определенным составом живых (биоценоз) и косных (приземный слой атмосферы, солнечная энергия, почва и др.) компонентов и динамическим взаимодействием между ними (обмен веществом и энергией). Термин предложил В. Н. Сукачев (1940); употребляется как синоним экосистемы.

Биологические формы поведения – по определению Л.В. Крушинского, – это сложное многоактное поведение, отвечающее фазам жизни животного, построенное из отдельных унитарных реакций, связанное с обеспечением основных биологических потребностей. Согласно Л.В. Крушинскому, у животных можно выделить следующие наиболее общие биологические формы поведения: 1) пищевую, 2) оборонительную, 3) половую, 4) родительскую, 5) поведение потомства по отношению к родителям.

Биологическое сигнальное поле – среда, трансформируемая вносимыми жизнедеятельностью животных изменениями, которые имеют информативное значение, как для этих, так и для других особей и служат не только основой пространственной ориентации, но становятся путями направленной передачи информации в пределах популяции и межвидовых связей в пределах биогеоценоза. Таким образом, эта среда становится частью надорганизменных систем популяций и биоценозов, образуя своеобразное сигнальное «биологическое поле» (Наумов, 1973).

Биотелеметрия – измерение на расстоянии показателей, характеризующих состояние биологических объектов (напр., пульса, температуры, кровяного давления у космонавтов, спортсменов); осуществляется средствами телемеханики.

Биоценоз – (от греч. bios – жизнь и koinos – общий), совокупность растений, животных и микроорганизмов, населяющих данный участок суши или водоема и характеризующихся определенными отношениями между собой и приспособленностью к условиям окружающей среды (напр., биоценоз озера, леса).

Биссусовая железа – (от греч. byssos – тонкая пряжа), орган многих двустворчатых моллюсков, вырабатывающий органическое вещество (биссус) в виде очень прочных нитей, при помощи которых животное прикрепляется к субстрату.

Бихевиоризм – (от англ. behaviour, biheviour – поведение), направление в американской психологии XX в., отрицающее сознание как предмет научного исследования и сводящее психику к различным формам поведения, понятого как совокупность реакций организма на

стимулы внешней среды. Направление в психологии, начало которому было положено статьей американского психолога Дж. Уотсона «Психология с точки зрения бихевиориста» (1913). В качестве предмета психологии в нем фигурирует не субъективный мир человека, а объективно фиксируемые характеристики поведения, вызываемого какими-либо внешними воздействиями. При этом в качестве единицы анализа поведения постулируется связь стимула (S) и ответной реакции (R). В дальнейшем было показано, что само обусловливание представляет собой достаточно сложный процесс, имеющий психологическое содержание. Постепенно возникли изменения в концептуальном аппарате бихевиоризма, что заставило говорить о преобразовании его в необихевиоризм. В схеме S – R появились «промежуточные переменные» (образ, цель, потребность). Другим вариантом ревизии классического бихевиоризма стала концепция оперантного бихевиоризма Б. Скиннера, разработанная в 30–х гг. XX в., где было модифицировано понятие реакции. В целом бихевиоризм оказал большое влияние на развитие психотерапии, методы программированного обучения.

Борзые – охотничьи собаки, использующиеся для охоты на зверя, догоняющие и ловящие добычу.

Брачный танец – комплекс ритуализированных действий, выполняемый по строго определенному шаблону, предшествующий спариванию.

Важенка – самка северного оленя.

Вариабельный – способный иметь, образовывать варианты.

Вариативность – изменчивость. См. Динамические характеристики психических процессов

Веберов аппарат – система подвижно сочлененных косточек, соединяющих плавательный пузырь с внутренним ухом у некоторых костистых рыб. Участвует в восприятии звука, передает изменения объема плавательного пузыря (при вертикальных перемещениях рыбы) внутреннему уху. Назван по имени Э.Г. Вебера.

Вегетативная нервная система – (от лат. *vegeto* – возбуждаю, оживляю), часть нервной системы позвоночных животных и человека, регулирующая деятельность внутренних органов и систем – кровообращения, дыхания, пищеварения, выделения, размножения и др., обмен веществ и функциональное состояние (возбудимость, работоспособность и др.) тканей организма. Делится на симпатическую и парасимпатическую нервную систему.

Вербальное мышление – см. Вербальный.

Вербальный – (от лат. *verbalis* – словесный), термин, применяемый в психологии для обозначения форм знакового материала, а также процессов оперирования с этим материалом. Различают вербальный осмысленный материал (ряды существительных, прилагательных, глаголов, числительных, отрывки текстов, стихотворения и т.д.) и вербальный бессмысленный материал (слоги, бессмысленные слова и т.д.). Вербальному материалу противопоставляется невербальный осмысленный материал (геометрические фигуры, рисунки, фотографии, предметы и т.д.) и невербальный бессмысленный материал (необычные геометрические фигуры, чернильные пятна). В зависимости от используемого материала различают вербальное (словесное) и невербальное (например, жестовое) общение, вербальный (определяемый на основе решения вербальных задач) и невербальный интеллект (характеризуемый решением образных, конструктивных и других невербальных задач).

Вестибулярный аппарат – (от лат. *vestibulum* – преддверие), орган чувств у позвоночных животных и человека, воспринимающий изменения положения головы и тела в пространстве, а также направление движения. Расположен в полукружных каналах и мешочках внутреннего уха.

Вестибулорецепторы – рецепторы, сигнализирующие о положении тела животного в пространстве.

Вещество испуга – специфическое вещество, выделяющееся в воду в случае повреждения поверхности тела рыбы или ее испуга и вызывающее аналогичную реакцию у других представителей того же вида. Реакция на вещества, выделяемые раненой (или убитой) хищником рыбой, представляет собой несомненную адаптацию на популяционном уровне, когда

полезный для популяции эффект избегания хищника достигается ценой гибели одной или нескольких особей.

Вибриссы – (лат. *vibrissae*), длинные жесткие чувствительные (осязательные) волосы у млекопитающих. Обычно расположены пучками около глаз, на верхних и нижних челюстях (например, усы у кошачьих), иногда на других частях тела (на лапах у многих сумчатых).

Виварий – (лат. *vivarium* – от *vivus* – живой), помещение для содержания (иногда и разведения) преимущественно лабораторных животных.

Видовая дистанция – расстояние, на котором животное способно отличить представителя своего вида от других.

Визуальная коммуникация – зрительная коммуникация.

Вистерорецепторы – рецепторы, внутренних органов, воспринимающие раздражения во внутренних органах.

Вкусовые луковицы – рецепторы воспринимающие вкус, расположенные в ротовой полости и непосредственно в толще языка. Главной частью органа вкуса являются так называемые вкусовые луковицы (вкусовые почки), которые находятся во вкусовых сосочках языка, а также в мягком небе и глотке. Вкусовые луковицы состоят из специальных клеток, около которых оканчиваются вкусовые (чувствительные) нервные волокна. Специальные железы, расположенные между вкусовыми сосочками, выделяют жидкость, промывающую вкусовые луковицы.

Внешнее торможение – торможение условно-рефлекторной реакции новым очагом, возникшим в коре головного мозга подопытного животного. Этот вид торможения называется внешним, так как новый очаг возбуждения, возникший в коре, является внешним по отношению к дуге выполняемого рефлекса. Раздражители, вызвавшие развитие торможения, могут идти как из внешнего мира, так и от внутренних органов животного. Внешнее торможение относится к врожденному безусловному свойству нервной системы. Оно бывает двух родов: гаснущее, когда действующий во время работы собаки раздражитель постепенно перестает вызывать ориентировочный рефлекс у животного и неугасающее, возникающее при наличии какой-либо физиологической потребности или наличия в организме патологического процесса.

Внутреннее оплодотворение – способ оплодотворения, при котором сперма вносится самцом при помощи специального копулятивного органа непосредственно в половые органы самки.

Внутреннее торможение – торможение, служащее основой тормозных или отрицательных условных рефлексов, которое, наряду с положительными условными рефлексами образуется, в индивидуальной жизни животного. Такое торможение называют активным, или условным. Выделяют три вида условного торможения: угасательное, дифференцировочное и запаздывающее. Угасательное торможение возникает в том случае, если условный раздражитель не сопровождается подкреплением. Он постепенно теряет свое сигнальное значение, и рефлекс на него угасает. Запаздывающее торможение возникает у животного при выработке запаздывающих условных рефлексов (отсроченных реакций). Так, например, у собаки пищевая условно-рефлекторная реакция проявляется только к тому моменту, когда дается соответствующее пищевое подкрепление, хотя условно-рефлекторный раздражитель давался раньше. В тот промежуток времени, когда условно-рефлекторный раздражитель уже воздействовал, а пищевой реакции еще нет, в коре головного мозга собаки развивается запаздывающее торможение. Биологическое значение этого вида торможения состоит в том, что оно предохраняет организм от преждевременной траты энергии.

Внутривидовая агрессия – агрессия, проявляемая по отношению к представителям своего вида.

Внутриполовой отбор – конкуренция между самцами за право обладания самкой.

Внутриутробный период – см. Эмбриональный период.

Водный лабиринт Мориса – весьма популярный тест для исследования способности животных к формированию пространственных представлений, предложенный в начале 80-х

гг. XX столетия шотландским исследователем Р. Морисом.

Вожак – как правило, главное на иерархической лестнице в данной группе животное. Функции вожака весьма разнообразны. Он следит за порядком в группе, направляет ее движение при перемещениях, выступает инициатором конфликтов с соседними группами или, наоборот, способствует их гашению. Вожак пользуется и определенными привилегиями при кормежке, выборе места отдыха и т.д. Одна из самых главных задач вожака – охрана территории, занятой группой, от посягательств чужаков. Существование вожаков, подчинение и следование за ними остальных членов группы – это важные приспособления, позволяющие увеличить выживание всей группы.

Возбуждение – 1) психическое состояние, характеризующееся усилением и ускорением различных проявлений психической деятельности – мышления, речи, моторики. Возбуждение может возникнуть как эмоциональная реакция на к.-л. событие, известие, поступки других людей и т.п. Как правило, в этих случаях оно быстро проходит. Но В. может также быть следствием заболевания, нарушения психического здоровья ребёнка. Поэтому ребёнок, часто испытывающий В., нуждается в психологической и медицинской помощи; 2) свойство живых организмов, активный ответ возбудимой ткани на раздражение. Для нервной системы В. – основная функция. Клетки, образующие нервную систему, обладают свойством проведения В. из того участка, где оно возникло, в другие участки и на соседние клетки; 3) в биологии – реакция живых клеток на воздействие различных факторов внешней и внутренней среды. При возбуждении живая система переходит из состояния относительного физиологического покоя к деятельности. В основе возбуждения лежат сложные физико-химические процессы. Наиболее полно возбуждение изучено в нервных и мышечных клетках, где оно сопровождается возникновением распространяющегося биоэлектрического потенциала – нервного импульса. Способность клеток к возбуждению называется возбудимостью. Ср. Торможение.

Вомероназальный или Якобсонов орган – орган, расположенный, кроме основных органов обоняния, в перегородке носа у пресмыкающихся и некоторых млекопитающих. Он есть у земноводных, большинства рептилий и многих млекопитающих. У последних он представляет собой две тонкие трубки в основании носовой перегородки, открывающиеся в носовую полость. Изнутри эти трубочки выстланы чувствительным эпителием, от рецепторов которого отходит особая ветвь обонятельного нерва. Похоже, что обонятельные рецепторы вомероназального органа избирательно настроены на самые важные для животного запахи, связанные с опасностью, поисками пищи и полового партнера, и обладают невероятной чувствительностью.

Восприятие – целостное отражение предметов, ситуаций и событий, возникающее при непосредственном воздействии физических раздражителей на рецепторные поверхности (см. Рецептор) органов чувств. Вместе с процессами ощущения В. обеспечивает непосредственно-чувственную ориентировку в окружающем мире. Будучи необходимым этапом познания, оно всегда в большей или меньшей степени связано с мышлением, памятью, вниманием, направляется мотивацией и имеет определенную аффективно-эмоциональную окраску.

Врановые – птицы семейства врановых, относящемуся к отряду воробьиных. К этому семейству относятся вороны, грачи, сороки, галки, сойки и др.

Врожденное узнавание – врожденная адекватная реакция детеныша на определенные биологически значимые объекты и явления окружающей среды.

Врожденный разрешающий механизм – см. Структура поведенческого акта.

Вторая сигнальная система – свойственная человеку система условно-рефлекторных связей, формирующихся при воздействии речевых сигналов, т.е. не непосредственного раздражителя, а его словесного обозначения. Вторая сигнальная система возникает на базе первой сигнальной системы в процессе общения между людьми. Понятие о второй сигнальной системе ввел в 1932 И.П. Павлов.

Вундеркинд – (нем. Wunderkind – чудо-ребенок), высокоодаренный ребенок. Иногда употребляется в ироническом смысле.

Выбор по образцу – метод изучения когнитивных способностей, основанный на выра-



ботке дифференцировочных условных рефлексов. Впервые предложен Н.Н. Ладыгиной-Котс.

Выводковые птицы – птицы, птенцы которых вылупляются из яиц зрячими, способными к самостоятельному передвижению и питанию, например: куры, утки, гуси.

Высшая нервная деятельность – деятельность высших отделов центральной нервной системы (коры больших полушарий и подкорковых центров), обеспечивающая наиболее совершенное приспособление животных и человека к окружающей среде. В основе высшей нервной деятельности лежат условные рефлексы и сложные безусловные рефлексы (инстинкты, эмоции и др.). Для высшей нервной деятельности человека характерно наличие не только 1–й сигнальной системы, свойственной и животным, но и 2–й сигнальной системы, связанной с речью и свойственной только человеку. Учение о высшей нервной деятельности создано И. П. Павловым.

Высшие психические функции – сложные, прижизненно формирующиеся системные психические процессы, социальные по своему происхождению. В. п. ф. – одно из основных понятий современной психологии, введенное Л. С. Выготским и развитое А. Р. Лурия и другими психологами. В. п. ф. как системы обладают большой пластичностью, взаимозаменяемостью входящих в них компонентов. Разработка теории В. п. ф. позволила обосновать положение о принципиальной возможности восстановления пострадавших психических функций за счет перестройки функциональных систем, являющихся их физиологической основой. При этом были выделены внутрисистемные и межсистемные перестройки функциональных систем (перевод процесса на высший, осознанный уровень, замена выпавшего звена функциональной системы новым и др.). Формирование В. п. ф. характеризуется тем, что первоначально они существуют как форма взаимодействия между людьми и лишь позже – как полностью внутренний (интрапсихологический) процесс. Превращение внешних средств осуществления функции во внутренние психологические носит название интериоризации. Вторая важная черта, характеризующая развитие В. п. ф., – их постепенное «свертывание», автоматизация. На первых этапах формирования В. п. ф. представляют собой развернутую форму предметной деятельности, которая опирается на относительно элементарные сенсорные и моторные процессы; затем эта деятельность «свертывается», приобретая характер автоматизированных умственных действий. Одновременно меняется и психологическая структура В. п. ф. Психофизиологической основой В. п. ф. являются сложные функциональные системы, включающие большое число афферентных и эфферентных звеньев (см. Афферентный; Эфферентный). Часть звеньев функциональной системы жестко «закреплена» за определенными мозговыми структурами, остальные обладают высокой пластичностью и могут заменять друг друга, что и лежит в основе механизма перестройки функциональной системы в целом. Таким образом, каждая из В. п. ф. связана с работой не одного «мозгового центра» и не всего мозга как однородного целого, а является результатом системной деятельности мозга, в которой различные мозговые структуры принимают дифференцированное участие.

Ганглий – 1) (от греч. ganglion – узел), (нервный узел) анатомически обособленное скопление нервных клеток (нейронов), волокон и сопровождающей их ткани. В ганглии перерабатываются и интегрируются нервные сигналы. У человека и позвоночных животных расположены по ходу крупных нервных стволов и в стенках внутренних органов. У беспозвоночных ганглии выполняют функцию центральной нервной системы; 2) любая структура (в неврологии, анатомии), содержащая скопление тел нервных клеток, а также и ряд синапсов. В симпатической нервной системе цепи ганглиев образуют симпатические стволы (и узлы крупных вегетативных сплетений в брюшной полости), расположенные по бокам от позвоночника, в то время как в парасимпатической нервной системе ганглии располагаются внутри иннервируемых ими органов или вблизи от них. В заднем (чувствительном) корешке в межпозвоночном отверстии расположен спинномозговой (чувствительный) узел. Ганглии содержат псевдоуниполярные нейроны, но не содержат синапсов. Внутри центральной нервной системы ганглиями, или ядрами (nuclei) называются четко определяемые скопления нервных клеток (например, базальные ганглии (или базальные ядра)); 3) аномальная, но без-

вредная припухлость (киста), которая иногда образуется в оболочке сухожилия, особенно в области запястья.

Гаснущее торможение – см. Внутреннее торможение.

Гекконы – небольшие ящерицы с особыми пластинчатыми органами на нижней стороне пальцев, служащими органами прикрепления, благодаря чему они могут свободно лазать по отвесным стенам и даже по потолку.

Гемолимфа – жидкость, циркулирующая в сосудах и межклеточных полостях многих беспозвоночных животных (членистоногие, онихофоры, моллюски) с незамкнутой системой кровообращения. Выполняет те же функции, что кровь и лимфа у животных с замкнутой системой кровообращения.

Генерализация возбуждения – под воздействием условного сигнала в коре головного мозга формируется очаг возбуждения. Из этого очага возбуждение иррадирует по коре головного мозга. Внешнее проявление иррадиации возбуждения называется процессом генерализации, который заключается в возможности появления условно-рефлекторной реакции не только на данный стимул, но и на близкие к нему по параметрам раздражители (например, не только на звуковой тон определенной высоты, который использовался при обучении, но и на другие звуки близких диапазонов). Свойством генерализации обладает и тормозный процесс.

Генетическая детерминация – см. Детерминация, Генетика

Генетика – (от греч. *genesis* – происхождение) – наука о законах наследственности и изменчивости организмов и методах управления ими. В зависимости от объекта исследования различают генетику микроорганизмов, растений, животных и человека, а от уровня исследования – молекулярную генетику, цитогенетику и др. Основы современной генетики заложены Г. Менделем, открывшим законы дискретной наследственности (1865), и школой Т.Х. Моргана, обосновавшей хромосомную теорию наследственности (1910–е гг.). В СССР в 20–30–х гг. выдающийся вклад в генетику внесли работы Н.И. Вавилова, Н.К. Кольцова, С.С. Четверикова, А.С. Серебровского и др. С сер. 30–х гг., и особенно после сессии ВАСХНИЛ 1948, в советской генетике возобладали антинаучные взгляды Т.Д. Лысенко (безосновательно названные им «мичуринским учением»), что до 1965 остановило ее развитие и привело к уничтожению крупных генетических школ. Быстрое развитие генетики в этот период за рубежом, особенно молекулярной генетики во 2–й пол. XX в., позволило раскрыть структуру генетического материала, понять механизм его работы. Идеи и методы генетики используются для решения проблем медицины, сельского хозяйства, микробиологической промышленности. Ее достижения привели к развитию генетической инженерии и биотехнологии.

Генотип – совокупность всех генов живого организма.

Географическая изоляция – обособление определенной популяции от других популяций того же вида трудно преодолимым географическим барьером.

Геоторопизм – способность органов растений принимать определенное положение под влиянием земного притяжения. Г. определяет вертикальное направление осевых органов растений: главного корня – прямо вниз, главного стебля – прямо вверх.

Геотаксис – см. Кинез.

Гермафродитизм – наличие органов женского и мужского пола у одной и той же особи.

Гештальтпсихология – направление в западной психологии, возникшее в Германии в первой трети XX в. и выдвинувшее программу изучения психики с точки зрения целостных структур – гештальтов, первичных по отношению к своим компонентам.

Гиббоны (Гиббоновые) – семейство человекообразных обезьян.

Гидра – (греч. *hydra*), беспозвоночное животное, относящееся к типу кишечнополостных.

Гидравлическая модель Лоренца – предложенная Конрадом Лоренцом гипотетическая модель осуществления реакций типа завершающих актов, общие принципы которой были заимствованы из гидравлики. Хотя в свое время модель активно использовалась для трактовки механизмов поведенческого акта, а положенные в ее основу принципы никогда не были опровергнуты, в настоящее время она представляет лишь исторический интерес.

Гиперемированная кожа – см. Гиперемия.

Гиперемия – (hyperemia), переполнение (выше нормы) кровью сосудов кровеносной системы какого-либо органа или области тела, сопровождающееся резким покраснением и локальным повышением температуры.

Гипоталамическая область – см. Гипоталамус.

Гипоталамус – отдел промежуточного мозга (под таламусом), в котором расположены центры вегетативной нервной системы; тесно связан с гипофизом. Нервные клетки гипоталамуса вырабатывают нейрогормоны вазопрессин и окситоцин (выделяемые гипофизом), а также рилизинг-гормоны, стимулирующие или угнетающие секрецию гормонов гипофизом. Гипоталамус регулирует обмен веществ, деятельность сердечно-сосудистой, пищеварительной, выделительной систем и желез внутренней секреции, механизмы сна, бодрствования, эмоций. Осуществляет связь нервной и эндокринной систем.

Гипофиз – железа внутренней секреции позвоночных животных и человека. Весит 0,5–0,6 г. Гипофиз расположен у основания головного мозга и состоит из 2 долей: передней (аденогипофиз) и задней (нейрогипофиз). Тесно связан с гипоталамусом, клетки которого вырабатывают рилизинг-гормоны, стимулирующие или угнетающие секрецию гормонов передней долей гипофиза (адренокортикотропного, лютеинизирующего, пролактина, соматотропного, фолликулостимулирующего и др.). Гормоны окситоцин и вазопрессин, выделяемые задней долей гипофиза, также образуются в гипоталамусе. Гипофиз оказывает преимущественное влияние на рост, развитие, обменные процессы, регулирует деятельность других желез внутренней секреции. Поражения гипофиза приводят к различным заболеваниям (напр., акромегалии, гигантизму).

Гобийская пищуха – животное, относящееся к отряду двупарнорезцовых.

Гольяны – род рыб семейства карповых.

Гон – одна из форм брачного поведения млекопитающих, проявляется сезонно, во время брачного периода.

Гонадотропин хорионический человеческий – секретируемый плацентой во время беременности гормон, сходный с гонадотропинами, которые вырабатывает гипофиз. Хорионический гонадотропин поддерживает секрецию прогестерона желтым телом яичников, но подавляет секрецию гипофизарных гонадотропинов на время беременности.

Гонадотропный гормон – один из гормонов, синтезируемых и секретируемых гипофизом; влияет на яички или яичники (гонады), способствуя образованию половых гормонов и соответственно сперматозоидов или яйцеклеток в организме человека. Их образование контролируется гонадотропин-освобождающим гормоном гипоталамуса. Основными гонадотропинами являются фолликулостимулирующий и лютеинизирующий гормоны.

Гончие – охотничьи собаки с голосом, преследующие зверя.

Горилла – самая крупная человекообразная обезьяна. Рост самцов до 2 м, масса до 250 кг и более; самки почти вдвое меньше. Сложение массивное, сильно развита мускулатура. Объем мозга 500–600 см<sup>3</sup>. Обитают в густых лесах Экваториальной Африки. Растительноядные, миролюбивые животные. Численность невелика и сокращается, главным образом из-за сведения лесов. В неволе размножаются.

Гормон гипофиза – см. Гипофиз.

Гормон окситоцина – (оцитозин), нейрогормон позвоночных животных и человека, вырабатываемый в гипоталамусе; поступает в гипофиз, из которого выделяется в кровь. Вызывает сокращение гладких мышц, особенно матки, а также молочных желез, способствуя родам и выделению молока.

Гормон пролактин – (лактогенный гормон) гормон, вырабатываемый гипофизом. У млекопитающих стимулирует развитие молочных желез, образование молока и формирует материнский инстинкт.

Гормон тестостерона – основной мужской половой гормон (андроген) позвоночных животных и человека. Вырабатывается главным образом семенниками. Стимулирует функцию мужских половых органов, развитие вторичных признаков.

Гормоны – (от греч. *hormao* – возбуждаю, привожу в движение), биологически активные вещества, вырабатываемые в организме специализированными клетками или органами (железами внутренней секреции) и оказывающие целенаправленное влияние на деятельность других органов и тканей. Каждый из гормонов влияет на организм в сложном взаимодействии с другими гормонами; в целом гормональная система совместно с нервной системой обеспечивает деятельность организма как единого целого.

Гофер – млекопитающее, относящееся к отряду грызунов, ведущее подземный образ жизни.

Груминг – комфортное поведение млекопитающих и птиц, выражающееся в уходе за наружными покровами и адресованное другой особи. У многих видов груминг служит одним из механизмов поддержания иерархии.

Групповой запах – запах, общий для всех представителей локальной популяции млекопитающих. Служит для распознавания «своих» и «чужих» особей.

Группы эквипотенциального типа – постоянные группы, в которых все особи имеют равное значение для группы в целом и близки по своим морфофизиологическим особенностям. Стада и стаи такого типа носят, как правило, характер анонимных сообществ.

Грызуны – отряд класса млекопитающих, содержащий более трети всего числа видов этого класса.

Дедуктивное мышление – см. Мышление.

Дезоксикортикостерон (Кортексон) – промежуточный продукт биосинтеза гормонов кортикостерона и альдостерона в коре надпочечников. По биологической активности сходен с альдостероном.

Декларативная память – см. Образная память, Память.

Дельфин афалина – морское млекопитающее семейства дельфиновых. Распространена широко в умеренных и теплых водах, в т.ч. в Черном, Балтийском и дальневосточных морях. Часто содержится в океанариумах (неприхотлива, размножается в неволе, поддается дрессировке).

Дельфины – семейство высокоорганизованных млекопитающих из отряда китообразных, подотряда зубастых китов.

Дем – см. Парцеллярная группировка.

Дендрит – (от греч. *Dendron* – дерево), короткий ветвящийся цитоплазматический отросток нейрона, проводящий нервные импульсы к телу нейрона (перикариону).

Депривационный метод – экспериментальное выращивание детенышей в условиях депривации.

Депривация – сенсорная недостаточность, которая может привести к потере ориентации, разнообразным поведенческим и эмоциональным нарушениям.

Детерминация – (от лат. *determinatio* – ограничение, определение), (эмбриологическое) возникновение качественного своеобразия частей развивающегося организма (на стадиях до появления морфологически различимых закладок тканей и органов, напр. бластулы), в известной мере определяющего (детерминирующего) дальнейшее развитие частей зародыша.

Детерминизм – концепция, согласно которой действия людей детерминируются – определяются и ограничиваются наследственностью и предшествующими событиями их жизни.

Дианауза – (от греч. *diapausis* – перерыв, остановка), период временного физиологического покоя в развитии и размножении животных.

Диатомовые водоросли – одноклеточные одиночные или колониальные организмы, имеющие твердый кремневый панцирь. Известны с юрского периода. Скопления створок диатомовых водорослей иногда образуют мощные отложения – диатомиты, а на дне современных морей – диатомовые илы.

Дивергенция – (от средневекового лат. *divergo* – отклоняюсь), в биологии – расхождение признаков и свойств у первоначально близких групп организмов в ходе эволюции. Результат обитания в разных условиях и неодинаково направленного естественного отбора. Понятие дивергенции введено Ч. Дарвином для объяснения многообразия сортов культур-

ных растений, пород домашних животных и биологических видов. Ср. Конвергенция.

Динамические характеристики психических процессов – обобщенное понятие, указывающее на количественные, прежде всего скоростные, показатели реализации тех или иных действий. Принято считать, что эти показатели тесно связаны с работой неспецифических структур мозга разных уровней, в частности коркового уровня (медиобазальные отделы коры лобных и височных отделов мозга). В разных состояниях, в которых может находиться животное или человек (утомление, возбуждение, стресс и т.п.), эти показатели показывают очень широкую вариативность. Также велики индивидуальные различия. Например, у правшей скоростные показатели при выполнении серийных операций более высоки, чем у левшей. В нейропсихологии рассматриваются как показатели работы первого и третьего блоков мозга.

Дистантные анализаторы – анализаторы, принимающие из внешней среды сигналы, источник которых находится на некотором расстоянии. К дистантным анализаторам относятся зрительный, слуховой и обонятельный.

Дифференцировочное торможение – развивается в коре головного мозга в том случае, если животное должно отдифференцировать один внешний раздражитель, являющийся для него условно-рефлекторным сигналом, от другого, сходного с ним раздражителя, который сигналом не является.

Дифференцировочный условный рефлекс – выработка у животного навыка выбирать нужный условный раздражитель из двух или большего числа похожих. Такие методики могут различаться по своим основным параметрам. В настоящее время различные методики, основанные на выработке у животных дифференцировочных условных рефлексов и их систем широко применяются на практике, например при обучении розыскных собак, а также для изучения когнитивных процессов у животных.

Долгосрочная память – долговременная память, в которой время хранения информации сравнимо с продолжительностью жизни организма. Она устойчива к воздействиям, нарушающим кратковременную память. Переход от краткосрочной памяти к долгосрочной, называемый консолидацией, постепенен и связан с активацией ряда биохимических процессов.

Доместикация – (от лат. domesticus – домашний), одомашнивание – приручение диких животных и превращение их в домашних, специально разводимых человеком. Большинство домашних животных (собака, овца, крупный рогатый скот и др.) было одомашнено в период между палеолитом и неолитом и в начале неолита (10–5 тыс. лет назад). Продолжается доместикация новых видов (антилопа, лось, норка и др.).

Доминанта – (от лат. dominans – господствующий), (физиол.) временно господствующий очаг возбуждения в центральной нервной системе, на который происходит «переключение» раздражителей, обычно индифферентных относительно этого; очага создает скрытую готовность организма к определенной деятельности при одновременном торможении других рефлекторных актов. Доминанта характеризуется повышенной возбудимостью, стойкостью возбуждения, суммативностью последовательно приходящих нервных импульсов, что является нейрофизиологической основой направленного поведения. Термин и представление о Д. как общем принципе работы нервных центров были введены А.А. Ухтомским в 1923 г. Как господствующий очаг возбуждения, Доминанта суммирует и накапливает импульсы, текущие в центральную нервную систему, одновременно подавляя активность других центров. Этим объясняется системный характер и целенаправленность поведения организма, которое, будучи рефлекторным по типу, является активным, а не реактивным. Считая Д. особым органом, Ухтомский утвердил понимание органа как функциональной системы, а не морфологически неизменного образования. Решающее значение было придано им принципу «истории системы», ритм функционирования которой воспроизводит ритм внешних воздействий. Благодаря этим воздействиям нервные ресурсы ткани в оптимальных условиях возрастают, а не истощаются. Общее направление развития нервной системы идет в сторону срочности сигнализации и управления. Нервная система отражает предметы внешней среды в их пространственно-временном единстве благодаря нераздельности пространственно-временных

параметров ее деятельности (концепция хронотопа, сложившаяся у Ухтомского под влиянием теории относительности Эйнштейна). Особой Д., присущей человеку, является «доминанта на лицо другого», которую Ухтомский противопоставил индивидуалистическому мировоззрению. См. Латерализация функций головного мозга.

Доминирование – форма взаимоотношений парных (аллельных) генов, при которой один из них – доминантный – оказывает более сильное влияние на соответствующий признак особи, чем другой – рецессивный. Явление доминантности открыто Г. Менделем. Пример доминантности у человека – кареглазость. Ср. Рecessивность. См. также Латерализация функций головного мозга.

Доминирование социальное – превосходство одних особей над другими. См. Иерархия.

Евстахиева труба – часть, соединяющая среднее ухо с полостью глотки. В евстахиевой трубе происходит выравнивание давления воздуха внутри барабанной полости по отношению к внешней среде.

Железы внутренней секреции – органы животных и человека, вырабатывающие и выделяющие специфические вещества (гормоны, слизь, слюна, мускус и др.), которые участвуют в различных физиологических функциях и биохимических процессах организма. Железы внутренней секреции (эндокринные) выделяют продукты своей жизнедеятельности – гормоны – непосредственно в кровь или лимфу (гипофиз, надпочечники и др.), железы внешней секреции (экзокринные) – на поверхность тела, слизистых оболочек или во внешнюю среду (потовые, слюнные, молочные железы, восковые железы насекомых и др.). Деятельность желез регулируется нервной системой, а также гуморальными факторами.

Завершающий акт – см. Структура поведенческого акта.

Закон вмещаемости – см. Эмпирические законы.

Закон неисчезаемости – см. Эмпирические законы.

Закон перемещаемости – см. Эмпирические законы.

Запаздывающий условный рефлекс – см. Условные рефлексы.

Запечатление – см. Импринтинг.

Запредельное торможение – безусловное торможение, возникающее в нервной системе в ответ на очень сильные раздражители. Оно возникает в тех случаях, когда наступает предел работоспособности нервных клеток. В связи с тем, что тормозной процесс предохраняет нервные клетки от истощения, этот вид торможения называется еще и охранительным. Запредельное торможение часто проявляется в виде отказа подопытного животного от выполнения простейших команд, замирания в одной позе, засыпания.

Ультразвуковая локация – см. Звуковая локация.

Звуковая локация – определение местонахождения объекта посредством анализа звука, отраженного от объекта или испускаемого этим объектом. На звуковой локации основана гидролокация. Способностью к звуковой локации обладают многие животные.

Зевота – произвольное дыхательное движение, состоящее из затяжного глубокого вдоха и энергичного выдоха. Рефлекторная реакция организма, направленная на улучшение снабжения органов кислородом при накоплении в крови углекислого газа.

Зоопсихология – (от греч. *zoop* – животное, *psyche* – душа, *logos* – учение), наука о психике животных, о проявлениях и закономерностях психического отражения на этом уровне. З. изучает формирование психических процессов у животных в онтогенезе, происхождение психики и ее развитие в процессе эволюции, биологические предпосылки и предысторию зарождения человеческого сознания. Психическим способностям животных уделяли внимание уже античные мыслители. Зарождение научной З. в конце XVIII – начале XIX в. связано с именами Ж.Л. Бюффона и Ж.Б. Ламарка, а позже – Ч. Дарвина. В России основоположниками научного изучения психической активности животных были К.Ф. Рулье и В.А. Вагнер, положившие в XIX-XX вв. начало эволюционистскому направлению в З. Это направление получило дальнейшее развитие в трудах зоопсихологов, выступающих против антропоморфических и вульгарно-материалистических взглядов на психическую активность животных. Психика животных изучается при этом в единстве с их внешней, преимущественно двига-

тельной, активностью, посредством которой они устанавливают все жизненно необходимые связи с окружающей средой. Как первичный и ведущий фактор развития психики в онтогенезе и филогенезе рассматривается усложнение жизнедеятельности, приводящее к интенсификации, обогащению и совершенствованию двигательной активности (К.Э. Фабри). Конкретное изучение психической деятельности животных, их перцептивных процессов, ориентировочно-исследовательских реакций, памяти, эмоций, навыков и других форм научения, интеллекта и т.п. производится на основе объективного анализа структуры поведения животных и требует всестороннего учета экологических особенностей изучаемого вида, так как, в отличие от человека, психическая деятельность животных всецело обуславливается биологическими факторами. Этим определяется особенно тесная связь З. с этологией и другими биологическими науками. Достижения З. особенно значительны в исследованиях, посвященных психической регуляции поведения высших млекопитающих (работы Н.Ю. Войтониса, Н.Н. Ладыгиной-Котс, Г.З. Рогинского и др.).

Зоофаг – животное, пищей которого служат другие животные.

Зрелорожденные – детеныши, рожденные зрячими, способными к самостоятельному передвижению и питанию, например, копытные.

Зрительный корковый центр – см. Кора головного мозга

Игровая деятельность – специфическое поведение, проявляющееся у большинства высокоорганизованных животных в период онтогенеза.

Игровой период – см. Ювенильный период.

Идеализм – общее обозначение философских учений, утверждающих, что дух, сознание, мышление, психическое – первично, а материя, природа, физическое – вторично, производно. Основные формы идеализма – объективный и субъективный. Первый утверждает существование духовного первоначала вне и независимо от человеческого сознания, второй либо отрицает наличие какой-либо реальности вне сознания субъекта, либо рассматривает ее как нечто, полностью определяемое его активностью. Различаются многообразные формы идеализма в зависимости от того, как понимается духовное первоначало: как мировой разум (панлогизм) или мировая воля (волюнтаризм), как единая духовная субстанция (идеалистический монизм) или множество духовных первоэлементов (плюрализм), как разумное, логически постигаемое начало (идеалистический рационализм), как чувственное многообразие ощущений (идеалистический эмпиризм и сенсуализм, феноменализм), как незакономерное, алогичное начало, не могущее быть объектом научного познания (иррационализм). Крупнейшие представители объективного идеализма: в античной философии – Платон, Плотин, Прокл; в новое время – Г.В. Лейбниц, Ф.В. Шеллинг, Г.В.Ф. Гегель. Субъективный идеализм наиболее ярко выражен в учениях Дж. Беркли, Д. Юма, раннего И.Г. Фихте (XVIII в.). В обыденном словоупотреблении «идеалист» (от слова «идеал») часто означает бескорыстного человека, стремящегося к возвышенным целям.

Идеомоторный акт – (от греч. *idea* – идея, образ, лат. *motor* – приводящий в движение и *actus* – движение, действие) – переход представления о движении мышц в реальное выполнение этого движения (иначе говоря, появление нервных импульсов, обеспечивающих движение, как только возникает представление о нем).

Иерархия – система поведенческих связей между особями в группе, регулирующая их взаимоотношения.

Имитация – (от лат. *imitatio* – подражание), подражание кому-либо или чему-либо, воспроизведение.

Иммунитет – (от лат. *immunitas* – освобождение, избавление), способность живых существ противостоять действию повреждающих агентов, сохраняя свою целостность и биологическую индивидуальность; защитная реакция организма.

Иммунная система – см. Иммунитет.

Импринтинг – (англ. *imprinting* – запечатление), в этологии – специфическая форма научения животных, фиксация в их памяти отличительных признаков объектов, некоторых врожденных поведенческих актов, осуществляемая в строго определенных периоды, онтоге-

неза.

Ингибиторы – (от лат. *inhibeo* – удерживаю), вещества, снижающие скорость химических, в т.ч. ферментативных, реакций или подавляющие их.

Ингибция социальная – (от лат. *inhibere* – сдерживать, останавливать), ухудшение продуктивности выполняемой деятельности, ее скорости и качества в присутствии определенных особей.

Индивидуализированное сообщество – сообщество животных, имеющее четкую иерархическую структуру. Стабильные замкнутые группировки обитающие на одном месте или совершающие периодические кочевки как правило представляют собой сообщества с упорядоченной структурой взаимоотношений между особями. Такие сообщества называются «индивидуализированными» или «персонифицированными», поскольку каждый член сообщества знает всех остальных «персонально». Структура взаимоотношений животных в индивидуализированных сообществах основана на системе иерархии и ритуализации агрессии.

Индивидуальная дистанция – минимальное расстояние, на котором животное терпит присутствие других особей.

Индивидуально-приспособительная деятельность – поведенческая адаптация особи к конкретным условиям среды, позволяющая ей с большим или меньшим успехом преодолевать трудности и опасности повседневного существования.

Индивидуальный запах – запах, присущий конкретной особи.

Индивидуальный участок – участок обитания единичного животного, пары особей или семьи.

Индифферентный раздражитель – см. Раздражитель.

Индуктивное мышление – см. Мышление.

Инсайт – (от англ. *insight* – проникательность, проникновение в суть, понимание), внезапное понимание, «схватывание» отношений и структуры проблемной ситуации (синоним: ага-реакция); непосредственное постижение, «озарение»; понятие, введенное в гештальтпсихологию – в 1925 г. В. Келером. В опытах Келера с человекообразными обезьянами, когда им предлагались задачи, которые могли быть решены лишь опосредствованно, было показано, что обезьяны после ряда безрезультатных проб прекращали активные действия – и просто разглядывали предметы вокруг, после чего могли достаточно быстро прийти к правильному решению. В дальнейшем это понятие использовалось К. Дункером и М. Вертгеймером – в качестве характеристики человеческого мышления, при котором решение достигается путем мысленного постижения целого, а не в результате анализа. В психиатрии термин часто применяется для обозначения осознания пациентом собственного психического нездоровья, которое типичным образом отсутствует при психозах, но имеет место при неврозах. В психоанализе термин применяется шире – в значении понимания динамических факторов, причастных к разрешению конфликта, – и рассматривается в качестве важного достижения, необходимого для терапевтического изменения. Такое понимание требует определенной свободы ассоциаций, самонаблюдения, размышления, проникательности, ведущих к объективности (чему способствует психоаналитическая ситуация). Инсайт является продуктом синтезирующих и интегрирующих функций Я. В обычном употреблении инсайт означает мгновенное ясное понимание, достигаемое, по-видимому, интуитивно. В процессе психоаналитического лечения он может проявиться в виде внезапного озарения или понимания, называемого «ага»-переживанием, благодаря которому определяющие факторы и связи идеи или фрагмента поведения либо более глобальные аспекты индивидуального способа видения и чувствования видятся в перспективе. Чаще, однако, инсайт достигается постепенно, сопровождаясь медленно прогрессирующим знанием о себе. По мере интерпретации сопротивлений вытесненное идеационное содержание возвращается и теперь принимается Я, благодаря чему облегчается психическая реорганизация. Окончательный инсайт содержит два компонента – аффективный и когнитивный; само по себе когнитивное осознание не приводит к терапевтическому изменению. Нередко когнитивный компонент инсайта в процессе психической реорганизации вытесняется снова, но приобретенная эмоциональная свобода сохраняется.



Инстинкт – (от лат. *instinctus* – побуждение), совокупность сложных врожденных реакций (актов поведения) организма, возникающих в ответ на внешние или внутренние раздражения. Инстинкты человека контролируются его сознанием.

Интактные животные – животные контрольной группы, за которыми ведут наблюдения параллельно с подопытными.

Интеллект – (от лат. *intellectus* – разумение, понимание, постижение) относительно устойчивая структура умственных способностей индивида. Термин «интеллект» используется как в широком, так и в узком смысле. В широком смысле интеллект – это совокупность всех познавательных функций индивида, от ощущения и восприятия до мышления и воображения, в более узком смысле интеллект – это собственно мышление. В процессе познания человеком действительности психологи отмечают три основных функции интеллекта:

- 1) способность к обучению;
- 2) оперирование символами;
- 3) способность к активному овладению закономерностями окружающей среды.

В ряде психологических концепций И. отождествляют с системой умственных операций, со стилем и стратегией решения проблем, с эффективностью индивидуального подхода к ситуации, требующего познавательной активности, с когнитивным стилем и др. В современной западной психологии наиболее распространенным является понимание И. как биопсихической адаптации к наличным обстоятельствам жизни.

Интенсивное использование пространства способ использования пространства, типичный для видов, ведущих оседлый образ жизни.

Интерорецепторы – рецепторы, воспринимающие раздражения, возникающие внутри организма. Интерорецепторы обнаружены во всех внутренних органах: сердце, желудке, кишечнике, селезенке, кровеносных сосудах, костях, мышцах и т.д. Они воспринимают раздражения, сигнализирующие о процессах, происходящих во внутренних органах.

Интроспекция – (от лат. *introspecto* – смотрю внутрь), особый способ познания человеком своего сознания, который заключается в якобы «непосредственном» восприятии его феноменов и законов.

Инфузория – микроскопическое одноклеточное животное с более сложным строением тела, чем у других простейших обычно обитающее в воде.

Иррадиация возбуждения (торможения) – распространение возбуждения (торможения). Если в каком-либо участке коры головного мозга возник очаг возбуждения или торможения, то возбуждение или торможение вначале непременно будут распространяться из пункта своего возникновения, захватывая соседние участки коры. Например, проявление собакой активно-оборонительной реакции способствует усилению ее пищевой возбудимости. Это происходит из-за того, что возбуждение из части коры мозга, связанной с проявлением агрессии, распространилось (иррадиировало) и на участки мозга, связанного с пищевыми реакциями. Процесс возбуждения распространяется примерно в четыре раза быстрее, чем процесс торможения. После иррадиации происходит обратное явление – концентрация, состоящее в том, что возбуждение (или торможение) начинает сосредотачиваться в той части мозга, в которой оно возникло и из которой распространилось.

Ихтиофаг – питающийся рыбой.

Капуцины – род обезьян семейства цепкохвостых.

Кариотип – (от греч. *каρυον* – орех, ядро ореха и *typos* – отпечаток, форма), набор хромосом клетки; характеризуется их числом, размерами, формой и особенностями строения.

Картезианство – направление в философии и естествознании XVII-XVIII вв., теоретическим источником которого были идеи Р. Декарта (латинизированное имя *Cartesius* – Картезий, отсюда название). Основа картезианства – последовательный дуализм, т.е. разделение мира на две самостоятельные и независимые субстанции – протяженную и мыслящую; исходные принципы картезианской гносеологии – самодостоверность сознания (декартовское «мыслю, следовательно, существую») и теория врожденных идей. В развитии картезианства выявились монизм (Х. Де Руа, Б. Спиноза) и окказионализм (А. Гейлинкс, Н. Мальбранш).

Кастрация – (от лат. castratio – оскопление), удаление половых желез (яичек, яичников) хирургическим путем или подавление их функции другими методами (гормоны, облучение).

Катехоламины – физиологически активные вещества, выполняющие роль химических посредников (медиаторов и нейрого르몬ов) в межклеточных взаимодействиях у животных; производные пирокатехина.

Каузальность. Каузальная связь – (от лат. causalis – причинный), то же, что причинность – генетическая связь между отдельными состояниями видов и форм материи в процессах ее движения и развития. Возникновение любых объектов и систем и изменение их свойств во времени имеют свои основания в предшествующих состояниях материи; эти основания называют причинами, а вызываемые ими изменения – следствиями. Сущность причинности – порождение причиной следствия; следствие, определяясь причиной, оказывает обратное воздействие на нее. На основе причинности организуется деятельность человека, вырабатываются научные прогнозы.

Киви – нелетающая птица, обитающая в Новой Зеландии.

Кинез – элементарные движения простейших. Типичным примером кинеза является ортокинез – поступательное движение с переменной скоростью. Если, например, на определенном участке существует температурный градиент (перепад температур), то движения инфузории – туфельки будут тем более быстрыми, чем дальше животное будет находиться от места с оптимальной температурой. В отличие от ортокинеза при клинокинезе имеет место изменение направления передвижения. Это изменение не является целеустремленным, а носит характер проб и ошибок, в результате которых животное, в конце концов, попадает в зону с наиболее благоприятными параметрами раздражителей. Частота и интенсивность этих изменений зависят от интенсивности воздействующего на животное отрицательного раздражителя (или раздражителей). С ослаблением силы действия этого раздражителя уменьшается и интенсивность клинокинеза. В данном случае животное также реагирует на градиент раздражителя, но не увеличением или уменьшением скорости передвижения, как при ортокинезе, а поворотами оси тела, т.е. изменением вектора двигательной активности.

Классический условный рефлекс – см. Условный рефлекс.

Клинокинез – см. Кинез.

Ключевой раздражитель – Ключевой раздражитель – см. Структура поведенческого акта.

Когнитивная карта – (от лат. cognitio – знание, познание), образ знакомого пространственного окружения. Когнитивные карты создаются и видоизменяются в результате активного взаимодействия субъекта с окружающим миром. При этом могут формироваться К. к. различной степени общности, «масштаба» и организации (например, карта-обозрение или карта-путь в зависимости от полноты представленности пространственных отношений и присутствия выраженной точки отсчета).

Когнитивная психология – (от лат. cognitio – знание, познание), одно из ведущих направлений современной зарубежной психологии, изучающее структуру и протекание познавательных процессов человека. Возникла в США в конце 50–х гг. XX в. как реакция на характерное для бихевиоризма отрицание роли психических процессов и их структурной организации в деятельности человека. Развитие К. п. было подготовлено работами в области гештальтпсихологии, в которых подчёркивалась роль восприятия в обучении, а также работами К. Левина и Э. Толмена, показавшими зависимость поведения человека от его субъективного представления окружающей действительности – т.н. когнитивных карт.

Когнитивный процесс – познавательный процесс – вид поведения животных и человека, в основе которого лежит не условно-рефлекторный ответ на воздействие внешних стимулов, а формирование внутренних (мысленных) представлений о событиях и связях между ними.

Козодой – ночная насекомоядная птица с широкой плоской головой; похожа на ласточку. Отряд козодоев.

Комиссура – (лат. commissura, от committo – соединяю), в анатомии животных и чело-

века – соединение, спайка. Например, спайки, соединяющие губы в углах рта.

Коммуникативная система – см. Коммуникация.

Коммуникативный – см. Коммуникация.

Коммуникация – передача информации животным, осуществляемая при помощи зрения, слуха, обоняния, осязания. К. может осуществляться как при непосредственном контакте между животными, так и с помощью различных меток, специально наносимых на различные предметы на местности. Выделяют следующие системы К. животных: тактильная, химическая, акустическая и оптическая.

Комфортное поведение – биологическая форма поведения направленная на удовлетворение гигиенических или комфортных потребностей животного.

Конвергентный – см. Конвергенция.

Конвергенция – (от лат. *convergo* – приближаюсь, схожусь), в биологии – возникновение сходства в строении и функциях у относительно далеких по происхождению групп организмов в процессе эволюции. Результат обитания в сходных условиях и одинаково направленного естественного отбора. Ср. Дивергенция.

Контактные анализаторы – органы, при которых животное получает информацию об объектах, находящихся в непосредственном контакте с его телом. К контактными анализаторам относятся органы вкуса и осязания.

Концентрация возбуждения – см. Условный рефлекс.

Концентрация торможения – см. Условный рефлекс.

Концептуальный – см. Концепция.

Концепция – (от латинского *conceptio* – понимание, система), определенный способ понимания, трактовки каких-либо явлений, основная точка зрения, руководящая идея для их освещения; ведущий замысел, конструктивный принцип различных видов деятельности.

Концепция Леонтьева – Фабри – концепция эволюции психики, предложенная А.Н. Леонтьевым и дополненная К.Э. Фабри, на основе которой строится курс «Сравнительная психология» в вузах России.

Концепция функциональной системы – см. Функциональная система.

Конъюгация – форма полового процесса, при котором происходит слияние двух физиологически равноценных клеток. Наблюдается у некоторых одноклеточных организмов.

Кора головного мозга – верхний слой больших полушарий головного мозга – слой серого вещества (толщиной 1–5 мм), покрывающий полушария большого мозга у млекопитающих животных и человека; высший отдел центральной нервной системы, регулирующий и координирующий все жизненно важные функции организма при его взаимодействии с окружающей средой. Кора больших полушарий – материальный субстрат высшей нервной деятельности (хотя эта деятельность – результат работы мозга как единого целого). У человека кора больших полушарий составляет в среднем 44% от объема полушарий, ее поверхность – до 1670 см<sup>2</sup>.

Кортиев орган – (по имени итальянского гистолога А. Корти – А. Corti), периферическая часть звуковоспринимающего аппарата у позвоночных животных и человека, преобразует звуковые колебания в нервное возбуждение. Расположен в улитке уха.

Кортизон – гормон животных и человека, вырабатываемый корой надпочечников (кортикостероид). Участвует в регуляции обмена белков, жиров и углеводов в организме. По биологическому действию близок к гидрокортизону.

Кортикостероиды – гормоны животных и человека, вырабатываемые корой надпочечников. Регулируют минеральный обмен (т.н. минералокортикоиды – альдостерон, кортексон) и обмен углеводов, белков и жиров (т.н. глюкокортикоиды – гидрокортизон, кортизон, кортикостерон, влияющий и на минеральный обмен).

Кочевки – относительно недалекие и краткосрочные передвижения животных в поисках пищи, мест отдыха и пр. При кочевках, в отличие от миграции, область, в которую животные перемещаются, соприкасается или частично перекрывается областью, где они находились до начала передвижения.

Кочевой образ жизни – образ жизни, при котором животные совершают постоянные кочевки с одного места на другое.

Краткосрочная (кратковременная) память – тип памяти, который характеризуется временем хранения информации от долей секунда до десятков минут и разрушается воздействием, влияющими на согласованную работу нейронов (электрошок, наркоз, гипотермия и т.д.).

Креационизм – (от лат. creatio – сотворение), религиозное учение о сотворении мира Богом из ничего. Характерен для теистических религий – иудаизма, христианства, ислама.

Крыса-пасюк – (пасюк – амбарная крыса), млекопитающее отряда грызунов. Распространена широко. Живет в постройках человека. Наносит огромный ущерб порчей продуктов. Переносчик возбудителя чумы и других инфекционных болезней.

Лактация – (от лат. lacto – кормлю молоком), образование молока в молочных железах. Начинается после родов под действием гормонов. Если молоко при помощи сосания его детенышем не выводится из железы, лактация прекращается.

Лангуры – (обыкновенные тонкотелы), обезьяны, относящиеся к семейству узконосых.

Латентное обучение – по определению У. Торпа, «...образование связи между индифферентными стимулами или ситуациями в отсутствие явного подкрепления».

Латерализация функций головного мозга – процесс перераспределения психических функций между левым и правым полушариями головного мозга, происходящий в онтогенезе. Для человека характерно, что специализация полушарий мозга происходит вплоть до 14–16 лет. До 12 лет еще не происходит разделения функций доминантного и субдоминантного полушарий мозга, поэтому при поражении левого полушария не происходит нарушений речевой деятельности. Специализация полушарий носит достаточно дифференцированный характер, поэтому возможно различное соотношение доминантности полушарий в отношении речи, слуха, зрения, право– или леворукости. При этом доминантность руки не связана прямо, например, с доминированием речевых центров.

Легавые подружейные собаки – охотничьи собаки, используемые для охоты на пернатую дичь.

Лемминги – мелкие млекопитающие подсемейства полевок, отряда грызунов, обитающие главным образом в тундре. В некоторые годы размножаются в огромных количествах и предпринимают далекие миграции.

Лемур-долгопят – см. Лемуры (лемуровые).

Лемуры (лемуровые) – семейство полуобезьян отряда приматов. Обитают в тропиках Африки (лори), на острове Мадагаскар (лемуры, индри), в Южной и Юго-Восточной Азии (тупайи, долгопяты). Главным образом ночные или сумеречные животные. Живут чаще небольшими группами.

Ленивец – млекопитающее из отряда неполнозубых, обитающее в Южной Америке, лазящее по деревьям и плохо приспособленное к ходьбе по земле.

Лидер – особь, на которой постоянно или в течение какого-либо времени концентрируется внимание других особей и которая благодаря этому своим поведением определяет направление и скорость движения, места и время кормежки и отдыха и другие формы деятельности стада в целом. При этом, в отличие от вожаков, лидеры, как правило, не производят каких-либо действий, направленных на активное руководство стадом; их роль в синхронизации деятельности стада целиком основывается на подражании со стороны остальных особей.

Линейная иерархия – иерархия, при которой особь А доминирует над особью Б, особь Б доминирует над особью В и т.д. Каждая особь в популяции имеет свой ранг.

Логовники – животные, живущие в логовах.

Локомоторные игры – игры животных, проявляющиеся в виде активных движений.

Локомоция – (от лат. locus – место и motio – движение), движение животных и человека, обеспечивающее активное перемещение в пространстве; важнейшее приспособление к обитанию в разнообразных условиях среды (плавание, летание, ходьба).

Макак лапундер – см. Макаки.

Макаки – род обезьян семейства узконосых. Обитают в Азии, Африке и южной Европе (Гибралтар). Всеядны. Образ жизни полудревесный, групповой, с ярко выраженной иерархией. Классические лабораторные животные, особенно резус.

Макак-резус – см. Макаки.

Макросматики – животные с хорошо развитыми органами обоняния.

Манакин – тропическая птица.

Мандрил – 1) обезьяна рода павианов. Длина тела до 1 м (самки мельче). Самцы мандрила – наиболее ярко и причудливо окрашенные животные среди млекопитающих: морда красного и ярко-голубого цвета, бакенбарды и борода желтые и оранжевые; шерсть на верхней части тела оливково-коричневая, на брюхе – серебристо-серая; околхвостая кожа красновато-фиолетовая. Обитают в экваториальных лесах Зап. Африки. Держатся группами, иногда объединяются в стада.

Манипуляционные игры – игры, при которых животные активно манипулируют и играют с разнообразными предметами.

Материализм – (от лат. *materialis* – вещественный), философское направление, которое исходит из того, что мир материален, существует объективно, вне и независимо от сознания, что материя первична, никем не сотворена, существует вечно, что сознание, мышление – свойство материи, что мир и его закономерности познаваемы. Материализм противоположен идеализму; их борьба составляет содержание историко-философского процесса. Термин «материализм» употребляется с XVII в. главным образом в смысле физических представлений о материи, а с нач. XVIII в. в философском смысле для противопоставления материализма идеализму. Исторические формы материализма: античный материализм (Демокрит, Эпикур), материализм эпохи Возрождения (Б. Телезио, Дж. Бруно), метафизический (механистический) материализм XVII-XVIII вв. (Г. Галилей, Ф. Бэкон, Т. Гоббс, П. Гассенди, Дж. Локк, Б. Спиноза; французский материализм XVIII в. – Ж. Ламетри, К. Гельвеций, П. Гольбах, Д. Дидро), антропологический материализм (Л. Фейербах), диалектический материализм (К. Маркс, Ф. Энгельс, В.И. Ленин).

Медиатор нервного возбуждения – см. Возбуждение, Нейромедиатор.

Мейбомиевы железы – (по имени немецкого анатома Г. Мейбома – H. Meibom) слезные железы, расположенные в веках человека и млекопитающих животных (кроме однопроходных, ластоногих и китов). Выделения мейбомиевых желез смазывают края век, предохраняя их от смачивания слезой; по-видимому, содержат бактерицидные вещества.

Метаморфоз – глубокое преобразование строения организма, в процессе которого личинка превращается во взрослую особь.

Метод Каспар-Хаузера – см. Депривационный метод.

Метод муляжей – см. Муляж.

Метод радиоактивных изотопов – см. Сканирование.

Механорецепторы – сенсорные структуры животных, воспринимающие различные механические раздражения из внешней среды или внутренних органов.

Мечение территории – нанесение животным специфических пахучих или зрительных меток на выдающиеся объекты окружающей среды с целью информации о себе для других особей того же или других видов. Те же функции выполняют и громкие крики, издаваемые животным. Мечение территории способствует созданию биологического сигнального поля. См. Биологическое сигнальное поле.

Микропопуляция – минимальная социальная ячейка, цельность и самостоятельность которой поддерживаются в основном ее собственными, внутренними механизмами. Эти популяционные группировки генетики называют «демами». (Эрлих, Холм). По определению Н.П. Наумова (1977), подобное объединение особей именуется «парцеллой».

Микрофлора – (микробная флора) совокупность микроорганизмов, обитающих в определенной среде – почве, воде, воздухе, пищевых продуктах, в организмах человека, животных и растений. В 1 мл воды может содержаться от 5 до 100 тыс. клеток, в 1 г почвы – 2–3 млрд. Кожа, слизистые оболочки, кишечник животных и человека имеют постоянную, т.н.

нормальную, микрофлору.

Моногамия – форма отношений между полами у животных, при которых один самец за сезон спаривается с одной самкой.

Морфологические признаки – см. Морфология.

Морфология – (от греч. *morphe* – форма и *logos* – учение), в биологии – наука о форме и строении организмов. Выделяют морфологию животных и человека, к которой относят анатомию, эмбриологию, гистологию и цитологию, и морфологию растений, которая изучает строение и формообразование, главным образом на организменном уровне, а также на эволюционно-видовом (в связи с эволюцией формы). Морфология человека – раздел антропологии, изучающий закономерности изменчивости организма человека (возрастные, половые, территориальные, профессиональные), а также вариации отдельных его частей. Данные морфологии человека используются в учении об антропогенезе, расоведении и прикладной антропологии.

Моторная функция – см. Моторное развитие.

Моторное развитие – процесс формирования произвольных движений животного и человека, включающий созревание нервных центров управления движениями, двигательных единиц и метаболических свойств скелетно-мышечных волокон. Проявляется в динамике усложнения двигательных действий, развития двигательных качеств и формирования двигательных навыков. Моторное развитие зависит от наследственности, социально-бытовых условий, организации физического воспитания, двигательного опыта, состояния здоровья, типологических особенностей.

Мочевые точки – определенные места, где оставляют свои метки при помощи мочи все обитающие в данном месте представители данного вида.

Муляж – (франц. *mouflage* – от *mouler* – отливать в форму), точное воспроизведение какого-либо объекта (из гипса, папье-маше и др.), обычно раскрашенное. Служит, главным образом, наглядным пособием.

Муравьи-фуражиры – муравьи, в обязанности которых входит доставка корма.

Мускус – пахучий продукт животного или растительного происхождения. Выделяется специфическими мускусными железами, играет роль химического сигнала для мечения территории, привлечения особей другого пола, служит для смазки шерсти и т.д.

Мускусная железа – видоизмененные кожные железы некоторых пресмыкающихся и млекопитающих, вырабатывающие мускус.

Мухоловка-пеструшка – птица семейства мухоловок из отряда воробьиных, один из самых обычных видов средней полосы России.

Мышкование – способ охоты представителей семейства собачьих на мелких мышевидных грызунов.

Мышление – представляет собой самую сложную форму психической деятельности человека, вершину ее эволюционного развития. Очень важным аппаратом мышления человека, существенно усложняющим его структуру, является речь, которая позволяет кодировать информацию с помощью абстрактных символов. Мышление позволяет получать знание о таких объектах, свойствах и отношениях реального мира, которые не могут быть непосредственно восприняты на чувственной ступени познания. Формы и законы мышления изучаются логикой, механизмы его протекания – психологией и нейрофизиологией.

Психологи выделяют следующие формы мышления человека:

– наглядно-действенное, базирующееся на непосредственном восприятии предметов в процессе действий с ними;

– образное, опирающееся на представления и образы;

– индуктивное, опирающееся на логический вывод «от частного к общему» (построение аналогий);

– дедуктивное, опирающееся на логический вывод «от общего к частному» или «от частного к частному», сделанный в соответствии с правилами логики;

– абстрактно-логическое, или вербальное, мышление, представляющее собой наиболее

сложную форму.

Вербальное мышление человека неразрывно связано с речью. Именно благодаря речи, т.е. второй сигнальной системе, мышление человека становится обобщенным и опосредованным. Принято считать, что процесс мышления осуществляется с помощью следующих мыслительных операций – анализа, синтеза, сравнения, обобщения и абстрагирования. Результатом процесса мышления у человека являются понятия, суждения и умозаключения.

Наглядно-действенное мышление – форма мышления, вплетенная в реальное манипулирование предметами и обслуживающая, прежде всего практические задачи. По мере усложнения этой формы мышления происходит постепенное отделение выполняемых действий – по разрешению проблемной ситуации от внешних наглядно воспринимаемых условий. При этом происходит создание внутреннего пространства действия, в котором отношения между элементами проблемной ситуации предстают в достаточно схематизированном виде. См. также Мышление.

Наземные амфибии – амфибии, ведущие во взрослом состоянии наземный образ жизни. См. Амфибии.

Наследственные координации – см. Фиксированные комплексы действий.

Наружное оплодотворение (осеменение) – выделение половых продуктов самцом и самкой во внешнюю среду, чаще всего в воду, где и происходит оплодотворение. Характерно для рыб и амфибий.

Научение – см. Обучение.

Неассоциированное обучение – простейшие формы обучения, связанные, как правило, с угашением реакции на биологически мало значимые раздражители. Например, привыкание.

Неврозы – (от греч. *neuron* – нерв), группа наиболее распространенных нервно-психических расстройств, психогенных по своей природе, в основе которых лежит непродуктивно и нерационально разрешаемое противоречие между личностью и значимыми для нее сторонами действительности, сопровождаемое возникновением болезненно-тягостных переживаний неудачи, неудовлетворения потребностей, недостижимости жизненных целей, невосполнимости потери и т.д. Это противоречие – невротический конфликт, закладывается преимущественно в детстве в условиях нарушенных отношений с микросоциальным окружением, в первую очередь с родителями. При Н. на первый план выступают расстройства эмоциональной сферы. Затруднение с поиском выхода из переживаний влечет за собой психическую и физиологическую дезорганизацию личности, формирование симптомов Н. Клинически выделяются три основные формы Н.: неврастения, истерия, невроз навязчивых состояний. Основными симптомами неврастения, возникающей преимущественно при длительно действующих психотравмирующих факторах, являются раздражительная слабость (возбудимость в сочетании с легкой истощаемостью), лабильность эмоций, неустойчивое настроение, часто пониженное.

Незрелорожденные – детеныши, рождающиеся неспособными к самостоятельному существованию и нуждающиеся в длительной опеке со стороны матери.

Нейроанатомия – область анатомии, изучающая строение нервной системы на всех иерархических уровнях: макроскопическом, микроскопическом и ультрамикроскопическом.

Нейрорегуляция – регулирующее воздействие нервной системы на ткани, органы и их системы, обеспечивающее согласованность их деятельности и нормальное существование организма как целого в меняющихся условиях среды.

Нейромедиатор – (Neurotransmitter) химический посредник, освобождающийся из пресинаптического нервного окончания и передающий нервный импульс в синапсе постсинаптическому окончанию, мышечному волокну или железе, которые эти нервы иннервируют. Основными нейромедиаторами в периферической нервной системе являются ацетилхолин и норадреналин (секретируются нервными окончаниями симпатической нервной системы). В центральной нервной системе, наряду с ацетилхолином и норадреналином, нейромедиаторами являются дофамин, серотонин, гаммааминобутировая кислота и некоторые другие веще-

ства.

Нейрон – (от греч. *neurōn* – нерв), нервная клетка, состоящая из тела и отходящих от него отростков – относительно коротких дендритов и длинного аксона; основная структурная и функциональная единица нервной системы. Нейроны проводят нервные импульсы от рецепторов в центральную нервную систему (чувствительный нейрон), от центральной нервной системы к исполнительным органам (двигательный нейрон), соединяют между собой несколько других нервных клеток (вставочные нейроны). Взаимодействуют нейроны между собой и с клетками исполнительных органов через синапсы. У колорадского жука число нейронов 102, у человека – более 1010.

Нейросекретция – свойство некоторых (т.н. нейросекреторных) нервных клеток вырабатывать и выделять в кровь или тканевую жидкость физиологически активные продукты – нейрогормоны. У позвоночных животных и человека осуществляется главным образом гипоталамусом.

Нейрофизиологический метод – см. Нейрофизиология.

Нейрофизиология – раздел физиологии животных и человека, изучающий функции нервной системы и ее основных структурных единиц – нейронов.

Необихевиоризм – направление в американской психологии, возникшее в 30–х гг. XX в. Восприняв главный постулат бихевиоризма о том, что предмет психологии – объективно наблюдаемые реакции организма на стимулы внешней среды, необихевиоризм дополнил его понятием переменных промежуточных как факторов, служащих посредующим звеном между воздействием стимулов и ответными мышечными движениями. Следуя методологии операционализма, Н. полагал, что содержание указанного понятия (обозначавшего «ненаблюдаемые» познавательные и мотивационные компоненты поведения) выявляется в лабораторных экспериментах по признакам, определяемым посредством операций исследователя. Необихевиоризм свидетельствовал о кризисе «классического» бихевиоризма, неспособного объяснить целостность и целесообразность поведения, его регулируемость информацией об окружающем мире и зависимость от потребностей организма. Используя идеи гештальтпсихологии и фрейдизма, (Э.Ч. Толмен), а также павловского учения о высшей нервной деятельности (К.Л. Холл), Н. стремился преодолеть ограниченность исходной бихевиористской доктрины, сохранив, однако, ее основную установку на биологизацию человеческой психики.

Неонатальный (ранний постнатальный) период – период новорожденности; у зрелорожденных детенышей фактически отсутствует.

Нервная система – совокупность анатомических структур, образованных нервной тканью. Нервная система состоит из множества нейронов, передающих информацию в виде нервных импульсов в различные участки тела и получающих ее от них для поддержания активной жизнедеятельности организма. Нервная система подразделяется на центральную и периферическую. Головной и спинной мозг образуют центральную нервную систему; к периферической относятся парные спинномозговые и черепные нервы с их корешками, их ветви, нервные окончания и ганглии. Существует еще одна классификация, согласно которой единую нервную систему также условно подразделяют на две части: соматическую (анимальную) и вегетативную (автономную). Соматическая нервная система иннервирует главным образом органы сомы (тело, поперечнополосатые, или скелетные, мышцы, кожу) и некоторые внутренние органы (язык, гортань, глотка), обеспечивает связь организма с внешней средой. Вегетативная (автономная) нервная система иннервирует все внутренности, железы, в том числе и эндокринные, гладкие мышцы органов и кожи, сосуды и сердце, регулирует обменные процессы во всех органах и тканях. Вегетативная нервная система, в свою очередь, подразделяется на две части: парасимпатическую и симпатическую. В каждой из них, как и в соматической нервной системе, выделяют центральный и периферический отделы. Основной структурной и функциональной единицей нервной системы является нейрон (нервная клетка).

Неугасающее торможение – см. Торможение.



Норники – животные, живущие в норах – углублениях под землей с ходом наружу, вырытых самим животным.

Облигатное обучение – комплекс специфических навыков, необходимых представителю каждого вида, определяющих типичное для данного вида поведение.

Обоняние – восприятие организмом посредством органов обоняния определенных свойств (запахов) различных веществ, присутствующих в окружающей среде. Наземные животные воспринимают пахучие вещества в виде паров, а водные – в виде растворов. Обоняние – один из видов хеморецепции, характеризующийся низкими порогами чувствительности, индивидуальным узнаванием стимула, имеющего лишь сигнальное значение. Роль обоняния в поведении и степень развития органов обоняния у животных разных видов весьма различны.

Обонятельный эпителий – эпителий специфического строения, выстилающий органы обоняния изнутри.

Обонятельная луковица – центральный отдел обонятельной системы, в виде особых выростов головного мозга.

Обонятельные сенсиллы – специализированные образования, служащие для восприятия запаха и расположенные на усиках-антеннах насекомых.

Оборонительное поведение – поведение, направленное на защиту организма от повреждающих факторов.

Оборотень – человек, обращенный или способный – по мифологическим представлениям – обращаться с помощью волшебства в какое-либо животное или в какой-либо предмет.

Оборотничество – см. Оборотень.

Образец поведения – термин, предложенный американскими исследователями Дж. Фуллером и Р. Скоттом, означающий примерно то же, что «унитарная реакция».

Образная память – см. Память, Образное мышление. Образная П. характеризуется преимущественной направленностью на определённые образы (зрительные, слуховые, тактильные и др.).

Образное мышление – мышление в виде образов; входит как существенный компонент во все без исключения виды человеческой деятельности, какими бы развитыми и отвлечёнными они ни были. Основная функция образного мышления – создание образов и оперирование ими в процессе решения задач. Реализация этой функции обеспечивается специальным механизмом представления, направленным на видоизменение, преобразование уже имеющихся образов и создание новых образов, отличных от исходных. Создание образа по представлению осуществляется при отсутствии объекта восприятия и обеспечивается его мысленным видоизменением. В результате создается образ, отличный от того наглядного материала, на котором он первоначально возник. Таким образом, деятельность представления, на каком бы уровне она ни осуществлялась, обеспечивает создание нового по отношению к исходному, т.е. является продуктивной. Поэтому деление образов на репродуктивные и творческие (продуктивные) некорректно. Образное мышление оперирует не словами, а образами. Это не означает, что здесь не используются словесные знания в виде определений, суждений и умозаключений. Но в отличие от словесно-дискурсивного мышления, где словесные знания являются основным его содержанием, в образном мышлении слова используются лишь как средство выражения, интерпретации уже выполненных преобразований образов. Понятия и образы, которыми оперирует мышление, составляют две стороны единого процесса. Будучи более тесно связанными, с отражением реальной действительности, образ дает знание не об отдельных изолированных сторонах (свойствах) этой действительности, а представляет собой целостную мысленную картину отдельного участка действительности. Пространственное мышление является разновидностью образного.

Обратная афферентация – см. Функциональная система.

Обстановочная афферентация – см. Функциональная система.

Обучение – изменения (краткосрочные или долговременные) в поведении, обусловленные индивидуальным опытом.

Обучаемость – 1) способность к усвоению знаний и способов действий, готовность к переходу на новые уровни обученности; 2) индивидуальные показатели скорости и качества усвоения человеком знаний, умений и навыков в процессе обучения. Различают общую О. как способность усвоения любого материала и специальную О. как способность усвоения отдельных видов материала (различных наук, искусств, видов практической деятельности). Первая является показателем общей, а вторая – специальной одаренности индивида. Обучаемость как способность к учению и усвоению отличается от способности к самостоятельному познанию и не может быть полностью оценена одними показателями его развития. Максимальный уровень развития О. определяется возможностями самостоятельного познания.

Овсянка-просянка – маленькая перелётная птица отряда воробьиных, семейства овсянковых. Длина 18–20 см. Обитает в Европе, Северо-Западной Африке и Юго-Западной Азии; встречается также от юга Белоруссии до юго-востока Казахстана на полях, лугах, в степях.

Одинокый образ жизни – образ жизни, при котором животное вне сезона размножения живет в одиночку.

Ольфакторная коммуникация – обоняние, хемокоммуникация.

Ольфакторный контакт – см. Обоняние.

Омматидий (Фасетка) – (от греч. *omma* – глаз), структурно-функциональная единица фасеточного глаза насекомых и некоторых других беспозвоночных. Состоит из роговицы, хрусталика и нервных клеток. Число омматидий в каждом глазу от нескольких десятков (у рабочего муравья) до 30 тыс. (у стрекозы).

Онтогенез – (от греч. *on*, *ontos* – сущее и *genesis* – рождение, происхождение), индивидуальное развитие организма – совокупность преобразований, претерпеваемых организмом от зарождения до конца жизни. Термин введен немецким биологом Э. Геккелем (1866); процесс развития индивидуального организма. В психологии онтогенез – формирование основных структур психики индивида в течение его детства; изучение О. – главная задача детской психологии.

Оогенез – совокупность последовательных процессов развития женской половой клетки от первичной половой клетки до зрелого яйца.

Ооцит – (от греч. *oov* – яйцо) – женская половая клетка в период ее роста в яичнике.

Оперантное обусловливание (обучение) – форма научения, характеризующаяся тем, что подкрепляется то спонтанное поведение, которое признается желательным. Термин введен американским психологом Б.Ф. Скиннером для обозначения особого пути образования условных связей (см. Условный рефлекс). В отличие от классического (павловского) пути, названного Скиннером респондентным, при О. о. животное сначала производит какое-нибудь движение (спонтанное или инициированное экспериментатором), а затем получает подкрепление. Это различие Скиннер проводит безотносительно к биологическому смыслу условных рефлексов. При этом упускается из виду важнейшая роль активной ориентировочной деятельности животного, с помощью которой оно выделяет существенные характеристики ситуации и устанавливает значимые отношения между элементами внешней среды и собственными движениями, что во многом предопределяет ход и динамику образования условных рефлексов, как оперантных, так и респондентных.

Оперантный – см. Оперантное обусловливание.

Опосредованное обучение – обучение методом подражания, имитационное обучение.

Орангутан – одна из самых больших человекообразных обезьян Африки и Индийских островов, с длинными руками и жесткой рыжей шерстью, живущая на деревьях.

Орган боковой линии – система органов чувств у круглоротых, рыб и некоторых земноводных, живущих в воде. Локализована в коже и подкожных структурах тела и головы. Состоит из каналов, заполненных жидкостью специфического ионного состава, ампул и поверхностных эпидермальных органов. Основной механорецепторной единицей органов боковой линии является невромаст, который содержит группу чувствительных волосковых клеток, подобных сенсорным клеткам органов слуха и вестибулярного аппарата. На рецеп-

торных клетках невромастов оканчиваются разветвления афферентных и эфферентных нервных волокон. Раздражителями рецепторов служат потоки воды и низкочастотные колебания среды. Органы боковой линии воспринимают направление и скорость течения, позволяют животным обходить препятствия и ориентироваться, не пользуясь зрением. У некоторых круглоротых и рыб органы боковой линии содержат высокочувствительные электрорецепторы, имеющие специфическое строение. Расположение и строение органов боковой линии у многих видов рыб – систематический признак.

Органеллы – (от греч. *organon* – орудие, инструмент, орган), «органы» простейших, выполняющие различные функции: двигательные и сократительные, рецепторные, нападения и защиты, пищеварительные, экскреторные и секреторные. Часто термин «органеллы» употребляют как синоним органоидов; (*Organelle*) специализированная субклеточная частица, выполняющая определенную функцию. Например, ядро, эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, лизосомы, митохондрии и др.

Орнитология – (от греч. *ornis, ornithos* – птица), раздел зоологии, изучающий птиц.

Ортокинез – см. Кинез.

Осфрадий – (от греч. *osphrainomai* – нюхаю, обоняю), чувствительный орган моллюсков, расположенный в мантийной полости на пути тока воды к жаберным органам. Выполняет функцию обоняния, воспринимает изменение осмотического давления.

Отрицательная индукция – см. Условный рефлекс.

Охранительное торможение – см. Торможение.

Павианы – обезьяны, относящиеся к семейству узконосых. Имеют удлинённую, похожую на собачью, голову, поэтому их называют собакоголовыми. Характерным признаком павианов является мозолистая, утолщённая, яркоокрашенная кожа на ягодицах. Яркий красный цвет этих частей, свойственный многим П., зависит не от пигмента, а от сильно развитых здесь кровеносных сосудов; при возбуждении животного этот цвет становится особенно ярким, при болезни бледнеет, после смерти пропадает. Живут большими стадами. Ведут наземный образ жизни. Используются в качестве лабораторных животных.

Пальмовый вор – беспозвоночное животное отряда десятиногих ракообразных. Обитает на тропических островах Индийского и в западной части Тихого океана. Питается содержимым расколотых плодов пальм.

Пальпация – (от лат. *palpatio* – ощупывание), врачебный метод исследования больного – последовательное ощупывание поверхностных тканей и глубже лежащих органов, позволяющее установить, напр., температуру и влажность кожного покрова, величину, положение, характер поверхности и консистенцию некоторых внутренних органов, свойства пульса, а также реакцию больного на пальпацию (напр., ощущение боли).

Пальпы – челюсти пауков.

Память – психофизиологический процесс, выполняющий функции закрепления, сохранения и воспроизведения опыта. Обеспечивает накопление впечатлений об окружающем мире, служит основой приобретения знаний, навыков и умений и их последующего использования. П. осуществляет связь времён – прошлого, настоящего и будущего и является важной психической функцией, обеспечивающей развитие личности и её обучение. В соответствии с функциями П. различают её основные процессы: запоминание, сохранение, воспроизведение, а также забывание. Главный среди них – запоминание, которое определяет прочность и длительность сохранения информации, полноту и точность её воспроизведения. Использование человеком приобретённого опыта осуществляется посредством восстановления ранее усвоенных знаний, умений и навыков. Наиболее простой его формой является узнавание. Более сложная форма – воспроизведение таких объектов прошлого опыта, которые в данный момент не воспринимаются. Забывание проявляется по-разному – от отдельных ошибок в припоминании и узнавании до невозможности не только припомнить, но и узнать ранее воспринятое. Виды П. различаются в зависимости от характера запоминаемого материала, способа его запоминания и времени удержания в П. В соответствии с типом материала выделяют вербальную (словесную), образную, двигательную и эмоциональную П. Развёрнутую харак-

теристику этих видов П. дал П.П. Блонский.

Отличительной чертой детской П. является её наглядно-образный характер. Ребёнок лучше запоминает предметы и картины, а из словесного материала – преимущественно образные и эмоционально окрашенные рассказы и описания. Отвлечённые понятия и рассуждения, ещё плохо понимаемые, не запоминаются маленькими детьми. В школьном возрасте под влиянием систематического обучения развитие П. значительно интенсифицируется. При этом наблюдаются не только количественное увеличение объёма и скорости запоминания и воспроизведения, но и ряд качественных изменений. Усиливается использование всякого рода «опор», играющих в процессах П. опосредствующую роль, в силу чего запоминание и воспроизведение у школьников всё более начинают носить опосредованный (а не непосредственный, как это было раньше) характер. Психологами разработаны многочисленные приёмы усовершенствования П. При всём их многообразии в их основе лежит главный принцип: логическая организация запоминаемого материала в противовес малопродуктивному механическому заучиванию.

Параподии – (от греч. пара – возле, при и podion – ножка), боковые выросты тела у многощетинковых червей; расположены попарно на каждом сегменте. Служат для движения.

Партеногенез – одна из форм полового размножения, при которой женские половые клетки развиваются без оплодотворения, вследствие чего рождаются только особи женского пола.

Парцелла – (франц. parcelle – букв. – частица), небольшой земельный участок, на котором крестьянин ведет хозяйство. В этологии парцелла (парцеллярная группировка) – элементарная структурная внутрипопуляционная ячейка, состоящая из встречающихся друг с другом особей, связи между которыми поддерживаются средствами социального поведения. Понятие «парцелла» во многом соответствует понятию «дем».

Парцеллярная группировка – см. Парцелла.

Пеккари – представители особого семейства, относящегося к нежвачным парнокопытным. Известны с олигоцена. Сходны по внешнему облику со свиньями, но отличаются более легким телосложением.

Период морфофизиологической зрелости – взрослое состояние, активный репродуктивный период жизни животного.

Период новорожденности – см. Неонатальный период.

Период полового созревания – период онтогенеза, предшествующий взрослению.

Период смешанного вскармливания – период онтогенеза, в течение которого детеныши, наряду с питанием молоком матери, начинают потреблять и корма, характерные для питания вида.

Периоды развития – стадии развития живого организма, специфические для определенных возрастных этапов, характеризующиеся вполне определенными особенностями физиологии и поведения животного.

Персонифицированное сообщество – см. Индивидуализированное сообщество.

Перцептивная психика – по А.Н. Леонтьеву, психика, которая характеризуется способностью отражения внешней объективной действительности уже не в форме отдельных элементарных ощущений, вызываемых отдельными свойствами или их совокупностью, но в форме отражения вещей. Деятельность животного определяется на этой стадии тем, что выделяется содержание деятельности, направленное не на предмет воздействия, а на те условия, в которых этот предмет объективно дан в среде.

Перцепторный аппарат – см. Перцепция. Перцептивный механизм.

Перцепция. Перцептивный механизм – (от лат. percipere – представление, восприятие), 1) сложный процесс приема и преобразования информации, обеспечивающий отражение объективной реальности и ориентировку в окружающем мире; 2) психическое восприятие, непосредственное отражение объективной действительности органами чувств; 3) процесс непосредственного активного отражения когнитивной сферой человека внешних и внутренних предметов (объектов), ситуаций, событий, явлений и т.п. (см. Восприятие).

Пескожил – семейство морских многощетинковых червей. Обитают в зоне, обнажающейся во время отлива.

Пищевой корковый центр – см. Кора головного мозга.

Пищедобывательное поведение – биологическая форма поведения, связанная с добычей пищи.

Планарии – низшие черви, относящиеся к типу плоских.

Плотоядный – хищный.

Подростковый период – см. Ювенильный период.

Поисковое поведение – см. Структура поведенческого акта.

Полиандрия – форма половых отношений, при которой одна самка на протяжении сезона размножения спаривается с несколькими самцами.

Полигамия – система брачных отношений, при которых одна особь (обычно самец) за сезон размножения спаривается более чем с одним представителем противоположного пола.

Полихеты – многощетинковые черви, класс кольчатых червей.

Половое запечатление – запечатление животным представителя противоположного пола своего вида в качестве полового партнера, осуществляемое в определенный период онтогенеза.

Половое размножение – различные формы размножения организмов, при которых новый организм развивается обычно из зиготы, образующейся в результате слияния женской и мужской половых клеток – гамет.

Половой диморфизм – различия признаков мужского и женского пола.

Половой отбор – форма естественного отбора, основанная на соперничестве особей одного пола (чаще мужского) за спаривание с особями противоположного пола.

Половые аттрактанты – вещества, чаще всего феромоны, способствующие привлечению особей противоположного пола.

Половой цикл – периодически повторяющиеся у половозрелых животных морфофизиологические процессы, связанные с размножением.

Порядок клевания – появление определенного типа иерархической системы в отношениях между курами. Т. Шьелдерупп-Эббе, наблюдая за дерущимися курами, заметил, что некоторые из них могут безнаказанно клевать соседей. При этом он обнаружил упорядоченность отношений между птицами в группе. При формировании группы происходит «выяснение отношений» птиц друг с другом, в ходе которого постепенно выделяется одна, которая первой получает доступ к корму и гоняет от него всех остальных. Ниже ее на иерархической лестнице располагается птица второго ранга, которая превосходит всех, кроме главной, доминантной особи, и так далее. В самом основании находится особь, которую гоняют все члены группы. Каждая особь либо превосходит по силе партнера, либо уступает ему. Такая иерархическая система образуется при столкновении птиц в борьбе за место на насесте, пищу и др. На ранних этапах ее установления между птицами происходит много драк. После окончательного установления иерархии агрессивные столкновения между курами практически прекращаются, и в группе поддерживается порядок соподчинения особей. Обычно при приближении высокоранговой птицы подчиненные особи уступают ей без сопротивления. Шьелдерупп-Эббе назвал это явление «пек ордер», что в буквальном переводе значит «порядок клевания». Птицы как бы придерживаются его в своем поведении и клюют лишь тех, кто располагается «рангом ниже» их. Подобный тип иерархии называется линейным.

Постнатальный период – развитие животного после рождения. Постнатальный период включает в себя такие периоды как: неонатальный, социализации, ювенильный, полового созревания, морфологической зрелости и старость.

Потребность – специфическая сила живых организмов, обеспечивающая их связь с внешней средой для самосохранения и саморазвития, источник активности живых систем в окружающем мире.

Предадульный период – период полового созревания.

Пренатальный период – то же, что эмбриональный период. См. Эмбриональный (пре-

натальный) период.

Привыкание – относительно устойчивое ослабление реакции вследствие многократного предъявления раздражителя, без какого бы ни было подкрепления. Наиболее простой вид обучения. В противоположность обычному обучению, которое состоит в появлении новых реакций и включении их в поведение, привыкание избавляет животное от необходимости реагировать на раздражители, не имеющие для него никакого значения.

Приматы – отряд класса млекопитающих, включающий 2 подотряда: полуобезьяны и обезьяны. Свыше 200 видов – от лемуров до человека, что ставит отряд приматов в особое положение. Для приматов характерны пятипалые хватательные конечности, способность большого пальца противопоставляться остальным; волосы, покрывающие тело и образующие у некоторых видов мантии, гривы, бороды и пр.; хорошо развитые слух и зрение. Эмоциональное состояние приматов выражается богатым набором звуков и жестов. Обитают главным образом в лесах тропиков и субтропиков. Образ жизни преимущественно дневной, древесный. Живут чаще стадами или семейными группами с достаточно сложной иерархической системой доминирования-подчинения. Размножаются круглый год, у большинства рождается 1 детеныш. Из-за уничтожения естественных местообитаний, браконьерства, бесконтрольного использования в исследовательских целях численность многих приматов резко сокращается. 50 видов и 19 подвидов в – Красной книге Международного союза охраны природы и природных ресурсов.

Принцип обратной связи – см. Условный рефлекс.

Проблемный ящик Торндайка – экспериментальные устройства различной степени сложности, в которое помещаются подопытные, животные с целью изучения характера из двигательных реакций, направленных на то, чтобы выйти из ящика и получить подкрепление рефлекса. Автор – американский психолог и педагог – Торндайк Эдуард Ли (1874–1949). Ход опытов и его результаты изображались графически в виде кривых, на которых отмечались повторные пробы и затраченное время. Характер кривой (названной им «кривой научения») дал Торндайку основание утверждать, что животное действует методом «проб, ошибок и случайного успеха». Весь процесс научения трактовался как простое установление связи между ситуациями и движениями.

Прогестерон – женский стероидный половой гормон позвоночных животных и человека. Вырабатывается главным образом в желтом теле яичников. Подготавливает матку к имплантации и питанию яйца, регулирует обмен веществ в женском организме в период беременности. Прогестерон и его природные и синтетические аналоги (гестагены) применяются в медицине.

Продолговатый мозг – отдел ствола головного мозга, расположенный между варолиевым мостом и спинным мозгом. В продолговатом мозгу находятся ядра черепномозговых нервов, принимающие информацию от вкусовых и слуховых рецепторов, органов равновесия и внутренних органов, и ядра, являющиеся эфферентными (двигательными) центрами для внутренних органов, сосудов, мышц языка и гортани. Некоторые ядра ретикулярной формации продолговатого мозга участвуют в механизме дыхания и кровообращения.

Проприорецептор – (от лат. proprius – собственный, receptor – принимающий), чувственные аппараты (рецепторы) мышц, сухожилий, кожи, суставов, внутреннего уха.

Пространственно-этологическая структура популяции – образовании различного рода группировок, возникающих на основе общения особей. В основе образования группировок лежит приобретение животными того или иного статуса в популяции. Регулирует территориальное размещение и обеспечивает размножение популяции.

Пространственное мышление – см. Мышление.

Процедурная память – см. Память.

Психологическая кастрация – подавление доминирующими особями способности к размножению у особей, занимающих более низкие ступени на иерархической лестнице.

Психонервное представление – внутреннее (мысленное) представление. В основе некоторых видов поведения животных и человека лежит не условно-рефлекторный ответ на воз-

действие внешних стимулов, а формирование внутренних (мысленных) представлений о событиях и связях между ними. И.С. Бериташвили называл их психонервными образами, или психонервными представлениями, Л.А. Фирсов и Т.А. Натишвили – образной памятью. Наличие представлений обнаруживается в тех случаях, когда субъект (человек или животное) совершает действие без влияния какого бы то ни было физически реального стимула. Такое возможно, например, когда он извлекает информацию из памяти или мысленно восполняет отсутствующие элементы действующего стимула. Внутренние представления могут отражать самые разные типы сенсорной информации, не только абсолютные, но и относительные признаки стимулов, а также соотношения между разными стимулами и между событиями прошлого опыта.

Психонервный образ – см. Психонервное представление.

Птенцовые птицы – птицы, птенцы которых вылупляются из яиц беспомощными и не способными к самостоятельному существованию.

Птица-беседочник – см. Беседковые птицы.

Пчела андрена – пчела, ведущая одиночный образ жизни.

Пчела мегашила – пчела, ведущая одиночный образ жизни.

Пчела стенная антофора – пчела, ведущая одиночный образ жизни.

Рабочая память – см. Радиальный лабиринт.

Радиальный лабиринт – методика изучения способности животных к обучению в радиальном лабиринте; предложена американским исследователем Д. Олтоном.

Обычно радиальный лабиринт состоит из центральной камеры и 8 (или 12) лучей, открытых или закрытых (называемых в этом случае отсеками, или коридорами). Перед началом опыта в конец каждого коридора помещают пищу. После процедуры приучения к обстановке опыта голодное животное сажают в центральный отсек, и оно начинает заходить в лучи в поисках пищи. При повторном заходе в тот же отсек животное пищи больше не получает, а такой выбор классифицируется экспериментатором как ошибочный.

По ходу опыта у животного формируется мысленное представление о пространственной структуре лабиринта. Животные помнят о том, какие отсеки они уже посетили, а в ходе повторных тренировок «мысленная карта» данной среды постепенно совершенствуется.

Методом радиального лабиринта можно оценивать

– формирование пространственной памяти животных;

– соотношение таких категорий пространственной памяти, как рабочая и референтная.

Рабочей памятью называют обычно сохранение информации в пределах одного опыта. Референтная память хранит информацию, существенную для освоения лабиринта в целом. Работы с радиальным лабиринтом позволили выявить у животных (главным образом, крыс) наличие определенных стратегий поиска пищи. В самой общей форме такие стратегии подразделяются на алло- и эгоцентрические:

– при аллоцентрической стратегии животное при поиске пищи полагается на свое мысленное представление о пространственной структуре данной среды;

– эгоцентрическая стратегия основана на знании животным конкретных ориентиров и сопоставлении с ними положения своего тела.

Такое деление в большой степени условно, и животное, в особенности в процессе обучения, может параллельно использовать элементы обеих стратегий. Доказательства использования крысами аллоцентрической стратегии (мысленной карты) базируются на многочисленных контрольных экспериментах, в ходе которых либо вводятся новые, «сбивающие» с пути ориентиры (или, наоборот, подсказки), либо меняется ориентация всего лабиринта относительно ранее неподвижных координат и т.д.

Раздражитель – любой материальный агент, внешний или внутренний, осознаваемый или неосознаваемый, выступающий как условие последующих изменений состояния организма. Понятие «Раздражитель» является родовым по отношению к понятиям «стимул» и «сигнал». При наличии фиксированной причинно-следственной связи между данным событием и последующими изменениями в состоянии организма Р. выступает как стимул, а соот-

ветствующее изменение – как реакция. По интенсивности Р. меняются от минимальных (достаточных для возникновения ощущения) до максимальных (при которых еще сохраняется ощущение данного качества), выступая как пороговые: нижний и верхний абсолютные пороги. Р. могут выступать как адекватные (генетически соотнесенные с соответствующими анализаторами) и неадекватные (не соотнесенные, но вызывающие специфические для данного анализатора ощущения). Так, сетчатка обуславливает возникновение зрительных ощущений как при воздействии светом, так и при механических и электрических воздействиях на глаз.

Рак-отшельник – один из видов десятиногих раков, прячущий свое мягкое брюшко в раковину и выставляющий из нее клешни и передние пары ходильных ножек.

Ранний постнатальный период – период новорожденности. То же, что неонатальный период.

Рассудок и Разум – 1) соотносительные понятия философии; у И. Канта рассудок – способность образования понятий, суждений, правил; разум – способность образования метафизических идей. Диалектика рассудка и разума развита Гегелем: рассудок как низшая способность к абстрактно-аналитическому расчленению является предварительным условием высшего, «разумного», конкретно-диалектического понимания. Рассудок нередко понимают, как способность оперировать готовым знанием, разум – как творчество нового знания; 2) два типа работы логического мышления, внутренне связанные как компоненты целостного процесса познания. Рассудок, будучи одним из моментов движения мысли к истине, оперирует в пределах сложившегося знания данными опыта, упорядочивая их согласно твердо установленным правилам, что придает ему характер «некоего духовного автомата» (Б. Спиноза), которому присущи жесткая определенность, строгость разграничений и утверждений, тенденция к упрощению и схематизации. Это позволяет правильно классифицировать явления, приводить знания в систему. Разум дает знания более глубокого и обобщенного характера. Схватывая единство противоположностей, он позволяет постичь различные стороны объекта в их несходстве, взаимопереходах и сущностных характеристиках. Разум обладает способностью анализировать и обобщать как данные чувственного опыта, так и собственные формы, наличные мысли и, преодолевая их односторонность, вырабатывать отображающие диалектику объективного мира понятия. Выход за пределы наличного знания и порождение новых понятий – основное отличие разума от рассудка, предполагающего оперирование уже известными понятиями.

Рассудочная деятельность – совершение животным адаптивного поведенческого акта в экстренно сложившейся ситуации (по Л.В. Крушинскому).

Растормаживание – см. Торможение.

Реакция скупивания – стремление новорожденных детенышей в отсутствие матери сползаться в плотную кучку с целью сохранения тепла.

Реакция следования – стремление детеныша зрелорождающихся видов следовать за объектом, запечатленным в качестве «матери». Особенно выражена у стадных животных, способствует сохранению целостности стада.

Релизеры – см. Структура поведенческого акта.

Репродуктивная изоляция – нескрещиваемость в природных условиях близких видов, обитающих в одной и той же местности. Выделяют несколько форм Р.И.: этологическая, экологическая, сезонная, морфологическая, генетическая и др. Репродуктивная изоляция обуславливает возникновение независимости генофондов двух популяций, которые после этого могут стать самостоятельными видами.

Рептилии – класс позвоночных животных. Характерно смешанное кровообращение; дышат легкими, температура тела непостоянная, кожа у большинства покрыта роговыми чешуями или щитками (защита от высыхания). К современным пресмыкающимся относятся: черепахи, крокодилы, клювоголовые (гаттерия) и чешуйчатые (ящерицы, амфисбены и змеи).

Референтная память – см. Радиальный лабиринт.

Рефлекс – (от лат. reflexus – обращенный, отраженный), реакция на возбуждение рецепторов, опосредованная нервной системой; ответная реакция живого организма, обусловлен-



ная воздействием какого-либо определенного фактора внешней или внутренней среды на анализатор, проявляющаяся в сокращении мышц, выделении секрета. Обычно выделяются условные и безусловные рефлексы. Например, коленный рефлекс (knee jerk) заключается в осуществлении резкого «подбрасывающего» движения ногой, возникающего в результате сокращения четырехглавой мышцы бедра в ответ на растяжение при постукивании по ее сухожилию. Определение этого, а также некоторых других рефлексов, таких как ахиллов и разгибательный локтевой рефлекс, позволяет контролировать состояние спинномозговых нервов, которые участвуют в осуществлении этих рефлексов.

Рефлекс «Что такое?» – ориентировочный рефлекс.

Рефлекторная деятельность – см. Рефлекс.

Рефлекторная дуга – совокупность нервных образований, участвующих в осуществлении рефлекса.

Рефлекторная реакция – см. Рефлекс, Зевота.

Рефлекторный – 1) соотносящийся по знач. с сущ.: Рефлекс, связанный с ним; 2) реагирующий на внешнее раздражение. Непроизвольный, машинальный.

Рефлекторный принцип – см. Рефлекс

Рецептор – (от лат. *recipere* – получать), нервные образования, преобразующие химико-физические воздействия из внешней или внутренней среды организма в нервные импульсы; периферическая специализированная часть анализатора, посредством которой только определенный вид энергии трансформируется в процесс нервного возбуждения. Рецепторы широко варьируют по степени сложности структуры и по уровню приспособленности к своей функции. В зависимости от энергии соответствующего раздражения рецепторы делятся на механорецепторы и хеморецепторы. Механорецепторы обнаружены в ухе, вестибулярном аппарате, мышцах, суставах, в коже и внутренних органах. Хеморецепторы обслуживают обонятельную и вкусовую чувствительность: многие из них находятся в мозге, реагируя на изменения химического состава жидкой среды организма. Зрительные рецепторы также, по существу, являются хеморецепторами. В зависимости от положения в организме и выполняемой функции рецепторов делятся на экстерорецепторы, интерорецепторы и проприорецепторы. К экстерорецепторам относятся дистантные рецепторы, получающие информацию на некотором расстоянии от источника раздражения (обонятельные, слуховые, зрительные, вкусовые); интерорецепторы сигнализируют о раздражителях внутренней среды, а проприорецепторы – о состоянии двигательной системы организма. Отдельные рецепторы анатомически связаны друг с другом и образуют рецептивные поля, способные перекрываться.

Рецессивность – (от латинского *recessus* – отступление), форма взаимоотношений двух аллельных генов, при которой один из них (рецессивный) оказывает менее сильное влияние на соответствующий признак, чем другой (доминантный). Пример рецессивного признака у человека – голубоглазость. Ср. Доминантность.

Ритуализация поведения – эволюционный процесс, в результате которого какая-либо форма поведения изменяется таким образом, что либо становится сигналом, используемым для общения, либо усиливает свою эффективность в качестве такового сигнала. В период перехода от первоначальной функции данной формы поведения к его новой сигнальной функции происходят количественные микроэволюционные изменения, например, изменения порога, частоты, скорости, выраженности или повторности действия, (по Дьюсбери).

Рострум – (от лат. *rostrum* – клюв), 1) предглазничный отдел черепа с челюстями у позвоночных (иногда – только удлинённый предноздревой отдел); 2) известковый рожок раковин моллюсков или другие образования в строении ряда органов.

Саймири – беличьи обезьяны, род цепкохвостых обезьян.

Саламандра – животное, относящееся к хвостатым амфибиям.

Секреция – (от лат. *secretio* – отделение), образование и выделение железистыми клетками особых продуктов – секретов, необходимых для жизнедеятельности организма. Секреция свойственна также некоторыми нейронам (т.н. нейросекреторным), вырабатывающим нейрогормоны, и обычным нервным клеткам, выделяющим специфические вещества – ме-

диаторы.

Сексуальные игры – игры молодняка, сопровождающиеся имитацией полового поведения.

Сеноставка (пищуха) – животное отряда грызунов, ставящее к зиме у входа в нору стожки сена.

Сенсорная депривация – (от лат. *sensus* – чувство, ощущение и *deprivatio* – лишение), продолжительное, более или менее полное лишение человека сенсорных впечатлений, осуществляемое с экспериментальными целями. Воздействие сенсорной депривации на человека изучается путем его погружения в воду в специальном оборудовании (сурдокамере, боксе и др.). В условиях сенсорной депривации у человека актуализируется потребность в ощущениях и аффективных переживаниях, что осознается в форме сенсорного и эмоционального голода. В ответ на недостаточность афферентации активизируются процессы воображения, которые определенным образом воздействуют на образную память. Возникают яркие эйдетические представления, спроецированные вовне, которые оцениваются как защитные (компенсаторные) реакции. По мере увеличения времени пребывания в условиях сенсорной депривации на этапе неустойчивой психической деятельности у людей появляется эмоциональная лабильность со сдвигом в сторону пониженного настроения (заторможенность, депрессия, апатия), которые на короткое время сменяются эйфорией, раздражительностью. Наблюдаются нарушения памяти, находящиеся в прямой зависимости от цикличности эмоциональных состояний. Нарушается ритм сна и бодрствования, развиваются гипнотические состояния с появлением гипногических представлений, которые в отличие от просоночных состояний, имеющих место в обычных условиях, затягиваются на относительно продолжительное время, проецируются вовне и сопровождаются иллюзией произвольности. Чем жестче условия сенсорной депривации, тем быстрее нарушаются процессы мышления, что проявляется в невозможности на чем-либо сосредоточиться, последовательно обдумать проблемы. При увеличении времени воздействия сенсорной депривации эйдетические представления могут выходить из-под контроля актуального «Я» и проявляться в форме галлюцинаций. В генезе данного процесса четко прослеживаются астенизация нервной системы и развитие гипнотических фаз в коре полушарий головного мозга.

Сенсорная система – (анализатор, орган чувств), система в организме человека, отвечающая за возникновение ощущения при действии соответствующего раздражителя. Обеспечивает использование характеристик внешней среды для организации поведения. Включает в себя приемник (преобразующий энергию внешнего раздражения в нервную энергию), проводящие пути (по которым следует эта нервная энергия) и центральный (мозговой) конец ее (где происходит преобразование нервной энергии в ощущение).

Сенсорный – (от лат. *sensus* – восприятие, чувство, ощущение), 1) чувствительный, чувствующий, относящийся к ощущениям; напр., физиологию органов чувств называют сенсорной физиологией; 2) (*Sensory*) относящийся к афферентным структурам нервной системы, которые воспринимают информацию и переносят ее от рецепторов, расположенных в различных участках человеческого тела, в направлении к головному и спинному мозгу.

Сигнальная преемственность – обучение молодых животных их родителями – наиболее сильно развито у птиц и млекопитающих.

Симбиоз – взаимовыгодное сотрудничество разных видов.

Симпатическая нервная система – 1) часть вегетативной нервной системы, включающая нервные клетки грудного и верхнепоясничного отделов спинного мозга и нервные клетки пограничного симпатического ствола, солнечного сплетения, брыжеечных узлов, отростки которых иннервируют все органы. Симпатическая нервная система участвует в регуляции ряда функций организма: по ее волокнам проводятся импульсы, вызывающие повышение обмена веществ, учащение сердцебиений, сужение сосудов, расширение зрачков и др. Ее центр расположен в боковых рогах VIII шейного, всех грудных и 1–11 поясничных сегментах спинного мозга. Аксоны симпатических нейронов боковых рогов идут в составе спинномозговых нервов, затем белых соединительных ветвей и вступают в узлы симпатических

стволов, расположенных по бокам от позвоночника (преганглионарные волокна). Часть этих волокон заканчивается синапсами на клетках узлов симпатического ствола. Аксоны этих клеток в виде постганглионарных волокон выходят из симпатического ствола в составе серых соединительных ветвей, присоединяются к спинномозговым нервам и в составе их ветвей иннервируют все органы и ткани, где эти нервы разветвляются, в том числе кровеносные сосуды, волосяные луковицы и потовые железы кожи.

Синантропные животные – дикие животные, активно использующие плоды жизнедеятельности человека, часто обитающие непосредственно в жилище человека. Например: домовые мыши, крысы, воробьи, вороны и т.д.

Синапс – (от греч. *synapsis* – соединение), область контакта (связи) нервных клеток (нейронов) друг с другом и с клетками исполнительных органов. Межнейронные синапсы образуются обычно разветвлениями аксона одной нервной клетки и телом, дендритами или аксоном другой. Между клетками имеется т.н. синаптическая щель, через которую возбуждение передается посредством медиаторов (химический синапс), ионов (электрический синапс) или тем и другим способом (смешанный синапс). Крупные нейроны головного мозга имеют по 4–20 тыс. синапсов, некоторые нейроны – только по одному.

Синтаксис – (от греч. *syntaxis* – построение, порядок), 1) способы соединения слов (и их форм) в словосочетания и предложения, соединение предложений в сложные предложения; типы, значения и т.п. словосочетаний и предложений; 2) раздел грамматики, изучающий эту часть языковой системы.

Синхронизация размножения – одновременное наступление готовности к размножению всех половозрелых самок популяции.

Сканирование – (от англ. *scan* – поле зрения), 1) в медицине – метод радиоизотопной диагностики с применением сканеров, или подвижных детекторов излучения, дающих изображение (в виде «штрихов») распределенных в организме радиоактивных изотопов посредством «построчного» обследования всего тела или его части; 2) в радиотехнике – управляемое пространственное перемещение (по определенному закону) светового луча, пучка электронов, направления максимального излучения передающей (или максимального приема приемной) антенны и т.п., при котором последовательно «просматривается» заданная зона пространства или поверхность наблюдаемого объекта. Принцип сканирования лежит в основе работы электронно-лучевых, оптоэлектронных приборов, радиолокационных станций, компьютерных томографов и других устройств.

Скиннеровская камера – оригинальная экспериментальная методика, которую разработал американский психолог, создатель концепции «оперантного бихевиоризма» Б.Ф. Скиннер.

Скопление – анонимные сообщества животных, образовавшиеся стихийно, в силу сложившихся обстоятельств, например: скопление у водоемов в засушливый период.

Слетки – подростки птенцы птенцовых птиц, уже покинувшие гнездо, но еще не умеющие самостоятельно добывать пищу.

Сложная условно-рефлекторная ассоциация – см. Условный рефлекс.

Совпадающий условный рефлекс – см. Условный рефлекс.

Сознание – 1) одно из основных понятий философии, социологии и психологии, обозначающее человеческую способность идеального воспроизведения действительности в мышлении. Сознание – высшая форма психического отражения, свойственная общественно развитому человеку и связанная с речью, идеальная сторона целенаправленной деятельности. Выступает в двух формах: индивидуальной (личной) и общественной; в качестве опосредствующего, промежуточного фактора выступают элементы общественно – исторической практики, позволяющие строить объективные (общепринятые) картины мира; 2) восприятие и понимание окружающего, свойственные человеку; ум, разум. Способность осмысленно воспринимать окружающее (противоп.: беспамятство); 3) ясное понимание чего-либо; 4) мысль о чем-л., чувство, ощущение чего-либо.

Сорокопуть – птиц отряда воробьиных. 24 вида, обитают в Евразии, Африке и Сев.

Америке. Держатся в зарослях кустарников по опушкам или среди разреженного леса. Некоторые (напр., жулан) делают запасы, накапливая добычу на сучки.

Социальное поведение – поведение животных в сообществах.

Социобиология – научное направление, изучающее биологические основы социального поведения и социальной организации у животных и человека на базе теоретических представлений и методов популяционной биологии (экологии и генетики популяций) и синтетической теории эволюции (современного дарвинизма). Основатель социобиологии – американский биолог Э. Уилсон. Социобиология изучает биологические функции поведения и социальной организации с точки зрения генетической приспособленности. В синтетической теории эволюции под приспособленностью понимается способность особи производить потомство и тем самым передавать ему свои гены.

Сперматогенез – (от греч. sperma, spermatos – семя и genesis – происхождение, возникновение), процесс образования дифференцированных мужских половых клеток – сперматозоидов, происходящий в семенниках.

Сперматозоид – мужская половая клетка.

Сперматофор – капсула, наполненная сперматозоидами. Выполняет функцию их переноса у животных, для которых характерно внутреннее и наружно-внутреннее осеменение.

Спиростомум – один из видов инфузорий.

Сравнительная психология – отрасль психологии, изучающая биопсихологические предпосылки и закономерности происхождения и развития психики человека, становления человеческого сознания, общее и различное в психической деятельности человека и животных (проблема социального и биологического в поведении человека). Изучение этих проблем осуществляется путём сопоставления данных психологии человека и зоопсихологии (науки о психике животных). При этом выявляются как гомологичные (истинно тождественные), так и аналогичные (лишь внешне сходные) компоненты и детерминанты психической деятельности животных и человека, свидетельствующие об общности их происхождения и унаследованные человеком от животных предков, равно как и о коренных качественных отличиях поведения и психики человека, возникших и развившихся в результате действия социально-исторических факторов. Вопрос о соотношениях между психикой человека и животных, их психических функциях и особенностях интенсивно изучался ещё античными мыслителями и всегда был объектом борьбы мировоззрений. Научное изучение этой проблемы в конце XVIII – начале XIX вв. связано, прежде всего, с именами Ж.Л. Бюффона и Ж.Б. Ламарка, позже Ч. Дарвина, а в России – К.Ф. Рулье, а затем В.А. Вагнера. Данные С.п. имеют существенное значение для решения проблем психологии, философии, антропологии и других наук. Для детской психологии и дошкольной педагогики важно сравнительно-онтогенетическое изучение поведения детей и детёнышей высших млекопитающих, анализ основ и факторов психического развития ребёнка и т.д. Другой аспект таких сравнительных исследований – познание закономерностей и взаимоотношений и взаимопонимания между детьми и животными и их использование в целях умственного, природоохранительного и нравственного воспитания. Практическое применение данные С.п. находят также в нейропсихологии и медицине.

Сравнительная этология – см. Этология.

Срыв ВНД – см. Невроз.

Стадный инстинкт – инстинкт, заставляющий животных собираться в стадо.

Статоцист – слуховые пузырьки, органы равновесия беспозвоночных.

Стенофаг – животное, имеющее крайне ограниченный пищевой диапазон, например, большая панда питается исключительно молодыми побегами бамбука.

Стресс – (от англ. stress – напряжение), состояние напряжения, возникающее у человека или животного под влиянием сильных воздействий

Стрессор – 1) фактор, вызывающий состояние стресса – (синоним стресс-фактор, стресс-ситуация) – чрезвычайный или патологический раздражитель, значительное по силе и продолжительности неблагоприятное воздействие, вызывающие стресс. Раздражитель стано-

вится стрессором либо в силу приписываемого ему человеком значения (когнитивной интерпретации), либо через низшие мозговые сенсорные механизмы, через механизмы пищеварения и метаболизма. Существуют различные классификации стрессоров. В наиболее общей форме различают стрессоры физиологические (чрезмерные боль и шум, воздействие экстремальных температур, прием ряда лекарственных препаратов, например, кофеина или амфетаминов) и психологические (информационная перегрузка, соревнование, угроза социальному статусу, самооценке, ближайшему окружению и др.).

Строительная деятельность – строительство животными разнообразных сооружений в качестве убежищ, для ловли добычи, привлечения особей противоположного пола и т.д.

Структура поведенческого акта – цепь поведенческих действий животного. При изучении формирования поведения этологи опираются на представление о С. п. а., предложенное еще в начале 20-х гг. американским исследователем Уоллесом Крэггом. У животного в определенный период развивается состояние той или иной специфической мотивации (пищевой, половой и др.). Под ее влиянием формируется так называемое «поисковое поведение», в результате которого животное отыскивает «ключевой раздражитель», реакция на который в виде «завершающего акта» заканчивает данный этап цепи поведенческих действий.

Субординация – система строгого служебного подчинения младших старшим.

Таксис – (от греч. taxis – строй, порядок, расположение по порядку), двигательные реакции в ответ на односторонне действующий стимул, свойственные свободно передвигающимся организмам, некоторым клеткам и органоидам. Источниками раздражения могут быть свет, температура, влага, химические вещества и др. См. также – Кинез.

Таксон – группа организмов, связанных той или иной степенью родства и достаточно обособленная, чтобы ей можно было присвоить определенную таксономическую категорию того или иного ранга – вид, род, семейство и др. В отличие от таксономической категории, таксон всегда подразумевает конкретные биологические объекты.

Таксономическая близость – см. Таксономия. Таксономические категории (группы).

Таксономические категории (группы) – систематические категории, понятия, применяемые в систематике для обозначения соподчиненных групп животных, отличающихся разной степенью родства, например, типы, классы, отряды, семейства.

Таксономия – (от греч. taxis – строй, порядок, расположение по порядку и nomos – закон), теория классификации и систематизации сложноорганизованных областей действительности, имеющих обычно иерархическое строение (органический мир, объекты географии, геологии, языкознания, этнографии и т.д.). Термин (предложен в 1813 швейцарским ботаником О. Декандалем) длительное время употреблялся как синоним систематики. В 60–70-х гг. XX в. возникла тенденция определять таксономию как раздел систематики, как учение о системе таксономических категорий, обозначающих соподчиненные группы объектов – таксоны.

Тактильная афферентация – (тактильная чувствительность) ощущение, возникающее при действии на кожную поверхность различных механических раздражителей; разновидность осязания.

Тактильная коммуникация – передача информации при помощи осязания.

Тактильный – осязательный, служащий для осязания.

Темперамент – (от лат. temperamentum – надлежащее соотношение частей, соразмерность), характеристика индивида со стороны его динамических особенностей: интенсивности, скорости, темпа, ритма психических процессов и состояний. Два компонента темперамента – активность и эмоциональность присутствуют в большинстве классификаций и теорий темперамента. Активность поведения характеризует степень энергичности, стремительности, быстроты и, наоборот, медлительности, инертности, а эмоциональность – особенности протекания эмоций, чувств, настроений и их качество: знак (положительный, отрицательный) и модальность (радость, горе, страх, печаль, гнев и т.д.). Различают собственно темперамент как определенное устойчивое сочетание психодинамических свойств, проявляющихся в деятельности и поведении, и его органическую основу. Известны три основные

системы объяснений ее сущности, из которых две первые имеют лишь исторический интерес. Первая (гуморальная) связывала состояние организма с соотношением различных соков (жидкостей), в связи с чем выделялись четыре типа темперамента: сангвинический, холерический, меланхолический, флегматический (Гиппократ, Гален и др.); вторая (конституциональная) исходит из различий в конституции организма – его физического строения, соотношения его отдельных частей, различных тканей (Кречмер, Шелдон и др.); третья связывает типы темперамента с деятельностью центральной нервной системы. Учение И.П. Павлова о влиянии центральной нервной системы на динамические особенности поведения выделяет три основных свойства нервной системы – силу, уравновешенность, подвижность возбудительного и тормозного процессов – и четыре основных типичных их сочетания в виде четырех типов высшей нервной деятельности: 1) сильный, уравновешенный, подвижный, 2) сильный, уравновешенный, инертный; 3) сильный, неуравновешенный; 4) слабый. Первому типу соответствует темперамент сангвиника, второму – флегматика, третьему – холерика, четвертому – меланхолика. Исследования Б.М. Теплова и В.Д. Небылицына показали, что структура основных свойств нервной системы много сложнее, а число комбинаций гораздо больше, чем это ранее представлялось. Тем не менее, указанные четыре типа темперамента как наиболее обобщенные могут быть использованы для изучения индивидуальности. Темперамент относительно устойчив и мало подвержен изменениям под влиянием среды и воспитания, однако он изменяется в онтогенезе. Свойства темперамента могут, как благоприятствовать, так и противодействовать формированию определенных черт личности, поскольку темперамент может модифицировать значение факторов среды и воспитательных воздействий, от которых в решающей степени зависит формирование личности.

Тергоровая реакция – склонность животных некоторых видов, в частности домашних собак наносить на свое тело пахучие вещества, валяясь на источниках запаха.

Термит кубитермис – см. Термиты.

Термиты – общественные насекомые жарких стран, живущие большими колониями и имеющие сложную социальную структуру.

Термотаксис – см. Кинез.

Территориальность – стратегия поведения животных, обитающих на определенной территории.

Тестостерон – основной мужской половой гормон (андроген) позвоночных животных и человека. Вырабатывается главным образом семенниками. Стимулирует функцию мужских половых органов, развитие вторичных признаков.

Тигмотаксис – см. Кинез.

Тимпанальные органы – (от греч. τυμπανον – тимпан, барабан), органы слуха насекомых; воспринимают звуковые сигналы особей своего вида и некоторых хищников (например, эхолокационные сигналы летучих мышей).

Типы активности – формы специфической активности животных, связанные с обеспечением основных жизненных функций, необходимых для нормального существования биологического вида. См. также Биологические формы поведения.

Типы высшей нервной деятельности (ВНД) – комплекс основных врожденных и приобретенных свойств нервной системы человека и животных, определяющих различия в поведении и отношении к одним и тем же воздействиям внешней среды. Понятие о типах ВНД введено И.П. Павловым. В основу классификации типов легли представления о силе, уравновешенности и подвижности процессов возбуждения и торможения.

Тиреоидэктомия – (Thyroidectomy) хирургическая операция, заключающаяся в удалении щитовидной железы. При частичной тиреоидэктомии (partial thyroidectomy) удаляется лишь часть железы; в случае субтотальной тиреоидэктомии (subtotal thyroidectomy), которая применяется для лечения тиреотоксикоза, удаляется примерно 90% железы.

Т-образный лабиринт – простейший лабиринт, используемый для обучения примитивных животных.

Тонкотелы – тонкотелые обезьяны, подсемейство мартышкообразных.

Торможение – в физиологии – активный нервный процесс, вызываемый возбуждением и проявляющийся в угнетении или предупреждении другой волны возбуждения. Вместе с возбуждением обеспечивает нормальную деятельность всех органов и организма в целом. Имеет охранительное значение (в первую очередь для нервных клеток коры головного мозга), защищая нервную систему от перевозбуждения. Различают два вида Т. – центральное и периферическое. Центральное торможение открыто И.М. Сеченовым (1863). Это открытие оказало глубокое влияние на изучение не только нейродинамики, но и регуляции психических процессов. Периферическое Т. было обнаружено в 1840 г. братьями Эр. и Эд. Вебер, получившими задержку сердечных сокращений при ритмическом раздражении блуждающего нерва. Природа Торможения длительное время оставалась неясной. Первоначально физиологи отождествляли его с пассивным состоянием или истощением соответствующих клеток. В настоящее время выявлено два различных способа торможения клеточной активности: Т. может либо быть результатом активации особых тормозных структур, либо возникать как следствие предварительного возбуждения клетки.

Тотемизм – архаическая форма религии, основанная на вере в тесную родственную связь между определенным видом животного (реже растения) – тотемом – и родовой группой. Он является символом данной социальной группы и представляет собой табу. Тотемическое животное или растение может съедаться только в момент осуществления священного ритуала – тотемических празднеств, во всех же остальных случаях оно неприкасаемо как сакральное.

Трехиглая колюшка – небольшая рыба с колючками перед спинным плавником и на брюхе.

Трофейные игры – игры животных, при которых одно из них захватывает какой-либо предмет и предлагает другому животному его отобрать.

Угасательное торможение – см. Торможение.

Ультрафиолет – невидимое глазом электромагнитное излучение, располагающееся в спектре между фиолетовыми и рентгеновскими лучами, отличающееся сильным химическим и биологическим действием; ультрафиолетовые лучи.

Урбанизация – (от лат. urbanus – городской), процесс сосредоточения населения и экономической жизни в крупных городах; распространение черт и особенностей, свойственных городу, городской жизни.

Условия образования условных рефлексов – см. Условный рефлекс.

Условное возбуждение – см. Условный рефлекс.

Условное торможение – см. Условный рефлекс.

Условно-рефлекторная связь – см. Условный рефлекс.

Условно-рефлекторный – см. Условный рефлекс.

Условный раздражитель – см. Условный рефлекс.

Условный рефлекс – (временная связь) рефлекс, вырабатываемый при определенных условиях в течение жизни животного или человека; понятие, введенное И.П. Павловым – для обозначения динамической связи между условным раздражителем и реакцией индивида, первоначально основанной на безусловном раздражителе. В ходе экспериментальных исследований были определены правила выработки условных рефлексов: совместное предъявление первоначально индифферентного и безусловного раздражителей при некоторой отсроченности второго; при отсутствии подкрепления условного раздражителя безусловным временная связь постепенно затормаживается; 3) приобретенный рефлекс, при котором функциональные связи между возбуждением рецепторов и характерным ответом эффекторных органов устанавливаются в процессе обучения. В классических опытах Павлова собак обучали ассоциировать звук колокольчика со временем кормления, так что в ответ на звон колокольчика у них начинала вырабатываться слюна вне зависимости от того, давалась им пища или нет. Различают два вида У. р.: классические, получаемые по указанной методике, и инструментальные (оперантные) У. Р., при выработке которых безусловное подкрепление дается только после возникновения определенной двигательной реакции животного (см. Опе-

рантное обусловливание). Механизм формирования Условного рефлекса первоначально понимался как проторение пути между двумя центрами – условного и безусловного рефлекса. В настоящее время принято представление о механизме Условного рефлекса как сложной функциональной системе с обратной связью, т.е. организованной по принципу кольца, а не дуги. Условный рефлекс животных образуют сигнальную систему, в которой сигнальными раздражителями являются агенты их среды обитания. У человека наряду с первой сигнальной системой, порождаемой воздействиями среды, существует вторая сигнальная система, где в качестве условных раздражителей выступает слово («сигнал сигналов», по И.П. Павлову).

Условный сигнал – см. Условный рефлекс.

Установка на обучение – один из методов изучения сложных форм обучения, разработанный американским исследователем Г. Харлоу. Данный тест нашел весьма широкое применение для оценки как индивидуальных способностей животного, так и в качестве сравнительного метода.

Ухаживание – обязательный компонент поведения, связанного с размножением. Носит ритуализированный характер.

Факультативное обучение – комплекс навыков, возникающий у животного в процессе накопления индивидуального жизненного опыта.

Фасетка (Омматидий) – (от греч. *omma* – глаз), структурно-функциональная единица фасеточного глаза насекомых и некоторых других беспозвоночных. Состоит из роговицы, хрусталика и нервных клеток. Число омматидий в каждом глазу от нескольких десятков (у рабочего муравья) до 30 тыс. (у стрекозы).

Фенотип – (от греч. *phaino* – обнаруживаю, являю и *typos* – отпечаток, форма, образец), 1) совокупность всех признаков и свойств организма, сформировавшихся в процессе индивидуального развития; 2) любой поддающийся наблюдению признак организма – морфологический, физический, поведенческий. Термин предложен в 1909 г. датским биологом В. Йогансенем. Фенотип является продуктом взаимодействия генотипа и среды, однако на разных уровнях организации (клеточном, органном, организменном) соотношение  $\Phi$ . и генотипа различно. Совокупность социальных характеристик человека обозначать термином  $\Phi$ . не принято.

Феромонная коммуникация – см. Феромоны.

Феромоны – химические вещества, действующие как передатчики биологической информации между особями, в том числе играющие роль ключевых сексуальных раздражителей («релизеров»), привлекающих индивидов противоположного пола; вырабатываются экзокринными железами (или специальными клетками) животных; выделяясь во внешнюю среду одними особями, феромоны оказывают влияние на поведение, а иногда на рост и развитие других особей того же вида. К феромонам относятся половые аттрактанты, вещества тревоги, сбора и др. Особенно важную роль феромоны играют в жизни насекомых. У общественных насекомых регулируют состав колонии и специфическую деятельность ее членов. Феромоны и их химические аналоги применяются в борьбе с насекомыми-вредителями.

Фиксированные комплексы действий (ФКД) – видоспецифические (одинаковые у всех особей данного вида), врожденные (т.е. проявляющиеся в «готовом виде», без предварительной тренировки), шаблонные (т.е. стереотипные по порядку и форме исполнения) двигательные акты. К. Лоренц называл их «наследственными координациями» или «эндогенными движениями».

Филогенез – (*phylon* – род, племя), процесс исторического развития мира живых организмов как в целом, так и отдельных групп – видов, родов, семейств, отрядов (порядков), классов, типов (отделов), царств.  $\Phi$ . изучается в единстве взаимообусловленности с индивидуальным развитием организмов – онтогенезом.

Филогенетический уровень животного – см. Филогенез.

Филогения – см. Филогенез.

Фитофаг – животные, питающиеся только растениями. Напр., из млекопитающих – все



копытные, из насекомых – саранча.

Фобии – (от греч. *phóbos* – страх, боязнь), 1) непреодолимый навязчивый страх; психопатическое состояние, характеризующееся таким немотивированным страхом. Фобии встречаются в рамках неврозов, психозов и органических заболеваний головного мозга. Фобии имеют определенные поведенческие проявления, цель которых – избегание предмета Ф. или уменьшение страха с помощью навязчивых, ритуализованных действий.

Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) – (фоллитропин) гонадотропный гормон животных и человека, вырабатываемый гипофизом. У самцов вызывает развитие семенных канальцев в семенниках, стимулирует сперматогенез, у самок – развитие фолликулов в яичниках. Осуществляет свое действие совместно с лютеинизирующим гормоном. По химической природе гликопротеид.

Фолликул – (от лат. *folliculus* – мешочек), пузырьковидное образование в органах позвоночных, выполняющее различные функции. Напр., зрелый фолликул яичника содержит яйцеклетку, фолликул щитовидной железы – место окончательного синтеза гормонов.

Формула «стимул-реакция» – формула, выражающая связь между стимулами и возникающими на их основе реакциями. С точки зрения бихевиористов все поведение можно объяснить при помощи анализа этих связей (принцип «смежности» (*contiguity*) стимула и реакции). На долгие десятилетия формула «стимул-реакция» (S-R) стала рассматриваться как универсальная основа для интерпретации поведения.

Формы мышления – см. Мышление.

Фототаксис – см. Кинез.

Функциональная система – понятие, разработанное П.К. Анохиным – и выступающее в его теории построения движения в качестве единицы динамической морфофизиологической организации, функционирование которой направлено на приспособление организма. Это достигается за счет таких механизмов, как: 1) афферентный синтез – поступающей информации; 2) принятие решения – с одновременным построением афферентной модели ожидаемого результата – акцептора результатов действия; 3) реальное осуществление решения в действии; 4) организация обратной афферентации, за счет которой оказывается возможным сравнение прогноза и полученных результатов действия.

Халикодома – одиночная ося.

Хамелеон – семейство пресмыкающихся подотряда ящериц. Окраска тела может сильно изменяться в зависимости от освещения, температуры и т.п. Питаются насекомыми, которых захватывают очень длинным языком. В переносном смысле (в единственном числе) – беспринципный человек, легко меняющий свои взгляды в зависимости от обстановки.

Хеморецепторы – чувствительные нервные окончания, воспринимающие химические раздражения (в т.ч. изменения в обмене веществ). Напр., хеморецепторы языка (вкусовые сосочки) реагируют на вкусовые раздражители, хеморецепторы каротидного синуса – на изменения химического состава крови; (Chemoreceptor) – афферентный нейрон, который отвечает генерацией нервного импульса на взаимодействие рецепторного белка с определенной химической молекулой на появление в организме особых химических соединений. Импульс распространяется по чувствительным нервам. Хеморецепторы в большом количестве присутствуют во вкусовых сосочках языка, а также на слизистой оболочке носа. См. также Рецептор.

Центральная нервная система – основная часть нервной системы животных и человека, состоящая из нервных клеток (нейронов) и их отростков. Представлена у беспозвоночных животных системой связанных друг с другом нервных узлов (ганглиев), у позвоночных животных и человека – головным и спинным мозгом. В функциональном отношении периферическая и центральная нервная система представляют единое целое. Наиболее сложная и специализированная часть центральной нервной системы – большие полушария головного мозга.

Цефализация – (от греч. *kephale* – голова), процесс обособления головы и включения одного или более туловищных сегментов в головной отдел у животных в процессе их исто-

рического развития.

Цихлиды – семейство рыб.

Цокоры – род млекопитающих отряда грызунов. Ведут подземный образ и роют весьма сложно устроенные норы, достигающие длины 40 м и глубины 1–1,5 м.

Шалашник (беседковые птицы) – семейство птиц отряда воробьиных. Длина 23–35 см. 17 видов, обитают в Австралии, Нов. Гвинее и на прилежащих островах. Токующие самцы строят из веток беседку для спаривания, украшают площадку перед ней раковинами, цветами и другими яркими предметами.

Шимпанзе – род человекообразных обезьян. Длина тела до 95 см. 2 вида: обыкновенный и карликовый шимпанзе, обитают в тропических лесах Африки. Образ жизни – как древесный, так и наземный; держатся группами обычно до 20 особей. Эмоциональны, общительны и любопытны. По многим генетическим и биохимическим показателям шимпанзе ближе к человеку, чем другие человекообразные обезьяны. Используются для медико-биологических экспериментов; в условиях опыта способны решать сложные задачи, использовать предметы в качестве орудий, обучаться словам-жестам. Продолжительность жизни около 40 лет. Численность сокращается главным образом в результате освоения человеком мест обитания и неконтролируемой ловли на продажу; оба вида – в Красной книге Международного союза охраны природы и природных ресурсов. В неволе размножаются.

Щитовидная железа – железа внутренней секреции позвоночных животных и человека. Расположена на шее, в области гортанных хрящей. Состоит из двух долей и перешейка. Вырабатывает гормоны тироксин, трийодтиронин, а также тиреокальцитонин (у млекопитающих животных и человека), регулирующие рост и развитие организма (дифференцировку тканей, интенсивность обмена веществ и др.). Поражение щитовидной железы приводит к возникновению некоторых болезней (напр., к микседеме, базедовой болезни).

Эвглена – одноклеточное животное, относящееся к классу жгутиковых. Содержит хлорофилл, но обладает смешанным типом питания, что позволяет считать эту форму промежуточной между животными и растениями.

Эгоцентрическая стратегия – см. Радиальный лабиринт.

Экстерорецепторы – рецепторы, воспринимающие раздражения из внешней среды. К числу их относятся кожные рецепторы, органы вкуса, обоняния, зрения и слуха.

Экстраполяция направления движения – способность по начальному направлению движения раздражителя и его скорости предвидеть дальнейшую траекторию движения. (С т.з. математики под экстраполяцией понимают способность выносить функцию, известную на отрезе, за ее пределы.)

Элементарная логическая задача – задача, которая характеризуется логической связью между составляющими ее элементами. Благодаря этому она может быть решена экстренно, при первом же предъявлении, за счет мысленного анализа ее условий. Такие задачи по своей природе не требуют предварительных проб с неизбежными ошибками. Подобно задачам, требующих использования орудий, они могут служить альтернативой и «проблемному ящику» Торндайка, и выработке различных систем дифференцировочных условных рефлексов. Понятие Э. л. з. Введено Л.В. Крушинским.

Элементарная сенсорная психика – по определению А.Н. Леонтьева – стадия развития психики, на которой деятельность животных отвечает тому или иному отдельному воздействию свойству (или совокупности отдельных свойств) в силу существенной связи данного свойства с теми воздействиями, от которых зависит осуществление основных биологических функций животных. Соответственно отражение действительности, связанное с таким строением деятельности, имеет форму чувствительности к отдельным воздействующим свойствам (или совокупности свойств), форму элементарного ощущения.

Эмбриональная смертность – гибель эмбрионов в пренатальный период.

Эмбриональное научение – обучение в период эмбрионального развития.

Эмбриональный (пренатальный) период – развитие плода до рождения.

Эмпирические законы – как указывал Л.В. Крушинский, для решения элементарных

логических задач животным необходимо владение некоторыми эмпирическими законами:

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

2. Закон, связанный с движением, – одним из самых универсальных явлений окружающего мира, с которым сталкивается любое животное независимо от образа жизни. Каждое из них без исключения с первых же дней жизни наблюдает перемещения родителей и сибсов, хищников, которые им угрожают, или, наоборот, собственных жертв. Вместе с тем животные воспринимают изменения положения деревьев, травы и окружающих предметов при собственных перемещениях. Это создает основу для формирования представления о том, что движение предмета всегда имеет определенное направление и траекторию. Знание этого закона лежит в основе решения задачи на экстраполяцию.

3. Законы «вмещаемости» и «перемещаемости». Животные, владеющие этими законами, на основе восприятия и анализа пространственно-геометрических признаков окружающих предметов «понимают», что одни объемные предметы могут вмещать в себя другие объемные предметы и перемещаться вместе с ними.

Эндокринные железы – (железы внутренней секреции) органы животных и человека, не имеющие выводных протоков и выделяющие вырабатываемые ими вещества (гормоны) непосредственно в кровь или лимфу. К эндокринным железам относятся гипофиз, надпочечники, околощитовидные железы, половые железы (их внутрисекреторные элементы), щитовидная железа, островки поджелудочной железы. Эндокринными функциями обладают вилочковая железа и эпифиз. Во взаимодействии с нервной системой эндокринные железы регулируют все функции организма.

Эндокринология – наука, изучающая строение и функции эндокринных желез, продукты их жизнедеятельности – гормоны, а также заболевания, связанные с нарушениями функций этих желез.

Эндогенные движения – см. Фиксированные комплексы действий.

Энтомология – (от греч. *entoma* – насекомые) – раздел зоологии, изучающий насекомых. Основные разделы энтомологии: общая, медицинская, ветеринарная, сельскохозяйственная, лесная.

Эпителий – (от греч. *epi* – на, над, при, после и *thelé* – сосок), (эпителиальная ткань) у животных и человека – пласт тесно расположенных клеток, покрывающий поверхность организма (напр., кожу), выстилающий все его полости и выполняющий главным образом защитную, выделительную и всасывающую функции. Из эпителия состоит также большинство желез. У растений – клетки, выстилающие полости органов или их частей (напр., смоляные ходы у хвойных).

Эрдельтерьер – порода служебных собак из группы терьеров.

Эсперанто – наиболее широко распространенный искусственный международный язык; создан в 1887 г. Название от псевдонима создателя проекта Л. Заменгофа – *Doktoro Esperanto* (надеющийся). Словарный состав эсперанто основан на лексике, общей для многих европейских языков. Грамматика и система словообразования строго регламентированы. Латинский алфавит. На эсперанто существуют значительная оригинальная и переводная литература, поэзия, эсперанто используется также в средствах массовой информации. Академия эсперанто основана в 1908 г. Издаются учебники, словари. В 1987 г. по призыву ЮНЕСКО широко отмечен 100-летний юбилей эсперанто.

Эстрогены – женские половые гормоны позвоночных животных и человека; вырабатываются главным образом яичниками, а также корой надпочечников, плацентой и семенника-

ми. Стимулируют развитие и функцию женских половых органов, нормальный рост молочных желез. Влияют на рост костей, определяя особенности телосложения женщин, водно-солевой обмен и др. По химической природе – стероиды. Основные представители – эстрадиол и эстрон.

Эструс – (течка) период половой активности у самок млекопитающих, к моменту, которого в половых органах созревают яйцеклетки и организм готов к оплодотворению. У большинства животных течка наступает 1 раз в год, у собак и кошек – 2–3 раза, у крыс и мышей – каждые 5 дней.

Этограмма – (от греч. *ethos* – место жизни, образ жизни), зафиксированное наблюдение за поведением – животных, в котором учтены все возможные подробности.

Этология – (от греч. *ethos* – привычка, характер, нрав, манера вести себя и *logos* – учение), научная дисциплина, изучающая поведение животных с общебиологических позиций и исследующая четыре его основных аспекта: 1) механизмы; 2) биологические функции; 3) онтогенез и 4) эволюцию. В центре внимания Э. видоспецифичное (характерное для данного вида животного) поведение в естественных условиях обитания. Основателями этологии являются зоологи К. Лоренц и Н. Тинберген. В развитии выделяют классический период (середина 30–х – середина 50–х гг.) и современный этап (с конца 50–х гг.). В этологии применяется морфологический подход к поведению, при котором поведение во многих отношениях исследуется по аналогии с тем, как морфология изучает строение тела. Согласно Лоренцу, основу видоспецифического поведения составляют инстинктивные движения (см. Инстинкт, Таксис) или фиксированные комплексы действий (ФКД), форма которых является врожденной, генетически закрепленной. Сравнительное исследование поведения у различных видов животных легло в основу этологического изучения эволюции поведения. Лоренц предложил модель инстинктивного поведения, основанную на гипотезе о физиологических механизмах нерелефторной природы. Основные понятия этой модели, а также гипотеза Лоренца об изначальной координации поведения на уровне центральной нервной системы – все это во многом определило направление исследований этологов, которые стремились подтвердить, скорректировать или опровергнуть эту модель. Лоренц также сформулировал концепцию импринтинга (запечатления). Тинберген создал на базе концепции Лоренца модель иерархической организации инстинктивного поведения. В середине 50–х гг. классическая этология подверглась резкой критике со стороны бихевиористски ориентированных исследователей поведения (см. Бихевиоризм), которые отрицали существование врожденного, генетически зафиксированного поведения и утверждали, что, несмотря на несомненное влияние наследственности, практически все поведение животных формируется под воздействием внешней среды и научения. Эта критика оказала серьезное влияние на развитие этологии на современном этапе. Постепенно между этологией и американской сравнительной психологией возникли тесные контакты и активный обмен идеями. В современной Э. классическая концепция подверглась значительному пересмотру, видоизменениям и усложнениям. Этологи представляют все видоспецифичное поведение в виде спектра, на одном краю которого находится жестко стереотипное поведение по типу ФКД, а на другом – изменчивое поведение, связанное с научением. Хотя в этологии появилась тенденция к резкой критике и даже отказу от ряда идей и понятий, относящихся к классической теории поведения, но другой общей теории, заменяющей классическую, не возникло, а с 80–х гг., на новом уровне знаний, вновь начинает расти интерес к классическим представлениям, которые переосмысливаются и совершенствуются.

Эурифаг – всеядный.

Эфферентный – (от лат. *efferens* – выносящий), выносящий, выводящий, передающий импульсы от нервных центров к рабочим органам, напр. эфферентные, или центробежные, нервные волокна. Ср. Афферентный.

Эфферентный синтез – см. Функциональная система.

Ювенильный период – период онтогенеза предшествующий моменту покидания детенышами логова. Характеризуется выраженной ориентировочной реакцией и интенсивной

игровой деятельностью, вследствие этого его часто называют игровым. В этот же период онтогенеза происходит формирование оборонительных реакций.

п. 7.1., п. 7.2., п. 7.3.

## ТЕМА 7. ОБУЧЕНИЕ

7.1. Классификации форм обучения

7.2. Экспериментальное изучение условно-рефлекторной деятельности

7.3. Обучение животных в естественных условиях

Итак, каждый инстинктивный акт представляет собой сложное переплетение врожденных и приобретенных элементов. Более того, анализ инстинктивного поведения приводит к выводу, что все богатство и разнообразие полноценного психического отражения связаны с накоплением индивидуального опыта.

Индивидуальный опыт животного позволяет ему адаптироваться к условиям среды обитания, он способствует выживанию и успешному размножению конкретного животного. Индивидуально-приспособительная деятельность животного весьма разнообразна и состоит из множества как врожденных, так и приобретенных компонентов разной природы. Самая большая доля этих компонентов приходится на разные формы обучения. В психологической литературе обычно фигурирует термин «научение», он, так же как и термин «обучение», на английском языке звучит «learning» и по своей сути означает совершенно одно и то же!

Из существующих в настоящее время определений феномена «обучение» предпочтение отдается определению У. Торпа (Thorpe, 1963).

Обучение – это появление адаптивных изменений индивидуального поведения в результате приобретения опыта.

Индивидуально-приспособительная деятельность, помимо разных форм обучения, включает в себя и такой важнейший элемент, как рассудочная деятельность (который мы рассмотрим ниже).

Обучение играет исключительно важную роль в жизни животных и человека, поэтому изучению этой проблемы посвящено огромное количество научных исследований.

### 7.1. Классификации форм обучения

7.1.1. Неассоциативное обучение

7.1.2. Ассоциативное обучение

Формы обучения животных весьма многообразны и поэтому существует целый ряд их классификаций.

В частности, З.А. Зорина и И.П. Полетаева (2001), на основе данных О. Меннинга (1992), Д. Дьюсбери (1981), Р. Томаса (1996), Дж. Пирса (1998) и др., предлагают следующую классификацию форм индивидуально-приспособительной деятельности животных.

Неассоциативное обучение:

- сенсбилизация;
- привыкание.

Ассоциативное обучение:

- классические условные рефлексы;
- инструментальные условные рефлексы.

Когнитивные процессы:

- латентное обучение;
- выбор по образцу;

– обучение, основанное на представлениях о пространстве, порядке стимулов, времени, числе.

О. Меннинг и Д. Дьюсбери включали в свои классификации также и «инсайт-обучение». Однако и когнитивные процессы, и инсайт обучение в большой степени относятся к области рассудочной деятельности.

В. Торп (1963) выделяет две группы процессов, связанных с обучением: неассоциативное и ассоциативное, при этом в понятие «ассоциативное» он включает и те типы, которые у предыдущих авторов рассматриваются в качестве когнитивных.

### **7.1.1. Неассоциативное обучение**

Неассоциативное обучение заключается в ослаблении реакции при повторных предъявлениях раздражителя.

Способность к обучению базируется на присущем центральной нервной системе свойстве пластичности, которая проявляется в способности системы изменять реакции на повторяющийся многократно раздражитель, а также в случаях его совместного действия с другими факторами. Пластичность может иметь разную направленность: чувствительность к раздражителю может повышаться – это явление называется сенсibilизацией, или снижаться, – тогда говорят о привыкании.

Привыкание и сенсibilизация относятся к самым примитивным видам индивидуально вырабатываемых реакций.

1. Сенсibilизация. Сенсibilизацией называется повышение чувствительности организма к воздействию какого-либо агента. В качестве примера сенсibilизации можно привести аллергию, когда повышается чувствительность к определенным химическим стимулам, обычно безвредным, но у сенсibilизированных организмов способным вызывать целый комплекс патологических реакций. Сенсibilизацией называют три типа реакций, имеющих между собой мало общего. Главное, а может быть, и единственное, что их объединяет, – это повышение возбудимости организма по отношению к определенным раздражителям.

К первому типу реакции относят модификацию поведения, возникающую под воздействием какого-либо стимула. Ярким примером такого рода может служить так называемое обучение инфузорий.

В обычных условиях инфузории-туфельки передвигаются в воде как бы толчками. Их движения носят хаотичный характер. Никаких закономерностей и ни малейшей целенаправленности в поведении инфузорий не наблюдается.

Если же инфузорию перенести в небольшую емкость, имеющую форму круга, глубиной не больше 1 мм и диаметром 3–5 мм, то ее поведение резко изменится. Сначала она будет хаотично двигаться по сосуду, изредка натываясь на его стенки. Спустя некоторое время движения инфузории примут упорядоченный характер и она будет двигаться по вполне определенной траектории:

- в круглом аквариуме это будет почти правильной восьмиугольник;
- в квадратном – квадрат, расположенный косо по отношению к стенкам аквариума;
- в пятиугольном сосуде – пятиугольник;
- в шестиугольном – шестиугольник и т.д.

При этом, будучи перенесенными в сосуд другой формы, инфузории в течение некоторого времени продолжают двигаться по предыдущей траектории. Подобных опытов было проведено множество. Почти всегда инфузории демонстрировали высокую способность к обучению. Выработанные у них реакции по своему характеру и по способу их образования напоминали условные рефлексы высших животных. Некоторые исследователи их так и называли: «условные рефлексы» простейших. Более тщательно проведенные исследования полностью опровергли представления о высоких способностях инфузорий. Грубая ошибка

произошла из-за незнания особенностей врожденных форм поведения туфельек. Наблюдения за инфузориями показали, что хаотические движения сохраняются у них только до тех пор, пока они находятся в культуральной жидкости, где всегда много углекислого газа и мало кислорода. Когда ту же жидкость наливают в экспериментальный сосуд тонким слоем, она обогащается кислородом. В таких условиях движения инфузорий становятся прямолинейными, а при столкновении с препятствием туфелька отскакивает от него под углом  $20^\circ$ . Поэтому после помещения инфузории в широкий и мелкий сосуд путь инфузории начинает повторять его конфигурацию. Подобная реакция на изменения внешней среды представляет собой типичную сенсibiliзацию первого типа, но никак не обучение.

Вторым типом реакций, относимых к сенсibiliзации, является способность организма под воздействием одних раздражителей изменять чувствительность к другим. Многие виды реснитчатых червей-полихет недолюбливают яркий свет и предпочитают прятаться от него в норки. Кормление животных заметно усиливает любовь к темноте. Сытые полихеты охотнее и быстрее голодных доползают до самого конца норки. Повышенная чувствительность к свету сытых червей имеет адаптивный характер: теперь полихетам нет смысла оставаться на свету, где их легко может заметить любой хищник. Реакции подобного типа встречаются у любых организмов. Так, свет улучшает восприятие человеком музыки, вот почему в филармониях во время концертов зрительный зал остается освещенным.

Описанные выше реакции сенсibiliзации развиваются экстренно. Часто однократного воздействия оказывается достаточно, чтобы на определенный отрезок времени изменить поведение организма.

Третий тип реакции для своего возникновения нуждается в систематическом воздействии раздражителя: только в этом случае чувствительность к нему повышается.

Так, например, сильно напуганный человек вздрагивает от любого звука, от любого внезапного раздражителя. Причина повышения возбудимости – суммация возбуждения. Удар электрическим током вызывает возбуждение нервной сети гидры. Если каждое следующее воздействие обрушивается на гидру, когда эффект предыдущего еще частично сохранен, новая порция возбуждения суммируется с остатками старого. После ряда электрических воздействий возбуждение в нервных цепях гидры накапливается и становится столь велико, что добавления даже небольшой его порции оказывается достаточно, чтобы вызвать оборонительную реакцию. Вот почему свет заставляет теперь гидру сжиматься. Этот тип реакций в нашей стране называют суммационным рефлексом.

Суммационный рефлекс по многим признакам существенно отличается от условного рефлекса. Как известно, для образования условного рефлекса необходимо сочетание во времени малозначимого для животного раздражителя с раздражителем, вызывающим безусловный рефлекс, причем первый должен действовать раньше второго. Для образования суммационного рефлекса такие сочетания необязательны, хотя они и облегчают его возникновение. Причина этого явления заключается в том, что в нервных клетках, воспринимающих свет, в свою очередь, развивается суммация возбуждения, что серьезным образом облегчает возникновение оборонительной реакции. Образование суммационного рефлекса возможно у любых существ. Он возникает у животных с совершенно примитивной нервной системой и даже у одноклеточных организмов, еще не имеющих на нее и намека. Суммационный рефлекс имеет явно адаптивное значение: организму, подвергнутому вредному воздействию, выгодно отреагировать оборонительной реакцией на любой новый раздражитель, так как в этой ситуации достаточно велика вероятность, что и он связан с опасностью. При систематическом столкновении с пищевыми раздражителями организму целесообразно отреагировать на любой новый раздражитель пищевой реакцией, так как он может оказаться связанным с присутствием пищи. Образование суммационного рефлекса должно повышать приспособленность животных к условиям существования и увеличивать их шанс на выживание.

2. Привыкание – наиболее примитивная форма обучения. Это самая элементарная индивидуально вырабатываемая реакция снижения возбудимости. Она возникает при многократном систематическом повторении определенного раздражителя, не грозящего организму

существенными последствиями, и заключается в постепенном достаточно устойчивом ослаблении самой реакции или уменьшении частоты появления вплоть до полного ее исчезновения. Иными словами, животное «обучается» не реагировать на раздражитель, не причиняющий ему вреда, и привыкание становится как бы «отрицательным обучением». Так, например, человек, живущий в непосредственной близости от железной дороги, вскоре совершенно перестает реагировать на шум проходящих поездов, хотя вначале они его заметно раздражают и мешают спать.

Мы привыкаем к тиканью часов, к шуму текущей воды, к рекламным щитам и вывескам. Эти раздражители перестают доходить до нашего сознания. Для нас привыкание означает возникновение такого состояния, когда мы легко узнаем раздражители, с которыми постоянно приходится сталкиваться; воспринимая эти раздражители как вполне обыденное явление, мы игнорируем их.

Реакция привыкания не является утомлением. Не удастся обнаружить ни мышечной усталости, ни усталости рецепторных аппаратов – так называемой сенсорной адаптации. После выработки привыкания условный раздражитель продолжает восприниматься животным. Если его чуть усилить, он тотчас же вызовет реакцию.

Привыкание распространено чрезвычайно широко: от примитивных существ до человека включительно. Оно обеспечивает адекватность реакций организма, устраняя все лишнее, необязательные, не приносящие ощутимой пользы, не затрагивая лишь самые необходимые, что позволяет экономить массу энергии. Животное способно притерпеться к любым воздействиям, с которыми ежедневно встречается на своей территории, и не откликаться на них ни ориентировочной, ни оборонительной реакциями, адаптироваться к товарищам по стаду и ограничить свои реакции, возникающие в их присутствии, лишь действительно необходимыми. Короче говоря, не будь привыкания, любое животное было бы похоже на пуганую ворону, которая от каждого куста шарахается. Благодаря привыканию происходит стандартизация общественного поведения любого сообщества животных, что одновременно приводит к обострению восприятия важнейших ключевых стимулов.

### **7.1.2. Ассоциативное обучение**

При ассоциативном обучении в ЦНС формируется временная связь между двумя стимулами, один из которых изначально был для животного безразличен, а другой выполнял роль вознаграждения или наказания. Формирование этой связи обнаруживается в виде изменений в поведении животного, которые называются условными рефлексам.

Условные рефлексы существенно отличаются от описанных выше индивидуально вырабатываемых приспособительных реакций. У большинства животных они могут быть образованы на любой раздражитель, для восприятия которого организм имеет соответствующие рецепторы. Выработка условных рефлексов происходит при сочетании индифферентного и безусловного раздражителей при обязательном предшествовании первого. Для млекопитающих продолжительность предшествования индифферентного раздражителя, еще способная обеспечить возникновение условного рефлекса, – 100 мс, а оптимальная – 400–600 мс. Главное отличительное свойство условных рефлексов – способность к угашению и самопроизвольному восстановлению через несколько минут или часов после угашения. Самовосстановление условного рефлекса бывает столь полным, что трудно поверить, будто еще час-два назад условный раздражитель не вызывал никакой реакции. Таким образом, условные рефлексы обладают высокой стабильностью, а у высших животных они способны сохраняться всю жизнь, если, конечно, не возникнет серьезных причин для их полного устранения.

Условные рефлексы являются обширным классом реакций. Существует множество принципов их классификации:

- по модальности условного раздражителя (зрительные, звуковые, обонятельные, кожные и т.д.);
- по характеру ответной реакции животного (двигательные или секреторные);



- по ее биологическому смыслу (пищевые, оборонительные, половые);
- по способу образования (условные рефлексы первого, второго, третьего и высших порядков, имитационные условные рефлексы и др.);
- по временным характеристикам образуемых условных рефлексов (наличные и следовые).

Кроме того, имеются условные рефлексы, вырабатываемые на простые раздражители и на различные виды комплексных раздражителей, натуральные на естественные признаки предметов (например, на запах пищи) и искусственные – на случайные ее признаки (например, брэнчание миски), классические, инструментальные и др.

## **7.2. Экспериментальное изучение условно-рефлекторной деятельности**

7.2.1. Классические условные рефлексы

7.2.2. Инструментальные условные рефлексы (или обучение методом проб и ошибок)

7.2.3. Дифференцировочные условные рефлексы

Ассоциативное обучение, включающее классические и инструментальные условные рефлексы, интенсивно исследовалось на протяжении всего XX в.

### **7.2.1. Классические условные рефлексы**

К ним относятся слюнные условные рефлексы, настолько детально изученные в лабораториях Павлова, что это способствовало возведению их в ранг классических. Их особенность заключается в том, что они точно воспроизводят эффект, вызываемый безусловным раздражителем. Если пища, используемая в качестве безусловного раздражителя, вызывает обильное выделение слюны, то и условный пищевой рефлекс, образуемый на основе этого подкрепления, тоже будет выражаться в слюнотечении. Раз электрический ток вызывает отдергивание лапы, то таким же будет выработанный с его помощью оборонительный условный рефлекс.

### **7.2.2. Инструментальные условные рефлексы (или обучение методом проб и ошибок)**

При выработке классического УР последовательность событий в опыте никак не зависит от поведения животного. Она устанавливается либо экспериментатором, либо специальной программой, в соответствии с которой включаются те или иные стимулы, и в ответ на них можно наблюдать образование условных реакций.

Иначе обстоит дело при образовании инструментальных условных рефлексов. Здесь условно-рефлекторная реакция не является копией безусловно-рефлекторной, возникающей в результате действия подкрепляющего раздражителя. На том же пищевом подкреплении может быть выработан инструментальный условный рефлекс: нажим лапой на педаль – у собак, клевание диска – у голубей или прыжок на полку – у кошек. К инструментальным УР относится также обучение подопытного животного находить путь к пище или избегать неприятных стимулов в лабиринте. Инструментальным УР является и реакция избегания – навык переходить в тот отсек экспериментальной камеры, где отсутствует болевое подкрепление.

Между классическими и инструментальными условными рефлексами существуют определенные различия. При классических – временная связь между условным сигналом и безусловной реакцией возникает произвольно при действии безусловного раздражителя (под-

крепления). При инструментальных условных рефлексах подкрепление, например пища, дается только после того, как животное совершает определенное действие, которое не имеет прямой связи с безусловным раздражителем.

Начало исследований инструментальных УР связано с именем Э. Торндайка. Как уже говорилось, этим ученым была создана методика, получившая название метода «проблемных ящиков». Она заключалась в том, что посаженное в ящик животное должно было найти выход из него, открыв дверцу. Сначала животное совершало много разных действий (проб), допуская при этом много ошибок, пока ему не удавалось случайно нажать на задвижку, запирающую дверь ящика. При последующих пробах оно освобождалось все быстрее и быстрее. Такое обучение Торндайк и назвал «методом проб и ошибок». В дальнейшем обучение животного подобным действиям получило название инструментальных, или оперантных, условных рефлексов. Дальнейшее развитие метод инструментальных условных рефлексов получил в работах Б. Скиннера, а затем он стал основным в исследованиях бихевиористов (анализ связей «стимул-реакция»). При этом они полагали, что инструментальные условные рефлексы настолько отличаются от классических, что результаты их образования не стоит даже и сравнивать. Предполагалось, что инструментальные рефлексы являются реакциями более высокого ранга, чем классические, и потому их можно использовать в качестве критерия уровня развития высшей нервной деятельности. Однако дальнейшие исследования не подтвердили данное предположение и показали, что эти рефлексы в ряду беспозвоночных могут быть выработаны начиная уже с кольчатых червей, а у позвоночных – с костистых рыб.

Скиннер считал, что любое поведение, относящееся к категории «оперантное», можно эффективно модифицировать, если при его выполнении давать животному подкрепление. Например, крысу можно обучить нажимать на рычаг, если сначала сопровождать подкреплением любые ее действия в той части камеры, где она находится. Постепенно крыса обучается держаться вблизи рычага, и тогда подкрепление дают только если она касается рычага мордой или лапкой (для этого иногда на рычаг даже кладут пищу). Через некоторое время подкрепление дается только после выполнения четких движений – нажатий (одного или нескольких) лапкой на рычаг.

Такое постепенное видоизменение поведения животного в результате вмешательства экспериментатора называется методом последовательного приближения или формированием поведения. Именно такой подход скиннер предложил как эффективный способ анализа поведения. Если для выработки классических условных рефлексов необходимы сочетания условных сигналов и подкрепления, то при методике свободного оперантного поведения, предложенной Скиннером, экспериментатор сопровождает подкреплением выполнение животным только определенного, намеченного им действия.

С помощью метода «последовательного приближения» у животных удается сформировать самые разнообразные, сложные и иногда неожиданные навыки. Данный метод широко используется при практической дрессировке животных.

Примером продуктивного использования метода последовательного приближения в формировании поведения является работа знаменитой американской дрессировщицы дельфинов и психолога К. Прайор (1995).

Образование инструментальных условных рефлексов по механизму «последовательного приближения» играет важную роль в организации поведения животных не только в эксперименте, но и в естественных условиях.

#### Дрессировка.

Все домашние и дикие животные, вовлеченные в сферу деятельности человека, в большей или меньшей степени подвергаются дрессировке. Современная теория дрессировки основывается на данных многих психологических и физиологических школ и направлений. Особое внимание при этом уделяется значению мотиваций, потребностей и эмоций в поведении, а также разнообразным формам обучения. Дрессировка является более сложным процессом, чем простое обуславливание или оперантное научение. Выполняемые животным

действия и движения, хотя и входят в поведенческий репертуар вида, являются зачастую непривычными или трудноосуществимыми в заданных дрессировщиком условиях. Процесс дрессировки не сводится к простой выработке условных рефлексов, а является сложным комплексным обучением, основанным на совершенствовании и видоизменении врожденной основы психической деятельности. В процессе дрессировки формируются и знания, и умения, и навыки, фактически создаются новые формы и программы поведения.

Дрессировка делится, по М.А. Герд, на три стадии:

Наталкивание – задача: впервые вызвать у животного нужную систему движений. Это осуществляется 3 способами: Непосредственное наталкивание – следование животного или поворачивание головы вслед за пищевыми или иными актуальными раздражителями. Косвенным наталкиванием провоцируются движения, непосредственно не направленные на раздражитель, но обуславливаемые общим возбуждением. При сложном наталкивании дрессировщик вырабатывает у животного сначала определенный навык, а потом меняет ситуацию, заставляя животное применять выработанное умение.

Стадия отработки – этап, при котором совершается отшлифовка первичной требуемой системы движений и выработка удобной сигнализации для дальнейшего управления животным. Также на этом этапе происходит замена пищевого награждения положительной реакцией дрессировщика на подаваемый им сигнал.

Стадия упрочнения – усилия дрессировщика направлены на закрепление навыка и надежность его воспроизведения на сигнал дрессировщика.

Произведенный М.А. Герд анализ дрессировки указывает на сложность, гетерогенность и многоплановость поведения животных при дрессировке. Аналогичная картина наблюдается и при приобретении навыка животными в естественных условиях.

Дрессировка осуществляется путем систематической тренировки животного, при которой подкрепляются требуемые двигательные реакции и их сочетания, и одновременно устраняются нежелательные. Специфическая трудность заключается в том, чтобы дать понять животному, какие действия оно должно выполнить. Желаемые действия животного при дрессировке всегда выполняются в ответ на определенные сигналы человека. Интересно отметить, что довольно часто для выдрессированного животного основным сигналом становится не тот, который подает дрессировщик, а какое-то его действие или даже физиологическая реакция, автоматически совершаемые одновременно с сигналом. Подобное поведение животного зачастую совершенно ошибочно трактуется как улавливание мыслей дрессировщика на расстоянии или самостоятельное решение задач.

Так, в начале XX в. большой популярностью пользовалась история «умного Ганса», лошади, которая демонстрировала способность «считать», «складывать», «извлекать корни», отвечать на вопросы и т.п. Столь «разумное» поведение объяснялось тем, что конь научился замечать малоуловимые движения дрессировщика, которые тот непроизвольно совершал, видя, что конь вот-вот даст правильный ответ. Ориентируясь на эти условные сигналы, конь в нужный момент прекращал стучать копытом.

В начале XX в. (1900–1904) барон В. фон Остен, убежденный в огромных умственных способностях лошадей, обучал нескольких из них различению цветов, азбуке и «счету». Узнавание каждой буквы или цифры лошадь обозначала соответствующим числом ударов копытом. Друг фон Остена художник Редлих обучил таким же образом свою собаку. Наиболее способным учеником оказался орловский рысак Ганс, который производил достаточно сложные арифметические подсчеты, отвечал на разнообразные вопросы, а иногда высказывался по собственной инициативе. Так, супруги Н.Н. и А.Ф. Коте, специально приехавшие для знакомства с ним в 1913 г., рассказывали, что после нескольких относительно коротких ответов на вопросы Ганс заявил: «В поле я встретил милую госпожу Краль, которая меня кормила».

Поведение его было столь впечатляющим, что вводило в заблуждение не только публику, но даже членов специальных комиссий, включая Н.Н. Ладыгину-Котс. Предполагали, что

хозяин подает коню некие скрытые сигналы (как дрессировщик – цирковым животным), однако его обследовали 13 экспертов (комиссия психолога К. Штумпфа) и не обнаружили никакого обмана. Они засвидетельствовали, что Ганс действительно «считает» и никаких скрытых сигналов ему не подают. И лишь много позднее наблюдатели постепенно заметили, что Ганс отвечает только на те вопросы, ответ на которые знает сам экспериментатор. Специальный анализ, проведенный психологом О. Пфунгстом, показал, что животное реагирует на мельчайшие произвольные (идеомоторные) движения экспериментатора, например на отклонения корпуса на 2 мм, микродвижения бровей, мимику и т.п. Эта невольная подача сигналов происходила, по-видимому, из-за эмоционального напряжения человека, по мере того как число ударов копытом приближалось к искомому. Даже картонный щит, которым пробовал отгородиться от Ганса экспериментатор, не помогал: животное все равно улавливало какие-то только ему понятные знаки для определения правильного ответа.

Для проверки своего предположения Пфунгст специально научил Ганса реагировать на микродвижения, которые он совершал уже сознательно, и продемонстрировал комиссии механизм и природу «математических способностей» этой лошади (по Ладыгиной-Коте, 1914).

Как указывают З.А. Зорина и И.И. Полетаева (2001), история «умного Ганса» оставила заметный след в развитии науки о поведении животных:

- она показала, сколь сложное поведение могло быть результатом обучения методом проб и ошибок;

- продемонстрировала справедливость «канона Ллойда-Моргана» и актуальность его применения, поскольку в основе поведения этой «мыслящей лошади» лежали чисто условно-рефлекторные, а не связанные с мышлением, механизмы;

- впервые привлекла внимание к проблеме чистоты эксперимента с точки зрения возможности неосознанного влияния экспериментатора на его результаты;

- заставила по-новому взглянуть на возможности восприятия животных: способность уловить едва заметные движения человека свидетельствовала об их большой наблюдательности и способности концентрировать внимание.

### 7.2.3. Дифференцировочные условные рефлексы

Каждое животное и человек постоянно сталкивается с необходимостью дифференцировки похожих раздражителей. Так, например, первое время после приобретения мобильного телефона, человек остро реагирует на любую мелодию звонка, а также на любой, отдаленно его напоминающий звук. Со временем ориентировочная реакция на звонки чужих телефонов притупляется, и человек начинает слышать только свой звонок. Собака, впервые вышедшая на прогулку в новом месте, сначала просто находит пахучие метки, оставленные именно собаками, а позже научается определять их индивидуальную принадлежность.

Выработка дифференцировочных условных рефлексов в экспериментальной обстановке.

Эксперименты по выработке дифференцировочных условных рефлексов часто проводят в лабораторных условиях, преследуя различные научные цели.

Данный эксперимент проводится в несколько этапов.

1. У животного вырабатывают нужный условный рефлекс. Как известно, в начале формирования условного рефлекса животное реагирует не только на строго конкретный условный стимул, например звук определенной частоты, но и на сходные с ним звуки, хотя и не полностью ему идентичные, например звуки близких частот. Эта стадия выработки условного рефлекса называется генерализацией.

2. После того, как условный рефлекс выработан, экспериментатор продолжает подкреплять (пищей или избавлением от опасности) условную реакцию только на определенный сигнал и не подкрепляет ответов на сходные, и в результате они постепенно угасают. Например, собака получает подкрепление только при положительной реакции на вспышку лампы 60 вт. Положительные реакции на вспыхивание лампочек другой яркости не поощря-

ются. В конце концов собака научается дифференцировать весьма похожие сигналы.

Как было показано Л.Г. Ворониным (1984), при комбинации отдельных условных рефлексов возникают новые свойства, не сводимые к свойствам суммы исходных рефлексов. Происходит образование так называемых систем дифференцировочных условных рефлексов, или просто «систем». Такие системы Л. Г. Воронин считал целостными функциональными единицами, из которых складывается психическая деятельность.

В основе формирования дифференцировочных условных рефлексов лежит дифференцировочное торможение – один из видов внутреннего торможения.

Метод выработки дифференцировочных УР в разных его комбинациях является одним из ведущих в физиологии ВНД и используется как инструмент для исследования целого ряда проблем. Так, при помощи выработки у животного дифференцировки двух цветовых стимулов, можно изучать механизмы восприятия цвета, выравнивая их другие параметры (яркость, оттенки). В случае невозможности выработать устойчивую дифференцировку такой пары стимулов у животного, можно сделать правомочный вывод о том, что оно не способно воспринимать различия между двумя зрительными стимулами (цветами спектра) в силу особенностей развития органов чувств.

Выработки разнообразных дифференцировок широко используются для оценки когнитивных способностей животных и довербального мышления. С данными целями могут использоваться разные способы выработки дифференцировочных условных рефлексов.

Экспериментальные данные, полученные с помощью метода дифференцировочных условных рефлексов, создали основу для сравнительной оценки способности животных к обучению, и показали, что в процессе такого обучения, наряду с ассоциативными, участвуют и механизмы другого уровня – когнитивные.

Такие экспериментальные исследования будут подробнее рассмотрены ниже.

### **7.3. Обучение животных в естественных условиях**

7.3.1. Натуральные условные рефлексы

7.3.2. Импринтинг

7.3.3. Опосредованное, или имитационное, обучение

7.3.4. Облигатное обучение

7.3.5. Факультативное обучение

Лабораторное изучение условных рефлексов проводится в условиях максимально защищенных от воздействий внешних раздражителей, которые могут вмешаться в проведение опыта и исказить его результаты. Экспериментальные камеры делают звуконепроницаемыми, сюда не попадают посторонние запахи, камеры защищены от вибрации, в них сохраняется постоянная температура, влажность, освещенность и т.п. Для выработки условных рефлексов обычно подбирают самые простые и незамысловатые раздражители: звонки, свистки, свет электрической лампочки, стук метронома, чистые тоны, тактильные воздействия на определенные участки кожи. Таким образом создаются сугубо искусственные условия.

В то же время мир, в котором обитают все живые существа, перенасыщен раздражителями. До нас постоянно доносятся какие-то звуки; меняются картины перед глазами; всегда чем-то пахнет; кожные рецепторы передают в мозг информацию о дуновениях теплого ветра, пощипывании мороза, неприятное ощущение от стекающей по лицу капли пота. Чрезвычайно редко создается ситуация, когда о явлениях окружающего мира нас информируют простые одиночные раздражители. Для волка олень не только комплекс зрительных стимулов; о его присутствии хищнику сообщают запах, рев оленя, стук копыт, треск ломающихся сучьев, раздвигаемых телом зверя, шелест травы и тревожный крик птицы, вылетевшей при его приближении. Вот почему условные рефлексы животных, обитающих в привычной для них среде, обычно вырабатываются на целые комплексы раздражителей. Формирование поведения животных в естественной обстановке является синтезом поведенческих актов, ти-

пичных для вида и индивидуального опыта животного, приобретаемого в процессе жизни в сложных, постоянно меняющихся условиях. Процесс накопления индивидуального опыта каждым животным начинается практически с самого рождения. Врожденное поведение как снежный ком обрастает приобретенными компонентами, которые гармонично встраиваются в инстинктивное поведение. При этом необходимо отметить, что навыки, которыми в течение жизни овладевает животное, образуются с разной скоростью, имеют разную прочность, и возникают под воздействием различных стимулов. Кроме хорошо изученных в лабораторных условиях типов условных рефлексов, в естественных условиях проявляются и некоторые другие.

Так, ученые выделяют следующие виды обучения, наблюдаемые в природной обстановке: натуральные условные рефлексы, импринтинг, или запечатление, опосредованное, или имитационное, обучение, а также такие формы обучения, как облигатное и факультативное.

Рассматривая поведение как процесс, можно заметить, что основным компонентом является навык.

Навык – автоматическое действие, совершаемое без заметного участия сознания, рационально, достаточно быстро и правильно, без лишних затрат физической и психической энергии.

Навык является важнейшей формой факультативного научения. Рассмотрим несколько основных особенностей навыка.

Первая особенность заключается в том, что способность к выработке навыка проявляется только лишь на определенном уровне филогенеза.

В процессе формирования навыка применяется врожденная двигательная реакция или новая на впервые предъявленную ситуацию. В последнем случае появляется новое, генетически не фиксированное поведение.

Вне зависимости от качества получаемого навыка, решающим для закрепления его является положительное подкрепление совершенного действия.

Еще одним отличительным признаком навыка служит то, что он формируется в результате упражнений и нуждается в дальнейшей тренировке для сохранения и закрепления.

### **7.3.1. Натуральные условные рефлексы**

Натуральными условными рефлексами называют условные рефлексы на натуральные раздражители, образующиеся практически после первой встречи с безусловным раздражителем. В роли безусловных раздражителей выступают такие, как вкус и запах пищи, типичной для данного вида, опасность, которой приходится часто избегать представителям данного вида, и т.п. Иногда натуральные условные рефлексы рассматривают как промежуточную ступень между условными и безусловными рефлексами.

### **7.3.2. Импринтинг**

Среди натуральных условных рефлексов в особую группу выделяют так называемое запечатление – импринтинг, который заключается в очень быстром обучении определенным жизненно важным действиям. Импринтинг может происходить в строго определенные критические периоды онтогенеза. Обычно запечатление осуществляется в раннем детстве и может произойти только в течение специального чувствительного периода, а, если этот период будет упущен, в более поздние сроки оно уже не осуществится. Классический пример запечатления – формирование реакции следования за матерью у птенцов выводковых птиц, или, по современной терминологии, запечатление привязанности. Сама по себе реакция эта врожденная, но в течение первых часов после вылупления молодые птицы должны «запечатлеть» облик матери. Если в этот период утята не увидят утки, то впоследствии будут ее бояться. Более того, у утенка, не встретившего в соответствующий период подходящего для запечат-

ления объекта, в дальнейшем его поведение будет резко нарушено: он будет избегать контактов со всеми живыми существами. Если же в этот период на глаза утенку попадает какой-нибудь движущийся предмет, например футбольный мяч или игрушечная машина, то он начинает реагировать на него как на свою мать и всюду следовать за ним. Так, например, Лоренц выращивал разных представителей отряда гусеобразных в изоляции от сородичей в течение первой недели жизни и отметил, что такие птицы предпочитают следовать за людьми, а не за птицами своего вида. Классический импринтинг характерен для копытных животных и других зрелорождающихся млекопитающих и для выводковых птиц и характеризуется исключительно быстрым формированием. Рефлекторные акты, осуществляемые животными на основе информации, усвоенной путем запечатления, обычно являются фрагментами инстинктивных реакций, поэтому необходимость их образования генетически запрограммирована. Они видоспецифичны, и их образование почти так же обязательно, как и наличие самих инстинктов.

К. Лоренц указывал, что импринтинг лежит в основе ключевых стимулов, играющих важную роль в осуществлении инстинктивных реакций. Лоренц отмечал, что по своим свойствам запечатление существенно отличается от обычного ассоциативного обучения, прежде всего, тем, что оно происходит в определенный, достаточно узко ограниченный период онтогенеза. Второе его отличие состоит в том, что эффект запечатления необратим и в обычных условиях не угашается. В связи с этим запечатление птицей особи чужого вида может полностью дезорганизовать ее общественное поведение в будущем. Анализируя явление запечатления и его роль в формировании поведения, Лоренц обращал внимание на сходство его с процессом дифференцировки органов в эмбриогенезе. В обоих случаях наличие чувствительного периода – необходимое условие для осуществления определенной реакции формообразования. Наиболее подробно эта проблема изложена в монографии Лоренца «Эволюция и модификация поведения» (1965) (Evolution and Modification of Behavior).

Помимо запечатления привязанности, которое обеспечивает контакт птенцов с матерью в ранний период онтогенеза, существует и так называемое половое запечатление, которое обеспечивает последующий правильный выбор полового партнера птицей по достижении ею половозрелости. Если первая форма запечатления характерна для выводковых птиц, то вторая форма играет существенную роль и в формировании поведения птенцовых. Так, например, в опытах Лоренца и его учеников селезни, воспитанные уткой другого вида, став взрослыми, пытались спариваться только с самками вида-воспитателя, игнорируя самок собственного вида. Сходным образом ведут себя и птенцовые виды. Самцы зебровой амадины, воспитанные бенгальскими амадинами, впоследствии ухаживали только за самками вида-воспитателя.

Впервые описав явление запечатления, Лоренц привлек к нему пристальное внимание исследователей многих специальностей, которые изучили его роль в формировании поведения животных разных систематических групп, уточняли продолжительность и значение чувствительных периодов, влияние параметров запечатлеваемого стимула, сопоставляли свойства запечатления и ассоциативного обучения и т.д.

### **7.3.3. Опосредованное, или имитационное, обучение**

В формировании условных рефлексов важное значение имеет способность перенимать опыт путем подражания своим товарищам по стае и даже животным другого вида. Такая способность, иначе называемая опосредованным обучением, отмечается почти у всех видов млекопитающих и птиц, а также у многих видов рыб. Опосредованное обучение представляет собой взаимообучение животных, приобретение ими при общении новых элементов поведения, повышающих устойчивость, «надежность» популяции в борьбе за существование. Опосредованное обучение обычно происходит на основе врожденной способности животных к подражанию, часто подкрепляется определенной сигнализацией и закрепляется памятью. Поэтому условные рефлексы, приобретаемые в результате опосредованного обучения, фи-

зиологи нередко называют имитационными условными рефлексами. Методика их образования предельно проста. В экспериментальное помещение приводят двух собак. Одну из них привязывают, и на ее глазах у второй обычным путем вырабатывают какой-нибудь рефлекс. Если теперь собак поменять местами, то станет ясно, что условный рефлекс образовался и у «зрителя».

Самое главное значение опосредованного обучения заключается в том, что при этом необходимый для жизни животного в тех или иных условиях внешней среды набор приобретаемых элементов поведения создается без непосредственного воздействия на данное животное безусловного раздражителя. Это очень важно при жизни в естественных условиях. Животное получает, например, оборонительные реакции к данному хищнику, не испытав на себе его прямого воздействия, без болевого раздражителя. Ему достаточно лишь видеть, как хищник схватил их соседа по группе, а в ряде случаев наблюдать, как соседи стараются избежать опасного животного, или просто воспринимать их сигналы опасности. То же можно сказать и в отношении ядовитой пищи: необязательно животным самим испытывать ее ядовитое действие. Вполне достаточно понаблюдать, что едят или чего избегают его более «опытные» соседи. При получении опыта индивидуальным путем каждое животное должно на себе непосредственно испытать вредное действие хищника или ядовитой пищи, что обычно в природе влечет за собой гибель животного. В группе этот опасный безусловный раздражитель заменен примером более опытных особей, а также их сигналами, передающими информацию о надвигающейся опасности. Таким путем необходимые особенности поведения (опыт) передаются в общении с себе подобными в естественных условиях с неизмеримо меньшим числом ошибок, а следовательно, и с меньшей потерей численности популяции. В этом заключается огромное адаптивное значение опосредованного обучения. Л.А. Орбели (1949) указывал, что имитационное поведение – «это главный охранитель вида», так как «громдное преимущество заключается в том, что «зрители», присутствующие при акте повреждения члена их же стада или их сообщества, вырабатывают рефлексорные защитные акты и таким образом могут в будущем избежать опасности».

Прекрасный американский натуралист и писатель Э. Сетон-Томпсон (1957) пишет, что у каждого дикого животного есть три источника познания. Первый источник – это опыт предков, инстинкт, переданный ему по наследству. Этот опыт накопился у целого ряда поколений за долгие века борьбы с опасностями. Второй источник познания – пример родителей и других взрослых животных того же вида. Детеныш перенимает все обычаи и повадки своего племени. Третий источник познания – собственный опыт.

Можно говорить о двух типах опосредованного обучения, постоянно переплетающихся и дополняющих друг друга: обучение в несемейных группах животных и обучение в семейных группах.

В прошлом умение подражать рассматривали как показатель высокого уровня развития. Однако способность к образованию имитационных условных рефлексов связана не с уровнем развития мозга, а со степенью совершенства анализаторных систем, в первую очередь зрительного анализатора, со стадным образом жизни, с характером семейных отношений. У многих рыб (карасей, трески, сайды, пикши) имитационные рефлексы, пищевые и оборонительные, образуются лучше, чем у крыс. У собак они легче поддаются действию внешнего тормоза, чем у павианов; зато у последних на основе подражания возможно угашение условных рефлексов. Особенно хорошо развито подражание у молодых животных. Детеныши макаков лапундер способны образовывать на основе подражания пищевые условные рефлексы и длительное время их сохранять, ни разу не получая подкрепления. Можно обнаружить существенные различия лишь в отношении сложности и количества одновременно вырабатываемых имитационных условных рефлексов. Видимо, только у человекообразных обезьян на основе подражания возможны образование цепей условных рефлексов, состоящих из 8–10 движений, переделка положительных реакций в отрицательные, а отрицательных – в положительные, дифференцирование близких раздражителей при одновременном и последовательном их предъявлении.



### 7.3.4. Облигатное обучение

Как уже неоднократно говорилось, подобно морфологическим признакам, поведение представляет собой своеобразную «визитную карточку» каждого вида. Видоспецифическое поведение является сложным переплетением врожденных и приобретенных элементов. Для нормального существования каждого биологического вида, каждый его представитель должен освоить вполне определенный комплекс навыков, составляющих особенности характерного для него поведения. Существуют такие формы научения, которые внешне очень напоминают инстинктивное поведение, но тем не менее представляют собой не что иное, как результат накопления индивидуального опыта, правда, в жестких, типичных для данного вида рамках. Это, прежде всего, формы так называемого облигатного научения, которым, по Г. Темброку, обозначается индивидуальный опыт, необходимый для выживания всем представителям данного вида вне зависимости от частных условий жизни особи. Реализация видового опыта в индивидуальном поведении в большой степени нуждается в процессах научения на ранних этапах поисковой стадии инстинктивного акта, поскольку реакции на единичные, случайные признаки каждой конкретной ситуации не могут быть запрограммированы в процессе эволюции. И так как без включения вновь приобретаемых элементов в инстинктивное поведение, реализация видового опыта неосуществима, а значит, эти включения наследственно закреплены, следовательно, диапазон научения является строго видотипичным. Другими словами, представитель биологического вида может быть научен только тем формам поведения, которые ведут к завершающим фазам видоспецифических поведенческих актов. Так, например, для формирования нормального охотничьего поведения кошки, котенку необходимо обучение разнообразным приемам ловли и умерщвления добычи. Однако, несмотря ни на какое обучение, в процессе охоты кошка использует только те приемы, которые типичны для данного вида.

### 7.3.5. Факультативное обучение

В противоположность облигатному, факультативное обучение, согласно Г. Темброку, включает в себя все формы сугубо индивидуального приспособления к особенностям тех конкретных условий, в которых живет данная особь. Совершенно естественно, что эти условия не могут быть одинаковыми для всех представителей данного вида. Способствуя, таким образом, максимальной конкретизации видового поведения в частных условиях среды обитания вида, факультативное научение является наиболее гибким, лабильным компонентом поведения животных.

Конкретизация видового опыта путем добавления в инстинктивное поведение индивидуального опыта присутствует на всех этапах поведенческого акта. Так, американский этолог Р.А. Хайнд указывает на изменение инстинктивного поведения научением через изменение сочетания раздражителей, выделения их из общего фона, усиление и т.д.

Существенно и то, что изменения охватывают как эффекторную, так и сенсорную сферу. В эффекторной сфере примером научения могут являться как рекомбинации врожденных двигательных элементов, так и вновь приобретенные. У высших животных приобретенные движения эффекторов играют большую роль в процессе познавательной деятельности, интеллектуальной сфере функционирования.

Модификация поведения в сенсорной сфере значительно расширяет возможности ориентации животного вследствие приобретения новых групп сигналов из внешнего мира. Таким примером являются случаи, когда сигнал, биологически не важный для животного, в результате личного опыта в сочетании с биологически важным приобретает ту же степень важности. И этот процесс не является лишь простым образованием новых условных рефлексов.

Основой научения в этом случае являются сложные динамические процессы в центральной нервной системе, особенно в ее внешних отделах, где осуществляется афферент-

ный синтез разнообразных реакций, обусловленных внешними и внутренними факторами. Затем эти раздражения сопоставляются с ранним индивидуальным опытом, и в результате формируется готовность к выполнению переменных ответных действий на ситуацию. Следующий за этим анализ результатов является пусковым механизмом нового афферентного синтеза и т.д. Так, в дополнение к видовым программам, формируются индивидуальные программы, на которых основываются процессы научения. Важно заметить, что животное является в этом процессе не пассивным научаемым, а само активно участвует, обладая «свободой выбора» взаимодействия.

Подводя итог, можно сказать, что основой научения является формирование эффекторных программ предстоящих действий, в процессе которых происходит сопоставление и оценка внешних и внутренних раздражителей, видового и индивидуального опыта, регистрация параметров и проверка результатов совершаемых действий.

Как известно, реализация видового опыта в индивидуальном поведении в большей степени нуждается в процессах научения на начальных этапах поискового поведения, ведь реакции на единичные, случайные признаки в каждой конкретной ситуации не могут быть запрограммированы в процессе эволюции. И поскольку без включения вновь приобретенных элементов в инстинктивное поведение реализация видового опыта неосуществима, а значит, эти включения наследственно закреплены, следовательно, диапазон научения является строго видотипичным. Другими словами, представитель вида может быть научен только тем формам поведения, которое ведут к завершающим фазам видотипичных поведенческих актов.

Эти рамки диспозиции к научению у высших животных значительно шире, чем требуется в реальных условиях жизни, поэтому они обладают большими возможностями индивидуального приспособления к экстремальным ситуациям. Уровень пластичности поведения животного в реализации инстинктивного опыта может служить показателем общего психического развития.

Эти понятия являются взаимосвязанными, т.к. усложнение инстинктивного поведения в процессе эволюции требует расширения диапазона способности к научению; усиленное же в результате включения элементов научения, инстинктивное поведение становится более пластичным, т.е. поднимает его на более высокий уровень, что приводит к эволюции поведения как единого целого. И, как мы видим, такие эволюционные преобразования охватывают как содержание врожденных поведенческих программ, так и возможности обогащения их научением. В этом процессе развития разницей в поведении между низшими и высшими животными является не смена простого поведения на более сложное, как может показаться с первого взгляда, а то, что к простейшим формам добавляются более сложные, что ведет к повышению вариативности поведения.

### **Словарь терминов**

индивидуально-приспособительная деятельность

обучение

научение

неассоциированное обучение

ассоциированное обучение

привыкание

сенсбилизация

суммационный рефлекс

суммация возбуждения

классический условный рефлекс

инструментальный условный рефлекс

оперантное обучение

метод проб и ошибок

когнитивные процессы

метод последовательного приближения  
свободное оперантное поведение  
дифференцировочные условные рефлексы  
натуральные условные рефлексы  
импринтинг  
опосредованное обучение  
облигатное обучение  
факультативное обучение

### **Вопросы для самопроверки**

Что такое индивидуально-приспособительная деятельность?  
По каким принципам можно классифицировать условные рефлексы?  
На чем основана классификация форм обучения?  
Какими методами изучают инструментальные условные рефлексы?  
Что такое классический условный рефлекс?  
Что такое инструментальные условные рефлексы?  
Что такое оперантное обучение?  
Что такое дифференцировочные условные рефлексы?  
Каким образом вырабатывают дифференцировочные условные рефлексы?  
Что такое натуральные условные рефлексы?  
Что такое импринтинг?  
Что такое опосредованное обучение?  
Что такое облигатное обучение?  
Что такое факультативное обучение?

### **Список литературы**

- Зорина З.А., Полетаева И.И. «Зоопсихология. Элементарное мышление животных». М.: «Аспект Пресс», 2001.
- Котляр Б.И., Шульговский В.В. Физиология центральной нервной системы. М., 1979.
- Орбели Л.А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.; Л., 1949.
- Павлов И.П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности животных. М., 1973.
- Павлов И.П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга // Полное собр. соч. Т. IV. М.; Л., 1952.
- Павлов И.П. Павловские среды. М.; Л., 1949.
- Понугаева А.Г. Импринтинг (запечатление). Л., 1973.
- Прайор К. Несущие ветер. М., 1981.
- Савельев С.В. Введение в зоопсихологию. М., 1998.
- Сергеев Б.Ф. Ступени эволюции интеллекта. М., 1986.
- Слоним А.С. Инстинкт. Л., 1967.
- Тинберген Н. Поведение животных. М., 1978.
- Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1993.
- Хорн Г. Память, импринтинг и мозг. М., 1988.
- Шульговский В.В. Физиология центральной нервной системы. М., 1997.
- Дьюсбери Д. Поведение животных: Сравнительные аспекты. М., 1981.
- Мак-Фарленд Д. Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция. М., 1988.
- Меннинг О. Поведение животных: Вводный курс. М., 1982.
- Савельев С.А. «Введение в зоопсихологию». М., 2000.
- Тинберген Н. Поведение животных. М., 1969.
- Хайнд Р. Поведение животных: Синтез этологии и сравнительной психологии. М., 1975.
- Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии: Учебное пособие

### **Темы курсовых работ и рефератов**

Неассоциированное обучение и его роль в поведении.

Ф.Скиннер и его вклад в науку о поведении.

Обучение методом последовательного приближения.

Дифференцировочные условные рефлексы и их роль в изучении разных форм поведения.

Импринтинг и его роль в формировании разных форм поведения.

Опосредованное обучение и его роль в формировании поведения.

Экспериментальное изучение имитационного поведения.

п. 8.1., п. 8.2., п. 8.3., п. 8.4., п. 8.5.

8.1. Мышление и интеллект

8.2. Экспериментальное изучение рассудочной деятельности

8.3. Сравнительное изучение рассудочной деятельности животных при помощи методик, разработанных Л.В. Крушинским

8.4. Изучение способности животных к обобщению и абстрагированию

8.5. Роль рассудочной деятельности в поведении животных

## **8.1. Мышление и интеллект**

8.1.1. Определение мышления и интеллекта человека

8.1.2. Мышление человека и рассудочная деятельность животных

Наличие у высших животных элементов разума в настоящее время не вызывает сомнения ни у кого из ученых. Интеллектуальное поведение представляет собой вершину психического развития животных. Вместе с тем, как отмечает Л.В. Крушинский, оно является не чем-то из ряда вон выходящим, а лишь одним из проявлений сложных форм поведения с их врожденными и благоприобретенными аспектами. Интеллектуальное поведение не только теснейшим образом связано с различными формами инстинктивного поведения и научения, но и само складывается из индивидуально изменчивых компонентов поведения. Оно дает наибольший приспособительный эффект и способствует выживанию особей и продолжению рода при резких, быстро протекающих изменениях в среде обитания. В то же время интеллект даже самых высших животных находится, несомненно, на более низкой ступени развития, чем интеллект человека, поэтому более корректным будет называть его элементарным мышлением, или зачатками мышления. Биологическое изучение данной проблемы прошло длинный путь, к ней неизменно возвращались все крупнейшие ученые. Об истории изучения элементарного мышления животных уже говорилось в первых разделах настоящего пособия, поэтому в данной главе мы лишь постараемся систематизировать результаты его экспериментального изучения.

### **8.1.1. Определение мышления и интеллекта человека**

Прежде чем говорить об элементарном мышлении животных, необходимо уточнить, как психологи определяют мышление и интеллект человека. В настоящее время в психологии существует несколько определений этих сложнейших явлений, однако, поскольку данная проблема выходит за рамки нашего учебного курса, мы ограничимся самыми общими сведениями.

Согласно точке зрения А.Р. Лурия, «акт мышления возникает только тогда, когда у субъекта существует соответствующий мотив, делающий задачу актуальной, а решение ее

необходимым, и когда субъект оказывается в ситуации, относительно выхода из которой у него нет готового решения – привычного (т.е. приобретенного в процессе обучения) или врожденного».

Совершенно очевидно, что данный автор имеет в виду акты поведения, программа которых должна создаваться экстренно, в соответствии с условиями задачи, и по своей природе не требует действий, представляющих собой пробы и ошибки.

Мышление представляет собой самую сложную форму психической деятельности человека, вершину ее эволюционного развития. Очень важным аппаратом мышления человека, существенно усложняющим его структуру, является речь, которая позволяет кодировать информацию с помощью абстрактных символов.

Термин «интеллект» используется как в широком, так и в узком смысле. В широком смысле интеллект – это совокупность всех познавательных функций индивида, от ощущения и восприятия до мышления и воображения, в более узком смысле интеллект – это собственно мышление.

В процессе познания человеком действительности психологи отмечают три основные функции интеллекта:

- способность к обучению;
- оперирование символами;
- способность к активному овладению закономерностями окружающей среды.

Психологи выделяют следующие формы мышления человека:

- наглядно-действенное, базирующееся на непосредственном восприятии предметов в процессе действий с ними;
- образное, опирающееся на представления и образы;
- индуктивное, опирающееся на логический вывод «от частного к общему» (построение аналогий);
- дедуктивное, опирающееся на логический вывод «от общего к частному» или «от частного к частному», сделанный в соответствии с правилами логики;
- абстрактно-логическое, или вербальное, мышление, представляющее собой наиболее сложную форму.

Вербальное мышление человека неразрывно связано с речью. Именно благодаря речи, т.е. второй сигнальной системе, мышление человека становится обобщенным и опосредованным.

Принято считать, что процесс мышления осуществляется с помощью следующих мыслительных операций – анализа, синтеза, сравнения, обобщения и абстрагирования. Результатом процесса мышления у человека являются понятия, суждения и умозаключения.

### **8.1.2. Мышление человека и рассудочная деятельность животных**

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

- «экстренное появление ответа в отсутствии готового решения» (Лурия);
- «познавательное выделение объективных условий, существенных для действия» (Рубинштейн);
- «обобщенный, опосредованный характер отражения действительности; отыскание и открытие существенно нового» (Брушлинский);
- «наличие и выполнение промежуточных целей» (Леонтьев).

Мышление человека имеет целый ряд синонимов, как то: «разум», «интеллект», «рассудок» и т.п. Однако при употреблении этих терминов для описания мышления животных необходимо иметь в виду, что, как бы сложно ни было их поведение, речь может идти лишь об элементах и зачатках соответствующих мыслительных функций человека.

Наиболее корректным является предложенный Л.В. Крушинским термин рассудочная деятельность. Он позволяет избежать отождествления мыслительных процессов у животных и человека. Наиболее характерное свойство рассудочной деятельности животных – их способность улавливать простейшие эмпирические законы, связывающие предметы и явления окружающей среды, и возможность оперировать этими законами при построении программ поведения в новых ситуациях.

Рассудочная деятельность отличается от любых форм обучения. Эта форма адаптивного поведения может осуществляться при первой встрече организма с необычной ситуацией, создавшейся в среде его обитания. В том, что животное сразу, без специального обучения, может принять решение к адекватному выполнению поведенческого акта, и заключается уникальная особенность рассудочной деятельности как приспособительного механизма в многообразных, постоянно меняющихся условиях окружающей среды. Рассудочная деятельность позволяет рассматривать приспособительные функции организма не только в качестве саморегулирующихся, но и самоселекционирующихся систем. Под этим подразумевается способность организма производить адекватный выбор биологически наиболее адекватных форм поведения в новых ситуациях. По определению Л.В. Крушинского, рассудочная деятельность – это выполнение животным адаптивного поведенческого акта в экстренно сложившейся ситуации. Этот уникальный способ приспособления организма в среде возможен у животных с хорошо развитой нервной системой.

## **8.2. Экспериментальное изучение рассудочной деятельности**

8.2.1. Когнитивные (познавательные) процессы (по Зориной и Полетаевой, 2001)

8.2.2. Исследование способности к достижению приманки, находящейся в поле зрения животного. Использование орудий

С самых первых этапов изучения разума животных перед исследователями вставали два одинаково важных и тесно связанных друг с другом вопроса:

1. Каковы высшие формы мышления, доступные животным, и какой степени сходства с мышлением человека они могут достигать?

2. На каких этапах филогенеза возникли первые, наиболее простые зачатки мышления и насколько широко они представлены у современных животных?

Ответ на первый вопрос могут дать комплексные исследования психики антропоидов, включая их способность к овладению языками-посредниками. Для решения второго вопроса необходимы широкие сравнительные исследования позвоночных разных уровней филогенетического развития. К настоящему моменту, благодаря исследованиям, проведенным многими как иностранными, так и российскими исследователями, накоплен обширный экспериментальный материал, позволяющий дать достаточно обстоятельные ответы на оба данных вопроса. Основные представления о мышлении животных изложены З.И. Зориной и И.И. Полетаевой в монографии «Элементарное мышление животных» (М. 2001). С точки зрения этих авторов:

«Зачатки мышления имеются у довольно широкого спектра видов позвоночных – рептилий, птиц, млекопитающих разных отрядов. У наиболее высокоразвитых млекопитающих – человекообразных обезьян – способность к обобщению позволяет усваивать и использовать языки-посредники на уровне 2–летних детей.

Элементы мышления проявляются у животных в разных формах. Они могут выражаться в выполнении многих операций, таких как обобщение, абстрагирование, сравнение, логический вывод, экстренное принятие решения за счет оперирования эмпирическими законами и др.

Разумные акты у животных связаны с обработкой множественной сенсорной информации (звуковой, обонятельной, разных видов зрительной-пространственной, количественной, геометрической) в разных функциональных сферах – пищедобывательной, оборонительной,

социальной, родительской и др.

Мышление животных – не просто способность к решению той или иной задачи. Это системное свойство мозга, причем, чем выше филогенетический уровень животного и соответствующая структурно-функциональная организация его мозга, тем большим диапазоном интеллектуальных возможностей оно обладает» (Зорина, Полетаева, 2001. С. 17).

Одно из главных условий, позволивших осуществить экспериментальное изучение рассудочной деятельности животных как предьстории человеческого разума, – разработка адекватной методики исследования и выбор соответствующих критериев количественной оценки интеллекта животных различных таксономических групп. Необходимо было разработать тесты, в основе структуры которых лежали бы простейшие законы природы. Эти тесты должны основываться на рецепторных возможностях животных для улавливания ими законов, которые связывают отдельные элементы предьявляемых задач, и должны быть построены на простейших понятиях пространства, времени и движения.

В некоторых случаях, главным образом для приматов, могут быть использованы тесты, применяющиеся в психологии человека. В настоящее время для изучения рассудочной деятельности используется целый ряд тестов, применимых для животных разных видов. В случае адекватного решения теста необходимо тщательно проанализировать, является данное поведение результатом проявления рассудочной деятельности или использования более простого механизма, например ассоциативного обучения. В процессе анализа поведения животных при решении логических задач необходимо придерживаться «канона Ллойда-Моргана» («то или иное действие ни в коем случае нельзя интерпретировать как результат проявления какой-либо высшей психической функции, если его можно объяснить на основе наличия у животного способности, занимающей более низкую ступень на психологической шкале»).

К настоящему времени в разных лабораториях, с помощью разнообразных тестов накоплены весьма многочисленные, но довольно разрозненные данные о мышлении животных. Достаточно подробная классификация таких тестов, основанная на особенностях разных аспектов мышления животных, проведена З.А. Зориной (1997).

### **8.2.1. Когнитивные (познавательные) процессы (по: Зорина, Полетаева, 2001)**

Термин «когнитивные», или «познавательные», процессы употребляют для обозначения тех видов поведения животных и человека, в основе которых лежит не условно-рефлекторный ответ на воздействие внешних стимулов, а формирование внутренних (мысленных) представлений о событиях и связях между ними.

И.С. Бериташвили называет их психонервными образами, или психонервными представлениями, Л.А. Фирсов (1972; 1993) – образной памятью. Д. Мак-Фарленд (1982) подчеркивает, что когнитивная деятельность животных относится к мыслительным процессам, которые зачастую недоступны прямому наблюдению, однако их существование возможно выявить в эксперименте.

Наличие представлений обнаруживается в тех случаях, когда субъект (человек или животное) совершает действие без влияния какого бы то ни было физически реального стимула. Такое возможно, например, когда он извлекает информацию из памяти или мысленно восполняет отсутствующие элементы действующего стимула. В то же время формирование мысленных представлений может никак не проявляться в исполнительной деятельности организма и обнаружится лишь позднее, в какой-то определенный момент.

Внутренние представления могут отражать самые разные типы сенсорной информации, не только абсолютные, но и относительные признаки стимулов, а также соотношения между разными стимулами и между событиями прошлого опыта. По образному выражению, животное создает некую внутреннюю картину мира, включающую комплекс представлений

«что», «где», «когда». Они лежат в основе обработки информации о временных, числовых и пространственных характеристиках среды и тесно связаны с процессами памяти. Различают также образные и абстрактные (отвлеченные) представления. Последние рассматривают как основу формирования довербальных понятий.

Методы изучения когнитивных процессов.

Основными методами изучения когнитивных процессов являются следующие:

1. Использование дифференцировочных условных рефлексов для оценки когнитивных способностей животных.

Для изучения когнитивных процессов у животных широкое применение находят различные методики, основанные на выработке у животных дифференцировочных условных рефлексов и их систем.

Такие методики могут различаться по своим основным параметрам. Порядок предъявления стимулов может быть последовательным или одновременным.

При последовательном предъявлении животное должно научиться давать положительный ответ в ответ на стимул А и воздерживаться от реакции при включении стимула Б. Выработка дифференцировки, таким образом, состоит в торможении реакции на второй стимул. При одновременном предъявлении конкретной пары стимулов животное учится различать стимулы по нескольким абсолютным признакам. Например, при дифференцировке стимулов по их конфигурации животному одновременно показывают две фигуры – круг и квадрат и подкрепляют выбор одной из них, например круга. Это наиболее распространенный вид дифференцировочных условных рефлексов. Выработка и упрочение такой реакции требует, как правило, многих десятков сочетаний. Предъявление стимулов может осуществляться в соответствии с двумя режимами: повторением одной пары стимулов до достижения критерия и чередованием нескольких пар стимулов при систематическом варьировании второстепенных параметров.

При систематическом варьировании второстепенных параметров стимулов можно оценивать способность животных различать не только данную конкретную пару раздражителей, но и их «обобщенные» признаки, совпадающие у многих пар.

Например, животных можно обучить различать не конкретные круг и квадрат, а любые круги и квадраты независимо от их размера, цвета, ориентации и т.п. С этой целью в процессе обучения каждый следующий раз им предлагают новую пару стимулов (новые круг и квадрат). Новая пара отличается от остальных по всем второстепенным признакам стимулов – цвету, форме, размерам, ориентации и т.п., но сходна по их основному параметру – геометрической форме, различения которой и предполагается добиться. В результате такой тренировки у животного постепенно происходит обобщение основного признака и отвлечение от второстепенных, в данном случае круга.

Таким образом можно исследовать не только способность животных к обучению, но и способность к обобщению, являющуюся одним из важнейших свойств довербального мышления животных. Одним из глобальных вопросов, постоянно встающим перед исследователями, является поиск различий в способности к обучению у разных таксономических групп как оценки особенностей их высшей нервной деятельности.

Как было показано многими учеными, животные с разным уровнем структурно функциональной организации мозга практически не различаются по способности и скорости выработки простых форм условных рефлексов. Не удалось обнаружить подобных различий и в образовании отдельных дифференцировочных условных рефлексов. Однако благодаря использованию их в качестве элементарных единиц обучения и созданию их разнообразных комбинаций, было разработано несколько экспериментальных методик, позволяющих оценивать способность к «сложным формам обучения», или серийному обучению (см. Видео).

2. Формирование «установки на обучение». Одним из таких методов является разработанный американским исследователем Г. Харлоу метод формирования «установки на обучение». Данный тест нашел весьма широкое применение для оценки как индивидуальных способностей животного, так и в качестве сравнительного метода.



Этот метод заключается в следующем. Сначала животное обучают простой дифференцировке – выбору одного из двух стимулов, например: есть из одной из двух стоящих рядом кормушек, – той, которая находится постоянно слева. После того, как у животного выработался прочный условный рефлекс на местоположение корма, его начинают класть в кормушку, расположенную справа. Когда у животного вырабатывается новый условный рефлекс, корм снова начинают класть в левую кормушку. По завершении второй стадии обучения формируют третью дифференцировку, затем четвертую и т.д. Обычно, после достаточно большого количества дифференцировок, скорость их выработки начинает возрастать. В конце концов животное перестает действовать методом проб и ошибок, и, не найдя корм при первом предъявлении в очередной серии, уже при втором предъявлении действует адекватно, в соответствии с усвоенным им ранее правилом, которое принято называть установкой на обучение.

Данное правило заключается в том, чтобы «выбирать тот же предмет, что и в первой пробе, если его выбор сопровождался подкреплением, или другой, если подкрепление получено не было».

Существует множество модификаций данной методики, кроме описанной формы «лево – право», возможны выработки дифференцировочных условных рефлексов на самые разные стимулы. В классических экспериментах Харлоу обезьян макак-резусов обучали дифференцировать игрушки или мелкие предметы обихода. По достижении определенного критерия выработки дифференцировки начинали следующую серию: животному предлагали два новых стимула, ничем не похожих на первые.

Методом формирования установки на обучение впервые была получена широкая сравнительная характеристика обучаемости животных разных систематических групп, которая в определенной степени коррелировала с показателями организации мозга. Очевидно вместе с тем, что эти результаты свидетельствовали о существовании у животных каких-то процессов, выходящих за рамки простого образования дифференцировочных условных рефлексов. Харлоу считает, что в ходе такой процедуры животное «учится учиться». Оно освобождается от связи «стимул-реакция» и переходит от ассоциативного обучения к инсайт-подобному обучению с одной пробы.

Л. А. Фирсов считает, что этот вид обучения по своей сути и по лежащим в его основе механизмам близок к процессу обобщения, при котором выявляется общее правило решения многих однотипных задач.

3. Метод отсроченных реакций. Данный метод применяется для изучения процессов представления. Он был предложен У. Хантером в 1913 г. для оценки способности животного реагировать на воспоминание о стимуле в отсутствие этого реального стимула и назван им методом отсроченных реакций.

В опытах Хантера животное (в данном случае енота) помещали в клетку с тремя одинаковыми и симметрично расположенными дверцами для выхода. Над одной из них на короткое время зажигали лампочку, а потом еноту давали возможность подойти к любой из дверц. Если он выбирал дверцу, над которой зажигалась лампочка, то получал подкрепление. При соответствующей тренировке животные выбирали нужную дверцу даже после 25-секундной отсрочки – интервала между выключением лампочки и возможностью сделать выбор.

Позже данная задача была несколько модифицирована другими исследователями. На глазах у животного, имеющего достаточно высокий уровень пищевой возбудимости, в один из двух (или трех) ящиков помещают корм. По истечении периода отсрочки, животное выпускают из клетки или убирают отделяющую его преграду. Его задача – выбрать ящик с кормом.

Успешное решение теста на отсроченные реакции считается доказательством наличия у животного мысленного представления о спрятанном предмете (его образа), т.е. существования какой-то активности мозга, которая в этом случае подменяет информацию от органов чувств. С помощью этого метода было проведено исследование отсроченных реакций у представителей различных видов животных и было продемонстрировано, что их поведение

может направляться не только действующими в данный момент стимулами, но также и хранящимися в памяти следами, образами или представлениями об отсутствующих стимулах.

В классическом тесте на отсроченные реакции представители различных видов проявляют себя по-разному. Собаки, например, после того как корм положен в один из ящиков, ориентируют тело по направлению к нему и сохраняют эту неподвижную позу в течение всего периода отсрочки, а по ее окончании сразу бросаются вперед и выбирают нужный ящик. Другие животные в подобных случаях не сохраняют определенной позы и могут даже разгуливать по клетке, что не мешает им тем не менее правильно обнаруживать приманку. У шимпанзе формируется не просто представление об ожидаемом подкреплении, но ожидание определенного его вида. Так, если вместо показанного в начале опыта банана после отсрочки обезьяны обнаруживали салат (менее ими любимый), то отказывались его брать и искали банан. Мысленные представления контролируют и гораздо более сложные формы поведения. Многочисленные свидетельства этого были получены и в специальных экспериментах, и в наблюдениях за повседневным поведением обезьян в неволе и естественной среде обитания.

Одно из наиболее популярных направлений в анализе когнитивных процессов у животных – это анализ обучения «пространственным» навыкам с использованием методов водного и радиального лабиринтов.

Пространственное обучение. Современная теория «когнитивных карт».

4. Метод обучения в лабиринтах. Метод лабиринта является одним из самых давних и широко распространенных методов изучения сложных форм поведения животных. Лабиринты могут иметь разную форму и, в зависимости от ее сложности, могут использоваться как при исследовании условно рефлекторной деятельности, так и для оценки когнитивных процессов животных. Перед подопытным животным, помещенным в лабиринт, ставится задача нахождения пути к определенной цели, чаще всего пищевой приманке. В некоторых случаях целью может служить убежище или другие благоприятные условия. Иногда при отклонениях животного от правильного пути оно получает наказание.

В простейшем виде лабиринт имеет вид Т-образного коридора или трубки. В этом случае при повороте в одну сторону животное получает награду, при повороте в другую его оставляют без награды или даже наказывают. Более сложные лабиринты слагаются из разных комбинаций Т-образных или подобных им элементов и тупиков, заход в которые расценивается как ошибки животного. Результаты прохождения животным лабиринта определяются, как правило, по скорости достижения цели и по количеству допущенных ошибок.

Метод лабиринта позволяет изучать как вопросы, связанные непосредственно со способностью животных к обучению, так и вопросы пространственной ориентации, в частности роль кожно-мышечной и других форм чувствительности, памяти, способности к переносу двигательных навыков в новые условия, к формированию чувственных ощущений и т.д. (см. Видео).

Для изучения когнитивных способностей животных чаще всего используют радиальный и водный лабиринты.

Обучение в радиальном лабиринте. Методика изучения способности животных к обучению в радиальном лабиринте была предложена американским исследователем Д. Олтоном.

Обычно радиальный лабиринт состоит из центральной камеры и 8 (или 12) лучей, открытых или закрытых (называемых в этом случае отсеками, или коридорами). В опытах на крысах длина лучей лабиринта варьирует от 100 до 140 см. Для экспериментов на мышах лучи делают короче. Перед началом опыта в конец каждого коридора помещают пищу. После процедуры приучения к обстановке опыта голодное животное сажают в центральный отсек, и оно начинает заходить в лучи в поисках пищи. При повторном заходе в тот же отсек животное пищи больше не получает, а такой выбор классифицируется экспериментатором как ошибочный.

По ходу опыта у крыс формируется мысленное представление о пространственной структуре лабиринта. Животные помнят о том, какие отсеки они уже посетили, а в ходе повторных тренировок «мысленная карта» данной среды постепенно совершенствуется. Уже

после 7–10 сеансов обучения крыса безошибочно (или почти безошибочно) заходит только в те отсеки, где есть подкрепление, и воздерживается от посещения тех отсеков, где она только что была.

Метод радиального лабиринта позволяет оценивать:

- формирование пространственной памяти животных;
- соотношение таких категорий пространственной памяти, как рабочая и референтная.

Рабочей памятью называют обычно сохранение информации в пределах одного опыта.

Референтная память хранит информацию, существенную для освоения лабиринта в целом.

Деление памяти на краткосрочную и долгосрочную основано на другом критерии – на продолжительности сохранения следов во времени.

Работы с радиальным лабиринтом позволили выявить у животных (главным образом крыс) наличие определенных стратегий поиска пищи.

В самой общей форме такие стратегии подразделяются на алло- и эгоцентрические:

- при аллоцентрической стратегии животное при поиске пищи полагается на свое мысленное представление о пространственной структуре данной среды;
- эгоцентрическая стратегия основана на знании животным конкретных ориентиров и сопоставлении с ними положения своего тела.

Такое деление в большой степени условно, и животное, в особенности в процессе обучения, может параллельно использовать элементы обеих стратегий. Доказательства использования крысами аллоцентрической стратегии (мысленной карты) базируются на многочисленных контрольных экспериментах, в ходе которых либо вводятся новые, «сбивающие» с пути ориентиры (или, наоборот, подсказки), либо меняется ориентация всего лабиринта относительно ранее неподвижных координат и т.д.

Обучение в водном лабиринте Морриса (водный тест). В начале 80–х гг. шотландский исследователь Р. Моррис предложил для исследования способности животных к формированию пространственных представлений использовать «водный лабиринт». Метод приобрел большую популярность, и его стали называть «водным лабиринтом Морриса».

Принцип метода заключается в следующем. Животное (обычно мышь или крысу) выпускают в бассейн с водой. Из бассейна нет выхода, но имеется невидимая (вода замутнена) подводная платформа, которая может послужить убежищем: отыскав ее, животное может выбраться из воды. В следующем опыте животное через некоторое время выпускают плавать уже из другой точки периметра бассейна. Постепенно время, которое проходит от пуска животного до отыскания платформы, укорачивается, а путь упрощается. Это свидетельствует о формировании у него представления о пространственном расположении платформы на основе внешних по отношению к бассейну ориентиров. Подобная мысленная карта может быть более или менее точной, а определить, в какой степени животное помнит положение платформы, можно, переместив ее в новое положение. В этом случае время, которое животное проведет, плавая над старым местоположением платформы, будет показателем прочности следа памяти.

Создание специальных технических средств автоматизации эксперимента с водным лабиринтом и программного обеспечения для анализа результатов позволило использовать такие данные для точных количественных сравнений поведения животных в тесте.

«Мысленный план» лабиринта. Одним из первых гипотезу о роли представлений в обучении животных выдвинул Э. Толмен в 30–х гг. XX в. (1997). Исследуя поведение крыс в лабиринтах разной конструкции, он пришел к выводу, что общепринятая в то время схема «стимул-реакция» не может удовлетворительно описать поведение животного, усвоившего ориентацию в такой сложной среде, как лабиринт. Толмен высказал предположение, что в период между действием стимула и ответной реакцией в мозге совершается определенная цепь процессов («внутренние, или промежуточные, переменные»), которые определяют по-

следующее поведение. Сами эти процессы, по мнению Толмена, можно исследовать строго объективно по их функциональному проявлению в поведении.

В процессе обучения у животного формируется «когнитивная карта» всех признаков лабиринта, или его «мысленный план». Затем на основе этого «плана» животное выстраивает свое поведение.

Образование «мысленного плана» может происходить и в отсутствие подкрепления, в процессе ориентировочно-исследовательской активности. Этот феномен Толмен назвал латентным обучением.

Сходных взглядов на организацию поведения придерживался И.С. Бериташвили (1974). Ему принадлежит термин – «поведение, направляемое образом». Бериташвили продемонстрировал способность собак к формированию представлений о структуре пространства, а также «психонервных образов» предметов. Ученики и последователи И.С. Бериташвили показали пути видоизменения и совершенствования образной памяти в процессе эволюции, а также в онтогенезе, базируясь на данных по пространственной ориентации животных.

Способность животных к ориентации в пространстве. Существует целый ряд подходов к исследованию формирования у животного пространственных представлений. Некоторые из них связаны с оценкой ориентации животных в естественных условиях. Для изучения пространственной ориентации в лабораторной обстановке чаще всего используют две методики – радиальный и водный лабиринты. Роль пространственных представлений и пространственной памяти в формировании поведения в основном исследуется на грызунах, а также некоторых видах птиц.

Экспериментальное изучение, главным образом при помощи методов лабиринтов, способности животных ориентироваться в пространстве, показало, что при отыскании пути к цели животные могут использовать разные способы, которые по аналогии с прокладыванием морских путей эти способы называют:

- счислением пути;
- использованием ориентиров;
- навигацией по карте.

Животное может одновременно пользоваться всеми тремя способами в разных комбинациях, т.е. они взаимно не исключают друг друга. Вместе с тем эти способы принципиально различаются по природе той информации, на которую животное опирается при выборе того или иного поведения, а также по характеру тех внутренних «представлений», которые у него при этом формируются.

Рассмотрим способы ориентации несколько подробнее.

Счисление пути – наиболее примитивный способ ориентации в пространстве; он не связан с внешней информацией. Животное отслеживает свое перемещение, а интегральная информация о пройденном пути, по-видимому, обеспечивается соотношением этого пути и затраченного времени. Данный способ неточен, и именно из-за этого у высокоорганизованных животных его практически нельзя наблюдать в изолированном виде.

Использование ориентиров нередко сочетается со «счислением пути». Этот тип ориентации в большой степени близок формированию связей типа «стимул-реакция». Особенность «работы по ориентирам» состоит в том, что животное использует их строго поочередно, «по одному». Путь, который запоминает животное, представляет собой цепь ассоциативных связей.

При ориентации по местности («навигации по карте») животное использует встречающиеся ему предметы и знаки как точки отсчета для определения дальнейшего пути, включая их в интегральную картину представлений о местности.

Многочисленные наблюдения за животными в среде их естественного обитания показывают, что они прекрасно ориентируются на местности, используя те же способы. Каждое животное хранит в своей памяти мысленный план своего участка обитания.

Так, эксперименты, проведенные на мышах, показали, что грызуны, обитавшие в большом вольере, представившем собой участок леса, прекрасно знали расположение всех возможных убежищ, источников корма, воды и т.д. Сова, выпущенная в этот вольер, оказывалась способной поймать лишь отдельных молодых зверьков. В то же время, когда мышей и сов в вольер выпускали одновременно, совы вылавливали практически всех грызунов в течение первой же ночи. Мыши, не успевшие сформировать когнитивный план местности, не способны были найти нужных укрытий.

Огромное значение имеют мысленные карты и в жизни высокоорганизованных животных. Так, по утверждениям Дж. Гудолл (1992), «карта», хранящаяся в памяти шимпанзе, позволяет им легко находить пищевые ресурсы, разбросанные на площади 24 кв. км в пределах заповедника Гомбе, и сотен кв. км у популяций, обитающих в других частях Африки.

Пространственная память обезьян хранит не только расположение крупных источников пищи, например больших групп обильно плодоносящих деревьев, но и местонахождение отдельных таких деревьев и даже одиночных термитников. В течение, по крайней мере нескольких недель, они помнят о том, где происходили те или иные важные события, например конфликты между сообществами. Многолетние наблюдения В. С. Пажетнова (1991) за бурями медведями в Тверской области позволили объективно охарактеризовать, какую роль играет мысленный план местности в организации их поведения. По следам животного натуралист может воспроизвести детали его охоты на крупную добычу, перемещения медведя весной после выхода из берлоги и в других ситуациях. Оказалось, что медведи часто используют такие приемы, как «срезание пути» при одиночной охоте, обход жертвы за многие сотни метров и др. Это возможно лишь при наличии у взрослого медведя четкой мысленной карты района своего обитания.

Латентное обучение. По определению У. Торпа, латентное обучение – это «...образование связи между индифферентными стимулами или ситуациями в отсутствие явного подкрепления».

Элементы латентного обучения присутствуют практически в любом процессе обучения, но могут быть выявлены только в специальных опытах.

В естественных условиях латентное обучение возможно благодаря исследовательской активности животного в новой ситуации. Оно обнаружено не только у позвоночных. Эту или сходную способность для ориентации на местности используют, например, многие насекомые. Так, пчела или оса, прежде чем улететь от гнезда, совершает «рекогносцировочный» полет над ним, что позволяет ей фиксировать в памяти «мысленный план» данного участка местности.

Наличие такого «латентного знания» выражается в том, что животное, которому предварительно дали ознакомиться с обстановкой опыта, обучается быстрее, чем контрольное, не имевшее такой возможности.

Обучение «выбору по образцу». «Выбор по образцу» – один из видов когнитивной деятельности, также основанный на формировании у животного внутренних представлений о среде. Однако в отличие от обучения в лабиринтах, этот экспериментальный подход связан с обработкой информации не о пространственных признаках, а о соотношениях между стимулами – наличии сходства или отличия между ними.

Метод «выбора по образцу» был введен в начале XX в. Н.Н. Ладыгиной-Котс и с тех пор широко используется в психологии и физиологии. Он состоит в том, что животному демонстрируют стимул-образец и два или несколько стимулов для сопоставления с ним, подкрепляя выбор того, который соответствует образцу.

Существует несколько вариантов «выбора по образцу»:

- выбор из двух стимулов – альтернативный;
- выбор из нескольких стимулов – множественный;
- отставленный выбор – подбор «пары» предъявленному стимулу животное производит в отсутствие образца, ориентируясь не на реальный стимул, а на его мысленный образ, на представление о нем.

Когда животное выбирает нужный стимул, оно получает подкрепление. После упрочения реакции стимулы начинают варьировать, проверяя, насколько прочно животное усвоило правила выбора. Следует подчеркнуть, что речь идет не о простой выработке связи между определенным стимулом и реакцией, а о процессе формирования правила выбора, основанного на представлении о соотношении образца и одного из стимулов.

Успешное решение задачи при отставленном выборе также заставляет рассматривать данный тест как способ оценки когнитивных функций мозга и использовать его для изучения свойств и механизмов памяти.

Используются в основном две разновидности этого метода:

- выбор по признаку сходства с образцом;
- выбор по признаку отличия от образца.

Отдельно надо отметить так называемый символичный, или знаковый, выбор по образцу. В этом случае животное обучают выбирать стимул А при предъявлении стимула Х и стимул В – при предъявлении Y в качестве образца. При этом стимулы А и Х, В и Y не должны иметь ничего общего между собой. В обучении по этой методике на первых порах существенную роль играют чисто ассоциативные процессы – заучивание правила «если..., то...».

Первоначально опыт ставился так: экспериментатор показывал обезьяне какой-либо предмет – образец, а она должна была выбрать такой же из других предлагаемых ей двух или более предметов. Затем на смену прямому контакту с животным, когда экспериментатор держал в руках стимул-образец и забирал из рук обезьяны выбранный ею стимул, пришли современные экспериментальные установки, в том числе и автоматизированные, полностью разделившие животное и экспериментатора. В последние годы для этой цели используют компьютеры с монитором, чувствительным к прикосновению, а правильно выбранный стимул автоматически перемещается по экрану и останавливается рядом с образцом.

Иногда ошибочно считают, что обучение «выбору по образцу» – это то же самое, что выработка дифференцировочных УР. Однако это не так: при дифференцировке происходит только образование реакции на присутствующие в момент обучения стимулы.

При «выборе по образцу» основную роль играет мысленное представление об отсутствующем в момент выбора образце и выявление на его основе соотношения между образцом и одним из стимулов. Метод обучения выбору по образцу наряду с выработкой дифференцировок используется для выявления способности животных к обобщению.

## **8.2.2. Исследование способности к достижению приманки, находящейся в поле зрения животного. Использование орудий**

8.2.2.1. Опыт с корзиной

8.2.2.2. Подтягивание приманки за нити

8.2.2.3. Использование палок

8.2.2.4. Орудийная деятельность шимпанзе

8.2.2.5. Извлечение приманки из трубы (опыт Р. Йеркса)

8.2.2.6. Конструктивная деятельность обезьян

8.2.2.7. Достижение приманки с помощью сооружения «пирамид» («вышек»)

8.2.2.8. Использование орудий в опыте с «тушением огня»

8.2.2.9. Интеллектуальное поведение шимпанзе вне экспериментов

8.2.2.10. Орудийные действия антропоидов в естественной среде обитания

С помощью задач этого типа началось непосредственное экспериментальное исследование зачатков мышления животных. Впервые их использовал В. Келер (1930). В его опытах создавались проблемные ситуации, представлявшие новизну для животных, а их структура позволяла решать задачи экстренно, на основе анализа ситуации, без предварительных проб

и ошибок. В. Келер предлагал своим обезьянам несколько задач, решение которых было возможно только при использовании орудий, т.е. посторонних предметов, расширяющих физические возможности животного, в частности «компенсирующих» недостаточную длину конечностей.

Задачи, применявшиеся В. Келером, можно расположить в порядке возрастания их сложности и разной вероятности использования предшествующего опыта. Рассмотрим наиболее важные из них.

### **8.2.2.1. Опыт с корзиной**

Это относительно простая задача, для которой, по-видимому, существуют аналоги в естественных условиях. Корзину подвешивали под крышей вольеры и раскачивали с помощью веревки. Лежащий в ней банан невозможно было достать иначе, чем взобравшись на стропила вольеры в определенном месте и поймав качающуюся корзину. Шимпанзе легко решали задачу, однако это нельзя с полной уверенностью расценивать как экстренно возникшее новое разумное решение, так как не исключено, что с похожей задачей они могли сталкиваться ранее и имели опыт поведения в подобной ситуации.

Задачи, описанные в следующих разделах, представляют собой наиболее известные и удачные попытки создания животному проблемных ситуаций, для выхода из которых у него нет готового решения, но которые можно решить без предварительных проб и ошибок.

### **8.2.2.2. Подтягивание приманки за нити**

В первом варианте задачи лежащую за решеткой приманку можно было получить, подтягивая за привязанные к ней нити. Эта задача, как выяснилось впоследствии, оказалась доступной не только шимпанзе, но также низшим обезьянам и некоторым птицам. Более сложный вариант этой задачи был предложен шимпанзе в опытах Г.З. Рогинского (1948), когда приманку надо было подтягивать за два конца тесемки одновременно. С такой задачей шимпанзе в его опытах не справились (см. Видео).

### **8.2.2.3. Использование палок**

Более распространен другой вариант задачи, когда банан, находящийся за клеткой вне пределов досягаемости, можно было достать только с помощью палки. Шимпанзе успешно решали и эту задачу. Если палка находилась рядом, они брались за нее практически сразу, если в стороне – решение требовало некоторого времени на раздумье. Наряду с палками шимпанзе могли использовать для достижения цели и другие предметы.

В. Келер обнаружил многообразные способы обращения обезьян с предметами как в условиях эксперимента, так и в повседневной жизни. Обезьяны, например, могли использовать палку в качестве шеста при прыжке за бананом, в качестве рычага для открывания крышек, как лопату при обороне и нападении; для очистки шерсти от грязи; для выуживания термитов из термитника и т.п. (см. Видео).

### **8.2.2.4. Орудийная деятельность шимпанзе**

Наблюдения В. Келера за орудийной деятельностью шимпанзе дали начало особому направлению в изучении поведения. Дело в том, что использование животными орудий представлялось наиболее очевидной демонстрацией наличия у них элементов мышления как способности в новой ситуации принимать адекватное решение экстренно, без предварительных проб и ошибок.

Изучение орудийной деятельности составило один из фрагментов того комплексного исследования поведения антропоидов, которое проводил Л.А. Фирсов. В его работах приведены многочисленные наблюдения за орудийной деятельностью приматов в лаборатории и в

условиях, приближенных к естественным, на небольшом озерном острове в Псковской области.

Для проверки способности шимпанзе к использованию природных объектов в качестве орудий был разработан специальный аппарат. Он представлял собой прозрачный ящик, внутрь которого помещали приманку. Чтобы получить ее, нужно было потянуть за рукоятку тяги, достаточно удаленную от аппарата. Проблема состояла в том, что как только животное отпускало рукоятку, дверца аппарата захлопывалась. При этом тяга была слишком длинной, и обеих рук шимпанзе было недостаточно, чтобы, держась за рукоятку, одновременно дотянуться до баночки с компотом. Молодой самец Тарас справился с этой задачей. После безуспешных попыток решить задачу «в лоб» он отошел в сторону ближайших кустов, выломал довольно длинную и прочную хворостину и с нею вернулся к аппарату. Не делая никаких лишних (поисковых или пробных) движений, он с силой потянул за рукоять тяги. Открывшуюся при этом дверцу он заклинил с помощью принесенной из лесу палки. Убедившись в достигнутом результате, Тарас стремительно бросился к аппарату, открыл дверцу и забрал приманку.

Характерно, что поиски нужного орудия не были слепыми пробами и ошибками: было похоже, что обезьяна действует в соответствии с определенным планом, хорошо представляя себе, что ей нужно. Проведенный впоследствии анализ кинокадров, снятых во время опыта, подтвердил это предположение, так как пленка зафиксировала движения, которыми Тарас как бы «примерял» необходимую длину будущего орудия, сопоставляя ее с размерами собственного тела.

При добывании видимой, но недоступной приманки, которую опускали на дно узкой и довольно глубокой ямки, шимпанзе также проявили способность быстро выбирать наиболее подходящее орудие, и это также происходило не как «пробы наугад», а как бы в результате сопоставления с мысленным образом нужного им орудия.

В решении этой задачи четко проявились индивидуальные особенности поведения всех четырех шимпанзе. Так, Сильва каждый раз особым образом готовила себе орудия. Она пригибала какой-нибудь куст, отламывала или откусывала от него несколько веток и возвращалась к ямке. Там она принималась за окончательную подготовку орудий: делила ветки на короткие кусочки, очищала от листьев, а иногда и от коры. Из этих заготовок она выбирала одну, остальные бросала и принималась за дело. Если выбор палочки оказывался неудачным, она снова отправлялась к кусту, и все повторялось в том же порядке. Другие обезьяны в этих целях использовали случайно подобранные предметы.

### **8.2.2.5. Извлечение приманки из трубы (опыт Р. Йеркса)**

Эта методика существует в разных вариантах. В наиболее простом случае, как это было в опытах Р. Йеркса, приманку прятали в большой железной трубе или в сквозном узком длинном ящике. В качестве орудий животному предлагались шесты, при помощи которых было необходимо вытолкнуть приманку из трубы. Оказалось, что такую задачу успешно решают не только шимпанзе, но также горилла и орангутан.

Использование обезьянами палок в качестве орудий рассматривается учеными не как результат случайных манипуляций, а как осознанный и целенаправленный акт.

### **8.2.2.6. Конструктивная деятельность обезьян**

При анализе способности шимпанзе применять орудия В. Келер обратил внимание, что помимо использования готовых палок, они изготавливали орудия: например, отламывали железный прут от подставки для обуви, сгибали пучки соломы, выпрямляли проволоку, соединяли короткие палки, если банан находился слишком далеко, или укорачивали палку, если она была слишком длинна.

Интерес к этой проблеме, возникший в 20–30-е гг., побудил Н.Н. Ладыгину-Котс к



специальному исследованию вопроса о том, в какой степени приматы способны к употреблению, доработке и изготовлению орудий. Она провела обширную серию опытов с шимпанзе Парисом, которому предлагались десятки самых разных предметов для добывания недоступного корма. Основной задачей, которую предлагали обезьяне, было извлечение приманки из трубы.

Методика опытов с Парисом была несколько другой, чем у Р. Йеркса: в них использовали непрозрачную трубку длиной 20 см. Приманку заворачивали в ткань, и этот сверток помещали в центральную часть трубки, так что он был хорошо виден, но достать его можно было только с помощью какого-нибудь приспособления. Оказалось, что Парис, как и антропоиды в опытах Йеркса, смог решить задачу и использовал для этого любые подходящие орудия (ложку, узкую плоскую дощечку, лучину, узкую полоску толстого картона, пестик, игрушечную проволочную лесенку и другие, самые разнообразные предметы). При наличии выбора он явно предпочитал более длинные предметы или массивные тяжеловесные палки.

Наряду с этим выяснилось, что шимпанзе обладает довольно широкими возможностями использования не только готовых «орудий», но и предметов, требующих конструктивной деятельности, – разного рода манипуляций по «доводке» заготовок до состояния, пригодного для решения задачи.

Результаты более чем 650 опытов показали, что диапазон орудийной и конструктивной деятельности шимпанзе весьма широк. Парис, как и обезьяны в опытах В. Келера, успешно использовал предметы самой разной формы и размера и производил с ними всевозможные манипуляции: стигбал, отгрызал лишние ветки, развязывал пучки, раскручивал мотки проволоки, вынимал лишние детали, которые не давали вставить орудие в трубку. Ладыгина-Котс относит орудийную деятельность шимпанзе к проявлениям мышления, хотя и подчеркивает его специфику и ограниченность по сравнению с мышлением человека.

Вопрос о том, насколько «осмысленны» действия шимпанзе (и других животных) при использовании орудий, всегда вызывал и продолжает вызывать большие сомнения. Так, есть много наблюдений, что наряду с использованием палок по назначению, шимпанзе совершают ряд случайных и бессмысленных движений. Особенно это касается конструктивных действий: если в одних случаях шимпанзе успешно удлиняют короткие палки, то в других соединяют их под углом, получая совершенно бесполезные сооружения. Эксперименты, в которых животные должны «догадаться», как достать приманку из трубки, свидетельствуют о способности шимпанзе к изготовлению орудий и их целенаправленному использованию в соответствии с ситуацией. Существуют качественные различия в таких способностях между низшими и человекообразными обезьянами. Человекообразные обезьяны (шимпанзе) способны к «инсайту» – осознанному «спланированному» употреблению орудий в соответствии с имеющимся у них мысленным планом (см. Видео).

### **8.2.2.7. Достижение приманки с помощью сооружения «пирамид» («вышек»)**

Наибольшую известность получила группа опытов В. Келера с построением «пирамид» для достижения приманки. Под потолком вольеры подвешивали банан, а в вольеру помещали один или несколько ящиков. Чтобы получить приманку, обезьяна должна была передвинуть под банан ящик и взобраться на него. Эти задачи существенно отличались от предыдущих тем, что явно не имели никаких аналогов в видовом репертуаре поведения этих животных.

Шимпанзе оказались способными к решению подобного рода задач. В большинстве опытов В. Келера и его последователей они осуществляли необходимые для достижения приманки действия: подставляли ящик или даже пирамиду из них под приманку. Характерно, что перед принятием решения обезьяна, как правило, смотрит на плод и начинает двигать ящик, демонстрируя, что улавливает наличие связи между ними, хотя и не может ее сразу реализовать.

Действия обезьян не всегда были однозначно адекватными. Так, Султан пытался в качестве орудия использовать людей или других обезьян, взбираясь к ним на плечи или, наоборот, пытаясь поднимать их над собой. Его примеру охотно следовали другие шимпанзе, так что колония временами формировала «живую пирамиду». Иногда шимпанзе приставлял ящик к стене или строил «пирамиду» в стороне от подвешенной приманки, но на уровне, необходимом для ее достижения.

Анализ поведения шимпанзе в этих и подобных ситуациях ясно показывает, что они производят оценку пространственных компонентов задачи.

На следующих этапах В. Келер усложнял задачу и комбинировал разные ее варианты. Например, если ящик наполняли камнями, шимпанзе выгружали часть из них, пока ящик не становился «подъемным».

В другом опыте в вольер помещали несколько ящичков, каждый из которых был слишком мал, чтобы достать лакомство. Поведение обезьян в этом случае было очень разнообразным. Например, Султан первый ящик пододвинул под банан, а со вторым долго бегал по вольере, вымещая на нем ярость. Затем он внезапно остановился, поставил второй ящик на первый и сорвал банан. В следующий раз Султан построил пирамиду не под бананом, а там, где тот висел в прошлый раз. Несколько дней он строил пирамиды небрежно, а затем вдруг начал делать это быстро и безошибочно. Часто сооружения были неустойчивы, но это компенсировалось ловкостью обезьян. В ряде случаев пирамиду сооружали вместе несколько обезьян, хотя при этом они мешали друг другу.

Наконец, «пределом сложности» в опытах В. Келера была задача, в которой высоко под потолком подвешивали палку, в угол вольеры помещали несколько ящичков, а банан размещали за решеткой вольеры. Султан сначала принялся таскать ящик по вольере, затем осмотрелся. Увидев палку, он уже через 30 секунд подставил под нее ящик, достал ее и придвинул к себе банан. Обезьяны справлялись с задачей и тогда, когда ящички были утяжелены камнями, и когда применялись различные другие комбинации условий задачи.

Примечательно, что обезьяны постоянно пытались применять разные способы решения. Так, В. Келер упоминает случай, когда Султан, взяв его за руку, подвел к стене, быстро вскарабкался на плечи, и оттолкнувшись от макушки, схватил банан. Еще более показательен эпизод, когда он прикладывал ящик к стене, глядя при этом на приманку и как бы оценивая расстояние до нее.

Успешное решение шимпанзе задач, требующих конструирования пирамид и вышек, также свидетельствует о наличии у них «мысленного» плана действий и способности к реализации такого плана (см. Видео).

### **8.2.2.8. Использование орудий в опытах с «тушением огня»**

По инициативе И.П. Павлова его сотрудники в Колтушах на шимпанзе Розе и Рафаэле повторили опыты В. Келера. Следует отметить, что задачи, которые авторы предъявляли Розе и Рафаэлю, по своей сложности несколько превосходили те, что решал Султан в опытах В. Келера. Так, чтобы достать банан, им приходилось сооружать пирамиду из шести разнокалиберных ящичков. В такой ситуации животным действительно требовались не только «внезапное озарение», но и определенная «квалификация» – владение рядом навыков, необходимых, чтобы сделать сооружение устойчивым.

На основании полученных результатов И.П. Павлов во многом пересмотрел свои взгляды на поведение и психику обезьян. Опыты с тушением огня, проведенные на шимпанзе в лаборатории И.П. Павлова, получили весьма широкий резонанс в научном мире. С одной стороны, они продемонстрировали высокие интеллектуальные способности этих животных, а с другой – послужили основанием для опровержения представлений В. Келера о наличии у антропоидов элементов мышления. Эта задача, предлагавшаяся Рафаэлю, по своей структуре была более сложной, чем задачи на доставление приманки. Она состояла в том, чтобы достать апельсин из ящика, перед открытой стороной которого стояла горящая спиртовка.

После многих и разнообразных проб он научился решать эту задачу разными способами:

- подтаскивал бак с водой к ящику и гасил огонь;
- набирал воды в рот и, возвратившись к огню, заливал его;
- набирал воды в кружку и гасил ею огонь.

Однажды, когда в баке не оказалось воды, Рафаэль схватил бутылку с водой и вылил ее на пламя. В другой раз, когда бак оказался пустым, он помочился в кружку и залил ею огонь.

И.П. Павлов считал результаты этого опыта (в частности, последний из приведенных фактов) весьма убедительными свидетельствами существования у человекообразных обезьян более сложных когнитивных функций, чем простые условные рефлексы. Однако исследователи пытались снова и снова проанализировать, насколько осмысленны были действия обезьяны в этой ситуации.

Рафаэлю предлагали разные кружки и обнаружили, что он предпочитает пользоваться только той же самой кружкой, что и в период освоения этой операции. Стереотипность его поведения особенно ясно выступила, когда кружку продырявили и предложили ему пробки, палочки и шарики для затыкания отверстия. Оказалось, что Рафаэль не замечает отверстия, вновь и вновь подносит кружку под кран. Он не обратил внимания, что, случайно закрыв кружку ладонью, он временно приостановил вытекание воды, и не воспользовался этим приемом. Не обращая внимания на отсутствие воды, однажды он 43 раза опрокидывал над огнем пустую кружку, при этом не использовал ни одной из предложенных ему затычек, хотя ранее, во время игры, делал это неоднократно.

Наконец, опыты перенесли на озеро, и ящик с приманкой поместили на один плот, а бак с водой – на другой, соединенный с первым довольно длинным и шатким мостиком. Рафаэль приложил массу усилий, чтобы принести воду из бака, вместо того чтобы зачерпнуть ее тут же, прямо с плота. Это окончательно убедило исследователей в его неспособности к пониманию истинных связей между элементами данной проблемной ситуации.

По их мнению, во всех проведенных опытах у шимпанзе отсутствовало «смысловое понимание задачи», и все их поведение было основано прежде всего на ориентировочно-исследовательских пробах, а затем на закреплении связей от случайно достигнутого полезного результата. Таким образом, в решении новых задач обезьяны используют ранее выработанные навыки вне зависимости от смыслового содержания ситуации».

Между тем, на самом деле, оснований для столь безапелляционного вывода не было. В частности, при анализе фотографий современному наблюдателю бросается в глаза, что платформы (скорее платформы) были расположены достаточно высоко над водой, так что шимпанзе, который побаивается воды, мог предпочесть перебраться на соседний плот, чем рисковать оказаться в воде, пытаясь зачерпнуть ее с платформы.

Не исключено, что такое решение было характерно только для этой обезьяны, а не для шимпанзе как вида. В пользу такого предположения говорит следующий факт. В 70-е гг. Л.А. Фирсов воспроизвел опыт с тушением огня для фильма «Думают ли животные?». Когда в баке не оказалось воды, участвовавшая в съемках шимпанзе Каролина впала в тяжелую истерику: она рвала на себе волосы, визжала, каталась по полу, а когда успокоилась, то взяла половую тряпку и одним броском накрыла спиртовку, погасив огонь. На следующий день Каролина уверенно повторила это решение. Другие обезьяны тоже нашли разнообразные выходы из этой ситуации. Не исключено, что и в ситуации с плотами другие обезьяны могли бы проявить свойственную виду изобретательность и найти другие варианты решений.

Анализируя упомянутые опыты, Ладыгина-Котс (1959), в целом соглашаясь с выводом авторов об ограниченной способности обезьян к решению данного типа задач, указывает, что многие описанные ими особенности поведения шимпанзе обусловлены не неспособностью решить новую задачу, а характерной для шимпанзе приверженностью к ранее выработанным навыкам. По ее выражению, «шимпанзе – рабы прошлых навыков, которые трудно и медленно перестраиваются на новые пути решения». Следует, правда, делать поправку на то, что

эта последняя особенность могла быть следствием долгой жизни в неволе многих из подопытных обезьян, прежде всего 16-летнего Париса, с которым Н.Н. Ладыгина-Котс работала в Московском зоопарке.

### **8.2.2.9.Интеллектуальное поведение шимпанзе вне экспериментов**

Завершая описание этой группы методик изучения мышления животных, необходимо отметить, что полученные с их помощью результаты убедительно доказали способность человекообразных обезьян к решению такого рода задач.

Шимпанзе способны к разумному решению задач в новой для них ситуации без наличия предшествующего опыта. Это решение осуществляется не путем постепенного «нащупывания» правильного результата методом проб и ошибок, а путем инсайта – проникновения в суть задачи благодаря анализу и оценке ее условий. Подтверждения такого представления можно почерпнуть и просто из наблюдений за поведением шимпанзе. Убедительный пример способности шимпанзе к «работе по плану» описал Л. А. Фирсов, когда в лаборатории недалеко от вольеры случайно забыли связку ключей. Несмотря на то, что его молодые подопытные обезьяны Лада и Нева никак не могли дотянуться до них руками, они каким-то образом их достали и очутились на свободе. Проанализировать этот случай было нетрудно, потому что сами обезьяны с охотой воспроизвели свои действия, когда ситуацию повторили, оставив ключи на том же месте уже сознательно.

Оказалось, что в этой совершенно новой для них ситуации (когда «готовое» решение заведомо отсутствовало) обезьяны придумали и проделали сложную цепь действий. Сначала они оторвали край столешницы от стола, давно стоявшего в вольере, который до сих пор никто не трогал. Затем с помощью образовавшейся палки они подтянули к себе штору с окна, находившегося довольно далеко за пределами клетки, и захватили ее. Завладев шторой, они стали набрасывать ее на стол с ключами, расположенный на некотором расстоянии от клетки, и с ее помощью подтягивали связку поближе к решетке. Когда ключи оказались в руках у одной из обезьян, она открыла замок, висевший на вольере снаружи. Эту операцию они раньше видели много раз, и она не составила для них труда, так что оставалось только выйти на свободу.

В отличие от поведения животного, посаженного в «проблемный ящик» Торндайка, в поведении Лады и Невы все было подчинено определенному плану и практически не было слепых «проб и ошибок» или ранее выученных подходящих навыков. Они разломали стол именно в тот момент, когда им понадобилось достать ключи, тогда как в течение всех прошлых лет его не трогали. Штору обезьяны тоже использовали по-разному. Сначала ее бросали как лассо, а когда она накрывала связку, подтягивали ее очень осторожно, чтобы та не выскользнула. Само же отпирание замка они неоднократно наблюдали, так что трудности оно не составило.

Для достижения поставленной цели обезьяны совершили целый ряд «подготовительных» действий. Они изобретательно использовали разные предметы в качестве орудий, явно планировали свои действия и прогнозировали их результаты. Наконец, при решении этой, неожиданно возникшей, задачи действовали они на редкость слаженно, прекрасно понимая друг друга. Все это позволяет расценивать действия как пример разумного поведения в новой ситуации и отнести к проявлениям мышления в поведении шимпанзе. Комментируя этот случай, Фирсов писал: «Надо быть слишком предубежденным к психическим возможностям антропоидов, чтобы во всем описанном увидеть только простое совпадение. Общим для поведения обезьян в этом и подобных случаях является отсутствие простого перебора вариантов. Эти акты точно развертывающейся поведенческой цепи, вероятно, отражают реализацию уже принятого решения, которое может осуществляться на основе как текущей деятельности, так и имеющегося у обезьян жизненного опыта» (Фирсов, 1987; курсив наш. – Авт.).

### **8.2.2.10.Орудийные действия антропоидов в естественной среде**

## обитания

У живущих на свободе обезьян «подловить» такие случаи тоже удастся не часто, но за долгие годы накопилось немало подобных наблюдений. Приведем лишь отдельные примеры.

Гудолл (1992), например, описывает один из них, связанный с тем, что ученые подкармливали посещавших их лагерь животных бананами. Многим это пришлось весьма по вкусу, и они так и держались неподалеку, выжидая, когда можно будет получить очередную порцию угощения (см. также тему 7). Один из взрослых самцов по кличке Майк боялся брать банан из рук человека. Однажды, разрываемый борьбой между страхом и желанием получить лакомство, он впал в сильное возбуждение. В какой-то момент он стал даже угрожать Гудоллу, тряся пучком травы, и заметил, как одна из травинок коснулась банана. В тот же миг он выпустил пучок из рук и сорвал растение с длинным стеблем. Стебель оказался довольно тонким, поэтому Майк тут же бросил его и сорвал другой, гораздо толще. С помощью этой палочки он выбил банан из рук Гудолла, поднял и съел его. Когда та достала второй банан, обезьяна тут же снова воспользовалась своим орудием.

Самец Майк не раз проявлял недюжинную изобретательность. Достигнув половозрелости, он стал бороться за титул доминанта и завоевал его благодаря весьма своеобразному использованию орудий: устрашал соперников грохотом канистр из-под бензина. Использовать их не додумался никто, кроме него, хотя канистры валялись вокруг во множестве. Впоследствии ему пытался подражать один из молодых самцов. Отмечены и другие примеры использования предметов для решения новых задач.

Например, некоторые самцы пользовались палками, чтобы открывать контейнер с бананами. Оказалось, что в самых разных сферах своей жизнедеятельности обезьяны прибегают к сложным действиям, включающим составление плана и предвидение их результата.

Систематические наблюдения в природе позволяют убедиться, что разумные действия в новых ситуациях – не случайность, а проявление общей стратегии поведения. В целом такие наблюдения подтверждают, что проявления мышления антропоидов в экспериментах и при жизни в неволе объективно отражают реальные характеристики их поведения.

Первоначально предполагалось, что любое применение постороннего предмета для расширения собственных манипуляторных способностей животного можно расценивать как проявление разума. Между тем, наряду с рассмотренными примерами индивидуального изобретения способов применения орудий в экстренных, внезапно сложившихся ситуациях, известно, что некоторые популяции шимпанзе регулярно используют орудия и в стандартных ситуациях повседневной жизни. Так, многие из них «выуживают» термитов прутиками и травинками, а пальмовые орехи относят на твердые основания («наковальни») и разбивают с помощью камней («молотков»). Описаны случаи, когда обезьяны, увидев подходящий камень, подбирали его и таскали с собой, пока не добивались до плодоносящих пальм.

В двух последних примерах орудийная деятельность шимпанзе имеет уже совсем другую природу, нежели действия Майка. Применению прутиков для «ужения» термитов и камней для разбивания орехов, которые составляют их обычный корм, обезьяны постепенно учатся с детства, подражая старшим.

Анализ орудийной деятельности антропоидов убедительно доказывает наличие у антропоидов способности к целенаправленному употреблению орудий в соответствии с неким «мысленным планом». Все описанные выше эксперименты, проведенные В. Келером, Р. Йерксом, Н. Ладыгиной-Котс, Г. Рогинским, А. Фирсовым и др. также предполагали использование тех или иных орудий. Таким образом, орудийную деятельность приматов можно считать убедительным доказательством проявления рассудочной деятельности.

### **8.3. Сравнительное изучение рассудочной деятельности животных при помощи методик, разработанных Л.В. Крушинским**

#### 8.3.1. Понятие об «эмпирических законах» и элементарной логической задаче

8.3.2. Методика изучения способности животных к экстраполяции направления движения пищевого раздражителя, исчезающего из поля зрения

8.3.3. Методики изучения способности животных к оперированию пространственно-геометрическими признаками предметов

8.3.4. Результаты сравнительного изучения рассудочной деятельности животных разных таксономических групп, полученные при помощи описанных выше методик

Несмотря на убедительность результатов экспериментов на обезьянах полученных при помощи методик, описанных в предыдущем разделе, они имеют целый ряд достаточно серьезных ограничений:

Результаты таких опытов носили чисто описательный характер, и субъективизм в их трактовке был почти неизбежен.

Данные задачи были фактически одноразовыми, поскольку результаты их последующих предъявлений являлись уже следствием индивидуального опыта полученного в предыдущем эксперименте.

Данные методики оказались слишком сложными для всех животных более низкого уровня организации и поэтому исключали возможность сравнительного анализа, необходимого для ответа на вопрос, насколько широко зачатки мышления представлены у более примитивно организованных животных.

Таким образом, эксперименты, проведенные на приматах, позволяли ответить только на вопрос: «Каковы высшие формы мышления, доступные животным, и какой степени сходства с мышлением человека они могут достигать?»

Для ответа на вопрос: «На каких этапах филогенеза возникли первые, наиболее простые зачатки мышления и насколько широко они представлены у современных животных?» – требовались более простые тесты, которые можно было бы предлагать разным животным и при этом получать результаты, пригодные для количественной оценки, статистической обработки и получения сравнительной характеристики разных видов.

Такие методологические подходы были созданы в 50–60-е гг. XX столетия независимо друг от друга Г. Харлоу в США и Л.В. Крушинским в России.

Г. Харлоу предложил метод сравнительной оценки высших когнитивных функций животных, получивший название «установка на обучение». С помощью этого теста можно было почти в стандартных условиях исследовать самых разных животных и количественно оценить динамику их обучения. Однако данный метод позволял охарактеризовать в основном одну сторону рассудочной деятельности животных – способность к обобщению.

Л.В. Крушинский предложил ряд универсальных методик для тестирования способности к другому виду рассудочной деятельности – решению экстренно возникших задач, для которых у животных нет готовой программы.

В отличие от описанных выше задач, в которых надо было достать удаленную, но видимую цель, значительная часть методик, предложенных Л.В. Крушинским для изучения зачатков мышления животных, основана на поиске приманки, тем или иным способом исчезающей из поля зрения, как только животное начинало ее есть. Этим они отличались от ранее рассмотренных методик, в которых цель всегда была «в пределах зрительного поля». Поэтому решение задач в методиках Крушинского должно было осуществляться не под контролем внешних стимулов, а за счет оперирования «образом исчезнувшей приманки».

### **8.3.1. Понятие об «эмпирических законах» и элементарной логической задаче**

Л.В. Крушинский ввел понятие элементарной логической задачи, т.е. задачи, которая характеризуется логической связью между составляющими ее элементами. Благодаря этому она может быть решена экстренно, при первом же предъявлении, за счет мысленного анализа

ее условий. Такие задачи по своей природе не требуют предварительных проб с неизбежными ошибками. Подобно задачам, требующим использования орудий, они могут служить альтернативой и «проблемному ящику» Торндайка, и выработке различных систем дифференцировочных условных рефлексов.

Как указывал Л.В. Крушинский, для решения элементарных логических задач животным необходимо владение некоторыми эмпирическими законами:

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

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

2. Закон, связанный с движением, – одним из самых универсальных явлений окружающего мира, с которым сталкивается любое животное, независимо от образа жизни. Каждое из них без исключения с первых же дней жизни наблюдает перемещения родителей и сибсов, хищников, которые им угрожают, или, наоборот, собственных жертв. Вместе с тем животные воспринимают изменения положения деревьев, травы и окружающих предметов при собственных перемещениях. Это создает основу для формирования представления о том, что движение предмета всегда имеет определенное направление и траекторию. Знание этого закона лежит в основе решения задачи на экстраполяцию.

3. Законы «вмещаемости» и «перемещаемости». Животные, владеющие этими законами, на основе восприятия и анализа пространственно-геометрических признаков окружающих предметов «понимают», что одни объемные предметы могут вмещать в себя другие объемные предметы и перемещаться вместе с ними.

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

Как полагал Крушинский, перечисленные им законы не исчерпывают всего, что может быть доступно животным. Он допускал, что они оперируют также представлениями о временных и количественных параметрах среды, и планировал создание соответствующих тестов.

Предложенные Л.В. Крушинским (1986) и описанные ниже методики сравнительного изучения рассудочной деятельности с помощью элементарных логических задач основаны на допущении, что животные улавливают эти «законы» и могут использовать их в новой ситуации.

### **8.3.2. Методика изучения способности животных к экстраполяции направления движения пищевого раздражителя, исчезающего из поля зрения**

Под экстраполяцией понимают способность животного выносить функцию, известную на отрезке, за ее пределы. Экстраполяцию направления движения животными в природных условиях удается наблюдать достаточно часто. Один из типичных примеров описан известнейшим американским зоологом и писателем Э.Сетон-Томпсоном в рассказе «Серебряное Пятнышко». Однажды самец вороны Серебряное Пятнышко уронил добытую им корку хлеба в ручей. Ее подхватило течение и унесло в кирпичную трубу. Сначала птица долго всматривалась вглубь трубы, куда исчезла корка, а затем уверенно полетела к ее противоположному концу и дождалась, пока корка не выплыла оттуда наружу. С аналогичными ситуациям в

природе неоднократно сталкивался и Л.В. Крушинский. Так, на мысль о возможности экспериментального воспроизводства ситуации его навело наблюдение за поведением его охотничьей собаки. Во время охоты в поле пойнтер обнаружил молодого тетерева и стал его преследовать. Птица быстро скрылась в густых кустах. Собака же обошла кусты и встала в «стойку» точно напротив того места, откуда выскочил двигавшийся прямолинейно тетерев. Поведение собаки в данной ситуации оказалось наиболее целесообразным – преследование тетерева в чаще кустов было совершенно бессмысленно. Вместо этого, уловив направление движения птицы, собака перехватила ее там, где она меньше всего ожидала. Крушинский прокомментировал поведение собаки следующим образом: « это был случай, который вполне подходил под определение разумного акта поведения».

Наблюдения за поведением животных в естественных условиях привели Л.В. Крушинского к заключению, что способность к экстраполяции направления движения раздражителя может рассматриваться как одно из довольно элементарных проявлений рассудочной деятельности животных. Это дает возможность подойти к объективному изучению данной формы поведения.

Для изучения способности животных разных видов к экстраполяции направления движения пищевого раздражителя Л.В. Крушинский предложил несколько элементарных логических задач.

Наибольшее распространение получил так называемый «опыт с ширмой». В этом опыте животное получает пищу через щель в середине непрозрачной ширмы из одной из двух стоящих рядом кормушек. Вскоре после того, как оно начало есть, кормушки разъезжаются симметрично в разные стороны, и, пройдя небольшой отрезок пути на виду у животного, скрываются за непрозрачными клапанами, так что их дальнейшее перемещение животное уже не видит и может только представлять его мысленно.

Одновременное раздвижение обеих кормушек не дает возможности животному производить выбор направления движения корма, ориентируясь по звуку, но в то же время дает животному возможность альтернативного выбора. При работе с млекопитающими у противоположного края ширмы ставится кормушка с таким же количеством корма, закрытая сеткой. Это позволяет «уравнять запахи», идущие от приманки с двух сторон ширмы, и тем самым препятствовать отысканию корма с помощью обоняния. Ширина отверстия в ширме регулируется таким образом, чтобы животное могло свободно вставить туда голову, но не пролезало целиком. Размер ширмы и камеры, в которой она находится, зависит от размеров подопытных животных.

Чтобы решить задачу на экстраполяцию направления движения, животное должно представить себе траектории движения обеих кормушек после исчезновения из поля зрения и на основе их сопоставления определить, с какой стороны надо обойти ширму, чтобы получить корм. Способность к решению этой задачи проявляется у многих позвоночных, но ее выраженность значительно варьирует у разных видов.

Основной характеристикой способности животных к рассудочной деятельности служат результаты первого предъявления задачи, потому что при их повторении подключается влияние на животных и некоторых других факторов. В связи с этим, для оценки способности к решению логической задачи у животных данного вида, необходимо и достаточно провести по одному опыту на большой группе. Если доля особей, правильно решивших задачу при ее первом предъявлении, достоверно превышает случайный уровень, считается, что у животных данного вида или генетической группы есть способность к экстраполяции (или к другому виду рассудочной деятельности).

Как показали исследования Л.В. Крушинского, животные многих видов (хищные млекопитающие, дельфины, врановые птицы, черепахи, крысы-пасюки оказались способны к решению задачи на экстраполяцию движения пищевого раздражителя. В то же время животные других видов (рыбы, амфибии, куры, голуби, большинство грызунов) обходили ширму чисто случайно. В повторных опытах поведение животного зависит не только от способности, или неспособности к экстраполяции направления движения, но и от того, запомнило ли



оно результаты предыдущих решений. Ввиду этого данные повторных опытов отражают взаимодействие ряда факторов, и для характеристики способности животных данной группы к экстраполяции их надо учитывать с известными оговорками.

Многократные предъявления позволяют точнее проанализировать поведение в опыте животных тех видов, которые плохо решают задачу на экстраполяцию при ее первом предъявлении (о чем можно судить по невысокой доле правильных решений, которая не отличается от случайного 50%-го уровня). Оказывается, что большинство таких особей ведет себя чисто случайным образом и при повторениях задачи. При очень большом числе предъявлений (до 150) такие животные, как, например, куры или лабораторные крысы, постепенно обучаются чаще обходить ширму с той стороны, в которую скрылся корм. Напротив, у хорошо экстраполирующих видов результаты повторных применений задачи могут быть несколько ниже, чем результаты первого, например, у лисиц и собак. Причиной такого снижения показателей теста может быть, по-видимому, влияние различных тенденций в поведении, напрямую не связанных со способностью к экстраполяции как таковой. К ним относятся склонность к спонтанному чередованию побегов, предпочтение одной из сторон установки, характерное для многих животных, и т.д. В опытах Крушинского и его сотрудников у некоторых животных, например врановых птиц и некоторых хищных млекопитающих, после первых успешных решений предъявляемых им задач, начинали появляться ошибки и отказы от решений. У некоторых животных перенапряжение нервной системы при решении трудных задач приводило к развитию своеобразных неврозов (фобий), выражавшихся в развитии боязни обстановки опыта. После некоторого периода отдыха животные начинали работать нормально. Это говорит о том, что рассудочная деятельность требует большого напряжения ЦНС.

С помощью теста на экстраполяцию направления движения, который позволяет давать точную количественную оценку результатов его решения, впервые была дана широкая сравнительная характеристика развития зачатков мышления у позвоночных всех основных таксономических групп, изучены их морфофизиологические основы, некоторые аспекты формирования в процессе онтогенеза и филогенеза, т.е. практически весь тот круг вопросов, ответ на которые, согласно Н. Тинбергену, необходим для всестороннего описания поведения (см. Видео).

### **8.3.3. Методики изучения способности животных к оперированию пространственно-геометрическими признаками предметов**

Для нормальной ориентировки в пространстве и адекватного выхода из разнообразных жизненных ситуаций животным бывает необходим точный анализ пространственных характеристик. Как показал Толмен (1997), в мозгу животных формируется некий «мысленный план» или «когнитивная карта», в соответствии с которыми они и строят свое поведение. Способность к построению «пространственных карт» в настоящее время является предметом интенсивного изучения.

Как указывают Зорина и Полетаева (2001), элементы пространственного мышления обезьян были обнаружены и в опытах В. Келера. Он отмечал, что во многих случаях, намекая путь достижения приманки, обезьяны предварительно сопоставляли, как бы «оценивали» расстояние до нее и высоту предлагаемых для «строительства» ящиков. Понимание пространственных соотношений между предметами и их частями составляет необходимый элемент более сложных форм орудийной и конструктивной деятельности шимпанзе (Ладыгина-Котс, 1959; Фирсов, 1987).

Такие объемные и геометрические качества предметов, как форма, размерность, симметрия и т.п. также относятся к пространственным признакам. Сформулированные Л.В. Крушинским эмпирические законы «вмещаемости» и «перемещаемости» основаны именно на анализе усвоения животными пространственных свойств предметов. Благодаря владению этими законами животные оказываются способны понимать, что объемные предметы могут

вмещать друг друга и перемещаться, находясь один в другом. Данное обстоятельство позволило Л.В. Крушинскому создать тест для оценки одной из форм пространственного мышления – способности животного в процессе поисков приманки сопоставлять предметы разной размерности: трехмерные (объемные) и двумерные (плоские).

Он был назван тестом на «оперирование эмпирической размерностью фигур», или тестом на «размерность».

Для успешного решения этой задачи животные должны владеть следующими эмпирическими законами и выполнять следующие операции:

– мысленно представить себе, что приманка, ставшая недоступной для непосредственного восприятия, не исчезает (закон «неисчезаемости»), а может быть помещена в другой объемный предмет и вместе с ним перемещаться в пространстве (закон «вмещаемости» и «перемещаемости»), оценить пространственные характеристики фигур;

– пользуясь образом исчезнувшей приманки как эталоном, мысленно сопоставить эти характеристики между собой и решить, где спрятана приманка;

– сбросить объемную фигуру и овладеть приманкой.

Первоначально опыты были проведены на собаках, но методика экспериментов была сложна и непригодна для сравнительных исследований. Несколько позже Б.А. Дашевский (1972) сконструировал установку, применимую для исследования этой способности у любых видов позвоночных, включая человека. Данная экспериментальная установка представляет собой стол, в средней части которого расположено устройство для раздвигания вращающихся демонстрационных платформ с фигурами. Животное находится по одну сторону стола, фигуры отделены от него прозрачной перегородкой с вертикальной щелью в середине. По другую сторону стола находится экспериментатор. В части опытов животные не видели экспериментатора: он был скрыт от них за перегородкой из стекла с односторонней видимостью.

Опыт ставится следующим образом. Голодному животному предлагают приманку, которую затем прячут за непрозрачный экран. Под его прикрытием приманку помещают в объемную фигуру (ОФ), например куб, а рядом помещают плоскую фигуру (ПФ), в данном случае квадрат (проекцию куба на плоскость). Затем экран удаляют, и обе фигуры, вращаясь вокруг собственной оси, раздвигаются в противоположные стороны с помощью специального устройства. Чтобы получить приманку, животное должно обогнуть с нужной стороны экран и опрокинуть объемную фигуру.

Процедура эксперимента позволяла многократно предъявлять задачу одному и тому же животному, обеспечивая при этом максимально возможную новизну каждого предъявления. Для этого подопытному животному в каждом опыте предлагали новую пару фигур, отличающуюся от остальных по цвету, форме, размеру, способу построения (плоскогранные и тела вращения) и размеру. Результаты проведенных экспериментов показали, что обезьяны, дельфины, медведи и примерно 60% врановых птиц способны успешно решать эту задачу. Как при первом предъявлении теста, так и при повторных пробах они выбирают преимущественно объемную фигуру. В отличие от них, хищные млекопитающие семейства собачьих и часть врановых птиц реагируют на фигуры чисто случайно и лишь после десятков сочетаний постепенно обучаются правильным выборам.

Как уже указывалось, предполагаемым механизмом решения таких тестов служит мысленное сопоставление пространственных характеристик имеющихся при выборе фигур и отсутствующей в момент выбора приманки, служащей как бы эталоном для их сопоставления. Врановые птицы, дельфины, медведи и обезьяны способны к решению элементарных логических задач, основанных на оперировании пространственно-геометрическими признаками предметов, в то время как для многих других животных, успешно справляющихся с задачей на экстрополяцию направления движения, данный тест оказывается слишком трудным. Таким образом тест на оперирование эмпирической размерностью фигур оказывается менее универсальным, чем тест на экстрополяцию направления движения (см. Видео).

### **8.3.4. Результаты сравнительного изучения рассудочной деятельности животных разных таксономических групп, полученные при помощи описанных выше методик**

Таким образом, многочисленные исследования, проведенные в лаборатории Л.В. Крушинского, показали, что при помощи вышеуказанных методик удалось оценить уровень рассудочной деятельности позвоночных животных разных таксономических групп.

**Млекопитающие.** Представители данной таксономической группы показали большой спектр изменчивости уровня рассудочной деятельности. Тщательный сравнительный анализ показал, что по способности к решению предлагавшихся задач исследованных млекопитающих можно разбить на следующие группы, достоверно отличающиеся друг от друга.

1. Группа включает в себя животных, обладающих самым высоким уровнем развития рассудочной деятельностью, таких как нечеловекообразные обезьяны, дельфины и бурые медведи. Эти животные успешно справлялись с тестом «способность к оперированию эмпирической размерностью фигур».

2. Данная группа характеризуется достаточно хорошо развитой рассудочной деятельностью. К ней относятся дикие представители семейства собачьих, такие как красные лисицы, волки, собаки, корсаки и енотовидные собаки. Они успешно справляются со всеми задачами на экстраполяцию направления движения, но тест на «способность к оперированию эмпирической размерностью фигур» оказывается для них слишком трудным.

3. Представители данной группы характеризуются несколько более низким уровнем развития рассудочной деятельности, чем животные предыдущей группы. К ним относятся серебристо-черные лисицы и песцы, которые принадлежат к популяциям, разводящимся в течение многих поколений на зверофермах.

4. В эту группу следует поместить кошек, которые, несомненно, могут быть оценены как животные, обладающие развитой рассудочной деятельностью. Однако задачи на способность к экстраполяции они решают несколько хуже, чем хищные млекопитающие из семейства псовых.

5. Группа охватывает исследованные виды мышевидных грызунов и зайцеобразных. В целом представители этой группы могут быть охарактеризованы как животные со значительно меньшей степенью выраженности рассудочной деятельностью, чем хищные. Наиболее высокий уровень отмечен у крыс-пасюков, что вполне коррелирует с высочайшей пластичностью поведения данного вида.

**Птицы.** Несмотря на то, что количество исследованных в лаборатории Л.В. Крушинского видов птиц было значительно меньше, чем видов млекопитающих, среди них также была обнаружена широкая изменчивость по уровню своей рассудочной деятельности. Среди изученных видов птиц удалось выделить три группы видов, достоверно различавшихся по способности к решению предлагавшихся им задач.

1. К этой группе можно отнести представителей семейства вороновых. По уровню рассудочной деятельности птицы этого семейства стоят высоко. Они сравнимы с хищными млекопитающими из семейства собачьих.

2. Группа представлена дневными хищными птицами, домашними утками и курами. В целом эти птицы плохо решали экстраполяционную задачу при первых ее предъявлениях, однако обучались ее решению при многократных. По уровню своей рассудочной деятельности эти птицы приблизительно соответствуют крысам и кроликам.

3. Данную группу составляют голуби, которые с трудом обучаются решать самые простые тесты. Уровень развития рассудочной деятельности этих птиц сопоставим с уровнем лабораторных мышей и крыс.

**Рептилии.** Черепахи, как водные, так и сухопутные, а также зеленые ящерицы решали предлагаемые экстраполяционные задачи приблизительно с одинаковым успехом. По способности к экстраполяции они стоят ниже, чем вороновые, но выше, чем большинство видов

птиц, отнесенных ко второй группе.

Амфибии. У бывших в эксперименте представителей бесхвостых амфибий (травяных лягушек, обыкновенных жаб) и аксолотлей не удалось обнаружить способности к экстраполяции.

Рыбы. Все изученные рыбы, в том числе: карпы, гольяны, хемихромисы, обыкновенные и серебряные караси оказались не способны к экстраполяции направления движения пищи. Рыбы могут быть обучены решению данных задач, однако для обучения им необходимы сотни предъявлений теста.

Проведенные исследования показывают, что уровень развития рассудочной деятельности может быть использован для характеристики отдельных таксономических групп животных.

Приведенная систематизация животных по уровню развития их рассудочной деятельности, конечно, не может претендовать на большую точность. Однако она, несомненно, отражает общую тенденцию в развитии рассудочной деятельности у исследованных таксономических групп позвоночных животных.

Различия между изучавшимися животными по уровню развития их рассудочной деятельности оказались чрезвычайно большими. Особенно велики они в пределах класса млекопитающих. Столь большое различие в уровне рассудочной деятельности животных, очевидно, определяется теми путями, по которым происходило развитие адаптационных механизмов каждой ветви филогенетического дерева животных.

#### **8.4. Изучение способности животных к обобщению и абстрагированию**

Обобщение и абстрагирование являются важными составляющими мыслительного процесса, благодаря которым мышление выступает как «обобщенное и опосредованное отражение действительности».

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

Обобщение – акцентирует внимание на мысленном выделении наиболее общих свойств, объединяющих ряд стимулов или событий, на переходе от единичного к общему.

Благодаря операции сравнения поступающей информации с хранящейся в памяти (в данном случае с понятиями и обобщенными образами) животные могут совершать адекватные реакции в новых ситуациях.

Абстрагирование отражает другое свойство мыслительного процесса – независимость сформированного обобщения от второстепенных, несущественных признаков. И.М. Сеченов (1935) образно определял эту операцию как «удаление от чувственных корней, от конкретного образа предмета, от комплекса вызываемых им непосредственных ощущений» (курсив наш. – Авт.).

Операция обобщения тесно связана с функциями памяти.

Для исследования способности животных к обобщению используют два основных метода: выбор по образцу и формирование дифференцировочных условных рефлексов. После серии предварительных экспериментов, с применением большого набора стимулов, подопытному животному предъявляется так называемый тест на «перенос». Он заключается в том, что вместо тренировочного набора стимулов применяют новые, в той или иной степени отличающиеся от них. Чем шире диапазон стимулов, на которые животное реагирует правильно без дополнительного доучивания, тем более отвлеченным можно считать сформированное понятие и тем выше доступная ему степень абстрагирования. Многочисленные эксперименты, проведенные на разных видах птиц и млекопитающих, показали, что животные могут формировать такие понятия как сходство и отличие, парность и непарность, симмет-

рия, новизна, пространственные характеристики, число элементов в множестве и т.д. (Подробнее об этих экспериментах можно прочесть в книге З.А. Зориной и И.И. Полетаевой «Элементарное мышление животных», М., 2001.)

Оказалось также, что некоторые животные могут формировать понятия не только об отдельно взятых свойствах предметов, но и так называемые «естественные понятия», например, избирательно реагировать на любые изображения человека, воды, деревьев и т.д. в широком диапазоне вариантов. Поскольку в данном случае требуется меньшая степень абстрагирования, принято расценивать это как способность к категоризации.

Показано, что степень переноса адекватного решения на новые стимулы зависит как от условий обучения, так и от вида животного. Чем больше параметров менялось в процессе обучения, тем лучше была реакция на новые стимулы той же категории. Очень существенные различия обнаружены также в поведении животных разных видов. Так, например, голуби демонстрируют крайне низкую способность к переносу опыта, а врановые птицы решают данный тест весьма успешно. Существенные различия обнаружены и между млекопитающими разных таксонов.

Анализ выработки условных рефлексов на относительные признаки сигналов, генерализации и переноса навыков показал, что животным в той или иной степени свойственна способность к обобщению, т.е. созданию функциональных блоков систематизированной информации о предметах, явлениях, отношениях, действиях, тождествах и т.д., хранящихся в памяти. В процессе обобщения могут формироваться понятия, которые фиксируют отличительные признаки каждого отдельного предмета, общие для данного класса. Они характеризуются разной степенью абстрагирования от конкретных свойств предмета. До недавнего времени было принято считать, что животным свойственна не истинная, а лишь относительная степень абстрагирования, когда общий признак не абстрагируется полностью, как у человека, благодаря речи, а лишь выделяется в наглядных представлениях конкретного образа (Ладыгина-Котс, 1959). Эта точка зрения действительно отражает общую картину, типичную для большинства позвоночных, однако, как уже упоминалось, благодаря данным о способности к символизации, обнаруженной при обучении животных языкам-посредникам, она получила новое освещение.

Работы по обучению языкам разных видов животных, таких как, например, обезьяны шимпанзе, дельфины, попугаи, убедительно свидетельствуют, что способность к обобщению и абстрагированию, необходимая для зачатков процесса символизации, возникает у представителей разных уровней филогенеза. Наличие у животных способности к обобщению и абстрагированию позволяет им овладеть символами и оперировать ими вместо обозначаемых реальных предметов и понятий. Эта способность выявляется как в традиционных лабораторных условиях («счет» у шимпанзе), так и в ситуации общения человека с антропоидами, дельфинами, а также попугаями и врановыми птицами. При определенных методиках воспитания и обучения, усвоенные обезьянами знаки действительно используются как символы в широком спектре ситуаций.

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

## **8.5. Роль рассудочной деятельности в поведении животных**

Рассудочная деятельность прошла длительную эволюцию у животных предков человека, прежде чем дать поистине гигантскую вспышку человеческого разума.

Из этого положения с неизбежностью вытекает, что изучение рассудочной деятельно-

сти животных как любого приспособления организма к среде его обитания должно быть предметом биологического исследования. Опираясь в первую очередь на такие биологические дисциплины, как эволюционное учение, нейрофизиология и генетика, можно добиться успеха в объективном познании процесса формирования мышления.

Исследование показало, что наиболее точная оценка уровня элементарной рассудочной деятельности может быть дана при первом предъявлении задачи, пока ее решение не было подкреплено биологически значимым раздражителем. Всякое подкрепление решений задачи вносит элементы обучения при последующих ее предъявлениях. Быстрота обучения решению логической задачи может быть лишь косвенным показателем уровня развития рассудочной деятельности.

В общей форме можно сказать, что чем большее число законов, связывающих элементы внешнего мира, улавливает животное, тем более развитой рассудочной деятельностью оно обладает. Очевидно, используя такой критерий оценки элементарной рассудочной деятельности, можно давать наиболее полную сравнительную оценку разным таксономическим группам животных.

Применение разработанных нами тестов позволило оценить уровень развития рассудочной деятельности у разных таксономических групп позвоночных животных. Отчетливо выявилось, что рыбы и амфибии практически не в состоянии решать задачи, доступные для рептилий, птиц и млекопитающих. Существенно отметить, что среди птиц и млекопитающих наблюдается огромное разнообразие в успехе решения предлагавшихся задач. Вороновые птицы по уровню развития рассудочной деятельности сравнимы с хищными млекопитающими. Едва ли можно сомневаться в том, что исключительная приспособляемость птиц из семейства вороновых, которые распространены почти по всему земному шару, в значительной степени связана с высоким уровнем развития их рассудочной деятельности.

Разработанные критерии количественной оценки уровня развития элементарной рассудочной деятельности животных позволили подойти к изучению морфофизиологических и генетических основ этой формы высшей нервной деятельности. Исследования показали, что объективное изучение рассудочной деятельности в модельных опытах на животных вполне возможно. Основные результаты экспериментального исследования можно сформулировать в виде следующих положений.

Во-первых, удалось выявить связь уровня развития элементарной рассудочной деятельности с размерами конечного мозга, структурной организацией нейронов и установить ведущую роль некоторых отделов мозга в осуществлении изучаемой формы высшей нервной деятельности. Мы считаем, что результаты исследований дают основание распространить общепринятый в физиологии принцип о приуроченности функций нервной системы к ее структуре и на рассудочную деятельность.

Во-вторых, выяснилось, что таксономические группы животных с различной цитоархитектонической организацией мозга могут иметь сходный уровень развития рассудочной деятельности. Это становится очевидным при сравнении не только отдельных классов животных, но и при сопоставлении в пределах одного класса (например, приматы и дельфины). Одно из общебиологических положений о большей консервативности конечного результата формообразовательных процессов, чем путей, приводящих к этому, очевидно, применимо для осуществления рассудочного акта.

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

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

Поведение животных осуществляется под ведущим влиянием раздражителей, несущих

информацию о среде обитания, непосредственно окружающей их. Система, воспринимающая такую информацию, была названа И.П. Павловым первой сигнальной системой действительности.

Процесс формирования мышления человека осуществляется не только при помощи первой сигнальной системы действительности, но главным образом под влиянием информации, которую он получает при помощи речи. Эту систему восприятия действительности Павлов назвал второй сигнальной системой. При помощи второй сигнальной системы человек имеет возможность получать всю сумму знаний и традиций, накопленных человечеством в процессе его исторического развития. В этом отношении и границы возможностей человеческого мышления колоссально отличаются от возможностей элементарной рассудочной деятельности животных, которые в своей повседневной жизни оперируют лишь весьма ограниченными представлениями о структурной организации среды их обитания. В отличие от животных с наиболее высокоразвитой элементарной рассудочной деятельностью и, вероятно, от своих пещерных предков, человек оказался в состоянии улавливать не только эмпирические законы, но формулировать и теоретические законы, которые легли в основу понимания окружающего мира и развития науки. Все это, конечно, ни в какой мере не доступно животным. И в этом огромное качественное различие между животным и человеком.

### **Словарь терминов**

Мышление

Интеллект

Рассудочная деятельность

Элементарная рассудочная деятельность

Наглядно-действенное мышление

Образное мышление

Индуктивное мышление

Дедуктивное мышление

Абстрактно-логическое мышление

Вербальное мышление

Анализ

Синтез

Сравнение

Обобщение

Абстрагирование

Понятие

Суждение

Умозаключение

Когнитивные процессы

Психонервный образ

Психонервное представление

Образная память

Рабочая память

Референтная память

Краткосрочная память

Долгосрочная память

Процедурная память

Декларативная память

Образные представления

Абстрактные представления

Дифференцировочные условные рефлексy

Установка на обучение

Транзитивное заключение

Метод отсроченных реакций  
Латентное обучение  
Обучение по образцу  
Радиальный лабиринт  
Т-образный лабиринт  
Водный лабиринт Мориса  
Алоцентрическая стратегия  
Эгоцентрическая стратегия  
Когнитивная карта  
Эмпирические законы  
Закон неисчезаемости  
Закон вмещаемости  
Закон перемещаемости  
Элементарная логическая задача  
Экстраполяция направления движения  
Пространственное мышление  
Тест на размерность

### **Вопросы для самопроверки**

- Каковы основные функции интеллекта человека?  
Перечислите основные формы мышления человека.  
Что такое 1-ая сигнальная система?  
Что такое 2-ая сигнальная система?  
Каковы, с точки зрения психологов, основные критерии зачатков мышления у животных?  
Что является наиболее характерным свойством рассудочной деятельности?  
Что такое рассудочная деятельность по определению Л.В. Крушинского? Какова роль «канона Ллойда Моргана» в изучении разума животных?  
Каким требованиям должны удовлетворять тесты на рассудочную деятельность?  
Что такое когнитивные процессы?  
Перечислите основные методы изучения когнитивных процессов.  
Какие методы изучения когнитивных процессов основаны на выработке дифференцировочных условных рефлексов?  
Что такое установка на обучение?  
Что такое транзитивное заключение?  
Что такое метод отсроченных реакций?  
Что такое когнитивные карты?  
Для чего используют метод обучения в лабиринте?  
Какие стратегии поиска приманки используют животные при обучении в лабиринте?  
Кто является автором водного лабиринта?  
Какие методы используют животные при ориентировке в пространстве?  
Что такое латентное обучение?  
В чем заключается метод «выбор по образцу»?  
Какие методы исследования интеллекта человекообразных обезьян использовал О. Келлер?  
Расскажите об интеллектуальном поведении обезьян в природной обстановке.  
В каких тестах обнаруживаются различия между уровнем когнитивных способностей человекообразных и других обезьян?  
Что такое орудийная деятельность и какие механизмы могут лежать в ее основе у животных разных видов?  
Какие стороны рассудочной деятельности выявляют тесты, предложенные Л.В. Крушинским?



На знании каких эмпирических законов основано решение элементарных логических задач?

В чем заключается методика для изучения способности к экстраполяции направления движения?

Что такое пространственное мышление?

Какие животные обладают самой высокой способностью к экстраполяции направления движения?

В чем заключается суть теста на оперирование эмпирической размерностью фигур?

Какие животные оказались способны решать тест на «размерность»?

### **Список литературы**

Бериташвили И.С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. М., 1974.

Войтонис Н.Ю. Предыстория интеллекта. М.; Л., 1949.

Гудол Дж. Шимпанзе в природе: поведение. М, 1992.

Дарвин Ч. О выражении ощущений у человека и животных // Собр. соч. М., 1953.

Дембовский Я. Психология обезьян. М., 1963.

Зорина З.А., Полетаева И.И. Элементарное мышление животных. М., 2001.

Келер В. Исследование интеллекта человекоподобных обезьян. М., 1925.

Крушинский Л.В. Формирование поведения животных в норме и патологии. М., 1960.

Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. 2–е изд. М., 1986.

Крушинский Л.В. Избр. труды. Т. 1. М., 1991.

Ладыгина-Котс Н.Н. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян. М., 1959.

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

Мак-Фарленд Д. Поведение животных. М., 1988.

Меннинг О. Поведение животных. Вводный курс. М., 1982.

Орбели Л.А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.; Л., 1949.

Павлов И.П. Павловские среды. М.; Л., 1949.

Пажетнов В.С. Мои друзья медведи. М., 1985.

Пажетнов В.С. Бурый медведь. М., 1990.

Рогинский Г.З. Навыки и зачатки интеллектуальных действий у антропоидов (шимпанзе). Л., 1948.

Сифард Р.М., Чини Д.Л. Разум и мышление у обезьян // В мире науки. 1993. № 2, 3.

Счастный А.И. Сложные формы поведения антропоидов. Л., 1972.

Толмен Э. Когнитивные карты у крыс и человека: Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии. – М., 1997.

Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1993.

Фирсов Л.А. Память у антропоидов: Физиологический анализ. Л., 1972.

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

Фирсов Л.А. Высшая нервная деятельность человекообразных обезьян и проблема антропогенеза // Физиология поведения: нейробиологические закономерности: Руководство по физиологии. Л., 1987.

Шаллер Дж. Год под знаком гориллы. М., 1968.

Хрестоматия по зоологии и сравнительной психологии: Учебное пособие для студентов факультетов психологии высших учебных заведений по специальностям 52100 и 020400 «Психология». М., 1997.

### **Темы курсовых работ и рефератов**

Когнитивные процессы животных и методы их изучения.

Использование метода дифференцировочных условных рефлексов для изучения когни-

тивных процессов животных.

Ориентировка животных в пространстве и методы ее изучения.

Методы лабиринтов в изучении сложных форм поведения животных.

Интеллект человекообразных обезьян и методы его изучения.

Сравнительное изучение рассудочной деятельности животных методами предложенными Л.В. Крушинским.

Рассудочная деятельность млекопитающих.

Изучение способности животных к оперированию эмпирической размерностью фигур.

Интеллектуальное поведение птиц.

Изучение способности животных к обобщению и абстрагированию.

Изучение способности животных к символизации.

Способность животных к счету и его изучение.

п. 9.1., п. 9.2

## **ТЕМА 9. ФОРМИРОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ**

9.1. Основные составляющие поведения

9.2. Интеграция поведения

### **9.1. Основные составляющие поведения**

9.1.1. Поведенческий акт

9.1.2. Инстинкты

9.1.3. Обучение

9.1.4. Рассудочная деятельность

Еще в XIX в. целый ряд ученых указывал на различное происхождение разных поведенческих актов, так, в частности, Ч. Дарвин четко выделил три основные категории поведения: инстинкт, способность к обучению и элементарную «способность к рассуждению». Эта классификация представляется наиболее верной и является общепринятой и в наши дни. В предыдущих главах мы достаточно подробно рассмотрели каждую из данных категорий. Основная задача настоящей главы состоит в том, чтобы определить удельный вес каждой из них в формировании всего комплекса поведения.

#### **9.1.1. Поведенческий акт**

Закономерности механизмов рефлекторной деятельности в экспериментах И.П. Павлова изучались на собаках, помещенных в специальный станок. При этом создавались такие условия, при которых на собаку действовало минимальное количество внешних раздражителей, и все многообразие ее поведения угашалось. Основным функциональным индикатором разыгрывавшихся процессов был слюнный рефлекс.

Пищевой, половой, оборонительный, материнский и некоторые другие рефлексы являются, согласно положению павловской школы, той врожденной основой, на которой строится все дальнейшее поведение. Это четкое выделение группы врожденных рефлексов совершенно необходимо и оправдано при изучении рефлекторной деятельности. Однако, когда мы переходим от изучения закономерностей рефлекторной деятельности нервной системы к изучению закономерностей поведения, то проводить четкое разделение актов поведения на условные и безусловные оказывается невозможным.

Представим себе довольно обычную ситуацию, которую, вполне возможно, приходилось наблюдать многим владельцам домашних собак. Итак, предположим, что у мирно спящей на своем месте собаки возникло чувство жажды. Эта мотивация заставляет ее пойти на

кухню, где обычно стоит ее миска с водой. Однако миска оказывается пустой, и собака не может удовлетворить свою потребность. Она начинает гонять пустую миску по полу, чтобы привлечь внимание хозяина. Тот же, сидя в удобном кресле, смотрит телевизор и не обращает никакого внимания на шум, производимый собакой. Тогда она бежит к хозяину, скребет его лапой, скулит и пытается позвать за собой, но он не реагирует и на это. После всех безуспешных попыток поднять хозяина из кресла, собака бежит к входной двери и начинает свирепо лаять, делая вид, что за дверью кто-то есть. Когда хозяин идет к двери, она перестает лаять и бежит на кухню к водопроводному крану. Эту картину можно разбить на несколько фрагментов: возникновение жажды и поиск воды – безусловно-рефлекторные реакции. Когда собака идет к миске на кухню – это уже целая цепь условно-рефлекторных реакций. Дальнейшие действия собаки уже не укладываются в представление об обычных условных рефлексах. Попытка обратить на себя внимание хозяина с помощью лапы и скуления – это сложная условно-рефлекторная ассоциация. Но когда собака имитирует наличие постороннего за дверью – это уже явно разумное действие. Таким образом, любой поведенческий акт является сложным переплетением безусловных, условных рефлексов и элементов рассудочной деятельности, четкое разделение которых оказывается возможным далеко не всегда.

### **9.1.2. Инстинкты**

Основой, на которой осуществляется выполнение любого поведенческого акта, служат инстинкты. Они побуждают животное к выполнению биологически целесообразного акта при действии определенных чисто специфических раздражителей. В основе этой целесообразности лежит определенная генотипически зафиксированная программа, сформировавшаяся в процессе филогенеза. Характерной чертой большинства инстинктов является приуроченность их к определенным возрастным или сезонным периодам. При этом появление многих из них коренным образом изменяет весь стереотип жизни животного. Несмотря на огромную биологическую целесообразность поведенческих актов, осуществляемых на основе инстинктов, они тем не менее приспособливают животных лишь к специфическим условиям их существования. Характерной особенностью инстинктов является то, что они, как правило, осуществляются при первой встрече животного со специфическим раздражителем. Однако в некоторых случаях они могут проявляться спонтанно.

### **9.1.3. Обучение**

Помимо инстинктов и эмоций, у организма имеются замечательные механизмы, в виде различных форм обучения, служащих для приспособления к многообразным условиям среды обитания. Характерная особенность поведения этого типа – необходимость повторяемости определенной ситуации, в которой осуществляется поведенческий акт. В результате их повторяемости поведение приобретает адаптивный характер за счет выработки условных рефлексов. При их образовании индифферентный раздражитель приобретает сигнальное значение для организма в результате сочетания с раздражителем, вызывающим интенсивную реакцию. Ведущая основа обучения – память. Так как в природе большая часть событий повторяется, то именно этот путь приспособления к окружающей среде является наиболее универсальным и наименее энергозатратным для организма.

### **9.1.4. Рассудочная деятельность**

При помощи рассудочной деятельности осуществляется адаптивное поведение при первой встрече животного с многообразием внешнего мира. Этот тип поведения является для животного наиболее трудным. Проявления рассудочной деятельности весьма многообразны. Они отчетливо заметны в избегании животным опасностей, преодолении препятствий, в частности открывании различных запоров, ловли дичи и т.д. Однако рассудочная деятельность

далеко не всегда проявляется в повседневной жизни, большей частью животное предпочитает действовать по привычному шаблону. В поведении человека шаблоны также играют огромную роль, часто мы предпочитаем действовать автоматически, не задумываясь. Вспомним, например, как трудно нам приходится в чужой квартире, являющейся зеркальным отражением нашей. Человеку, привыкшему ездить ежедневно по одному и тому же маршруту на работу, бывает исключительно трудно изменить его. Трудно бывает перестроиться с привычных и заученных понятий на новые и т.д. Короче говоря, «думать трудно».

Инстинкты, обучение и рассудочная деятельность имеют разные нормы реакции. Понятие о норме реакции – основное положение генетики, с позиций которой рассматриваются взаимоотношения индивидуально приобретенного и врожденного в формировании фенотипа. Наследуются не определенные признаки организма, а лишь определенные нормы его реакций. Генотип не меняется под влиянием внешней среды в процессе онтогенеза. Различия между определенными особями обуславливаются модификациями, которые возникают в пределах разных норм реакций организмов. Фенотип формируется в результате взаимодействия генотипически обусловленных норм реакций и тех внешних условий, в которых развивается животное. Это понятие оказалось весьма актуальным и при рассмотрении роли врожденных и индивидуально приобретенных признаков в формировании поведения. Нормы реакций каждой из трех составляющих поведения и обуславливают относительную роль врожденных и приобретенных компонентов. В процессе филогенеза происходит существенное перераспределение удельной массы инстинктов, обучения и рассудочной деятельности. У высших животных рассудочная деятельность начинает играть все большую и большую роль в поведении.

Таким образом, мы приходим к заключению, что в формировании адаптивного поведения, которое осуществляется с помощью рассудка, ведущую роль играет чрезвычайно широкая норма реакции животного на разнообразные факторы окружающей среды. Инстинктивные акты поведения являются частным приспособлением животного к конкретным экологическим условиям. Эти две группы поведенческих актов не следует смешивать.

Рассмотрение адаптивной ценности различных категорий поведения выдвигает весьма актуальный вопрос о взаимоотношении обучаемости и рассудочной деятельности в формировании поведения. Как рассудочная деятельность, так и обучаемость – весьма широкие формы адаптации организмов к среде их обитания. Несомненно, что рассудочная деятельность – филогенетически более молодая форма приспособления, чем обучаемость. В процессе индивидуальной жизни особи обе эти формы адаптации тесно взаимодействуют друг с другом. Изучение такого взаимодействия имеет большое теоретическое и практическое значение. Оно важно для понимания закономерностей индивидуального развития наиболее сложных форм поведения.

Все эти три составляющие, хотя и могут быть расчленены в экспериментальных условиях, тем не менее тесно взаимодействуют друг с другом. Однако в каждом конкретном случае удельная масса каждого из них может быть различна.

## **9.2. Интеграция поведения**

### 9.2.1. Унитарные реакции

### 9.2.2. Сложные интеграции поведения

9.2.3. Формирование биологической формы поведения на примере охотничьего поведения волков

9.2.4. Формирование разных форм поведения домашних собак на основе охотничьего поведения волка

При изучении поведения животных в природе и лаборатории ученые постоянно сталкиваются с необходимостью выделения из общей сложной картины отдельных деталей – некоторых элементарных составляющих. Даже классический слюнный рефлекс у собаки со-

проводится движением к пище, изменением дыхательной функции, изменением сердечной деятельности, включением секреторной и моторной функций кишечника, активизации функции эндокринных желез и т.д. Поэтому понятие рефлекса в качестве элементарной единицы поведения оказывается неприемлемым, и исследователям приходится принимать в качестве единичного достаточно сложный фрагмент поведения.

### 9.2.1. Унитарные реакции

Л.В. Крушинский (1960) ввел понятие унитарной реакции, которую он определяет как целостный акт поведения, формирующийся в результате интеграции условных и безусловных рефлексов, соотношение которых не строго фиксировано. Этот акт поведения направлен на выполнение одиночного приспособительного действия, которое при различных способах своего осуществления имеет определенный шаблон конечного исполнения. Унитарная реакция поведения складывается из различных рефлексов, которые могут иметь разное соотношение врожденных и индивидуально приобретенных компонентов.

Поясним это на следующем примере. Собака встречает пришедшего домой владельца с тапочками в зубах. Причины такого поведения может быть, по крайней мере, две: либо собака специально обучена подавать тапочки, либо она имеет врожденную наследственно обусловленную аппортировочную реакцию. Собаки второго типа испытывают потребность без всякого предварительного обучения носить в зубах различные предметы. Предметы эти могут быть весьма разнообразны, начиная от соломины или стружки и кончая большими камнями или палками. Собаки, имеющие врожденную склонность к аппортировке, обучаются носить и подавать дрессировщику предметы легко и быстро. В то время же как собаки, не обладающие данной реакцией, напротив, осваивают данный навык с большим трудом и требуют специфических приемов дрессировки. Поэтому процесс обучения собаки подаче тапочек также мог идти совершенно по-разному. Но конечный результат выполнения поведенческого акта (унитарной реакции) одинаков: собака подает тапочки.

Известные исследователи генетики поведения Скотт и Фуллер (1965) в качестве единицы поведения принимают образец поведения – они характеризуют его как особенную и независимую часть поведения, имеющую сложную адаптивную функцию. Фактически унитарная реакция и образец поведения представляют собой практически то же самое.

### 9.2.2. Сложные интеграции поведения

Отдельные унитарные реакции или образцы поведения объединяются в сложное поведение, отвечающее фазам жизни животного, – биологические формы поведения. Л.В. Крушинский определяет их как многоактное поведение, построенное из отдельных унитарных реакций, связанное с обеспечением основных биологических потребностей. Если животное вынуждено изменить свое поведение, оно часто не вырабатывает новых рефлексов, а составляет новый комплекс из уже готовых шаблонов – унитарных реакций. В то же время в рамках единой биологической формы поведения оно может изменять эти шаблоны путем выработки новых условных рефлексов и включения рассудочной деятельности.

Л.В. Крушинский считает возможным выделить у животных следующие наиболее общие биологические формы поведения:

- пищевая;
- оборонительная;
- половая;
- родительская;
- поведение потомства по отношению к родителям.

Скотт и Фуллер описывают системы поведения, которые они считают соответствующим биологическим формам поведения по Л.В. Крушинскому. Однако многие из приводи-

мых ими примеров поведения собаки, очевидно, относятся к еще более крупным объединениям (агрессивное, пищевое, половое и т.д.).

Наиболее общими подразделениями являются типы активности. Многие физиологи выделяют только четыре их типа: оборонительный, пищевой, связанный с размножением, комфортный. Зоологи обычно отделяют материнское поведение от полового.

Скотт (1962) считает особым по своей природе поведение новорожденных, связанное с возбуждением материнской активности: зов о помощи; крики при голоде и т.д. Л.М. Баскин (1976) выделяет следующие типы активности:

- пищевая;
- оборонительная;
- социальная;
- половая;
- материнская;
- комфортная.

### **9.2.3. Формирование биологической формы поведения на примере охотничьего поведения волков**

Удачным примером формирования биологической формы поведения из отдельных унитарных реакций может служить пищедобывательное поведение волков. Основным способом добычи пищи для волков является охота, причем, поскольку они могут охотиться на самых разных животных, приемы их добычи достаточно сильно отличаются друг от друга в деталях.

В охотничьем поведении волка выделяют следующие этапы: поиск добычи, за которым следует обнаружение и скрадывание, встреча с жертвой, преследование, нападение, убийство, транспортировка к месту поедания, поедание, запасание. Все этапы этого сложного поведенческого комплекса имеют ярко выраженную видовую специфику и развиваются в соответствии с вполне определенными схемами, регламентированными видом добычи. Так, способы охоты на лося, зайца, куропатку или суслика будут отличаться друг от друга. Охотничье поведение волков представляет собой сложный комплекс действий, развивающееся в соответствии с общей схемой реализации инстинктивного поведения.

Развитие данного комплекса волков начинается с возникновения у зверей пищевой мотивации, обусловленной понижением в крови уровня глюкозы, что, в свою очередь, вызывает раздражение пищевого центра в центральной нервной системе и появлению соответствующей доминанты. С появлением чувства голода волки отправляются на поиск добычи, т.е. вступает в силу поисковая стадия инстинкта. Эта стадия протекает по-разному: волки могут начать сразу же искать следы предполагаемой добычи или отправиться на то место, где они охотились в прошлый раз, например к стаду северных оленей, колонии сусликов или к реке, по которой идут на нерест лососи. Как известно, именно поисковая стадия инстинкта бывает наиболее вариabельной. Обнаруженная дичь исполняет роль ключевого раздражителя и способствует развитию следующего этапа инстинктивного поведения: завершающей фазы, состоящей в данном случае из нападения, убийства и дальнейших стадий охотничьего поведения.

Познакомимся с данной формой поведения более подробно.

Наблюдения Мича (1970) за охотой стаи волков, специализирующейся на крупных копытных, показали, что маршруты поиска добычи, как правило, постоянны. Как правило, они проходят по местам нахождения и концентрации жертв в тот или иной сезон года; эти маршруты весьма рациональны и следуют не только по более богатым дичью местам, но обеспечивают лучшие возможности подхода к жертве. Обнаруживают свою добычу волки чаще всего чутьем, реже на слух и еще реже на глаз. Учув запах животного или почувствовав его близкое присутствие, идущие впереди волки, а за ними и все остальные, останавливаются, начинают суетиться, возбужденно виляя хвостами, принохиваются, внимательно смотря в

направлении добычи, иногда совершают разведывательные прыжки вверх или поднимаются на задних лапах. Обнаружив дичь, волки начинают ее скрадывание, стремясь приблизиться к жертве на дистанцию верного броска. При этом хищник сообразуется с поведением жертвы, затаивается, когда она настороженно осматривает местность, и продолжает с удивительным терпением и выдержкой, подчас ползком, подбираться все ближе и ближе.

За встречей следует нападение в стремительном броске, а затем хватка или преследование, если жертву не удалось сразу остановить. Нападение броском составляет обязательный этап любой волчьей охоты на крупных животных. Применяется он в горах, на равнине при добывании оленей, лосей, горных баранов и козлов, реже кабанов или косуль. В открытых местах этот прием используется редко из-за трудности приблизиться к жертве на близкое расстояние. Если хищнику не удалось ее остановить или сделать решающую хватку на протяжении первых 200–500 м, преследование большей частью прекращается, так как очевидно, что дальнейшее его продолжение бесполезно. Таким образом, жертвами волков редко становятся здоровые животные. Обнаружив явно ослабленное или больное животное, волки преследуют его не спеша, пока оно не обессилит окончательно. Преследование подобных животных может продолжаться на значительно большем расстоянии. Отличать больное животное от здорового хищники обучаются постепенно. Такой навык является удачным примером выработки дифференцировочных условных рефлексов в природной обстановке.

Более мелкую дичь, например зайцев или диких кроликов, волки могут преследовать значительно дольше, пока она не выбьется из сил. При охоте на стадо волки стремятся разогнать его или отбить от группы одно или несколько животных. Конкретные приемы достижения этой цели варьируют: отвлечение внимания вожака, неожиданный бросок, атака с противоположных сторон, проникновение внутрь стада для создания паники, но наиболее часто – нападение на отделившихся от группы животных. При нападении волки используют гон по фронту, когда они не врываются вглубь стада, а гонят его, пока одно или несколько животных не выбьются из сил и не отстанут. Через несколько минут погони они теряют скорость, отделяются от остальных и становятся легкой добычей. Волки не гонят стадо долго и, если слабых животных не обнаруживают, прекращают погоню. Они словно «выжимают» из стада слабых животных.

Кроме описанного выше основного способа охоты, который охотники называют «с подхода», применяемого в различных ситуациях (при случайной встрече или с предшествующим поиском, со скрадыванием и преследованием или без них), волки используют и другие приемы.

Так, обнаружив жертву или зная заранее об ее местонахождении, стая волков разделяется на две части. Одни прячутся в засаду, другие становятся загонщиками. Засада устраивается на пути вероятного хода испугнутой жертвы. Такой способ охоты называется «нагон».

«Облава», или «загон», заключается в преследовании жертвы с перехватом на пути. Способ основан на стремлении многих животных убежать от преследователя не по прямой, а по кругу. Обнаружив жертву, волки так же разделяются на две или несколько групп. Одни гонят ее, другие движутся наперерез, когда жертва отклоняется в сторону. Перехватчиков обычно бывает меньше, чем преследователей. Нередко хищники гонят жертву, двигаясь параллельными курсами. При этом эстафету преследования принимают звери на том фланге, в сторону которого сместился путь движения жертвы. Согласованность действий в такой коллективной охоте очень велика. Смена ролей гонщиков и перехватчиков экономит силы преследователей. Подобные охоты бывают за копытными и зайцами.

Охота с помощью «оклада» состоит в окружении жертвы, взятии ее в клещи или кольцо. Он эффективен как в отношении одной, так и группы особей, стада, но применяется главным образом к неспособным к активной обороне животным.

Иногда волки загоняют жертву в крайне неблагоприятные для нее места, например в глубокий снег, болото, на обрыв и т.п. Этот охотничий прием носит название «загон в угол».

Достаточно часто волки используют такой прием, как «подкарауливание». Обычно одиночные звери неподвижно караулят подход или появление жертвы. Хищники умело вы-

бирают укрытие, учитывая образ жизни, поведение жертвы, погодные условия. Подкарауливают на тропах у солонцов, водопоев или переправ, на пути движения пасущегося стада северных оленей, сайгаков, у нор грызунов.

В использовании волком охотничьих приемов есть сезонные особенности. Летом волки охотятся главным образом в одиночку, часто используя скрадывание жертвы, в их добыче много мелких животных, детенышей. Зимой, когда увеличивается стайность волков, они чаще практикуют групповые охоты; среди жертв преобладают крупные животные.

Добывая мышевидных грызунов, волки раскапывают их норы или выгоняют зверьков на поверхность земли. Это так называемое «мышкование». Этот прием осуществляется совершенно определенным образом. Сначала зверь неподвижно стоит или сидит на месте, прислушиваясь или принюхиваясь к шорохам, которые производит мышевидный грызун, перемещающийся под землей или снегом, поворачивая голову то одним, то другим ухом к земле. Затем вдруг быстро подпрыгивает, бьет лапами в одну точку и быстро копает в одном месте. Зверек, таким образом, оказывается отрезанным от основной норы и попадает в зубы хищнику. Иногда испуганная резкими ударами в крышу норы жертва выскакивает на поверхность земли и тут же оказывается схваченной. Подобные же приемы охоты волки используют и при ловле куриных птиц, ночующих под снегом, но в этом случае движения зверей бывают гораздо более осторожными. Движения и позы во время мышкования у лисиц, волков, собак и шакалов совершенно идентичны. Очевидно многие владельцы собак могли наблюдать за подобным поведением своих питомцев во время прогулок в поле. Мышкование часто наблюдается при групповых играх собак, когда один из компаньонов оказывается под каким-то прикрытием, например, под одеялом. Иногда собаки мышкуют явно просто ради развлечения, охотясь на заведомо несъедобную дичь, например, землероек, кротов или рептилий. В этом случае жертва не поедается, а служит объектом игры, часто собаки валяются на ней и трутся об нее разными частями тела.

Следующая стадия охоты – нападение и убийство жертвы. Крупную дичь волки и дикие собаки стараются на бегу схватить за брюхо или шею, затем резким рывком головы наносят жертве большую и глубокую рану. Немалую роль играют приемы нападения, которым хищника научила мать.

Мелкую дичь волки обычно съедают целиком и сразу же на месте поимки. Крупную же добычу они стараются унести в укромное место. Не слишком больших животных волки хватают за шею и перетаскивают свою добычу в зубах, высоко подняв голову. Крупную дичь перетаскивают волоком. Поедая крупную жертву, волки наедаются досыта и первое время держатся поблизости от туши, охраняя свою добычу от многочисленных нахлебников – мелких хищников, птиц, мышевидных грызунов. Правда, обычно, из-за большого их количества, волкам никогда не удастся съесть тушу целиком. Среди хищников семейства собачьих широко распространено закапывание пищи «на черный день». Волки и собаки транспортируют куски мяса в желудке и затем срыгивают их, крупные куски переносят целиком в зубах. Во время транспортировки мяса в желудке у волков и собак затормаживается секреция пищеварительных желез, и мясо отрывается практически без признаков переваривания. Свои кладовые звери обычно закапывают в землю или лесную подстилку. Копают они лапами, а закапывают носом. Многие волки и особенно лисицы метят затем свои запасы мочой. У собак это явление встречается значительно реже.

Таким же образом самки приносят еду детенышам. Инстинкт запасаения у зверей очень прочен и при содержании в неволе порой поражает своей бессмысленностью, когда зверь начинает «закапывать» кусок на голом полу, порой обдирая до крови свой нос. Даже несмотря на тысячелетия существования собаки как домашнего животного, этот инстинкт в большей или меньшей степени сохраняется и у нее. Собаки часто прячут, и куски пищи, и любимые игрушки, порой закапывая их на голом месте.

Итак, приемы добычи пищи путем охоты у волков весьма разнообразны. Они позволяют им добывать как диких, так и домашних животных, действуя в одиночку, малыми группами или стаями, использовать особенности местности, физические, экологические и поведен-



ческие особенности жертв. Богатство охотничьих приемов – одна из главных причин необычайной пластичности поведения этих животных, способности выдерживать интенсивное преследование со стороны человека.

Хищническое поведение волка, несмотря на инстинктивную основу, чрезвычайно пластично. Каждая его стадия представляет собой унитарную реакцию, состоящую из сложного переплетения врожденных, наследственно обусловленных, и приобретенных элементов. Во время конкретной охоты совершенно не обязательна реализация всех составляющих частей комплекса пищедобывательного поведения, что связано и с особенностями жертвы, и с количеством зверей, участвующих в охоте.

Так, например, охота на новорожденных копытных, оленей, зайчат, сидящих на гнездах наземно-гнездящихся птиц фактически ограничивается этапом поиска, который сразу же завершается быстрым убийством, непосредственно переходящим в поедание жертвы. Интересно, что в период массового отела копытных волки перемещаются к характерным местам отела и ежедневно их обследуют. Обнаружив недавно родившую самку, звери тщательно, порой челноком, как легавые собаки, прочесывают эту площадь и обычно легко находят новорожденных.

Становление охотничьего поведения волков строится на основе врожденных черт: стремления догнать убегающий объект, затаиться при его приближении, действовать сходно с мышкующим животным. В неловких поначалу действиях волчонка проглядывают будущие стадии и способы добывания жертвы: преследование, засада, мышкование. Если волчат несколько, то в их играх отчетливо видны прообразы будущих групповых приемов охоты: облавы, нагона и оклада. Такие же элементы сохраняются и в играх взрослых волков, их же мы наблюдаем и у собак.

Таким образом, фундаментом охотничьего поведения, по-видимому, служат эти шесть особенностей, три из которых проявляются в одиночных играх и три – в групповых. Все остальные черты охотничьего поведения взрослых животных формируются за счет обучения и передачи опыта родителей на основе высоко развитой рассудочной деятельности, характерной для всех собачьих. В играх щенков присутствует и много приемов, связанных с нападением на жертву и ее убийством. Во время борьбы они имитируют укусы в область шеи, плеч и реже – живота и конечностей.

#### **9.2.4. Формирование разных форм поведения домашних собак на основе охотничьего поведения волка**

Очень многие черты поведения собак, используемые человеком, представляют собой отдельные блоки из общего комплекса охотничьего поведения волков. Так, например, гончие собаки с голосом преследуют добычу по следу или «по-зрячему», ловят дичь, убивают, но не поедают ее. В комплекс поведения легавых подружейных собак входит поиск челноком, причуивание, затаивание в виде стойки или положения лежа, а также вспугивание дичи, но отсутствуют активное преследование, поимка добычи и ее поедание. Поведение лаек напоминает охоту волков методом «загона в угол», но без убийства и поедания добычи. Наиболее полно реализуется комплекс охотничьего поведения у борзых, но у них часто отсутствует первая стадия – поиск добычи, а также последняя – поедание.

Норная охота вообще не характерна для волков, она включает в себя все элементы одиночной охоты, как на дичь среднего размера, так и мышкования. В ней присутствуют и элементы единоборства с противником, относящимся к своему биологическому виду, поскольку норные собаки имеют практически те же размеры, что и их противники: лисицы, енотовидные собаки и барсуки.

Способность следовать за стадом травоядных животных, умение разъединить его и отделить из него отдельное животное, лежащее в основе поведения пастушьих собак, также представляет собой элемент групповой охоты на стадных животных.

### **Словарь терминов**

Поведенческий акт  
Унитарная реакция  
Мотивация  
Потребность  
Безусловно-рефлекторная реакция  
Цепь условно рефлекторных реакций  
Сложная условно рефлекторная ассоциация  
Норма реакции  
Аппортировочная реакция  
Образец поведения  
Биологические формы поведения  
Системы поведения  
Типы активности  
Пищедобывательное поведение  
Мышкование

### **Вопросы для самопроверки**

Из каких основных составляющих интегрируется весь комплекс поведения?  
Какова роль инстинктивного поведения в поведении и эволюции?  
Какова роль обучения в поведении и эволюции?  
Какова роль рассудочной деятельности в поведении и эволюции?  
Приспособление к действию каких факторов среды обеспечивает инстинкт?  
Приспособление к действию каких факторов среды обеспечивает обучение?  
Приспособление к действию каких факторов среды обеспечивает рассудочная деятельность?  
Что такое «норма реакции» применительно к поведенческим признакам?  
Что такое унитарная реакция?  
Что такое образец поведения?  
Что такое биологическая форма поведения?  
Что такое типы активности?  
Из каких унитарных реакций складывается комплекс охотничьего поведения волка?  
Какие особенности поведения домашних собак сформировались на основе охотничьего поведения волков?

### **Список литературы**

Бадридзе Я.К. Пищевое поведение волка: Вопросы онтогенеза. Тбилиси, 1987.  
Баскин Л.М. Этология стадных животных. М., 1986.  
Бибиков Д.И. (отв. ред). Волк: происхождение, систематика, морфология, экология. М., 1985.  
Крайслер Л. Тропами карибу. М., 1966.  
Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. 2–е изд. М., 1986.

### **Темы курсовых работ и рефератов**

Формирование поведения животных по Л.В. Крушинскому.  
Биологические формы поведения и основные пути их формирования.  
Формирование разных форм поведения домашних собак на основе охотничьего поведения волка.

п. 10.1., п. 10.2., п. 10.3., п. 10.4.

## ТЕМА 10. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ

Как было сказано в предыдущей главе, при анализе всего комплекса поведения животных можно выделить такие основные биологические формы поведения, как пищедобывательная, комфортная, оборонительная, половая и родительская. Кроме того, практически во всех формах поведения животные взаимодействуют друг с другом, строят разнообразные сооружения, совершают более или менее далекие миграции. В данной главе мы рассматриваем такие формы поведения, как: пищедобывательное, комфортное, оборонительное и строительное. Социальному поведению и поведению, связанному с размножением, посвящены следующие главы.

### 10.1. Пищедобывательное поведение

10.1.1. Общее значение питания

10.1.2. Пищевая специализация животных

10.1.3. Формирование пищедобывательного поведения

10.1.4. Сложные формы поведения, связанные с питанием

10.1.4. Запасание корма

#### 10.1.1. Общее значение питания

Питание занимает одно из важнейших мест среди всех проявлений жизнедеятельности животных. Характер питания определяет отношение данной особи к важнейшим для нее элементам среды – источникам необходимых пищевых веществ, т.е. ко многим другим растительным и животным организмам. Таким образом, именно он в значительной мере обуславливает положение данного животного в биоценозах.

Выдающийся русский физиолог И.М. Сеченов сто лет тому назад (1861) указал, что «организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен, поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него».

Организм животного как в своем общем облике, так и в деталях строения всегда носит следы формирующей роли среды и в первую очередь кормовой специализации.

Без изучения пищедобывательной деятельности и питания нельзя понять ни биологии вида в целом, ни отдельных проявлений жизнедеятельности особей, групп, популяций.

С особенностями добывания пищи и питания тесно связан целый комплекс видовых морфофизиологических адаптивных черт скелета и мускулатуры, особенно органов движения, органов пищеварения, нервной системы и органов чувств. Таковы, например, острые втяжные когти кошки и ее глаза, приспособленные к дневному и ночному зрению; очень острое обоняние и слух лисицы; способность насекомоядных рукокрылых отыскивать в темноте и преследовать летящих насекомых с помощью тончайшей ультразвуковой локации и др. Эти органы коррелятивно связаны с другими органами и функциями животного, не имеющими прямого отношения к питанию, и накладывают на них свой отпечаток. Пищей животным служат самые различные растения от низших – водорослей, лишайников, грибов до высших – цветковых, и разнообразнейшие животные, относящиеся к большинству существующих типов и классов.

Интересно отметить, что, питаясь одной и той же пищей, разные животные используют и различные способы ее добывания. Так, множество животных средней полосы питаются семенами сосны и ели, доставая их из шишек различными, но, в тоже время, характерными для данного вида способами. Клесты надкусывают чешуйки шишек, белки обгрызают шишку целиком, оставляя от нее лишь голый стержень, дятлы разбивают шишку, вставляя ее в специальный станок – кузницу. По характеру повреждения найденной на земле шишки опытный натуралист совершенно безошибочно определяет, кто из обитателей леса использовал в пищу ее семена.

Большинство морских и речных птиц представляют собой ихтиофагов, т.е. питающихся рыбой. При этом каждый вид птиц использует свой, видоспецифический способ ее добывания. Так чайки и крачки летают над водой и схватывают рыбу, оказавшуюся у самой ее поверхности. Бакланы и гагары ныряют за рыбой на большую глубину. Зимородок затаивается и караулит рыбу, сидя на ветке, нависшей над водой, и, увидев рыбу, ныряет за ней. Цапли, выслеживая рыбу, медленно ходят по мелководью и поражают свою добычу метким ударом клюва. Пеликаны часто охотятся сообща, загоня косяк рыбы в середину своей стаи, хлопая по воде крыльями, а затем используют клювы с мешками в качестве сачков. Иногда в таких охотах принимают участие и бакланы.

Передвижение в поисках мест, наиболее удобных для пастыбы или охоты за живой добычей, требует от животного четкого восприятия разнородных сигналов, способности ориентироваться в пространстве и соответствующих целесообразных реакций, осуществляемых через посредство сложных сочетаний безусловных и условных рефлексов. Активная охота, добывание плодов с тонких ветвей, выкапывание насекомых и червей из толщи почвы и другие акты, повторяемые многократно в течение дня, требуют определенных затрат мышечной и нервной энергии. Анализ этограмм представителей самых разных видов показывает, что независимо от набора кормов, используемых в пищу, пищедобывательная деятельность животного неизбежно занимает основную долю всей его суточной активности. Подсчитано, например, что северный олень летом использует около 66% суточного времени на пастыбу и прием корма и только 34% на отдых. Его двигательная активность при пастыбе измеряется ежедневно 15–24 тысячами шагов, что соответствует расстоянию примерно в 19–30 км.

### 10.1.2. Пищевая специализация животных

По степени кормовой специализации животных делят на стенофагов и эурифагов. В условиях умеренных и холодных зон северного полушария типичных стенофагов сравнительно мало, большинство видов наших животных – эурифаги, или «всеядные» животные. Это, например, бурый медведь, енотовидная собака, барсук, кабан, серая крыса, серая ворона и ряд др.

К стенофагам можно, например, отнести виды строго насекомоядных рукокрылых, некоторых наших дельфинов, питающихся почти исключительно рыбами, принадлежащими к ограниченному числу родов и видов. Хороший пример стенофага – гигантский муравьед, питающийся только термитами и муравьями, крепкие жилища которых он разрушает большими когтями передних лап. Его гибкий длинный, покрытый липкой слизью язык легко проникает в ходы и камеры этих насекомых и извлекает приклеившихся особей. Гигантский муравьед – наземный вид; в Южной Америке есть более мелкие виды древесных муравьедов, специализировавшихся в поисках термитников, располагающихся на ветвях деревьев тропических и экваториальных лесов. Ленивец – узко специализированный потребитель листвы высоких деревьев тропических лесов Южной Америки, на ветвях которых он проводит всю свою жизнь – тоже типичный стенофаг. В тропических странах есть виды и группы млекопитающих, узко специализированные в отношении питания каким-либо одним видом корма растительного происхождения, например, мелкие летучие мыши – они сосут нектар и поедают пыльцу цветков, раскрывающихся ночью. Связь между этими рукокрылыми и их кормовыми растениями настолько тесная и древняя, что отразилась на морфологии венчика, пыльников и пестиков цветков: их могут опылять только летучие мыши, отличающиеся своеобразным строением языка, зубов и всей лицевой части головы.

Такие понятия, как «плотоядный» (зоофаг) и «растительноядный» (фитофаг), при внимательном изучении биологии видов часто оказываются достаточно условными. Так, например, большинство типичных хищников временами едят ягоды и фрукты, растительноядные грызуны с жадностью поедают насекомых, а питающиеся ягелем олени не брезгают птичьими яйцами или гнездами леммингов.

Корма, используемые представителями данного вида, делят на основные, второстепен-

ные и случайные. Основными кормами считают те, которые поедаются часто и в большом количестве; в ряде случаев к ним нужно относить и сравнительно редко поедаемые виды корма, но имеющие большую биологическую ценность. Такое разделение помогает разобраться в пищевых связях животного, но все же, в известной мере, является формальным, так как не указывает на причины более частого или редкого использования тех или иных пищевых объектов.

По степени их привлекательности корма разделяют на предпочитаемые, поедаемые охотно и вынужденные. Наблюдения показывают, что большинство млекопитающих обладает очень тонкой избирательной способностью. Известно, например, что представителей разных видов сельдей весьма сложно различать по внешним признакам, но каспийские тюлени, иногда осматривающие сети рыбаков, безошибочно выбирают среди других и съедают прежде всего запутавшуюся в ячейх сельдь залом, имеющую наибольшую жирность.

Предпочитаемый корм, как правило, биологически наиболее ценен для потребителя в условиях данного сезона и географической обстановки. Но потребность организма в питательных веществах может довольно сильно меняться, в зависимости от сезона года и физиологического состояния животного. Соответственно этому возможна и смена кормовых предпочтений.

Иногда животные поедают, казалось бы, несъедобные или даже ядовитые корма. Бобры, например, без вреда для себя едят цикуту, смертельную для других животных даже в небольших дозах. Туры потребляют сильно ядовитые рододендроны и лютики. Зайцы – целый ряд растений, содержащих такие ядовитые вещества, как синильная кислота, цитизин, эуфорбин, леуцин и др. Ежи охотно едят ядовитых жуков-нарывников и т.д. Причины этих странных пристрастий заключаются в том, что отдельные виды животных могут быть нечувствительны к некоторым ядам и могут использовать их в качестве необходимых лекарств. К категории вынужденных относят корма, потребляемые главным образом при голодовке. Так, например, в многоснежные холодные зимы ветви кустарников, кора деревьев, лишайники служат вынужденным кормом кабанам, не имеющим доступа к корневищам, орехам, желудям – их продуктивному корму. Иногда в желудках кабанов находят трухлявую древесину гнилых пней, в желудке волков куски веревок и ремней, тигров – лишайники, песцов – тряпки и обрывки старых рыболовных сетей, подобранных на месте летней стоянки рыбаков. Полярными исследователями описан случай, когда голодные белые медведи съели кофе, паруса и американский флаг, в другом случае в желудке убитого хищника этого вида был найден табак и липкий пластырь, похищенные со склада полярной станции.

Для многих эурифагов (куница, барсук, медведь, кабан, лисица и др.) характерно наличие нескольких заменяющих друг друга групп пищи. Это ценное для вида приспособление к жизни в условиях с большой неустойчивостью кормовой базы. Оно составляет сущность эурифагии и у некоторых видов объясняет устойчивость их численности и широту их распространения. Но есть немало видов, использующих сложный спектр кормов, из которых жизненно важное значение имеют очень немногие. Таков, например, песец материковых тундр, для которого решающее значение имеют лемминги. Только в годы их высокой численности песцы хорошо упитаны, приносят большие жизнеспособные выводки и успешно выкармливают молодых, благодаря чему количество этого пушного зверя к осени резко возрастает.

В природно-географических зонах с резко выраженными сезонами состояние растительного покрова и населения животных, особенно мелких, так сильно изменяется, например от весны к зиме, что кормовая база большинства видов наземных млекопитающих испытывает ритмические колебания. В условиях влажных тропиков животные в течение всего года относительно равномерно обеспечены самыми различными кормами, в связи с чем там могут существовать и многие узко специализированные по питанию виды и нет необходимости приспособляться к периодически повторяющемуся отсутствию или полной недоступности того или иного корма.

### 10.1.3. Формирование пищедобывательного поведения

Пищедобывательная форма поведения возникает в результате определенных гуморальных сдвигов в крови, прежде всего понижения уровня глюкозы, создающих очаг стойкого повышения возбудимости в определенных отделах центральной нервной системы.

Данная форма поведения отчетливо разделяется на следующие фазы:

- поиск пищевого объекта;
- добывание пищи;
- ее поедание;
- запасание.

Длительность и характер поисковой стадии в большой степени зависит от того, насколько хорошо данная особь ориентируется на своей территории и насколько постоянно там расположение потенциальных пищевых объектов. Большое значение имеет и обилие корма. В процессе поиска пищи животному приходится порой решать довольно сложные логические задачи, связанные с выбором необходимой стратегии.

Совершенно разные стратегии, зависящие от морфологии данного вида и характера пищи, животные могут использовать и при добывании пищи. Так, например, такие активные хищники, как волки, охотясь на животных разного размера, используют совершенно разные приемы. В тех же случаях, когда волки поедают рыбу, выброшенную рыбаками на берег, или едят арбузы или дыни на бахчах, их поведение ничем не отличается от любых травоядных животных. Питание является одним из постоянных и индивидуализированных занятий животных. При поиске пищи каждая особь максимально проявляет возможности своего мозга, чем повышает эффективность пищевого поведения. В этом плане влияние условий добывания пищи является одним из основных факторов, формирующих поведение животных.

### 10.1.4. Сложные формы поведения, связанные с питанием

Необычайная значимость данной биологической формы для животных способствует проявлению разнообразного сложного поведения. Именно в сферах добывания пищи чаще всего наблюдается применение животными орудий, на этой же почве разные виды животных образуют симбиозы.

Изобретение новых способов добывания пищи. Виды животных, обладающие особенно пластичным поведением, иногда оказываются способными изобретать оригинальные способы добывания пищи. Так например, популяция обычных серых крыс, обитающая на берегах реки По в Италии, освоила совершенно не типичный для наземных грызунов вид пищи, а именно водных моллюсков. Добывают их крысы, ныряя в воду и погружаясь на дно реки. Происхождение данной формы поведения представляет собой загадку для ученых. Пока совершенно непонятно, в какой мере оно является врожденным, а в какой приобретенным при подражании другим особям.

Интересные изменения происходят в поведении обыкновенного скворца. Эта птица, сильно тяготеющая к человеку (частичный синантроп), отличается необычайной пластичностью поведения. В не очень суровые зимы тысячные стаи скворцов остаются зимовать в больших городах. Зимующие скворцы питаются в основном на городских свалках всевозможными отбросами и не упускают возможности поохотиться за мышевидными грызунами, что в целом совсем не характерно для этих насекомоядных птиц. Обычно в такой охоте принимают участие сразу несколько птиц, нанося грызуну удары клювом. Летом при выкармливании птенцов некоторые скворцы добывают пищу не только днем, но и в сумерках и даже ночью, охотясь у зажженных фонарей на слетающихся на свет насекомых. Кроме того, скворцы в этот период часто питаются и обитателями прудов и рек: насекомыми, головастиками и мелкой рыбешкой. При этом одни птицы, стремительно пролетая над поверхностью воды, выхватывают из нее всплывших к поверхности мальков. Другие же, как заправские их-

тиофаги, на несколько секунд зависают в 3–5 м над водой, а затем стремительно бросаются вниз и, подобно чайкам и крачкам, выхватывают из воды рыбешек.

Хрестоматийным примером освоения новых способов питания является поведение японских макаков, обитающих на острове Тошибо. Живущие на морском побережье, эти обезьяны ведут практически полуводный образ жизни и питаются разнообразными морепродуктами. В том числе они освоили некоторые способы активной ловли рыбы. Однако наибольшую известность этим обезьянам принесла возникшая у них способность к мытью разнообразных продуктов перед использованием их в пищу. Макаков, живущих на острове, регулярно подкармливают зерном, различными семечками и овощами. Однажды одна из старших самок обезьян взяла горсть дынных семечек, смешанных с морским песком, и стала их промывать. Песок утонул, а семечки всплыли на поверхность. Вскоре этот способ освоили многие члены обезьяньей колонии. Спустя некоторое время все макаки стали мыть в морской воде и корнеплоды, получая дополнительное удовольствие от их подсоленности. Подобное поведение, обучаясь методом подражания, быстро осваивают все подрастающие детеныши.

Симбиозы. Симбиозом обычно принято называть такие взаимодействия между животными разных видов, которые приносят им взаимную выгоду. Обычно симбиотические отношения оцениваются в понятиях энергетической выгоды совместного проживания животных разных видов. Подобные взаимоотношения обычно отмечаются в пределах пищедобывательной и оборонительной биологических форм поведения, причем чаще всего симбиозы строятся на совмещении обоих этих форм. Таких примеров известно множество.

В те времена, когда в Американских прериях паслись многотысячные стада бизонов, возник симбиоз между этими гигантами и маленькой воловьей птичкой. Эти птички проделывали ходы в густой шерсти бизонов, в которых согревались в зимнее время. Здесь же они и кормились, поедая насекомых, в массе поселяющихся на теле бизонов. Таким образом, птицы спасали бизонов от докучливых насекомых, а бизоны предоставляли им «стол» и «крышу над головой», а также обеспечивали охрану.

Классический пример симбиоза – рак-отшельник и актиния. Взрослый рак сам находит и переносит актинию к себе на раковину, в которой он живет. Такое сожительство оказывается обоюдно выгодно. Актиния защищает рака от нападения рыб, для которых он представляет лакомую добычу. Рак-отшельник, активно перемещаясь по дну, создает более благоприятные условия для питания актинии, лишенной возможности самостоятельно передвигаться. Постепенно разрастаясь, подошва актинии охватывает раковину, превращаясь в трубку, которая продолжает расти вперед, козырьком нарастая над телом рака. При таких «строительных» способностях сожителя быстро растущему раку не приходится часто менять раковины. Для отшельника актиния является отличным защитником, но все же он может существовать и самостоятельно. В то же время некоторые виды актиний оказываются способны к размножению, только обитая на раковине, занятой раком-отшельником. Поселяясь на пустых раковинах или на живых моллюсках, они не размножаются. Очевидно отшельник выделяет какие-то вещества, необходимые для нормального развития актинии. Кроме актиний у отшельников бывает и второй сожитель – представитель одного из видов многощетинковых червей, который живет непосредственно в раковине и выполняет функции уборщицы. Когда рак питается, червяк высовывается из раковины и захватывает кусочки пищи. Интересно, что раки никогда не пытаются съесть червей, живущих в их раковинах, в то время как вполне охотно употребляют в пищу червей того же вида, попадающихся им вне раковин. Меняя раковину на более просторную, рак не забывает перенести туда и «своего» червя. Актинию он также пересаживает на новую раковину. При этом актиния, в ответ на сжатие клешней рака, сразу же отцепляется от субстрата и легко дает себя переместить на новое место.

Еще один пример симбиоза представляют рыбы-чистильщики южных морей. В зоне Малых Антильских островов обитает целый ряд рыб, питающихся исключительно паразитами, живущими на теле более крупных рыб. Рыбы, пораженные наружными паразитами, ре-

гулярно приплывают к местам обитания этих санитаров на своеобразную чистку. Например, такие странствующие рыбы, как кефаль, приплывают к чистильщикам целыми косяками и, замерев в наклонном положении головой вниз, дают себя обработать. Подобные же функции выполняют и креветки. Рыбы подставляют им наиболее пораженные места, и «санитар», забравшись на «клиента», проводит полную «санацию». При этом рыбы оттопыривают жаберные крышки и открывают рот. Чистильщики безбоязненно устремляются в пасть к крупным рыбам, а те не делают ни малейших попыток их проглотить. Если потенциальный клиент сам не выражает желания воспользоваться гигиенической процедурой, чистильщик, чтобы привлечь его внимание, исполняет своеобразный танец, растопыривая плавники, опуская и поднимаемая хвост.

Содружество чистильщиков с клиентами обоюдно полезно. Санитары кормятся исключительно за счет паразитов. Тропические рыбы тоже не могут обходиться без чистильщиков: последние не только уничтожают паразитов, но и обрабатывают раны, удаляя отмирающие ткани. Однажды на рифах у Багамских островов был произведен своеобразный эксперимент. Аквалангисты, работая несколько дней подряд, выловили всех чистильщиков. После этого большинство рыб покинуло данный риф, а у оставшихся на тле и плавниках вскоре появились раны, опухоли, места пораженные грибками. Разные виды рыб-чистильщиков есть в морях всех широт.

Интересным примером симбиоза служит поведение птицы-медуказчика. Эта птица, обитающая в Южной Америке, предпочитает питаться личинками диких пчел, однако достать их самостоятельно из гнезда она не в состоянии. Обнаружив пчелиное гнездо, медуказчик начинает издавать резкие звуки, привлекающие животных, способных разорить дупло, занятое пчелами, например, медведя. Когда медведь вскрывает дупло и начинает поедать пчелиные соты, птица поедает личинок, в изобилии вываливающихся из сот. Такой особенностью медуказчиков пользуются и люди. В данном случае, эти птицы, обнаружив пчелиное гнездо, летят оповещать об этом добытчиков дикого меда и выводят их к нему. При этом часто птицы устанавливают прочную связь с определенными людьми, выполняя функции своеобразной охотничьей собаки.

Примеров разнообразных симбиозов можно привести великое множество, они весьма широко распространены и встречаются практически на всех ступенях эволюции животного мира.

Групповые охоты. Для представителей некоторых видов характерны групповые охоты. Это, прежде всего, виды, охотящиеся на крупную добычу. Так, львы, живущие прайдами, охотятся на зебр, антилоп, а иногда даже на молодых слонов и носорогов. Много примеров коллективной охоты описано у представителей семейства собачьих. Удивительно слаженное поведение во время охоты проявляют волки и гиеновые собаки.

Коллективные охоты наблюдаются у дельфинов, в случае если им попадается целый косяк рыбы. При этом описаны случаи, когда дельфины по собственной инициативе сотрудничали с рыбаками, загоняя рыбу в сети. Сообща охотятся и некоторые птицы, так, слаженными группами ловят рыбу пеликаны. Иногда в этих охотах принимают участие и бакланы. Автору неоднократно приходилось наблюдать, как вороны парами или небольшими группами вполне успешно охотились на крыс и голубей.

Орудийные действия. Об орудийной деятельности в настоящее время написано много. Например, широко известно что многие человекообразные обезьяны регулярно используют орудия для получения пищи. Так, многие из них «выуживают» термитов прутиками и травинками, а пальмовые орехи относят на твердые основания – наковальни и разбивают с помощью камней, используя их в качестве молотков. Описаны случаи, когда обезьяны, увидев подходящий камень, подбирали его и таскали с собой, пока не добирались до плодоносящих пальм. Применению прутиков для «ужения» термитов и камней для разбивания орехов, которые составляют их обычный корм, обезьяны обучаются постепенно, начиная с раннего детства. Хотя общепринято рассматривать орудийную деятельность обезьян в качестве про-



явления разума, она в большой степени является результатом обучения и подражания.

Орудийная деятельность описана не только у человекообразных обезьян, но и у некоторых других видов млекопитающих, а также у птиц. Наряду с тем, что они могут проявляться как разумные решения в новой ситуации или формироваться как повседневный навык за счет обучения и подражания, орудийные действия входят в обычный видоспецифический репертуар поведения отдельных видов животных. К таким видам относятся морские выдры – каланы, а также нескольких видов птиц – галапагосские дятловые вьюрки, некоторые представители врановых.

Орудийная деятельность каланов изучена достаточно подробно. Эти животные часто используют в пищу двустворчатых моллюсков, предварительно разбив их о камень. Это происходит следующим образом. Вынырнув из воды с моллюском в зубах, калан переворачивается на спину, кладет его на грудь и начинает бить моллюска о камень, также лежащий на его груди. После каждой серии ударов калан делает короткую паузу, в течение которой пытается достать тело моллюска. Если это не удается, животное повторяет серию ударов. После того, как моллюск съеден, калан ныряет за следующим. Используемые в качестве наковальни камни имеют гладкую поверхность и вполне определенный размер. Ныряя за следующим моллюском, калан обычно держит его под мышкой. Взрослый калан поедает около 7 кг моллюсков ежедневно. Взрослые самки целенаправленно обучают детенышей раскалывать раковины и подбирать подходящие для этого камни.

Примером орудийной деятельности, связанной с добыванием пищи, может служить и специфическое поведение енота-полоскуна. Живущие на деревьях вблизи воды, эти зверьки, перед тем как съесть, тщательно моют в воде любой пищевой объект, производя совершенно специфические «стирающие» движения. Эту особенность енотов в свое время успешно использовал в дрессировке В.Л. Дуров, создав свой знаменитый цирковой номер «енот – прачка», который существует и по сей день.

Одна из простейших форм орудийной и конструктивной деятельности птиц – использование отверстий и щелей в деревьях в качестве зажимов для шишек при извлечении из них семян, что наблюдается у наших дятлов. Кормясь семенами сосны или ели, большой пестрый дятел выбирает на каком-нибудь дереве промежуток между стволом и сучком, вставляет туда предварительно сорванную с дерева шишку и выдалбливает из нее семена. Сорвав следующую шишку, дятел выбивает из «станка» использованную и вставляет в него новую. Подобные места используются дятлом постоянно, иногда в течение многих лет, и называются «кузницами дятла». Около постоянных кузниц обычно лежит множество разбитых дятлом шишек.

Наиболее известный пример этого рода орудийной деятельности демонстрируют дарвиновы вьюрки, относящиеся к разным видам. Они используют веточки или кактусовые иглы для извлечения личинок насекомых из-под коры деревьев, причем это основной способ добывания пищи, характерный для любого представителя вида. Дятловый вьюрок уже в раннем возрасте, сразу же после вылета из гнезда, начинает манипулировать прутиками, постепенно усвершенствуя технику их применения для добывания личинок. Это поведение проявляется и у молодых птиц, воспитанных в изоляции от сородичей, т.е. не требует обучения подражанием. Считают, что дятловые вьюрки генетически предрасположены к этому способу манипулирования прутиками или колючками кактусов. Характерно, что вьюрки не только используют готовые веточки и иглы, но могут обрабатывать их, придавая им нужную форму: укорачивать, отламывать боковые побеги. В этом отношении их поведение внешне вполне сопоставимо с поведением шимпанзе, которые соответствующим образом подготавливают прути для добывания термитов из термитника.

О большой пластичности этой формы поведения вьюрков свидетельствуют наблюдения за этими птицами в неволе известного исследователя, натуралиста и писателя Эйбл-Эйбесфельдта. Вьюрки, выращенные в клетке, были лишены возможности разыскивать и добывать личинок, но они самостоятельно создавали ситуацию, где можно было бы воспользоваться палочкой как орудием. Наевшись из обычной кормушки, они рассовывали личинки

хрущака, которыми их кормили, по вольере, а затем доставали при помощи палочек или других подходящих предметов и снова прятали и т.д.

Несколько видов обитающих в Африке хищных птиц – стервятников охотно употребляют в пищу яйца страусов. Однако разбить скорлупу стервятник оказывается не в состоянии. Найдя страусиное яйцо, он отправляется на поиски подходящего камня. Найдя камень, птица начинает весьма метко бросать его в яйцо и таким образом разбивает его.

Орудийная деятельность птиц далеко не всегда ограничивается проявлениями инстинкта у отдельных видов. Известно, например, что представители некоторых видов семейства врановых способны прибегать к употреблению орудий при самых разных обстоятельствах.

Наиболее убедительным свидетельством их способности к разумному употреблению орудий может служить поведение голубой сойки. Оставленная перед опытом без пищи, одна из подопытных птиц отрывала от постеленной в клетку газеты полоски, придерживая их лапами, сгибала клювом пополам, а потом просовывала через прутья и как палкой подгребала оставшиеся за клеткой кусочки пищи. Натуралисты неоднократно наблюдали, как вороны, не сумевшие дотянуться до воды, налитой в узкую высокую банку, приносили и бросали в банку камушки, пока уровень воды не окажется достаточным для того, чтобы птица могла напиться. Относительно представителей этого семейства существует множество свидетельств их способности к разумному применению предметов в качестве орудий в новой ситуации.

В связи с разнообразием применения животными орудий для добывания пищи, мы считаем нелишним напомнить, что все экспериментальные изучения орудийной деятельности в лабораториях проводилось с применением именно пищевых раздражителей.

Строительная деятельность, связанная с питанием. Многие виды животных для добывания пищи строят разнообразные сооружения. Строительную деятельность животных также можно отнести к категории орудийных. Интересно отметить, что подобная деятельность характерна прежде всего для беспозвоночных животных. Одним из способов является строительство сооружений ловчих устройств от простых ловчих ям до сложнейших круговых сетей у некоторых пауков.

Строительство ловушек. Большой интерес представляет собой ловчие ямы, которые сооружает насекомое, носящее название муравьиный лев.

Вылупившиеся из яиц личинки этого насекомого начинают строить ловчие ямы-воронки на песчаных поверхностях почвы, в защищенных от дождя и ветра местах. Эти ямы муравьиный лев вырывает своим собственным телом: резко изгибая его, он подбрасывает песчинки высоко в воздух, поддевая их головой. Эти движения постепенно убыстряются, песчаные фонтанчики вздымаются один за другим, и вскоре образуется воронка до 10 см в диаметре и до 5 см в глубину. Размер ее зависит не только от величины самого муравьиного льва, но и от того, сколь долго он не ел до начала строительства. Личинка уходит в грунт по спирали, так что выброшенный ею песок равномерно распределяется по краям воронки. Закопавшись на дне ямки и выставив наружу лишь только широко раскрытые челюсти, строитель западни подстерегает жертву. Муравей или другое небольшое насекомое, подошедшее слишком близко к краю воронки, соскальзывает вниз, прямо в стремительно смыкающиеся челюсти охотника.

Совершенно уникальными сооружениями являются ловчие сети пауков. Способ ловли добычи заключается в том, что паук сидит около раскинутой сети и ожидает, пока какое-нибудь мелкое насекомое запутается в паутине. Формы паучьих сетей очень разнообразны и видоспецифичны. Это и круговая сеть паука-крестовика и имеющие весьма сложные конфигурации сети пауков-тенетников. Выбор места для поселения и устройства тенет составляет для паука очень большое значение. Прежде чем построить паутину, паук в течение некоторого времени бегаёт взад и вперед, от одного предмета к другому, оценивая условия местности.

Наиболее своеобразными и интересными паутинами являются подвижные ловушки для насекомых. Они представляют собой треугольную сеть, натянутую обычно на сухих нижних ветвях елей, напоминающую по плану строения круговую. Чаще всего паук держит концы

паутиной нити передними ногами, а сам прикрепляется с помощью особой нити к какой-либо ветке. Наматывая страховочную нить на брюшко и повиснув вниз головой в ожидании добычи, он туго натягивает весь ловчий аппарат. Попавшая в паутину жертва натывается на пушистую кривеллярную паутинку, состоящую из двух осевых нитей, окруженных очень тонкой шелковой «ватой», и запутывается в ее петлях. Как только паук почувствует колебания нитей, его задние ноги опускают «страховку», которая стремительно разматывается, за счет этого края сети сближаются, ловушка захлопывается, и жертва запутывается в частых петлях.

Некоторые личинки насекомых ставят сети под водой. Такие ловушки сооружают личинки некоторых ручейников. Строители верш живут в неподвижно закрепленных паутиных трубках и поэтому не могут активно разыскивать корм. Они «изобрели» различные типы ловчих сетей, обеспечивающих постоянное поступление пищи. Существует целый ряд видов ручейников, личинки которых обитают в различных типах водоемов. В зависимости от типа водоемов личинки ручейников строят совершенно разные ловчие сети. В стоячих или слабопроточных водоемах их ловушки похожи на ставные сети, которые своими колебаниями сигнализируют о попавшейся добыче. В медленно текущей воде некоторые ручейники сооружают похожие на верши, мелкоячеистые сети с тонкими ворсистыми стенками. Такая верша фильтрует воду, словно планктонная сетка, и на ней остаются мельчайшие живые существа и даже личинки насекомых. В быстрых ручьях живут личинки ручейников, сети которых с правильными прямоугольными ячейками оказывают малое сопротивление течению. Сеть всегда устанавливается поперек течения.

При изготовлении ловчей сети личинкой ручейника, нити протягиваются попеременно и склеиваются ротовым аппаратом личинки таким образом, что получаются прямоугольные ячейки. Нити проходят то снизу, то сверху основы, напоминая по структуре сотканную человеком ткань. Личинка тянет попеременно нити основы с обеих сторон «ткани», а затем прокладывает по ним уточную нить.

Помимо ручейников, пауков и муравьиных львов есть и другие строители ловушек. Так, в Южной Европе и Северной Африке встречаются мухи, личинки которых строят ловчие ямы. Личинки некоторых двукрылых ловят добычу с помощью липких нитей.

Разведение насекомыми объектов питания. Некоторые виды муравьев и термитов сами выращивают пищу в специальных камерах внутри жилой колонии или за ее пределами. Например, южноамериканские муравьи-листоеды выращивают грибы. В гнезде у листорезов сооружены просторные специальные камеры-теплицы, достигающие почти метровой длины и тридцати сантиметров в сечении, в которых муравьи закладывают мелкоизмельченные листья, смоченные слюной и «удобренные» своими экскрементами, которые служат субстратом для выращивания грибов. Большая доля обитателей колонии этих муравьев приходится на муравьев-фуражиров, занимающихся заготовками листьев.

Хорошо известно, что целый ряд видов муравьев специально разводит тлей, для употребления в пищу их сладких выделений. При этом они специально переносят маточное поголовье тлей на удобные для себя растения, а иногда даже специально сажают необходимые для разведения нужного вида тлей растения. Некоторые виды строят для своей «живой пищи» специальные стойла; защищают ее от хищников и паразитов. Так, садовые муравьи окружают скопление тлей на молодом побеге растения чехлом, слепленным из комочков земли. Остробрюхие муравьи используют для постройки «хлева» картонную массу, а некоторые другие муравьи – древесные опилки или даже части живых растений. Поразительный пример такого рода – южно-азиатские муравьи-портные, сооружающие помимо основного – жилого, еще и вспомогательные гнезда из листьев, в которых живут дающие им драгоценный сахар тли.

Исключительно интересной особенностью пчел, шмелей и ос является запасание цветочного нектара и изготовление из него меда. У медоносных пчел в процессе эволюции выработался совершенно уникальный способ оповещения других членов семьи о наличии и ме-

стоположении пищи в виде специфических танцев.

Изменение пищедобывательного поведения под воздействием внешних условий. Диапазон используемых кормов и способы их добычи могут подвергаться весьма значительным изменениям в зависимости от перемены внешних условий. Относительно быстрое изменение видовых стереотипов пищедобывательного поведения и образование новых навыков происходит в большой степени благодаря опосредованному обучению.

Интересные изменения произошли за последние десятилетия в питании больших пестрых дятлов. Эти птицы, питавшиеся в основном древесными вредителями, частично перешли на выкармливание птенцов в теплые годы главным образом тлями, соскабливая их клювом с листьев и побегов. В холодные дождливые годы, когда прекращается размножение тлей, многие дятлы начинают хищничать, разоряя гнезда мелких птиц, преимущественно дуплогнездников. Можно думать, что это явление так или иначе связано с уменьшением в культурных лесах старых деревьев, зараженных вредителями.

В 1948 г. было описано, как большие синицы в Англии научились протыкать клювами картонные крышки у бутылок со сливками, которые торговцы оставляли утром у дверей домов своих клиентов, и выпивать часть сливок. По этому поводу Р. Шовен (1972) писал: «Этот трюк, «изобретенный» отдельными птицами, переняли другие, так что он широко распространился в довольно большом районе, и молочки уже не осмеливались оставлять по утрам молоко у дверей домов. Вероятно, первые синицы научились этому методом проб и ошибок, а остальные, подражая первым».

В наших поселках и городах нередко серьезной помехой хозяйкам бывают синицы-«форточницы», научившиеся расклеивать свертки с продуктами, вешиваемые зимой за окно или лежащие на балконах. Подобным же образом ведут себя вороны и галки.

Весьма интересна история возникновения хищного поведения у новозеландского попугая кеа. Эта некрупная, размером с ворону, птица живет в горных районах Новой Зеландии и питается обычно растительной пищей и мелкими животными. Однако в связи с развитием овцеводства некоторые кеа начали проявлять хищнические наклонности, нападая на овец и нанося им своим мощным клювом огромные раны в области спины. Овцы от этого погибают, и их мясо поедается попугаями. Первые случаи такого хищничества были отмечены в 1868 г. Можно предполагать, что ему предшествовали случаи «чистки» овец попугаями от паразитов. При «чистке» ранки на коже овец кровоточили, и кровь пришлась, вероятно, по вкусу попугаям. Затем хищничество кеа приняло довольно широкие масштабы, причем, видимо, большое значение имело при этом опосредованное обучение.

Интересный пример быстрого изменения особенностей поведения грача наблюдали в Черноморском заповеднике в 60–е гг. Грачи, гнездящиеся в лесах заповедника, всегда питались в основном насекомыми – вредителями сельского хозяйства. Однако вдруг у обособленно живущей группы, гнездящейся на островке, стали проявляться хищнические наклонности. Эта группа грачей жила в смешанной колонии с малой белой цаплей. У этих двух видов нередко возникали драки, во время которых разбивались яйца и расклеивались птенцы в гнездах. Вскоре грачи начали посещать соседний остров и спокойно расклеивать лежащие в гнездах яйца чаек. Особенно большой урон они наносили гнездам черноголовых чаек, которые при тревоге не защищают своих кладок. Так «грачи-хищники», приспособились к добыче высококалорийного и легкодоступного корма.

В антропогенный период филогенеза происходят особенно быстрые изменения поведенческих адаптации животных. Человек, так или иначе, все сильнее вмешивается в жизнь животных нашей планеты. Он ускоряет естественный эволюционный процесс и придает ему новые направления.

А.Н. Формозов (1972) приводит интереснейшие наблюдения за поведенческими адаптациями животных к человеку. Так, он отмечает, что в 1948 г. в Актюбинской области лисы выходили к железнодорожному полотну неподалеку от тех станций, на которых шла торговля копченой и вяленой рыбой, и ждали, когда из окон проходящего поезда пассажиры выбросят рыбные отходы. Он же описывает, как ласточки летают около идущего человека и

следуют за повозкой или автомашиной, схватывая насекомых, вылетающих из травы. Подобно этому, сокол-чеглок ловит мелких птиц, выпугиваемых идущим поездом. Следует отметить, что относительно недавно появившаяся техника сначала вызывала резкую оборонительную реакцию у многих животных, но затем в результате адаптации превратилась не только в индифферентный раздражитель, но в ряде случаев стала служить и положительным условным пищевым раздражителем. Прежняя идиллическая картина пахаря и сопровождающих его грачей теперь заменилась трактором, идущим с плугами. Стрекотание такого трактора привлекает животных, охотящихся за червями, личинками насекомых и мелкими грызунами. За такими тракторами движутся часто целые колонны грачей, галок, ворон, речных и сизых чаек. Его сопровождают пустельги и кобчики, а нередко и азартно охотящиеся за грызунами лисицы. При этом врановые птицы быстро устанавливают, в какой части поля держится наиболее богатая почвенная фауна, и следуют за трактором именно на этом участке.

Много птиц концентрируется во время покоса в районе лугов. Следом за косилкой двигаются и кормятся грачи, вороны, скворцы, аисты, майны, сизоворонки. Ласточки ловят спугнутых мелких насекомых, а остальные птицы поспешно хватают все живое, что внезапно оказывается на поверхности скошенных трав. Так же, как покос, птиц привлекает на луга и посевы трав и полив. Грачи, галки, чибисы, майны, сороки, сизоворонки, удода и др. собираются на участках полей, где только начинается полив. Следуя вдоль края медленно наступающей воды, птицы ловят насекомых, выползающих на поверхность.

Многие птицы и млекопитающие связали свое поведение с техникой рыбных промыслов. Так, глупыши живут в северных морях в основном за счет отходов тралового лова. Так же ведут себя в различных морях и многие виды чаек, для которых звук работающих на судах лебедок, выбирающих тралы и неводы, служит пищевым раздражителем. Эти птицы в массах скапливаются около промышленяющих рыболовецких судов. Так, например, неоднократно отмечалось, что при выгрузке с судов открытых ящиков с рыбой, вороны и чайки собираются к транспортерным лентам и спокойно едут на них, поедая сайру из движущихся ящиков.

Дельфины часто преследуют идущий под водой трал с уловом и вытаскивают зубами рыбу через ячею. Морские львы у берегов Камчатки привыкли забираться в идущие в воде тралы и пожирать рыбу. Даже будучи вытасканными в трале на борт судна, они ведут себя довольно независимо и прыгают обратно в море.

### **10.1.5. Запасание корма**

Причины, вызывающие запасание корма. Резкие сезонные изменения качества или доступности корма, колебания урожайности семян и «мякотных» плодов, правильное чередование обильных и голодных сезонов обусловили возникновение и развитие у многих животных важной адаптивной черты пищедобывательной деятельности – способности собирать и сохранять запасы корма впрок. Эта особенность поведения хорошо выражена у многих групп птиц и огромного числа видов млекопитающих. Запасание корма совершенно отсутствует у представителей низших классов позвоночных (рыб, амфибий, рептилий).

В собирании запасов корма не нуждаются виды, впадающие в длительную спячку или совершающие далекие миграции. Эта адаптивная черта поведения особенно характерна для видов, относительно оседлых и деятельных в течение всего года. Однако некоторые виды, совершающие непериодические миграции и местные перекочевки, например, песцы и белки, при случае собирают запасы даже во время самих кочевок. Мигрирующие белки осенью, находясь в пути, продолжают развешивать на ветвях грибы, которыми сами они не смогут воспользоваться, но грибы достанутся белкам, кочующим позднее или оставшимся зимовать на месте. Таким образом, с точки зрения интересов сохранения вида, подобные запасы корма оказываются весьма целесообразными. Многие виды, проводящие всю зиму в норе, но не впадающие в полную спячку (обыкновенный хомяк, бурундук, длиннохвостый суслик) соби-

рают запасы семян, так как нередко пробуждаются от зимнего сна и кормятся ими. Их кладовые располагаются обязательно в норе, рядом с зимовочной камерой. Весной эти зверьки выходят из нор настолько рано, что не могут найти достаточного количества полноценных кормов, еще скрытых под плотным снегом. Сохранившиеся с осени запасы кладовых играют большую роль в жизни бурундука и, видимо длиннохвостого суслика, именно в этот ранне-весенний период, когда у них происходит спаривание.

Изменчивость поведения, связанного с запасанием корма. Распространение этой приспособительной черты поведения среди млекопитающих в большой степени связано с географической средой.

В тех частях земного шара, где нет резкой смены сезонов, например во влажных областях тропической и экваториальной зоны, лесная растительность которых всегда имеет свежую листву, а зрелые плоды встречаются в течение всего года, нет экологических предпосылок для развития способности животных создавать большие, долговременные запасы корма. Некоторые обезьяны, собирающие плоды на деревьях, насытившись, прячут небольшое количество пищи за щеки и уносят ее, чтобы использовать позднее. Однако такие акты пищеводобывательной деятельности трудно считать за подлинное проявление хорошо развитой способности к собиранию запасов. В тех же тропических областях, где чередуются резко выраженные сухие и дождливые сезоны, например в саваннах Африки, часть видов собирает большие запасы корма перед наступлением сухого, зимнего периода.

В нашей стране число видов и особей животных, собирающих запасы, особенно велико в континентальных областях степей и пустынь с их резкими сменами жаркого лета и длительной очень холодной зимы, а также в области листопадных и хвойных лесов умеренного и холодного поясов.

Интенсивность запасания в большой степени зависит от континентальности климата. Хорошей иллюстрацией этого может служить поведение полевки-экономки. Свое название этот зверек получил в связи с тем, что собирает большие запасы корневищ и клубней, до 10–15 кг и более на одну семью небольших зверьков. Для хранения запасов, экономки еще осенью, пока земля не промерзла, выкапывают большие камеры в норе по соседству с гнездом. Эти запасы играют существенную роль в жизни экономок Камчатки и Восточной Сибири, где почва сильно промерзает, что лишает зверьков возможности выкапывать корневища в течение всей длинной и очень морозной зимы. По мере движения к западу, соответственно уменьшению континентального климата и суровости зим, размеры запасов, собираемых полевками-экономками местных популяций, становятся все меньше. В Костромской области большинство экономок еще выкапывают специальные кладовые, а в Московской области и тем более на западной границе ареала, где зима достаточно мягкая, только ничтожный процент этих зверьков (и не ежегодно) собирает небольшие запасы корма.

То же самое наблюдается и у водяной крысы. На западе европейской части России у этого полуводного грызуна запасы корма на зиму встречаются редко и не всегда; по массе они не превышают нескольких сот граммов, тогда как на северо-востоке ареала – в Якутии – вес запасов достигает 25–30 кг.

Белки уже с середины лета, когда начнут созревать семена хвойных деревьев, орехи и желуди, перемещаются в насаждения, наиболее богатые этим осенне-зимним кормом. Совершенно созревшие «орешки» кедра и желуди каждый осевший на месте зверек во множестве прячет в опавшие листья, лишайники и мох, небольшие дупла по всему кормовому участку, окружающему гнезду.

При недостаточном урожае этих кормов и при обилии грибов белки в августе – октябре развешивают их плодовые тела по ветвям на высоте 1,5–5 м от земли. Эти грибы хорошо провяливаются и сохраняются, находясь выше наибольшего уровня снега, т.е. легко доступны для белки зимой, но малодоступны для большинства ее конкурентов. В темнохвойных лесах тайги белка запасает от нескольких десятков грибов до 150–300. В борах Западной Сибири, где семенной корм дает только сосна и кормовые условия значительно хуже, чем в

тайге, белки местной географической расы собирают на зиму каждая от 1500 до 2000 грибов. В то же время на Кольском полуострове запасаения грибов белками не отмечалось вообще. Это один из примеров того, как в соответствии с местными географическими условиями у животных одного вида, но живущих в разных частях ареала, инстинкт запасаения корма проявляется то сильнее, то слабее и может совсем не влиять на характер пищедобывательной деятельности там, где по природным условиям в этом нет необходимости.

Способы запасаения пищи. Представители различных таксономических групп, делая запасы, используют разные стратегии. Так, например, хищные млекопитающие устраивают их не в специально приготовленных хранилищах, а в любом месте на большом индивидуальном охотничьем участке, где удастся добыть количество корма больше суточной потребности. Запасы делает и использует обычно один зверь, с тем, чтобы использовать позднее. В целом они не имеют решающего значения в борьбе за существование хищника. Лесная куница, поймав зайца-беляка или глухаря, прячет отдельные куски добычи под колоды, камни, иногда затаскивает на деревья и помещает на ветвях у ствола. Леопарды в Африке, как правило, укрывают часть добычи на деревьях, так как оставленную на земле быстро уничтожают гиены и шакалы. Росомаха, убившая зимой северного оленя или лося, умело «разделяет» тушу на части, уносит их под упавшие деревья, в бурелом, закапывает в снег и живет близ такого склада, пока полностью не использует добычу. Так же поступает и лисица при удачной охоте на зайца: в северных районах она закапывает добычу по частям в снег, в песчаных пустынях зарывает в песок или закапывает в пустующие норы грызунов. В перечисленных случаях все запасы укрываются так, чтобы не привлекать внимания пернатых нахлебников – воронов, ворон, сорок, соек, которые нередко следят за крупными хищниками, растаскивают часть их добычи и своим криком привлекают более опасных четвероногих конкурентов.

Бурый медведь крупную добычу не разделяет на куски, а, оттащив в укромное место, заваливает ветвями, мхом и постепенно использует, временами даже охраняя от назойливых нахлебников. Некоторые мелкие хищники из семейства куньих делают относительно большие запасы. Так, кладовые у ласки и горностаия иногда содержат до 20–40 полевок и мышей, собранных в одном месте, а у черного хоря – многие десятки лягушек. В запасах европейской норки обнаруживали от 2 до 5 кг мелкой рыбы, у американской норки – до 20 кг и т.д.

Звери, обитающие в норах или дуплах, могут устраивать большие кладовые непосредственно в своем жилище или рядом с ним. В зачаточной форме эта адаптивная черта поведения свойственна и насекомоядным – группе довольно примитивных млекопитающих. Небольшие запасы беспозвоночных собирают североамериканские короткохвостые землеройки, водных беспозвоночных запасаает наша выхухоль. У этого зверька установлен интересный прием, с помощью которого он поедает крупных, обладающих очень прочными, плотно замыкающимися раковинами двустворчатых моллюсков (перловиц и беззубок). Затаскивая несколько живых моллюсков в надводную часть своей норы, выхухоль оставляет их здесь до тех пор, пока ослабевшие животные не приоткроют створки своих раковин. Легко расправившись с таким моллюском, она выбрасывает пустые створки наружу. Местонахождение нор этого зверька часто выдает скопление пустых неповрежденных створок моллюсков. Кроты запасают впрок земляных червей, наблюдатели находили до 1000 червей, собранных в один из ходов кротовой норы. Основным периодом собирания запасов кротами является осень, а внешним сигналом служит начало понижения температуры почвы. Чаще встречаются запасы из 100 – 300 червей, расположенные на дне ходов, вблизи гнездовой камеры норы. Все запасенные кротом черви имеют повреждения от укусов на головном отделе; черви остаются живыми, но лишаются способности передвигаться.

Группа реакций, связанных с запасаением кормов, в более совершенной форме проявляется у грызунов, тоже живущих поодиночке или парами в течение всего неблагоприятного периода года, но концентрирующих запасы в ближайших, лишь для них доступных окрестностях постоянной норы или гнезда и, наконец, непосредственно в самой норе. Летяга поздней осенью запасаает и складывает в нескольких дуплах по 30–40 г тонких побегов березы и

ольхи с сережками, служащих ей основным кормом зимой. Казалось бы, это не дает зверьку никаких преимуществ, так как сережки на деревьях для него вполне доступны всю зиму. В действительности дело обстоит сложнее. В течение всего холодного периода года сережки истребляются рябчиками, живущими в тех же биотопах, где и летяга; запасание этого корма в дуплах устраняет их конкуренцию. Кроме того, сильные морозы, ветер, появление наледи на ветвях затрудняют кормежку летяги на деревьях. Наличие кладовых дает ей возможность при неблагоприятных условиях погоды кормиться запасами в хорошо защищающем ее дупле.

Некоторые грызуны устраивают совместные кладовые. Обитатель континентальных степей Северной Монголии и Забайкалья – полевка Брандта, с августа начинает прочищать старые подземные камеры и роет новые помещения для запасов. В первых числах сентября в каждой зимовочной колонии собираются группы из 10–20 зверьков и сообща в течение двух с половиной месяцев запасают корм. Они или срезают кусочки побегов полыни или целиком выкапывают узколистную осоку, лапчатку, некоторые злаки и т.п. Плотно уложенные растения заполняют все камеры-кладовые; вес запасов достигает 10 кг и более. Крайне малоснежная, морозная, с сильными ветрами зима континентальных высоких степей по своим условиям очень неблагоприятна для жизнедеятельности мелких зверьков. С наступлением холодов полевки Брандта забивают ходы в нору и в продолжение 2–2,5 месяцев не показываются на поверхности земли, питаются только собранными запасами. В ясные дни конца января и в феврале они начинают изредка выходить греться на солнце и только с половины марта переходят к весеннему образу жизни, для которого характерны большая продолжительность пребывания на поверхности почвы и поиски свежего корма.

Подобная групповая, или общественная, заготовка и использование зимних запасов, характерна для ряда других видов грызунов, зимующих семьями или сезонными группами. Это установлено, например, для больших, краснохвостых, монгольских, малоазийских и полуденных песчанок; курганчиковых мышей, горных полевок, малых, даурских и монгольских пищух, речных бобров и др. Некоторые из перечисленных грызунов собирают только запасы семян и клубней, другие заготавливают сено, складывая его в специальные стожки или укрывая в нишах и под защитой скал, и в специальных камерах нор. Этим занимаются пищухи, снежные полевки, большие песчанки и др.

Запасание сена характерно или для обитателей скалистых биотопов, где его запасы можно легко уберечь от намокания, используя защиту каменных плит, или для видов, живущих в степях и пустынях с континентальным климатом и большой сухостью воздуха, благоприятной для длительного хранения сухого корма. Многие виды зверьков подсушивают запасаемые растения, раскладывая их на короткий срок на камнях или оголенной земле, а затем уносят в кладовые. Из практики сельского хозяйства известно, что длительная сушка травы на ярком солнце вызывает снижение количества каротина в заготовленном сене, т.е. ухудшает его биологическую ценность как корма. Многие грызуны, например большие песчанки, подсушивают сено в утренние часы еще при слабой инсоляции или вечером и убирают на хранение слегка подсушенным, что дает им возможность создавать запасы достаточно полноценного корма. Многие образцы сена из запасов горных полевок, пищух и песчанок долго сохраняют зеленоватый цвет и приятный аромат.

Живущие в скалах зверьки прикрывают собранное сено мелкими камешками – это предохраняет запасы от раздувания ветром и расхищения сибирскими козерогами, косулями и т.п. Кучки мелких камней примерно одного размера всегда лежат наготове около нор монгольской пищухи и др.

Весьма хорошо развито запасание корма у бобров, пары и семьи которых более постоянны, чем у большинства грызунов, так как их молодые свыше года остаются при родителях. В областях с длительной и холодной зимой, где лед рек и глубокий снежный покров крайне затрудняют бобрам добывание веточного корма и поиски укрытий при появлении опасности, они в течение всей осени достают и транспортируют зимние запасы. Бобры приступают к заготовке после первых ночных похолоданий, которые, видимо, служат внешним сигналом,



вызывающим эту специфическую реакцию. Они подгрызают и валят ивы, осины, тополя, реже березы, дубы, лещины и некоторые другие породы, разделяют толстые ветви на довольно большие куски и по воде доставляют их к зимовочной норе или хатке. Здесь ветви погружают в воду близ берега, но на достаточно глубоком месте и укрепляют, зарывая толстые концы в дно. Из травянистых растений в зимние запасы они в небольшом количестве кладут крупные корневища кувшинок, кубышек, и риса, тростника и т.д. Каждую ночь в течение всей осени все члены семьи заняты заготовкой, поэтому у больших семей зимние запасы оказываются соответственно большими, чем у бездетных пар или одиночек (по количеству и величине стволов, срубленных за осень бобрами каждого поселения, можно с известной долей вероятности судить о величине семей этих очень скрытных животных).

Полный запас зимнего корма большой семьи бобров нередко содержит до 25–30 куб. м ветвей, стволов, корневищ. Верхние ветви такой кучи вмерзают в лед, нижние лежат на дне. Проголодавшийся бобр ныряет подо льдом к запасам, отгрызает кусок ветви и возвращается с ним в свое жилье. Тонкие побеги эти грызуны съедают целиком с почками, корой и древесиной, с толстых ветвей обгладывают кору. В холодной воде веточный корм несколько месяцев сохраняет свои пищевые достоинства; бобры, имеющие запасы, проводят время в достаточно теплой камере хатки или норы и совсем не подвергаются опасностям, грозящим неуклюжему тяжелому зверю при появлении в мороз на глубоком рыхлом снегу. Очищенные от коры сучья или выбрасываются в воду, или используются для укрепления стенок и кровли хаток.

Кроме запасов обычной пищи, у белок установлено затаскивание на ветви выветрившихся костей, т.е. заготовка впрок минеральной подкормки.

Чтобы оценить биологическое значение запасания кормов в борьбе за существование представителей того или другого вида, нужно, прежде всего, знать, какое количество суточных норм пищи («пайков») они успевают сосредоточить и укрыть у своего жилья до начала наступления неблагоприятного периода. Подсчеты показывают, что обыкновенный бурундук, запасующий от 1,5 до 6 кг семян (редко больше), имеет в норе от 100 до 400 суточных пайков, если зимует в одиночку. Однако в зимовочной норе нередко находят пару (самца и самку); в таком случае продолжительность периода, обеспеченного запасами, окажется в два раза меньшей. В действительности запасов и паре обычно хватает даже на весну, так как зверьки, находящиеся в состоянии зимнего сна, пробуждаются и кормятся редко. Нередко запасы даже мелких зверьков бывают столь велики, что часть их остается на следующее лето. Так, например, однажды в Беловежской пуше тяжестью огромного запаса желудей, собранных желтогорлыми мышами, была выломлена подгнившая стенка дупла, и 47 кг желудей высыпались на землю. Конечно, пара мышей не могла бы уничтожить этот запас даже и за более продолжительную зиму, чем в Белоруссии.

Использование животными чужих запасов. Нередко случается и так, что собранные запасы расхищают другие, более сильные млекопитающие. В пограничных районах Сибири и Монголии кабаны осенью разыскивают кладовые узкочерепных полевок и поедают их запасы, состоящие в основном из корневищ живородящей гречишки. Медведи осенью и весной разрушают норы бурундуков, добывая собранные ими кедровые «орешки»; стада северных оленей на болотистых тундрах севера Сибири с большой жадностью поедают сочные ростки осоки, собранные в кладовых полевкой Миддендорфа. Большие запасы привлекают крупных расхитителей; мелкие подсобные запасы и остатки пищи, укрытые в различных местах охотничьего участка норки, куницы или лисицы, истребляет целый ряд врагов и конкурентов этих животных. Таких примеров много.

В течение столетий у народов – аборигенов Восточной Сибири, Камчатки, Забайкалья и Северной Монголии бытовал обычай осенней заготовки на еду корневищ и луковиц, выкопанных из кладовых полевок. Установлено, что плоды лещины, кедра, дуба, липы, собранные бурундуками, желтогорлыми и лесными мышами отличаются исключительно высокими качествами, поскольку грызуны отбирают их, пользуясь своим тонким чутьем.

Запасание пищи птицами. Заготовка пищи на зиму характерна и для целого ряда видов птиц. Некоторые виды сов устраивают кладовые в дуплах, куда они приносят добытых мышей и мелких птиц. Активно прячут в щелях коры различные семена синицы и поползни. Некоторые виды сорокопудов накалывают пойманных насекомых на шипы колючих растений.

Создание запасов пищи и запоминание их пространственных координат входит в обязательный видоспецифический репертуар поведения вида.

Весьма активно делают запасы сойки и кедровки разных видов. Зимой и весной они отыскивают свои запасы, причем проявляют при этом удивительную точность, которая свидетельствует о запоминании координат каждой из таких «кладовок». Каждая кедровка в период плодоношения кедра запасает свыше тридцати тысяч его семян, которые прячет приблизительно в десяти тысячах разных мест. Совершенно удивительным оказывается то, что эти птицы безошибочно находят свои кладовые и после выпадения снега, весьма заметно меняющего рельеф и внешний облик местности. Оказалось, что основными ориентирами для птиц служит расположение деревьев и крупных валунов, что свидетельствует о наличии у них в голове хорошей когнитивной карты местности. Данная способность была использована исследователями в качестве экологической модели пространственной памяти птиц.

Экспериментальное изучение пространственной ориентации птиц, делающих запасы. Поразительная точность, с которой кедровки отыскивают свои кладовые, была отмечена натуралистами еще в конце XIX в. В 60–е гг. XX в. на Телецком стационаре Биологического института СО АН СССР с целью изучения этой способности кедровок была проведена серия экспериментов. Они проводились следующим образом. В сезон плодоношения кедров в построенную прямо в тайге большую вольеру после некоторого периода голодания выпускали по очереди кедровок. Получив доступ к кедровым шишкам и утолив первый голод, птицы начинали рассовывать орехи под мох, корни кустарника, под стволы деревьев. Наблюдатели точно картировали расположение кладовок, а птиц затем удаляли из вольера на разные промежутки времени (от нескольких часов до нескольких дней). По возвращении в вольеру все подопытные птицы безошибочно обнаружили подавляющее число своих кладовок, причем практически не трогали чужих. Кедровки действовали при этом целенаправленно и, по видимому, совершенно точно помнили, где они находятся. Характер поведения кедровок в эксперименте полностью соответствовал тому, что наблюдали в естественных условиях орнитологи. Точность обнаружения кладовок кедровками нарушается при смещении внешних пространственных ориентиров. Это экспериментально подтверждало предположение зоологов о том, что эти птицы точно запоминают место каждой кладовки, а не ищут их наугад. Способность к систематическому запасанию корма накладывает отпечаток на общую структурно-функциональную организацию мозга и поведения птиц (Зорина, Полетаева, 2001).

Была обнаружена прямая зависимость между выраженностью запасания у 5 видов врановых (4 вида американских соек и колумбийской кедровки) и их способностью к некоторым видам обучения, включая радиальный лабиринт. При этом было показано, что чем более важную роль в выживании вида играет способность создавать запасы корма, тем лучше птицы решали экспериментальные задачи, в которых было необходимо пользоваться пространственными характеристиками.

Представляло интерес выяснить, какие характеристики событий, наряду с запоминанием пространственных координат, фиксируют птицы при устройстве запасов. Работы английской исследовательницы Н. Клэйтон показали, что они запоминают более сложную информацию и помнят не только, где спрятана пища, но также что спрятано и когда это произошло. В одном из экспериментов сойки запасали два вида корма: орехи и мучных червей. Оказалось, что при испытании через 4 часа они одинаково точно и активно находили оба вида запасов, тогда как через 104 часа искали только орехи и не подходили к кладовкам со «скоропортящимся продуктом». На основании этих и ряда подобных фактов такого рода когнитив-

ную деятельность птиц можно рассматривать как проявление «памяти на эпизоды» (Зорина, Полетаева, 2001).

## **10.2. Комфортное поведение**

10.2.1. Определение комфортного поведения

10.2.2. Типы комфортного поведения

### **10.2.1. Определение комфортного поведения**

Под комплексом комфортного поведения подразумеваются те действия животного, которое оно производит для своего удобства или удовольствия. Биологическая целесообразность этих действий не всегда объяснима и не всегда в этом нуждается. Фабри считает, что комфортное поведение, служащее уходу за телом, можно рассматривать в качестве разновидности манипулирования. Объектом манипулирования в данном случае является не посторонний предмет, а собственное тело животного. Как указывает Темброк, комфортное поведение складывается из довольно сложного комплекса явлений. К нему относятся все движения, связанные с очисткой поверхности кожи: отряхивание, разные формы груминга (чистка, чесание, облизывание и т.п.), потягивание, купание (в воде или в песке, земле), а также позы сна и отдыха. Практически все эти формы движения имеют ярко выраженный видовой характер и особенности. Вместе с тем они легко воспроизводятся в порядке образования условного рефлекса. Так, например, некоторые исследователи при изучении условно рефлекторных механизмов используют рефлекс отряхивания.

Различные комфортные движения обычно проявляются вместе. Близость во времени таких движений объясняется не тем, что они определяются одними и теми же причинами, а тем, что они занимают менее важное место в иерархии типов активности организма и могут проявляться лишь тогда, когда отсутствует тенденция к более важным реакциям. Так например, купание может осуществляться с целью очистки тела от загрязнения и паразитов, охлаждения в жару, облегчения процесса линьки или просто для удовольствия. Комфортные движения редко прерывают другие виды активности, но сами могут быть прерваны с легкостью.

Инстинктивная природа комфортных движений обнаруживается в видоспецифичности их выполнения, а также в строгой последовательности очищения или почесывания отдельных участков тела. Многие из таких действий носят характер комплексов фиксированных действий. Достаточно вспомнить, как тщательно и со строго определенной последовательностью движений умывается домашняя кошка.

Комфортное поведение широко распространено уже среди членистоногих. Каждому человеку приходилось наблюдать, как обыкновенная муха чистит лапками голову, крылья и т.д. Стрекозы после приема пищи тщательно чистят передними ногами щупики, глаза и маску. Околоротовыми придатками чистят ноги. Чистят также голову и заднюю часть туловища. Крылья чистят путем поглаживания их сверху задним концом туловища. Иногда стрекозы смачивают ноги в капельке воды и затем чистят глаза, голову и ноги. Все виды стрекоз могут нырять в воду и затем чиститься в процессе полета.

Комфортное поведение занимает существенное место в поведенческом репертуаре каждого вида. Так, М.А. Дерягиной было описано свыше ста типичных для данных видов поз и движений у зубров, бизонов и их гибридов. При этом оказалось, что две трети их приходится на позы сна, покоя и комфорта (цит. по: Фабри, 1976).

### **10.2.2. Типы комфортного поведения**

Потягивание. Многие физиологи считают, что акт потягивания после сна или периода покоя представляет особую форму движения; он хорошо известен всем из наблюдений по-

вседневной жизни и свойственен не только млекопитающим, птицам, рептилиям и рыбам, но и некоторым беспозвоночным. Происхождение и физиологическое значение акта потягивания не совсем ясно. Многие исследователи придают значение измененному кровообращению во время сна или более или менее длительного покоя.

Движения потягивания можно наблюдать уже у рыб. В частности колюшки, периодически расправляют плавники, прежде всего спинные колючки, и одновременно с этим открывают рот. Эта «зевота» не имеет ничего общего с тем, что мы понимаем под этим словом, ее назначение – расправить челюсти и потянуться.

Движение, которое можно обозначить как потягивание, можно наблюдать в брачный период у саламандр: готовые к спариванию самки обнюхивают маркированные места, и их возбуждение проявляется в движении потягивания.

Мыши, просыпаясь, вытягивает вперед одну переднюю лапу, а другую, противоположную ей заднюю, – назад, изгибает спину и зевает или выпрямляется, вытягивая вверх передние лапы по стене. Подобный способ потягивания характерен именно для грызунов и отличается от аналогичных способов, например, у хищников или копытных.

Отряхивание. Всем хорошо известно, как отряхивается вышедшая из воды собака. Фактически так же отряхиваются все млекопитающие. Данная форма комфортного поведения имеет место и у представителей других классов позвоночных. Весьма энергично отряхиваются после купания в воде или песке птицы. Отмечены подобные движения и у рыб. Так, при помощи отряхивания чистятся рыбы-иглы. Делая энергичные отряхивающие движения, т.е. быстро вращаясь вокруг продольной оси, они освобождаются от нежелательных членистоногих или от инородных тел. Кроме того, они моются с помощью хвоста, достигающего до спины. Рыба-игла изгибает свой хвост, делая на конце петлю, и быстро скользит ею вдоль туловища по всей его длине, проводя его чистку. У морских коньков передняя часть туловища неподвижна и они защищаются от паразитов с помощью хвоста, который очень ловко используют для очистки туловища.

На морских игуан нападают различные паразиты; от мух они отряхиваются сильным вздрагиванием или встряхиванием туловища или же скребут себя задними лапами, но не так ритмично, как мы это наблюдаем у собак. После еды ящерицы чистят рот, вытирая остатки пищи о грубый субстрат. Ящерица в конце еды, насытившись, вытирает рот о шероховатую почву так же, как и птица клюв. Чтобы справиться с крупным куском, используются передние ноги, а задними конечностями ящерица чистит или царапает голову и бока.

Груминг. Напомним, что грумингом называется весь комплекс ухода за поверхностью внешних покровов, включая также и прикосновения разных особей друг к другу при общении. Очень тщательно ухаживают за своим мехом и уделяют большое внимание уходу за мехом сородичей сони-полчки. Они облизывают брюшко и хвост, чешут задними ногами голову, грудь и затылок, моют голову передними лапами, смоченными слюной. Как и собаки, полчки вытирают губы после еды о подстилку. Промокнув, они отжимают о почву влагу с живота и боков, продвигаясь вперед извивающимися движениями. Шиншиллы чистят свой мех подобно птицам, купаясь в песке. Косули облизывают и обкусывают себя самих очень много, почесывают себя задними ногами, а самцы – и рогами. Взаимное облизывание часто наблюдается между матерью и детенышем, а также между самцом и самкой в период течки. Они даже вызывают друг друга на это, толкая партнера мордой вверх.

У оленей можно наблюдать чистку рогов – это освобождение их от оболочки, которая, словно кора, покрывает кости молодых рогов-пантов.

У бобров мать очень заботливо чистит детенышей и хорошенько пропитывает жиром их мех, чтобы он не смачивался. Для этого ей служит специфический секрет. У бобров, выращенных человеком, из-за отсутствия такого секрета мех был в большинстве случаев растрепанный, лохматый. Только через три месяца после рождения молодые бобры начинают сами ухаживать за своим мехом.

Летучие собаки в течение дня многократно вылизывают шершавым длинным языком все тело, но никогда не лизуют своих сородичей. Только мать заботливо чистит мех и шерсть своего детеныша. С помощью когтей на ногах они скребут и расчесывают свой мех. С помощью когтя летучие собаки осторожно чистят себе и уши, и, прежде всего зубы, освобождая промежутки между ними от остатков фруктов. При этом они растягивают губы.

Кошки намного тщательнее, чем собаки, ухаживают за своим мехом. Лапой, смоченной слюной, круговыми движениями они моют шерсть снизу вверх и сзади вперед по бокам до мордочки и повторяют это несколько раз. Это мытье постепенно захватывает все более отдаленные участки тела. После этого вылизываются очень основательно живот и бока. Перед выходом на вечернюю прогулку кошка потягивается, зевает и точит на каком-нибудь пне свои коготки, которые могут убираться. При наблюдениях за домашними кошками можно отметить, что они гораздо тщательнее, чем собаки, ухаживают за своим мехом. Кошки-матери затрачивают значительно больше времени на вылизывание своих котят, чем собаки, и проделывают это гораздо более тщательно. Таким образом, менее выраженные врожденные реакции домашних котят заменяются более интенсивным действием со стороны матери.

Вообще, уход за поверхностью кожи друг друга очень распространен у животных, живущих группами. Взаимный груминг играет важную роль в осуществлении тактильных коммуникаций. В качестве примера рассмотрим поведение кабанов. Ядро группы кабанов составляет матка с поросятами. Они любят лежать рядом, даже друг на друге. Партнер почесывает своими зубами щетину и трется пяточком, что доставляет другому явное удовольствие. Он ложится на спину, ведет себя тихо и блаженно закрывает глаза, а его напарник массирует ему в это время брюхо. Социальный характер ухода за шерстью и кожей очень важен, поскольку эти неугомонные животные не могут сами себя вылизать, ни вычесать. Помимо этого, они часто трутся о деревья и с удовольствием валяются в грязи. Отмечалось, что старые секачи валяются в муравейниках. У газелей взаимное облизывание и обскребывание служит признаком нежности, и ему придается даже большее значение, чем просто уходу за мехом. На поверхности тела животных существуют зоны, почесывание которых доставляет им особое удовольствие. Так, кошкам нравится, когда им чешут область горла и за ушами, собакам – грудь, живот и спину, попугаям – голову и т.д. Прикосновений же к некоторым другим зонам животные, напротив, не допускают. В процессе взаимного груминга некоторые животные издают специфические «комфортные» звуки. К таковым относится всем хорошо известное мурлыканье кошки.

Взаимный груминг распространен и среди птиц. Весьма охотно чистят друг друга вороны. Чаще всего это наблюдается у птиц, создавших пару. Партнеру подставляется верхняя часть головы с распушенными перьями или горло, что означает требование почистить; но они никогда не приближаются близко друг к другу. Многие мелкие попугаи, живущие группами или парами, активно контактируют, тесно прижимаясь и подставляя друг другу для чистки голову с распушенными перьями, а также кормят друг друга. Очень охотно чистятся все виды астрильдов. Обоюдная ласка и чистка оперения всегда действует в их сообществе успокаивающе и сдерживает агрессию. В противоположность астрильдам, настоящие ткачики, сенегальские ткачики-вдовушки никогда не чистят друг друга. Весьма общительны и охотно чистят друг друга усатые ткачики. Они стимулируют к взаимной чистке тем, что подставляют голову или горлышко с распушенным оперением. Ткачики, вероятно, остаются в супружестве всю жизнь, всегда держатся вместе, постоянно чистят друг друга. Воробьи, хотя и не чистят друг друга, как это принято у многих сильно выраженных «контактных» видов, но позволяют, подобно сорокам, склевывать с оперения частички грязи.

Но, конечно, самым ярким примером взаимного ухода за кожей являются обезьяны. Уход за мехом, взаимное выискивание насекомых относятся к успокаивающим, умиротворяющим другим жестам. Этим делом они занимаются увлеченно в течение многих часов. Данный процесс очень захватывает окружающих: каждый может обыскивать всех остальных. Одна обезьяна подходит к другой, и та начинает снимать с нее паразитов, расчесывая шерсть руками и выбирая ртом грязь и насекомых. Во время этой операции обезьяны закры-

вают глаза и, судя по всему, испытывают полное блаженство. Затем роли меняются: вторая обезьяна предоставляет себя в распоряжение первой. Последовательность взаимного обыскивания и чистки играет большую роль в поддержании иерархических взаимоотношений в группе. Центром притяжения часто бывает доминирующий самец или самка с детенышем. Большой притягательной силой обладают вожаки: стоит им присесть, как несколько подчиненных бросаются обирать с них паразитов. Почти так же привлекают внимание и новорожденные. Вожак почти не отходит молодой матери ни на отдыхе, ни во время переходов. Когда она садится, взрослые самки и подростки, обирая с нее паразитов, пытаются искать их и на детеныше. Описанный способ ухода за кожей распространен не у всех видов обезьян. Принятый у бабуинов обычай искать друг у друга паразитов почти совсем не наблюдается у горилл. Очевидно, у них есть какой-то другой, весьма действенный способ поддержания чистоты. Следует заметить, что для того, чтобы смыть с тела грязь, гориллы часто используют горсть листьев, демонстрируя, таким образом, орудийное поведение.

**Сон и отдых.** В качестве комфортных принято рассматривать позы сна и отдыха, которые бывают очень разнообразны, но при этом остаются типичными для данного вида. Так, например, собака может спать лежа на боку, спине или животе, свернувшись калачиком или изогнувшись самым невероятным образом. Эти позы зависят от температуры окружающей среды, физиологического состояния и самочувствия собаки, глубины сна. Для сна и отдыха животные выбирают самые разные места. Это могут быть возвышенности, представляющие собой по совместительству своеобразные наблюдательные пункты, или, напротив, укромные уголки в зарослях. Весьма охотно для сна и отдыха животные используют разнообразные мягкие поверхности. Все домашние, а также прирученные дикие животные, оказавшись в доме, предпочитают спать на диванах и в мягких креслах. Многие животные для сна сооружают временные или постоянные гнезда, которые могут иметь большую или меньшую сложность. Так, например, собаки, прежде чем лечь, часто выкапывают небольшое углубление в почве или крутятся на месте, приминая траву. Шимпанзе с наступлением сумерек строят себе из веток гнездо для ночного сна, как правило, каждый раз новое. На вертикальной развилке какого-нибудь дерева он пригибает соседние ветки, надламывает их, крепко придерживая ногами. Более мелкие, густо покрытые листвой ветки, служат для выстилки ложа. Иногда шимпанзе сооружают из веток навесы, защищающие их от дождя.

Очень простые постройки для сна и отдыха сооружают некоторые грызуны, например обыкновенная домовая мышь. Несколькими движениями, вращаясь среди натасканного в кучу строительного материала и периодически отталкивая его передними конечностями, они строят вокруг себя кольцевой валик. Домовые мыши, обитающие в естественных условиях, строят шаровидные гнезда, используя любой найденный поблизости строительный материал. Строительство гнезда мыши часто сочетают с роющей деятельностью. Строительство животными постоянных жилищ мы рассмотрим в разделе «Строительная деятельность».

Представители всех таксономических групп с большой охотой принимают солнечные ванны, подставляя солнцу по очереди разные участки своего тела. Для пресмыкающихся, не имеющих постоянной температуры тела, прогрев на солнце необходим для поддержания жизненного тонуса. Всем остальным животным ультрафиолетовые и инфракрасные лучи, содержащиеся в солнечном свете, обеспечивают нормальный ход процессов, связанных с обменом веществ.

**Купание.** К комфортному поведению относятся купание и плавание животных в различных водоемах, песке, пыли и т.д.

Многие сухопутные птицы охотно купаются в воде, а также в песке и пыли. Песочное купание характерно для всех куриных, жаворонков, воробьев и др. При купании в песке птицы совершают такие же телодвижения, что и при купании в воде. Птица разбрасывает в стороны клювом субстрат, наклоняется, хлопает крыльями, трясет ими, большей частью поочередно, и ударяет то туда, то сюда по бокам. Очевидно, подобное «сухое» купание способ-

ствует очистке оперения от излишков жира. Некоторые птицы охотно купаются в золе погасших костров, возможно, освобождаясь таким образом, от наружных паразитов.

Слоны ухаживают за своей толстой кожей, помногу раз купаясь и валяясь в грязи. Часто они посыпают себя пылью или сухим песком. Также слоны очень любят купаться и брызгаться в воде. Они хорошо плавают; при этом они держат свой хобот над водой, словно пловец дыхательную трубку.

Валяние и чесание. Многие млекопитающие часто и с удовольствием валяются на земле, траве, снегу, в пыли, при этом они изгибаются всем телом в стремлении почесать позвоночник, издавая при этом иногда особые звуки разнообразных модуляций. Некоторые собаки любят чесать спину и бока о кусты, спинки диванов и даже ноги хозяев.

У млекопитающих часто наблюдается не вполне понятное стремление наносить на свое тело разнообразные запахи. Так, собаки со всей страстью валяются на падали, испражнениях животных других видов и прочих «душистых» предметах. С.А. Корытин (1979) называет такое поведение тергоровой реакцией и приводит целый ряд доводов, его объясняющих, среди которых: маскировка запаха хищника, передача информации другим особям о наличии пищи и т.д. Однако нам представляется, что доводы, которые приводит С.А. Корытин для объяснения этого феномена, все же малоубедительны.

Волки приходят в состояние возбуждения и начинают тереться всем телом об источники резких парфюмерных запахов, например о голову или руки человека, от которых пахнет шампунем или духами. Всем хорошо известно пристрастие домашних кошек к запаху валерианы. Некоторые кошки подобным же образом реагируют и на другие запахи, например, запах укропа или аниса.

## **10.3. Оборонительное поведение**

### **10.3.1. Формирование оборонительного поведения**

#### **10.3.2. Агрессия**

С точки зрения физиологии ВНД у животных существует две основные формы оборонительных реакций: активно-оборонительная и пассивно-оборонительная. Их наличие и степень проявления у животных зависит как от генотипических факторов, так и от условий окружающей среды.

Пассивно-оборонительная реакция проявляется в виде боязни новых раздражителей, людей, животных. Животное старается убежать или спрятаться. Если это не удастся, то оно может замереть в неподвижной позе, прижаться к земле. Иногда при этом у него возникает непроизвольное опорожнение околоанальных желез, мочеотделение. Степени проявления пассивно-оборонительной реакции могут быть различны.

Активно-оборонительная реакция выражается в виде агрессии, направленной на представителей своего или другого вида, человека или на другие раздражители. Она заключается в демонстрации угроз или непосредственном нападении. Степень проявления активно-оборонительной реакции также может быть достаточно много.

### **10.3.1. Формирование оборонительного поведения**

Поскольку принципы формирования оборонительного поведения у всех позвоночных практически одинаковы, то мы рассмотрим его на примере собак. Оборонительные реакции собак изучены достаточно подробно, как с точки зрения физиологии и генетики, так и с позиции этологии и зоопсихологии. В этом разделе мы снова обращаемся к классическим, ставшим хрестоматийными, работам сотрудников лаборатории И.П. Павлова.

Одной из первых работ, посвященных изучению особенностей формирования оборонительных реакций в онтогенезе, было исследование, предпринятое Выржиковским и Майоро-

вым в 1933 г. в Колтушах. Два помета беспородных щенков были разделены на две равные группы каждый и выращены в разных условиях. Одна группа воспитывалась в изоляции, другая – в условиях полной свободы. В результате выросшие собаки первой группы обладали резко выраженной пассивно-оборонительной реакцией – трусостью, собаки второй группы ею не обладали. И.П. Павлов давал этому факту следующее объяснение. Щенки обладают рефлексом естественной осторожности по отношению ко всем новым раздражителям; этот рефлекс постепенно затормаживается по мере знакомства со всем многообразием внешнего мира. Если щенок не встречается с достаточным количеством всевозможных раздражителей, он остается на всю жизнь трусливым.

Последующие исследования по изучению влияния генотипа на проявление и выражение трусости у собак в зависимости от условий содержания, проведенные Л.В. Крушинским в 1939–1940 гг., показали взаимодействие генотипических и внешних факторов в формировании оборонительного поведения. Материалом для этого исследования послужили немецкие овчарки и эрдельтерьеры. Собаки обеих пород воспитывались в разных условиях: одна группа – у частных лиц, где имелась возможность соприкасаться со всем многообразием внешнего мира, другая – в питомниках, где собаки находились в значительной изоляции от внешних условий.

Результаты этого исследования показали, что собаки обеих пород, воспитанные в питомниках, проявляли большую пассивно-оборонительную реакцию, чем собаки, выращенные частными лицами. Однако как в первом, так и во втором случае, пассивно-оборонительная реакция была более выражена у немецких овчарок, чем у эрдельтерьеров. Немецкие овчарки исходно оказались более трусливыми, чем эрдельтерьеры, а изолированные условия содержания еще более усугубили этот признак.

Как овчарки, так и эрдельтерьеры, воспитанные в свободных условиях, проявляли более сильную активно-оборонительную реакцию, чем собаки обеих пород, воспитанные в изоляции. При этом подавление активно-оборонительной реакции изолированными условиями было относительно одинаковым как для одной, так и для другой породы. Но уровень злобности немецких овчарок в обоих случаях был выше уровня злобности эрдельтерьеров.

Далее работами Л.В. Крушинского было показано, что степень выраженности оборонительных реакций у собак зависит от уровня возбудимости нервной системы, который наследственно обусловлен. Возбудимость немецких овчарок выше, чем возбудимость эрдельтерьеров, поэтому у них сильнее выражена как пассивно-, так и активно-оборонительная реакции.

Собаководами неоднократно производились скрещивания собак с волками в надежде улучшения их служебных или охотничьих качеств. Однако каждый раз эти эксперименты оказывались неудачными из-за того, что гибриды проявляли резко выраженную пассивно-оборонительную реакцию в сочетании с активно-оборонительной, т.е. оказывались злобно-трусливыми. Общаться с ними значительно сложнее и опасней, чем с обычными волками. Причина такого поведения гибридов заключается в том, что волки имеют более низкую по сравнению с собаками возбудимость, но пассивно-оборонительная реакция на человека и на все, что с ним связано, у них выражена значительно сильнее, как и у всех диких животных. Волко-собачьи гибриды наследуют от собак высокую возбудимость, которая и приводит к более сильному, чем у волков, проявлению пассивно-оборонительной и активно-оборонительной реакций. Доминирующей реакцией от волков является боязнь человека.

Таким образом, оборонительные реакции собак являются наследственными, но степень их проявления зависит от индивидуальных свойств нервной системы собаки и условий, в которых она выросла, воспитывалась и живет.

Активно- и пассивно-оборонительные реакции имеют различные картины изменчивости, они диаметрально противоположны. В то время как условия изолированного содержания усиливают выражение пассивно-оборонительной реакции, те же условия ослабляют активно-оборонительную реакцию. Эти реакции представляют собой автономные, независимые процессы, которые только объединяются под общим названием оборонительных.

Оборонительные реакции имеют колоссальное значение в жизни животного. Своевре-



менно проявленная осторожность или боязнь опасности способствует сохранению жизни животного. Агрессия имеет многогранные проявления и играет очень большую роль как для отдельного животного, так и для вида в целом. Знание закономерностей формирования оборонительных реакций очень важно для правильного воспитания щенков (см. Хрестомат. 10.1).

### 10.3.2. Агрессия

Определение агрессии. Пожалуй, ни одна форма поведения не привлекает к себе столь пристального внимания, как агрессия. Несмотря на то, что описанием ее форм, выяснением механизма явления занимались многие видные физиологи и исследователи поведения животных, такие как К. Лоренц, Л.В. Крушинский, П. Лейхаузен, исчерпывающего определения агрессии так и не найдено. В данном пособии мы не занимаемся обсуждением различных определений агрессии (см. Хрестомат. 10.2, 10.4, 10.5, 10.6). Наиболее правильным можно считать следующее: агрессия – это действия животного, адресованные другой особи и приводящие к ее запугиванию, подавлению или нанесению ей физических травм. Обычно агрессивное поведение рассматривается как составная часть внутривидового агонистического поведения, но иногда говорят и об агрессивности хищника по отношению к жертве и т.п. Под агонистическим поведением понимается «сложный комплекс действий, наблюдаемый во время конфликтов между особями одного вида и включающий взаимные угрозы, нападения на соперника, бегство от него, преследования и демонстрации подчинения». Фактически агрессия представляет собой некую мотивацию, имеющую врожденный компонент, обогащаемую и трансформируемую в течение всей жизни животного. Она может обслуживать различные потребности, более того, может становиться наиболее легко реализуемой мотивацией. Агрессия самым тесным образом связана с эмоциональной сферой животного.

Сложность анализа агрессии в том, что обслуживающие ее рефлекторные поведенческие акты могут входить в другие биологические формы поведения. Так, например, укус как рефлекторный поведенческий акт может быть частью: пищедобывательного, игрового или оборонительного поведения.

Таким образом, агрессию можно рассматривать как неспецифическую, в ряде случаев вспомогательную, мотивацию, обслуживающую потребности организма в сочетании со специфическими мотивациями, удовлетворяющими конкретную потребность. Агрессия удовлетворяет потребности организма посредством физического или психического подавления других особей либо физического устранения препятствий; жизненный опыт может сделать ее основной инструментальной мотивацией.

При анализе спектра возможных агрессивных мотиваций видно, что они могут быть объединены в несколько групп, принципиально отличных по сфере проявления и объектам воздействия. Можно выделить разные типы агрессии, например: внутривидовая, территориальная, межвидовая.

Внутривидовая агрессия. Данная группа объединяет половую, материнскую, а также иерархическую агрессии, т.е. проявляется в контексте социо-полового поведения. Объектами данной агрессии являются другие члены стаи. Этот тип агрессии всегда направлен на социального партнера, носит в сильной степени ритуализированный характер и часто прекращается после того, как один из них принимает позу подчинения или уходит. Позы доминирования и подчинения отрабатываются при общении с другими собаками в процессе онтогенеза. Собаки, выросшие в изоляции, часто оказываются неспособными адекватно реагировать на ритуальные движения других и проявляют излишнюю агрессию.

Агрессия, которую проявляют друг к другу кобели чаще всего в большой степени ритуализирована. Агрессия, проявляемая кобелями к сукам и щенкам, обычно носит воспитательный характер и демонстративную форму. Столкновения между суками часто бывают более жесткими. Смысл их заключается в том, чтобы расчистить место для своего будущего потомства. По этой же причине суки часто нападают и на чужих щенков. Агрессия у сук но-

сит ритуальный характер при воспитании своих щенков и при заигрывании с кобелями во время эструса.

Территориальная агрессия. Агрессия этого типа направлена вовне, объектом такой агрессии могут быть не только особи того же вида, но и представители других видов, а также в определенной ситуации любые движущиеся объекты, нарушающие границы высокоценных зон территории. Так, при приближении к месту дневки или логову могут быть атакованы не только чужая собака или человек, но и корова, и трактор. Размеры этой зоны зависят от многих факторов. Одна собака считает личной зоной свою конуру, другая – отгороженный участок, на котором эта конура расположена, а третья – всю улицу, на которой находится участок. Некоторые собаки при охране своей территории активно нападают, нанося укусы, другие только облаивают постороннего, третьи просто прогоняют чужака, четвертые не проявляют при этом явной агрессии, а только настороженно наблюдают за его действиями. Характерным свойством территориальной агрессии является то, что наиболее сильно она проявляется в центре личной территории животного и ослабевает по мере приближения к ее границам. Достаточно часто эта агрессия носит межгрупповой характер, когда одна стая собак охраняет свою территорию от посягательств на нее другой.

Разумеется, территориальная агрессия сопровождается ритуальными демонстрациями, она может сдерживаться демонстрациями подчинения, но блокируется лишь бегством нарушителя с охраняемой территории. Проявление данных типов агрессии у собаки начинается по мере взросления и формирования понятий «свои» и «чужие». Именно после завоевания места на взрослой иерархической лестнице, с получением социального статуса, животное оказывается перед необходимостью охраны территории своей стаи от вторжения чужаков, особенно из соседней группы. Щенок или подросток территорию не охраняют по той простой причине, что для них подобного понятия не существует (исключение могут составлять щенки некоторых специализированных на охране пород). Взрослые собаки на любой территории к щенку, как правило, дружелюбны или индифферентны.

Межвидовая агрессия. Межвидовая агрессия может проявляться по отношению к животным других видов в самых разных ситуациях. Это, прежде всего, агрессия на вторжение чужака на личную территорию данной особи. В данном случае это фактически проявление территориальной агрессии, о которой мы писали выше.

Агрессия хищника на жертву. Целый ряд авторов выводят охотничье поведение за рамки агрессии и трактуют его только как пищедобывательное, поскольку в его проявлении отсутствуют демонстрации. Это утверждение вполне справедливо, когда речь идет о добыче мелких и малоподвижных животных, которое вполне можно рассматривать как собирательство.

Однако можно с уверенностью говорить, что в тех случаях, когда животное имеет дело с противником, равным ему или более сильным, безусловно наблюдается проявление одной из форм адреналин-зависимой агрессии. Ритуальные демонстрации в данном случае совершенно бессмысленны. Физиологи рассматривают агрессию хищника в качестве особого типа и изучают ее на примере убийства крысами мышей.

Тесно связана с охотничьим поведением и агрессией на помеху – агрессия на вид-конкурент, часто близкородственный. Это форма агрессии подробно описана для волков, которые уничтожают на своей территории лисиц и енотовидных собак и при этом редко используют их в пищу. По описаниям очевидцев, жертву выслеживают и умерщвляют, после чего бросают.

Похожая реакция отмечается у некоторых крупных собак по отношению к мелким. Последних выслеживают, приближаются к ним характерным крадущимся шагом и нападают. Никаких демонстраций намерений, даже рычания при этом не наблюдается. Действия крупной собаки выглядят как типичное охотничье поведение. Близкородственный вид, являясь обычно видом-конкурентом, действует как сильнейший раздражающий фактор. Оставляемая им информация, особенно запаховая, несет определенные значимые элементы, в то же время

видоспецифичная часть остается непонятной. Подобная «искаженная» для восприятия информация вызывает сильные отрицательные эмоции. Для человека близким аналогом будет телепередача, идущая с сильными помехами да еще и на не вполне понятном диалекте. Самой простой реакцией в обоих случаях будет устранить помеху. В результате человек выключает телевизор, а волк души г лисицу (см. Хрестомат. 10.6).

Гормонально обусловленная агрессия. Возникновение агрессии в большой степени связано с гормональным статусом организма. Многочисленные исследования веществ, вызывающих агрессию, не дали однозначного ответа на вопрос, есть ли универсальное, хотя бы для млекопитающих, вещество, ответственное за развитие агрессии. Безусловно, среди гормонов с агрессией непосредственно связан тестостерон. В работах лаборатории Д.К. Беляева было показано уменьшение его уровня у животных, селективируемых на низкую агрессию. Однако тестостерон связан далеко не со всеми типами агрессивных реакций. Общеизвестно, что кастрированных кобелей с успехом используют в армии и полиции многих стран именно в качестве отличных рабочих собак. Таким образом, снижение уровня тестостерона ничуть не мешает собаке проявлять агрессию к человеку. Отсутствие данного гормона отменяет только половые и социальные потребности и удовлетворяющие их мотивации.

Адреналин зависимая агрессии. Фактически каждая агрессивная реакция сопровождается выделением в кровь адреналина, а иногда и возникает на фоне его выбросов. В тех случаях, когда речь идет о социо-половой агрессии, на ее проявление, как мы уже указывали, оказывает серьезное влияние тестостерон, дополняющий действие адреналина.

Адреналин зависимая агрессия далеко не всегда сопровождается ритуальными демонстрациями. К данной категории можно отнести, например, агрессию, вызванную страхом, которую К. Лоренц называет критической реакцией. В данном варианте агрессивная мотивация обеспечивает удовлетворение потребности в самосохранении. Нападение становится неизбежной именно потому, что животное боится: критическая дистанция сближения нарушена, бегство невозможно физически или невыгодно как стратегия. Агрессия тем сильнее, чем сильнее страх.

Переадресованная агрессия. В случае невозможности вступить в непосредственный контакт с другой собакой или человеком, животное может переадресовать агрессию окружающим предметам или более слабым особям.

Подобное поведение часто демонстрируют молодые кобели, у которых не хватает уверенности в своих силах, чтобы навязать конфликт высокому ранговому животному. В такой ситуации они нападают на какой-нибудь более безопасный объект. Нередки сценки, когда взрослый кобель спокойно и со вкусом грызет кость, а его молодой соперник грозно рычит куда-то в сторону, яростно кусает палку, роет землю, одним словом, ведет бой с тенью. Подобная стратегия, несомненно, является выигрышной, поскольку, с одной стороны, дает выход возбуждению, с другой стороны, позволяет его излить в безопасных формах.

С переадресованной агрессией часто приходится сталкиваться владельцам собак в ходе обучения тех борьбе с человеком. При достижении высокого возбуждения, на фоне сильного стремления укунить дрессировщика, пытающегося отнять кость, собака перестает четко контролировать свои действия. В этой ситуации, яростно кусая подвернувшиеся на пути ветки, выдергивая зубами пучки травы, она может укунить и хозяина, не отдавая себе отчет, на кого же она излила агрессию. Пожалуй, это единственный случай, когда собаку за явно агрессивные действия нельзя наказывать: она не нападала на хозяина, ситуация сложилась так, что произошла переадресовка агрессии. В подобных случаях достаточно был, внимательным, чтобы избежать неприятностей.

Агрессия, вызванная помехой, охватывает значительный круг ситуаций. Она обслуживает или подготавливает возможности для удовлетворения практически любой потребности, и «если какой-либо объект мешает удовлетворить потребность, агрееллшш;: реакция может ока-

заться удобным способом решить задачу.

Убедимся на примерах. Выделяемая многими исследователями пищевая агрессия, борьба за пищу – всего лишь частный случай агрессии на помеху: некто, будь то другая собака или человек, мешает получить голодной собаке кусок. Агрессия устраняет помеху и способствует удовлетворению пищевой потребности. Аналогично – некто мешает занять удобное для отдыха место, получить интересующий предмет – агрессивная мотивация исправно обслуживает удовлетворение любой потребности.

Говоря об агрессии на помеху, следует разобрать очень важный ее вариант, когда помехой является неодушевленный предмет и животное на него нападает, часто с угрожающим рычанием. Кто не видел, как собака, стремясь достать заброшенную в куст игрушку, грызет ветви, как кусает цепь, мешавшую ей оказаться на свободе?

В иных контекстах бывает довольно сложно отличить агрессию на предмет, как на помеху от переадресованной агрессии.

Немотивированная агрессия. В ряде случаев агрессивная реакция является явно немотивированной. Она выражается в том, что собака, только что миролюбиво настроенная, внезапно начинает кусать окружающих и своего хозяина, в первую очередь. Вспышки этой агрессии происходят в момент возбуждения, совершенно несвязанного с конфликтной ситуацией, например, в игре или при встрече с хорошо знакомым человеком.

Считается, что немотивированная агрессия связана со спонтанными выбросами адреналина, способствующим резкой иррадиации возбуждения.

Наказания собаки во время проявления такой агрессии оказываются абсолютно безрезультатными.

Немотивированная агрессия наследственно обусловлена и в настоящий момент представляет серьезную проблему для ряда пород, прежде всего для английских кокеров. Единственной мерой, предупреждающей ее распространение, является жесткая выбраковка из разведения подобных собак, как бы они ни были хороши экстерьерно.

Роль агрессии во взаимоотношениях животных. Агрессия играет огромную роль в социальных отношениях животных. Ее биологическое значение широко обсуждается учеными. К. Лоренц (1963) считает ее ведущим фактором, определяющим формирование сообщества. Он указывает, что в индивидуализированном сообществе дружеские отношения между отдельными его членами встречаются только у животных с высокоразвитой агрессией и что степень групповых связей между животными тем прочнее, чем агрессивнее внутривидовые отношения.

Л.В. Крушинский (1978) ставит под сомнение ряд обобщений Лоренца. Он утверждает, что у животных с высокоразвитой психикой на многообразие отношений в сообществах, а тем самым и на эволюционные процессы, несомненно, большое значение оказывает рассудочная деятельность, взаимопомощь и сотрудничество между особями.

К теме агрессии мы еще не раз вернемся, говоря о социальном и половом поведении животных (см. Хрестомат. 10.7).

## **10.4. Строительная деятельность животных**

10.4.1. Беспозвоночные (кроме насекомых)

10.4.2. Насекомые

10.4.3. Рыбы

10.4.4. Земноводные

10.4.5. Пресмыкающиеся

10.4.6. Птицы

10.4.7. Млекопитающие

Многие исследователи не склонны рассматривать строительную деятельность животных в качестве отдельной биологической формы поведения, считая ее чисто вспомогательной. Мы выделяем ее в отдельный раздел для того, чтобы привлечь внимание читателей к этой стороне поведения животных, поскольку она, в большой степени, представляет собой два вида деятельности: орудийную и манипуляционную, привлекающие пристальное внимание зоопсихологов.

Большое количество животных строят жилища и другие сооружения, обеспечивающие их нормальную жизнь. Зачатки строительной деятельности можно наблюдать уже у многих низших беспозвоночных, а у членистоногих и позвоночных она достигает необычайно высокого уровня. Многие постройки восхищают людей своей оригинальностью и неожиданными техническими решениями. В своей строительной и конструкторской практике человек почерпнул (и реализовал) много идей у строителей из мира животных.

Поэтому всех животных можно весьма условно разделить на тех, которые строят постоянные жилища и проводят в них всю свою жизнь, и строящих временные убежища на определенный период: для зимнего сна или выращивания потомства. Строительные инстинкты у животных не зависят от их внешнего вида, размеров и систематического положения. Грубые гнезда человекообразных обезьян сделаны из сучьев и веток, их нельзя сравнивать со сложными подземными лабиринтами мышевидных грызунов, с уютным гнездом крота. А гнезда и убежища грызунов не могут быть сравнены со сложным жилищем термитов: с двойной стеной, бесчисленным множеством этажей, с тщательно поддерживаемой постоянной температурой и влажностью. По экономии материала, прочности и целесообразности конструкций постройки, животных часто оказываются на уровне современной техники строительства.

Многие представители животного мира, руководствуясь своими инстинктами, строят жилища необычайной конструкции. Эти сооружения удивляют своей целесообразностью, уютом и красотой.

#### **10.4.1. Беспозвоночные (кроме насекомых)**

Простейшие. Некоторые амебы защищают свое тело раковиной из силикатных или известковых пластинок, выделяемых протоплазмой на поверхность клетки. Диффлюгии используют для построения раковины микроскопические песчинки или обломки скелета диатомовых водорослей.

Черви. Личинки некоторых видов многощетинковых червей – полихет после вылупления из яйца плавают в составе планктона, окруженные полупрозрачной оболочкой из секрета кожных желез. Достигнув определенной стадии развития, они опускаются на дно и, закрепившись, начинают строительство жилой трубки. В качестве стройматериала они используют песчинки, камешки, предпочитая, однако, обломки ракушек, которые захватывают длинными щупальцами. Мелкие частицы транспортируются к головному концу животного по усеянному мерцательными клетками продольным бороздкам на щупальцах; передвигаются они благодаря биению их ресничек. Какое-то время частицы скапливаются под свернутой ротовой лопастью. Из смоченных затвердевающим секретом «кирпичиков» червь строит устье жилой трубки. Обломки покрупнее переносятся щупальцами, смачиваются выделениями железистой брюшной пластинки и вклеиваются в стенки домика, возвышающиеся над грунтом. Наружную поверхность устья готовой трубки полихета усаживает ветвистыми кустиками из склеенных песчинок. Это образование играет роль ставной сети, улавливающей микроорганизмы и органические остатки, которые животное периодически слизывает или собирает щупальцами. Кроме того, оно служит защитой нежным щупальцам, вытягивающимся до 12 см во время сбора пищевых частиц на дне.

Многощетинковый червь пескожил обитает на заиленном песчаном дне в U-образных норах, которые он, подобно дождевым червям, проедает в грунте. Стенки одного вертикаль-

ного и горизонтального участка изогнутой трубки червь закрепляет слизью. Второй вертикальный канал заполнен песком, поступающим с донной поверхности и обогащенным оседающими пищевыми частицами. Этот песок и поедает лежащий в горизонтальном отрезке пескожил.

Дождевые черви большую часть своей жизни проводят в самостоятельно проложенных в земле ходах. Эти ходы бывают двух типов: одни служат для добывания пищи и пронизывают вдоль и поперек слой почвы, а другие уходят вертикально вниз – по ним черви ищут благоприятные условия для переживания периодов длительных холодов или засухи. На дне вырытой шахты находится свернутый клубком червь, эта поза значительно уменьшает поверхность тела, соприкасающуюся с окружающим воздухом, и сводит до минимума потери воды через кожу. Дополнительную защиту от высыхания создает слой слизи и экскрементов, покрывающий стенки подземной камеры червя. Техника рытья у дождевых червей определяется механическими свойствами грунта: рыхлую влажную землю они раздвигают передним концом тела. В более твердом грунте дорогу он себе проедает. Своей роющей деятельностью, приводящей к разрыхлению грунта, более равномерному перераспределению питательных веществ, улучшению режима влажности и газообмена в почве, дождевые черви повышают ее плодородие, чем и помогают человеку.

Моллюски. Морской моллюск янтина, дрейфует по теплым морям на изготовленных им самим пенистых плотках. Пена вырабатывается специальными железами, расположенными в толще тела моллюска, так называемой ноги. Сооружая плот, моллюск раз за разом приподнимает над поверхностью воды покрытую слизью и свернутую ложечкой подошву. Затем смыкает края ноги над полукруглой ямкой подошвы и погружает ногу с захваченным таким образом воздушным пузырем под воду. Здесь порция воздуха одевается оболочкой из затвердевающей слизи и получившийся воздушный баллон приклеивается к плоту. Каждые тридцать-сорок секунд готов новый пузырь. Этот пенистый плот служит моллюску выводковой камерой, в которой пузырьками воздуха помещается до 500 коконов с 2,5 миллионами яиц. Все обитающие в море двустворчатые сверлящие моллюски способны вбуравливаться в субстрат. Они могут прокладывать ходы в известняке, в меловых утесах, в ракушечнике, в скоплении органических веществ, а также внедряться в любую древесину. Возможность бурения у этих моллюсков обусловлена подвижностью половинок их раковины, которые не удерживаются в закрытом состоянии, как у «нормальных» моллюсков, специальным замком со связками, а свободно двигаются относительно друг друга благодаря работе сильных мышц, действуя как рашпиль. Обе створки раковины на переднем конце ребристы или зазубрены.

Некоторые сверлящие моллюски закрепляются ногой на стенке хода и начинают медленно вращаться вокруг своей оси, попеременно раскрывая и закрывая створки раковины. Потом переносит ногу на новое место и вновь продолжает вращение. Из просверленного хода обычно высовываются длинные вводной и выводной сифоны, через которые моллюск получает свежую воду и фильтруемые им мельчайшие организмы, служащие ему пищей.

Двустворчатый моллюск зияющая лима строит убежище из камешков, раковин и обломков кораллов, скрепляя их затвердевающим секретом биссусовых желез, распложенных по краю ноги. Получается полая «коробочка» размером около 12 см, в которой прячется от врагов маленький моллюск с тонкой раковиной.

Яркая южноазиатская улитка прячет потомство в листовую воронку. Для этого она устраивается поперек листа, загибает задний конец ноги и его нижнюю сторону и склеивает слизью свернутый в кусочек лист. Чтобы воздуха хватало для развития сорока яиц, каждое величиной почти с горошину, мамаша выгрызает дырочки в одной половинке листа и затягивает их тонкой слизистой пленкой.

Осьминоги чаще всего живут в естественных убежищах на дне моря. При отсутствии естественных укрытий они собирают камни на дне, стаскивают их в одно место и затем строят защитный кольцевой вал. Владелец такой каменной кучи обычно помещается в центре.

Пауки. Среди пауков встречаются бродячие, свободно перемещающиеся в пространстве, и тенетники, проводящие всю свою жизнь в паутине. Большинство обитающих в теплых краях пауков семейства тарантулов выкапывают в почве глубокие норки мощным ротовым аппаратом, снабженным хитиновыми зубцами. Стенки своей норки паук штукатурит слюной и комочками земли, затем отделяет шелковой обивкой, а сверху прилаживает опускающуюся на шелковых шарнирах крышку, подогнанную, как пробка-дверь.

Паутины пауков-тенетников могут иметь самое разное строение. Это и кольцевые, имеющие совершенно правильное строение паутины пауков-крестовиков, и плотные, обширные, с воронкообразным входом непосредственно в гнездо паука тенета множества южных видов этих животных. Форма паутины наследственно обусловлена и вполне видоспецифична. Ее строительство осуществляется пауком по вполне определенной схеме и поражает своей быстротой.

Прежде чем приступить к строительству паутины, паук оценивает условия местности, озабоченно бегая взад и вперед от одного предмета к другому.

Сам процесс тканья паутины очень интересен. Работа паука-крестовика начинается с того, что он прикрепляет нить к самой верхней точке избранного им места, где должна растянуться сеть, например, между двумя деревьями. Закрепив эту нить, паук спускается вниз и начинает раскачиваться, пока не захватит за ствол дерева, находящийся сбоку. Таким образом, получается перекрестная перекладина паутины. Вслед за первой нитью – перекладиной тем же способом укрепляются и остальные. Самую большую трудность для паука представляет хорошее натяжение верхней поперечной нити, так как при этом ему необходимо перебраться с одного дерева на другое. Если нить натянута недостаточно туго, то он укрепляет ее еще несколькими поперечными нитями. После того как крайние основные нити натянуты и готова рамка паутины, крестовик начинает по ней двигаться и протягивать поперечные нити и, приняв пересечение диагоналей за центр, натягивает один за другим радиальные лучи, причем бегаёт он от центра к окружности, пользуясь для проведения следующего только что натянутым лучом. После завершения натяжения радиальных лучей, паук соединяет все радиусы концентрическими окружностями, пока не получится вполне законченная сеть.

Весьма интересно подводное жилище водяного паука-серебрянки. Благодаря своей способности плести паутину, водяной паук создает под водой подобие водолазного колокола с запасом воздуха, что позволяет ему не так часто подниматься на поверхность воды. Запас воздуха в колоколе поддерживает сам паук, натаскивая с поверхности пузырьки воздуха, задерживающиеся ворсинками, покрывающими его брюшко. При различных жизненных ситуациях пауком-серебрянкой используются разные типы воздушных конструкций. Кроме жилых колоколов известны кормовые и зимовочные колокола, сделанные специально для линьки, для откладки яиц или спермы, и все они отличаются величиной, формой и способом сооружения.

Самки некоторых наземных пауков для защиты отложенных яиц и вылупившихся паучат строят специальный кокон. Самка паука каракурта, знаменитая «черная вдова», плетет кокон где-нибудь в укромном месте, среди густой травы. В центре перекрещивающихся паутинных нитей она сплетает округлое донце кокона. Затем, подвесившись брюшком кверху под паутиной, она прилепляет к донцу цилиндрические стенки. Возникает чашевидная полость, куда откладывается от 100 до 300 яиц. Затем открытая снизу чаша запечатывается рыхлой паутинной сетью. Теперь паучиха отделяет кокон от основы, скатывает его в шарик и, постоянно вращая, наматывает на него наружную «бумажную» защитную оболочку. Когда кокон готов, паучиха хватается его когтями и целый месяц, не выпуская, носит с собой повсюду. За это время вылупляются паучата, и мать по мере их роста снимает слой за слоем стенки кокона, увеличивая объем внутри. Незадолго до того, как малыши покинут кокон, самка сплетает под наклонными травинками защитную сеть в виде открытого снизу шелкового купола. Здесь она подвешивает «переносную детскую» и охраняет, пока все малыши не покинут ее.

Самцы некоторых видов пауков, поселяются на сетях, построенных самками их вида. Перед спариванием некоторые из них сплетают особую, «брачную» сеть, внутри сети приютившей его самки, служащую исключительно для спаривания.

## 10.4.2. Насекомые

Среди обширнейшего класса насекомых немало таких, строительные конструкции которых поражают воображение своей сложностью и совершенством.

Ручейники. Помимо сооружений общепризнанных строителей – общественных насекомых, большой интерес представляют постройки ручейников.

Личинки этих насекомых живут на дне тихих малопроточных водоемов. Свои «домики», напоминающие маленькие трубочки, они лепят из песка и растительных остатков. Некоторые виды ручейников строят убежища из песчинок, в которые прячутся. Форма и размер используемых песчинок строго определен для каждого вида: внешний вид убежищ служит систематическим признаком при определении их.

Вылупившись из яиц, большие ручейники в студенистом первичном чехлике отправляются на поиски строительного материала. Каждый строительный элемент представляет собой длинную полоску, отрезанную ручейником от окружающих растений. Полоски приплетаются паутиными нитями к стенке первичного чехлика. При этом сначала шелком заполняется выемка между последней уложенной полоской и краем чехлика, а затем отрезанная верхними челюстями новая строительная деталь укладывается на выровненную шелковую основу, поверхность которой смачивается слюной. Так личинка склеивает отдельные полоски и, кроме того, приматывает их крест-накрест паутиной. Каждый новый кусочек немного выступает над предыдущим, так что получается узкая трубка из спирально наложенных листочков – прочная и одновременно легкая конструкция, как раз то, что надо прожорливой личинке, непрерывно снующей в поисках добычи. К концу своего развития личинка ручейника переделывает свое жилище для нужд будущей куколки. Многие виды утяжеляют его с помощью камешков и прикрепляют к субстрату. Оба отверстия чехлика плотно заплетают паутиной, пропускающей, однако, необходимую для дыхания свежую воду. Через две недели готовая к превращению куколка прорезает спереди паутину своими изогнутыми верхними челюстями и выбирается из ставшего ненужным ей убежища. Личинки некоторых видов ручейника, подобно паукам используют ловчие сети достаточно сложных конструкций, позволяющие успешно ловить разнообразную «дичь» в водоемах с разной скоростью течения.

Паутиные убежища личинок насекомых. Гусеницы многих бабочек создают паутиные гнезда без какого-либо плана, просто они беспорядочно ползают по субстрату, в результате чего свободные промежутки покрываются шелковистым покровом, напоминающим по форме брезентовый купол цирка-шапито или что-то вроде мешочка. Наиболее интересные паутиные «шатры» обнаружены у гусениц, живущих сообществами, например у походных шелкопрядов. Эти гусеницы не только живут, но даже зимуют в общих гнездах. Свое название походные шелкопряды получили за то, что они перемещаются «строим» из гнезда к месту кормежки и обратно. Во время этого похода гусеницы постоянно тянут паутиные нити, так что между гнездом и пастбищем образуется прочная шелковая дорога. Паутиные гнезда крупных сообществ гусениц могут достигать более одного метра в длину.

Коллективные гнезда сооружают представители и других семейств бабочек, например горностаевые моли и волнянки, а также совсем не родственные им паутиные пилильщики. Самые прочные гнезда строят гусеницы мексиканской белянки. Эти гнезда напоминают бутылки не только по форме: местное население использует их для хранения и даже для перевозки жидкостей.

Самое известное паутиное сооружение – кокон тутового шелкопряда. После интенсивного поедания листьев шелковицы, продолжающегося в течение четырех недель, вырос-



шая почти до 10 см гусеница шелкопряда свивает внутри рыхлого наружного чехлика плотный шелковый кокон, в котором и окукливается. На изготовление одного кокона уходит до 4000 м шелковой нити, которую люди используют для изготовления шелка.

Для того чтобы свить характерный для своего вида кокон, личинка должна совершать определенные движения паутиными железками, для этого она раскачивает передним концом тела, одновременно сдвигаясь вперед. В результате этого нить ложится восьмерками. Этот основной элемент прядильной деятельности выполняют гусеницы бабочек, личинки ручейников, муравьев, наездников, жуков и других насекомых. Личинки многих насекомых, иногда и взрослые особи, свертывают с помощью паутиных нитей из листьев трубочки или пакетики. Особенно хорошо это получается у гусениц обычной сиреневой моли. Живущие группами гусеницы обвивают кончик листа или его край влажными шелковыми нитями, которые при высыхании укорачиваются, что приводит к дальнейшему скручиванию листа. Внутри свернутого таким образом пакетика создается благоприятный для гусениц микроклимат.

Живущим за счет атмосферного давления некоторым водяным насекомым нужны особые формы заботы о потомстве. Удивительны в этом отношении жуки-водолюбы с их плавучими коконами. Для откладки яиц самка большого водолюба отыскивает на поверхности пруда или тихой заводи лист. Прицепившись брюшком к нижней стороне листа, она прикрепляет к ней с помощью расположенного на брюшке паутинового аппарата толстую паутинную пластинку. Затем, повернувшись кверху спинкой и используя собственное тело как «шаблон», плетет вторую пластинку, соединяя их края. Получается суживающийся паутинный карман, куда откладывается около шестидесяти стоящих рядком яиц. Рыхло сплетенный узкий конец мешочка торчит над поверхностью воды, словно перископ, благодаря чему яйца в заполненном воздухом корабlike сохраняют связь с наружной средой.

Защитные сооружения из пены. Личинки цикадок-пенниц сидят на стебле растения вниз головой, их хоботок погружен в ткани растения-хозяина, за счет соков которого они живут. Избыток воды, которой пенницы снабжены в изобилии, выделяется через задний проход и стекает по личинке, собираясь каплями, состоящими из растительного сока и выделений личинки. Чтобы получить доступ к воздуху, личинке требуется чуть-чуть высунуть кончик брюшка из слизистой пены. Эта пена образуется за счет пузырьков использованного воздуха, выходящего из трахей.

Другого типа защитные конструкции из пены создают личинки слизистого пилильщика. Место кормления на осиновом листе они окружают «забором» из пены, а иногда перекрывают подход к убежищу пенистой загородкой у черешка листа. Клейкая пена содержит салициловую кислоту. Она может отпугивать небольших врагов, например муравьев.

Одиночные пчелы и осы. Эти насекомые, которых Ж.А. Фабр называл строителями-охотниками, ведут одиночный образ жизни, но для хранения пищи и выведения потомства строят жилища в виде ячеек самой разной формы. Самка осы аммофилы с помощью челюстей и передних лапок выкапывает в песке отвесную норку-колодец, расширяющуюся в конце. Оса закрывает вход в норку подходящим камешком и отправляется искать голых гусениц, которых парализует несколькими уколами в главнейшие нервные узлы, но не убивает. Затем оса затаскивает ее в свою норку и там уже откладывает на нее одно яйцо, а потом снова запечатывает гнездо.

Оса эвмена-каменщик, или гончар, сооружает жилище в виде маленького, но достаточно прочного пятимиллиметрового горшочка. Он имеет изящную форму: узкое горло и расширенное днище – истинное произведение керамического искусства. Свое гнездо оса эвмена укрепляет чаще всего на камне, настолько прочно, что его трудно отделить даже ножом. Этот изящный горшочек сделан из известковой пыли и маленьких песчинок. Комочки известкового грунта оса собирает на вытоптаных дорогах, тропинках поля и леса и, пока несет их во рту, смачивает слюной. Из полученной мягкой массы она делает на камне валик – плотный фундамент ячейки. Затем собирает одинаковые по размеру светлые частички пес-

чинок кварца и добавляет в еще не застывшую «цементную» массу горшочка. Так она укладывает валик за валиком, а уже готовый горшочек оставляет затем стоять на воздухе. Внутренние стенки его совсем гладкие, узкое горлышко сделано из чистого «цемента». В готовое жилище она затаскивает парализованную гусеницу и откладывает на нее яйцо. Дверца закрывается одним-единственным кварцевым камешком. Так оса делает одно за другим много гнезд.

Пилюльная оса формирует «пилюлю» из размяченной в воде глины и, зажав ее между ногами и ротовым аппаратом, переносит к месту строительства. Затем она при помощи челюстей и серповидно изогнутых передних ног лепит тонкостенный сосуд. Потом оса начинает таскать в него парализованных насекомых, после чего подвешивает на тонкой шелковинке яйцо и запечатывает горло кувшина комочком глины. Вылупившись из яйца, личинка осы может тут же приступить к еде.

«Квартира» пчелы андрены имеет диаметр 5 мм и длину 25 мм, она роет в почве вертикальный туннель до 15 см, от которого вбок отходят ячейки. Андрены – мастера строительного дела. Их инструмент – два изогнутых зубца по бокам рта. Некоторые из этих пчел поселяются в сухих деревьях, другие строят жилища из камешков, скрепленных смолой сосны, или сосновой же смолой замазывают раковины мертвого моллюска, делая там свои кельи. Встречаются утонченные мастера смоления, мозаики и штукатурки.

Крупная, темная, как черный бархат, с темно-фиолетовыми крыльями пчела-каменщица (халикодома) строит свои гнезда из пыли, смешанной со слюной. Получается твердая масса, которая быстро застывает, не пропуская влагу. Мед этой крупной пчелы – густой, вкусный и может быть употреблен в качестве сладости. Гнезда эти пчелы строят на стенах и больших камнях с южной стороны. Они бывают величиной с персик или кулак, если их делают несколько пчел вместе. Одно такое гнездо может иметь 15 отдельных ячеек. Каждая из них покрыта плотным слоем цемента. Амбарные халикодомы часто образуют колонии от ста до тысячи особей. Их жилища связаны между собой, но каждая пчела работает на себя. Строительным материалом этим пчелам служит только почва.

Пчела мегашила делает жилище из коротких зеленых листьев, которые помещает в отверстия, сделанные земляными червями. Вырезанный листик имеет форму правильной окружности или эллипса.

Существуют также пчелы-плотники и пчелы-шерстобиты. Пчела антидия (шерстобит) строит свое гнездо в сухом тростниковом стебле растения из травы и листьев. Ни одно птичье гнездо не может соперничать с этим чудесным сооружением. Ничего подобного не может быть сделано руками человека, снабженного тонкими инструментами. Пчела сооружает все это при помощи рта и лапок. Медовые мешочки делает из тонкого растительного пуха. Чтобы донести пушинку, выдернутую передними лапками, она захватывает ее ртом, затем накладывает на другую пушинку и летит за следующей. «Если раскрыть тростниковый стебель-гнездо на высоте 20 см», – пишет Фабр», – то в его канале обнаружится набитая хлопчатобумажная колонка, в которой размещено до десяти ячеек. Внешне граница между ними не заметна. Колонка представляет собой целый цилиндр с такими плотно сплавленными одна с другой ячейками, что если потянуть за один край, потянутся все как одно целое». Но делалось все это отдельно. Не разорвав тонких стен цилиндра, нельзя увидеть полные ячейки меда. Форму гнезда определяет внутренний канал тростника. Иногда оно имеет форму наперстка, но во всех случаях гнездо закрывается большой задвижкой из грубого серого пуха. Облюбовав пушистый стебель, пчела антидия вращается вокруг него до тех пор, пока не соберет весь материал. Из вырванных челюстями ворсинок она делает шарик величиной с горошину, который несет передними лапками к строению. Есть виды антидий, которые собирают смолу, а не растительный пух. Их можно наблюдать в старых каменоломнях. Интересно отметить, что никаких специфических анатомических различий между пчелами, собирающими смолу или растительный пух, нет. Очевидно, эти поведенческие различия эволюционно достаточно молоды. Интересные направления инстинкта могут наблюдаться у маленьких одиноких галикт. Пчела этого вида делает в земле норки и там строит ячейку. В выкопанном

общем входе всегда собирается несколько пчел, но каждая копает самостоятельно ответвление для своей ячейки. Это один из видов «кооперации»: жилище с отдельными квартирами, но общим входом. Некоторые авторы считают, что каждая из галикт работает сама для себя, а совместная работа пассивна и проявляется только при общих нуждах, например при чистке общего хода. Когда колония увеличивается и общий вход становится тесным, некоторые насекомые роют другие норки, которые могут сообщаться с первыми. И тогда почва около гнезда превращается в лабиринт.

Ведущие одиночный образ жизни, пчелы стенные антофоры челюстями выгрызают в глиняной стене вильчатые ходы. В них пчела устраивает последовательно три-четыре ячейки, в каждую помещает яйцо и запас нектара с пыльцой. Ячейки разделены глиняными стенками, вход запечатывается глиняной пробкой. Подмешанная к глине слюна придает стенкам ячеек и пробке повышенную прочность. Кроме того, высохшая слюна обладает сильной водоотталкивающей способностью, поэтому она хорошо защищает будущее потомство от сырости и плесени, пожалуй, самых опасных врагов гнездящихся в земле насекомых.

Интересные гнездовые камеры сооружают пчелы-листорезы. Острыми челюстями они вырезают кусочки листа, свертывают их и несут к гнезду и затаскивают внутрь, в ходы, проделанные в трухлявой древесине. Здесь пчела разворачивает листочек и крепко прижимает его к стенке гнездовой камеры. Из нескольких овальных кусочков получается нечто вроде наперстка или кончика сигары. Круглые кусочки используются как крышки, причем крышка одной камеры одновременно служит полом для следующей. Так продолжается до тех пор, пока весь ход не будет заполнен зелеными наперсточками. Пчелы-листорезы устраивают гнездовые камеры в полых стеблях растений, в чужих или самостоятельно проделанных ходах в древесине, а также в трещинах камней или в земле.

Бумажные осы. Бумажные осы живут небольшими сообществами. Они устраивают свои гнезда с удивительной ловкостью и отличаются также особенной свирепостью и воинственностью. У них есть разившиеся самки и недоразвившиеся – рабочие осы, которые именно и занимаются возведением построек. Бумажные осы сооружают многоэтажные соты и окружают свои гнезда многослойной оболочкой. Материалом для постройки их гнезд являются пережеванные особым образом растительные вещества, так что получается род папки или картона. Гнезда состоят из сот, но не двойных, а расположенных только в один ряд и притом отверстием вниз. Способы прикрепления гнезда и его расположения очень разнообразны. Иногда соты прикрепляются к нижней стороне листа, иногда располагаются на ветках или прикрепляются к стволу. В простейшем случае гнездо располагается в виде розетки и состоит из одного или нескольких рядов шестигранных ячеек. Но в большинстве случаев весь сот окружается еще особой оболочкой, а сбоку лишь один леток. У кайенской черной осы гнездо достигает иногда в длину нескольких метров. Наружная форма осинового гнезда в большинстве случаев яйцевидная или шаровидная. Иногда же ячейки располагаются как бы отдельно и соединены между собой лишь столбиками.

Медоносные пчелы. Из всех 20 000 видов пчел лишь медоносные пришли к настоящим семейным сообществам.

Сообщество пчел, населяющих улей, вместе с приплодом, запасами и восковыми строениями называют «семьей». Нормальная семья состоит летом из 40–80 тысяч взрослых пчел – потомства одной матки, единственной яйцекладущей самки во всем улье. Численность семьи постоянно увеличивается, поэтому в улье не прекращается работа по строительству новых сот. Во время работы внутри каждой грозди строительниц поддерживается температура 35°C. Такая температура необходима пчелам для лучшего выделения воска. Работа над новым сотом начинается обычно сразу в двух-трех точках на крышке улья. Наевшись досыта, пчелы начинают выделять на своем теле воск, который потом счищают лапками друг у друга. Пережевывают его и, смешав со слюной, возводят из этого пластичного материала ровные постройки. Таким образом, каждая пчела заключает в себе и поставщика материала,

и архитектора, и работника. Постройка каждой отдельной ячейки сот начинается с выведения длинной низкой зигзагообразной стенки, к которой прилаживается другая пластинка в горизонтальном направлении, образующая дно. Вся постройка состоит из шестигранных призматических клеточек, каждая сторона которой вырезана математически правильно. Ячейки сразу строятся окончательной формы, каждый угол первоначально равен  $120^\circ$ . Форма шестигранника закреплена наследственно; пчелы «украшают» шестигранным узором даже сооружаемые ими округлые маточники. Шестигранные восковые соты пчел не имеют себе равных по экономии места, материала, по емкости и прочности. В сотах к каждой ячейке примыкают по шесть смежных ячеек с боков, каждая грань ячейки и ее основание используются на две стороны. Никакое другое расположение воска не может дать более рациональной фигуры. Задача решена в пространстве и в полном соответствии с высшей математикой. В сущности, пчелы строят цилиндрические ячейки в шестиугольниках из отвердевшего воска. Эта форма сохраняется постоянно. Она обеспечивает наилучшую прочность данной конструкции. Полные пчелиные соты остаются стабильными и твердыми при любом наклоне; не гнется и не разбивается ни одна из запечатанных ячеек, хотя все их восковые стенки весьма тонкие.

В сотах медоносной пчелы имеются ячейки трех разных форм, имеющих разное назначение: для выведения новых маток и трутней, для выведения рабочих пчел и для откладывания запасов меда. Однако, отличаясь в деталях, ячейки, независимо от своего назначения, сохраняют общий принцип построения.

Муравьи. Муравьи живут сообществами, еще более обширными, чем пчелы. В семье муравьев одновременно присутствуют особи трех типов: крылатые самки, крылатые самцы и бескрылые рабочие муравьи, которые так же, как и пчелы, представляют собой недоразвитых самок. Среди рабочих бывают иногда еще особое сословие солдат, которые отличаются большими размерами, имеют большую голову и мощные челюсти.

Различают пять главнейших типов постройки муравейника:

Земляные гнезда.

Древесные гнезда, которые устраиваются в гнилом дереве. Муравьи при этом содействуют скорейшему гниению дерева и уничтожают притом массу паразитов.

Картонные гнезда, которые строятся из пережеванных древесных стружек, скрепленных клеем слюной.

Сложные гнезда, которые строятся отчасти по одной, отчасти по другой системе; таким образом возводят свои постройки рыжие муравьи.

Гнезда, построенные в различных щелях стен, трещинах камней или в человеческих жилищах.

Чем меньше общество, тем проще устройство гнезда, но у больших обществ постройка принимает грандиозный характер, состоит из бесчисленного множества коридоров, всевозможных ходов, камер, располагается во много этажей. Иногда в одном и том же гнезде живут муравьи нескольких видов, причем их взаимные отношения бывают очень разнообразными. Всеми постройками в гнезде занимаются исключительно рабочие муравьи, главным их орудием являются мощные челюсти. Если в каком-либо гнезде разделение на сословия более совершенно, то и разделение труда достигает высшей степени.

Всякий может наблюдать муравейники рыжего лесного муравья коллективные жилища муравьев, до 20 этажей над и под поверхностью почвы. В нем поддерживается равномерная температура. Прочность этажей обеспечивается смешением и переплетением древесных частиц, камешков, листьев, соломки и др. Каждый кусочек там так пригнан и выровнен, что общая конструкция не только не разрушается, но и не пропускает дождь и снег. Каждую ночь входы закрываются, а утром открываются вновь.

Поразительную работу делают африканские и южно-азиатские муравьи-портные. Они строят гнезда из листьев. Муравьи, сидя на листьях, начинают притягивать челюстями соседние листы и складывают из них нечто вроде кульки, другие муравьи-рабочие приносят из

материнского гнезда личинок третьего возраста, увеличенные слюнные железы которых дают паутиновый секрет, и выделяемыми ими шелковистыми нитями «сшивают» края листьев. Из тех же нитей они делают круглые входы и галереи. Часто муравьи-портные образуют длинные цепи, чтобы соединить два листа или перекрыть щель.

Муравьи ведут грандиозное дорожное строительство. В простейшем случае они лишь убирают с дороги препятствия. Иногда некоторые виды так убирают все лишнее, что получается траншея, погруженная в почву. У собирателей семян и грибоводов различаются транзитные и кормовые дороги. У муравьев-листорезов кормовые дороги могут достигать в длину до 800 метров. Некоторые виды этих муравьев накрывают заглубленные в почву кормовые дороги земляной крышей подобно тому, как это делают муравьи, собирающие медвяную росу.

Термиты. Многие натуралисты отмечают, что нет ничего загадочней и фантастичней архитектуры жилищ термитов, которая изменяется в зависимости от географических условий, наличия строительных материалов и различна у разных видов самих строителей. В густых лесах экваториальной Африки и на широких равнинах саванн маленькие и большие термиты встречаются часто. Их жилища имеют разную форму, которая указывает на отличия обитателей. Например, жилище в форме гриба, диаметр которого в верхней части – наибольший. Такое жилище имеет африканский термит кубитермис. Оно сооружено из песчинок, сильно смоченных водой. Гнездо такое прочное, что от него трудно отломить даже кусочек.

Термиты вида беликозитермис строят самые большие термитники. Они достигают 8 м в высоту и весят до 10 т. Сверху воздвигается высокий правильный конус, как у хижины туземцев. С расширением колонии растет над общим основанием и число куполов. Термитное жилище закрыто большой, сложной защитной башней, внешний пласт которой имеет толщину несколько сантиметров. По нему можно стучать, можно класть сверху деревья и камни – жилище останется без повреждений. Около порта Дарвин в Австралии строят жилища термиты амитермис. Высота жилищ – до 4 м, длина – до 3 м и более, а ширина небольшая. Эти термитники могут служить путешественнику своеобразным компасом, указывающим, где север и где юг, так как восточная их сторона выпуклая, а западная – вогнутая. Такая ориентация этих жилищ не случайна. Они представляют настоящую защитную стену от холодных северных ветров и перегрева в полдень. Стены, обращенные на восток и запад, нагреваются только утром и вечером. В африканских саваннах можно встретить наземные термитники, имеющие простой внешний вид. Они широкие и круглые, выше человеческого роста, а в их основании много входов, внутри которых есть галереи, достигающие влажных слоев почвы. Некоторые термиты строят жилища на наклонно растущих огромных деревьях. Эти древесные термитники всегда связаны с почвой через галереи и входы.

Жилище у термитов рода беликозитермис имеет следующее внутреннее устройство. Центральная его часть – это настоящее гнездо, где находится родительская пара. Стена имеет полукруглую форму диаметром до 1 м и сделана из глины. По связанным с гнездом галереям непрерывно двигаются термиты. Центральная часть отделена от внешней защитным пластом с воздушным пространством, пронизанным множеством пластинок и пилонов для укрепления постройки. Воздушный слой между двумя стенами защищает жилище от охлаждения и перегрева. Как бы ни согревалась или ни остыла внешняя стена, температура в жилище постоянно держится около 30°C. В средней части есть большое воздушное пространство, огороженное двойными стенами. Стены термитника представляют собой сложный лабиринт галерей и входов, по которым движутся термиты: работники, сторожа, крылатые мужские и женские особи-производители. В таком жилье необходим влажный воздух, поэтому строится оно вблизи воды, в местах с почвенной влагой.

Галереи термитников глубиной до 15 м были обнаружены в Казахстане. В Сахаре и Южной Африке водоносные галереи достигают 34 м, в них непрерывно снуют термиты, переносящие глиняные частицы, наполненные влагой. Через галереи в жилище поддерживает-

ся постоянная влажность. Но такие жилища должны и проветриваться. Установлено, что одна колония с 2 миллионами особей и общим живым весом около 20 кг нуждается в 1200 л воздуха в сутки. Проветривание совершается через входы и воздушные каналы, которые находятся наверху и проходят через центральную часть термитника. И все-таки процент углекислого газа в термитниках всегда высокий, смертельный для человека. В термитниках обычны грибки, выращиваемые на древесных опилках, смешанных со слюной. Размер грибниц от грецкого ореха до человеческой головы. Термиты все время их искусственно увлажняют. Грибные организмы перерабатывают растительную клетчатку в углеводы и белковые вещества, которые служат пищей личинкам.

### **10.4.3. Рыбы**

В целом для данной группы позвоночных не характерно строительство убежищ. Жилые постройки в виде нор выкапывают некоторые донные виды, обитающие в мелких и периодически пересыхающих водоемах. Сравнительно небольшое количество видов рыб сооружает некоторые постройки для откладки икры.

Фактически уникальной особенностью обладает небольшая пресноводная рыбка колюшка, строящая самое настоящее гнездо из стебельков травы, оплетая ими стволы кустов или надводных растений. Особенности инстинктивного поведения колюшки были хорошо изучены Н. Тинбергеном. Строительством гнезда, которое продолжается в течение нескольких дней, занимается самец. Водоросли, используемые в качестве строительного материала, он скрепляет при помощи выделяемой им слизи. Убрав ненужные остатки, рыбка быстрыми движениями создает в гнезде ток воды. Когда гнездо совсем готово, самец ищет подругу. Иногда в гнездо откладывает икру несколько самок. Самец сторожит гнездо, следит за мальками и все это время не ест.

Рыбы из группы лабиринтовых строят плавающие гнезда из пузырьков воздуха в виде пенных «шапок». Тропические большеротые рыбы выкапывают своим огромным ртом норы глубиной до метра и облицовывают их изнутри камешками и раковинами моллюсков. На дне вертикальной шахты, обычно под камнем, строитель выкапывает одну или несколько жилых камер, форма которых значительно варьирует в зависимости от характера грунта. Часов через семь большерот выравняет грунт вокруг «новостройки», чтобы ее не было заметно.

Когда водоем, где живут африканские протоптерусы, во время засухи начинает уменьшаться, рыбы закапываются примерно на полметра в глубину в ил, пользуясь способом оттеснения субстрата. Если грунт оказывается плотным, то рыба начинает, держась вниз головой, выкусывать субстрат. Она разжевывает кусочки грунта, а размельченный и смешанный с водой материал выбрасывает через жаберные щели и гонит ударами плавников к выходу. В конце прорытого хода рыба свертывается U-образно так, чтобы голова прикрывала хвост. Выделяемая кожными железами слизь постепенно обволакивает ее со всех сторон, и, в конце концов, она оказывается заключенной в прочной, проклеенной слизью капсуле из ила. Теперь рыба связана с наружной средой только воздушным каналом с узким отверстием, изогнутые края которого открываются прямо в рот.

С помощью обоняния многие рыбы удивительно точно находят место, где сами когда-то появились на свет. Здесь, в быстрых ручьях с галечным дном, самки мощными ударами хвоста выбивают нерестовые ямы глубиной 20 см и длиной до 2 м. Отложив икру, которую тут же осеменяет самец, самка ударами хвоста закидывает ее песком и галькой. Спрятанные икринки благополучно развиваются, и через несколько месяцев из них вылупляются мальки.

### **10.4.4. Земноводные**

Сложная строительная деятельность не характерна для этой группы позвоночных. Многие наземные амфибии используют в качестве укрытий норы грызунов и естественные

пещерки, ниши, стволы и кору упавших деревьев и т.д. Немногие виды роют норы, имеющие достаточно примитивное строение. Например, обыкновенная чесночница способна закапываться в землю на несколько десятков сантиметров. Многие околотовные виды во время засухи закапываются в ил.

Некоторые земноводные строят жилища только для того, чтобы вывести потомство.

Бразильская лягушка длиной 8–9 см – одна из самых больших древесных лягушек. Во время размножения она спускается с дерева и на береговой полоске болота сооружает гнездо-атолл, диаметр которого около 30 см, а высота 10 см. Сооружением гнезда занимается самец. Самка кладет яйца в маленький искусственный атолл, отделенный от водоема своеобразной дамбой. Другая бразильская лягушка выводит потомство прямо на дереве. Для этого в открытых дуплах сломанных вертикальных стволов она делает бассейны, предварительно смазав их стенки смолой. В период дождей бассейн наполняется водой, и в него лягушка откладывает яйца. Еще одна из бразильских лягушек строит гнезда на свисающих над водой листьях растений. Вход в гнездо направлен к воде, чтобы головастики, вылупившись, падали в воду. Самки Веслоногих лягушек откладывают икру в пенистые гнезда на свисающих над водой ветках, листьях или на камнях у берега водоема. Вместе с икринками они выделяют из клоаки слизистую жидкость, которую взбивают задними ногами в густую пену. Во время спаривания самец сидит на спине у самки. У некоторых видов они принимают участие во взбивании пены. После икрометания самка своими длинными ногами формирует из слизистой массы яйцевидный ком и крепко прижимает к нему расположенные рядом листья, чтобы они со всех сторон окружали кладку. Белая поначалу слизь вскоре становится снаружи суховатой и подсыхает, а внутри, по мере развития икры, разжижается. Так создается для головастика миниатюрная лужица, в которой они живут за счет запаса желтка, пока тропический дождь не смоет их вместе с родным домом в воду.

#### 10.4.5. Пресмыкающиеся

Подобно амфибиям, строительная деятельность рептилий достаточно примитивна и в основном ограничивается рытьем весьма простых нор. Так например, черепаха-гофер, обитающая в сухих прериях юга Северной Америки, и подобные ей спасаются от полуденной жары в самостоятельно выкопанных норах, как и многие настоящие ящерицы. Молодые крокодилы выкапывают в берегах водоемов глубокие норы, где прячутся от склонных к каннибализму родичей.

Многие пресмыкающиеся роют норы или сооружают другие сооружения для откладки яиц. Все черепахи откладывают яйца на суше. Они выкапывают задними лапами ямку в земле, смачивая грунт из клоакальных пузырей, откладывают туда удлиненные овальные яйца, а затем засыпают ямку землей, выравнивая поверхность.

Крокодилы сооружают гнездовую кучу вроде инкубатора и охраняют ее. Некоторые крокодилы, например нильский, закапывают яйца на ровных берегах с мягким грунтом. Крокодилы, живущие в реках, где нет песчаных берегов, например восточно-азиатский гребнистый крокодил и миссисипский аллигатор, строят метровой высоты гнезда из гниющего растительного материала, который при брожении выделяет много тепла. Такой же принцип естественных инкубаторов используется и у большеногих, или сорных, кур.

#### 10.4.6. Птицы

Наряду с общественными насекомыми, птицы демонстрируют исключительно сложную и разнообразную строительную деятельность. Эта особенность птиц связана, главным образом, с размножением, и только сравнительно немногие виды используют гнездовья вне этого сезона. Вообще строительство гнезд является одной из самых характерных черт, присущих птицам. Тип и форма гнезда входят в состав характеристик вида.

Гнезда древнейших птиц. Когда в процессе эволюции появились первые гнезда птиц,

неизвестно. Этот заметный этап в жизни пернатых не был отмечен в «календарях» геологической эпохи. В них отразились обособление птиц от ящеров, появление чудо-птицы с зубами, птицы-ящера, а также первоптицы (архиоптерикса), которая все еще предпочитала лазать, прыгать с ветки на ветку, а не летать. Первоптицам было необходимо место, где бы они смогли безопасно снести яйца и согреть их. Постепенно они начали переплетать сухие ветки с листьями и закреплять на них яйца, на которые можно было лечь и, согревая, сократить время, необходимое для выведения птенцов. Можно только предполагать, какими поначалу грубыми были эти гнезда, и сколько яиц из них выпадало. Возможно, вначале первоптица совсем не высиживала яйца, так как температура ее тела хотя и была постоянной, но все же недостаточно высокой. Птенцы вылуплялись на деревьях, но все еще, как у ящерицы, от обогрева солнцем. Но в конце мезозойской эры теплый и влажный климат стал сухим, с резкими сезонными и суточными колебаниями температуры. Яйца в гнезде нужно было уберечь любой ценой. Основной смысл высиживания сводился, видимо, к ускорению развития зародышей.

Типы птичьих гнезд. Сложность строения птичьих гнезд и места, которые выбирают птицы для гнездования, напрямую зависят от специализации и места обитания данного вида. По характеру гнездования всех птиц можно разделить на целый ряд групп. Птицы морских побережий, гнездящиеся на уступах круто обрывающихся в воду скал, – обитатели птичьих базаров кайры, чистики, некоторые виды чаек, – гнезд практически не строят и откладывают яйца прямо на голые камни. Не строят гнезд, откладывая яйца в небольшие выемки в грунте, некоторые кулики, обитающие на берегах морей и рек, а также и некоторые наземные птицы, например козодой. Пингвины Адели делают гнезда-пирамидки из камней. В случае если гнездо будет залито водой, птица снова собирает камни и делает пирамидки выше, чтобы вода не доходила до них.

Гнездящиеся на земле утки и гуси строят достаточно комфортные гнезда, используя в качестве внутренней выстилки гнезда свой пух. Обыкновенные кряквы сооружают гнезда-ямки. Они роют в земле небольшую лунку, затем застилают ее растительными материалами, которые находят неподалеку от гнезда, и выщипанными из собственного тела пуховыми перьями. Когда насиживающая яйца самка уходит кормиться, она обычно накрывает яйца пухом. Похожие гнезда строят и гнездящиеся на земле куриные.

Многие водные и болотные птицы строят достаточно комфортабельные гнезда на высоких кочках, пнях или поваленных деревьях. Некоторые виды куликов и уток гнездятся в дуплах. Цапли гнездятся высоко на деревьях. Большая и серошекая поганки устраивают гнезда на маленьких плавучих островках из водных растений, которые они сооружают специально для гнездования. Целый ряд видов птиц, обитающих у воды, роют норы в обрывистых берегах. Так, обыкновенные зимородки выкапывают земляные норы на обрыве у реки или озера. Птица с разлету долбит клювом землю, а затем ее, уже разрыхленную, выбрасывает наружу. Таким образом, зимородок выкапывает нору длиной до 1 м, на конце расширяющуюся в гнездовую камеру. Подстилкой в гнезде служат косточки и чешуя съеденных рыбок, размягченные пищеварительным соком, не переваренные и оторванные птенцами. Береговые ласточки, роющие норки по обрывам берегов, подобно многим норным млекопитающим, при рытье используют лапки. Их норы также порой достигают длины до 1 метра. Обычно они гнездятся большими колониями, существующими в течение многих лет. Пустующие норы в колонии ласточек охотно используют птицы других видов, например воробьи. Гнездящиеся в зарослях тростников и прибрежной травы камышевки вьют гнезда из травинки в виде изящной корзиночки, оплетающей стебли тростника.

Птицы, живущие на открытых пространствах, таких как степи, заливные луга в поймах больших рек и т.п., гнездятся либо на земле, либо на отдельных деревьях, утесах скал или постройках человека. Многие птицы гнездятся в пещерах и норах обрывистых склонов, а некоторые птицы занимают оставленные жилища термитов.

Наиболее разнообразны постройки птиц, обитающих в лесных зонах. Здесь встречаются и виды, гнездящиеся на земле, и дуплогнездники, и строящие гнезда у основания крупных



веток, и подвешивающие свои постройки на концах ветвей.

Гнездящиеся на земле пеночки строят шаровидные шалашики из травы, хорошо замаскированные снаружи, внутреннюю выстилку они делают из большого количества растительного пуха и перьев птиц. Зарянки размещают свои гнезда в расщелинах корней выворотней, в кучах валежника или трещинах коры. Их гнезда также прекрасно замаскированы, поскольку их внешняя основа строится из окружающего подручного материала. Дятлы выдалбливают своими клювами дупло, изгибающееся вниз. Синицы гаички выщипывают своими клювиками дупло в трухлявых деревьях. Многие птицы-дуплогнездники используют естественные дупла или старые дупла дятлов. Конструкция гнезда внутри дупла носит строго видоспецифический характер. Так, у дятлов на дне гнездовой камеры в качестве подстилки лежит лишь немного древесной трухи и щепочек, гнезда мухоловок пеструшек состоят из сухих листьев, пленок коры сосны и тонких травинок, составляющих внутреннюю выстилку; гнезда синиц содержат в основном мох, тонкие травинки и шерсть разных животных. У азиатских птиц-носорогов самец замуровывает в дупле насиживающую яйца самку, таким образом, что снаружи остается только ее голова. Самка остается взаперти в течение всего периода насиживания и выкармливания птенцов. Когда птенцы вырастают, она разрушает глиняную кладку гнезда и выходит на свободу. Во время затворничества самку и птенцов кормит самец.

Дрозды располагают свои, довольно массивные, гнезда на изломах стволов деревьев или в основании крупных ветвей. Эти гнезда изнутри бывают вымазаны толстым слоем смеси глины с древесиной, склеенных слюной птиц. Так как кусочки гниющей древесины, использованные для строительства, часто содержат в себе гифы светящихся грибов и бактерии, гнездо певчего дрозда иногда светится во мгле.

Красноголовые королики строят свое гнездо в среднем 18 дней. Строительство гнезда можно разделить на три фазы.

Закладка гнезда: веточки на месте будущего гнезда со всех сторон обматываются паутиной и связываются паутиными нитями в трехмерный остов без дна.

Отделка-каркас усиливается за счет добавления мха. В этой фазе птицы используют паутину все реже, а в конце таскают только мох.

Выстилка – отделена от предыдущей фазы заметной паузой: какое-то время птицы не носят гнездового материала, а затем самка сама таскает в течение недели только шерсть и перья. При внутренней отделке гнезда суживается и приподнимается входное отверстие.

Красноголовый королек использует для второго и третьего выводков первое гнездо, обязательно обновляя за 6–10 дней его внутреннюю выстилку. От переохладения потомство королек защищает слой перьев и рыхлого мха. Жилища гнездящихся в горах королек крупнее и компактнее, чем у равнинных, а их средний слой и выстилка почти втрое толще. Подобная закономерность описана и для других птиц, а также млекопитающих, например для мышей.

Самые сложные и разнообразные гнезда строят небольшие птички в тонких ветвях деревьев. Исключительно красивая золотисто-желтая иволга сооружает свое висячее гнездо-гамак в кронах деревьев из маленьких кусочков древесной коры, старых листьев и стеблей травы, из растительных волокон, перьев и шерсти. Снаружи оно замаскировано мхом, поэтому между зелеными листьями дерева заметить его трудно. Гнездо расположено таким образом, что оно всегда остается в горизонтальном положении, независимо от перемещения птенцов. Иволга строит свое жилище по направлению веток и всегда находит такое место, где оно будет устойчивым.

Синица-ремез строит свое висячее жилье из цветущего белым пухом тополя. Форма и размер его напоминают рукавицу с одним пальцем. Эта маленькая птичка распространена в Азии, средней, южной и юго-восточной Европе. Живая и подвижная, как все синицы, она, как только прилетает, сразу начинает искать место для строительства, выбирает тонкие ветки ивы, нависшие над водой на высоте 2–3 м. Главным мастером-строителем является самец.

Самка участвует только в окончательной отделке гнезда. С длинным волокном в клюве самец летает вокруг облюбованной раздваивающейся веточки, закрепляя конец волокна и крепко приматывая его. Из длинных гибких соломинок, лыка, размочаленных стеблей крапивы и корешков он свивает вокруг развилки кольцо диаметром около 25 см. Оплетая все кольцо ровными волоконцами, птица сооружает «корзинку с ручкой». Вначале гнездо синиц имеет широкий вход, который потом становится все уже и уже из-за вплетения в него все новых волокон и в конце концов приобретает вид удлинненного рукава. Завершив строительство продолговатого узкого входа, птицы принимаются уплотнять гнездо внутри при помощи древесного пуха, который носит самец. Самка, находясь в гнезде, принимает подаваемый ей материал и облицовывает им стены. Все дырки тщательно забиваются пухом с семян ивы, тополя или рогоза. В некоторых случаях ремезы начинают использовать материал старых гнезд или воровать его из гнезд других строителей, что зачастую приводит к дракам птиц. Весь период строительства гнезда занимает около двух недель.

Интересные гнезда сооружают обитающие в Индии птицы-портные. При постройке гнезд они буквально сшивают листья, вставляя в них скрученные паутинки или растительные волокна. Если посмотреть на гнездо снаружи, оно выглядит как сшитое хорошей иглой. Птица-портниха из Юго-Восточной Азии в качестве основы для гнезда использует один большой зеленый лист, свертывая его лапками и клювом. Она прокалывает клювом дырочки сквозь налегающие края листа и протаскивает в них искусно скрученные волокна хлопка, гибкие стебельки трав и даже паутинки. Чтобы шов не расходился, птица закрепляет его узелками, да и пушистые кончики использованных ею «нитей» сами по себе хорошо удерживаются маленькими отверстиями. Внутри готового кулчка птица-портниха вьет гнездо из растительного пуха, шерсти животных и другого мягкого материала. Снаружи его трудно заметить. Под неустанной опекой родителей в легкой зеленой люльке благополучно вырастают птенцы.

Большой полиморфизм по строению гнезд наблюдается внутри семейства ткачиковых. Они широко известны благодаря своим искусно сплетенным гнездам.

Так, домовый воробей устраивает «детские» в дуплах деревьев или в дуплах зданий. Гнезда, размещающиеся в узких полостях, обычно открытые; в просторных полостях воробьиные гнезда имеют крышу, а в кустах или на деревьях они расположены открыто и имеют форму шара. Более сложно устроено гнездо с двумя входами сероголового воробьиного ткачика. Вообще формы гнезд этих птиц весьма различны. Настоящие ткачики используют принцип петли, в которую продевается свободный конец волокна. Бесчисленное множество петель и узлов придают их «ткани» дополнительную толщину и прочность. Немаловажную роль играет и цвет гнезда – охотнее самки выбирают ярко-зеленые тона. Самцы в течение жизни набираются опыта и совершенствуют свои конструкции. Ткачики склонны к коллективному гнездованию. Довольно больших размеров достигают коллективные гнезда общественного ткача. Одно из гигантских сооружений имело 7 м в длину, 5 м в ширину и 3 м в высоту.

Удивительные сооружения строят для привлечения самок самцы птиц семейства шалашников, или беседковых, обитающих в Австралии и новой Гвинее. В период ухаживания за самками самцы строят на площадках для токования шалаша, или беседки. В центре беседки находится разукрашенное птицей деревце, а сводчатый коридор ведет из беседки на очищенную площадку для тока. Для украшения птицы используют перья, раковины, кусочки костей, надкрылья жуков и цикад. Весьма охотно используют шалашники и всякую мелочь, которую можно позаимствовать у человека: пуговицы, бусинки, кусочки стекла, монеты, разноцветные бумажки и т.п. При этом все то, что выбирают эти птицы, хорошо сочетается по цвету с украшениями природного происхождения. Самцы некоторых видов раскрашивают стенки беседок соком синих ягод. Для этого они изготавливают специальные кисточки, представляющие собой кусочки коры или древесных волокон, которые птицы предварительно расщепляют клювом. Самец атласного шалашника отыскивает в глубине влажного тропического леса Восточной Австралии свободное от подлеска место и там, на площадке пример-

но в квадратный метр, тщательно убирает все «лишнее». Затем он сооружает платформу из беспорядочно разбросанных веточек, в которую втыкает двумя параллельными рядами множество голых прутиков, так что образуется узкий коридор, вытянутый всегда в направлении с севера на юг. Перед южным входом птица раскладывает целую коллекцию различных ярких предметов. Золотой шалашник воздвигает вокруг двух тонких стволиков высокие колючие башни из хвороста. Почти метровый промежуток между башнями он украшает белыми цветками и прочими светлыми частями растений. Рядом с этими удивительными сооружениями самцы совершают брачные танцы.

Обычно гнезда используются птицами для выращивания одного выводка. Исключение составляют огромные гнезда крупных птиц. Так, например, крупные орлы и аисты сооружают прочные гнезда из толстых и длинных ветвей. Они могут достигать веса до 2 т и быть использованы в продолжение многих лет целым рядом поколений. Известны случаи, когда такое гнездо использовалось орлом 36 лет, пока буря не свалила дерево, на котором оно было построено. Другой автор сообщал, что гнездо белого аиста, в котором обитали разные поколения птиц, существовало 400 лет. Некоторые экзотические птицы строят своеобразные гнезда-общежития, например южноафриканский черный ткачик. Каждая птичья пара имеет свое место в общей постройке, сделанной из травы и листьев, под общей крышей. В таких коллективных гнездах селится по 200–500 птиц. Для совместной защиты многие птицы строят гнезда не под одной крышей, а как бы колониями. Такие гнезда встречаются у чаек, пингвинов, фламинго. Классические примеры колоний представляют собой птичьи базары колонии ласточек-береговушек, грачей. Гнездо с отдельными «комнатами», как бы гнездо-квартиру, строит бразильская птица-печник. Она делает из глины широкий горшок, внутри разделенный перегородками. Заднее помещение служит для высиживания птенцов, среднее – столовой, а в передней обитают самец и птенцы. Подобную квартиру сооружают и африканские цапли. Она располагается на дереве и достигает 2 м в диаметре.

Южноамериканская птица – рыжий печник строит удивительное сооружение из глины, коровьего помета, соломы и веточек. Сначала птица строит глиняный фундамент, затем боковые стенки, крышу и перегородки внутри помещения. Такой способ строительства, особенно проход между перегородкой и крышей, гарантирует потомству надежную защиту от врагов.

Гнезда из глины, ила и земли лепят также многие виды ласточек. Форма их гнезд варьирует от чашевидной до колбовидной с длинным горлом. Форма гнезда ласточек четко видоспецифична.

#### **10.4.7. Млекопитающие**

Постройки млекопитающих часто связаны с запасанием пищи, выращиванием детенышей, с потребностью в зимнем сне или просто в отдыхе. Различные звери строят гнезда и норы в земле, в дуплах деревьев и на ветвях. Всех млекопитающих по их отношению к убежищам можно разделить на три биологические группы.

Не нуждающиеся в убежищах в течение всей жизни, например китообразные, многие ластиногие, копытные и ряд других.

Использующие убежища лишь в определенные биологические периоды: во время рождения и выкармливания молодых, для спячки и т.п. Таковыми являются крупные наземные хищники, кабаны, ежи и др.

Тесно связанные с убежищами и не способные существовать без них на протяжении всей жизни. К данной группе относится подавляющее большинство наземных и полуводных мелких и среднего размера видов. Это многие сумчатые, насекомоядные, рукокрылые, мелкие и среднего размера хищники, почти все грызуны и др.

Из млекопитающих, использующих убежища лишь в определенные биологические периоды, можно выделить группу «логовников», являющуюся как бы переходной к следующей

категории – «норников». Детеныши логовников рождаются хорошо развитыми, способными иногда в первые же дни следовать за взрослыми. Поэтому убежища логовникам нужны в большинстве случаев на короткий срок и, естественно, они не отличаются сложностью. Простейшее логово представляет собой небольшое естественное или вырытое животным (в грунте или в снегу) углубление под кустом, деревом, скалой, в густом травостое и пр. Такое логово («лежка») служит для отдыха, сна и реже – для укрытия детенышей, например, у зайцев. Некоторые звери «благоустраивают» свои логова. Кабаны, например, нагромождают в избранном под логово месте большую кучу сухой травы, мха, веток и листьев, которые служат им как постелью, так и крышей. Самка с новорожденными поросятами занимает отдельное логово. Зимой иногда образуются большие групповые логова, в которых собирается целое стадо из 10–15 голов. Ежи прикрывают вырытое в земле углубление сухой листвой (получается своего рода шалаш). В южных областях такие логова служат и зимним убежищем. Погребенные под снегом, они превращаются в укрытия, где зверьки проводят спячку.

Сходным образом устроена и медвежья берлога. Первоначально – это логово с постелью из мха, сухих листьев, устроенное где-либо в буреломе, под корневым выворотом и пр. Занесенное снегом вместе с лежащим в нем зверем, логово превращается в берлогу, т.е. большую камеру, в которой медведь проводит зимний сон и где у самки появляется потомство. Белый медведь устраивает глубокую снежную нору, отыскивая места, где имеется большая толща снежного покрова, наметенного ветрами. В областях с очень морозной малоснежной зимой бурые медведи зимуют не в логовах, а в неглубоких земляных норах.

В некоторых случаях логовники настолько углубляют свою лежку, что превращают ее в полунору, а иногда и в настоящую нору. Так поступают, например, зайцы в местах, где их постоянно тревожат пернатые хищники или требуется укрытие от сильного мороза или от палящих лучей солнца.

Норы звери выкапывают или выгрызают в почве, древесине, снегу, слежавшейся соломе или другом плотном субстрате. Норы – наиболее совершенный тип убежищ млекопитающих. Они служат надежным укрытием как от неблагоприятных абиотических воздействий, так и от не норных хищников. Благоприятный режим тепла и отчасти влажности воздуха поддерживается с помощью теплоизолирующих свойств гнезда, прогревания его телом зверька и благодаря расположению гнездовой камеры на той глубине, где в данный период температура почвы наиболее соответствует потребностям вида.

По назначению и особенностям строения норы млекопитающих могут быть подразделены на две основные категории: временные, или защитные (кормовые) и постоянные (выводковые, гнездовые).

Временные обеспечивают укрытие животным, застигнутым опасностью или непогодой вдали от основного жилища (чаще всего на местах кормежки); они примитивны и, как правило, лишены гнезда. В период расселения молодняка такие норы часто занимают молодые животные, которые могут переделывать их и в постоянные. Некоторые млекопитающие, например бобры, сурки, хомяки и некоторые др., на протяжении всего теплого периода года живут в простых летних норах, расположенных в наиболее кормных участках, а на зиму переходят в более капитальные. Наконец, звери, обитающие в речных поймах, устраивают на время половодья простые «норы переживания» на незатопляемых возвышенных участках берега.

Постоянные норы служат для родов и выкармливания детенышей, имеют гнездовую камеру и отличаются более или менее сложным строением. Кроме гнездовой камеры и основного хода, в сложной постоянной норе имеются боковые ответвления ходов и различные отнорки, которые открываются на поверхность или заканчиваются слепо. Сложная система ходов позволяет норнику успешно маневрировать в случае нападения врага. Слепые отнорки (тупики) могут служить кладовыми или использоваться в качестве уборных. Многие виды очень чувствительны к изменениям температуры, влажности воздуха в норах и т.п. В норме микроклимат нор отличается большой устойчивостью. Повреждения ходов быстро исправляются хозяином норы. Залегающие в спячку норники забивают входное отверстие норы

плотной земляной пробкой, что также способствует устойчивости температуры и влажности в подземном жилище и увеличивает общие защитные свойства норы. Некоторые виды, например тушканчики, закрывают отверстия нор и на время обычного отдыха. Во многих случаях норы имеют так называемые вентиляционные отнорки – узкие ходы, открывающиеся на поверхность небольшими отверстиями-отдушинами.

У полуводных млекопитающих, как правило, вход в нору расположен под водой; у наземных он помещается в корнях деревьев, кустов, под плотными дерновинами злаков или камнями. Этим достигается незаметность норы и меньшая доступность ее для большинства хищников. Однако во многих случаях отверстия нор не только не маскируются, но, напротив, привлекают к себе внимание кучами выброшенной на поверхность земли, наружными уборными, тропами и т.п. В этих случаях у обитателей нор имеются глубокие ходы или сложный подземный лабиринт. Одна и та же нора может служить зверю на протяжении ряда лет. Такая нора из года в год «разрабатывается», дополняется новыми ходами и отнорками и превращается в агрегат нор – «городок». Иногда агрегат занимают несколько семей, живущих рядом, т.е. образуется настоящая колония. Выедание кормов вблизи норы, сильное загрязнение гнездовых камер или размножение в них паразитов заставляют обладателей норы переселяться в новые убежища. Иногда гнездовую камеру, сильно заселенную блохами, зверьки полностью изолируют, забивая ее ход плотной земляной пробкой (монгольские тарбаганы в Забайкалье), а взамен рядом устраивают новую.

Одну нору могут последовательно занимать разные особи или семьи того же вида, а иногда и других видов.

Самцы и самки многих норников живут в обособленных норах; иногда самец сам не роет нору, пользуясь жилищем, приготовленным самкой. Молодые животные имеют менее сложные норы, чем старые. Выбор места для норения, характер и плотность размещения, глубина и сложность нор зависят от ландшафтных, кормовых, почвенных и некоторых других условий. Обычно звери предпочитают устраивать норы на возвышенных местах с хорошим обзором. На ровных степных участках при одинаковых кормовых условиях норы грызунов (например, сурков) располагаются равномерно (диффузный тип распределения); там, где имеются возвышенные гряды, сухие русла и балки, норы обычно вытягиваются вдоль них (ленточный тип); в горах норы локализуются по отдельным точкам (очаговый тип). В распределении зимовочных нор большое значение имеет снежный покров: как правило, они располагаются в местах с высоким устойчивым снежным покровом.

Зависимость размещения норников от почвенных условий и связанных с ними особенностей растительности может быть наглядно показана на примере грызунов. Так, черноземных в основном почв придерживаются крапчатый суслик, обыкновенный слепыш; глинистых – малый суслик, большинство пятипалых тушканчиков; песчаных – тонкопалый суслик, трехпалые тушканчики, полуденная песчанка; каменистых грунтов и россыпей – горные пищухи, горные и снежные полевки – они поселяются в трещинах скал или в ходах, образующихся между камнями.

Для норников в горных условиях решающее значение имеют мощность и распределение пласта мелкозема, одевающего на склонах и в долинах твердые материнские породы. Только в слое мелкозема можно выкопать нору, но и то не везде. Сурки, например, занимают лишь те участки, где толщина этого слоя достигает 1,5 м и более, так как норы меньшей глубины не обеспечивают успешной зимовки.

В оврагах барсуки и лисы очень охотно роют норы на склонах, где выходит супесчаный слой, выше и ниже которого лежит слой глины; верхний из них не пропускает атмосферных осадков, нижний – защищает гнездовую камеру от затопления грунтовыми водами, а в супеси легко копать. Кроме того, ходы, расположенные в супесчаном слое, теплее и суше, чем окруженные глиной. Такие условия – удобные для постройки постоянных нор, встречаются не часто, поэтому однажды возникший городок служит многим поколениям животных.

Географическая изменчивость строения нор, а также гнезд млекопитающих, еще недостаточно изучена, но, по имеющимся данным, свойственна большинству широко распростра-

ненных видов. Желтогорлые мыши средней полосы Западной Европы нередко зимуют в дуплах и в них же устраивают запасы корма на зиму. На той же широте в Среднем Поволжье и Предуралье – у восточной границы своего ареала, эти мыши зимуют только в глубоких норах и кладовые устраивают под землей. Здесь, в условиях континентального климата зимние морозы настолько сильны и продолжительны, что зимовка в дуплах для этих мышей была бы губительной. В процессе естественного отбора выработались у представителей восточной популяции вида особенности поведения, более выгодные в местных условиях.

Довольно просты самостоятельно вырытые лисьи норы. У молодых животных они неглубоки и состоят из одного короткого прямого хода, заканчивающегося расширением. Занимаемые много лет подряд выводковые норы имеют несколько ходов, тупиков и камер. Выброшенная из выводковой норы земля утаптывается начинающими выходить на поверхность лисятами. Вокруг образовавшейся площадки, а частью и на ней, скопляются остатки пищи и экскременты, издающие специфический запах. Песцовая нора, вырытая в рыхлом грунте тундры, нередко представляет сложный лабиринт, занимающий площадь свыше 150 кв. м. В каменистом грунте норы значительно проще (в горах песцы часто занимают естественные убежища). Кроме постоянной (выводковой) норы, песцы роют многочисленные неглубокие временные (защитные) норы.

Большой сложности достигают барсучьи норы – они представляют собой нередко целую систему ходов, расположенных в несколько этажей и уходящих в глубину до 5 м, где помещается гнездовая камера. Последняя имеет мягкую подстилку из сухого, регулярно обновляемого растительного материала. Общая площадь, занятая «барсучим городком», может достигать многих тысяч квадратных метров. Выброшенный из подземного лабиринта грунт образует на поверхности группу холмов – они пронизаны траншеями и тропами, идущими от многочисленных входных отверстий (до двух десятков и более). Постоянно используются немногие лазы, от которых отходят хорошо проторенные тропы, некоторые протяженностью до 2–3 км. В противоположность лисьим и песцовым, барсучьи норы содержатся в большой чистоте. В них имеются специальные отнорки, служащие уборными, где животные засыпают экскременты землей.

Иногда барсуки устраивают себе летние неглубокие норы (с одним выходом) на местах, богатых кормом, из которых перебираются осенью в постоянные норы, приспособленные для зимовки.

Интересные особенности имеют норы сусликов и тушканчиков. Начиная строить нору, суслик, подобно хомяку, роет длинный наклонный ход, заканчивающийся гнездовой камерой – из нее осенью ведет почти до поверхности вертикальный ход, а накрытый при этом землей забивает наклонный. В закрытой таким образом со всех сторон норе суслик проводит зимнюю спячку. Весной, после пробуждения, зверек доводит до поверхности вертикальный ход, через который и выбирается наружу. В последующие годы близ первичной норы появляются новые наклонные ходы, что приводит к образованию целого агрегата нор. Близ постоянных сусличьих нор всегда имеются неглубокие защитные норки. В постоянных норах у длиннохвостых сусликов устроены иногда так называемые «спасательные камеры» – высоко расположенные расширенные тупики, в которых грызуны отсиживаются при затоплении ходов тальми водами.

Тушканчики имеют летние и зимовочные норы. Наиболее сложна летняя постоянная нора большого тушканчика. В начальной стадии ее сооружения зверек копает главный ход и устраивает гнездовую камеру. Нарытую землю сначала он выбрасывает наружу, но, по мере углубления норы, земля все более заполняет главный ход и, наконец, полностью закрывает его. От гнездовой камеры к поверхности тушканчик прорывает второй ход, который во время своего пребывания в норе он закрывает короткой земляной пробкой изнутри. Кроме того, он выкапывает доходящий почти до поверхности отнорок, служащий запасным выходом. При разрушении пробки хищником тушканчик выскакивает через запасный выход, легко проламывая тонкий земляной свод: в других случаях он выходит, разбрасывая землю пробки. Строение временных летних, а также зимовочных нор тушканчиков значительно проще

только что описанной.

Очень сложны норы кротов, слепышей, слепушонок, цокоров, гоферов и ряда других типичных землероев, проводящих всю свою жизнь под землей. Их норы не имеют на поверхности определенных входных отверстий; ходы жилой части постройки непосредственно сливаются с очень сложной сетью кормовых ходов, непрерывно расширяющейся и усложняющейся. Нарытую землю зверьки выбрасывают по мере накопления через специально отрываемые короткие отнорки, отверстия которых скрыты под кучками земли. Эти кучки в известной мере обозначают расположение кормовых ходов. Над жилой частью норы земляные выбросы обычно имеют больший объем. Когда нужно выйти на поверхность, землерои прорывают или проламывают земляной потолок в любой части кормовых ходов.

Как уже указывалось, для нор большинства полуводных зверей характерно подводное расположение входов. Норы бобров, ондатр, выхухолей состоят из переплетающейся системы галерей, из которых нижние заполнены водой. По мере опускания уровня воды в водоеме, животные прорывают новые, более глубокие ходы, сохраняя подводное расположение входных отверстий. Таким образом, возникает многоярусность ходов, хорошо заметная на крутых береговых склонах. Семейные норы имеют неглубоко расположенные гнездовые камеры и большое количество отнорков, в том числе и вентиляционных. Кроме построек, в которых выращиваются детеныши, у бобров имеются также особые летние и защитные норы на местах кормежки.

Передвигаясь по одному и тому же пути из норы в нору, к местам кормежек и обратно, выхухоли, а частично и другие полуводные виды, произвольно прочищают на дне водоема канавки-траншеи. Бобры прокладывают также наземные дорожки, связывающие урез берега с местами расположения кормовой растительности. В заболоченных участках такие дорожки постепенно углубляются, заполняются водой и образуют каналы, очень облегчающие грызунам транспортировку «сплавом» отрезков ветвей и стволов к жилищу. На низменных берегах бобры строят так называемые хатки – конусообразные или куполообразные сооружения из сучьев и других древесных материалов, скрепленных илом, доставленным со дна. В центре хатки выше уровня воды находится гнездовая камера с выходами, открывающимися в воду. Самые крупные хатки достигают 2,5 м высоты и около 10 м в диаметре. Весной и осенью, а в случае повреждения и в другое время, бобры производят ремонт хаток.

Хатки из стеблей тростника, тонких ветвей делают и ондатры; естественно, их постройки по размерам и сложности строения заметно уступают бобровым. Одна семья ондатр строит целый ряд хаток, в среднем 5–9, иногда и более. В отличие от бобровых, хатки ондатр служат главным образом зимними убежищами; летом многие зверьки живут в норах. Кроме жилых хаток, ондатры устраивают особые небольшие кормовые хатки на льду, над постоянно поддерживаемыми продушинами. Внутри таких хаток помещаются кормовые площадки. Иногда, главным образом в половодье, делают себе временные укрытия типа хатки из травы водяные полевки.

Резко выраженное непостоянство уровня воды в водоеме побуждает полуводных зверей менять свои убежища или покидать водоем. Исключение составляют бобры, возводящие в таких случаях плотины, регулирующие уровень воды. Они сооружают плотины из тех же материалов, что и хатки. У американских бобров встречаются также плотины, сложенные из камней. Длина плотин европейских бобров обычно не превышает 200 м, а высота – 1,5; у американских бобров плотины бывают свыше 650 м в длину и 4 м в высоту. В некоторых случаях небольшую речку бобры перегораживают целым рядом последовательно расположенных плотин, вследствие чего на таком участке возникает цепь «бобровых прудов».

При строительстве плотины бобры используют естественные выступы берегов как контфорсы подпорной стенки, включая в свое сооружение упавшие деревья и выходы скальных пород. Обычно бобры втыкают в дно водного потока большие палки и между ними ветки, которые прилаживают в нужном месте передними лапами и зубами и закрепляют в грунте энергичными движениями головы. Часто плотину дополнительно подпирают поперечинами и рогульками. Промежутки в плотине бобры заполняют ветками и илом до тех пор, пока

стенка не перестанет пропускать воду. Бобры чаще работают поодиночке, чем группами, и практически никогда не выходят все вместе.

Благодаря плотинам повышается уровень воды – это обеспечивает подводное расположение отверстий бобровых нор и расширяет кормовые возможности, делая более доступными удаленные от берега участки древесных и кустарниковых порослей. В случае большого подъема уровня воды после ледостава бобры прогрызают у верхнего края плотины борозды-водоспуски, и уровень пруда стабилизируется на определенной отметке. При разрушении плотины бобры незамедлительно восстанавливают ее, сооружая иногда для уменьшения напора воды вспомогательные «аварийные» плотины.

Своеобразные строительные работы производят обитающие в каменистых биотопах Алтая, Монголии и некоторых других горных областей плоскочерепные полевки. Эти грызуны огораживают естественные пустоты между камнями, где помещаются их гнезда или склады запасов, стеной из щебня и разных случайных материалов, скрепляя их собственными экскрементами. Такая стена в некоторых случаях достигает длины 10 м и высоты до 1 м. Обладая большой прочностью, она служит хорошей защитой от непогоды и хищников. Само гнездо представляет собой небольшое углубление, сделанное в затвердевшем слое помета и выстланное перьями, шерстью и т.п. На зиму зверьки переселяются в подснежные гнезда. Кучки мелких камней для защиты запасов сена, сложенного в трещинах скал, собирают и го-бийские пищухи.

Как общее правило, в гнездовой камере нор млекопитающих имеется подстилка или гнездо из мягкого, теплого материала. Некоторые норники устраивают также гнезда на поверхности земли. К наземным гнездам можно отнести сделанные как на поверхности почвы (полевки, ежи, орешниковая соня), на плавучих кучах отмерших стеблей растений (водяная полевка, ондатра – хатки и др.), так и подвешенные к травянистым растениям (мышь-малютка, американский хомячок) или устроенные на деревьях (красная древесная полевка Северной Америки, черная крыса, сони, многие белки и др.).

Искусные летние шарообразные гнезда из растительного материала подвешивают на высоких стеблях травы мыши-малютки. Более крупные и грубые шарообразные гнезда устраивают на древесных ветвях сони, еще более крупные – белки. Основу беличьего гнезда, или «гайна», составляет шарообразный каркас, сплетенный из мелких ветвей. В нем находится тоже толстостенное гнездо, изготовленное из сухой травы, прядей лишайников и размочаленного луба. Внутрь гнезда ведет один, реже два хода, прикрываемые пучком лишайников или луба. Даже в зимнее время после ухода белки на кормежку в ее гнезде сохраняется тепло до возвращения зверька на отдых. Особенно массивные, утепленные внутри перьями, пухом и шерстью, гнезда делают белки в областях с морозной зимой. Кроме жилых гайн, белки летом иногда строят так называемые теньевые гайна, без мягкой внутренней выстилки, служащие, по-видимому, для защиты от солнечных лучей и хищных птиц.

Теплые гнезда используются млекопитающими в качестве постоянного убежища, гнезда легкой постройки – только летом (на зиму их обладатели переходят в лучше защищенные убежища – норы). Оригинально укрытие, устраиваемое тропической летучей мышью из раскроенного листа пальмы. Грубые примитивные гнезда в виде помостов из сучьев и надломленных ветвей сооружают на деревьях человекообразные обезьяны. Такие помосты служат для ночлега (нередко только на одну ночь) или для дневки семьи. Горилла строит гнездо и на земле. Оно представляет собой простое углубление в лесной подстилке, окруженное небольшим валом из листьев папоротника. Гнездо, помещающееся на дереве (на высоте 1–1,5 м), имеет вид платформы из веток, обрамленной кольцом из отломанных или согнутых веток. В этом очень прочном гнезде горилла, видимо, лежит на спине, подложив руки под голову и свесив ноги через край. Гнездо шимпанзе проще и более рыхло (в нем нет переплетения материала); располагается оно на высоте 5–30 м. Самка строит такое гнездо для себя и детеныша всего примерно за 3 минуты.

Гнездами («беседками») часто называют нагромождения сучьев, оставляемые в кронах деревьев гималайскими медведями. На самом деле это не гнезда, а случайные скопления вет-



вей, обломанных зверем при добывании плодов.

Гнезда предохраняют животных от неблагоприятного воздействия абиотических факторов, но не могут служить защитой при нападении большинства хищников. Все обитатели подобных гнезд при тревоге покидают их, ища спасения в траве, на деревьях и т.п. Обитатели же нор, как правило, при опасности отсиживаются в глубине своих убежищ или поспешно роют в них новые отнорки, забывая их землей с той стороны, откуда грозит опасность.

Некоторые млекопитающие охотно занимают готовые чужие норы и гнезда. Лисицы поселяются в барсучьих и сурочьих норах, степные хорьки – в сусличьих, сони и лесные полевки часто занимают птичьи гнезда, куницы и летяги – беличьи гайна и т.п.

Для каждой природно-географической зоны характерен свой набор и преобладание определенного типа убежищ.

В степях, полупустынях, прериях наблюдается резкое преобладание обитателей нор. Огромное количество ходов, подземных галерей и туннелей, гнездовых камер пронизывает здесь почву и даже толщу подпочвы. В норах и у нор сосредоточена почти вся жизнь аридных областей, так как не только звери, но и птицы, рептилии, насекомые, пауки, клещи и др. охотно пользуются норами млекопитающих.

В северных хвойных лесах млекопитающие используют убежища всех типов; из них на первом месте стоят естественные пустоты как в пнях, так и деревьях, на втором – норы. В тропических лесах относительное количество нор еще меньше, так как обилие муравьев и термитов делает жизнь мелких и среднего размера млекопитающих в земле и на уровне земли совершенно невозможной. Большинство гнезд или убежищ в естественных пустотах они занимают высоко над землей.

### **Словарь терминов**

Пищедобывательное поведение

Комфортное поведение

Оборонительное поведение

Строительная деятельность

Эурифаг

Стенофаг

Ихтиофаг

Зоофаг

Фитофаг

Плотоядный

Запасание пищи

Симбиоз

Грумминг

Тергоровая реакция

Агрессия

Агонистическое поведение

### **Вопросы для самопроверки**

Перечислите основные способы добывания пищи.

Что такое эурифаги?

Что такое стенофаги?

Что такое симбиоз?

Перечислите несколько примеров симбиоза, связанного с питанием.

Что такое комфортное поведение?

Что такое грумминг?

Что такое тергоровая реакция?

Что такое пассивно оборонительная реакция?

Что такое агрессия?

Что такое агонистическое поведение?  
 Какова роль пищедобывательного поведения в жизни животных?  
 Что является причиной возникновения пищевой мотивации? Какие сложные формы поведения возникают у животных в связи с питанием?  
 В чем проявляется пластичность поведения в пищедобывании?  
 Приведите примеры изобретения новых приемов пищедобывания.  
 Каким образом проявляется в пищедобывании орудийная деятельность?  
 Какие сооружения строят животные для добывания пищи?  
 Расскажите о разведении насекомыми объектов питания.  
 Какова роль подражания в пищедобывательной деятельности?  
 В чем причины запасаения животными корма?  
 Какие виды животных активно запасают корм?  
 Как запасают корм птицы?  
 Как влияет на интенсивность запасаения пищи климат и широта местности?  
 Какие способы запасаения корма используют разные животные?  
 Расскажите об экспериментах, связанных с пространственной ориентацией птиц.  
 В каких ситуациях животные пользуются взаимным грумингом?  
 Какова роль взаимного груминга в социальном поведении животных?  
 Какую роль в жизни животных играет пассивно оборонительная реакция?  
 Почему гибриды волков с собаками оказываются трусливыми?  
 Какие типы агрессии вы можете перечислить?  
 В чем разница в проявлении агрессии между самцами и между самками?  
 С какой целью животные строят различные сооружения?  
 От чего зависят форма и типы гнезд птиц?  
 Расскажите о строительной деятельности одиночных пчел и ос.  
 Каковы основные типы муравейников?  
 В чем заключается строительная деятельность рыб?  
 В чем заключается строительная деятельность земноводных?  
 В чем заключается строительная деятельность пресмыкающихся?  
 Расскажите о строительной деятельности бобров.  
 Какие млекопитающие строят гнезда на деревьях?

### **Список литературы**

- Бадридзе Я.К. Пищевое поведение волка. Вопросы онтогенеза. Тбилиси, 1987.  
 Баскин Л.М. Этология стадных животных. М., 1986.  
 Бибиков Д.И. (отв. ред). Волк: происхождение, систематика, морфология, экология. М., 1985.  
 Барабаш-Никифоров И.И., Формозов А.Н. Териология. М., 1963.  
 Воробьев А.Я. Кедровка и ее связь с сибирским кедром. Новосибирск, 1982.  
 Выржиковский С.Я., Майоров Ф.П. Материалы к вопросу о влиянии воспитания на склад высшей нервной деятельности у собак // Тр. физиол. лаб. акад. И. Павлова. 1933. Т. 5. С. 171–192.  
 Гудолл Дж. Шимпанзе в природе: поведение. М., 1992.  
 Дембовский Я. Психология обезьян. М., 1963.  
 Дерягина М.А. Манипуляционная активность приматов. М., 1986.  
 Длусский Г. Муравьи рода Формика. М., 1967.  
 Дольник В. Непослушное дитя биосферы. М., 1994.  
 Дуглас-Гамильтон И., Дуглас-Гамильтон О. Жизнь среди слонов. М., 1981.  
 Дьюсбери Д. Поведение животных: Сравнительные аспекты. М., 1981.  
 Жизнь животных: В 6 томах М., 1968–1972.  
 Захаров А.Л. Муравей, семья, колония. М., 1978.  
 Зорина З.А. Полетаева И.И. Элементарное мышление животных. М., 2001.

- Корытин С.А. Запахи в жизни зверей. М., 1979.
- Крайслер Л. Тропами карибу. М., 1966.
- Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. 2–е изд. М., 1986.
- Лавик-Гудолл Дж., Лавик-Гудолл Г. Невинные убийцы. М., 1977.
- Лоренц К. Кольцо царя Соломона. М., 1978.
- Лоренц К. Агрессия (так называемое «зло»). М., 1994.
- Мак-Фарленд Д. Поведение животных. М., 1988.
- Меннинг О. Поведение животных. Вводный курс. М. 1982.
- Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. М. 1980.
- Моуэт Ф. Не кричи, волки. М., 1968.
- Мычко Е.Н., Сотская М.Н., Беленький В.А., Журавлев Ю.В. Поведение собаки. М., 2003.
- Овсянников Н.Г. Поведение и социальная организация песца. М., 1993.
- Пажетнов В.С. Мои друзья медведи. М., 1985.
- Пажетнов В.С. Бурый медведь. М., 1990.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций, М., 1983.
- Сергеев Б.Ф. Ступени эволюции интеллекта. Л., 1986.
- Смирин В.М., Смирин Ю.М. Звери в природе. М., 1991.
- Соколов В.Е. (отв. ред.). Поведение млекопитающих // Вопросы териологии. М., 1977.
- Тинберген Н. Поведение животных. М., 1978.
- Фабр Ж.А. Жизнь и нравы насекомых. М.; Л., 1936.
- Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1976.
- Фирсов Л.А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л., 1977.
- Формозов Н.А. Звери и птицы и их взаимосвязи со средой обитания М., 1976.
- Фройте М. Животные строят. М.: Мир, 1973
- Хейнрих Б. Ворон зимой. М., 1994.
- Шаллер Дж. Год под знаком гориллы. М., 1968.
- Шулейкина К.В. Системная организация пищевого поведения. М., 1971.
- Хрестоматия по зоологии и сравнительной психологии: Учебное пособие для студентов факультетов психологии высших учебных заведений по специальностям 52100 и 020400 «Психология». М., 1997.
- Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии. Учебное пособие / Сост. М.Н. Сотская МГППУ, 2003.

### **Темы курсовых работ и рефератов**

- Орудийная деятельность животных не приматов.
- Симбиозы в мире животных.
- Орудийная деятельность птиц.
- Разведение насекомыми растений и животных для потребления в пищу.
- Запасание корма млекопитающими.
- Запасание корма птицами.
- Запасание корма насекомыми.
- Груминг и его роль в жизни животных.
- Пассивно оборонительная реакция и ее роль в жизни животных.
- Строительная деятельность общественных насекомых.
- Строительная деятельность муравьев.
- Строительная деятельность пчел и ос.
- Строительная деятельность птиц.
- Строительная деятельность млекопитающих.

п. 11.1., п. 11.2., п. 11.3.

## ТЕМА 11. СОЦИАЛЬНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

11.1. Структура сообщества и механизмы ее поддержания

11.2. Сообщество животных

11.3. Структура популяций и внутрипопуляционные отношения

Социальное, или общественное, поведение животных составляет обширный раздел науки о поведении. Его трудно рассматривать в качестве отдельной биологической формы поведения, поскольку социальные элементы отмечаются и в пищедобывательном, и в половом, и в оборонительном, и даже в комфортном поведении. Изучение характера иерархических взаимоотношений животных и развитие социального поведения в онтогенезе играет важную роль для понимания поведения человека.

В настоящий момент достаточно подробно описаны внутригрупповые отношения у большого числа видов практически всех таксономических групп животных. Большое внимание исследователей привлекают проблемы, связанные с пространственной и этологической структурой популяций.

Традиционно принято делить все виды животных на одиночных и живущих группами. На деле такой взгляд достаточно далек от истины. Как показывают многочисленные наблюдения, строго одиночных видов практически не существует. В определенные периоды жизни все животные так или иначе контактируют с представителями своего и чужих видов, а часто образуют более или менее устойчивые и организованные сообщества.

Биологические преимущества группового образа жизни несомненны. Животные, образующие стада или стаи, легче обеспечивают себя кормом и затрачивают меньше энергии на пищедобывательную деятельность. Известно, например, что эффективность питания многих рыб в основе стаи выше, большие синицы эффективнее добывают корм в составе групп (или даже пар), нежели в одиночку; стаи морских птиц выслеживают скопления планктона или косяки рыб с большим успехом, чем это делают одиночные особи. Массовые ночевки птиц характерны, как правило, для видов, которые кормятся большими группами; такие скопления увеличиваются в размерах при ухудшении условий питания.

Чрезвычайно велико значение группового образа жизни в защите от хищников. Скопление большого числа особей существенно повышает вероятность раннего обнаружения опасности. Свойственная стадным животным система взаимного оповещения делает этот факт достоянием всей группы. Оповещение об опасности может быть активным. Такими, например, тревожные звуковые сигналы птиц, копытных, обезьян и ряда других животных. Звуковые сигналы тревоги чаще всего не являются видоспецифическими, а представляют собой своеобразное «эсперанто» животных и воспринимаются однозначно практически всеми видами животных, обитающих в одних и тех же местах. При этом издаваемые ими сигналы тревоги воспринимаются и многими млекопитающими. Африканские копытные в смешанных стадах реагируют на сигнал тревоги независимо от того, представитель какого вида первым его подал; в этом некоторые исследователи видят биологический смысл смешанных многовидовых стад копытных. Оповещение об опасности может осуществляться и пассивным путем. Так, среди спокойно передвигающегося или отдыхающего стада копытных, косяка рыб или стаи птиц особь, заметившая хищника и метнувшаяся от него, немедленно привлекает внимание других особей и вызывает реакцию следования. Помимо специфических звуковых сигналов о замеченной опасности, такую же роль для группы играют и крики испуга или боли, издаваемые особями, схваченными хищником или неожиданно обнаружившими опасность в непосредственной близости.

У рыб широко известна реакция на так называемое вещество испуга, выделяющееся в воду отдельными особями и вызывающее соответствующую реакцию у остальных особей стаи. Подобные же вещества обнаружены у головастиков, и даже у домовых мышей.

Своевременное обнаружение опасности и сигнализация о ней обеспечивает эффективное избежание нападения хищника (рассредоточение, убежание и пр.), а в ряде случаев вызы-

вает и активно-оборонительное поведение. При этом возможности непосредственной обороны в составе стаи, несомненно, выше. Одиночные особи часто просто не в состоянии защититься от хищника, от которого стадо (стая) обороняется вполне успешно. Это широко известно в отношении рыб, птиц, копытных млекопитающих и многих других животных. Известна эффективная оборона от нападения волков у крупных копытных; вообще в стадах копытных хищники обычно берут лишь отставших или «умышленно» отбитых в сторону особей. У обезьян самцы, обычно довольно агрессивно относящиеся друг к другу, «кооперируются» при совместной защите от хищников. Так, например, обстоит дело у ревунов. Павлианы при опасности образуют группу, спереди, сзади и по бокам которой располагаются взрослые самцы. Такое построение стаи напоминает «оборонительный строй» некоторых копытных и, видимо, столь же эффективно.

Характер внутривидовых взаимоотношений особей тесно связан со структурой популяций, в которых они сосуществуют, и их распределением в пространстве.

## **11.1. Структура сообщества и механизмы ее поддержания**

11.1.1. Индивидуальная дистанция

11.1.2. Роль агрессии в поддержании структуры сообщества

11.1.3. Ритуализация поведения

11.1.4. Иерархия

Животные многих видов активно ищут общества себе подобных. Групповой образ жизни для них так же характерен, как окраска, строение тела и другие наследственные черты. Мало того, многие особенности окраски, пахучих желез, органов чувств и другие морфологические черты тесно связаны с общественным образом жизни животных, помогают им находить друг друга и общаться. Это свидетельствует об эволюционном закреплении всего, что облегчает животным объединение в группы. У подобных животных существует стадный инстинкт, который постепенно развивается в онтогенезе.

Образование сообществ животных происходит на основе взаимодействия следующих факторов:

1) общественного инстинкта, побуждающего их объединяться с сородичами и поддерживать с ними постоянные контакты;

2) внутривидовой агрессивности, которая позволяет установить и поддерживать определенный порядок в сообществе.

Сложность и согласованность взаимоотношений в сообществах высокоорганизованных млекопитающих и птиц, в большой степени зависит от уровня рассудочной деятельности, характерного для данного вида.

### **11.1.1. Индивидуальная дистанция**

Индивидуальная дистанция между отдельными особями в сообществе представляет собой некоторый отдаленный аналог охраняемой территории одиночного животного. Будучи членом стаи, каждая особь пытается оградить себя от всяческих случайностей, например, от неожиданного нападения одного из своих собратьев. Поэтому она сохраняет вокруг себя некоторый вакуум пространства. Это своего рода крошечная личная территория, которую животное «носит с собой».

Величина индивидуальной дистанции изменяется в зависимости от разных факторов. Во-первых, она минимальна в период совместной жизни выводка. Мать обогревает своих детенышей и кормит их молоком. Детеныши, с еще не совершенной терморегуляцией, держатся вплотную друг к другу, создавая тем самым для себя более постоянную температуру. То же самое происходит и в семье одиночных птиц. Однако по мере того как птенцы вырастают,

в семье возникают явные признаки взаимного антагонизма, который позднее приводит к ее распаду и к восстановлению типичного для вида одиночного способа существования. Например, молодые сорокопуть во время отдыха сидят на веточке вплотную друг к другу, примерно в течение месяца после вылета из гнезда, но затем они все чаще и чаще вступают в конфликты и уже не подпускают к себе своих братьев и сестер. Мать и отец кормят молодых еще и тогда, когда те сами могут ловить насекомых, но наступает момент, когда самка не решается приблизиться к подросту птенцу с тем, чтобы передать ему пойманного жука. Самцы сорокопуть начинают проявлять прямую агрессию по отношению к подросткам. Именно в это время то один, то другой молодой сорокопуть покидает окрестности родного дома, и семья постепенно распадается.

Второй период, когда животные пренебрегают индивидуальными дистанциями, охватывает время образования пар. У многих видов самец и самка вступают в телесный контакт только в моменты совокупления. Все остальное время они держатся поодаль друг от друга, и всякая попытка со стороны одного из супругов нарушить индивидуальную дистанцию наталкивается на недвусмысленную угрозу. Так, самцы и самки бурндуков вне краткого периода брачного сезона проявляют друг к другу ярко выраженную агрессию. Самец и самка малого зуйка, кормящиеся на кромке отмели и случайно оказавшиеся рядом, настороженно косятся друг на друга и обходят место встречи стороной. Иногда в этот момент самец бросается на самку и пытается ударить ее клювом. Жизнь в семье, во время которой животные постоянно вынуждены пренебрегать сохранением индивидуальных дистанций, охватывает обычно не более двух-трех месяцев в году. На протяжении остальной части года особи одиночных видов сохраняют между собой индивидуальные дистанции – независимо от того, являются ли они членами одной популяции или сталкиваются друг с другом кратковременно и случайно.

В разных ситуациях дистанции между особями определенного вида могут быть неодинаковыми, но у каждого вида существует некоторая минимальная дистанция, попытка нарушить которую всегда вызывает явное противодействие. Между отдельными особями в группе всегда устанавливается определенная дистанция, которая необходима для их нормального взаимодействия. Это хорошо заметно и на людях. Мы привыкли разговаривать на определенной дистанции: чтобы не кричать, но и не брызгать друг другу слюной в лицо. Это следствие и наших физических особенностей: остроты слуха, громкости голоса и нашего воспитания, привычек. С другой стороны, индивидуальная дистанция может быть весьма разной, так одному человеку для ощущения нормального контакта с собеседником необходимо заглядывать ему в глаза и похлопывать его по плечу, другого же такая манера общения, напротив, раздражает.

Разное поведение требует разного расстояния между животными. Опознавание матери и детеныша друг друга, ухаживание самца за самкой, угрозы двух соперников производятся с расстояния индивидуальной дистанции. А слежение за перемещением членов соседней стаи или чужаком, вторгающимся на территорию, занятую стаей, – с расстояния групповой дистанции. Существует и видовая дистанция – расстояние, на котором животное способно отличить представителя своего вида от других.

### **11.1.2. Роль агрессии в поддержании структуры сообщества**

Как это ни парадоксально на первый взгляд, но одним из важнейших факторов поддержания структуры сообществ является агрессия. Изучению феномена агрессии уделял большое внимание К. Лоренц. Этой проблеме посвящена его книга «Агрессия (так называемое зло)», написанная в 60-е гг. и переведенная на русский язык в 1994 г.

Как указывает К. Лоренц, существование групп с тесными индивидуальными связями между особями возможно только у животных с достаточно развитой способностью к направленной агрессии, у которых объединение двух или большего числа особей способствует лучшему выживанию. В главе, посвященной биологическим формам поведения, мы подроб-

но рассматривали разные виды агрессии и их роль в жизни животных.

В процессе образования и поддержания стабильных общественных группировок, основная доля приходится на внутривидовую агрессию. Прежде всего, она обеспечивает изоляцию внутри популяционных групп, что обеспечивает сохранение их автономности при встрече на одной территории. Внутривидовая агрессия противодействует проникновению в данное сообщество чужих особей, а также ограничивает число производителей путем изгнания части самцов. Благодаря этому возникает резерв мигрирующих особей, за счет которого пополняется недостаток производителей в других популяциях. Колоссальную роль играет внутривидовая агрессия в формировании и поддержании структуры индивидуализированных сообществ, поскольку способствует установлению упорядоченных иерархических отношений между животными.

Одним из показателей общего уровня агрессивности у того или иного вида может служить минимальная величина индивидуальной дистанции. У видов более агрессивных отдельные особи обычно сохраняют между собой большие дистанции, нежели у видов менее агрессивных. Подобные различия могут наблюдаться даже между очень близкими видами. Так, например, сине-голубая американская сойка является типично территориальным видом, пары этих птиц сохраняются на протяжении круглого года, они почти никогда не объединяются в стаи и по окончании сезона размножения продолжают оставаться на своей территории. Эти сойки могут быть агрессивны по отношению друг к другу. Даже птицы, составляющие пару, редко приближаются друг к другу более чем на 30 см. В то же время близкий вид – ультрамариновая сойка, склонен к общественному образу жизни. Гнезда отдельных пар этих птиц обычно располагаются неподалеку друг от друга. Супружеская пара не только допускает других соек в окрестности своего гнезда, но даже не препятствует им оказывать случайную помощь в выкармливании птенцов. Это уже первый шаг к коммунальному образу жизни. Родители не избегают общества других птиц того же вида в сезон размножения, и стайки этих соек встречаются не только осенью и зимой, но и летом. Птицы очень терпимы, и расстояния между особями в стае часто не превышает 5 см.

Таким образом, переход к общественному образу жизни неразрывно связан с уменьшением внутривидовой агрессивности, и одним из главных показателей такого ее уменьшения служит сокращение нормальных индивидуальных дистанций между отдельными особями. У одиночных видов непосредственный телесный контакт является своего рода исключительным явлением и возможен лишь в некоторые моменты жизни, взаимоотношения между взрослыми особями одного пола построены в целом на взаимном антагонизме. В то же время у социальных видов между собой легко могут тесно контактировать как особи разных, так и особи одного пола. Но тем не менее несмотря на относительное уменьшение уровня агрессивности у социальных видов, именно агрессия способствует упорядочению отношений в их сообществах и возникновению ритуализированных демонстраций.

В эволюции агрессивного поведения можно отметить две основные тенденции. Первая, более характерная для видов общественных, состоит в снижении общего уровня агрессивности или в повышении порога проявления агрессивных реакций. Вторая, наблюдающаяся у тех видов, в жизни которых важную роль играют территориальные отношения, выражается преимущественно в ритуализации агрессивного поведения. Общий уровень агрессивности у этих видов может быть очень высок, а порог возникновения агрессивных реакций – низок, но все проявления агрессивности крайне ритуализованы и принимают форму яркого и дифференцированного угрожающего поведения. Однако подобное выделение двух тенденций достаточно условно, обе они могут проявляться параллельно или же в той или иной степени компенсировать одна другую, находясь в сложном переплетении.

### **11.1.3. Ритуализация поведения**

Роль ритуализации в иерархических отношениях. При установлении и поддержании иерархии в сообществах многие реакции и образцы поведения приобретают сигнальное зна-

чение.

Как отмечает Н. Тинберген, выраженность практически всех демонстраций определяется соотношением уровня агрессивности и страха, которые в данный момент переживает животное. Демонстративное поведение животных, а заодно и человека великолепно описывает В. Дольник в своей книге «Непослушное дитя биосферы»: «Демонстративное поведение».

Демонстрация вместо нападения. В своей изначальной форме агрессия предполагает нападение на объект, нанесение ему физического ущерба или даже убийство. Наблюдая развитие ребенка, вы могли видеть, что первые проявления агрессии у него жестокие: он бьет руками мать по лицу, пинается, неожиданно кусает. Из-за того, что он маленький и слабый, мы не замечаем грозности его намерений. Позднее ребенок замещает покушение на нас демонстрацией: машет рукой, топает, кричит, а дерется и кусается все реже.

В эволюции животных происходил сходный процесс: агрессивное нападение сменялось демонстрацией угрозы – возможности нападения. Особенно при стычках особей одного и того же вида. Демонстрация, вызывая у противника страх, позволяет выиграть стычку, не прибегая к схватке, очень опасной для обеих сторон. Физическое противоборство заменяется психическим противостоянием. Поэтому развитое агрессивное поведение, включающее в себя много угроз и пугающих действий, полезно для вида. А для хорошо вооруженных видов – просто спасительно. Вот почему Лоренц утверждал, что хорошо оформленное агрессивное поведение – одно из замечательных созданий естественного отбора. Что по существу оно гуманно. Да и всякий согласится, что обругать друг друга, пригрозить кулаком из-за какого-нибудь пустяка во много раз выгоднее для каждого и всех вместе, чем драться, особенно если оба поссорившихся вооружены ножами или пистолетами.

«Грозно он закричал, пикой огромной потрясши».

Противника проще всего напугать, показав ему те средства защиты и нападения, которыми располагает данный вид животных. У рыб это шипы в плавниках. Поэтому рыбы, угрожая, раздвигают плавники и поднимают шипы; многие встают в воде вертикально, выставив их навстречу противнику. У пресмыкающихся, птиц и млекопитающих орудия нападения и защиты чаще всего расположены на челюстях, и они угрожают, раскрывая пасть. Такая форма угрозы удобна при межвидовых конфликтах, поскольку она всем понятна. Человек при угрозе так же, как и обезьяны, скалит зубы. Заметьте, что при общении, особенно с незнакомым человеком, мы внимательно смотрим не только ему в глаза («зеркало души»), но и в рот. Казалось бы, что нам до зубов постороннего человека. Но ровный ряд крупных, белых, блестящих зубов воздействует на наше подсознание. Во рту противника они вызывают уважение, а во рту приятного нам человека – усиливают расположение к нему.

Одна лишь раскрытая пасть не может передать все оттенки угрозы, поэтому у многих видов она сопровождается изменениями внешнего вида головы: расширяются или сужаются глаза, прижимаются уши, наморщивается нос, изгибаются губы, насупливаются брови, движется кожа на лбу и темени. Достигается это с помощью сокращения мышц лица и головы. Если на коже есть к тому же выросты или пучки перьев, шерсти, и все это раскрашено в несколько цветов, получается целый код сигналов о состоянии и намерениях животного, как истинных, так и мнимых.

У приматов отличное зрение, поэтому естественный отбор наделил их очень сложной мимикой. Лица многих обезьян сильно оголены, а кожа ярко раскрашена. У человека мимика тоже богатая, но часть лицевых мышц ослаблена, лицо не столь рельефно и не раскрашено. Шевелить ушами и шапкой волос он почти не может. Недостатки мимической информации человек компенсирует речью. Но врожденные программы восприятия мимики у человека работают, и поэтому если вождь раскрашивает лицо, он лучше повелевает подчиненными. Боевая раскраска воинов, восстанавливая обезьянью рельефность лица, делает его грозным и подавляет противника. Той же цели служат гребни из перьев.

Преувеличение оскала естественный отбор использует очень часто. Обитающая в Средней Азии безобидная ушастая круглоголовка при встрече с противником приподнимает



тело над землей, раскрывает пасть и разворачивает складки кожи вокруг нее таким образом, что создается впечатление большой зубастой и ярко окрашенной пасти.

Угроза пастью часто сопровождается звуками – от шипения многих пресмыкающихся до рева млекопитающих. Песня самца птицы, какой бы красивой она нам ни казалась, тоже содержит угрозу другим самцам. Инстинктивно человек, угрожая, издает крик. В бою крик всегда считался важным оружием психологического подавления противника. Гомер в «Илиаде» описывая поединки, обязательно отмечает тех, кто умел одним страшным криком повергнуть врага в смятение. Кричать «ура» в рукопашном бою требовали и современные уставы пехоты. С развитием речи подавление противника поношением стало таким эффективным, что большинство наших агрессивных контактов перебранкой и исчерпываются. Воистину, язык страшнее пистолета.

Я велик и могуч.

Большинство животных растут в течение всей жизни. У таких видов встреча двух взрослых особей, одна из которых много больше другой, – обычное дело. Кто старше, тот крупнее, сильнее и опытнее. Драку с ним маленький противник заведомо проиграет. Поэтому у рыб, земноводных, пресмыкающихся врожденная программа, гласящая «тот, кто больше тебя, – сильнее тебя», соответствует действительности. Эта программа предварительной оценки силы противника есть и у млекопитающих и птиц, рост которых заканчивается в определенном возрасте, и поэтому разница в размерах взрослых особей не так велика.

Раз есть такая программа, значит, можно ее обмануть, преувеличив свои размеры. Делает это кто как может. Очень древний способ – надуться, набрав в себя побольше воздуха. Некоторые виды в этом обмане поразительно преуспели. Полюбуйтесь мраморной лягушкой или древесной игуаной. Мы тоже преувеличиваем свои размеры, надувая грудь при встрече с соперником. Иерархический ранг особенно важен военным. Чтобы быть все время поддутыми, они шьют себе специальные кители со слоем ваты на груди. У многих народов уважение вызывали толстые люди, и поэтому вожди и начальники старались отъестся как можно больше. Птицы преувеличивают себя, распушая перья, а млекопитающие – вздыбливая шерсть. У человека эта реакция атавистична, но у некоторых людей при конфликте «шевелиются волосы на голове».

Другой прием преувеличения размеров – выпрямить ноги, подтянуться, высоко поднять голову – всем хорошо знаком на собственном примере. Некоторые четвероногие животные при этом встают на задние ноги. Тот, кто оказался выше, получает психологическое превосходство над соперником. Та же программа сохранилась и у безногих змей: два самца, приподнявшись один перед другим, стараются как можно выше вытянуться вверх, пока один из них не потеряет равновесие и не унизит себя в глазах соперника падением.

У сильно-вооруженных животных – сильная мораль. Конфликтуя, два самца ядовитой гадюки тяготеют, кто встанет выше, и пытаются уронить («унизить») друг друга, но не раскрывают пасти. Более того, они так уверены в соблюдении правил поединка, что нередко поворачиваются затылком к пасти противника, не боясь быть укушенным.

Преувеличить себя можно за счет поднимающегося гребня над головой. Этот прием есть у всех – от рыб до птиц. Вожди и воины тоже его применяют, надевая на головы высокие шапки, шлемы, зачастую увенчанные гребнями, шишками, перьями, в сущности, в бою неудобными. И сейчас офицеры прибегают к любым ухищрениям, чтобы сделать себе фуражку с тульей повыше. Программа срабатывает автоматически. Ведь разум прекрасно знает, где кончается у человека в военной фуражке макушка, а все равно он кажется выше и значительнее, чем есть на самом деле.

Наконец, преувеличение размеров достигается и занятием более высокой точки в пространстве. Программа так проста, что достаточно заставить соперника смотреть снизу вверх, и он почувствует себя ниже тебя. Когда птицы садятся на дерево, доминанты занимают самые высокие ветви, а за верхушку зачастую борются. Постаменты, троны, трибуны и прочие возвышения – обязательный атрибут власти во все времена. Ни один царь или вождь не придумал в качестве места для своей персоны углубление.

Заставить подчиненных смотреть на тебя снизу вверх – простое и действенное средство дать им почувствовать свое превосходство. «Вознесся выше он главою непокорной александрийского столпа». Каждое слово точно бьет в одну точку подсознания.

Он низко пал.

Заметьте, что во всех языках слова, связанные с доминированием, – прямая словесная калька с программы сравнения размеров. «Великий», «высокий», «превосходный», «верховный», «вознесшийся» и т.п. Слова же, связанные с потерей иерархического ранга, тоже из пространственного положения: «мелкий», «низкий», «ничтожный», «униженный», «павший», «повергнутый», «подонок». При агрессивной стычке так и чувствует себя то животное, которое оценило противника крупнее себя. Это уже психологическое поражение, и дальнейшей борьбы может не быть: один уступает другому.

Если же дело доходит до борьбы, то у очень многих видов цель ее – унижить противника в самом прямом смысле этого слова: повалить или бросить на землю. Падение может сопровождаться физическим ущербом, но может быть и совершенно безболезненным, как у роняющих друг друга змей. Все равно это – поражение, и проигравший уступает. У человека примерно тот же набор программ (вспомните, что маленькие дети больше борются, чем бьют друг друга), но они ритуализованы слабо. В спорте борьба воспроизводится по всем правилам, а обыденная драка двух мужчин происходит с нарушением врожденных запретов и выглядит по сравнению с поединками некоторых животных и спортивной борьбой безобразно. Это потому, что человек в натуральном виде – слабо вооруженное животное, и мораль у него, соответственно, слабая. Мы должны всегда это ясно понимать: человек придумал много страшных орудий убийства и стал необычайно вооружен, оставшись в то же время по своим инстинктам тем, чем были его предки. Беда человека не в его агрессивности, а в слабой моральной оснастке ее.

А я маленький такой.

Что делает проигравший? Прежде всего, он «складывает оружие» – шипы, хохлы, когти, зубы, рога – прячет их, чтобы не пугать победителя. Сам преуменьшает свои размеры – с той же целью. Маленький, согбенный, безоружный противник не страшен. Страх покидает победителя, а с ним кончается и агрессивность. Многие животные падают и переворачиваются брюхом вверх – унижают себя как можно сильнее. Человек выражает разную степень покорности, опуская голову, кланяясь, падая на колени и, наконец, валяясь в ногах.

Если проигрыш ясен заранее, животное может при встрече с более сильным противником сразу принять позу подчинения. В таком виде оно не страшно, и у противника не возникает агрессии. Если она, конечно, не накопилась в избытке.» (Дольник В. «Непослушное дитя биосферы». М., 1994. С. 133–139).

Ритуалы и демонстрации. Таким образом, ритуалы и демонстративные акты поведения, проявляемые животными в конфликтных ситуациях, можно разделить на две группы: ритуалы угрозы и ритуалы умиротворения, тормозящие агрессию со стороны более сильных сородичей. К. Лоренц (1994) выделил несколько основных особенностей таких ритуалов.

1. Демонстративное подставление наиболее уязвимой части тела. Весьма интересно, что подобное поведение часто демонстрируют доминантные животные. Так, при встрече двух волков или собак, более сильное животное отворачивает голову и подставляет своему сопернику область сонной артерии, выгнутую навстречу укусу. Вороны в такой ситуации подставляют своему сопернику глаз. Смысл подобной демонстрации заключается в том, что доминант сигнализирует таким образом: «Я тебя не боюсь!»

Однако аналогичные позы демонстрируют и более слабые животные. Галка подставляет под клюв птицы, которую нужно умиротворить, свой незащищенный затылок – обычную мишень при серьезном нападении с целью убийства. У многих видов птиц оперение на таких участках тела имеет особую окраску. У галок оно шелковисто-серое, а у тех врановых, которые крупнее и темнее, на затылке имеется более светлое пятно. Как указывает Н. Тинберген, подобным же образом демонстрируют умиротворение и чайки. Они отворачивают от про-

тивника клюв, подставляя противнику белоснежный затылок, или пятно на затылке, имеющее особый рисунок на светлом фоне.

У многих животных умиротворяющим сигналом служит приглашение к грумингу. Так, у многих видов грызунов подчиненное животное позволяет доминирующему вылизывать свой мех. Разрешая высокоранговой особи дотрагиваться до себя, низкоранговая тем самым проявляет свою покорность и переводит потенциальную агрессивность доминанта в другое русло. Красные амадины – маленькие птицы, относящиеся к семейству ткачиковых, для умиротворения агрессивно настроенного соседа прибегают к так называемой «демонстрации приглашения к чистке пера». При встрече двух птиц, одна из которых склонна к нападению, вторая нагибает или высоко задирает голову и при этом топорщит оперение горла или затылка. Агрессор реагирует на подобное действие совершенно определенным образом. Вместо того чтобы напасть на соседа, он покорно начинает перебирать клювом распущенное оперение его горла или затылка.

Это лишь один из немногих примеров, который показывает, что телесный контакт между отдельными особями у общественных видов служит необходимым звеном в регулировании взаимоотношений между членами сообщества. У амадин он непосредственно связан с процессами установления тесных связей или с устранением антагонизма между особями в группе. Огромную роль груминг играет в сообществах обезьян. Однако у них чисткой меха занимается не доминант, а напротив, подчиненные животные. Подсчет числа всех внутригрупповых контактов, связанных с взаимным уходом за мехом, отчетливо показал, что наиболее высокопоставленный самец-лидер значительно чаще всех остальных пользуется услугами со стороны прочих членов группы, тогда как животное, последнее в системе иерархии, чаще всех остальных ухаживает за мехом своих собратьев. Среди подопытных обезьян удалось выделить пары, между которыми отношения, связанные с грумингом, наблюдаются чаще, чем этого следовало бы ожидать исходя только из иерархических отношений. Взаимоотношения между такими особями основываются на более тесных индивидуальных связях, на большей взаимной привязанности.

Умиротворяющие действия отмечаются и у общественных насекомых. Так, в колониях некоторых видов ос, где самки объединены в систему иерархии, признаком подчинения при встрече служит отрывание пищи, которую доминирующая оса тут же поедает. Когда два муравья сталкиваются «лицом к лицу», одно из насекомых нередко «облизывает» другому голову и брюшко. Предполагается, что это способствует переносу выделений, имеющих в пределах каждой колонии свой специфический запах. По-видимому, именно благодаря этому запаху муравьи способны легко отличать членов своего муравейника от чужаков.

В более острых ситуациях, когда низкоранговым животным грозят серьезные травмы со стороны доминантов, они могут проявлять реакцию «отдавания себя на волю сильного». Так, например, собаки и волки в подобных случаях падают на спину, подставляя противнику наиболее уязвимые места: живот и гениталии, издавая при этом характерный визг. Эта поза часто сопровождается мочеиспусканием. Широко распространены подобные демонстрации и у обезьян. В такие моменты низкоранговые макаки-резусы припадают к земле и теряют всякую возможность каким-либо способом противодействовать своему мучителю. Аналогичная демонстрация наблюдается и у горилл: особь, неспособная постоять за себя, расплывается на земле, опускает голову и прячет конечности под брюхо. Животное, принявшее такую позу, фактически полностью отдает себя на милость победителя, который имеет теперь возможность беспрепятственно нанести удар в любую уязвимую часть тела поверженного противника. Поза полной покорности создает непреодолимое психологическое препятствие для нападения, и агрессор, как правило, немедленно прекращает враждебные действия. Такие же функции выполняют и некоторые акустические сигналы животных, например резкий визг и другие крики, издаваемые животными при ощущении боли.

2. Воспроизведение некоторых элементов детского поведения. Распространенный вариант ритуала умиротворения у птиц – это имитация позы птенца, выпрашивающего корм. У представителей семейства собачьих часто встречается демонстрация, при которой подчинен-

ное животное, издавая характерные звуки, стремится лизнуть доминанта в углы рта. Эта поза напоминает щенячьи действия, направленные на выпрашивание корма у взрослого животного. Описанная выше демонстрация «отдавания себя на волю сильного» у собак и волков также в большой степени является воспроизведением детского поведения. Подобные же демонстрации имеют весьма широкое распространение в брачных играх животных.

3. Выражение социальной покорности с помощью действий, характерных для поведения самки при спаривании. Эти действия типичны для многих обезьян. У различных видов макаков и павианов господствующее животное, пытаясь запугать особь более низкого ранга, принимает перед ней позу, идентичную позе самца в момент совокупления. Одновременно третируемое животное, демонстрируя свою покорность, имитирует предсовокупительную позу самки. При этом истинная половая принадлежность обезьян, выясняющих свои отношения, не играет никакой роли. В некоторых случаях эта взаимная демонстрация приводит к прямому телесному контакту, который для несведущего наблюдателя выглядит как нормальное совокупление. Ритуальный поворот задней части тела означает признание более высокого ранга другой обезьяны. Поза подставления является врожденной, и обезьяны демонстрируют ее с самого раннего возраста без всякого обучения, даже при воспитании в изоляции от сородичей. Как уже упоминалось, те части тела, которые животные демонстрируют в знак угрозы или подчинения, окрашены особенно ярко и заметно, чем подчеркивается выразительность церемонии.

Использование сексуального поведения в конфликтах, связанных с субординацией, довольно широко распространено в животном мире как у видов строго общественных, так и у одиночных. Так, нечто подобное можно видеть и в момент территориального конфликта между двумя самцами у некоторых одиночных видов птиц. Например, одним из типичных звеньев брачного поведения у малого зуйка служит так называемое «ритуальное рытье гнезда». Самец ложится на землю и, резко выбрасывая назад лапки, делает углубление в песке. Самка, наблюдающая за ним с небольшого расстояния, подходит к вырытой ямке и ложится в нее, в то время как самец, стоя над ней, широко разворачивает хвост и издает особый брачный крик. Наблюдая враждебное столкновение двух самцов малого зуйка на границе их территорий, нередко можно видеть, как эти птицы, находясь на расстоянии в несколько десятков сантиметров друг от друга, одновременно ложатся на землю и с типичными брачными криками начинают рыть ямки в песке.

4. Ритуализация агрессивности оказывается особенно важной в жизни и сохранении тех видов, которые располагают органами, способными нанести смертельный удар. Так, например, самцы южноафриканских скорпионовых пауков, вступая в конфликт друг с другом, никогда не пускают в ход свои хелицеры – крючкообразные выросты челюстей, на концах которых открываются протоки ядовитых желез. Вместо этого они наносят друг другу совершенно безболезненные удары сильно удлинненными передними конечностями. Точно так же ядовитые зубы многих видов змей, служащие для умерщвления добычи, никогда не используются в качестве оружия при враждебных столкновениях между соперничающими самцами. Множество наблюдений показывает, что агрессивные столкновения в группах грызунов гораздо чаще приводят к гибели конкурентов, чем в группах хищников, например, волков. Это происходит именно благодаря хорошей ритуализации их поведения.

Кроме ритуализации поведения, у животных существует множество внешних приспособлений, служащих специально для демонстрации различных состояний. Как показывают исследования, рога копытных животных, на первый взгляд представляющие собой грозное оружие, обычно таковым не являются, а используются их обладателями главным образом для устрашения противника во время брачных турниров.

Внимательное изучение формы рогов у большинства видов копытных показывает, что с помощью такого оружия нельзя нанести оппоненту сколько-нибудь серьезную рану. У многих видов рога изогнуты внутрь или обращены назад, или многократно ветвятся, тогда как наиболее эффективными в качестве орудия нападения были бы короткие заостренные рога,

обращенные прямо вперед.

«Всестороннее изучение рогов у копытных животных позволило канадскому исследователю В. Гейсту построить очень интересную и правдоподобную гипотезу относительно эволюции этих загадочных органов. Прежде всего, он пришел, к выводу, что рога не играют существенной роли в защите против хищников, и поэтому их эволюцию надо рассматривать исходя из взаимоотношений отдельных особей в пределах вида (то есть с точки зрения социального поведения). В. Гейст выделил четыре основные стадии в эволюции рогов и соответственно в эволюции демонстративного поведения у копытных.

Первая стадия – это короткие, острые, направленные вперед рога, которые мы видим у американской снежной козы. Встречаясь друг с другом, самцы становятся боком друг к другу, головами в разные стороны. Сначала каждый из них демонстрирует перед соперником свой боковой контур, характерные очертания которого обусловлены длинной бахромой волос на подбородке, груди, передних ногах и брюхе. Подобная демонстрация бока, по мнению В. Гейста, – исходная, примитивная форма ритуального поведения. Она встречается у видов, у которых «демонстративные органы» (в данном случае – удлиненная бахрома волос) сосредоточены по всей поверхности тела. Рога в этом случае служат истинным оружием; действительно, самцы снежной козы, совершив ритуал «знакомства», пытаются нанести противнику боковой удар острым коротким рогом. Этот удар обычно приходится в брюхо или в ляжку задней ноги. Надо сказать, что до истинной драки дело доходит крайне редко и, как правило, животные ограничиваются взаимными угрозами: они бодают кусты, свирепо руют землю копытами. Но на случай возможной драки у снежной козы существуют специальные приспособления, которые сводят до минимума опасность от удара острого рога. Шкура этих животных очень толста – эскимосы издавна использовали ее для изготовления щитов. К тому же тело покрыто густой шерстью, которая сильно смягчает удар.

Три последующие стадии в эволюции рогов связаны с сосредоточением «демонстративных органов» в передней части тела (грива и борода бизонов и зубров), а затем – на голове (рога антилоп, оленей, баранов). В последнем случае удлиненные ветвящиеся или завитые рога и становятся главным «демонстративным органом». Соответственно изменяется и демонстративное угрожающее поведение. Встреча «бок к боку» в ходе эволюции постепенно сменяется встречей «голова к голове». Переход от первого типа демонстраций ко второму мы видим воочию, наблюдая агрессивное поведение бизона или зубра. Два быка сначала становятся боком друг к другу, а затем уж сходятся «лицом к лицу». Короткие и острые рога этих животных, хотя и загнуты несколько внутрь, все же служат достаточно опасным оружием. Но ему противопоставляется мощный волосяной щит, покрывающий грудь и плечи быка. Следующую, третью стадию эволюции мы можем наблюдать у антилоп и оленей, рога которых уже трудно рассматривать в качестве истинного оружия. В момент встречи соперников они служат «демонстративным органом», в первую очередь привлекающим внимание недруга и заставляющим его приблизиться не сбоку, а спереди. В дальнейшей схватке рога выполняют роль инструмента, захватывающего рога соперника и отводящего возможный удар. Драка у антилоп и оленей – это не бодание, а борьба. Два самца газелл Гранта в момент территориального конфликта переплетаются рогами и стремятся повалить друг друга наземь, что может грозить вывихом шеи.

Но такого рода травмам обычно противодействует то обстоятельство, что в драку, как правило, вступают животные равной силы. Еще в юности, будучи членом «холостяцкого стада», каждый самец на опыте обучается по внешнему виду определять потенциальные силовые возможности оппонента и избегать серьезных и длительных столкновений с заведомо сильнейшим противником. Тот же самый поведенческий механизм играет важнейшую роль в предупреждении столкновений между самцами диких овец. Их огромные витые рога характеризуют другую линию в эволюции этих органов. В. Гейтс убедительно доказал, что рога канадского дикого барана служат не только в качестве демонстративного органа, который обуславливает встречу враждебных самцов голова к голове. Величина и форма рогов служат

также показателями социального ранга и физической силы их обладателя. При встрече двух животных каждое сразу же оценивает возможности оппонента, и это убергает более слабых от калечения, которое принципиально не исключено. Легко представить себе ту огромную силу, с которой баран с разбегу обрушивает на противника удар своего лба, утяжеленного парой толстенных витых рогов. В данном случае их можно рассматривать в качестве оружия лишь постольку, поскольку они увеличивают массу черепа, сами же по себе они абсолютно безопасны» (цит. по: Панов, 1970а).

Аналогичные ритуальные органы имеются у представителей любой другой группы животного мира. Таковы, в частности, броские, яркие отметины и экстравагантные, удлиненные, расширенные или причудливо вырезанные перья многих птиц, видоизмененные плавники рыб, меняющие окраску кожные «воротники» рептилий. Все эти «украшения» явно демонстрируются перед прочими особями своего вида, перед самкой или соперником за счет специфических форм демонстративного поведения. Очевидно, в ходе эволюции и сами украшения, и способы их показа развивались параллельно. Демонстрирование этих сигнальных структур несет жизненно важную информацию, которая указывает другим особям на половую принадлежность демонстрирующего животного, на его возраст, силу, право собственности на данный участок местности и т.д.

К подобным же демонстрациям, направленным на блокирование агрессии, относятся многие специфические черты детского облика, например, круглая голова, укороченная морда, специфический запах и голос и т.п.

#### 11.1.4. Иерархия

У общественных видов животных основной системой регулирования взаимоотношений внутри сообщества является система иерархии. Первая встреча животных редко обходится без некоторой напряженности, без взаимного проявления агрессивности. Возникает драка или, по меньшей мере, особи решительными жестами, угрожающими звуками демонстрируют свое недружелюбие. Однако после того как отношения выяснены, драки возникают редко. Вновь встречаясь, животные беспрекословно уступают более сильному сопернику дорогу, корм или другой предмет конкуренции. Порядок подчинения животных в группе называют иерархией. Подобная упорядоченность взаимоотношений в группе оказывается весьма функциональной, так как ведет к уменьшению энергетических и психических затрат, возникающих при постоянной конкуренции и выяснении отношений. Животные, находящиеся на нижних ступенях иерархии, подвергающиеся агрессии со стороны других членов группы, психически чувствуют себя угнетенными, что вызывает и важные физиологические изменения в их организме, в частности возникновение повышенной стресс-реакции. Именно такие особи чаще всего становятся жертвами естественного отбора.

Т. Шьелдерупп-Эббе, наблюдая за дерущимися курами, заметил, что некоторые из них могут безнаказанно клевать соседей. При этом он обнаружил упорядоченность отношений между птицами в группе. При формировании группы происходит «выяснение отношений» птиц друг с другом, в ходе которого постепенно выделяется одна, которая первой получает доступ к корму и гоняет от него всех остальных. Ниже ее на иерархической лестнице располагается птица второго ранга, которая превосходит всех, кроме главной, доминантной особи, и так далее. В самом основании находится особь, которую гоняют все члены группы.

Каждая особь либо превосходит по силе партнера, либо уступает ему. Такая иерархическая система образуется при столкновении птиц в борьбе за место на насесте, пищу и др. На ранних этапах ее установления между птицами происходит много драк. После окончательного установления иерархии агрессивные столкновения между курами практически прекращаются и группе поддерживается порядок соподчинения особей. Обычно при приближении высокоранговой птицы подчиненные особи уступают ей без сопротивления. Шьелдерупп-Эббе назвал это явление «пекодер ордер», что в буквальном переводе значит «порядок клевания».

Птицы как бы придерживаются его в своем поведении и клюют лишь тех, кто располагается «рангом ниже» их.

Подобный тип иерархии называется линейным. Такие «идеальные» сообщества в мире животных встречаются исключительно редко. Среди беспозвоночных их образуют, например, сверчки и речные раки, у которых иерархические отношения также строятся на основе индивидуального распознавания. В то же время у большинства видов животных обнаруживаются различные отклонения от строгого линейного порядка.

Формирование иерархической структуры в группе представляет собой механизм, благодаря которому одно или несколько животных получает приоритет во всех жизненных ситуациях в группе. Поддержание иерархической организации осуществляется, прежде всего, благодаря феномену доминирования и подчинения. В процессе установления иерархии происходит выделение наиболее жизнеспособных особей, что обеспечивает преимущественный успех их потомства в процессе естественного отбора. Так, у большинства видов более крупные животные, как правило, доминируют над особями меньшего размера. Поэтому у многих видов с более крупными и активными самцами именно они являются доминантами. Впрочем, это связано и с половой активностью самцов. Показано, что увеличение в крови уровня полового гормона тестостерона резко усиливает агрессивность самца, что, в свою очередь, способствует победе сильнейшего в схватках за обладание самкой. Такая ситуация, несомненно, выгодна с точки зрения полового отбора, поскольку потомство победителя имеет шанс оказаться более жизнеспособным.

Социальный статус животного в сильной степени зависит от его физиологических особенностей; сильное влияние, в частности, на него оказывает уровень гормонов в крови. Высокоранговые животные – всегда сильные, здоровые звери с высоким уровнем гормонов. Конечно, большое значение имеет и личный опыт животного, способность выходить самому и выводить группу из трудных ситуаций. В случае болезни, получения увечий или просто старческого одряхления главных зверей их сменяют звери из ядра стаи. Однако практически вся система внутригрупповых отношений может очень сильно меняться в зависимости от разных причин. Таковы, например, нарушение структуры группы, смена внешних условий, изменение физиологического состояния животных и другие факторы. В ходе социального общения могут меняться и действия отдельных особей. В стабильных группах настоящие драки бывают редко. Они возникают чаще всего при вторжении чужака или при конфликтах между группами.

Роль территориальности в установлении иерархии. Каждая стабильная группа животных обитает обычно на более или менее четко очерченной территории. Именно с правом животного или всего стада на определенную территорию часто бывает связана иерархия. Пришелец, незнакомый с местными условиями, как правило, попадает в трудное положение. Он терпит поражение от хозяев, даже если объективно они слабее. Как отмечает К. Лоренц, готовность животных сражаться за свой участок уменьшается по направлению от его центра.

Владелец территории, находясь в ее пределах, пользуется полным доминированием. Граница территории означает место, начиная с которого он уступает доминирование своему соседу. Территории, занятые соседними группами, обычно перекрываются, образуя своего рода «нейтральные воды», в которых животные пользуются одинаковыми правами. Однако проникновение вглубь чужой территории чревато серьезным конфликтом.

Группа может совместно перемещаться и защищать общую территорию, однако внутри группы одни животные постоянно доминируют над другими. Иерархическая организация доминирования внутри группы связана не с определенным участком, а с относительными рангами особей, совместно живущих на одном участке. Кроме общегрупповой территории, у каждого члена группы может быть своя личная зона, на которую он может не допускать других, даже более высоких по рангу зверей. Эта личная территория может представлять собой просто какую-то определенную дистанцию вокруг животного, на которую оно не подпускает к себе никого, кроме случаев непосредственных контактов. Например, два животных могут

вместе играть, но при отдыхе они будут располагаться не ближе, чем допускает индивидуальная дистанция. Индивидуальная дистанция различна у каждого животного и зависит от конкретных взаимоотношений между особями, может она изменяться и в зависимости от физиологического состояния животных.

Число столкновений в группе животных резко увеличивается при нехватке пищи, места или других условий существования. Недостаток корма, вызывая учащение столкновений рыб в стае, заставляет их несколько расплываться в стороны и осваивать, таким образом, дополнительную кормовую площадь. Нехватка места учащает драки лабораторных мышей и крыс. Домашние свиньи, содержащиеся в тесноте, когда на одно животное приходится меньше 1 м<sup>2</sup> поверхности пола, становятся весьма агрессивными и часто откусывают друг у друга хвосты. Смертельные исходы боев самцов оленей в зоопарках и огороженных загонах пантовых хозяйств наблюдаются несравненно чаще, чем в природе. Это и понятно – здесь соперникам некуда уйти друг от друга.

Таким образом, взаимоотношения животных в группе в большой степени зависят от плотности населения и других условий обитания. Агрессивность у животных большей частью наблюдается в искусственной обстановке, препятствующей появлению нормальной структуры населения. Однако в других случаях мы сталкиваемся с агрессивностью как с естественным проявлением рассогласования структуры населения и условий обитания и способом приспособления к новой обстановке.

Системы иерархии. Лабильность иерархической структуры в индивидуализированных сообществах. Таким образом, принцип усложнения структуры сообщества в обоих случаях заключается в усилении интеграции особей в группе, что придает ей большую устойчивость и целостность и открывает широкие возможности адаптивных ответов на изменения как во внешней среде, так и внутри сообщества. Более того, сложная структура популяции выступает в качестве той основы, на которой разворачиваются специфические авторегуляционные процессы, направленные на сохранение оптимальной для популяции плотности населения.

Смена иерархии. В свое время польскими зоологами был проведен интересный эксперимент, направленный на изучение иерархических отношений в популяции мышей. Для этого были созданы экспериментальные популяции мышей из самок одного окраса и разноцветных самцов. Поскольку генетика окрасов мышей изучена весьма хорошо, то цвета зверьков были подобраны таким образом, что по окраске родившихся мышат можно было безошибочно определить, который из самцов является их отцом. Эти эксперименты выявили интересную закономерность. Сразу же после ссаживания подопытных мышей, между самцами начинаются драки, направленные на установление иерархии. Однако, несмотря на это, в данный период многие самцы успевают спариваться с самками, о чем свидетельствует рождение разноцветных мышат. После установления иерархии, с самками спаривается один доминант. В этот период его феромоны оказывают подавляющее действие на воспроизводительную функцию других самцов, и они в размножении не участвуют. Спустя некоторое время в популяции снова начинают появляться разноцветные мышата, что сопровождается новыми драками за иерархию между самцами, в результате чего доминантом становится новый самец. После установления новой иерархии снова следует период гормонального подавления половой активности низкоранговых самцов, который прекращается незадолго до следующего всплеска драк. Выделение доминантным самцом феромонов, подавляющих половую активность прочих самцов, прекращается незадолго до того момента, когда он сдает свои позиции по прочим параметрам. Таким образом, смена иерархии всегда оказывается сопряженной с разрушением определенных механизмов, подавляющих плодовитость животных.

Угасание половой активности, задержка созревания половых продуктов, эмбрионов обычно наблюдаются у животных с повышенной стресс-реакцией. Стресс возникает у животных в результате повышенной половой активности, неблагоприятных физических или психических воздействий. Показано, что у доминантов наблюдается острый, но кратковре-



менный стресс, связанный с борьбой за завоевание позиций. В то же время у животных, находящихся на низшей ступени иерархии или подвергающихся гонениям со стороны своих собратьев, проявляется сильный хронический стресс.

В каждом хорошо структурированном сообществе любой доминант рано или поздно сдает свои позиции, и его место занимает новый, как правило, более молодой и сильный член группы. Смене доминанта обычно предшествует период ожесточенной борьбы за власть среди возможных претендентов.

Подобную картину порой приходится наблюдать владельцам домашних собак. Любой подрастающий щенок, растущий в обществе людей и считающий человеческое окружение своей стаей, рано или поздно начинает делать попытки занять свое место на иерархической лестнице. И, действительно, человек по многим позициям проигрывает собаке: у него значительно хуже обоняние, он не так быстро, как собака реагирует на приближение опасности и т.п. Крупный щенок очень быстро понимает свое физическое превосходство над человеком и начинает завоевывать свое право на окружающую территорию. В том случае, если хозяин и члены его семьи покажут щенку, что его боятся, то дальнейшее пребывание такой собаки в доме становится опасным для здоровья, а иногда и жизни окружающих. Если зарвавшегося щенку не дать сразу же понять, что роль хозяина в качестве вожака непоколебима, то неминуемы конфликтные ситуации. Именно по этой причине многим владельцам приходится расставаться в годовалом возрасте с овчарками, догами и другими крупными собаками. Тому, что при надлежащем воспитании, хозяину все же удается, несмотря ни на что, удерживать позиции доминанта в отношениях с любыми собаками, способствовал многовековой отбор, сопровождавшийся прямым уничтожением особей, не подчинявшихся человеку.

## **11.2. Сообщества животных**

11.2.1. Одиночный образ жизни

11.2.2. Основные типы сообществ

11.2.3. Анонимные сообщества

11.2.4. Индивидуализированные сообщества

11.2.5. Иерархия ролей и «разделение труда» в социальных группировках

### **11.2.1. Одиночный образ жизни**

Как уже упоминалось, деление животных на одиночных и общественных в значительной степени условно. Строго говоря, назвать с полным правом одиночными можно лишь таких животных, которые живут в одиночестве на протяжении всей своей жизни и лишь на короткое время вступают в общение с особью другого пола, чтобы оставить потомство. Ярким примером строго одиночного вида может служить обыкновенная белка. И самцы и самки этого вида на протяжении всего года живут порознь. Лишь в начале сезона размножения самец вторгается на территорию самки, которая сначала встречает его враждебно. После оплодотворения пара проводит вместе несколько дней, а затем самец снова покидает участок обитания самки. Самка выращивает молодых, которые, достигнув полной самостоятельности, сразу покидают участок своей матери и расселяются в разных направлениях. Каждая молодая белка теперь занимает собственный участок и остается на нем до конца жизни. Таким образом, в жизни такого одиночного животного как белка, все же существует два периода, когда отдельные особи вынуждены тесно общаться друг с другом – во время образования кратковременных пар и в момент совместного существования выводка. В целом существование беличьей популяции определяется взаимным антагонизмом между особями. Этот антагонизм исчезает и в тех случаях, когда белки совершают вынужденные миграции в поисках корма.

Подобным же образом складываются отношения между половыми партнерами у большинства хищников относящихся к семействам куньих и кошачьих. Единственным исключе-

нием из всех кошек являются львы, живущие семейными группами – прайдами. Примером самого крупного одиночно живущего хищника средней полосы является бурый медведь. В целом одиночный образ жизни вне сезона размножения характерен для достаточно большого количества видов млекопитающих. Среди птиц существует немало видов, которых можно назвать одиночными, или территориальными, на том основании, что в сезон размножения каждая пара живет изолированно, охраняя границы своей территории. Но в другие сезоны года применение к ним термина «одиночные», «территориальные» оказывается не вполне точным. Во-первых, к концу сезона размножения птицы практически перестают охранять территорию. В это время самец, самка и выводок молодняка представляют собой единую ячейку. Позже несколько выводков могут объединиться вместе, или же они распадаются, а их члены вновь случайным образом объединяются в стайки с себе подобными, которые, случайно перемешиваясь с другими такими же стайками, кочуют до начала следующего сезона размножения. Лишь у сравнительно немногих видов птиц, например таких, как зарянки, камешки и сорокопуды, отдельные особи вне сезона гнездования ведут строго одиночный образ жизни и охраняют границы своих индивидуальных участков.

В подавляющем большинстве случаев одиночные животные ведут оседлый образ жизни и занимают индивидуальные участки. На основе активного поиска и взаимного перекрытия участков обитания формируются внутривидовые группировки, в которых особи находятся в постоянных закономерных взаимоотношениях.

### **11.2.2. Основные типы сообществ**

Сообществом называется такой тип взаимоотношений животных, при котором особи образуют стабильные группировки, занимающие и защищающие определенную территорию. Они поддерживают постоянный обмен информацией, находятся в некоторых относительно постоянных отношениях и скрещиваются преимущественно друг с другом. В зависимости от типа сообщество может включать в себя большее или меньшее число особей. Как правило, сообщество представляет собой более мелкую, чем основная популяция, группу особей данного вида, которую иногда называют микропопуляцией.

Для сравнительного изучения поведенческих и структурных особенностей сообществ животных, необходимо выделить конкретные признаки, по которым могут различаться между собой группировки особей разных видов.

Таковыми признаками могут служить:

- длительность существования группировок;
- взаимная координация действий особей в группе;
- прочность связей между особями;
- поддержание целостности группы (агрессия по отношению к «чужакам» своего вида).

Изучение сообществ показывает наличие широкого диапазона типов социальной организации животных, начиная от одиночного образа жизни и кончая очень сложными сообществами приматов и общественных насекомых.

Рассматривая различные типы социальных структур, К. Лоренц пришел к выводу, что все сообщества животных можно разделить на два коренным образом различающиеся класса:

- анонимные, не имеющие структуры;
- персонифицированные, основанные на личных контактах, в которых возможно распределение ролей.

Классификация сообществ животных строится, таким образом, на оценке прочности контактов и индивидуального узнавания друг друга отдельными особями.

### 11.2.3. Анонимные сообщества

Анонимными принято называть такие сообщества животных, в которых отсутствует сложная структура взаимоотношений между отдельными особями, они как бы не знакомы друг с другом персонально. Было принято считать, что анонимные сообщества характерны главным образом для более низкоорганизованных групп животных, а с усложнением нервной системы и поведения в целом происходит и усложнение социальной организации. Однако это не совсем так. К таким анонимным сообществам относятся перелетные стаи, скопления многих видов птиц на ночевках или животных разных видов у водопоев, хотя последние могут состоять из более мелких групп, члены которых персонально знают друг друга. Применительно к анонимным сообществам некоторые исследователи используют термин «групповое поведение», отличающийся по смыслу от термина «социальное поведение», характеризующий взаимоотношения животных в персонифицированных сообществах.

Ученые выделяют три типа анонимных сообществ:

- скопления, или агрегации;
- открытое сообщество;
- закрытое сообщество.

Утверждение о том, что в анонимном сообществе животные персонально не знакомы друг с другом в достаточной мере условно. У некоторых видов птиц, например лебедей, диких гусей и журавлей, семейные группы или супружеские пары держатся вместе и сохраняют личные связи и в перелетных стаях. Однако у большинства видов птиц во время перелетов и кочевок члены одной семьи или брачные партнеры перестают узнавать друг друга. Пара может снова объединиться на период гнездования просто в силу сохранения птицами привязанности к определенной территории, поскольку и самец и самка каждый сам по себе прилетают на старое место.

Организация поведения в анонимном сообществе. Наряду с несомненными преимуществами, групповой образ жизни таит в себе и определенные «экологические опасности». Тесное скопление большого числа особей одного вида, т.е. особей, предъявляющих одинаковые требования к среде, не исключает, а скорее подразумевает возможность возникновения внутривидовой конкуренции. Естественно, что это биологически невыгодно для популяции в целом. Поэтому фактическая реализация преимущества группового образа жизни возможна лишь при определенных биологических условиях. Одним из важных условий является наличие достаточно устойчивых и обильных источников пищи. В силу этого групповой образ жизни чаще всего ведут животные, питающиеся массовыми видами корма: планктоном, травянистой растительностью, стайными видами рыб и т.п. Но даже и в этом случае образование многочисленных оседлых групп на сколько-нибудь длительное время практически невозможно. Эффективно уменьшить возможность возникновения пищевой конкуренции между отдельными особями в стаде или стае в подобном случае может только кочевой образ жизни. Однако скопление сколько-нибудь значительного числа особей в ограниченном пространстве постоянно перемещающейся группы может быть устойчивым и жизнеспособным лишь в том случае, если взаимное расположение и жизнедеятельность их имеют упорядоченный характер, который достигается четкой регуляцией взаимного расположения особей в стае и хорошей синхронизацией действий всех составляющих группу животных. Наблюдения, эксперименты и построение математических моделей показывают, что взаимное расположение особей даже в наиболее просто организованных стаях рыб или птиц имеет адаптивный характер.

Так, например, внутривидовые группы рыб и многих видов птиц, особенно крупных, например гусей или журавлей нередко имеют форму клина, или уступа. Такая форма способствует улучшению гидродинамических условий передвижения как стаи в целом, так и каждой особи в отдельности, что, разумеется, невозможно при хаотическом расположении осо-

бей. Помимо аэродинамики полета такое построение, удивительно напоминающее «уставные» построения подразделений самолетов, несомненно, облегчает маневр. Конкретный характер построения стаи, в частности расстояние между соседними особями, не остается строго постоянным, поскольку форма и величина воздушных или водных завихрений зависят от скорости движения. Однако при определенных условиях стая оказывается способной произвести быструю перестройку. Так, наблюдения за стаями скворцов показали, что, обнаружив хищника, большая (до 50 000) стая скворцов уплотняется, выстраивается клином и бросается на него. Хищные птицы избегают приближаться к таким стаям, поскольку столкновение с ними нередко приводит к падению, а подчас и к гибели хищника.

Поддержание определенной пространственной структуры стаи обеспечивается системой специальных адаптаций. Стайным животным свойствен врожденный стереотип поведения, выражающийся в непрерывной ориентации на соседних особей. Этот механизм поддерживается рядом морфофизиологических адаптаций – таких, как наличие контрастных, бросающихся в глаза элементов окраски у форм с преимущественно зрительной ориентацией, различных форм локации, хорошо развитого обоняния. О способности обонятельной ориентации у рыб уже говорилось при описании опытов с восприятием «запаха страха». Специальные исследования показывают, что восприятие запаха стаи не только стимулирует проявление физиологических «эффектов группы», но и способствует поддержанию взаимосвязи между особями. Это, в частности, свойственно личинкам ряда видов лососевых рыб; по мере взросления роль обонятельных стимулов у них уменьшается, уступая место зрительной ориентации.

У высших позвоночных животных (птицы, млекопитающие) большую роль во взаимной ориентации играет активная сигнализация, в частности звуковая. Постоянная подача звуковых сигналов обеспечивает им возможность не только сохранения постоянной связи и целостности стаи или стада, но и регуляции расстояния между особями, благодаря чему поддерживается адаптивность построения группы и синхронизация различных форм деятельности.

Важность устойчивого поддержания информативных контактов как одного из условий не только сохранения адаптивного «строя» стада, но и обеспечения его целостности, крайне велика. Стереотип поведения, связанный с поддержанием взаимной ориентации особей, направлен, по сути дела, на постоянный обмен информацией внутри группы. Особи, утратившие информативные связи с группой, немедленно проявляют усиленную двигательную поисковую активность, которая снижается лишь по восстановлению контактов. Это характерно для всех стадных животных, в том числе и таких, как, например, обезьяны, у которых структура стада весьма сложна. В условиях сохранения информативных контактов возможна даже определенная степень свободы в поведении и передвижениях отдельных особей, не нарушающая деятельности всего стада в целом. Так, у рыб постоянное слежение за передвижением стаи в целом открывает возможность отдельным особям менять скорость и направление своих передвижений в пределах, не нарушающих движения всей стаи. Изменения освещенности, прозрачности воды и ряда других условий могут вызывать перестроения, в том числе – рассредоточение стаи, но это всегда возможно лишь в пределах, обеспечивающих сохранение информативной связи.

Поддержание стада или стаи как устойчивого целого требует не только упорядоченного пространственного размещения особей, но определенной синхронизации их деятельности. В простейшем виде система взаимной ориентации животных дополняется отчетливо выраженными подражательными реакциями. В этом случае животные в стае ориентируются на группу ближайших соседей, с которыми находятся в непосредственном информативном контакте. На них же направлены и подражательные реакции.

Сигнал опасности воспринимается обычно крайними зверями, а уже от них по цепочке передается остальным, при этом он довольно быстро прокатывается по стаду из конца в конец, представляя собой «волну возбуждения». Она представляет собой быстро перемещающуюся по скоплению животных зону, в которой они реагируют на действия соседей измене-

нием своей позы. Собственно продвижение вперед у них очень невелико. Как пишет Л.М. Баскин, распространение волны возбуждения легко наблюдать в отаре овец. Когда, например, овцы возвращаются вечером с пастбища, они надеются получить дома лакомую подкормку в виде ячменной муки или комбикорма. Однако это удовольствие достается им не ежедневно. Передние овцы подбегают к пустым кормушкам, и их разочарованное блеяние тотчас извещает об отсутствии корма. Этот вопль волной прокатывается по отаре и, спустя несколько секунд, задние овцы, еще не побывавшие у кормушки, уже оглашают воздух возмущенным криком.

Ихтиолог Д.В. Радаков, который собственно и является автором данного термина, описал также «волны движения» в стаях рыб, представляющие собой взаимно согласованные перемещения определенной группы особей внутри стаи. Удаляясь от раздражителя, волна движения постепенно теряет скорость, Одновременно внешние ее фланги (то есть направленные к периферии стаи) отклоняются по все более крутой кривой от радиального пути, так что фронт волны, в конце концов, описывает дугу и возвращается к тому раздражителю, который вызвал волну. Весь этот процесс занимал в опытах Д.В. Радакова 3–5 секунд.

Волны движения бывают затухающими и лавинообразными. Причины угасания различны: пассивность особей, которых волна встречает на своем пути; уплотнение стаи перед фронтом волны, что мешает дальнейшему движению рыбок; удаление от раздражителя; привывание к нему, если он оказывается безразличным. Лавинообразные волны, возникнув, «не только не затухают, но даже увеличивают свою мощность. В конце концов они приводят всю стаю в движение (по: Баскину Л.М., 1971).

Агрегации, или скопления. Это такие объединения животных, которые формируются под действием какого-то физического фактора среды (пищи, температуры и т.п.). Примером агрегации могут служить стайки головастиков в прогретых солнцем местах водоема. Скопления характерны для многих видов беспозвоночных. Из скопления животных часто возникает стадо, поведение членов которого обычно взаимосвязано. Причиной скопления, как правило, бывает сходство их потребностей.

Особенно много животных собирается на участках, богатых пищей. Например, лососи, идущие на нерест, привлекают к себе всевозможных, как четвероногих, так и пернатых хищников. По обилию птиц и зверей на берегах рек можно безошибочно судить о наличии в реке проходных рыб. Большие скопления кабанов, медведей, оленей и птиц наблюдается во фруктовых лесах Кавказа, когда здесь поспевает урожай дикой яблони и груши. Не меньшее их число собирается в дубняках в годы обилия желудей. Много разнообразных животных скапливается в кедровых лесах при хорошем урожае шишек.

Однако возможен и иной путь образования скоплений, связанный со сходством реакций животных на факторы среды: рельеф, ветер, течение, влажность и т.п. Двигаясь в одном направлении, животные автоматически собираются близ перевалов, переправ через реки, в проливах и других подобных местах. Скопление животных в этом случае известный американский эколог В. К. Олли сравнил с возникновением «пробок» на автомобильных дорогах. Там, где шоссе широко и прямо, машины идут быстро и не мешают друг другу. Но на участке, где ведутся ремонтные работы, их скорость снижается и они начинают накапливаться перед въездом на узкий участок. Хорошие примеры подобных скоплений дают перелетные птицы. Обходя моря, они собираются по их берегам и, пересекая горы, – у перевалов. По мнению орнитологов, некоторые острова служат как бы ориентирующими точками, по которым птицы проверяют правильность своих штурманских «расчетов». Здесь, словно у перекрестка, возникают огромные птичьи скопления. Часто, оказавшись в поле зрения друг друга, животные сближаются и дальше движутся вместе. Такое соседство помогает им ориентироваться, вовремя замечать врага, не опасаясь внезапного нападения, отдыхать, пока соседи бодрствуют. Множество представителей разнообразных видов скапливается у водоемов в засушливый период. Весьма характерно, что в таких ситуациях у животных резко снижается агрессивность по отношению к друг другу. В саванне этот феномен получил название «водя-

ное перемирие».

Образование скоплений животных, как показали исследования на многих грызунах, обезьянах, летучих мышах, овцах и других животных, ведет к снижению у них обмена веществ. Причем основную роль здесь играет не прямое влияние более благоприятного микроклимата в глубине стада, а рефлекторная реакция на присутствие особей своего вида. Уровень обмена снижается и у мыши, которая отделена от остальных стеклом, и у небольшой рыбки гольяна, который посажен в «стайную» воду, то есть туда, где раньше сидели другие представители того же вида. Неблагоприятные следствия скопления животных намного смягчаются их взаимопомощью. Так, в группе копытные быстрее раскапывают снег. В глупо снежный период зимы в молодых сосняках и лиственных мелколесьях (с ивой, осиной, рябиной, можжевельником) собираются лоси. Многочисленные тропы помогают животным передвигаться. Охотники называют подобные места лосиными «стойлами». Точно такие же скопления на небольших участках образуют изюбри и кабаны (Баскин Л.М., 1971).

Анонимное сообщество открытого типа. В отличие от случайных скоплений животных в экстремальных условиях, устойчивые стада и стаи характеризуются определенной упорядоченностью взаимного расположения и жизнедеятельности отдельных особей входящих в их состав. Это условие определяет собой принципиальные особенности структуры популяций стадных животных и механизмов, поддерживающих эту структуру. Целостность такой группировки может быть обеспечена лишь при четкой регуляции взаимного расположения особей в стаде и высокой степени синхронизации действий всех составляющих группу животных. Как было сказано выше, эти условия обеспечиваются характером построения стаи и взаимным расположением особей, а также постоянной ориентацией на соседних особей. В относительно просто организованных стаях рыб и некоторых (особенно мелких) птиц особи, составляющие группу, практически равноценны по их экологическому значению для стаи в целом. Такой тип структуры называют эквипотенциальным. В этом случае животные в стае ориентируются на группу ближайших соседей, с которыми находятся в непосредственном информативном контакте.

Анонимные сообщества, члены которых не проявляют агрессии по отношению к вновь присоединившимся особям своего вида, получили название открытых. К ним относятся, например, многие копытные, кенгуру, жирафы, которых привлекает вид сородичей, но они с равной легкостью присоединяются к данной группе, а затем покидают ее. Виды, образующие сообщества открытого типа, как правило, имеют сильно выраженный стадный инстинкт. Большое значение для его развития имеет запечатление особей своего вида. Внешний облик одного или группы животных своего вида запоминается как положительный фактор среды. Он становится возбудителем стадного инстинкта у молодого животного. Стадный рефлекс образуется и существует на основе врожденного оборонительного рефлекса. Именно ощущение большей безопасности среди подобных себе подкрепляет до этого безразличный раздражитель – стадо, превращая его в условно-рефлекторный. Стадный рефлекс вырабатывается у всех животных данного вида и закрепляется на всю жизнь.

Анонимное сообщество закрытого типа. В сообществах такого типа отсутствует персональное узнавание друг друга, однако уже намечается некоторая разнo функциональность особей. Главным отличительным признаком, по которому его члены различают своих и чужих, является какой-либо признак, характерный для данной группы. Чаще всего этим признаком является характерный групповой запах, формирующийся под воздействием целого ряда обстоятельств. Групповой запах зависит прежде всего от индивидуальных особенностей животных группы, чаще всего состоящих в тесном родстве, и, в связи с этим, имеющих биохимическое сходство. Огромную роль в создании группового запаха играет микробный пейзаж, характерный для животных данной группы. Перенос бактерий от особи к особи может осуществляться в процессе взаимодействия членов группы: спаривании, кормлении молодняка, родах и т.д. Таким образом, внутри каждой популяции поддерживается определенная

общегрупповая микрофлора, обеспечивающая сходный запах членов группы.

Сообщества закрытого типа характерны для многих грызунов, в частности крыс. Появление на участке обитания колонии крыс посторонней особи приводит к тому, что все взрослые члены колонии набрасываются на нее и, если она не успевает покинуть данную территорию, убивают. Единственный признак, по которому крысы отличают «своих» от «чужих», – это специфический для каждой колонии запах. Если крысу из колонии натереть подстилкой, взятой из другой колонии, она сейчас же будет убита сородичами, с которыми до этого жила в полном мире.

Анонимные сообщества закрытого типа фактически являются переходной формой к индивидуализированным сообществам, также в основном закрытым для посторонних особей.

#### **11.2.4. Индивидуализированные сообщества**

Стабильные замкнутые группировки обитающие на одном месте или совершающие периодические кочевки как правило представляют собой сообщества с упорядоченной структурой взаимоотношений между особями. Такие сообщества называются «индивидуализированными» или «персонифицированными», поскольку каждый член сообщества знает всех остальных «персонально». Структура взаимоотношений животных в индивидуализированных сообществах основана на системе иерархии и ритуализации агрессии.

Сообщества подобного типа, с большей или меньшей сложностью взаимоотношений в них, характерны для множества видов. Сложные индивидуализированные сообщества имеют многие виды хищных млекопитающих, добывающие пищу коллективной охотой. Это, например, гиены, львы, волки, гиеновые собаки и др. Основой таких группировок, как правило, служат семейные группы, к которым могут примыкать и неродственные животные. Ядром стаи обычно бывает группа достаточно опытных, немолодых животных, которые давно знают друг друга и находятся в «дружеских» отношениях. В подобных группах наблюдаются сложные иерархические отношения, но высшую ступень иерархии занимает вожак. Типичным для индивидуализированных сообществ является участие многих его членов в воспитании подрастающего молодняка, а также забота старших особей о целостности сообщества и безопасности его членов. Характерно для них и распределение ролей животных в группе. У таких высших позвоночных, как человекообразные обезьяны и дельфины, практически отсутствует агрессия по отношению к чужакам, и их сообщества приобретают некоторые черты, характерные для открытых групп. Степень многообразия и пластичности отношений в сообществе животных тесно связана с уровнем их психического развития. В сообществах высокоорганизованных животных взаимопомощь и сотрудничество играют более важную роль, чем агрессивность, связанная с поддержанием иерархической структуры.

Структурированность сообществ животных в большой степени зависит от пространственной структуры популяций и их динамики. Об этом речь пойдет ниже. Прежде чем говорить о сообществах, характерных для разных видов, рассмотрим основные закономерности, лежащие в основе их формирования.

#### **11.2.5. Иерархия ролей и «разделение труда» в социальных группировках**

Цитируем по книге З.А. Зориной, И.И. Полетаевой, Ж.И. Резниковой «Основы этологии и генетики поведения». М., 2002.

«Усложнение схемы иерархического строения сообщества связано и с «распределением ролей» (или «разделением труда») животных в группе. Оно описано у некоторых совместно охотящихся хищных рыб (тунца, макрели), а также у ряда видов млекопитающих, таких как бобры, львы, волки, гиены, гиеновые собаки, шакалы и др. Этот феномен представляет собой

выполнение членами группы различных, но четко определенных по функции действий, например при охоте или охране территории. Возможность выполнения разных ролей в сообществе определяется у каждой особи сложнейшим сочетанием видовых, наследственных ФКД и поведения, основанного на индивидуальном и социальном опыте. На «результатирующей» влиянии опыта и врожденных задатков и основана роль каждого индивидуума в сообществе.

В целом, «разделение труда» в сообществах животных, несомненно, делает их социальные отношения более сложными и многообразными. В разных ситуациях на первый план могут выходить особи, более способные к тому или иному виду деятельности. Такие отношения называют «ролевой иерархией».

Замечательное разделение труда существует в сообществе бобров. Обитающая в хатке группа животных выделяет «дежурных», которые по очереди следят за бобрятами. Они постоянно играют роль «спасателей», так как детеныши еще не очень хорошо плавают и, покидая хатку, могут не найти входа в нее, задохнуться в воде либо погибнуть на берегу. Бобры, работающие вне хатки, также выполняют разные функции, такие как снабжение бобрят пищей, охрана или строительство.

Существуют наблюдения, свидетельствующие о том, что у некоторых видов «разделение труда» включает в себя манипуляции поведением одних особей со стороны других. Наиболее известны, хотя и не полностью убедительны, знаменитые эксперименты К. Моуэра (1940): в камеру помещались несколько крыс, которые могли нажимать на рычаг для получения пищи, однако кормушка находилась в отдалении от него. Оказалось, что в такой ситуации на рычаг нажимали лишь немногие особи, обеспечивая пищей всех остальных. Остается неясным, почему «работала» только часть животных, а другие вели «паразитический» образ жизни.

Другой, более убедительный пример «разделения труда» и «эксплуатации» в группе молодых шимпанзе описал Л.А. Фирсов (1977). Он провел свои наблюдения на озерном острове в Псковской обл., где молодые животные летом вели свободный образ жизни. На первом этапе эксперимента шимпанзе могли получить приманку из открывающегося ящика только в результате успешных действий партнера. Когда они усвоили этот навык, отношения между ними начали изменяться. Достаточно сбалансированные в начале эксперимента, они быстро переходили в фазу «беззастенчивой эксплуатации», когда большую часть заработанной приманки получали не «работники», а «наблюдатели». Прежняя картина отношений восстанавливалась лишь после энергичных столкновений. Несомненно, такое «разделение труда», особенно путем манипуляций поведением партнеров, требует известного социального опыта и гибкости поведения.

Сходные отношения складывались и в группе молодых ворон (в начале эксперимента их возраст составлял 2 месяца), которые обучались нажимать на рычаг для получения корма одновременно. И в этом случае доля пищедобывательных реакций, совершенных членами группы, с самого начала была различной, и это различие углублялось в процессе эксперимента. В конце концов около 80% всех реакций совершала одна из птиц, получая при этом лишь 38% заработанных ею порций корма. Остальные 3 птицы получали в среднем по 20% всех подкреплений, даже если совершали не более 2% нажатий на рычаг. Существенно отметить, что взаимодействия между птицами были почти лишены признаков агрессивности, во всяком случае, ворона, нажимавшая на рычаг, не пыталась отгонять других членов группы от «заработанного» ею корма. Возможно, это происходило потому, что самыми активными «добытчиками» были низкоранговые особи (Зорина, 1996). Таким образом, в данной ситуации представители весьма разных групп позвоночных ведут себя довольно сходным образом. Изучение индивидуализированных сообществ животных дает много примеров крайне важной роли сотрудничества для успешной деятельности и выживания группы. Наиболее яркие из них – это совместная охота у многих крупных хищников, совместное сложное строительство и выращивание потомства у далеких друг от друга видов, например у бобров, голых землекопов и общественных насекомых – термитов, ос, пчел, муравьев.

В приведенных примерах сотрудничество между членами сообщества составляет ви-



доспецифическую черту их поведения, непременно характерную для всех особей. Наряду с этим сотрудничество может возникать как индивидуальное приспособление отдельных особей к конкретным условиям среды, которое не предусмотрено видовыми стереотипами поведения. Такой вид сотрудничества представляет особый интерес для характеристики разумных компонентов в поведении животных (см.: Крушинский, 1986). Наиболее убедительные примеры этих высших форм кооперации обнаружены у человекообразных обезьян. Так, Дж. Гудолл (1992) приводит в своей книге ряд примеров, когда шимпанзе оказывали помощь другим членам группы, которые могли и не быть их родственниками. Еще один пример – наблюдение Р. Футса за «говорящей» обезьяной Уошо, которая жила на островке, окруженном рвом с водой и изгородью с электрическим током. Однажды молодая самка Синди, решив навестить Уошо, каким-то образом преодолела эту изгородь, но упала в воду и начала тонуть. Увидев это, Уошо, держась за траву, вошла в воду и умудрилась схватить Синди за руку, когда та, может быть в последний раз, всплыла на поверхность. Следует подчеркнуть, что между обезьянами не было родственных отношений, да и познакомились они совсем незадолго до события.

Разбирая этот и подобные довольно многочисленные примеры, Дж. Гудолл полагает, что отбор родичей может играть роль в формировании способности к взаимопомощи не только среди родственных, но также и посторонних друг другу особей.

О способности к сотрудничеству не только у приматов, но и других высокоорганизованных позвоночных свидетельствуют упомянутые выше данные о врановых птицах. Свообразным экспериментальным доказательством ее существования могут служить также данные опытов Л. С. Бондарчука, описанные в работе Крушинского и др. (1982), по одновременному обучению двух ворон в специальной камере, разделенной пополам прозрачной перегородкой. В каждой половине находилась педаль, при нажатии на которую появлялся корм, но это происходило только тогда, когда вороны нажимали на «свои» педали одновременно. Независимо от этого ворон научили открывать дверцы примыкавших к обоим отделениям камеры дополнительных клеток, где птицы видели кормушку с мясом. Каждый из навыков вырабатывался достаточно легко. Затем в главном эксперименте одну из ворон заперли в клетку, так что вторая птица при нажатии на педаль корма не получала.

Оставшись в одиночестве, ворона в конце концов открывала клетку и выпускала партнера. Этот факт рассматривается как доказательство способности птиц к экстренной интеграции независимых навыков в новой ситуации, т.е. к одному из относительно простых видов рассудочной деятельности (Зорина, 1997).

Анализируя проблему взаимопомощи и сотрудничества у высших позвоночных, Л.В. Крушинский (1986) приходит к выводу, что основным механизмом, обеспечивающим возможность таких взаимоотношений между членами сообщества, может быть только достаточно развитая рассудочная деятельность. Действительно, поведение Уошо в приведенном примере включает экстренную оценку новой, ранее никогда не имевшей места ситуации, способность поставить себя на место обезьяны, терпящей бедствие, и принять адекватное данной ситуации решение». (цит. по: Зорина, Полетаева, Резникова, 2002. С. 113–116).

### **11.3. Структура популяций и внутривидовые отношения (цит по: Шилову, 1977)**

11.3.1. Основные представления о структуре популяции

11.3.2. Интенсивное использование пространства. Оседлость

11.3.3. Экстенсивное использование пространства. Кочевой образ жизни

#### **11.3.1. Основные представления о структуре популяции**

Пространственная структура популяций может существенно отличаться у разных видов. Однако основные ее звенья обнаруживаются у всех животных. Элементарным террито-

риальным объединением можно считать стаи и стада, колонии и колониальные поселения, обеспечивающие размножение, регулирующие использование территории и организующие сезонные миграции. Даже животные (виды), ведущие «одионый» образ жизни, практически постоянно находятся в связи друг с другом, образуя так называемые «парцеллярные группировки». Они могут сохраняться неопределенно долгое время, периодически пополняя естественную убыль.

Следующим звеном в популяционной организации большинства видов служат более сложные территориальные объединения. У оседлых животных их называют «поселениями», элементарными популяциями. Аналогом таких объединений у копытных служат стада в период оседлого существования. Местные скопления летних выводков мелких птиц в конце лета на определенных местах, где происходит обучение молодых и формируются начинающие перелет стайки, или скопления линяющих уток на озерах также представляют собой элементарные популяции, отчетливо заметные именно в это время.

Минимальная социальная ячейка, цельность и самостоятельность которой поддерживаются в основном ее собственными, внутренними механизмами, называется микропопуляцией. Эти популяционные группировки генетики называют «демами». По определению Н.П. Наумова (1977), подобное объединение особей именуется «парцеллой».

Более крупные объединения, местные (локальные) популяции и вышележащие надпопуляционные комплексы могут наблюдаться визуально только у немногих видов во время сезонных миграций.

Для мигрирующих видов характерна сложная популяционная структура. На местах размножения они держатся небольшими группами или стадами, иногда отдельно самцы и самки с молодняком (копытные). Птицы образуют гнездовые колонии или гнездятся парами, объединенными постоянным общением и сигнализацией обычно по несколько (5–15) семей.

При подрастании молодняка подвижность семей увеличивается, и формируются более крупные группировки – местные локальные популяции. Концентрируясь на миграционных путях, они объединяются в более крупные группы – популяции географических районов. Таковы многотысячные стада северных оленей и сайгаков или большие стаи перелетных птиц и мигрирующих рыб, движущиеся по одному направлению общей массой или отдельными стадами. Население крупных географических регионов имеет собственные системы кочевых путей. На местах зимовок огромные стаи или стада разбиваются на более мелкие группировки, в обратном порядке тому, что происходило в начале миграций.

Сложность популяционной структуры таких видов увеличивается тем, что самцы и самки вне сезона размножения занимают подчас далеко отстоящие друг от друга территории.

Наконец, у некоторых птиц и млекопитающих имеются как оседлые, так и мигрирующие популяции. На зимовках, реже – в период размножения, они могут жить по соседству, на одной территории, обмениваясь животными. Такая картина наблюдается у северных оленей на Новосибирских островах, косуль и лосей на Северном Урале, ряда мигрирующих видов птиц (в частности, врановых) и других животных.

Существование постоянных и временных поселений, ясно выраженных у оседлых животных, в действительности представляет универсальное явление. Они отличаются не только степенью устойчивости (продолжительностью существования), но и составом и структурой населения, характеризующими «уровень организованности». В устойчивых поселениях грызунов преобладают взрослые оседлые животные, объединяющиеся в крупные и стойкие «популяционные парцеллы» (группы семей, колонии), ведущие относительно малоподвижный образ жизни. В них идет интенсивное размножение. Это основная продуктивная часть популяции, обеспечивающая ее воспроизведение.

Неустойчивые (временные) поселения возникают за счет эмиграции из основных поселений. Они отличаются меньшей плотностью и большей подвижностью обитателей, среди которых высок процент молодых, иногда еще созревающих особей. Они часто держатся поодиночке, а образуемые ими популяционные парцеллы, как правило, невелики, менее стойки и часто меняют свой состав и размеры. Размножение в таких поселениях идет на невысоком

уровне и только в очень благоприятные годы достигает большой интенсивности.

Роль этологической структуры в популяции. Этологическая структура регулирует территориальное размещение и обеспечивает размножение популяции. Она выражается в образовании различного рода группировок, возникающих на основе общения особей (сигнализации). В основе образования группировок лежит приобретение животными того или иного статуса в популяции. В ходе такого ранжирования каждая особь занимает определенное положение, которое может в короткие сроки измениться под воздействием внешних и внутренних стимулов. Нарушение этологической структуры может быть вызвано неблагоприятной погодой, изменениями среды обитания, но чаще связано с изменениями самой популяции, особенно ростом и падением численности животных. Физиологические механизмы таких нарушений чаще всего бывают связаны с эндокринной регуляцией.

Таким образом, пространственная структура популяций и система взаимоотношений особей находятся в закономерной взаимной связи. По мере усиления контактов особей на общей территории усиливается и структурированность, упорядоченность их взаимоотношений.

Основные принципы построения популяции. При всем многообразии пространственно-экологической структуры популяции различных видов можно выделить, как указывает И.А. Шилов (1977), два принципа ее построения, отличающихся способом использования территории. Видам, ведущим оседлый образ жизни, присущ интенсивный тип использования пространства. Для них характерна упорядоченность взаимоотношений.

К другой экологической группе популяций относятся виды, которые в течение всей жизни или периодически на протяжении длительного времени (например, сезонно) ведут групповой образ жизни. Для них характерен экстенсивный тип использования территории, представляющий собой не что иное, как адаптацию к длительному совместному существованию групп животных одного вида. Основной ячейкой (микроразделением) подобной популяции является стадо.

### **11.3.2. Интенсивное использование пространства. Оседлость**

Индивидуальный участок. Привязанность к ограниченной территории имеет определенные биологические преимущества. В своих перемещениях по знакомому участку животное не затрачивает дополнительного времени и энергии на исследовательскую деятельность. Все его передвижения осуществляются как бы автоматически, на основе когнитивной карты местности, составленной благодаря системе знакомых зрительных ориентиров, а также разнообразных меток, оставленных данной особью. Благодаря этому постоянный обитатель участка кратчайшим путем достигает мест кормежки, отдыха, укрытий и т.п.

Обитая длительное время на одном участке, животное занимается его «благоустройством». Оно строит разного типа убежища, прокладывает системы троп, метит территорию, делает запасы корма и т.д. Все это не только открывает возможность наиболее рационального использования ресурсов местности при затрате минимального количества времени и энергии, но и резко повышает эффективность переживания непогоды, спасения от хищников. Величина и форма участков обитания может очень сильно варьировать как у разных видов, так и у разных популяций одного вида, в зависимости от кормовых ресурсов, рельефа местности, а также особенностей биологии вида.

У многих крупных хищных млекопитающих и птиц размеры индивидуальных участков очень велики, поскольку они должны обеспечивать возобновляемые запасы дичи.

Формирование индивидуального участка обычно начинается с выбора места для сооружения основного убежища, например гнезда, выводковой норы и т.п. Этот процесс базируется на врожденных стереотипах поведения, пусковыми механизмами для которых служат определенные особенности среды. Так, для птиц дуплогнездников ключевым раздражителем является вид дупла, для многих млекопитающих-норников при выборе места для норы тако-

вым являются некоторые особенности рельефа, почвы и др.

Помимо своего участка, животные в известной степени имеют представление и о местности, которая их окружает. В период оседлой жизни многие виды животных время от времени совершают выходы за его пределы, с последующим возвратом. Используя метод радиоактивных изотопов, удалось проследить передвижения ряда видов мелких млекопитающих, носящих характер патрулирования на своем участке. По-видимому, цель такого «патрулирования» заключается в получении информации о соседних особях и их заходах в пределы участка.

При другой форме исследовательской деятельности животные выходят за пределы участка и возвращаются обратно, совершая «разведывательные рейды». При таких переходах животные получают информацию о соседних особях и их группировках, а также контактируют с ними.

Индивидуальное распознавание особей. Проявление территориального поведения основывается на индивидуальном распознавании особей своего вида, появившихся вблизи участка или непосредственно в его пределах. Виды, ориентирующиеся преимущественно с помощью зрения, хорошо различают соседних особей по внешнему виду; у многих из таких видов эволюционно вырабатывались некоторые особенности окраски: яркие тона (например, многие тропические птицы, коралловые рыбы), часто в сочетании с цветными, контрастными пятнами, полосами и т.п. Показано, что животные в состоянии хорошо различать друг друга, причем в некоторых случаях разные особенности окраски служат для различения особей на разном расстоянии; бросающиеся в глаза элементы окраски играют роль первичного раздражителя в проявлении агрессивных реакций. Немаловажное значение в визуальном распознавании «чужака» имеет уже рассмотренная ориентировочная реакция, придающая поведению животного на чужой территории специфический и хорошо заметный характер.

Различение может происходить и на основе голосовых сигналов. Исследования структурных особенностей песен и других сигналов у птиц показали, что они содержат много элементов индивидуального характера; свойственная ряду видов способность к имитации голоса других птиц также рассматривается как форма более четкой индивидуализации песни. Песня «чужой» особи своего вида всегда вызывает резко выраженную агрессивную реакцию «хозяина» участка, если она исполняется в пределах его территории. Эта реакция легко провоцируется у многих видов проигрыванием на их участке магнитофонной записи песни. Аналогичным образом можно спровоцировать агрессию и у некоторых видов земноводных. Так, один из видов древесных лягушек отчетливо реагировал агрессивной реакцией на визуальный раздражитель в виде керамической модели лягушки, подкрепленный воспроизведением записанных на пленку криков спаривания этого вида.

Ритуальные демонстрации в территориальном поведении. Сами по себе формы агрессивного территориального поведения далеко не исчерпываются прямым нападением, схваткой, погонями и т.п. Можно даже сказать, что такие «жесткие» формы агрессии, связанные с нанесением противнику ран и иных повреждений, представляют собой не столь уж частое явление в общей системе индивидуализации территории. Прямая агрессия практически всегда сопровождается особыми «ритуальными» формами поведения, а иногда охрана участка полностью ограничивается ими. Да и сами столкновения на территориальной почве относительно редко сопровождаются нанесением противнику серьезных повреждений. Так, частые схватки зябликов на границе участков обычно очень кратковременны и кончаются бегством «нарушителя», после чего «хозяин» участка начинает энергично петь в районе места схватки; аналогичная картина наблюдается у овсянки-просянки и многих других птиц. У грызунов «нарушитель» очень часто спасается бегством после первого же нападения, и дальнейшая погоня носит уже демонстрационный характер.

Большинство видов животных, проявляющих территориальную агрессивность, предвзает нападение системой поз и звуковых сигналов угрозы. Таковые специальные позы у некоторых бесхвостых амфибий, «кивание» головой, приподнимание и опускание передней

части тела и расправление горловой складки кожи у ящериц игуан, демонстрация ярких участков тела у некоторых других ящериц, звуковая сигнализация об угрозе у ряда видов рыб, птиц и млекопитающих. В подавляющем большинстве случаев сигнал угрозы воспринимается особью, проникшей на занятую территорию, как сигнал к бегству – возможно, опять-таки потому, что этот сигнал воспринимается на фоне развитого ориентировочного рефлекса. Нередко бывает так, что и вся территориальная схватка представляет собой по существу серию взаимных угроз, оканчивающуюся отступлением «чужой» особи. Так, наблюдения за коралловыми рыбами установили, что сражения между противниками целиком носят ритуальный, демонстрационный характер и почти полностью исключают физический контакт между партнерами.

Маркировка участка обитания. Уже в перечисленных формах демонстрационного поведения нередко трудно провести четкую границу между проявлением прямой агрессии и способом визуальной маркировки занятой территории. Понимаемая в широком смысле маркировка участка – этот, несомненно, более «мягкий» способ индивидуализации территории – весьма распространена в разных таксономических группах животных.

Конкретные способы маркирования занятой территории разнообразны; они зависят от особенностей биологии каждого вида и в первую очередь от того, какие анализаторные системы являются ведущими. Зрительная (визуальная) маркировка встречается главным образом у видов, занимающих небольшие участки с хорошими условиями видимости. Одним из наиболее типичных примеров этого могут служить разные виды коралловых рыб. Яркая окраска с бросающимся в глаза рисунком, четкие индивидуальные отличия по этим признакам и отличия у особей из разных мест обитания – все это делает уже само присутствие рыбы достаточно ощутимым сигналом о занятости территории. Если же к этому добавить специальное демонстрационное поведение, проявляющееся в ответ на появление в поле зрения другой особи, то такая система маркирования оказывается вполне эффективной.

Акустическая маркировка участков среди позвоночных животных в наиболее яркой форме выражена у птиц, хотя встречается и у представителей других классов. Так, у тюленей Уэдделла взрослые самцы маркируют подводный участок вокруг щели, служащей им убежищем, с помощью часто издаваемых особых трелей. Голосом метят свой участок косули, хотя основной способ маркировки у этого вида – оставление пахучих меток. Звуковыми сигналами обозначают занятость участка американские бурундуковые белки. Встречается звуковая маркировка у некоторых амфибий и беспозвоночных.

Песня птиц, как по своей физической структуре, так и по поведению поющего самца имеет ряд четких приспособлений к эффективной маркировке участка. Выше уже говорилось о существенной степени индивидуальности песен отдельных особей, что позволяет соседям четко определять маркируемые границы смежных участков. Эффективность акустической маркировки увеличивается способностью к имитации: воспроизводя в своей песне, специфические черты песни ближайшего соседа, «хозяин» участка придает территориальной информации точную направленность. В сложном составе песни удается вычленить специальную часть – территориальный сигнал; например, у зарянки эту функцию несет высокочастотная часть песни. Показано, что физические характеристики песни соответствуют условиям акустической среды: например, песни лесных видов содержат сигналы, наилучшим образом распространяющиеся среди стволов и зарослей. Поющий самец все время передвигается по участку, очерчивая песнями его границы. Однако если возникает вероятность проникновения на участок другой особи, он задерживается и активно поет в области, примыкающей к месту возможного вторжения, определяя его по голосу чужого самца.

У млекопитающих наибольшее значение в маркировке территории имеют запаховые метки, что соответствует преимущественной роли обонятельной рецепции в жизни этих животных. «Носителем» запаха у многих видов служит моча и (или) экскременты, оставляемые в определенных местах; наиболее часто метки наносятся на границах участка. Некоторые виды млекопитающих метят территорию при помощи специфических пахучих желез. (Подробнее о мечении территории см. в главе «Коммуникации».)

Территориальность. Существуют и другие факторы, стимулирующие проявление агрессивной территориальной реакции. Таковыми могут быть, в частности, запаховые раздражители (многие млекопитающие), особые формы электрических разрядов у некоторых рыб и др.

Индивидуальное распознавание особей, проникших на занятую территорию, весьма важно, поскольку степень агрессии часто бывает неодинаковой по отношению к животным, занимающим разное положение в составе популяции. В частности, степень проявления агрессии отчетливо зависит от того, проникает ли на данную территорию чужая особь или же сосед, входящий в ту же внутривидовую группировку и визуально знакомый «хозяйину» участка. Характер проявления территориального поведения существенно изменяется в зависимости от того, на какой из частей участка обитания появилась чужая особь. Как правило, степень агрессивности падает по мере удаления от биологического центра участка (место расположения гнезда или выводкового убежища); это подтверждается как наблюдениями в природе, так и экспериментально. Так, агрессивность большой синицы по отношению к чучелу того же вида отчетливо снижалась по мере передвижения чучела от центра гнездового участка к его периферии.

При более внимательном наблюдении нередко удастся видеть, что общая территория участка обитания и активно охраняемая ее часть не совпадают по площади: охраняемая часть участка может быть существенно меньше его общей величины. Это явление у многих видов выражено настолько отчетливо, что нередко, особенно в западной литературе, отмечается терминологически: общую площадь участка называют «home range» (участок обитания), а его активно охраняемую часть — «territory». Такое подразделение обитаемой площади может быть выражено в различной степени, однако сам факт неодинаковой агрессивности в разных частях участка обитания говорит о том, что в комплексе раздражителей, вызывающих проявление прямых форм агрессии, помимо признаков самой особи — «чужака», немалую роль играет уже неоднократно отмечавшееся запечатление системы знакомых ориентиров.

Физиологический механизм территориальной агрессии. Однако преимущества «владения» определенной территорией в виде участка обитания еще не гарантируются механизмами индивидуальной привязанности животных к этой территории. Для реализации всех биологических выгод такого типа структуры популяции должны существовать и специфические популяционные механизмы, определяющие необходимую степень диффузности в распределении особей и предотвращающие возможность чрезмерного скучивания и обострения внутривидовой конкуренции. В общем виде, такие механизмы можно назвать формами «индивидуализации» территории, и проявляются они в виде закономерных взаимоотношений между отдельными особями, входящими в состав популяции.

«Простейшая» форма таких взаимоотношений выражается в активной защите индивидуальной территории и физическом изгнании с нее других особей своего вида. Агрессивное поведение, связанное с защитой участка, известно во многих систематических группах животных, в том числе и беспозвоночных. Наиболее интересным с биологической точки зрения является то, что победителем в территориальных схватках выходит не обязательно более крупный и сильный из партнеров, а, как правило, «хозяин» данного участка. Так, длительные наблюдения за малыми сусликами в естественной популяции убедительно показывают, что суслик, кормящийся в пределах своего участка, немедленно бросается на другого зверька (даже визуально знакомого соседа), как только тот пересечет невидимую, но строго соблюдаемую границу индивидуальной территории данной особи. При этом, как правило, пришелец тотчас обращается в бегство, преследуемый «хозяином» участка до границ его территории, после чего преследование прекращается.

В одном из опытов, проведенном в природных условиях, экспериментаторы постепенно перемещали дуплянку с гнездом мухоловки-пеструшки, до тех пор, пока она не оказывалась в пределах гнездового участка соседней пары того же вида. Немедленно начинались

драки, победителями в которых неизменно оказывалась пара, на территорию которой была передвинута дуплянка. После восстановления исходного положения передвигали гнездовье второй пары (которая только что одерживала победы) в направлении гнездового участка первой (побежденной). Как только граница гнездового участка была нарушена, вновь вспыхивали схватки, но на этот раз уже с обратным результатом. Иными словами, во всех случаях победа принадлежала той паре, на участок которой происходило вторжение чужих птиц. Примечательно, что в том варианте опыта, когда передвигали обе дуплянки таким образом, что они сближались вне пределов гнездовых участков обеих пар, драк не возникало, и птицы мирно продолжали кормить птенцов даже тогда, когда оба выводка объединяли в одной дуплянке, а другую убирали.

Победа «хозяина» участка не случайное, а вполне закономерное явление. Общий биологический смысл его заключается в том, что: в противном случае сложившаяся пространственная структура популяции подвергалась бы непрерывным ненаправленным нарушениям, а более мелкие (в том числе молодые) животные вообще не могли бы иметь участков. И то, и другое вело бы к нарушению нормального функционирования популяции как целого. Физиологический механизм этого явления, заключается в том, что у животного, попавшего на «чужую», незнакомую ему территорию, доминирует ориентировочная реакция – мощный рефлекс, подавляющий (по крайней мере, временно) другие формы поведения и легко переходящий в пассивно-оборонительную реакцию. У «хозяина» участка, напротив, доминирует врожденная агрессивность к особям своего вида, устойчиво подкрепляемая хорошо знакомой системой ориентиров в пределах границ охраняемой территории. Различная «настройка» высшей нервной деятельности и решает исход встречи.

Усложнение взаимоотношений между особями в группах разного типа, ведущих оседлый образ жизни. Таким образом, как отмечает И.А. Шилов «можно отметить, что у животных, характеризующихся оседлым образом жизни с интенсивным использованием территории, пространственная структура популяций и система взаимоотношений особей находятся в закономерной взаимной связи. По мере усиления контактов особей на общей территории усиливается и структурированность, упорядоченность их взаимоотношений. Общее направление усложнения внутривидовых отношений, а соответственно и поддерживающих их физиологических механизмов может быть схематично обозначено в виде следующих ступеней или этапов.

1. Территориальные внутривидовые группировки представлены системой не перекрывающихся или слабо перекрывающихся участков обитания. Ярко выражено территориальное поведение, в том числе формы прямой агрессии. Отдельные особи в составе внутривидовых групп практически однородны, каких-либо форм соподчиненности не наблюдается.

Примеры: многие коралловые рыбы, неколонизальные птицы (в период гнездования), куны и др.

2. Внутривидовые группировки образованы системой участков обитания, более или менее широко налегающих друг на друга. Отчетливо выражены различные формы маркировки территории и ритуального территориального поведения. Открытая агрессия в комплексе территориальности менее характерна. Взаимоотношения особей, составляющих внутривидовую группировку, строятся по принципу доминирования-подчинения и проявляют различные формы иерархической соподчиненности, определяющей собой целостность группы и ее реакцию на различные вне- и внутривидовые воздействия.

Примеры: ряд видов ящериц, большинство полевок и хомячков и др.

3. Внутривидовые группировки строятся на основе ярко выраженной иерархической системы взаимоотношений особей вплоть до деспотического доминирования одного животного. Территориальные отношения внутри группировки не выражены или выражены слабо; возникает «групповой» территориализм на основе стирания границ участков отдельных особей и появления общегрупповой территории.

Примеры: синантропная форма домовая мышь и др.

Естественно, что приведенные градации отражают лишь наиболее контрастные формы пространственно-этологической структуры популяций. Однако уже в них сквозит отчетливая линия на усложнение организации группировок животных по мере объединения территории отдельных особей. Биологически эта тенденция совершенно очевидна: всякое скопление особей на общей территории может устойчиво сохраняться и функционировать лишь при условии организованных, структурированных отношений между ними, открывающих возможность «управляемости» группы как системы. Эта тенденция особенно отчетливо выражена и приобретает исключительное биологическое значение у животных, которым свойствен групповой образ жизни.» (Шилов, 1977. С. 100–101).

### **11.3.3. Экстенсивное использование пространства. Кочевой образ жизни**

К этой группе относятся виды, ведущие групповой образ жизни в течение всей жизни или периодически, например, сезонно или в период выращивания молодняка.

При таком образе жизни резко увеличивается нагрузка на кормовые ресурсы территории, особенно, если группа животных имеет высокую численность. Для того чтобы лучше обеспечивать себя пищей, подобные животные вынуждены вести кочевой образ жизни, предполагающий умеренное использование источников пищи, не приводящее к их полному уничтожению. Кочевой образ жизни предполагает периодическое возвращение животных на посещаемые ранее территории по мере восстановления там кормовых ресурсов.

При этом постоянно перемещающаяся в пространстве группа может быть устойчивой и жизнеспособной лишь в том случае, если взаимное расположение и жизнедеятельность ее членов имеет упорядоченный характер. Целостность такой группировки может быть обеспечена лишь при условии четкой регуляции взаимного расположения особей в стаде и высокой степени синхронизации действий всех составляющих группу животных.

Подобный тип использования пространства называется экстенсивным. По сути, он представляет собой не что иное, как адаптацию к длительному совместному существованию групп животных одного вида.

На примере данной экологической группы отчетливо заметны тенденции усложнения как внутригрупповых отношений между отдельными особями, так и структуры групп. Поэтому изучение популяций с экстенсивным типом использования территории весьма интересно в эволюционном отношении.

Структурированность внутрипопуляционных групп при общественном образе жизни строится на основе дифференциации особей в составе группы и захватывает как пространственное расположение отдельных особей, так и всю систему взаимоотношений.

Усложнение структуры групп идет в следующем направлении:

Группы эквипотенциального типа. Все особи имеют равное значение для группы в целом и близки по своим морфофизиологическим особенностям. Стада и стаи такого типа носят, как правило, характер анонимных сообществ.

Группы, построенные по принципу лидерства. Характеризуются определенной разнофункциональностью составляющих их особей, на основе которых формируется внутригрупповая структура. Поведение стад и стай подобного типа в большой степени зависит от поведения особей-лидеров, концентрирующих на себе внимание остальных и стимулирующих реакцию следования у остальных животных.

Группы, построенные по доминантно-иерархическому типу с вожаком.

Группы эквипотенциального типа. В относительно просто организованных стаях рыб и некоторых птиц особи, составляющие группу, практически равноценны по их экологическому значению для стаи в целом. В своих перемещениях члены подобных групп ориентируются на ближайших соседей, с которыми находятся в непосредственном информативном кон-



такте. Такие сообщества обычно носят анонимный характер и не имеют устойчивой структуры. Поведение животных в анонимных сообществах было достаточно подробно рассмотрено в соответствующем разделе.

Однако уже в некоторых стадах эквипотенциального типа удается подметить тенденцию к образованию внутренней структуры. Например, в стаях рыб или птиц иногда наблюдается образование небольших внутренних группировок. Происхождение и биологическая роль таких группировок не совсем ясна. Гораздо чаще можно наблюдать временную разнофункциональность, связанную с резким изменением поведения отдельных особей или их небольших групп. Так бывает, например, когда к стае рыб или птиц приближается хищник; естественно, что его раньше замечают те особи, которые расположены в стае со стороны его приближения. Бросок в сторону этих особей на основе подражательной реакции вызывает изменение скорости и направления всей стаи; эти особи на какое-то время оказываются в положении лидеров. То же бывает, когда стая встречается с препятствием, попадает в места скопления пищевых объектов и т.п. У птиц такие ситуации обычно сопряжены с подачей специфических звуковых сигналов. Так, у коноплянок и горных чечеток крик страха одной птицы служит сигналом общего взлета стаи; это свойственно и многим другим видам – так же, как реакция на найденный корм и другие ситуации. Во всех этих случаях особи, составляющие стаю, ничем существенно не отличаются друг от друга, но те из них, которые случайно первыми обнаруживают какую-либо биологически значимую ситуацию, в силу своего поведения оказываются на какое-то время в особом положении, «фокусируют» на себе внимание остальных и служат объектом подражания. Польза такого переключения подражательной реакции для стаи в целом не вызывает сомнений.

В отдельных случаях в стаях такого типа обнаруживается и более сложная система взаимоотношений. Например, в стаях рыбок верховок при определенных условиях намечается переход к доминантно-соподчиненному типу отношений, что некоторые авторы рассматривают как приспособление к выживанию при ухудшении условий обитания. Подобная же система отношений обнаружена в экспериментальных условиях в группах мальков атлантического лосося, причем агрессивность и четкость взаимной подчиненности усиливались при отсутствии корма. Однако и при достаточной обеспеченности кормом наблюдалась разная качественность особей в таких группах, выражавшаяся, в частности, в более низких темпах роста подчиненных особей.

Перечисленные примеры, при всем их разнообразии, демонстрируют одну важную черту поведения животных в эквипотенциальных стаях: общие реакции взаимной ориентации и подражания в необычных условиях могут быть ориентированы на какую-либо одну особь, чем-то резко отличающуюся от остальных. Данное свойство играет весьма существенную роль в стадах более сложного типа.

Группы, построенные по принципу лидерства. В более сложных случаях структура взаимоотношений в группе строится на основе неоднородности особей как по морфологическим признакам, так и по их функциям в жизни группы. Такая система взаимоотношений наиболее характерна для стадных млекопитающих, но в упрощенной форме встречается и у некоторых птиц и, возможно, у других животных. При иерархической структуре в жизни стада наблюдается уже не просто синхронизация деятельности отдельных особей, но и элементы управления, разделения обязанностей, опеки и другие сложные формы общественного поведения. Конкретная структура взаимоотношений в группах разных видов, построенных по принципу ранговой разнофункциональности особей, очень различна. Поэтому рассматривать этот вопрос в общей форме можно лишь в самом схематическом виде.

1. Лидеры. Первой ступенью в упорядоченном взаимоотношении особей в стаде, а соответственно и в его управляемости можно считать стада с лидерами. В данном случае под лидером имеется в виду особь, на которой постоянно или в течение какого-либо времени концентрируется внимание других особей и которая благодаря этому своим поведением определяет направление и скорость движения, места и время кормежки и отдыха и другие фор-

мы деятельности стада в целом. При этом, в отличие от вожаков, о которых речь пойдет ниже, лидеры, как правило, не производят каких-либо действий, направленных на активное руководство стадом; их роль в синхронизации деятельности стада целиком основывается на подражании со стороны остальных особей. Подражательная реакция в стадах такого типа играет не меньшую роль, чем в эквипотенциальных стаях, с той разницей, что она более направлена и в течение долгого времени фиксируется на определенных особях – лидерах.

Выделение из состава стада особей-лидеров может определяться разными причинами. Одной из них может быть резкая перемена поведения данной особи, концентрирующая на себе внимание остальных и стимулирующая реакцию следования именно в силу своей несхожести с поведением остальных животных. Так, в стадах домашних северных оленей, при приближении собаки или пастуха молодые особи нередко пугаются их и бросаются бежать. Это немедленно вызывает реакцию следования со стороны остальных оленей, и все стадо обращается в бегство. Явление это вполне сходно с уже рассмотренным «временным лидерством» в стадах эквипотенциального типа и имеет те же физиологические механизмы и то же биологическое значение. Хотя в данном конкретном случае собака или пастух не представляют опасности для стада, легко представить себе реальную биологическую пользу такого «временного лидерства» в случае приближения хищника. Поэтому старые опытные олени обычно и не реагируют столь резко на их приближение.

Обычно же в стадах такого типа можно видеть и более устойчивую форму лидерства. В этом случае следование стада в течение длительного времени происходит за одной и той же особью. Механизм становления лидера можно представить себе лишь в предположительной форме, каких-либо специальных экспериментальных работ, направленных на решение этого вопроса, автору неизвестно. Весьма вероятно, что большое значение в выявлении лидера имеют индивидуальные особенности высшей нервной деятельности, зависящие как от наследственных особенностей центральной нервной системы, так и от индивидуального опыта животных. Имеется ряд наблюдений, показывающих, что не каждое животное может стать лидером. В частности, это отмечено при наблюдениях за свободно живущими стадами макаков маготов: некоторые особи чаще других бывают лидерами. В поведении этих обезьян наблюдаются существенные индивидуальные отличия: одни особи предпочитают вести стаю, другие – следовать за какой-либо определенной особью или стремятся сохранить постоянное положение внутри передвигающейся группы.

Принято считать, что лидерами в стадах (стаях) некоторых копытных и птиц становятся самые опытные животные.

Механизм же этого можно представить себе следующим образом: в ситуациях, когда у молодых и менее опытных животных развивается ориентировочная реакция, особи с большим индивидуальным опытом действуют на основе ранее сложившихся стереотипов быстро и направленно. Подражательная реакция вызывает те же действия и у остальных особей, что и определяет согласованность и адаптивность поведения стада в целом. Именно поэтому постоянными лидерами оказываются обычно старые, опытные животные. Так, в стадах северных оленей лидерами обычно бывают старые важенки (самки). Помимо опыта жизни в составе стада, важенки имеют еще и богатый опыт самостоятельной жизни, поскольку регулярно при родах выходят из стада и некоторое время живут самостоятельно. Это обстоятельство значительно расширяет их опыт в ориентировке на местности, наблюдении, спасении от хищников, заботе о теленке и т.п. В стадах непарнокопытных лидерами обычно тоже бывают старые кобылы или жеребцы.

Явление лидерства, таким образом, основывается на разнофункциональности особей в составе стада. Биологическое значение его очень велико и заключается в том, что индивидуальный опыт отдельных животных используется всем стадом, что повышает уровень адаптивности его действий, а соответственно и выживаемость. Стереотип поведения, выражающийся в концентрации внимания на лидере и подражании ему, вносит в систему взаимоотношений в стаде элементы управляемости, что повышает устойчивость стада как биологической системы.

2. Внутристадные группировки. Помимо наличия лидеров, в стадах такого типа наблюдаются и иные формы внутренней структуры, также связанные с разнофункциональностью составляющих их особей. В больших стадах обычно выделяются внутристадные группировки, в которых особи связаны более тесными взаимоотношениями. Так, например, в довольно просто организованных стаях гиеновых собак, в которых не отмечается каких-либо форм иерархической соподчиненности особей, существуют постоянные «супружеские» пары. В стадах саймири, в отличие от большинства приматов, также организованных довольно просто, имеются хорошо выраженные сексуально-возрастные категории, четко сохраняющие преимущественно дружелюбный характер контактов внутри себя и имеющие преимущественно агонистические отношения с другими сексуально-возрастными группами.

Значение подобных группировок весьма существенно. Они являются структурной основой управляемости стада, в них молодые особи приобретают жизненный опыт и на основе подражания взрослым формируют стереотипы адаптивного поведения. В подобных группах старшие особи берут на себя большую часть таких общегрупповых функций, как наблюдение за опасностью (а может быть, и за лидером), выбор пути и т.д.

Во внутристадных группировках, а иногда и на уровне стада в целом, в некоторых случаях формируются отношения типа доминирования-подчинения. При этом для стад рассматриваемого типа такие отношения складываются независимо от явления лидерства, как самостоятельная форма структурированности стада. Отношения такого типа могут, например, охватывать лишь отдельные формы деятельности стада. Например, у северных оленей лидируют в стаде, как уже говорилось, обычно старые важенки, а при кормежке доминантное положение чаще всего принадлежит взрослым быкам.

3. Элементы территориальности при экстенсивном использовании пространства. В стадах, построенных по принципу лидерства, намечаются элементы большей привязанности к территории и упорядоченного ее использования, нежели это свойственно стадам эквипотенциального типа. Если последние характеризуются отсутствием стадной территории и широко кочуют, то в стадах с лидерами, наравне с таким же типом использования пространства, у некоторых видов можно наблюдать проявление территориальности. Она сходна с аналогичным явлением у оседлых животных, с той разницей, что определенная территория используется всем стадом без деления на участки обитания отдельных особей. Именно такой тип отношения к территории наблюдается у некоторых антилоп.

Более сильная привязанность к территории отмечена в семейных группах южноазиатских буйволов, акклиматизированных в XIX в. в Австралии и одичавших. Стада этих животных, представляющие собой семейные группы и состоящие обычно из самки и нескольких молодых в возрасте до двух лет, занимают небольшие участки, которые частично перекрываются с участками других таких же групп. У этих копытных наблюдается уже строго упорядоченное использование участка: определенные места водопоя, туалета, отдыха, пастбы и т.д. Места эти используются регулярно, в одни и те же часы. Привязанность к участкам столь велика, что буйволы нередко не покидают их даже при пересыхании водоемов, играющих очень большую роль в их жизни.

Видимо, значительно реже встречается еще более «организованный» тип использования общественной территории, обладающий всеми элементами оседлости. Такое использование пространства свойственно, в частности, стадам ошейникового пеккари. Исследования с применением телеметрической техники показали, что небольшие стада этих животных держатся в пределах определенных участков. Отмечены случаи активной охраны этой территории или части ее, а также маркировка территории с помощью секрета пахучих желез. Участок обитания стада подразделяется на центральную и периферическую части, причем периферические части участков соседних стад могут перекрываться. В этом случае складывается тип использования территории стадом животных, аналогичный таковому для отдельных особей иного экологического облика. Это очень наглядно подчеркивает интеграцию особей в стаде, в результате чего оно выступает в качестве самостоятельной биологической единицы.

Подобный тип использования территории в гораздо более отчетливой форме характе-

рен для стад с наиболее сложной внутренней организацией, построенных по доминантно-иерархическому принципу, во главе которых стоят вожаки.

Группы с иерархической структурой с вожаком во главе.

1. Вожак. В отличие от лидеров, вожаки не просто служат объектом сосредоточения внимания и подражания со стороны других членов группы, но проявляют специфические формы поведения, прямо направленные на руководство деятельностью всего стада путем специальных форм сигнализации, а подчас и путем прямого вмешательства (угроза, нападение и т.п). Таким образом, эти особи выполняют ряд функций общестадного значения и выступают доминантами в данной группе животных.

Стада, построенные по иерархическому доминантно-соподчиненному типу во главе с вожаками, наиболее характерны для ряда видов копытных и для большинства приматов, хотя могут встречаться и в других группах животных.

Иерархическая структура отношений среди членов стада, помимо наличия вожака доминанта, может быть различной у разных видов, а иногда даже и в одном стаде при различных экологических ситуациях.

2. Особенности поведения групп животных разных видов. Так, у большинства видов зебр формируются смешанные стада, состоящие чаще всего из одного жеребца и нескольких кобыл с жеребятами. Доминирует в стаде вожак-жеребец, среди кобыл устанавливается иерархическая система соподчинения. Структура стада довольно близка к стадам с лидерами, особенно когда несколько таких семейных групп объединяются в большое стадо, где существуют на правах внутростадных группировок. Но при самостоятельном существовании семейной группы как отдельного стада жеребец-доминант обладает всеми функциями вожака: он охраняет стадо, отгоняет от него холостых жеребцов, пытающихся отбить часть кобыл. Только вожак кроет взрослых кобыл своего табуна. При передвижениях семейного стада соблюдается строгий порядок: впереди идет старая кобыла, за ней жеребята в порядке увеличения возраста, далее – взрослые члены стада; замыкает строй всегда жеребец-вожак. Аналогичным образом строятся социальные отношения и у домашних лошадей при жизни в табунах.

Не менее разнообразна внутренняя структура стада у разных видов приматов. Так, в искусственных группах игрунковых обезьян с разным соотношением полов во всех случаях один из взрослых самцов доминировал над другими самцами, но не над самками и детенышами; среди самок, в свою очередь, строилась доминантно-соподчиненная система, не распространяющаяся на самцов и детенышей. Доминирование в сложившейся группе обычно не сопровождалось агрессивными взаимодействиями, но при посадке в группу чужой особи доминирующие самец или самка (в зависимости от пола «чужака») проявляли по отношению к ней отчетливо выраженную агрессию; к нападениям на чужую особь присоединялись и другие члены группы.

Наблюдения, проведенные в Индии за стадами обезьян лангуров, показывают, что основной принцип структуры стада этих животных заключается в деспотическом доминировании взрослого самца-вожака при относительно слабой дифференциации остальных особей (обычно 5–10 взрослых самок, неполовозрелые особи и детеныши). Взаимоотношения в стаде характеризуются сосредоточением внимания на самце-вожаке и носят мирный характер, за исключением периода формирования группы, когда наиболее сильный самец изгоняет соперников и даже убивает более слабых неполовозрелых самцов. Агрессия со стороны вожака проявляется и по отношению к чужим самцам, проникающим на территорию стада. Характерно дружественное отношение обезьян ко всем детенышам. Во время передвижения стада самцы охраняли и защищали самок и детенышей, не давая им рассеиваться.

Довольно сложна структура стад различных видов макаков. Помимо доминирования самца-вожака между остальными членами стада, в свою очередь, устанавливаются отношения доминирования-подчинения, построенные по принципу линейной иерархии; порядок соподчинения выявляется в драках. Система иерархии у макаков отличается большой стабиль-

ностью. Ее изменения связаны главным образом с повышением ранга молодых животных с возрастом. В систему доминантно-иерархических отношений вовлекаются и самки, но их индивидуальный ранг более изменчив. В частности, самки находящиеся в течке, повышаются соответственно рангу самца, с которым они спариваются; отмечено тяготение находящихся в эструсе самок к самцу-вожаку и преимущество последнего в спаривании. Социальный ранг молодняка зависит от ранга их матерей. Иногда отмечается групповое объединение самок, выявляющееся во взаимопомощи при агонистических столкновениях. Внутри стада образуются подгруппы, часто с установлением внутри них линейно-иерархических отношений. Состав таких подгрупп может быть различным в разных ситуациях (отдых, кормление, игры и т.п.). Установившаяся в стаде система доминирования-подчинения способствует большей сплоченности стада и снижению уровня агрессии между его членами.

Расположение особей разного ранга в стадах макаков часто бывает вполне определенным, что придает стаду упорядоченный вид. Чаще всего стадо делится на две части: центральную и периферическую; их состав, видимо, неодинаков у разных видов. Так у макаков-крабоедов в центральную часть входят вождь, несколько самцов, часть самок и молодежь, тогда как более слабые самцы и остальные самки держатся на периферии. У резусов центральную часть стада составляют взрослые самки с детенышами; взрослые самцы держатся на периферии. При убегании от опасности самец доминант обычно держится в арьергарде. Со стороны самцов-вожачков проявляются все элементы активного управления стадом вплоть до проявления прямой агрессии по отношению к особям (обычно молодым самцам), нарушающим установившуюся систему отношений.

Сходную структуру имеют и стада павианов. Они держатся небольшими группами, состоящими из самца-вожака и нескольких самок с молодняком; иногда такие группы объединяются в большие (более 100 особей) стада. Самец обладает всеми признаками вожака: он охраняет стадо, подавляет сексуальную активность других взрослых самцов в смешанных стадах. В таких стадах вожаки семейных групп нетерпимо относятся друг к другу и, используя сигналы угрозы, не позволяют самкам отходить от себя и приближаться к чужим группам. У бабуинов столь же четко выражена система иерархических взаимоотношений между членами стада. Отчетливо видна функциональная дифференциация особей при охране стада во время перемещений: в центре его всегда находятся самки с детенышами, а по периферии – самцы, причем наиболее старые из них всегда составляют арьергард.

Очень неодинакова структура стадных взаимоотношений у человекообразных обезьян. У гориллы организация групп во главе с самцом-вожаком в принципе не отличается от рассмотренных форм структуры семейных стад большинства приматов. Группы гиббонов имеют моногамную структуру и состоят из взрослых самца и самки и молодняка. Отношения иерархического соподчинения в стаде проявляются значительно слабее, чем, например, у макаков; большое значение в общении животных имеет язык жестов. Группа, содержащаяся в вольере, быстро ассимилировала подсаженных к ним новых животных, за исключением взрослых самцов, которых вождь оттеснял от группы. Совсем по-иному организованы отношения у шимпанзе. У этих обезьян, судя по ряду наблюдений в природе, принцип доминирования не является определяющим в системе отношений. Агонистическое поведение проявляется относительно редко, богат репертуар дружественных форм общения. Шимпанзе обычно образуют различные по составу группы, но длительность их существования сильно колеблется; наряду со стабильными группами нередко наблюдаются кратковременные группировки. В группе нет постоянного лидера, эту функцию в разное время могут выполнять разные взрослые особи. В неволе в группах шимпанзе один из взрослых самцов проявляет все признаки вожака, а остальные члены группы обнаруживают социально подчиненное поведение. Быть может, на фоне очень дружелюбного типа взаимоотношений признаки социальной дифференциации трудно устанавливаются при полевых наблюдениях.

3. Физиологические основы становления вожака. Физиологические основы становления вожака в стадах рассматриваемого типа, вероятно, весьма близки к тому, что мы видели при обсуждении доминантно-иерархической структуры у оседлых животных. Хотя выявление

самца-доминанта и происходит в процессе драк или угроз, физическая сила – не главное, что определяет ранг животного. Хотя различия в весе (косвенный показатель силы), как свидетельствуют многочисленные наблюдения за обезьянами, могут определить ранг животного, следует все же иметь в виду, что у высших млекопитающих далеко не все особи исходно включаются в борьбу за ранг. Таким образом, сила – фактор, определяющий победу в группе однородных по морфофизиологическим качествам животных («потенциальных вожаков»). Опыты с удалением клыков у некоторых самцов японских макаков показали, что и «вооружение» – не главный фактор, определяющий доминантность. Как уже говорилось выше, в сложившемся стаде агрессивные взаимоотношения проявляются редко, притом больше в форме угроз, нежели в виде прямых столкновений. Агрессия более свойственна периоду формирования группы. В опытах с макаками лапундрами было выяснено, что частота проявления агрессии была наиболее велика в течение первого часа с начала формирования группы и значительно снизилась после установления внутригрупповой иерархии. Разнофункциональность особей, определяющая их будущий ранг, особенно проявляется именно в этот период. Так, среди саймири, объединяемых в экспериментальной клетке в общую группу, наибольшая частота сердечного ритма регистрировалась у доминантных и у подчиненных особей. Одновременно среднеранговые животные характеризовались наиболее низким сердечным ритмом. В группах макаков крабоедов относительный вес надпочечников был выше всего у доминирующих особей. Все это очень напоминает физиологию становления доминантности во внутривидовых группах оседлых животных, особенно, если учесть, что борьба идет среди довольно однородных по своим качествам особей.

Из того, что было изложено выше, легко видеть, что важным качеством, «включающим» данную особь в борьбу за ранг вожака, является возраст. Это в известной мере связано с половым созреванием; уже упоминалось, что у многих животных агрессивность усиливается под влиянием комплекса половых гормонов. Отмечено, что смена вожака у макаков-резусов легче всего осуществляется в сезон размножения, когда все самцы становятся более агрессивными, а самки охотно присоединяются к чужим самцам. Однако в уже сложившейся группе поддержание иерархии осуществляется, видимо, в большей степени на основе ритуального поведения. Выяснено, например, что у тех же саймири ни кастрация доминантного самца, ни введение андрогена высокоранговой самке не изменили сложившейся ранее иерархии; аналогичные данные получены и в опытах с макаками резусами.

Очень интересные наблюдения относительно влияния возраста на ранговое положение в стаде были проведены над японскими макаками. Было выяснено, что ранг детенышей зависит от ранга матери и определяется к годовалому возрасту. Среди сестер и братьев до двухлетнего возраста действует принцип «господства младшего». В дальнейшем среди самок этот принцип сохраняется, а самцы в возрасте 2–3 лет устанавливают иерархию в соответствии с физической силой (т.е. по противоположному принципу) и держатся на периферии стада; при этом продолжает иметь значение и ранг матери. В возрасте 7–8 лет у самцов устанавливается их окончательный ранг в составе стада.

По-видимому, и в стадах, построенных по доминантно-иерархическому принципу, большую роль в определении рангового положения особи, и в частности в становлении вожака, имеют индивидуальные особенности высшей нервной деятельности. Взрослые самцы, имеющие значительный индивидуальный опыт, в том числе и опыт побед, формируют особый стереотип поведения, равным образом дающий преимущества как им самим в борьбе с более молодыми и менее опытными самцами, так и стаду в целом в ситуациях, требующих быстрой и адаптивной реакции. Это косвенно подтверждается полевыми наблюдениями за копытными и за обезьянами. Наблюдения за выводками волчат показали, что ранг волчонка в выводке коррелирует со степенью проявления исследовательской активности и общей реактивностью поведения; пассивные и «боязливые» волчата занимают подчиненное положение. Но еще более отчетливо роль высшей нервной деятельности проявляется в экспериментальных условиях, хотя работ такого направления еще очень мало. Опыты с макаками-резусами, при которых детенышей содержали в условиях отсутствия контакта с матерью

(был сделан «макет» ее) и сверстниками, выявили существенные нарушения стадного и полового поведения у подопытных животных. Эти опыты убедительно показали громадную роль личного опыта и внутристадного общения в становлении нормального стадного поведения.

Еще более показательны эксперименты американского физиолога Х. Дельгадо. Этот исследователь разработал методику, которая позволяет на расстоянии посредством радиосигналов возбуждать или тормозить центры агрессии в головном мозге животного. Опыты были поставлены на макаках-резусах. Вожаку подопытного стада имплантировали соответствующее приспособление, а рычаг, включающий торможение агрессии, был выведен в клетку с обезьянами. В обычных условиях при каких-либо нарушениях организации стада (например, при кормежке) вожак производил свойственные резусам угрожающие жесты или даже кидался на «виновного». Ударяя от вожака, обезьяны иногда случайно нажимали на рычаг, в результате чего агрессивность вожака немедленно исчезала. Быстрое становление соответствующего рефлекса привело к тому, что вожак практически потерял свое положение (1963; 1971).

4. Роль подражания в стадах, руководимых вожаком. В сложившихся стадах рассматриваемого типа поддержание структуры и синхронизация (в данном случае точнее сказать «организация») деятельности особей осуществляются как на основе подражательных реакций, так в большой степени благодаря обширной системе сигнализации. Последнее особенно относится к обезьянам, ассортимент различных функциональных сигналов у которых чрезвычайно обширен. Что касается подражательных реакций, то сложная структура взаимоотношений накладывает свой отпечаток и на проявление этой реакции. Лишь у копытных и немногих видов обезьян в небольших группах объектом приложения имитационных рефлексов является непосредственно вожак. Чаще эта реакция проявляется внутри подгрупп, на которые распадается стадо, и связывает наиболее близкие группировки животных (например, мать и дети). Соответственно концентрация внимания в сложно устроенных стадах имеет свою структуру. Наблюдения за макаками резусами в Бристольском зоопарке показали, что она соответствует структуре взаимоотношений: у низкоранговых особей внимание направлено на тех, кто рангом выше, и т.д. В конечном итоге внимание таким опосредованным образом концентрировалось на вожаке и высокоранговой самке. Вожак руководит стадом больше активными воздействиями, нежели личным примером. Более того, мы видели выше, что при передвижении стада лидерство нередко принадлежит другим особям, а вожак держится позади, охраняя стадо.

5. Территориальность стад доминантно-иерархического типа. Для животных, стада которых организованы по доминантно-иерархическому принципу, обычно характерна привязанность к определенной территории и упорядоченная форма ее использования. У зебр (в частности, у квагги) участок обитания стада, естественно, намного больше. Конкретно величина его зависит от многих условий. Установлено, например, что в Нгоронгоро (Танзания) табун квагг в течение года использует площадь в 80–250 км<sup>2</sup>; в Серенгети территория стада составляет в сухой сезон 400–600 км<sup>2</sup>, в дождливый – 300–400 км<sup>2</sup>. Как у больших табунов, так и у составляющих их семейных групп имеются определенные места отдыха, пастбы и водопоев, которые используются постоянно и в регулярные сроки. Каких-либо форм территориального поведения, в том числе маркировки наиболее важных и часто посещаемых мест, в пределах участка стада не отмечено.

Наиболее организованное использование территории характерно для приматов, что вполне соответствует сложной структуре взаимоотношений и высокому уровню управляемости их стад. В наиболее обычном виде в пределах стадного участка выделяется его центральная часть, используемая наиболее интенсивно. Эта часть, как правило, используется только одной группой обезьян, тогда как периферические части участков обитания соседних стад могут перекрываться даже в условиях невысокой общей плотности населения. Взаимоотношения между соседними стадами могут носить разный характер, но, в общем, открытые формы агрессии редки; широко используется маркировка (в том числе вокальная) участков.

Отмечаются отличия в динамике использования территории у соседних стад. У разных видов эта схема использования территории реализуется неодинаково. Так, у обезьяны гверецы, по наблюдениям в Уганде, стада, состоящие обычно из самца, 4 самок и 4 молодых, обитают на очень ограниченной территории. Эта территория маркируется путем громких голосовых сигналов, издаваемых самцами. Вокализация вполне эффективно поддерживает определенное расстояние между соседними группами обезьян.

У тонкотелов участок обитания стада составляет в среднем 16,8 га (10,3–31,5 га), причем его центральная часть, с которой самцы-вожаки изгоняют другие стаи, занимает площадь 6,5–15,8 (в среднем 8,9) га. Периферические части участков широко перекрываются. Используется периферическая часть стадной территории от случая к случаю, основная деятельность стада сосредоточена в центральной части территории. Проявление агрессии во взаимоотношениях соседних стад носит главным образом демонстрационный характер, но вполне эффективно «закрепляет» за каждым стадом охраняемую часть его территории. Эти обезьяны очень привязаны к своим участкам. Наблюдения за стадом, на территории которого проводилась рубка леса, показали, что оно покинуло свой участок лишь тогда, когда были срублены все деревья в центре участка. Стада тонкотелов, состоящие из одних самцов, занимают большую территорию, которую используют менее упорядоченно; передвижения таких стад сходны с миграциями.

Отчетливо привязаны к определенным участкам и стада разных видов макаков, использующие свою территорию закономерно. Так, на Гибралтаре стада одного из видов имеют определенные места ночлега, которые используют с большим постоянством. Столь же постоянны места отдыха и кормежки. Маршрут перемещений стада между этими пунктами также был постоянным и имел форму кольца. Стада другого вида макака в Индии занимают участки, лишь в очень слабой степени перекрывающиеся с участками соседних стад. Конкретные размеры участков обитания зависят главным образом от запасов пищи (при обилии ее площадь участков уменьшается) и поэтому меняются в разные сезоны. В среднем площадь участка одной группы макаков составляет около 1 км<sup>2</sup>. В пределах участка выделяется территория, на которой стадо проводит большую часть времени и которую активно защищает.

Отчетливые проявления агрессивного территориального поведения отмечаются у разных видов павианов; они особенно выражены на местах ночлега. У ревунов прямая территориальная агрессия, в которой главная роль принадлежит вожакам, эффективно дополняется голосовой маркировкой территории стада. Она наиболее регулярна по утрам, когда все особи стада, но особенно взрослые самцы, издают громкий рев. Такой же способ маркировки территории характерен и для гиббонов; крики этих обезьян слышны за 2 км. Независимо от степени интеграции взаимоотношений в пределах каждого отдельного стада, во многих случаях можно констатировать качественную неоднородность стад в составе целой популяции. Так, например, у рыб отдельные стаи построены, как уже говорилось, по эквипотенциальному типу и составлены из особей, близких между собой по размерам, весу, морфологии и эколого-физиологическим особенностям. На уровне популяции в целом однородность особей в составе отдельных стад компенсируется разнородностью самих стад.

В популяциях кашалотов описано шесть типов стад: гаремные стада, стада кормящих самок, молодых, половозрелых, холостых самцов, крупных самцов; кроме того, часть самцов держится поодиночке. Каждый из этих типов стада характеризуется своей формой организации и играет специфическую роль в жизни целой популяции.

Канадские казарки держатся семейными группами разного размера. Внутри каждой группы особи имеют одинаковый ранг, но между группами складываются своеобразные иерархические отношения, выявляющиеся при агрессивных контактах отдельных групп между собой. В этих столкновениях успех определяется главным образом рангом взрослого гусака, возглавляющего семейную группу; наибольшего успеха в стычках добиваются, как правило, члены более крупных групп (по-видимому, эти два показателя взаимно обусловлены). Характерно, что ранг каждой отдельной особи понижается при рассредоточении группы, но



вновь возрастает по мере ее концентрации. Это подчеркивает целостность популяции как единицы, в которой отдельные стада (семейные группы) существуют на правах составных частей.

Отличаются по составу и стада многих видов обезьян. В качестве примера отметим, что у тонкотелов помимо типичных существуют стада из одних только самцов. Аналогичное явление отмечено и у других видов.

Неоднородность стад в составе популяции, как и неоднородность особей в составе стада, выступает в качестве «морфологической основы» механизмов поддержания целостности, устойчивости и авторегуляции на популяционном уровне.

Усложнение этологической структуры групп, ведущих кочевой образ жизни. Рассматривая типы организации стадных взаимоотношений у различных позвоночных, И.А. Шилов указывает на наличие определенных форм усложнения этологической структуры стада. «В самом общем виде пути такого усложнения можно представить следующим образом:

1. Стада эквипотенциального типа. Все особи имеют равное значение для группы в целом и близки по своим морфофизиологическим особенностям. Поддержание адаптивной структуры стада, его целостности и синхронизация деятельности всех особей основаны на наследственных стереотипах поведения, проявляющихся в постоянном слежении за соседними особями и ярко выраженной подражательной реакции. Стадо в целом не обладает привязанностью к определенной территории и не проявляет территориальных форм поведения.

2. Стада, построенные по принципу лидерства. Характеризуются определенной разноразнокачественностью составляющих их особей, на основе которой формируется внутростадная структура, чаще всего имеющая групповой характер. Направленность подражательных реакций на одну особь (или небольшую группу их) определяет особое положение лидера в определении направления движения и форм деятельности стада в целом. Наблюдаются отдельные формы доминантно-подчиненных отношений, однако они не связаны со статусом лидера. В ряде случаев стада такого типа проявляют предпочтение какой-либо определенной территории и элементы территориального поведения.

3. Стада, построенные по доминантно-иерархическому типу во главе с вожаком. Характерна сложная внутростадная структура, образование в разной степени устойчивых групп и доминантно-подчиненные взаимоотношения, пронизывающие все стадо. Вожак-доминант обнаруживает сложные формы поведения, направленные на руководство действиями стада, его охрану и защиту. Внутростадные группы имеют различное функциональное значение в жизни стада. Развита система сигнализации и общения. В большинстве случаев проявляется устойчивая привязанность к территории, ее упорядоченное использование и в разной степени выраженные формы территориального поведения на уровне группы в целом.

Нетрудно видеть, что биологическое значение охарактеризованных этапов усложнения стадных взаимоотношений заключается в увеличении элементов управляемости стада как биологической единицы, что повышает шансы сохранения целостности стада и его адаптивного ответа на различные воздействия, осуществляемого на основе использования биологических преимуществ отдельных особей всей группой. Усложнение структуры и усиление управляемости стада как определенной системы прямо связано и с типом использования территории. Чем сложнее и устойчивее внутренняя организация группы, чем упорядоченнее отношения между составляющими ее особями, тем менее вероятно проявление тех «негативных» сторон группового образа жизни, о которых говорилось выше. Соответственно в группах с высоким уровнем внутренней интеграции и управляемости открывается возможность отказа от широкой номадности и увеличения привязанности территориальности по мере усложнения структуры взаимоотношений, отмеченными в предыдущей главе. Именно эту тенденцию усиления территориальности по мере усложнения структуры взаимоотношений внутри стада мы видим, анализируя изложенные в этой главе материалы.

Конечно, столь четких границ между перечисленными типами групповой структуры, как это можно было бы предположить на основе приведенной схемы, в природе не существ-

вует. Все же эта схема позволяет понять принципиальные пути усложнения структуры популяций животных, ведущих групповой образ жизни. Несомненное значение в этом процессе имеет увеличение индивидуальной и групповой разнокачественности особей как по морфофизиологическим свойствам, так и по их роли в существовании стада. Если рассматривать популяцию в целом, то помимо дифференциации особей в составе отдельных групп сложность популяционной структуры усиливается и неоднородностью отдельных стад, составляющих популяцию. Разнокачественность является, таким образом, не только основой функционирования эколого-физиологических механизмов целостности и управляемости группы, но и базой, на которой строятся авторегуляционные процессы на уровне популяции.» (Шилов, 1977. С. 130–131).

### **Словарь терминов**

Агрегация.

Анонимное сообщество.

Анонимное сообщество закрытого типа.

Анонимное сообщество открытого типа.

Биологическое сигнальное поле.

Вещество испуга.

Видовая дистанция.

Внутривидовая агрессия.

Вожак.

Групповой запах.

Группы эквипотенциального типа.

Дем.

Иерархия.

Индивидуализированное сообщество.

Индивидуальная дистанция.

Индивидуальный участок.

Интенсивное использование пространства.

Интенсивный тип использования пространства.

Кочевой образ жизни.

Лидер.

Микропопуляция.

Общественный инстинкт.

Одиночный образ жизни.

Парцеллярная группировка.

Персонифицированное сообщество.

Порядок клевания.

Пространственная структура популяции.

Ритуализация поведения.

Скопление.

Социальное поведение.

Стадный инстинкт.

Структура популяции.

Территориальность.

Экстенсивное использование пространства.

Экстенсивный тип использования пространства.

### **Вопросы для самопроверки**

Зачем животные объединяются в группы?

На основе чего происходит образование сообществ?

Что такое индивидуальная дистанция?

- От чего зависит индивидуальная дистанция?  
 Что такое видовая дистанция?  
 Какова роль агрессии в поддержании структуры сообщества?  
 Какой вид агрессии лежит в основе образования сообщества?  
 Уменьшается или увеличивается внутривидовая агрессия при переходе к групповому образу жизни?  
 Каковы основные тенденции в эволюции агрессивного поведения?  
 Какие действия предпринимают животные для демонстрации угрозы?  
 Какую роль играет ритуализация угрозы в общественном поведении?  
 На какие группы можно разделить ритуалы и демонстративные акты поведения, проявляемые животными в конфликтных ситуациях?  
 Какие системы иерархии наблюдаются в сообществах животных?  
 Что такое «порядок клевания»?  
 Что такое линейная иерархия?  
 Какова роль территориальности в установлении иерархии?  
 От чего могут зависеть разные типы иерархии в сообществах?  
 Из-за чего происходит смена иерархии в сообществах?  
 Чем характеризуется одиночный образ жизни? Охарактеризуйте основные типы сообществ.
- Что такое скопление?  
 Что такое агрегация?  
 Что такое анонимное сообщество?  
 Что такое персонифицированное сообщество?  
 Что такое индивидуализированное сообщество?  
 Что такое анонимное сообщество открытого типа?  
 Что такое анонимное сообщество закрытого типа?  
 Перечислите основные способы использования территории оседлыми животными.  
 Что понимается под территориальностью?  
 Каковы физиологические механизмы территориальной агрессии?  
 Каковы основные этапы усложнения взаимоотношений между особями в группах разного типа, ведущих оседлый образ жизни?  
 Что заставляет животных вести кочевой образ жизни?  
 Каковы основные этапы усложнения взаимоотношений между особями в группах разного типа, ведущих кочевой образ жизни?  
 Что такое группы эквипотенциального типа?  
 Каким образом из групп выделяются особи – лидеры?  
 Кто такие вожаки?  
 Чем лидеры отличаются от вожаков?

### **Список литературы**

- Баскин Л.М. Олени против волков. М., 1976.  
 Баскин Л.М. Поведение копытных животных. М., 1976.  
 Бибиков Д.И. (отв. ред.). Волк: происхождение, систематика, морфология, экология. М., 1985.  
 Гольцман М.Е. Социальный контроль поведения млекопитающих; ревизия концепции доминирования / Итоги науки и техники. ВИНТИ // Зоология позвоночных. М., 1983. С. 71–150.  
 Гольцман М.Е., Наумов Н.П., Никольский А.А. и др. Социальное поведение большой песчанки (*Rhombomys opimus* Lichf) // Поведение млекопитающих. Вопросы териологии. М., 1977. С. 5–69.  
 Гольцман М.Е., Попив С.В., Чабовский А.В. и др. Синдром социальности: Сравнительный анализ поведения песчанок // Журн. общ. биол. 1994. Т. 55. № 1.

- Гудолл Дж. Шимпанзе в природе: поведение. М., 1992.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.; Л., 1937.
- Дембовский Я. Психология обезьян. М., 1963.
- Дуглас-Гамильтон И., Дуглас-Гамильтон О. Жизнь среди слонов. М., 1981.
- Захаров А.Л. Муравей, семья, колония. М., 1978.
- Зорина З.А., Полетаева И.И. Элементарное мышление животных. М., 2001.
- Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж. И. Основы этологии и генетики поведения. М., 2002.
- Крайслер Л. Тропами карибу. М., 1966.
- Кроуcroft П. Артур, Билл и другие, или все о мышках. М., 1970.
- Крук Дж. Структура и динамика сообщества у гелад (*Theropithecus gelada*) // Успехи современной териологии. М., 1977. С. 64–74.
- Крученкова Е.П., Голтцман М.Е. Родительское поведение песца (*Alopex lagopus* Seppenov) на острове Медном. Факторы, определяющие связь взрослых песцов и детенышей // Зоол. журн. 1994. Т. 73. С. 88–108.
- Крушинская Н.Л., Лисицына Т.Ю. Поведение морских млекопитающих. М., 1983.
- Крушинский Л.В. Роль элементарной рассудочной деятельности в эволюции групповых отношений у животных // Вопр. филос. 1973. №11. С. 120–131.
- Лавик-Гудолл Дж., Лавик-Гудолл Г. Невинные убийцы. М., 1977.
- Лоренц К. Кольцо царя Соломона. М., 1978.
- Лоренц К. Год серого гуся. М., 1984.
- Лоренц К. Человек находит друга. М., 1992.
- Лоренц К. Агрессия (так называемое «зло»). М., 1994.
- Мак-Фарленд Д. Поведение животных. М., 1988.
- Меннинг О. Поведение животных. Вводный курс. М., 1982.
- Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Усп. совр. териол. М., 1977. С. 93–110.
- Овсянников Н.Г. Поведение и социальная организация песца. М., 1993.
- Пажетнов В.С. Мои друзья медведи. М., 1985.
- Пажетнов В.С. Бурый медведь. М., 1990.
- Панов Е.Н. Общение в мире животных. М., 1970.
- Панов Е.Н. Сигнализация и «язык» животных. М., 1970.
- Панов Е.Н. Механизмы коммуникации у птиц. М., 1978.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М., 1983.
- Поярков А.Д. «Исторический» (биографический) метод описания социальной организации и поведения бродячих собак // Методы исследования в экологии и этологии. Пушчинона-Оке, 1986. С. 172–203.
- Резникова Ж.И. Межвидовые отношения у муравьев. Новосибирск, 1983.
- Сергеев Б.Ф. Ступени эволюции интеллекта. Л., 1986.
- Смирин В.М., Смирин Ю.М. Звери в природе. М., 1991.
- Тинберген Н. Осы, птицы, люди. М., 1970.
- Тинберген Н. Мир серебристой чайки. М., 1974.
- Тинберген Н. Поведение животных. М., 1978.
- Фирсов Л.А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л., 1977.
- Фосси Д. Гориллы в тумане. М., 1990.
- Фриш К. Из жизни пчел. М., 1980.
- Хайнд Р. Поведение животных. М., 1975.
- Хейнрих Б. Ворон зимой. М. 1994.
- Шаллер Дж. Год под знаком гориллы. М., 1968.
- Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.; Л., 1946.

- Шовен Р. Поведение животных. М., 1972.  
Яблоков А.В., Белькович В.А., Борисов В.И. Киты и дельфины. М., 1972.  
Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии. Учебное пособие / Сост. М.Н. Сотская МГППУ, 2003.

### **Темы курсовых работ и рефератов**

- Типы сообществ животных.  
Организация взаимоотношений между животными в анонимных сообществах.  
Организация взаимоотношений между животными в персонифицированных сообществах.  
Ритуализация агрессивности в сообществах животных.  
Системы иерархии в сообществах животных.  
Пространственная структура популяций животных.  
Особенности взаимоотношений животных, ведущих одиночный образ жизни.  
Особенности взаимоотношений животных, ведущих оседлый образ жизни.  
Территориальность.  
Особенности взаимоотношений животных, ведущих кочевой образ жизни.

п. 12.1., п. 12.2., п. 12.3.

## **ТЕМА 12. ПОВЕДЕНИЕ, СВЯЗАННОЕ С РАЗМНОЖЕНИЕМ**

- 12.1. Половое размножение  
12.2. Половое поведение  
12.3. Родительское поведение

### **12.1. Половое размножение**

- 12.1.1. Способы размножения  
12.1.2. Процесс размножения  
12.1.3. Роль полового размножения в эволюции  
12.1.4. Типы брачных отношений

Размножение – важнейший биологический процесс, обеспечивающий поддержание и увеличение численности вида, возможность его расселения и в конечном итоге успех борьбы за существование.

#### **12.1.1. Способы размножения**

Бесполое размножение. В животном мире существует целый ряд способов размножения, например, прямое деление или почкование, характерные для низших беспозвоночных, а также партеногенез, отмечаемый даже у высших позвоночных. Совершенно очевидно, что именно бесполое размножение представляет собой наиболее простой и наименее энергоемкий путь увеличения численности особей. Однако, почему-то, в процессе эволюции возник сложный, сопряженный с множеством проблем и условностей, процесс полового размножения.

Половое размножение.

1. Конъюгация. Половое размножение появляется у животных уже на самых низших ступенях эволюционной лестницы. Так, уже у простейших одноклеточных микроорганизмов – инфузорий, размножающихся прямым делением, наблюдается так называемая конъюгация, представляющая собой некий аналог полового процесса. В процессе конъюгации две инфу-

зории как бы срastaются, на время, в течение которого обмениваются наследственной информацией. Затем инфузории разъединяются, и затем каждая продолжает делиться сама по себе.

2. Партеногенез. У целого ряда беспозвоночных, а также многих позвоночных животных отмечается такое явление, как партеногенез, при котором самки откладывают яйца или рожают живых детенышей без участия самцов. Вылупляются из этих яиц или рождаются подобным образом только самки, причем интересно, что в природе существуют целые локальные популяции подобных видов. Подобная популяция скальных ящериц была обнаружена в Армении. В остальных местах своего обитания этот, весьма обычный вид, размножается обычным образом.

Партеногенез в экспериментальных условиях возможен даже у млекопитающих. Для этого необходимо каким-либо образом стимулировать к делению неоплодотворенную яйцеклетку, что осуществимо разными путями, например, просто нанесением укола микроиглой.

3. Гермафродитизм. У целого ряда беспозвоночных животных имеет место гермафродитизм, при котором у каждой особи имеются как мужские, так и женские половые железы. Среди наиболее известных животных гермафродитами являются, например, дождевые черви, пиявки и многие виды улиток. Однако, несмотря на то, что у подобных животных каждая особь производит и яйцеклетки, и сперматозоиды, они спариваются друг с другом, производя взаимный обмен половыми клетками. У крупных, не имеющих раковин, моллюсков аплизий или морских зайцев, обитающих в прибрежной зоне моря, в процессе оплодотворения может одновременно принимать участие до 10–12 особей, играя сразу как роли самцов, так и роли самок.

Однако, несмотря на наличие у животных-гермафродитов половых клеток обоих типов, они крайне редко прибегают к самооплодотворению, и напротив, обычно стремятся к спариванию с другими, предпочтительно не родственными особями.

4. Смена пола. У некоторых животных, в том числе у целого ряда видов рыб, с возрастом происходит смена пола. Так, у хорошо известных аквариумистам рыбок-меченосцев довольно обычным является превращение немолодых самок в самцов. При этом у них вырастает мечевидный отросток на хвосте, имеющийся только у самцов, и они начинают проявлять типичное половое поведение, успешно оплодотворяя самок. Аналогичное явление наблюдается и у небольших рыбок морских юнкеров, обитающих в прибрежной зоне Черного моря. У некоторых видов рыб отмечен и обратный процесс: превращение самцов в самку.

5. Чередование половых и бесполовых типов размножения. У таких беспозвоночных, как кишечнополостные, черви разных типов, иглокожие, параллельно существуют как половое, так и бесполое размножение. Для множества беспозвоночных характерно чередование половых и бесполовых поколений. Так, например, коралловые полипы, весьма активно разрастающиеся за счет вегетативного размножения, периодически производят огромное количество подвижных мужских и женских половых клеток. Оплодотворение происходит в толще воды. Из образовавшихся при этом зигот развиваются подвижные личинки, которые оседают на подходящий субстрат и дают начало новым колониям кораллов. Аналогичным путем размножаются все прикрепленные формы: губки, мшанки, гидроидные полипы и т. д.

У некоторых видов наблюдается чередования партеногенеза с нормальным половым размножением. Так, например, тли, в течение всего лета размножаются живорождением, при котором, неоплодотворенные самки рожают одних самок. Молодые самки тлей начинают рожать следующих самок уже в возрасте нескольких часов. Таким образом, в течение лета проходит огромная череда бесполовых поколений. Зоологи подсчитали, что если бы все потомство одной тли выживало, то оно за одно лето могло бы покрыть сплошным покрывалом весь земной шар. К счастью, поскольку тлями питается множество других животных, этого не происходит. Казалось бы, данный способ размножения тлей весьма успешен и не требует желать ничего лучшего. Однако осенью многие тли откладывают яйца, из них выводятся самцы, которые оплодотворяют сравнительно небольшое количество самок. В то время как осенью большинство тлей, закончив свой жизненный цикл, погибает, оплодотворенные сам-

ки успешно переживают зиму и весной откладывают яйца. Из яиц вылупляются крылатые тли, они разлетаются в разных направлениях, и, осев на подходящих кормовых растениях, утрачивают крылья и начинают размножаться партеногенезом. Очевидно, что для успешного выживания в условиях континентального климата тлям оказывается необходимым расширение спектра изменчивости в геноме, обеспечиваемое половым размножением.

Таким образом, основное значение полового размножения заключается не просто в увеличении количества особей, а в расширении генофонда, в дальнейшем способствующего естественному отбору.

### 12.1.2. Процесс размножения

Половая зрелость. Размножение становится возможным лишь по достижении животным половой зрелости. Сроки наступления ее у разных видов сильно отличаются, но, как правило, у мелких форм с небольшой продолжительностью жизни способность к воспроизводству наступает раньше. Некоторые мелкие грызуны способны приносить потомство уже в месячном возрасте, еще не достигнув размеров взрослого животного. Зайцы достигают половой зрелости в возрасте около года, тигры – 5 лет, носороги – 12–15 лет, слоны – 15–20 лет.

Самцы и самки многих видов зверей становятся половозрелыми не одновременно, что в большой степени бывает обусловлено гормональным подавлением со стороны старших и доминантных особей.

Половые циклы. Процесс размножения носит циклический характер, т.е. связан с периодическим повторением комплекса специфических явлений. В течение полового цикла в организме животного происходит ряд изменений. Наибольшей глубины эти изменения в период размножения достигают у самки. Половой цикл должен закончиться оплодотворением, если же этого не произошло, самка остается холостой. Половые циклы повторяются до тех пор, пока самка способна к размножению. По достижении определенного возраста эта способность утрачивается, наступает так называемый климактерический период.

По количеству половых циклов различают виды полициклические, у которых половые циклы у самок повторяются несколько раз в году, и моноциклические, имеющие один цикл в году, приуроченный к определенному сезону. Половая циклика у самцов выражена несколько слабее. Она заключается в основном в изменениях интенсивности сперматогенеза, а также поведения животных.

Половая система высоко чувствительна к изменениям внешней среды. Как показали исследования, на ритм половых циклов оказывает влияние множество факторов, в частности, пища, температура, свет и т.д.

Весь круг явлений, связанный с процессом размножения у зверей, складывается из нескольких этапов: 1) подготовка к размножению, 2) соединение полов и сокоупление, 3) беременность, 4) роды, 5) подсосный период и воспитание потомства, 6) распад семей и расселение молодых.

Подготовка к размножению.

1. Стадия покоя. Первая стадия полового цикла – стадия покоя, характеризуется уравновешенностью общего состояния организма, необходимой для накопления сил и подготовки к размножению. Однако «покой», в котором находится в это время организм, относителен: половые железы многих видов продолжают исподволь продуцировать половые клетки. На самом деле такому определению отвечают лишь внешние проявления взаимоотношений между полами.

2. Стадия возбуждения. По мере приближения срока размножения, стадия покоя сменяется стадией возбуждения. Эта стадия характеризуется рядом изменений в половом аппарате самки и общим возбужденным ее состоянием. Под влиянием усиленного продуцирования передней долей гипофиза гонадотропного гормона, в яичниках происходит интенсивное раз-

витие фолликулов. Созревающие фолликулы выделяют в кровь самки фолликулярный гормон, который вызывает (через центральную нервную систему) гиперемия половых органов, увеличение размеров яичников и более или менее ярко выраженное влечение к самцу.

Одновременно с изменениями, происходящими в период течки в половых органах самок, соответствующим образом изменяется и половая сфера самцов. Подготовка к размножению у них заключается в основном в интенсивном созревании и формировании мужских половых клеток – сперматозоидов. Подобно яичникам, семенники и их придатки в период подготовки к размножению также сильно увеличиваются в размерах. Присутствие самца, его вид, голос, запах действуют стимулирующе на процесс овуляции у самки. У изолированной самки образование фолликулов происходит замедленно; такая самка нередко после полового акта остается бесплодной.

Вся совокупность воспринимаемых от другого пола ощущений возбуждающе действует на партнеров. У многих видов зверей, вошедшие в охоту самки, начинают искать сближения с самцами, заигрывают с ними, производят ряд характерных движений, учащают мочеиспускание, перед самым совокуплением принимают позу, облегчающую этот акт. У других видов самки менее активны и внешне остаются спокойными. Самцы, движимые половым инстинктом, начинают настойчиво преследовать самок, гонятся за ними. В связи с этим эту фазу часто называют «гоном».

Таким образом, гон, или брачный период – это комплекс действий, направленных на соединение разнополых особей, т.е. на спаривание, в результате которого совершается акт совокупления.

Осуществление совокупления обеспечивается рядом безусловных и условных рефлексов, проявляющихся в определенной последовательности.

По окончании брачного периода возбуждение самцов и самок спадает. Если не наступила беременность, то в половом цикле самок наступает стадия торможения, характеризующаяся угасанием полового тонуса, уменьшением яичников. Организм животного, таким образом, снова возвращается к состоянию покоя.

Большинство же особей после периода спаривания приступают к подготовке к выращиванию потомства. Этой проблеме посвящена наша следующая глава (тема 13).

Способы оплодотворения. Существуют разные типы оплодотворения. У всех высших позвоночных, кольчатых червей, брюхоногих моллюсков и членистоногих оплодотворение внутреннее, т.е. происходящее при введении полового органа самца в половые пути самки. Большая часть беспозвоночных и низшие позвоночные размножаются благодаря наружному оплодотворению, осуществляемому при одновременном выделении половых продуктов самкой и самцом во внешнюю, обычно водную среду. В качестве характерного примера можно привести рыб или амфибий, самки которых откладывают неоплодотворенные яйца (икру), а самцы, находящиеся рядом, тотчас оплодотворяют их семенной жидкостью (молокой). Часто самцы активно побуждают самок к икрометанию, подталкивая, покусывая или сжимая самку лапами. Так, самцы многих видов лягушек в ответ на определенные прикосновения демонстрируют так называемый «обнимательный» рефлекс, выражающийся в сжимании лапами предмета, который касается их брюшка. Для подобного наружного оплодотворения решающим моментом является, то, что сам процесс происходит в воде, способствующей подвижности спермиев. У многих наземных и некоторых водных беспозвоночных существует своего рода «дистанционное» оплодотворение. Самцы подобных видов выделяют сперму дозированными порциями, упакованными в тонкостенные мешочки – сперматофоры, защищающие спермии от высыхания. Самцы оставляют сперматофоры в местах скопления самок, а самки, нашедшие их, используют сперму для оплодотворения яиц. Это может осуществляться разными способами. Некоторые из них описывает Е.Н. Панов в своей книге «Бегство от одиночества»:

«Невзрачные, длиной не более 2–3 мм, самцы ногохвосток, этих примитивнейших насекомых, в период любви размещают тут и там на своем пути крохотные шарики – сперма-



тофоры, приподнятые над поверхностью грунта на длинных тонких «стебельках». Разумеется, большинство из этих посланий так и не будут востребованы. Но если самке ногохвостки все же случится обнаружить сперматофор, она наползает на него, втягивая шарик в свое половое отверстие. Здесь происходит оплодотворение яйцеклеток, которые самка затем в виде готовых к развитию яиц откладывает в углубление почвы где-нибудь неподалеку. Сходным образом ведут себя другие обитатели влажной почвенной подстилки, в частности миниатюрные многоножки – симфилы. Наткнувшись на сперматофор, укрепленный самцом над землей на тонкой ножке-постаменте, самка тут же поедает свою находку. Сразу вслед за этим она берет ротовыми придатками созревшее яичко, готовое выйти из ее полового отверстия, и в этот момент смачивает его семенной жидкостью, задержавшейся в особых углублениях ее челюстей. Оплодотворенное таким образом яйцо самка приклеивает к влажному побегу мха, где оно будет надежно защищено от прямых солнечных лучей.» (Панов, 2002. С. 200).

Роль химической коммуникации в размножении. Во всех процессах, связанных с размножением, важнейшую роль играет химическая, или ольфакторная коммуникация.

1. Индивидуальный запах. Как мы уже говорили, запах представляет собой своеобразную «визитную карточку» животного. Он сугубо индивидуален, но, в то же время, видоспецифичен. Индивидуальный запах животного формируется из целого ряда составляющих: его половой принадлежности, возраста, функционального состояния, стадии полового цикла и т.д. Эта информация может кодироваться рядом пахучих веществ, входящих в состав мочи и секретов специфических желез. Источниками запаха служат продукты неполного анаэробного окисления секретов, выделяемых животным. Огромную роль в создании индивидуального запаха играет микробный пейзаж.

У многих видов млекопитающих самец во время гона приобретает очень сильный специфический запах (олени, антилопы, козы, кабаны). При спаривании он сообщает «самцовый запах» и самке, чем предупреждает покрытие другими самцами.

2. Феромоны и их роль в половом поведении. Микроорганизмы, обитающие в организме животного, принимают активное участие в синтезе феромонов. В период размножения у самок усиливается секреция мускусных желез, одновременно в составе их секрета появляются половые гормоны и специфические половые феромоны. В еще большем количестве во время течки эти вещества содержатся в моче. Они способствуют созданию запаха, привлекающего самцов, у которых в этот период резко усиливается восприимчивость к соответствующим феромонам. Так, в этот период реакция на мускус у млекопитающих оказывается положительной, в другое время она бывает отрицательной, что способствует равномерному распределению особей на территории. Секреция желез и маркировочная активность усиливается не только у самок, но и у самцов. Например, в период размножения препуциальные железы кабанов-самцов начинают обильно выделять густую жидкость, оставляющую на следу резкий запах. У бобров задерживающаяся в особых мешках в области гениталий моча в результате соответствующих биохимических процессов приобретает темный цвет и специфический очень стойкий запах. Оставляемые представителями обоих полов на возвышенных участках берега порции этой так называемой «бобровой струи» служат одним из средств, облегчающих встречи самцов и самок. Огромную роль играет обоняние и феромоны в жизни насекомых. Так, самцы некоторых бабочек улавливают специфический запах самки при наличии нескольких молекул в кубическом метре воздуха.

3. Роль феромонов в регулировании процессов, связанных с размножением. Кроме привлечения представителей противоположного пола, феромоны оказывают огромное влияние на социальное и половое поведение и регулируют функции размножения.

Моча агрессивных самцов содержит специфический феромон агрессии, в состав которого входят метаболиты мужских половых гормонов, который может способствовать возникновению агрессии у доминирующих самцов и реакции подчинения у низкоранговых особей.

Лабораторные исследования показали, что запах мочи самцов домашних мышей помимо

агрессии вызывает у особей того же вида много других поведенческих и физиологических реакций. Запах незнакомого самца подавляет исследование новой территории другими самцами, привлекает самок, блокирует беременность, вызывает синхронизацию и ускорение эстральных циклов, ускоряет половое созревание молодых самок и подавляет нормальное развитие сперматогенеза у молодых самцов. Как указывают В.Е. Соколов и Е.В. Котенкова (1985), феромоны, вызывающие перечисленные выше реакции, имеют такое же строение, что и феромоны агрессии. Подобные явления описаны у многих представителей разных таксономических групп.

Гормональное подавление половой активности наблюдается и среди приматов. Так, например, у мелких обезьян-игрунок моча и прочие выделения доминантной самки, несущие ее индивидуальный запах, зависящий в большой степени от летучих молекул феромонов, воздействует на ее взрослых и в принципе вполне способных к размножению дочерей таким образом, что они в компании со своей матерью оказываются не способными к зачатию. Когда доминантная самка состарится, и ее феромоны утратят свою силу, роли матери и дочери меняются. Теперь уже одна из дочерей приобретает статус доминанта и начинает приносить потомство, подавляя половые функции матери и своих младших сестер. Похожие явления наблюдаются и среди самцов этого вида.

Совершенно удивительные примеры регулирования половой активности отдельных особей дают общественные насекомые. Вот как описывает процессы, происходящие в семье медоносных пчел, Е.Н. Панов в своей книге «Бегство от одиночества»: «...в благополучной пчелиной семье, не испытывающей пока недостатка в запасах меда, царица приступает к откладке яиц уже на исходе зимы. В это время ячейки для расплода пока что пусты, так что перед маткой открывается широкий простор для ее деятельности. Она методически «засевает» оплодотворенными яйцами колыбельки для будущих рабочих пчел, откладывая ежедневно с наступлением весны до двух тысяч, а то и более яиц.

Если учесть, что от момента откладки яйца до выхода юной пчелы-труженицы из кокона проходит всего лишь 21 день, становится понятным, насколько быстро увеличивается в течение весны армия рабочих. К началу лета расплодные ячейки сота ежедневно покидают более тысячи новорожденных рабочих. И хотя немногим меньше пчел гибнет во время полетов за взятком – просто «от старости», численность семьи с каждым днем заметно возрастает. Матка вновь и вновь пополняет яйцами освободившиеся ячейки для выращивания рабочих, занимающие, как мы помним, обширную зону близ центральной части сота. Со временем поиски свободных ячеек превращаются для царицы в серьезную проблему, и она волею неволей перемещается к периферии сота, где сосредоточены сравнительно немногочисленные колыбельки для будущих самцов-трутней. Появление неоплодотворенных яиц в трутневых ячейках знаменует собой первый шаг к приближающейся поре роевня.

С наступлением теплых дней мая за этим первым шагом следует и второй: на нижнем, «растущем» краю сот рабочие пчелы закладывают так называемые мисочки – основания будущих маточников, предназначенных для выращивания претенденток на роль матки. Повинуясь слепому инстинкту, мать семейства откладывает яйца и в эти необычно вместительные округлые ячейки, явно не ведая, что тем самым она закладывает мину замедленного действия под свое собственное благополучие, кажущееся до поры до времени столь прочным и нерушимым.

Появление в гнезде маточников издавна служило не только головной болью для пчеловодов, опасаящихся распада семей в результате роевня, но и своего рода загадкой для ученых. С одной стороны, разумеется, необходимо выращивать новых плодущих самок, гарантируя тем самым резерв производителей для общины и жизнеспособность вида в целом. Но почему маточники появляются в гнезде только в строго определенное время, на рубеже весны и лета, словно рабочие пчелы способны к предвидению надвигающихся катаклизмов? Сегодня натуралисты уже близки к тому, чтобы исчерпывающе ответить на этот вопрос, хотя многому пока еще суждено оставаться в области предположений. Чтобы познакомиться с существующими ныне объяснениями происходящего нам придется начать несколько издале-

ка.

Пчелиная матка в отличие от самок-рабочих продуцирует особые активные вещества, так называемые феромоны матки. По крайней мере один из них, вырабатываемый ее верхнечелюстными железами, обладает рядом мощных воздействий на поведение рабочих пчел. В частности, он стимулирует пчел-тружениц к строительству сот, но в то же время препятствует их деятельности по возведению маточников. Кроме того, этот «маточный феромон» тормозит развитие яичников у самок-рабочих, которые, таким образом, полностью лишаются возможности производить и откладывать яйца в присутствии матки. Впрочем, все эти эффекты возможны лишь в том случае, если концентрация феромона, циркулирующего среди членов общины, достаточно высока. Феромон поступает к рабочим пчелам в несколько этапов. Основными его переносчиками оказываются пчелы из свиты матки, которые кормят ее и периодически ощупывают своими усиками-антеннами. Состав свиты то и дело меняется: одни кормилицы покидают матку, другие занимают в кругу фрейлин место ушедших. Бывшие члены свиты обмениваются кормом с рабочими в других секторах гнезда, перенося на себе ничтожные дозы магического маточного вещества. Так химические сигналы о присутствии и о состоянии царицы распространяются по эстафете среди всех членов коллектива, не оставляя никого в неведении о сиюминутном положении дел.

Понятно, что чем многочисленнее община, тем меньше доза феромона, поступающая к каждому из ее членов. С ростом семьи «разбавление» маточного вещества усиливается, концентрация его падает. Именно это происходит на рубеже весны и лета, когда все ячейки заняты расплодом, ежедневно дающим сотни юных пчел-рекрутов. В этой ситуации царице уже с трудом удается разыскивать пустующие ячейки, так что ей просто под давлением обстоятельств приходится резко снизить темп откладки яиц. Вынужденное бездействие матки влечет за собой уменьшение размеров ее яичников, что сразу же сказывается на общем физиологическом состоянии насекомого. В частности, как полагают некоторые ученые, замедляется выработка маточного феромона в челюстных железах царицы, и это магическое вещество почти полностью утрачивает свое волшебное воздействие на все увеличивающийся в числе контингент рабочих особей.

Результаты всех этих изменений начинают проявляться незамедлительно. Первым делом рабочие пчелы приступают к постройке маточников. Вскоре у части рабочих начинают увеличиваться яичники, и число таких пчел-трутовок в гнезде быстро нарастает. По наблюдениям украинского энтомолога П. Г. Москаленко, трутовки часто ведут себя крайне агрессивно по отношению к матке и даже к пчелам из ее свиты, несущим на себе значительные дозы маточного феромона. Нередко целая группа раздраженных трутовок собирается в тесный клубок вокруг царицы, и подчас такое коллективное нападение заканчивается гибелью матки. Не исключено, что именно враждебное отношение пчел-трутовок к утрачивающей свое влияние царице лишает ее спокойствия и комфорта и тем самым подготавливает почву для исхода матки из родного гнезда.

На приближающиеся катаклизмы в жизни семьи указывают и другие изменения в поведении рабочих пчел. Не испытывая на себе влияния маточного феромона, они прекращают работы по строительству сот и большую часть времени проводят в полном бездействии. Сцепившись друг с другом и образовав плотные гроздья, сотни пчел повисают в состоянии праздности на нижнем краю сота. Появление в гнезде подобных гроздей – это явный предвестник скорого роения. Не пройдет и нескольких дней, как десятки тысяч рабочих сплошной массой покинут перенаселенное гнездо, увлекая за собой матку – свою прародительницу» (Панов Е.Н., 2002. С. 476–479).

В природе очень важным фактором для размножения является плотность популяции и степень напряженности иерархических отношений в ней. Иерархия в популяции способствует стабилизации численности и препятствует беспредельному размножению. В стабильной популяции размножаются, как правило, только высокоранговые животные. Животные, находящиеся на низшей ступени иерархии обычно проявляют высокую степень стресса, который обычно возникает в результате любых неблагоприятных физических или психических воз-

действий. У таких животных происходит угасание половой активности, задержка созревания половых продуктов, рассасывание эмбрионов и т.д.

4. Психологическая кастрация. Как утверждает Е.Н. Панов (1983), низкий уровень рождаемости в стаях волков существует из-за открытого деспотизма наиболее высокоранговых особей. Хотя в большой группе волков может быть несколько готовых к репродукции животных, обычно размножается только одна пара. Доминирующая самка в период гона изгоняет других половозрелых самок. Жесткое иерархическое ранжирование наблюдается в волчьей стае и среди самцов. Поведенческий ритуал главного самца дает ему почти исключительное право участия в размножении. Важно отметить, что при нарушении сложившейся иерархической структуры (например, при удалении из группы главного самца или главной самки) рождаемость увеличивается.

Можно полагать, что, помимо прямого подавления активности части особей, известную роль в ограничении рождаемости могут играть также психо-физиологические механизмы блокирования беременности (например, резорбция эмбрионов у волчиц). Косвенным свидетельством возможности таких регуляторов являются вариации в соотношении полов у новорожденных волчат. Если в норме соотношение новорожденных самцов и самок составляет приблизительно 1:1 с некоторым превалированием доли самцов, то при увеличении плотности в популяции доля новорожденных самцов возрастает до 60% (по Mech), а при низкой – возрастает число новорожденных самок. Наряду с ограничением рождаемости важное место в поддержании постоянства размера групп у волков играет высокая смертность щенков.

Способность доминантов одним своим присутствием устранять половых конкурентов, получило название психологической кастрации. Аналогичные ситуации описаны у волков, гиеновых собак, некоторых видов приматов и многих других видов животных.

5. Синхронизация размножения. Гормоны и феромоны способствуют синхронизации размножения у разных особей в популяции. Очевидно, что самцы и самки должны быть готовы к размножению одновременно. Под действием гормонов, секреция которых зависит от времени года и особенно от длины светового дня, у самки наступает состояние эструса. Но окончательная «пригонка» происходит, когда самец и самка оказываются вместе, так, половое созревание самки ускоряет одно только присутствие самца, даже если он заключен в клетку. У самцов голубей, например, не происходит секреции «зобного молочка», необходимого для выкармливания птенцов и угощения самки в процессе ухаживания. Для этого им необходимо присутствие другого самца или самки, причем достаточно даже собственного отражения в зеркале. У рыбок колюшек в период спаривания каждая реакция самца вызывает соответствующую реакцию самки, и наоборот. Так, зигзагообразный танец самца заставляет самку приблизиться к нему; это в свою очередь вынуждает самца плыть к гнезду. Вид самца, плывущего к гнезду, вызывает у самки готовность следовать за ним и т.д.

Таким образом, описанные выше процессы, как то: угнетение половой функции при помощи феромонов, психологическая кастрация, синхронизация размножения и т.п. фактически являются теми механизмами, при помощи которых в популяциях животных осуществляется половой, а точнее естественный отбор.

### **12.1.3. Роль полового размножения в эволюции**

Неравноценность полов в эволюции. В процессе эволюции мужские и женские организмы играют разные роли. Проблему неравноценности полов подробно исследовал российский ученый В.А. Геодакян, который показал целесообразность этого явления для существования вида. На всех стадиях полового процесса мужской пол подвергается более жесткому воздействию естественного отбора. Известно, что на всех этапах онтогенеза смертность самцов выше, чем самок. Этот процесс начинается фактически с момента оплодотворения, в процессе которого участвуют миллионы сперматозоидов и считанные единицы яйцеклеток. Показано, что среди эмбрионов ранних стадий развития значительно преобладают мужские. Даже несмотря на то, что в период эмбрионального развития мужских эмбрионов гибнет

больше, чем женских, доля рожденных самцов млекопитающих несколько превышает долю рожденных самок. Анализ пороков развития эмбрионов и новорожденных показал, что для самок характерны пороки развития атактистического характера, в то время как для самцов характерны оригинальные пороки, носящие футуристический характер и являющиеся как бы пробами и ошибками эволюции. К моменту прекращения молочного вскармливания количество самцов и самок в пометах обычно уравнивается. В следующие возрастные периоды самцы гибнут как от разнообразных пороков развития, так и вследствие более высокой, чем у самок, активности.

Таким образом, женский пол обеспечивает количественную сторону процесса – чем больше самок, тем выше для вида шансы для выживания и размножения. Женский пол сохраняет консервативные программы вида и обеспечивает их передачу потомству. Поэтому биологически выгодно, чтобы женские особи были менее изменчивы и более устойчивы ко всяким воздействиям. Этому же способствует и то, что у подавляющего большинства видов самки не имеют яркой окраски и других украшений, характерных для самцов, что делает их менее заметными для конкурентов и хищников. Мужским особям свойственна более высокая изменчивость, которая обеспечивает выживаемость вида и его адаптацию к условиям среды обитания. Самцы первыми реагируют на неблагоприятные воздействия, часть из них погибает. Оставшиеся в живых передают свои признаки, оказавшиеся полезными в данных условиях, потомству. Потеря самок сказывается главным образом на возможном числе потомков. Элиминирование наименее приспособленных к данным условиям особей способствует изменению качества потомства в нужном направлении и приносит пользу виду, способствуя его адаптации, обеспечивая эволюцию.

Таким образом, самцы представляют собой как бы модель, на которой природа испытывает различные изменения, могущие иметь значение для эволюции вида. Они представляют лабильную часть популяции, ее передовой отряд, продвинутый далеко вперед навстречу факторам среды. Между ними и золотым ядром популяции – самками существует определенная дистанция, необходимая для отбора из многих вариантов самцов наиболее удачных и достойных для включения в генофонд вида. Именно поэтому в размножении принимает участие лишь малая толика самцов от числа родившихся. Основная часть самцов в природе обречена на безбрачие.

В популяциях стадных животных кроме основных, активно участвующих в размножении, всегда существует некий резерв самцов, которые обычно держатся на периферии или несколько поодаль от основного стада. Так, на лежбищах морских котиков и моржей, кроме самцов, владеющих «гаремами» самок, всегда присутствует довольно много холостых самцов, называемых периферийными. Когда владельцы гаремов, истощенные голоданием, драками и спариванием, через 20–30 дней бросают самок и уходят в холостяцкие стада, их места тотчас занимают периферийные самцы.

Для насекомых, например, типично появление ограниченного контингента самцов лишь в те жизненные моменты, когда необходимо оплодотворение самок. Весь их жизненный цикл сводится именно к данному процессу, после чего они погибают. Подобное явление наблюдается, в частности, у общественных насекомых. Гибель самцов после периода размножения происходит часто и у многих полигамных видов млекопитающих. Так, например, погибают или полностью утрачивают функции доминантов самцы сайгаков, ослабевшие после гона, вследствие усиленной половой нагрузки, вынужденной голодовки и драк с соперниками. Самцы одного из мелких видов сумчатого животного – бурой сумчатой мыши неминуемо гибнут с симптомами тяжелого стресса после очень короткого периода гона, длящегося 1,5–2 суток, в течение которого один самец оплодотворяет до двух десятков самок. Самцов многих беспозвоночных, например пауков и богомолов, сразу же после спаривания, а иногда даже во время него, поедают более крупные самки. Ротовой аппарат самцов некоторых видов тропических пауков представляет собой специфическое орудие для турнирных боев и переноса спермы и совсем не приспособлен для питания. Самец этого вида вообще лишен возможности питаться, поэтому, оплодотворив самку, погибает.

Половой отбор. Половой отбор представляет собой важную составляющую естественного отбора. Ч. Дарвин определял его как «форму естественного отбора, направленную на закрепление преимуществ особей, проявленных в период размножения». Ч. Дарвин сформулировал два основных принципа полового отбора, которые могут действовать в любой комбинации. С одной стороны, предполагалось, что существует непосредственная конкуренция между самцами в противоборствах и групповом доминировании. С другой стороны, он допускал и опосредованное соперничество через демонстрации индивидуальных особенностей и способностей к охране территории, строительству гнезд и заботе о потомстве.

Исходя из двух этих принципов, Ч. Дарвин предложил гипотезу происхождения полового диморфизма. По его мнению, половой диморфизм является следствием полового отбора. При этом он считал, что первопричиной половых различий является конкуренция самцов за внимание самок. Самцы приобретают некоторые свойства, которые привлекают самок. Эти свойства сохраняются благодаря выбору самок, тогда как самки практически не подвергаются давлению полового отбора. В результате самцы приобретают яркую окраску, громкое пение и другие привлекающие внимание качества, тогда как самки – орудие половой эволюции – остаются невзрачными партнерами. При этом соотношение полов в популяции обычно приблизительно равно. Оно не всегда точно соблюдается, но общая тенденция не вызывает сомнений. Половой отбор, очевидно, был причиной происхождения сперматозоидов и яйцеклеток, а также различных стратегий размножения и заботы о потомстве. Конкуренция между самцами носит название внутривидового отбора. Соперничество за внимание самок принято называть межполовым отбором. Говоря о половом отборе, Ч. Дарвин отмечал, что основная его доля приходится на внутривидовой (внутрисамцовый) отбор. Самкам он отводил роль относительно пассивных выборщиц, которые отдают предпочтение самцам с наиболее привлекательными формами ухаживания, особенностями окраски или размерами. Однако, несмотря на кажущуюся пассивность, в ходе естественного отбора ведущую роль играет именно выбор, осуществляемый самками.

Половой отбор начинается уже на уровне половых клеток. Так многие виды животных, обитающие в океанских глубинах, синхронно выбрасывают огромные количества яйцеклеток и сперматозоидов непосредственно в воду. Это обычно происходит в определенные фазы луны, когда океанский прилив достигает максимума. Шансы на оплодотворение при этом крайне малы, например, у коралловых полипов оплодотворяется примерно одна яйцеклетка из десяти миллионов. У животных с внутренним оплодотворением существует жесткая конкуренция между сперматозоидами, количество которых намного превышает количество яйцеклеток.

Жестокая конкуренция за право оплодотворения существует между самцами. При этом отбор идет в двух направлениях. С одной стороны, самцы ожесточенно сражаются друг с другом, отстаивая право сильнейшего, а с другой стороны, самки выбирают наиболее привлекательных, здоровых и осуществляющих самую правильную стратегию ухаживания. В брачный период многие животные образуют массовые скопления, которые способствуют ожесточению полового отбора.

Репродуктивная изоляция. Разные биологические, даже весьма близкие, виды при нормальных условиях в природе практически никогда не скрещиваются. Это происходит за счёт изоляции, обусловленной рядом причин:

- географической;
- экологической;
- репродуктивной.

Географическая изоляция, которая еще называется пространственной, заключается в невозможности спаривания разных видов из-за возникновения непреодолимых географических препятствий (образования гор или рек).

Экологическая изоляция – это изоляция, при которой животные не имеют возможности

скрещиваться из-за неодинаковых сезонов или мест размножения. Так, два весьма обычных для средней полосы и обитающих в одних и тех же биотопах вида лягушек, в природе никогда не скрещиваются. Это происходит благодаря тому, что лягушки зимуют в различных местах, травяная – на дне водоемов, а остромордая – на суше. В силу этого травяные лягушки просыпаются и отправляются метать икру в водоемы на несколько недель раньше. К тому моменту, когда в те же самые водоемы приходят остромордые лягушки, у травяных период размножения заканчивается.

Репродуктивная изоляция – обусловлена различием в ритуалах ухаживания и строении половых органов. Сигналы, служащие для выполнения всех функций брачного поведения, и ответная реакция на них строго видоспецифичны. Особи одного вида реагируют на сигналы, свойственные только данному виду. Однако отдельные компоненты комплексных сигналов разных видов могут быть весьма похожи. Так, например, самцы бабочки сатира, которых изучал Н. Тинберген, могут преследовать в полете других бабочек, мух, птичек. Преследование – это реакция самца на появление самки. Эту реакцию могут запускать любые удаляющиеся предметы, даже листочки или собственная тень. Второй этап брачного поведения сатира – приземление. Если летящий предмет или животное другого вида приземляются, то брачное поведение самца продолжается, если полет затягивается – самец переключается на другой летящий объект. Самка другого вида не может продемонстрировать правильную серию реакций на полную последовательность действий по ухаживанию, поэтому межвидового спаривания не происходит.

Географическая экологическая изоляции не исключают полностью скрещивания близких видов. Если, например, остромордых лягушек запустить в водоем одновременно с травяными, между ними могут быть получены гибриды. Тот же эффект возможен и при искусственном нарушении географического барьера. Репродуктивная изоляция, при нормальных условиях выращивания и существования особей, действует при совместном существовании и одновременном размножении близких видов. Например, самка десятиглай колюшки реагирует на черную окраску самца, а самка трехглай колюшки – на красную. Для трехглай колюшки черная окраска самца не является стимулом к брачному поведению.

#### **12.1.4. Типы брачных отношений**

В мире животных существует несколько типов брачных отношений.

1. Моногамия, при которой животные образуют более или менее стойкие супружеские пары.

2. Полигамия, при которой один самец спаривается с несколькими, иногда с несколькими десятками самок.

3. Полиандрия, при которой одна самка спаривается с несколькими самцами.

Моногамия. Чаще всего моногамия встречается у птенцовых птиц и незрелорождающих млекопитающих, чьи птенцы или детеныши рождаются голыми и слепыми, с несовершенной терморегуляцией и поэтому первое время нуждаются в постоянном обогреве и практически непрерывном кормлении. Выжить такие птенцы или детеныши, особенно в суровых климатических условиях, могут только тогда, когда один из родителей согревает их своим телом, а другой доставляет пищу. Таким образом, эволюция моногамии основана на выгоде заботы о потомстве со стороны обоих родителей. Встречается моногамия и среди выводковых птиц, то есть среди таких, у которых птенцы выходят из яиц зрячими, покрытыми густым пухом и способными почти сразу же следовать за родителями, постепенно обучаясь добывать пищу. Таковы, например, гуси, лебеди или куропатки. Несмотря на то, что пары некоторых видов птиц сохраняются в течение нескольких лет, совместную жизнь они ведут только в период гнездования. После распада выводков птицы практически перестают узнавать друг друга. Восстановление пары происходит только на следующий сезон размножения. Это связано с тем, что птицы имеют обыкновение из года в год возвращаться на место прежнего гнездования. Устойчивые пары, сохраняющиеся вне сезона размножения, известны у

очень малого числа видов птиц, например, у некоторых видов гусей и врановых.

У одних видов млекопитающих существование пары ограничивается только временем сокоупления, после которого самец оставляет самку. Для других видов характерно сохранение пары на протяжении одного сезона размножения. Наконец, редкое явление составляют постоянные пары, не распадающиеся на протяжении всей жизни животных. Существует и целый ряд переходных форм. Так, у причисляемых обычно к моногамам лосей пары очень неустойчивы, самцы нередко меняют самок или удерживают возле себя несколько самок. Бобры в разных географических областях ведут себя либо как полигамы, либо как моногамы. Моногамные в основном лисицы проявляют иногда явно полигамные наклонности.

Как показывает статистика, склонность к моногамии преобладает примерно в 150 семействах птиц и отсутствует или выражена в слабой степени только у представителей 20 семейств. Среди примерно четырех тысяч видов млекопитающих, обитающих ныне на нашей планете, моногамия или, по крайней мере, некоторая склонность к ней отмечается не более чем у 200 видов, что составляет всего лишь 5 процентов от общего числа видов млекопитающих.

Причина столь резких различий между этими классами заключается в том, что у млекопитающих самка, имея при себе ею самой вырабатываемый запас пищи для детенышей, в известном смысле независима в своих действиях и при достатке корма может пренебречь помощью со стороны себе подобных. Что касается птиц, то здесь мамаша-одиночка вынуждена одновременно обогревать яйца и добывать пропитание, что зачастую оказывается задачей невыполнимой.

Существует предположение, что моногамия может возникать у животных с небольшими численными ресурсами. Чем меньше животных данного вида, тем быстрее происходит переход к моногамной семье.

Единичные случаи моногамии наблюдаются у низших позвоночных. Так, отмечено сохранение устойчивых пар у некоторых видов рыб семейства цихлидовых, весьма любимых аквариумистами. Отмечены и отдельные проявления моногамии у ряда беспозвоночных, например, у пустынных мокриц и некоторых видов жуков.

У некоторых видов глубоководных рыб-удильщиков самцы, найдя самку, которая превышает его размерами в 100, а иногда и 200 раз, впиваются в ее кожу острыми зубами и остаются в таком положении до конца своей жизни. Потеряв способность самостоятельно добывать и переваривать пищу, самец очень скоро утрачивает глаза, ротовое отверстие и кишечник. Его кровеносные сосуды соединяются с сосудами самки, и лишь питательные вещества, поступающие с кровью из организма самки, способны поддерживать отныне существование полностью утратившего свою индивидуальность самца. Подобное явление, представляющее собой крайнюю степень моногамии, является приспособлением к существованию видов с низкой численностью в глубинах океана, где простая вероятность встречи самца и самки достаточно мала. Однако, иногда одна самка удильщика носит на себе не одного, а двух, трех и более паразитических самцов.

Полигамия. «Полигамия является наиболее распространенной формой половых отношений у животных. Различают полигамию общую, самочную и самцовую. Под общей принято понимать склонность самцов и самок вступать во время периода размножения в бессистемные копуляции, которые повышают вероятность удачного оплодотворения. Самочная полигамия встречается относительно редко, она состоит в том, что самцы предпочитают одну самку, а самка стремится спариваться со многими самцами. Эта форма полигамии встречается у креветок, самки которых вынуждены спариваться с доминантными самцами с маленькими сперматофорами. После копуляции они спариваются повторно с молодыми самцами, имеющими сперматофоры больших размеров. Отмечена способность к самочной полигамии у жука-чернотелки <...>. У коралловых рыб найдена полная полигамия с доминированием самочной полигамии. Исследование нерестового поведения меченых самок (*Amblyglyphidodon leucogaster*) показало, что 84% самок откладывают икру с одним самцом.



Однако некоторые самки (16%) нерестятся одновременно с 2–3 самцами. При этом большинство самок нерестятся каждый день и за нерестовый сезон меняют от 3 до 15 самцов.» (Савельев С.В. Введение в зоопсихологию. М., 1998. С. 238). Самочья полигамия не так уж редко наблюдается и у млекопитающих. Это явление характерно для летучих мышей, некоторых видов обезьян, копытных и др. У птиц довольно широкое распространение имеет похожее явление, получившее название полиандрии.

При самцовой полигамии один самец за период размножения оплодотворяет несколько самок. Явление, названное С.А. Савельевым общей полигамией, обычно принято обозначать термином промискуитет. Характер брачных отношений у животных, принадлежащих к полигамам и моногамам, имеет существенные отличия. Число полигамных видов у всех групп животных значительно выше, чем представителей других биологических групп.

Самцы основной массы полигамных видов млекопитающих после спаривания не удерживают самок возле себя; таким образом, у них не образуются постоянные пары или существование их ограничивается немногими днями. В некоторых случаях оплодотворенная самка, начиная строить семейное гнездо или расширять нору, где она принесет детенышей, сама настойчиво и решительно отгоняет самца. Он ищет другое пристанище, используя следы, и обычно находит другую неоплодотворенную самку. Во многих случаях это не может помешать ему через некоторое время вернуться к первой самке, успевшей выкормить детенышей и готовой к новому спариванию. Классические примеры полигамии представляют собой стада копытных животных или «гаремы» морских котиков, моржей или сивучей. Полигамия часто встречается у птиц, что позволяет представить себе механизм половой эволюции, приводящий к столь общим формам поведения.

Период спаривания и связанные с ним явления сильно истощают самцов-полигамов, которые при большой затрате энергии на непрерывную половую деятельность, длительное время почти или вовсе не принимают пищи («брачный пост» секачей, котиков, оленей и др.). Отсюда значительный процент гибели самцов, принимавших участие в размножении, что наблюдается, например, у оленей и сайгаков в зимние месяцы. Большая, связанная с гонимостью, утрата обычной осторожности вызывают повышенную смертность самцов от хищников, что наблюдается у полевок, мышей и др.

Как указывает С.В. Савельев: «Полигамия у высших млекопитающих находится под социальным контролем. Специальные исследования короткохвостых макаков показали, что в стандартном стаде имеются несколько самцов, стоящих чуть ниже самок и находящихся на самом низу иерархической лестницы. Достигшие половой зрелости самцы начинали занимать второе место снизу в иерархии, а достигшие половой зрелости самки всегда находились в этой иерархии ниже своих матерей. Половое созревание животных проявлялось в разнообразных формах поведения. Общественные игры, агрессия, мастурбация и акты копуляции свободно допускались у молодых самцов в возрасте от одного года и до половой зрелости. После наступления половой зрелости поведение молодых самцов становилось объектом общественного контроля, а попытки спаривания строго пресекались старшими самцами. Социальный контроль над молодыми самками проявляется значительно слабее. У самок акты копуляции также впервые происходят очень рано, однако частая их повторяемость и копуляция со взрослыми партнерами начинаются лишь в возрасте трех лет. Аналогичное поведение наблюдали и у макаков-резусов. В больших социальных группах взрослые животные отслеживают поведение молодых самцов и самок. Это позволяет полагать, что половые различия в паттернах общественного поведения у взрослых обезьян закладываются уже в раннем возрасте.» (Савельев С.В. Введение в зоопсихологию. М., 1998. С. 240).

Полиандрия. Как уже отмечалось, при полиандрии, также как при самочьей полигамии одна самка спаривается с несколькими самцами. Однако при полигамии самка рождает детенышей или насиживает яйца от разных отцов, а при полиандрии, характерной для птиц, самка откладывает яйца в несколько гнезд, построенных разными самцами. Высиживание яиц и дальнейшая забота о птенцах производится самцами. У видов, обладающих полиандрией,

роли самок и самцов изначально перемещены. Самки этих видов имеют более яркую окраску и другие вторичные половые признаки, обычно характерные для самцов. Половое поведение подобных самок также с самого начала в корне отличается от обычных. Они устраивают брачные турниры за обладание самцами, занимают и охраняют гнездовые участки и т.д. Так, самки тропических птиц-якан, отвоевывают от посягательств других самок того же вида, и удерживают за собой площадь, на которой располагаются гнездовые участки 2–4 самцов. Каждый из этих самцов строит свое собственное гнездо, в которое откладывает яйца самка. Если какая-нибудь из кладок погибает, хозяйка территории откладывает в пострадавшее гнездо новую порцию яиц. Полиандрия описана и у некоторых видов куликов, обитающих на территории России, например куликов-плаунчиков. Их повадки во многом сходны с повадками яканы, однако самки не занимаются ни охраной территории, ни гнезд насиживающих яйца самцов. Самки этих куликов выбирают себе самцов и соблазняют их с помощью брачного танца. После спаривания самец, под защитой активно охраняющей его самки, приступает к строительству весьма простого гнезда. После откладки яиц самка отправляется на поиски нового самца. После выполнения своей миссии продолжения рода, самки плавунчиков собираются в стаи и кочуют по тундре в поисках мест кормежки. Реверсия половых ролей у плавунчиков сопровождается и соответствующими физиологическими изменениями. Так, у самок отмечается повышенное содержание мужского полового гормона – тестостерона, способствующего возникновению у них соответствующего поведения. У самцов же в крови накапливается гормон пролактин, способствующий насиживанию яиц и дальнейшему «материнскому» поведению.

Роль разных форм брачных отношений в эволюции. Полигамия и полиандрия, так же как половое размножение, способствует расширению генофонда вида и естественному отбору. Так, например полиандрия и самочная полигамия чаще отмечается у видов птиц, обитающих в сложных экологических условиях: крайнем Севере, пустынях и т.п. То, что одна самка при этом откладывает яйца или рождает детенышей от разных самцов, повышает шанс выживания ее потомков с определенными генотипами.

Более жесткому прессу естественного отбора подвергаются и самцы-полигамы. Брачные турниры между ними оказываются весьма серьезными и часто сопровождаются нанесением друг другу серьезных травм. В отношении к самкам они часто применяют принуждение, удары рогами и т.п., иногда наносят травмы. Самцы-моногамы если и дерутся, то менее ожесточенно, в их отношениях с самкой чаще проявляются элементы «ухаживания». При полиандрии самцы вовсе не враждуют между собой, эту функцию выполняют самки.

## **12.2. Половое поведение**

12.2.1. Коммуникации в половом поведении

12.2.2. Ритуализация полового поведения

12.2.3. Брачные церемонии животных

### **12.2.1. Коммуникации в половом поведении**

Сигналы. Важную роль при встрече особей разного пола играют противоположного рода сигналы: звуки, запахи и т.п. Эти сигналы можно разделить на две большие группы: адресованные противникам и направленные на привлечение особей другого пола. Ритуализированные сигналы, адресованные противникам, по сути, не отличаются от тех, которые используются в агрессивных столкновениях. Это разнообразные угрожающие звуки и позы; увеличение размеров тела, впечатление которого создается за счет взъерошивания оперения и шерстных покровов, растопыривания плавников, надувания живота и т.п. Сигналы, используемые в половом поведении животных, зависят от средства коммуникаций, предпочитаемых разными таксономическими группами. Так, для насекомых, основными сигналами

являются звуковые и обонятельные; для рыб, амфибий и птиц – звуковые и зрительные; для млекопитающих – обонятельные, звуковые и в меньшей степени зрительные. Для привлечения особей противоположного пола используются сигналы специального назначения, не применяющиеся в обычной жизни. Особое место занимают хорошо ритуализированные сигналы и действия, используемые в турнирных боях животных. Взаимодействия животных во время турнирных боев отличаются от обычных драк. В это время животные обычно не наносят друг другу травм, опасных для жизни.

#### Звуковая сигнализация.

1. Беспозвоночные. Звуковая сигнализация получает широкое распространение уже у насекомых. Всем хорошо известны песни кузнечиков, сверчков, цикад. Органы, воспроизводящие и воспринимающие звуки, имеются у многих видов насекомых, лучше всего они развиты у самцов. Звуковые сигналы способствуют рассредоточению особей в пространстве и служат для призыва особей противоположного пола. Так, у техасского кустарникового кузнечика описано пять различных звуков, из которых четыре издает самец и один – самка. Из этих четырех звуков самца два способствуют рассредоточению самцов, т.е. имеют то же значение, что и песня птиц. Два других крика позволяют самцу найти самку и вступить с ней в контакт. Тихий, шелестящий звук, издаваемый самкой, также способствует ее встрече с самцом.

2. Низшие позвоночные. Достаточно активно с той же целью издают звуки земноводные. Хорошо развитая способность к вокализации отмечается у многих бесхвостых амфибий: лягушек, жаб, квакш, жерлянок. «Поют», как правило, самцы. Издаются звуки самым пространственным среди позвоночных образом – с помощью голосовых связок. Для усиления звуков у многих из них есть особые голосовые мешки – резонаторы, которые могут располагаться внутри или снаружи ротовой полости. Они хорошо заметны у поющих лягушек в виде раздувающихся по бокам головы или под горлом воздушных пузырей. Иногда резонатором служит все тело животного, раздуваемое до невероятных размеров. Некоторые виды лягушек могут петь даже под водой. Основное назначение пения лягушек и других бесхвостых амфибий – общение с сородичами. Звуковые сигналы помогают брачным партнерам отыскивать друг друга или предупреждают конкурента о том, что место уже занято. Некоторые виды издают и специфические сигналы тревоги, если замечают какую-то опасность. Очень своеобразный звук – «сигнал высвобождения». В период размножения возбужденные самцы лягушек иногда не выбирают брачного партнера, а заключают в объятия любой более или менее подходящий по размерам объект, в том числе не готовую к размножению самку или другого самца. Жертвы ошибки и издают сигнал высвобождения, который вызывает рефлекторное ослабление «железных» объятий самца.

В.А. Вагнер описывает звуки, производимые лягушками следующим образом. У наших обыкновенных лягушек *Rana esculenta* легко различить следующие звуки: «у-а», спокойные звуки, которыми начинается выступление. За ними следует «ква», издаваемое только один раз и за которым следует более или менее продолжительная пауза. Затем звуки эти изредка повторяются 2–3 и более раз. Когда особи подплывают один к другому, звуки «ква», изменяются в «кви», которые следуют друг за другом почти не прерываясь и слышится только «и-и-и-и». Наконец, когда лягушка прыгает на другую, она издает иногда звук «ить». Интересно, что как быстро возбуждение, выражающееся в голосовых звуках «кви-и-и», достигает крайних пределов напряжения, так же быстро оно и исчезает. Особь, к которой направлялась, надрываясь криком, другая, нырнула в воду, – кричавшая моментально смолкает, а минуто спустя издает свое спокойное «ква-ква-а».

Могут ли иметь какое-либо биологическое значение различные голосовые звуки лягушки? Вероятно, могут. Наблюдения устанавливают двойное их значение: они могут, во-первых, служить средством призыва, а затем, во-вторых, передавая разные степени возбуждения – физиологически воздействовать на самок в этом направлении.» (В.А. Вагнер. Этюды по сравнительной психологии. Вып. 9. М., 1929. С. 46).

3. Рептилии. В период размножения издают голосовые звуки и некоторые пресмыкающиеся. Хриплые резкие звуки издают самцы некоторых видов черепах. Средством привлечения полов друг к другу у гремучих змей служат их погремушки на конце хвоста.

4. Птицы. Очень широко в половом поведении используют звуковые сигналы птицы. Для видов, ведущих преимущественно одиночный образ жизни и вступающих в тесные контакты с другими особями своего вида лишь в пору размножения, очень большую роль играют сигналы рассредоточения. Именно такое значение имеет, в частности, пение птиц. Чарующие звуки, издаваемые нашими лучшими певцами – соловьем, заряжкой, славкой-черноголовкой, иволгой, есть не что иное, как сигнал, адресуемый в первую очередь другим самцам того же вида. Голос поющего самца воспринимается другими как свидетельство того, что этот участок леса уже занят и, следовательно, пришельцу здесь нечего делать. Одновременно с этим песня имеет и другой смысл – она указывает самкам место, где они могут найти готового к совместной жизни супруга, удерживающего в своем владении подходящее место для гнезда и богатый кормом участок, на котором можно успешно воспитать птенцов. У большинства певчих птиц только самцы обладают способностью петь, им принадлежит основная активная роль в охране территории. Но у некоторых видов, например у пуночки, заряжки, снегиря, и чернобокой каменки, самки поют и защищают территорию наравне с самцами.

Кроме пения, у птиц отмечается и множество других специфических звуков, издаваемых в брачный период. Это, например, воркование голубя или особое кудахтанье петуха. В.А. Вагнер отмечает: «В период спаривания птицы издают голосовые звуки, не похожие на их обычные голоса. Наши домашние воробьи, с наступлением весны начинающие издавать очень приятные звуки, резко отличные от их обычного грубого напева, могут служить прекрасным для сказанного примером. С минованием поры размножения исчезают и их «любовные песни». Что последние служат средством возбуждения полового чувства самок, это тоже едва ли есть основание оспаривать. Воробьи начинают усиленно издавать звуки, когда преследуют самок своим «ухаживанием».

В связи с этим последним обстоятельством стоит спорный вопрос о том, способны ли самки содействовать улучшению в пении самцов выбором «лучших певцов». Дарвин утверждает, что способны, что именно эта способность их привела к появлению таких виртуозов, каких нам иногда приходится слушать среди певчих птиц. Самка, – по мнению Дарвина, – из сонма самцов выбирает того, чья песня ей больше нравится.» (В.А. Вагнер. Этюды по сравнительной психологии. Вып. 9. М., 1929. С. 46).

5. Млекопитающие. Голоса млекопитающих животных не менее разнообразны, чем язык птиц. Некоторые виды издают специфические звуки только в период размножения, так, молодые олени до трех лет звуков практически не издают, а после достижения половой зрелости издают их только в период размножения.

«Рев оленей-самцов в период размножения, например, рассматривается «как вызов соперников». Дарвин пишет: «Нет сомнения, что олени вызывают друг друга на смертный бой». С внешней стороны действия самцов в это время дают основание предполагать за ними такие способности. Нетрудно убедиться в том, однако, что мы имеем здесь не «вызов на бой», а явление неизмеримо более элементарное. Голосовые звуки в период поисков самок являются простым разрядением возбужденной энергии, без намерения кому-либо и что-либо ими сказать. При виде других самцов эта энергия возбуждается в еще большей степени, и рев является простым следствием этого накопления, без малейшего представления о том, какие он произведет последствия. Олень-самец ревет, когда не видит никаких конкурентов, ревет сильнее, когда их видит. Впрочем, и сам Дарвин, рассмотрев относящиеся к вопросу показания и противопоставления, в конце концов пишет: «При настоящем положении вопроса громкий голос оленя во время периода размножения, кажется, не служит ему для какой-нибудь специальной цели, ни во время его ухаживания или поединков, ни при других обстоятельствах». С этим мнением, конечно, нельзя не согласиться, хотя оно и расходится с мнением о том, что олени-самцы вызывают своим голосом друг друга на смертный бой. Гориллы и

орангутанги не только способны издавать голосовые звуки, но обладают еще и горловыми мешками, усиливающими звуки в качестве резонаторов. Такие мешки имеются и у гиббонов (*Hylobates syndactylus*). Этот голос служит у них, по мнению Блита, для взаимного призыва. < > Дарвин по этому поводу говорит, что способность эта служит обезьяне-самцу средством нравиться. Ревуны (*Mycetes caaga*) в теплую погоду утром и вечером наполняют лес своим оглушительным ревом, в котором принимают участие и самцы и самки своими значительно более слабыми голосами. Ренгер полагает, что ревуны издают эти звуки потому, что испытывают от этого удовольствие. Дарвин, однако, полагает, что самцы *Hylobates agilis* приобрели эту свою способность, «чтобы нравиться самкам».» (В.А. Вагнер. Этюды по сравнительной психологии. Вып. 9. М., 1929. С. 48).

Зрительная сигнализация. Половой диморфизм. У большинства видов животных имеет место половой диморфизм, который заключается в том, что самцы имеют более развитые вторичные половые признаки по сравнению с самками. До половой зрелости, а точнее до первого сезона размножения, самки и самцы многих видов животных очень похожи друг на друга. Под влиянием половых гормонов внешний вид самцов, а у видов, для которых характерна полиандрия – самок, заметно преобразуется. Некоторые рыбы приобретают необыкновенно яркую окраску, у самцов копытных отрастают рога, у некоторых обезьян – гривы, усы и борода. У птиц образуются совершенно невероятные наряды из перьев, отрастают гребни, набухают сережки. У некоторых видов эти изменения сохраняются в течение всей жизни, у других же подобные наряды служат признаками готовности к размножению и проявляются только в брачный сезон. Подобные ритуальные органы обнаруживаются у представителей любой другой группы животного мира. Таковы, в частности, броские, яркие отметины и экстравагантные, удлинненные, расширенные или причудливо вырезанные перья многих птиц, видоизмененные плавники рыб, меняющие окраску кожные «воротники» рептилий. Все эти «украшения» явно демонстрируются перед прочими особями своего вида, перед самкой или соперником за счет специфических форм демонстративного поведения. С приближением сезона размножения под воздействием половых гормонов, животные начинают демонстрировать свои половые признаки. Они поднимают и опускают хохлы, распускают хвосты, как, например, павлины, производят множество ритуальных движений, в общих чертах весьма похожих у представителей разных таксономических групп. Очевидно, в ходе эволюции и сами украшения, и способы их показа развивались параллельно. Демонстрирование этих сигнальных структур несет жизненно важную информацию, которая указывает другим особям на половую принадлежность демонстрирующего животного, на его возраст, силу, право собственности на данный участок местности и т.д.

Как мы уже отмечали, кроме зрительных стимулов, большое место в половом диморфизме играют вокализация и запах.

Одним животным для привлечения самок хватает их окраски, другие в дополнение к окраске используют зрительные демонстрации, третьи не выделяются яркой окраской, поэтому активно демонстрируют себя перед самками.

### **12.2.2. Ритуализация полового поведения**

Поведение играет колоссальную, если не сказать ведущую, роль как для самого процесса размножения, так и для полового отбора. Отбор идет по пути жесткой выбраковки партнеров, которые ведут себя не совсем «правильно» или недостаточно активно. Так, например, в ритуал ухаживания одного из видов морских птиц – крачек входит подношение самцом самке дара в виде небольшой рыбки, которую самка тут же съедает. При этом оказалось, что самки оказывают явное предпочтение лишь тем самцам, которые преподносят самкам рыбок строго определенного размера: не слишком маленьких, но и не слишком больших. Половое поведение строится главным образом на инстинктивных компонентах и поражает своей консервативностью и стереотипностью. Фактически оно представляет собой комплекс

видоспецифических ритуалов, проявляемых в турнирных сражениях и брачных играх.

Половое поведение и агрессия. Готовый к размножению, но еще не имеющей подруги самец свирепо защищает свои владения от всякой попытки вторжения на его территорию. Все поведение самца в этот период агрессивно по самой своей сути, и часть этой бьющей через край агрессивности неизбежно приходится на долю неожиданно появляющейся самки. Поведение самца и самки территориального вида в момент их первой встречи внешне выглядит как территориальный конфликт между двумя самцами. Такую картину мы наблюдаем и у насекомых, и у рыб, и у птиц, и у млекопитающих, ведущих вне сезонов размножения одиночный образ жизни. Особенно сложны взаимоотношения партнеров в этот первый момент образования пары у тех видов, у которых отсутствует половой диморфизм, т.е. самка внешне не отличается или очень слабо отличается от самца. Итак, первая фаза сексуального поведения у самца, в сущности, есть не что иное, как агрессивное поведение. Как указывает Е.Н. Панов, в этом заключается одна из причин того, почему старое деление демонстраций на агрессивные и сексуальные сейчас почти полностью оставлено этологами.

Ход дальнейших взаимоотношений в очень большой степени зависит от поведения самки, поскольку самец в это время то и дело нападает на столь желанную, казалось бы, подругу и ей все время приходится увертываться от него. Самка в это время проявляет максимальную терпимость ко всем злобным выходкам своего кавалера. Наблюдая за воронами, сначала бывает трудно решить, кто из них самец, а кто самка. Обе особи вначале настроены очень враждебно и внешне неотличимы. Ходят одинаково, угрожают одинаково: встают нос к носу с распушенными на голове перьями и клювами, готовыми к бою. Но потом самка потихоньку уступает и подставляет самцу самое слабое место – затылок. От одного удара в затылок ворона может умереть, и поэтому это является тормозящим жестом. Самец не бьет её, а просто перебирает клювом перья на её затылке. Проходит несколько дней, прежде чем в новообразовавшейся паре наступает равновесие. Однако если самец чересчур агрессивен, а самка недостаточно терпима, то пара распадается, не успев окончательно образоваться. Для самки в этот период более характерно так называемое «умиротворяющее поведение», которое направлено на то, чтобы как можно скорее свести агрессивность самца до минимума. Весь этот сложный процесс стабилизации отношений двух индивидуумов идет по типу цепной реакции с обратной связью.

Высокая степень ритуализации полового поведения имеет огромное значение для осуществления самого процесса спаривания, при котором особи противоположного пола вступают в непосредственный физический контакт. В то же время непосредственное физическое взаимодействие между особями в мире животных чаще всего наблюдается в случаях крайних степеней агонистического поведения: при драках, нападениях с целью убийства и т.п. Кроме того, не лишним будет напомнить, что доминантные особи часто демонстрируют крайнюю степень своего превосходства над подчиненными, имитируя спаривание. В брачном поведении фактически используются те же самые приемы, поэтому, во избежание ответной агрессивной реакции, прежде чем вступить в половой контакт, животные вынуждены и должны прибегать к умиротворяющим демонстрациям. Таким образом, брачный ритуал – это набор инстинктивных действий, образованных путём ассимиляции основных инстинктов: продолжения рода, агрессии и обороны.

При половом поведении происходит трансформация агрессии в ритуальные движения и жесты, что находит свое выражение в брачных турнирах и танцах.

Сложное брачное поведение необходимо, таким образом, прежде всего, для подавления активно и пассивно оборонительных реакций, которые могут проявлять особи обоих полов.

Ухаживание. Основная функция процесса ухаживания заключается именно в умиротворении агрессивного партнёра. Самки животных многих видов при первых попытках самца спариться с ними проявляют реакции страха или агрессии, которые проходят только после определенного периода ухаживания.

Сам процесс ухаживания всегда сопровождается определенными ритуалами, например в форме брачных танцев, подношения «даров» и т.п. «В качестве примера приведем описание взаимоотношений между самцом и самкой южноафриканских скорпионовых пауков. Эти мелкие членистоногие лишены внешнего полового диморфизма. Встреча самца и самки, готовых вступить в связь, внешне неотличима от встречи двух враждебно настроенных самцов. Сначала самец и самка наносят друг другу удары очень длинными передними ногами (истинное опасное оружие – хелицеры и педипальпы, так же как и в стычке между самцами, никогда не пускаются в ход). Спустя некоторое время самка принимает «позу покорности» – она ложится на землю, складывает педипальпы, распластывает ноги в стороны и погружается в полную неподвижность. Чтобы убедиться в том, что самка действительно пассивна, самец время от времени трогает ее удлинёнными лапками, толкает раскрытыми педипальпами. Иногда самка приходит в движение и проявляет некоторую агрессивность, что заставляет кавалера испуганно отскочить в сторону. Все это продолжается несколько часов кряду, пока самец окончательно не убедится в том, что самка впала в состояние полной пассивности и что ее можно уже оплодотворить. Тогда самец изготавливает сперматофор в виде особой студенистой чашечки и наполняет его спермой. Самка встает, забирает сперму в семяприемник, а сперматофор тут же съедает. Что касается самца, то он не дожидается дальнейшего развития события и поспешно ретируется» (Панов Е.Н., 1970. С. 6).

Период ухаживания длится до тех пор, пока самка не перестанет противиться спариванию. Так, самец колюшки должен исполнять зигзагообразный танец до тех пор, пока самка не окажется в гнезде. Однако, и находясь уже в гнезде, он, в течение всего процесса икротания, должен стимулировать её постоянным подталкиванием, иначе самка не сможет выметать икру. Н. Тинберген показал, что зигзагообразный танец на первой стадии ухаживания в той или другой форме присутствует у многих видов животных и способствует синхронизации брачного поведения самца и самки.

1. Умиротворение. В течение периода ухаживания самки определяют, насколько адекватно при этом поведение самца, что является одним из важных факторов полового отбора. Как было показано выше, у многих видов животных в период размножения бывают особенно агрессивными самцы. Они устраивают поединки, функции которых – выбор защитника семьи для охраны потомства. Поскольку один самец может оплодотворить нескольких самок, самка должна привлечь к себе внимание самца и умиротворить его. Если самка не демонстрирует соответствующего поведения, то агрессия самца может быть направлена и на нее. Таким образом, основная задача самки – преподнести себя так, чтобы не быть атакованной агрессивным самцом.

Приспособлений для этого несколько:

– специфический облик и окраска. У некоторых животных узнавание цвета, отличающего самку от самца, является врожденным; другим же свойственно половое запечатление в раннем постнатальном периоде. В основном половое запечатление наблюдается у самцов, которые в определенном периоде онтогенеза запоминают отличительные признаки самок своего вида. Этому способствует и тот факт, что в молодом возрасте у животных отсутствует половой диморфизм, и все особи данного вида выглядят как самки.

– умиротворение. Оно может осуществляется несколькими путями. Один из них – демонстрация самкой поз подчинения, в том числе и позы, приглашающей к спариванию. Другой путь – проявление самкой инфантильного поведения, что стимулирует у самца появление по отношению к ней родительского поведения. Так, самки многих птиц, подобно птенцам, выпрашивают корм, а самцы их кормят.

2. Способы привлечения половых партнеров. В большой степени ритуализированы и способы привлечения половых партнеров. Для этой цели животные используют самые разные приемы, среди них наиболее обычны:

- звуковые демонстрации;
- запаховое привлечение;
- зрительное привлечение.

Иногда брачные ритуалы отличаются большой сложностью. Так, К. Лоренц приводит пример брачного ритуала некоторых видов хищных мух-ктырей. Самка хищной мухи-ктыря превышает самца по размеру, поэтому ей не составляет трудности съесть его во время спаривания. Для того чтобы этого не случилось, самец непосредственно перед спариванием приносит ей в дар достаточно крупное насекомое, которое самка будет есть в течение всего процесса. Такое поведение сформировалось под давлением опасности для жизни самца. Близкородственный ктырям вид – не хищный северный толкунчик сохранил церемонию вручения дара. Самцы этих мух ткнут красивые белые шары, которые зрительно привлекают самку. В эти шары они заворачивают маленьких насекомых и преподносят их самке, которая кроме как во время свадебного пира никогда больше насекомых не ест. Самцы иногда вообще не кладут насекомое внутрь шарика, но самки при этом все равно принимают дар без всякой агрессии, что и подразумевается под филогенетически возникшим ритуалом.

Как считает Лоренц, возникновение новых наследственных реакций играет огромную роль в образовании ритуала. Такая чёткая последовательность отдельных действий, по сути дела, представляет собой новый инстинкт, который может выступать наряду с основными инстинктами (питание, размножение, бегство, агрессия). Брачные танцы – это ритуал, в котором не только поступает ряд инстинктивных стимулов, но и производится ряд ответных реакций на эти стимулы. Стимулирующая ситуация, которая определяется ответным поведением сородича, превращаясь в автономный ритуал, становится такой, к которой стремятся ради неё самой, то есть из средства становится целью.

3. Значение для полового поведения элементов, приобретенных в процессе жизни. Вместе с тем для его нормального развития необходима выработка целого комплекса натуральных условных рефлексов, в частности половое и материнское запечатление (более подробно об этом см. в теме 13). Огромное значение имеет нормальное общение с представителями своего вида, особенно со сверстниками в процессе онтогенеза животного. Консервативность поведенческих реакций в половом поведении оказывается очень важной для репродуктивной изоляции вида. Половой отбор также строится на участии в размножении особей, поведение которых наиболее правильно, а соответственно стереотипно. Дикие животные имеют обычно достаточно четко фиксированный ритуал полового и материнского поведения. Малейшее отклонение от нормы благодаря действию естественного отбора неизбежно приводит к исключению таких особей из числа производителей. Как показывает практический опыт разведения животных в неволе, нарушения полового поведения в дальнейшем сказываются на родительском поведении самок и выживании молодняка. Именно половое и родительское поведение первыми претерпевают разнообразные нарушения в процессе одомашнивания и, поэтому, эти процессы у домашних животных нуждаются в самом пристальном контроле, а зачастую, и в оказании помощи со стороны человека.

### **12.2.3. Брачные церемонии животных**

В ритуал брачной церемонии у многих видов животных, начиная с самых примитивных, входят своеобразные брачные танцы.

Беспозвоночные. Движения, которые можно охарактеризовать как брачные танцы, отмечают у многощетинковых червей и голожаберных моллюсков. Довольно сложные ритуалы, связанные с размножением, демонстрируют многие виды пауков, многоножек и ракообразных. Среди беспозвоночных интересными брачными церемониями отличаются некоторые членистоногие.

Самцы некоторых видов пауков перед спариванием делают самкам своеобразные подношения. В мае самцы пауков-пизаур отправляются на поиски самок. Наткнувшись на ее след или на сигнальную ниточку, которую паучиха, путешествуя, всюду тянет за собой, самец сразу же начинает охотиться за мухами. Синхронизация здесь очевидна: след самки или



сигнальная ниточка вызывают у самца реакцию охоты за мухами. Поймав муху, паук быстро оплетает ее паутиной, пока она не обратится в белый шарик. Взяв осторожно челюстями муху в шелковом пакете, он специфическим порывистым шагом идет на сближение с паучихой. Приблизившись к ней, он застывает в особой ритуальной позе, опираясь концом опущенного вертикально вниз брюшка и кончиками шести ног и приподняв четвертую их пару свертком с мухой, который держит в челюстях. Таким образом он преподносит невесте свой свадебный подарок. Паучиха медленно подползает, принимает у самца свадебный дар и, порвав упаковку, начинает высасывать его содержимое. Самец стоит перед самкой в неподвижной позе до тех пор, пока она не покончит с трапезой. Только после этого самка допускает самца к спариванию. Таким образом самцы этого вида пауков предупреждают широко распространенную у пауков агрессию со стороны самки после спаривания, обычно приводящую к тому, что самка съедает своего полового партнера. Сложные и красивые брачные танцы демонстрируют некоторые виды насекомых.

Р. Шовен описывает брачное поведение бабочки *Eumenis semele*. Эти бабочки появляются в июле и держатся стайками по пять, десять и более особей в каждой. Когда наступает брачный период, самец неподвижно сидит на земле или на коре дерева и преследует всех бабочек, пролетающих поблизости. Если это самка, то она реагирует на преследование самца, опускаясь на землю, а самец садится вслед за ней и становится прямо против нее «лицом к лицу». Если бабочка не реагирует на это отрицательно (т.е. не хлопает крыльями, что означает отсутствие готовности к спариванию – в этом случае самец улетает), то самец приступает собственно к ухаживанию. Прежде всего, он несколько секунд очень быстро хлопает крыльями, затем, сложив их таким образом, что становятся видны красивые глазки на их нижней поверхности, начинает ритмически приоткрывать и закрывать их, поводя антеннами. Это продолжается несколько секунд или минуту, после чего передние крылья открываются и наклоняются вперед; когда между ними очутятся антенны самки, они закрываются. Все это продолжается очень быстро и занимает не более секунды. Наконец, самец снова складывает крылья, обходит самку и спаривается с ней.» (Шовен Р., М. 1972. С. 47).

Рыбы. У рыб движения самцов во время нереста носят особый характер, который некоторыми авторами, однако, тоже приравнивается к «танцам». Так, у сазанов и подустов описываются более или менее длительные «любовные игры». Когда около самки находится один самец, он действительно производит ряд необычных и странных движений, иногда напоминающих прыжки. Рыбы, держащиеся стаями, в период нереста производят движения особого рода. Так, например, караси в брачный период водят своеобразные «хороводы». При этом стайка этих рыб от середины пруда плывет к берегу, делая круговые движения, как одно организованное целое. Внутри этого «хоровода» отдельные особи также совершают круговые движения. В принципе, своеобразные брачные танцы характерны для большинства видов рыб. При этом самцы многих видов приобретают яркую окраску и совершают множество демонстративных движений плавниками. Лучше всего изучено брачное поведение трёхиглой колюшки – любимого экспериментального объекта Н. Тинбергена. Выше уже говорилось, что самец реагирует лишь на вздутое брюхо самки, а самка – на красную нижнюю часть самца (в отличие от самки десятииглой колюшки, которая реагирует на чёрный цвет самца). Рассмотрим теперь подробнее. Прежде чем приобрести красную окраску брюха, самец строит гнездо. Сначала он ищет участок. Затем прогоняет других рыб со своей территории: становится вертикально хвостом вверх и дергается всем телом. Если соперник не отступает, он начинает кусать ртом песок. В крайнем случае, самец колюшки поворачивается к пришельцу широкой стороной тела и оттопыривает две большие брюшные иглы. Этот угрожающий жест граничит с отчаянием. Когда колюшке не мешают, она занята строительством гнезда. Набирает в рот песок и высыпает в сторону, затем приносит во рту разные травинки и обрывки водорослей и впрессовывает их в эту яму. Части растений он склеивает слизью, которая выделяется из почек. Только когда гнездо готово, самец меняет окраску, причем красного цвета становится только брюхо, а спина приобретает яркий светло-голубой оттенок за

счет голубых кристаллов гуанина. Когда мимо проплывает стайка колюшек, самец перед одной из рыбок отплясывает зигзагообразный танец: сначала отворачивается, как будто собирается уплыть от самки, а затем резко направляется к ней с широко раскрытым ртом. Иногда он может ударить самку, но обычно этого не происходит, потому что самец начинает повторять проделанные движения. Это отпугивает большинство самок, не влияя только на готовую к икрометанию самку. Обычно самка отвечает на ухаживания, склоняя тело вниз, потому что он танцует ниже её. Тогда самец сопровождает её к гнезду. Вход в гнездо он показывает особым движением: ложится на бок, головой к входу. Самец может исполнять зигзагообразный танец также перед рыбками другого вида. Если одна из этих рыбок последует за ним, это вызовет цепную реакцию дальнейших половых рефлексов, но, благодаря репродуктивной изоляции, спаривание маловероятно. После того, как рыба выметает икринки, наступает конец брачных отношений. Вся задача самки при размножении – выметать яйцеклетки. Забота об икринках и мальках – функция самца.

Брачные церемонии, похожие на те, которые описаны у колюшек, отмечают и у ряда других рыб. Многие самцы ложатся плашмя на дно, бьют хвостом по воде и кружатся. Зигзагообразный танец, исполняемый самцом, служит приглашением самки к месту икрометания или гнезду, построенному самцом.

Самцы цихлидовых рыб для привлечения самок строят различные сооружения из грунта, например выкапывают ямы или насыпают целые курганы. Самцы одного из представителей этого семейства набирают целую кучу из пустых раковин, в которые самки откладывают икру. До окончания кладки самец не дает самкам покидать эти убежища.

Амфибии. Подавляющее число земноводных постоянно обитает на суше, но размножается в водной среде, в связи с этим в их организме в брачный период происходят некоторые изменения, касающиеся как физиологии, так и внешнего облика. У большинства земноводных оплодотворение наружное: самец и самка выпускают половые продукты в воду, где происходит оплодотворение. Несмотря на отсутствие специальных копулятивных органов, некоторые хвостатые земноводные имеют внутреннее оплодотворение. Происходит оно необычным и неизвестным у других позвоночных животных способом. В ходе брачных игр самец откладывает мешочек со сперматозоидами, так называемый сперматофор, а самка захватывает его своей клоакой. Таким образом сперматозоиды оказываются в ее половых путях.

Многие земноводные в период спаривания приобретают яркий брачный наряд, например, у гребенчатых, малоазиатских и других видов тритонов вырастает высокий зубчатый гребень, который тянется от головы до конца хвоста. А сами они приобретают яркую пятнистую окраску. Во время ухаживания самцы тритонов преследуют самок, препятствуют их движениям, располагаясь перед ними и демонстрируя расправленный гребень и яркий бок. Извивающийся хвост самца периодически касается самки и даже обхватывает ее.

Довольно сложное брачное поведение демонстрируют бесхвостые амфибии. Так, ярко зеленые древесные лягушки-квакши для размножения выбирают стоячие водоемы с берегами, поросшими высокими растениями – деревьями, тростниками, кустарниками. «Самцы сидят либо в воде, либо на этих растениях и «пением» привлекают самок. Брачный сигнал самцов состоит из ритмичных серий, каждой из которых по четыре-шесть резких звуков, похожих на «эпп-эпп-эпп-эпп», благодаря развитым резонаторам звуки получаются довольно сильные, если учесть, какое крошечное животное их издает. К нерестовому водоему собираются все местные самцы, и образуется впечатляющий хор, «Пение» особенно интенсивно в вечерние часы, но некоторые самцы «поют» и днем. Самки приходят к месту размножения ненадолго, только отложить яйца, а самцы держатся здесь весь период. Поэтому самцов в водоеме всегда больше, чем самок, и у последних есть большой выбор. В конкурентной борьбе за самок самцы используют два основных приема. Во-первых, интенсивное, привлекающее самок пение. Во-вторых, охрана своей территории – определенного участка водоема, на который самец не пускает своих противников. Понятно, что самцу, не имеющему такой территории, просто негде размножаться, даже если ему удастся привлечь внимание самки.

Как правило, овладевают и удерживают территорию более крупные и сильные самцы. Успешность брачного пения связана с размерами тела – у трелей массивных самцов частотные характеристики иные, чем у мелких, и природой определено, что звуковые частоты именно крупных самцов привлекательнее для самок. Последние как будто знают, что обладатели такого голоса находятся в наиболее подходящем для кладки и выведения будущего потомства месте. Однако у квакши, как и у многих бесхвостых земноводных с развитым брачным «пением», выработана своеобразная тактика поведения, позволяющая и тем самцам, которым не удалось завладеть территорией, все-таки оставить потомство. Мелкие самцы сидят молча вблизи поющих крупных и при случае перехватывают направляющихся к ним самок. Пара может образоваться уже на суше, а захватчика не удастся скинуть никакими силами (Орлова В.Ф., Семенов Д.В. Природа России: жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся. М., 1999. С. 82–83).

Рептилии. Самцы многих ящериц ведут себя во время ухаживания как при пограничных конфликтах. Они демонстрируют самке свои размеры, преувеличивая их за счет раздувания горла, туловища, приподнимания тела над землей. Самки же, напротив, как бы уменьшают свои размеры, прижимаясь к земле. Таким поведением они переключают агрессивное настроение самца на брачное. В период размножения самцы многих ящериц становятся исключительно яркими, у них появляются характерные сигнальные телодвижения и позы, предшествующие брачным играм.

Многие змеи в брачный период образуют довольно большие скопления. При этом часто на одну самку претендует несколько самцов. В таком случае формируется группа змей, которую иногда называют «брачным клубком». Так, у обыкновенных ужей наблюдали подобные клубки, состоящие более чем из 20 особей. При этом соперники не борются друг с другом, и тем более не кусаются. Они лишь стремятся помешать друг другу овладеть самкой.

Брачные танцы описаны у некоторых видов змей. Так, например, обыкновенные гадюки во время брачного периода собираются небольшими группами – по 3–5 особей. В это время между самцами происходят знаменитые брачные турниры, или танцы гадюк. В ходе такого ритуального поединка два самца пытаются в буквальном смысле слова взять верх над противником – придавить к земле его голову и переднюю часть тела. Они приподнимаются над землей. Причем каждый стремится подняться выше соперника; иногда их тела при этом переплетаются, они как бы ползут вверх друг по другу. Соперники могут толкаться головами, пытаясь опрокинуть друг друга, но никогда не кусаются. В конце концов пирамида из переплетенных змей обрушивается. Не ясно, каким образом выявляется победитель, но один из противников уступает и уползает с места поединка. Побеждает, как правило, более крупный самец.

Брачные поединки наблюдаются и у черепах. Так, весной, после окончания зимней спячки начинается сезон размножения у сухопутных черепах. В этот период мирные и флегматичные самцы становятся агрессивными, кусают друг друга за голову и лапы, нанося при этом друг другу увечья. В борьбе за самку могут принимать участие сразу несколько самцов. Но эти брачные турниры не кончаются смертельным исходом – побеждают более сильный самец, но побежденный при этом не убегает, несмотря на раны. В период спаривания в местах обитания черепах можно слышать глухой стук – это самец выгоняет самку из укрытия ударами переднего края своего брюшного щита о спинной щит самки. Подойдя к ней вплотную, самец высоко поднимается на всех четырех ногах, прячет голову под панцирь и несколько раз подряд ударяет ее по верхней части панциря. Если самка игнорирует настойчивые «ухаживания» и уползает, самец забегает вперед и кусает ее за лапы и снова ударяет панцирем. Так продолжается до тех пор, пока самка не остановится и не произойдет спаривания, в процессе которого самец широко открывает рот и издает хриплые звуки.

Птицы. Множество своеобразных брачных церемоний демонстрируют птицы. Так, в процессе знакомства дикие утки сначала плывут навстречу друг другу и пьют воду. Молодая

утка, присмотревшая себе одного селезня, кричит призывно другому селезню. Когда они оба находятся с ней рядом, утка натравливает одного на другого. Бросая вызов сопернику, селезень плавает вокруг утки с вытянутой головой и опущенным вниз клювом. Перья на голове при этом нахохлены. Неожиданно селезни встают в воде вертикально, боком друг к другу, затем они взъерошивают перья на голове. Финал такого ритуального поединка ясен. Селезни расходятся, потому что такие поединки являются простыми демонстрациями перед самкой. Селезни относятся враждебно не только к самцам, но и к чужим самкам. Тем самым достигается равномерное размещение семейных пар.

Брачные союзы гусей отличаются особой прочностью. Покинув свою семью, молодой гусак должен занять свое место в семейной группе гусыни, но сначала отец его избранницы его гоняет и бьет. Поэтому самец начинает церемонию ухаживания издалека, сначала он просто проплывает мимо, туда-сюда и нападает на обитателей пруда, с целью показать свою силу. После каждой победы он плывет к своей суженой и триумфально гогочет. Если ее отец преследует его, он уплывает, если нет – ждет ответного гогота гусыни. В конце концов молодому гусаку все же удается добиться благосклонности как со стороны будущей супруги, так и со стороны «тестя».

Самец аиста, выбрав гнездо, сидит и дожидается прилета самки, призывно хлопая клювом. Ту самку, которая ответит на приветствие, самец принимает как жену. Однако, поскольку аисты используют гнезда в течение многих лет, иногда случается так, что к гнезду возвращается прошлогодняя самка и если в гнезде уже есть новая, то между ними начинается борьба, приводящая к изгнанию одной из самок. Самец не принимает никакого участия в этой борьбе и пассивно дожидается победы одной из самок.

Токующие птицы своеобразны своими необычными движениями, направленными на то, чтобы продемонстрировать наиболее яркие части своего оперения. Павлин не бегаёт за павами, он ждет их, раскидывая свой хвост. Это привлекает самок. Когда самка начинает ходить вокруг самца, он невозмутим, затем он разворачивается к ней тылом. Пава, желая любоваться самцом, забегает во фронт к павлину, но он опять поворачивается к ней задом. Она снова бежит во фронт, и так много раз, пока, согнув ноги, не ляжет перед ним, тогда он победно кричит и брачная церемония завершается.

Очень интересно брачное поведение лирохвоста. Птица эта довольно неприметная по своей окраске и для привлечения самок использует звуковые демонстрации. Лирохвост способен воспроизводить все услышанные звуки. В его песне сочетаются гудки паровозов и автомобилей, колокольный звон, собачий лай, лошадиное ржание и многое другое.

Самки многих видов птиц в процессе брачной церемонии изображают из себя птенца. Самки воробьиных птиц при этом втягивают голову, приседают, опускают крылья, трепещут ими и пищат, как птенцы. От самца в ответ требуется изобразить кормление. Одни виды отрыгивают пищу из зоба и кормят самку, другие – ограничиваются слюной, третьи – просто касаются ртом рта, это называется ритуальным кормлением. Некоторые водные птицы подносят самке рыбку или просто пучок травы со дна. Птицы-шалашники подносят ярких насекомых, цветы, разные необыкновенные предметы.

Самцы некоторых видов птиц устраивают настоящие брачные турниры. Так, хорошо известны тока тетеревов, на которые собираются иногда многие десятки самцов. Токующие тетерева совершают серии определенных движений, сопровождающихся специфическими звуками. Каждый самец занимает на току определенное место, причем наиболее сильные и опытные самцы располагаются в середине токовища, а молодые на периферии. Место тока, или, как его называют охотники – токовище, обычно существует в течение многих лет и посещается из года в год одними и теми же птицами, а также подростками молодняком. Самки тетеревов, живущие в окрестностях токовища, хорошо знают место его расположения. Небольшие группы самок, состоящие из 2–4 особей, прилетают на токовище и пешком пересекают индивидуальные площадки самцов, осуществляя таким образом выбор половых партнеров. При этом они отдают предпочтение центральным самцам.

Подобные же тока описаны и у ряда других видов птиц: турухтанов, дупелей, глухарей

и др.

«У птиц драчливость самцов в период спаривания представляет явление очень широко распространенное. Они пускают при этом в ход крылья, ноги и клювы. На низах человеческой культуры самцы птиц держатся для боев между собою в качестве зрелища, доставляющего удовольствие зрителям. Петушьи бои собирают целые толпы зрителей столь же невежественных и диких, как еще более дикие толпы культурных дикарей в Испании на бое быков.

Из таких бойцовых птиц особенно известностью пользуются тетерева, рябчики, куропатки и другие. Многие из них при этом обладают для боев особыми приспособлениями как для нападения (шпоры), так и для защиты (обильные и длинные перья на шее). Есть, однако, виды птиц, самцы которых, по-видимому, не дерутся. Так, по свидетельству Одюбона, самцы одного из видов североамериканских дятлов (*Picus auratus*), без боев между собою, следуют за самкой по полудюжине. Здесь необходимо указать, что у птиц наблюдаются бои, значение которых, как драка самцов между собою, совершенно ничтожны и которые имеют смысл «битвы напоказ», битвы, созерцание которой вызывает у самок возбуждение, необходимое для половых сношений. Этот род боев для нас представляет особенный интерес.

Такою именно роль играет драка самцов на току у тетеревов. Предполагать это дает основание давно отмеченный факт, в силу которого выразительные движения у высших животных вызывают соответствующие чувства у тех особей того же вида, которые эти движения наблюдают. Гипотеза эмоций Джемса Ланга и циклический процесс Серджи находят в этих явлениях хорошую иллюстрацию: улыбка вызывает улыбку, смех вызывает смех, проявление эмоции полового чувства в движениях вызывает аналогичные эмоциональные состояния у тех, кто их воспринимает. У птиц на току, где самцы состязаются между собою, они движениями, служащими выражением их полового возбуждения, вызывают у самок такое же возбуждение, вследствие которого последние, первоначально скрываясь поблизости тока, появляются на нем и спариваются с первым попавшимся самцом.

Совершенно такой же смысл имеют, как мы это видели, и «танцы» самцов и другие так называемые выразительные движения в эту пору жизни, до «песен любви» включительно (В.А. Вагнер. Этюды по сравнительной психологии. Вып. 9. М., 1929. С. 48).

Млекопитающие. Кроме собственно погони за самкой, самцам свойственны в брачный период и другие действия, составляющие вместе с ответными действиями самки «брачные игры». Самец привлекает внимание самки характерными телодвижениями, звуками (криками, храпом, щелканьем зубами, ударами ног о землю) и пр. При наличии возле самки нескольких самцов между ними обычно происходят драки.

Хорошо изучено протекание гона у оленей. Брачный период у них начинается осенью с рева самцов, который вначале слышится только по ночам (или на рассвете), но затем все более учащается и в разгар гона звучит на протяжении почти суток. Ревущее животное имеет крайне возбужденный вид; шея набухает, глаза наливаются кровью, тело издает резкий запах. Олень бьет землю копытами, топчется на месте, выбивая характерные площадки – «точки», бьет и ломает рогами ветки кустов. На рев начинают собираться самки, но вместе с тем он привлекает и других самцов – это приводит к дракам, заканчивающимся преследованием более слабого, а в некоторых случаях гибелью одного из соперников. Победитель – взрослый сильный самец – удерживает возле себя «гарем» – доставшихся ему самок до тех пор, пока не покроет их всех. В период гона самцы у многих копытных животных захватывают и охраняют определенные участки. У благородных оленей территориальный раздел между самцами как бы накладывается на существующее длительное время деление территории между группами самок с молодняком. Своим ревом, запахом секрета пахучих желез и мочи на земле, метками на коре деревьев, наносимыми рогами, самцы сигнализируют друг другу о занятости места, а в случае необходимости вступают с соперником в поединок. Не захватившие своего участка олени не имеют и гарема самок. Тем самым число самцов, участвующих в размножении, оказывается лимитированным.

Характерные особенности имеет брачный период у другого гаремного вида – морского котика. Весной, приваливающие первыми к островам северной части Тихого океана, самцы этого вида выходят на отдельные участки берега, образуя лежбища. Каждый старый самец – «секач» располагается на некотором расстоянии от соседнего и захватывает отдельный участок лежбища. По мере появления самок на этих участках, секачи объединяют их в группы под своей защитой, создавая, таким образом, гаремы численностью до 30–50 и более самок в каждом. Каждый секач стремится завладеть как можно большим числом самок, и между самцами часто происходят жестокие схватки. Формирование гаремов продолжается и после того, как на лежбище появятся новорожденные котики, поскольку самки выходят на берег за 1–2 дня перед родами. В сутолоке драк и погони за самками секачи дают часть молодняка. Отмечались случаи похищения самок секачами из соседних гаремов. Охрана гаремов секачами, как и у оленей, длится до окончания оплодотворения самок. В течение брачного периода, около 3 месяцев, секачи находятся на берегу и почти не кормятся. К концу периода гаремной жизни и длительного «брачного поста» самцы оказываются крайне истощенными, начинают уходить в море на кормежку и вскоре совсем покидают лежбища, мигрируя к югу на места зимовок.

Сильное истощение самцов в период гона и брачного поста оказывает влияние на смертность полигамов. Так, например, самцы сайгаки, захватывающие группы от 2–3 до 20–25 и в редких случаях 50 самок, пасут эти «семейные стада», или гаремы, в течение 15–20 дней декабря, постоянно затевая стычки с соперниками. Все это время они почти не кормятся, но часто едят снег. Ослабевшие от брачного поста самцы значительно чаще, чем самки, становятся добычей волков, а в случае неблагоприятной зимовки в массе погибают от истощения. Это отмечено и в отношении самцов джейранов, диких свиней и др.

Иначе протекает брачный период у зверей, не собирающих гаремов. У лисиц гон начинается с особого «подлаивания», издаваемого пришедшими в охоту самками. На этот звук сбегается несколько самцов; между ними завязываются драки. Самка не стоит на месте, и самцы следуют за ней вереницей. Аналогичное явление наблюдается и у собак. Это получило название лисьих и собачьих «свадеб». У белок также одну самку упорно преследует несколько самцов, причем эта погоня происходит частью на земле, частью на деревьях. У зайцев гонящуюся группу составляет несколько самцов и самок, при этом самцы издают особого рода крики, наскакивая друг на друга на бегу и нанося сильные удары задними ногами.

Типичные проявления гона отмечены и у китов. Самцы дельфины, например, гоняясь с большой скоростью за самкой, хватают друг друга зубами за плавники. Самцы горбатых китов во время гона обнаруживают возбуждение, хлопая друг друга огромными грудными плавниками, перекачиваясь с бока на бок, выпрыгивая из воды. Особенно бурно, с драками, протекает гон у полигамного кашалота.

Не всегда гон идет по описанной определенной схеме. У оленей, например, типичные для гона драки между самцами иногда предшествуют началу рева, а не следуют за ним. Нередко опережает гон соединение в пары у белок и некоторых других зверей. У лисиц наблюдается оставление самцами покрытых уже самок и вторичное соперничество из-за беременных самок.

Своеобразная черта гона у ондатр – очень сходный характер поведения особей обоего пола. Находящиеся в охоте самки сами активно разыскивают самцов, вступая в драки между собой. В практике животноводства и звероводства известны случаи, когда самка, нарушая обычно свойственное ей подчинение сильнейшему самцу, оказывает одному из самцов явное предпочтение перед другими, яростно ею отгоняемыми.

В связи с драками, происходящими в брачный период между самцами за обладание самкой, у оленей развилось особое турнирное оружие в виде рогов, обычно не употребляемых для защиты от хищников. То, что рога имеются только у самцов, развиваются к сезону размножения и сбрасываются по окончании его, говорит об их истинном назначении. Ветвистость рогов снижает смертоносность самцов, что, конечно, в интересах вида. Вместо ударов острыми концами, действие рогов при таком их строении чаще ограничивается лишь оттал-

киванием рогов соперника. Но иногда эта ветвистость служит причиной гибели обоих соперников, когда при ожесточенном бое, сцепившись отростками рогов, они не в состоянии разойтись. Описаны случаи гибели сцепившихся рогами косуль, лосей, благородных оленей, маралов и др. Турнирное применение имеют рога и у значительной части полорогих (загнутые назад или внутрь рога антилоп, козлов, баранов и некоторых быков относительно безобидны). У кабарги турнирное значение имеют длинные, острые, сильно выдающиеся вниз клыки.

Особняком в этом отношении стоят северные олени, самки которых тоже имеют рога, причем у самок они сбрасываются значительно позднее (к весне, в то время как взрослые самцы сбрасывают их в начале зимы). Эта особенность связана с питанием: разгребая передними ногами снег и склоняясь над вырытой в нем ямой, самка непроизвольно прикрывает последнюю своими ветвистыми рогами, закрывая доступ к найденному корму другим оленям, хотя бы и более сильным.

Опасность применяемого в брачных драках оружия не турнирного характера несколько снижается особенностями способов борьбы и развитием защитных приспособлений, чаще всего в виде длинных волос на наиболее уязвимых местах. У кабана-секача к периоду гона на передней части туловища под кожей образуется своеобразный панцирь-«калкан» – очень плотная соединительнотканная прослойка, хорошо защищающая от ударов соперника. Сходное приспособление имеется у самцов моржей. Шея и грудь самцов котиков защищена густой длинной шерстью. Однако указанные приспособления далеко не полностью обеспечивают защиту. Так, например, борющиеся самцы кабаны стараются ударить противника по незащищенному калканом брюху и более слабые нередко погибают от тяжелых повреждений кишечника или нагноения ран. У самцов котиков драки часто приводят к повреждениям глаз, серьезным нарушениям целостности покровов и другим увечьям.

## **12.3. Родительское поведение**

### 12.3.1. Способы рождения

#### 12.3.2. Забота о потомстве

#### 12.3.3. Забота о потомстве у разных таксономических групп

### **12.3.1. Способы рождения**

Как уже говорилось, животные демонстрируют самые разнообразные формы полового поведения и разные способы оплодотворения. В зависимости от способа оплодотворения, в животном мире можно увидеть рождение потомства самой разной зрелости.

Откладка неоплодотворенных яиц. Самым примитивным способом размножения является изливание мало отличающихся друг от друга по внешнему виду половых клеток непосредственно в водную среду. Слияние и дальнейшее развитие их происходит тут же. Подобная картина наблюдается, например, у кораллов и других колониальных кишечнополостных. Следующим шагом на пути усложнения процесса является откладка икры, имеющей довольно сложное строение, и ее внешнее оплодотворение семенной жидкостью, содержащейся в мужских половых железах – молоках. Такое явление имеет место у рыб и амфибий. Через некоторое время из икры вылупляются личинки, первое время питающиеся за счет желточного пузыря и лишь постепенно переходящие к самостоятельному питанию и движению.

Откладка оплодотворенных яиц. Яйцекладущие животные с внутренним оплодотворением откладывают во внешнюю среду вполне сформированные яйца, нуждающиеся в специфических условиях инкубации во внешней среде. Подобные яйца откладывают некоторые беспозвоночные, пресмыкающиеся и птицы.

Птицы откладывают яйца двух типов, из которых могут вылупляться как вполне сформированные, способные к самостоятельному перемещению, так и беспомощные, слепые и лишенные самостоятельной терморегуляции птенцы. Характер насиживания яиц выводко-

выми и птенцовыми птицами практически не различается.

Яйцекладущие млекопитающие откладывают яйца, по строению напоминающие птичьи, которые высиживают, как утконос, или вынашивают в складке кожи на животе, как ехидна.

Яйцеживорождение. В некоторых случаях развитие яиц может происходить непосредственно в теле матери. Процесс родов при яйцеживорождении заключается в откладке самкой яйца, оболочка которого разрывается непосредственно в момент прохождения через родовые пути матери, и выходе наружу живого достаточно развитого детеныша. Подобный способ размножения наблюдается у целого ряда видов амфибий и рыб. Начинающие аквариумисты обычно начинают свою деятельность с разведения живородящих рыбок: гуппи, меченосцев, пецилий и др. Эти рыбки на протяжении всей своей жизни регулярно рожают мальков, способных к самостоятельному существованию. Количество мальков, рожденных одной самкой гуппи или меченосца в течение ее жизни, значительно меньше числа икринок, отложенных любой самкой икромечаших, однако их шансы на выживание значительно выше. Живорождение отмечено и у некоторых рептилий, например, у обыкновенной гадюки и живородящей ящерицы, ареал обитания которых охватывает среднюю полосу Европы и Азии и простирается даже за Полярный круг. Яйцеживорождение представляет собой надежную адаптацию к обитанию в суровых климатических условиях, где находить места с устойчивой температурой и влажностью, необходимых для инкубации яиц рептилий, достаточно сложно.

Живорождение. У млекопитающих наблюдается разная степень зрелости новорожденных детенышей. Сумчатые рожают эмбрионоподобных детенышей, которые в течение достаточно длительного периода созревают в сумке. Детенышей плацентарных млекопитающих по типу рождения можно разделить на две группы: зрело- и незрелорождающие. Большая часть таких млекопитающих, как хищные, грызуны, насекомоядные, рукокрылые, приматы и др., рожают беспомощных детенышей. Копытные, мозолоногие, слоны, носороги, китообразные рожают достаточно зрелых детенышей, которые тем не менее в течение достаточно длительного периода нуждаются в материнской опеке и кормлении молоком. В соответствии с типом рождения у животных отмечаются и разные способы заботы о потомстве.

### **12.3.2. Забота о потомстве**

Как известно, для успешного существования биологического вида, каждое поколение его представителей должно оставить после себя потомство, способное к размножению. Успешность его выживания в огромной степени зависит от адекватности поведения родителей, являющейся важным фактором естественного отбора. В процессе родов и последующем процессе ухода за потомством реализуется главным образом инстинктивное поведение. Так, например, сразу же после выхода плода из родовых путей самка млекопитающего освобождает его от плодных оболочек, перегрызает пуповину, съедает плодные оболочки и послед и активно облизывает новорожденного. Детеныши самки, которая не осуществляет первичный уход за ними, в природе обречены на гибель, с ними элиминируется и сам этот, в большой степени наследственно обусловленный, признак.

Успешность выживания потомства в огромной степени зависит от адекватности поведения родителей, являющейся важным фактором естественного отбора. Забота о потомстве у многих животных начинается с подготовки к появлению его на свет. Часто сезонные миграции животных связаны с перемещением в места размножения, иногда за многие тысячи километров от места обитания. Животные, не совершающие таких дальних путешествий, тоже заранее выбирают свою гнездовую территорию, а многие из них тщательно охраняют ее и готовят укрытия – гнезда, норы, берлоги, приспособленные для будущего потомства.

Типы заботы о потомстве. В животном мире встречаются самые разные формы заботы о потомстве: от полного отсутствия до сложнейших и длительных взаимоотношений между



детьми и родителями. В простейшем виде забота о потомстве имеется у всех организмов и выражается в том, что размножение происходит только в условиях, благоприятных для потомства, – при наличии пищи, подходящей температуре и т.д.

1. Полное отсутствие заботы о потомстве. Большинство беспозвоночных и рыб не проявляют заботы о потомстве. Успешность существования подобных видов обеспечивает массовость их размножения. В просторах океана множество видов беспозвоночных и рыб, собираясь гигантскими стаями, откладывают миллионы яиц, которые тут же поедаются огромным количеством разнообразных плотоядных существ. Единственным спасением для подобных видов является колоссальная плодовитость, позволяющая все же выжить и дожить до половозрелого состояния минимальному и необходимому для существования популяции количеству потомков. Сотнями и миллионами исчисляется количество икринок у множества видов рыб, откладывающих икру в толще воды. Так, самка обитающей в северных морях крупной морской щуки – мольвы выметывает за один сезон до 60 миллионов, а гигантская морская рыба-луна, достигающая веса полутора тонн, выбрасывает в толщу океанских вод до 300 миллионов икринок. Представленные воле случая оплодотворенные яйцеклетки, смешиваясь с планктоном или опускаясь на дно, гибнут в несметных количествах. Та же участь постигает и выведшихся из икры личинок.

2. Вынашивание отложенных яиц на теле одного из родителей. Самки многих морских животных прикрепляют отложенные яйца непосредственно к своему телу и вынашивают их, а также выведшуюся молодежь, до обретения ими самостоятельности. Подобное поведение наблюдается у многих водных животных: морских звезд, креветок и других ракообразных. Такое поведение представляет собой следующую ступень усложнения заботы о потомстве, но в целом оно не отличается особой изобретательностью.

Количество отложенных яиц обратно пропорционально уровню родительской заботы. Эту закономерность хорошо подтверждают морские звезды, среди которых наблюдаются как виды, выметывающие яйца непосредственно в воду, где они оплодотворяются спермой нескольких самцов, так и виды, вынашивающие яйца на своем теле. У видов первой группы число созревающих в организме самки яйцеклеток достигает 200 миллионов, тогда как у морских звезд, проявляющих заботу о потомстве, количество отложенных яиц не превышает нескольких сотен.

3. Откладка яиц в предварительно подысканную или специально подготовленную самкой среду. Следующим этапом усложнения родительского поведения является откладка яиц в подходящую среду. Так, перед тем как отложить яйца, мухе необходимо найти труп животного или кусок полуразложившегося мяса, которым смогут питаться выведшиеся личинки. Бабочка-крапивница, павлиний глаз или адмирал, для обеспечения своих гусениц необходимой пищей должны найти заросли крапивы, а жук-носорог – кучу прелой листвы. Подобного же рода заботу о потомстве проявляет и большинство рептилий. Их основной задачей является подыскивание для инкубации своих яиц места с подходящим уровнем влажности и температуры. Чаще всего для этого им приходится выкопать яму или нору. У всех представителей данной группы забота о потомстве на этом заканчивается, и дальнейшая судьба отложенных яиц их уже не волнует. Как ни странно на первый взгляд, но к этой же группе можно отнести и одиночных ос и пчел, а также наездников, демонстрирующих сложнейшие комплексы инстинктивного поведения, связанного с обеспечением необходимых условий для развития отложенных яиц. Самки этих насекомых, прежде чем отложить яйца, находят насекомых или пауков определенных видов, парализуют их, ужалив в необходимые нервные ганглии. Парализованное насекомое, таким образом, представляет собой своеобразные живые консервы, которыми будет питаться личинка насекомого-паразита до момента окукливания. Некоторые осы затаскивают парализованную добычу в предварительно вырытую норку, вход в которую после того, как яйцо отложено, тщательно заделывают.

4. Строительство гнезд и их охрана до рождения потомства. Более совершенным типом заботы о потомстве можно считать строительство гнезда, откладку туда яиц или икры и его охрану до того момента, пока подрастающая молодежь его не покинет. Такое поведение харак-

терно для ряда видов рыб, пауков, осьминогов, некоторых многоножек и т.д. К подобному же уровню заботы можно отнести и вынашивание икры и мальков во рту самцами некоторых рыб, а также икры и головастиков на задних ногах жабы-повитухи или на спине у самца пиппы суринамской. В данном случае ротовая полость или спина выполняют функции гнезда. Для данного уровня характерно отсутствие всяческого интереса со стороны родителей к молодежи, чуть обретающей самостоятельность.

5. Забота о потомстве до обретения ими самостоятельности. Длительная забота о потомстве отмечается у некоторых видов беспозвоночных и рыб. Большого совершенства достигает забота о потомстве у общественных насекомых.

Множество примеров разных типов родительского поведения демонстрируют амфибии. У высших позвоночных наблюдаются разные способы заботы о потомстве, которые зависят, прежде всего, от уровня зрелости новорожденных.

В самых общих чертах среди них можно выделить следующие группы родительского поведения:

- выращивание потомства одной самкой или одним самцом;
- выращивание потомства обоими родителями;
- выращивание детенышей в сложной семейной группе.

### **12.3.3. Забота о потомстве у разных таксономических групп**

Беспозвоночные.

1. Способы заботы о потомстве. Как было показано выше, многие виды водных беспозвоночных не проявляют никакой заботы об отложенных яйцах, компенсируя это их огромным количеством. При этом такое поведение характерно как для таких примитивных форм, как прикрепленные кишечно-полостные, так и для столь продвинутых, как головоногие. Так, глубоководные кальмары большими группами периодически поднимаются на поверхность, чтобы отложить на мелководье несметные количества вполне сформированных яиц. Вынашивание яиц на поверхности тела типично для многих видов водных беспозвоночных. Это и упомянутые выше морские звезды, морские ежи, а также многие ракообразные: раки, крабы, креветки, лангусты и др.

Вынашивание яиц и молодежи на поверхности тела – обычное явление у множества видов сухопутных бестенетных пауков. Роль опекуна потомства у них неизменно выполняет самка. Так, самки весьма обычных в средней полосе России пауков-волков носят оплодотворенные развивающиеся яйца в сплетенном из паутины коконе, прикрепленном к заднему концу брюшка. Выходящие из яиц новорожденные паучки перекачываются на голову и на брюшко матери, где продолжают оставаться до тех пор, пока не начнут конфликтовать друг с другом. Это происходит в тот момент, когда они уже ощущают в себе достаточно уверенности, чтобы существовать в одиночку. Обеспечивая охрану, самки пауков не снабжают своих детенышей пищей и никак не регулируют их взаимоотношения. У дальних родственников наземных паукообразных, весьма своеобразных морских пауков, те же самые обязанности выполняют самцы. Их лапки снабжены особыми железами, выделяющими клейкие секреты, которые удерживают яйца, откладываемые самкой, на конечностях подхватывающего их самца. Нечто подобное наблюдается и у некоторых насекомых, например у хищного водяного клопа – водяного скорпиона, формой тела отдаленно напоминающего всем хорошо известного клопа-черепашку, а строением передних ловчих конечностей – скорпиона. Сразу же после спаривания самка откладывает оплодотворенные яйца на спину самца, где они приклеиваются к его покровам, и остаются здесь почти две недели – до вылупления личинок.

Ряд видов хищных многоножек охраняют кладку яиц, свернувшись вокруг нее кольцом, как бы «насиживая».

2. Обеспечение будущих личинок пищей. Множество беспозвоночных, прежде чем отложить яйца, обеспечивает для своих будущих личинок пищевой запас.

Именно к обеспечению потомства пищей на весь личиночный период его существования сводится забота о потомстве у большинства насекомых. Самке достаточно отложить яйца в таком месте, где ее личинки нашли бы подходящую пищу, например личинки бабочки капустной белянки – капусту, а гусеницы тутового шелкопряда – листья шелковицы. Некоторые насекомые специально подготавливают для потомства не только пищу, но и надежное убежище, как, например, одиночные осы и пчелы, о строительной деятельности которых мы говорили в соответствующем разделе пособия ( Биологические формы поведения, «строительная деятельность животных».) А осы-охотницы снабжают своих личинок пауками, сверчками и кузнечиками. Так, напомним, что прежде чем отложить яйцо, они парализуют свою жертву, введя яд в ее нервные узлы, так, что она остается неподвижной, но живой и служит личинке запасом свежей пищи на весь период ее развития. Интересно, что у целого ряда видов насекомых весь жизненный цикл существования взрослой формы заключается лишь в спаривании и откладке яиц, после чего они погибают. Так, существование насекомого-поденки ограничивается всего лишь одним днем, о чем красноречиво говорит его название.

Многие беспозвоночные откладывают коконы с яйцами в специально вырытые для этого норы. Такое поведение характерно, например, для дождевых червей и некоторых видов моллюсков. Самки осьминогов находят для своих яиц подходящую пещерку в камнях или строят ее самостоятельно. Отложенные внутри пещеры яйца самка тщательно охраняет и обеспечивает им наилучший режим инкубации.

3. Элементы моногамии у беспозвоночных. Весьма интересно, что у беспозвоночных иногда встречается некоторое подобие моногамных брачных союзов. «...Кооперация самца и самки в подобных случаях диктуется тем, что будущая мать не в состоянии без посторонней помощи осуществить подготовительную работу, которая требуется для выхаживания потомства. Например, у крошечных жуков-короедов самка должна отложить яички в толщу древесины, где личинки в дальнейшем будут питаться микроскопическими грибами, «высеянными» сюда же их матерью. Чтобы выполнить свою миссию, самке следует пробурить в стволе дерева длинный ход, дающий множество ответвлений в стороны – по числу индивидуальных колыбелек для каждого будущего отпрыска. Здесь-то ей на помощь и приходит самец. Он пристраивается сзади к своей напарнице, выгрызающей галерею, и напирает на нее, усиливая давление челюстей самки на древесину. Каждый раз, когда внутри хода накопилось избыточное количество опилок – так называемой буровой муки, – самец пятится назад, выбрасывая отработанные отходы в наружное отверстие хода. Когда совместная работа окончена, самка здесь же, в концевой камере туннеля отдается своему избраннику, после чего она может приступить к откладке яиц и к закупориванию каждой колыбельки пережеванной древесной мукой. Самец же, закончив очистку галереи, вскоре покидает свою напарницу (Панов, 2002. С. 311).

Аналогичное поведение демонстрируют и жуки – могильщики, питающиеся мясом павших животных. «...Самке могильщика, вознамерившийся оставить потомство, необходимо заранее позаботиться о пропитании для своих будущих отпрысков, а затем сохранить провиант в надлежащем виде до того, как он пойдет в дело.

Работы тут столько, что мамаше одной никак не справиться. Союз будущих супругов скрепляется обычно уже на месте действия, когда каждому из них посчастливилось обнаружить недавно погибшего зверька или птичку. Дальше они действуют совместно. Жуки, работая в поте лица, перетаскивают труп в укромное местечко, отбивая раз за разом посягательства на свою находку со стороны других, настойчивых претендентов. Самец и в дальнейшем упорно противостоит претензиям пришлых жуков, пока они вместе с супругой закапывают труп в землю, «обстригают» с него волосы или перья, смазывают мясо слюной и экскрементами, чтобы законсервировать его и предохранить от гниения.

В это же время с жуков переползают на труп крошечные вши, которые в дальнейшем будут охранять склад провизии, поедая отложенные сюда яички дармоедов-мух. По окончании всех этих приготовлений самка откладывает прямо на поверхность земли, на некотором

расстоянии от хранилища провианта около полусотни яичек. Когда на свет появляются личинки, они приползают на труп, где охраняющие его родители приступают к выкармливанию потомства пережеванным мясом. Если запас провизии невелик, так, что его явно не хватит на все семейство, взрослые жуки зачастую не гнушаются детоубийством, отправляя в мир иной часть своих отпрысков. Что касается стойкости супружеских уз, то они, как правило, оказываются недолговечными: выполнив необходимую часть своих обязанностей, отец покидает супругу и выводок задолго до того, как личинки смогут перейти к самостоятельному существованию (Панов, 2002. С. 312).

Подобным же образом не только самки, но и самцы некоторых видов жуков-навозников и скарабеев занимаются заготовкой и изготовлением навозных шаров для выкармливания потомков. Начинается этот процесс с того, что жук-самец преподносит самке шар в виде свадебного дара, а затем они продолжают катать его сообща.

Моногамный брак в совокупности со сложными внутрисемейными отношениями отмечен у примитивных сухопутных ракообразных – пустынных мокриц. Весьма живописно о взаимоотношениях этих животных пишет Е.Н. Панов: «Весенний праздник новоселий совпадает у мокриц с порой сватовства. Самка, уже приступившая к выкапыванию норки, выбирает приглянувшегося ей самца из целого сонма кавалеров, беспрепятственно проникающих на ее территорию: как мы помним, самка не допускает сюда лишь своих соперниц. На тех земельных наделах, где строительные работы были начаты самцами, каждый из них имеет все возможности выбрать напарницу из числа снующих вокруг него самок.

После того, как брачный союз заключен, супруги продолжают трудиться над устройством норки совместно. С этого момента принцип «Мой дом – моя крепость» действует с силой непреложного закона. Хозяева норы ни под каким видом не уступят ее пришельцам. Ибо выстроить новое жилище взамен утраченного, с наступлением жарких дней становится попросту невозможно: иссушенная зноем почва уже не поддается слабым челюстям мокриц. Чтобы избежать захвата своего неприступного замка чужаками, самец и самка по очереди закрывают своим телом амбразуру входа в норку, пока свободный от дежурства член пары отлучается с территории в поисках пропитания.

Отложенные яички самка прикрепляет у себя на груди и носит их с собой около месяца. Вылупившиеся из яиц юные мокрицы первые 10–20 дней остаются в норке, так, что родители вынуждены ночами и по утрам, когда пустыня отдыхает от дневного зноя, поочередно совершать регулярные экскурсии в поисках корма для детенышей. Забот у отца и матери немало, если учесть, что в выводке бывает до 80 детенышей, и все они нуждаются для своего развития в свежей и сочной зелени, доставляемой родителями прямо в гнездо. Когда же молодежь начинает раз за разом выходить из гнезда на поверхность, жизнь супругов становится еще более хлопотной. В это время в пределы территории все чаще пытаются вторгнуться молодые мокрицы из соседних семей, так что родителям то и дело приходится решать вопрос, свой ли это ребенок или чужой, кого пропустить в святая святых, а кого немедленно изгнать прочь.

Впрочем, со временем и сами детишки начинают помогать родителям в охране территории, не допуская сюда посторонних. <...> И в самом деле, перед нами сплоченная моногамная семья, поддерживающая свое единство по крайней мере на протяжении полугода, от весны до осени. Основатели семьи делят между собой обязанности по защите и выкармливанию потомства, а подрастающие детеныши содействуют родителям в охране их общего жилища и коллективной территории. Столь высокий уровень организации семейной жизни не вызывает у нас удивления, когда мы обнаруживаем нечто подобное у высших животных, таких, скажем как птицы. Но для примитивных созданий, наподобие миниатюрных, величиной с крупную муху ракообразных это, бесспорно, явление незаурядное. И обязано оно <...> всего лишь странному стечению обстоятельств: существа, дышащие жабрами, волею судеб оказались обитателями пустыни, где возможность построить жилище для себя и для будущего потомства представляется лишь однажды в год (Панов, 2002. С. 314–316).

4. Забота о потомстве у общественных насекомых. Любителей животных не удивишь

огромными, сложно организованными семьями – государствами насекомых. Такими колониями живут муравьи, термиты, пчелы. В их семьях всего одна, реже несколько полноценных самок, небольшая компания самцов, а все остальные члены семьи, число которых может превышать миллион, дети одной или нескольких матерей. Принцип организации семьи общественных насекомых заключается в том, самка-царица постоянно откладывает яйца, из которых выводятся личинки, которые после периода метаморфоза превращаются в рабочих насекомых, выполняющих различные обязанности, связанные с обеспечением нормального существования семьи.

**Пчелы.** Молодые, только что вылупившиеся пчелы, сразу же приступают к уходу за расплодом. Они кормят личинок маточным молочком, которое выделяют специальные железы, чистят ячейки, запечатывают воском соты с окуклившимися личинками и т.д. По мере взросления каждая пчела меняет свою специализацию, сначала она переключается на производство воска, затем на уборку и вентиляцию улья, позже превращается в фуражира, а затем в сторожа. Как мы уже говорили, все процессы, связанные с размножением, и типы особей, выводящихся из яиц, находятся под строгим гормональным контролем, осуществляемым при помощи феромонов, выделяемых маткой.

**Муравьи.** Исключительную заботу о потомстве проявляют некоторые виды муравьев. Муравьиная царица откладывает яйцо за яйцом прямо на пол гнездовой камеры муравейника. Присутствующие при этом муравьи-няньки подхватывают отложенные яички, уносят их и складывают кучками вместе с другими в тех камерах, где температура и влажность в данный момент наиболее благоприятствуют развитию зародыша. При всех изменениях погоды, сопровождающимися изменениями температуры и влажности муравейника, муравьи перетаскивают яйца в другие помещения, расположенные ближе к поверхности почвы или наоборот, глубоко, в самых недрах гнезда. Те же самые проблемы постоянно возникают с размещением личинок, а затем и куколок.

Кроме того, муравьи постоянно тасуют, переворачивают и облизывают яйца, личинок и куколок. Это делается с целью предотвращения заражения плесневыми грибами. Немало трудностей возникает и с кормлением личинок. Обычно личинки муравьев лежат на спине, которая покрыта у них длинными упругими щетинками. Эти щетинки удерживают личинку над землей, она словно покоится на пружинящем матрасе. При кормлении рабочие кладут комочек пережеванной добычи точно на «подбородок» личинки, откуда она уже сама достает корм ртом и капля за каплей заглатывает его. Пока личинка мала, рабочие кормят ее изо рта в рот жидким кормом, который представляет собой смесь секрета желез кормилицы с соками пережеванных ею насекомых-жертв или растительных продуктов, доставляемых в гнездо фуражирами. Личинки охотно поглощают также кормовые яйца, которые рабочие особи откладывают кучками рядом с лежащими на полу группами личинок.

После того, как личинки окукливаются, основной задачей муравьев-нянек становится постоянное перетаскивание их в наиболее благоприятные места муравейника. Ситуация, связанная с выращиванием потомства, осложняется еще и тем, что яйца, личинки и куколки муравьев для своего нормального развития нуждаются в различных температурных и влажностных режимах.

## **Рыбы.**

1. Подготовка к размножению. Рыбы являются постоянными обитателями водной среды. Инстинкт размножения у рыб начинает проявляться при созревании половых продуктов, что в свою очередь происходит под воздействием специфических изменений условий среды обитания. Ключевыми раздражителями для начала нереста могут служить изменение освещенности, солености, температуры, мутности, уровня воды и множество других физических факторов. Любителям аквариума хорошо известно, что для того, чтобы стимулировать какой-либо вид рыб к размножению, бывает необходимо создать некоторые специфические условия. Например, повысить температуру воды, засадить аквариум определенным видом растений, изменить фактуру грунта, положить на дно камни определенной формы и т.п. В есте-

ственной среде обитания большая часть рыб на нерест перемещается в места, наиболее благоприятные для развития их будущего потомства. Одни рыбы для размножения собираются на мелководье водоема, в котором они обитают, другие, напротив, предпочитают глубины.

2. Миграции рыб. Многие рыбы совершают сложнейшие путешествия из морей в реки или из рек в моря.

Лососи. Дальневосточные кета и горбуша из Тихого океана идут размножаться в устья дальневосточных рек, преодолевая расстояние свыше 2000 км. Подобные миграции характерны и для других рыб семейства лососевых. Жизненный цикл этих рыб поистине удивителен и до сих пор представляет собой загадку для ученых. Мальки этих рыб вылупляются из икры, отложенной в верховьях горных рек. Чуть подросшие рыбки спускаются вниз по течению рек, минуя стремнины и пороги и, спустя 1–2 года добираются до моря, где растут в течение нескольких лет, часто достигая весьма солидных размеров. Достигшие половой зрелости лососи отправляются в сложный и опасный путь к месту своего появления на свет. При этом каждая рыба идет на нерест именно в ту реку, в которой она родилась. Обратный маршрут против течения и навстречу крутым порогам оказывается настолько тяжелым, что, отложив икру, лососи погибают. Множество рыб гибнет, так и не успев выполнить свой репродуктивный долг перед видом. Таким образом, дальневосточные лососи размножаются всего лишь один раз в жизни. Выбором пути от места обитания к местам нереста руководит только инстинкт размножения, ведь все рыбы, которые проделали этот путь раньше, погибли. Поэтому передать следующему поколению свои знания и опыт, а также указать маршрут следования бывает некому. Ученые считают, что главнейшим ориентиром, которым руководствуются лососи во время миграций, служит запах родной реки или ручья.

Речные угри. Другую загадку для ученых представляют речные угри. «Еще античные ученые писали, что никогда не видели угрей, готовых к размножению, т.е. угрей с икрой. Как же они все-таки размножаются?»

Постепенно удалось обнаружить, что молодые угри приплывают в реки из моря. Каждый год к устьям рек подходят огромные стаи маленьких, в несколько сантиметров длиной, рыбок. Они полупрозрачны, и их даже называют «стеклянными угрями». Они поднимаются вверх по течению и живут там, вырастая иногда до двух метров. Через несколько лет (иногда через 5, иногда через 25) выросшие угри снова отправляются в море. Долгое время место их нереста было неизвестно, и ученые даже не знали, как выглядят их мальки (или личинки). В середине XIX в. в Средиземном море обнаружили новую мелкую рыбку, тело которой было сжато с боков и напоминало листик. Ее назвали лептоцефалом. Однако, когда такую рыбку подержали в аквариуме, то обнаружили, что она превратилась в уже известного науке «стеклянного угря». Еще более мелких, практически новорожденных, мальков угрей впоследствии нашли в центре Атлантики. Так постепенно и выяснилось, что европейский речной угорь отправляется на нерест в Саргассово море. И все рыбы этого вида, обитающие в реках старого света от Мурманского побережья до Алжира, а также американские угри отправляются метать икру именно в это место. Мелкие новорожденные личинки разносятся океанскими течениями, а затем подходят к устьям рек и поднимаются вверх по течению. Ученые до сих пор не понимают, как угри находят дорогу в Саргассово море. Похоже, что они используют не один, а много признаков. Один из самых важных – к тому же значительно облегчающий передвижения – это глубинные течения, ведь угри идут на нерест на значительной глубине – около 1000–1500 м, и течения помогают им продвигаться в нужную сторону. Кроме того, они выбирают путь в зависимости от температуры и солености воды. Важным ориентиром для угрей, как и для многих других путешественников, являются и запахи (Зорина З.А., Полетаева И.И. Я познаю мир// Дет. энцикл.: Поведение животных. М., 2001. С. 135–137).

3. Нерест рыб. В местах размножения самки откладывают икру, а самцы изливают на нее жидкость со сперматозоидами. После оплодотворения в икринках развивается многоклеточный зародыш. Развившаяся и освободившаяся от оболочек икринки личинка вначале живет за счет остатков питательных веществ икринки. Когда они израсходуются, личинка начинает питаться микроскопическими водорослями, инфузориями, а затем дафниями и цик-

лопами. Вскоре она становится похожей на взрослую особь.

Личинки и мальки рыб имеют множество врагов. Много личинок гибнет при неблагоприятных условиях среды. Кроме того, много икры бывает неоплодотворенной или поедается различными животными. Поэтому рыбы в природе сохраняется благодаря их большой плодовитости или хорошо развитой заботе о потомстве. Так, самка речного окуня откладывает 200–300 тыс. икринок, а самка трески – до 10 млн. В то же время виды, проявляющие выраженную заботу о потомстве, например уже хорошо известные читателю колюшки, откладывают 60–70 икринок в шарообразное гнездо, сделанное из водных растений. Некоторые виды рыб не откладывают икру, а имеют внутреннее оплодотворение и рожают развившихся в их организме личинок. К таким рыбам относятся некоторые виды акул, скатов, а также живородящие аквариумные рыбки. Развитие личинок в яйцеводах самки живородящих рыб происходит за счет питательных веществ икринок.

4. Родительское поведение рыб. Как показывает статистика, какая-либо забота о потомстве характерна для очень небольшого числа видов рыб. Причем чаще всего эта забота падает на плечи самцов, самки заботятся об икре и мальках значительно реже, а участие в этом процессе обоих родителей представляет собой большую редкость.

Охрана самцами некоторых видов рыб отложенной икры и молоди связана с территориальностью, которую они проявляют в период сезона размножения. Отвоеванный в борьбе с соперниками участок и все, что на нем находится, самец рассматривает в качестве своей бесспорной собственности. Под определение собственности попадает и выстроенное им гнездо, и отложенная самкой икра. Многие территориальные самцы, сразу же после откладки икры в заранее подготовленное самцом место, изгоняют самку со своего участка.

«Среди рыб мы находим самцов-строителей более или менее умелых, тех, что довольствуются самым примитивным ложем для будущих яиц, и других, отдающих сооружению гнезда немало времени и сил. Например, самец нашего обыкновенного судака ограничивается тем, что очищает от ила песчаную площадку на дне водоема, а когда самка выметывает туда икру, отгоняет прочь непрошенных посетителей и смывает с кладки приносимые водой посторонние частицы энергичными взмахами своих грудных плавников. Папаша-сом идет в своей конструкторской деятельности несколько дальше судака, сгребая в кучу клочки водных растений и формируя из него нечто вроде примитивного птичьего гнезда. Бычки и морские собачки используют в качестве колыбели для яиц всевозможные пустоты каменистого дна, которые хозяин территории тщательно очищает от ила и песка, тогда как самцы амурской косатки-скрипуна, отдаленно напоминающие сома своими длинными усами, сами роют в глинистых берегах реки кувшинообразные, расширяющиеся к замкнутому концу норки. Репутация одного из самых миниатюрных строителей среди рыб принадлежит миниатюрным, не превышающим 10 см в длину колюшкам: самец зачастую затрачивает несколько дней на сооружение своеобразной арки, закрывающей сверху и с боков туловище своего хозяина, но оставляющей свободными его голову и хвостовой плавник. Материалом для гнезда колюшки служит всевозможная растительная ветошь, которую самец прочно скрепляет липкой слизью, выделяемой его скользким тельцем.

Принципиально иным образом строят гнезда самцы некоторых видов рыб из семейства панцирных сомов, обитающих в пресных водоемах Южной Америки, и анабасовых – этих дальних родичей нашего окуня, происходящих из Африки и Южной Азии. В качестве материала для постройки гнезда здесь используются пузырьки воздуха, которые рыбка выпускает изо рта, где невесомые шарики обволакиваются клейкой слюной. Всплывая к поверхности воды, эти прозрачные пузырьки образуют нечто вроде хрустального свода, под защитой которого проходят свое развитие отложенные самкой икринки. У бойцовой рыбки, известной аквариумистам также под именем петушка, самка, оказавшись на территории владельца подобно воздушного замка, выметывает яички в воду, пока самец поливает икру молоками. Сразу же вслед за этим он подхватывает опускающиеся на дно икринки ртом и одной за другой переносит их под свод плавучего гнезда. Яйца, смоченные рыбьей слюной, становятся легче воды и за счет этого удерживаются в плавучем гнезде. Самец, как уже говорилось, тут

же изгоняет свою избранницу, которая совсем не прочь полакомиться только что выметанными ею яйцами.» (Панов, 2002. С. 253–264).

У ряда видов рыб во время периода размножения начинают функционировать специальные приспособления для инкубации икры. Так, у самцов морских коньков и морских игл в задней части брюшка имеется специальная выводковая сумка, куда самки откладывают оплодотворенную икру. К этому моменту на внутренней поверхности сумки развивается густая сеть кровеносных сосудов, обеспечивающих поступление кислорода к находящимся здесь икринкам. Юные морские коньки выходят из яиц в полость выводковой сумки самца, а затем, научившись плавать самостоятельно, еще некоторое время держатся поблизости от папаша, прячась при опасности в привычное убежище.

Явление, подобное образованию выводковых сумок у самцов морского конька или морской иглы, может быть названо частичной реверсией пола. В данном случае самец не превращается в самку полностью, а лишь временно приобретает некоторые особенности, черты поведения и строения, типичные для самок. Выводковая сумка морского конька фактически оказывается аналогом матки млекопитающих.

5. Использование «помощи» других видов для выращивания потомства. Некоторые виды рыб для выращивания своего потомства пользуются «помощью» других животных. Так, например, небольшая глубоководная рыбка карепрокт, обитающая в Охотском море, весной поднимается из придонных вод и откладывает икру на жабры камчатским крабам. Икра карепроктов, как в инкубаторе, развивается под панцирем крабов, омываемая водой, обогащенной кислородом. Кроме того, с наступлением тепла крабы поднимаются на прогретое солнцем мелководье, и вылупляющиеся из икринок мальки получают возможность дальнейшего роста в теплых и богатых пищей прибрежных водах.

Довольно обычная для средней полосы России небольшая рыбка горчак, подобно карепроктору, откладывает икру в раковины двустворчатых моллюсков, что также способствует развитию икры в среде, обогащенной кислородом, и защищает ее от хищников.

6. Некоторые элементы развития родительского поведения.

Торможение пищевых инстинктов. Самцы некоторых рыб вынашивают оплодотворенную икру во рту. Это, например, ближайший родственник бойцовой рыбки – анабасовый петушок и ряд видов рыб семейства цихлидовых. После вылупления из икры мальки в течение некоторого времени продолжают оставаться во рту отца. Несколько позже, когда они уже осмеливаются на время покинуть свое убежище, при малейших намеках на возможную опасность стайка мальков кидается в открытый рот отца. Один из видов сомиков инкубирует икру не в ротовой полости, а в желудке. Это надежное глубокое убежище мальки покидают только тогда, когда становятся достаточно самостоятельными.

Рефлексы, связанные с приемом пищи у самцов подобных видов, в период выращивания молоди обычно бывают заторможены.

Взаимосвязь родительского поведения с пищедобывательным. У рыб тилапий, откладывающих икру в гнездо, в охране подрастающего молодняка принимают участие оба родителя. Они заботливо «пасут» мальков, а отбившихся от стайки отец подбирает ртом и относит в гнездо. Как показали наблюдения К. Лоренца, тилапии оказываются способны дифференцировать своих детей от пищевых объектов. Им был описан следующий эксперимент. Однажды вечером, когда большая часть мальков уже находилась в гнезде, около которого дежурила самка, в аквариум было брошено несколько червяков. Самка от еды отказалась, а самец, собиравший в гнездо опоздавших, оторвался от своих занятий. Он схватил червя и принялся его жевать. В этот момент он увидел в стороне отбившегося малька, бросился за ним и тут же затолкал его в рот. Таким образом, перед самцом встала проблема: червяка он должен был проглотить, а малька отправить в гнездо. «Если я когда-нибудь допускал, что рыбы могут думать, то именно в этот момент», – писал Лоренц. Несколько секунд самец не двигался, и почти можно было видеть, как напряжены все его чувства. А потом он принял соломоново решение – выплюнул все содержимое на дно аквариума и неторопливо съел червя, все время поглядывая на малька. Покончив с червем, самец взял малька и отнес его в гнездо.



Распознавание мальков. Импринтинг. В период выращивания молодняка не перестают питаться и хищные цихлидовые рыбы. При этом, охраняя и пряча во рту своих собственных мальков, они с удовольствием пожирают рыб близких видов величиной с их собственных мальков. Оказалось, что эти рыбы обладают прекрасной памятью. Когда юные цихлидовые впервые обзаводятся потомством, строят гнездо и из отложенных туда самкой икринок начинают вылупляться мальки, они за несколько часов запоминают, как те выглядят, и теперь уже до старости никогда не спутают мальков своего вида с чужими. В период выращивания они никогда не поедают и чужих мальков своего вида. Судя по всему, в данном случае можно говорить не просто об обучении, а о родительском запечатлении образа детеныша своего вида. Убедиться в этом помог следующий эксперимент. Когда юная пара хемихромисов впервые отложила икру, ученые заменили их икру на икру другого вида цихлидовых. Мальки вылупились, и родители благополучно вырастили их, но если теперь они встречали мальков своего вида, то тотчас же их пожирали. Такое аномальное поведение прочно закрепилось. Способность выращивать собственное потомство была полностью утрачена, так как родители пожирали мальков, как только они появлялись на свет. Следовательно, в некоторых случаях в памяти родителей происходит неизгладимое запечатление характерных признаков мальков.

Распознавание родителей. Нечто подобное происходит и с мальками цихлидовых рыб. Они ищут того из родителей, который их охраняет, и повсюду следуют за ним, даже если они отделены от него стеклянной перегородкой. Однако неподвижная рыба их не привлекает, а если она, напротив, плывет очень быстро, то мальки бросаются от нее врассыпную. За медленно движущейся рыбой они движутся повсюду, поскольку сторож-родитель всегда плывет медленно. Итак, в этом случае основную роль играет скорость движения, а не форма или детали расцветки предмета. Мальки поплывут и за диском, причем будут держаться тем дальше от него, чем больше его диаметр. Они всегда стремятся видеть модель под одним и тем же углом. Мальки жмутся друг к другу и стремятся собраться в стайку, демонстрируя при этом подражательный инстинкт и реакцию следования, характерные для стайных рыб. Если в середину такой стайки поместить стеклянный сосуд и посадить туда других мальков, то вся стайка соберется вокруг этого сосуда и тем быстрее, чем больше мальков там находится. Как показали эксперименты, в первое время мальки цихлидовых рыб преследуют даже искусственный «косяк» из капель воска, нанизанных на проволоку; цвет восковых капель при этом для мальков безразличен, хотя своих родителей они распознают по красным пятнам на теле. С возрастом цихлидовые рыбы полностью утрачивают стайное поведение, типичное для мальков.

#### Земноводные.

1. Причины разнообразия родительского поведения. Удивительное разнообразие родительского поведения демонстрируют амфибии. У этой древнейшей группы животных, обитающей как в воде, так и на суше описаны практически все возможные способы размножения от внешнего оплодотворения и откладки огромного количества яиц просто в водоемы до внутреннего оплодотворения и живорождения, сопровождающегося образованием аналога материнской плаценты. Причем интересно, что в разных семействах земноводных могут наблюдаться все способы размножения и родительского поведения, независимо от условий обитания видов. Подобное многообразие демонстрируют, например, древнейшие безногие амфибии-червяги. Единственно, чего не отмечено у земноводных, это выращивания потомства в сложных семейных группах. Ученые-эволюционисты в шутку утверждают, что амфибии представляют собой некий полигон, на котором экспериментировала природа, создавая способы размножения высших позвоночных. Необходимо отметить также и то, что заботу о потомстве у этой феноменальной группы за редким исключением осуществляют самцы.

2. Особенности размножения амфибий. Большинство видов земноводных живет на суше, а размножается в пресной воде. Жизнь земноводных значительно зависит от температуры и влажности окружающей среды.

После зимней спячки все земноводные средней полосы скапливаются в пресных водоемах. Вскоре самки начинают откладывать икру. Одни из них, например бурые лягушки, откладывают икру недалеко от берега водоема – на мелких, прогреваемых участках. Другие, например зеленые лягушки, откладывают икру на большей глубине, чаще всего среди водных растений. У лягушек икра склеивается в большие комки, у жаб – в длинные шнуры. Тритоны помещают одиночные яйца на листья или стебли водных растений. Оплодотворение у большинства земноводных наружное. При этом самцы выпускают в воду жидкость со сперматозоидами. После оплодотворения в икринках развивается зародыши, и вскоре вылупляются личинки. Личинки земноводных – это настоящие водные животные, дышащие жабрами. При переходе от водного, личиночного образа жизни к наземному, «взрослому» в организме личинки происходит сложный процесс преобразования различных органов – метаморфоз. Интересно отметить, что у некоторых земноводных, ведущих водный образ, наблюдается явление неотении, т.е. способности к размножению в личиночном состоянии. Примером этого может служить широко распространенное аквариумное животное – аксолотль.

3. Типы заботы о потомстве у амфибий. Большая часть амфибий, откладывающая яйца, не проявляет никакого поведения, связанного с заботой о потомстве, и после откладки икры покидает водоемы, оставляя свое потомство на произвол судьбы.

Однако, например, обитающая на островах Карибского бассейна лягушка-бык в течение длительного времени охраняет икру и выведшихся из нее личинок. Более того, самец следит за уровнем воды в пересыхающих лужах, в которых они развиваются, и в случае необходимости углубляет лужи или прокапывает канавку в соседнюю лужу, по которой затем перегоняет в нее головастиков.

Разнообразные типы родительского поведения отмечаются у древесных лягушек-квакш. Обитая в кронах тропических лесов, многие квакши сталкиваются с проблемой поиска воды для своего потомства. Поэтому среди представителей этого семейства есть такие, у которых развиты очень интересные формы заботы о потомстве. У одних видов родители сооружают на растениях специальные гнезда, заменяющие личинкам водоемы, у других – строят искусственные водоемы, у третьих вынашивают яйца и личинок на себе. Так, тропические квакши-листолазы откладывают икру на листья деревьев и охраняют кладку до момента вылупления личинок. Вылупившиеся из яиц головастики заползают на влажную спину самца, и он по одному переносит их в микроводоемчики, находящиеся тут же на деревьях, в пазухах листьев. В случае отсутствия подходящих водоемчиков, головастики остаются на спине самца в течение всего периода метаморфоза. Он периодически купается вместе с ними в более крупных лужах. У некоторых листолазов самцы постоянно переносят головастиков из одной ванночки в другую, чтобы они, съев в маленьком водоеме всю пищу, не голодали. У одного вида листолазов, в водоемчики, расположенные у основания листьев, головастиков переносит самка. Затем она регулярно навещает детенышей и откладывает в воду по несколько неоплодотворенных икринок, которые служат питанием головастикам.

Весьма заботливыми отцами являются самцы сугубо сухопутной европейской жабы-повитухи. Самки этого вида жаб откладывают яйца на суше в виде двух шнуров, содержащих по 20–50 яиц. Самец помогает самке освободиться от них. Схватив шнуры пальцами задних ног, он вытягивает их наружу и наматывает на себя. Активный самец может получить таким способом яйца от двух-трех самок. В течение всего периода развития икры, длящегося несколько недель, самец носит шнуры на себе. В конце этого периода самец отправляется на поиски водоема, где и происходит вылупление личинок. После этого он освобождается от опустевших шнуров.

4. Выводковые сумки амфибий. Некоторые виды лягушек вынашивают икру и личинок в специальных выводковых сумках. В период размножения кожа, образующая сумку, меняет свою структуру. Из нее исчезают ядовитые железы, пигментные клетки, рассасывается кератин. Она становится нежной и обогащается сосудами. У австралийских сумчатых квакш сумки-карманы находятся в паховой области самцов. Развитие икры проходит на земле, а вышедшие из нее личинки сами заползают в сумки своего родителя. Большой желточный ме-

шок обеспечивает их достаточным питанием и позволяет пробыть в выводковых сумках до метаморфоза. У ряда видов сумка, как рюкзак, расположена на спине или на животе.

Самец крохотной водной лягушки ринодермы Дарвина вынашивает икру в горловом мешке. Вылупившиеся из яйца личинки сначала снабжены желточным мешком с солидным запасом пищи. В этот период они могут свободно перемещаться. После истощения эмбрионального запаса пищи, личинки прирастают спиной и хвостом к стенке горлового мешка. В результате внутри мешка образуются два слоя личинок, лежащих брюшками друг на друге, их кожа на спине и хвосте имеет особое строение, позволяющее извлекать из крови отца кислород и необходимые для развития. Упакованные, как сигареты в пачке, проводят головки-ринодермы свою юность. Когда метаморфоз закончится и произойдет полная редукция хвоста, дети теряют связь с родительским телом. Отцовская поддержка им больше не нужна, и лягушата покидают его ротовую полость. После этого горловой мешок отца постепенно возвращается к нормальному состоянию, и самец восстанавливает возможность нормально питаться. Еще у одного вида лягушек, систематически близкому к ринодерме, похожий процесс происходит в желудке самца. В этом случае дополнительные и необходимые для метаморфоза питательные вещества развивающиеся лягушата получают за счет рассасывания части личинок.

В данных случаях мы также, подобно тому, что наблюдается у морского конька, имеем дело с частичной реверсией пола. Однако у амфибий процесс заходит еще дальше и выводковый мешок ринодермы представляет уже полное подобие плаценты млекопитающих, сформировавшейся вопреки всем правилам в организме самца.

#### Пресмыкающиеся.

1. Особенности размножения рептилий. Размножаются рептилии, откладывая относительно крупные, по сравнению с земноводными, яйца в плотных оболочках – либо в кожистой эластичной пленке, либо в твердой скорлупе, как у птиц. Одна самка откладывает обычно несколько кладок в течение сезона. Некоторые пресмыкающиеся сооружают специальные гнезда для откладки яиц. Это могут быть вырытые в подходящем месте ямки, в которые самка откладывает яйца, а затем присыпает их песком или землей; или простейшие укрытия вроде собранных в кучу листьев или гнездовых камер в норе. Однако большинство пресмыкающихся никаких специальных гнезд не устраивает, а оставляет яйца в рыхлой почве, трещинах и дуплах деревьев, в норах под лежащими на земле предметами. Но при этом самка выбирает такое место, где кладка наиболее защищена от хищников, неблагоприятных условий среды и где поддерживаются подходящие для развития эмбрионов температура и влажность. Инкубация яиц длится довольно долго, детеныши вылупляются совершенно самостоятельными и внешне очень похожими на своих родителей. Многие ящерицы и змеи приносят сразу живых детенышей.

2. Родительское поведение рептилий. Лишь немногие рептилии охраняют свои кладки, и практически никто из них не заботится о судьбе появившихся на свет детенышей. Исключение представляют только крокодилы, которые переносят вылупляющихся крокодюлят из гнезда в воду. Более того, многие мамы-рептилии при случае могут и закусить собственным потомством.

Морские черепахи совершают дальние миграции с целью размножения на определенные участки морских побережий. В эти места они собираются из разных районов, зачастую расположенных за многие сотни километров. Например, зеленая черепаха, направляясь с побережья Бразилии к острову Вознесения в Атлантическом океане, преодолевает расстояние в 2600 км, борясь с течениями и выдерживая точный курс. Прибыв на места размножения, черепахи спариваются вблизи берега. Спаривание проходит очень бурно. Самец очень сильно царапает когтями и дергает панцирь самки. На суше самка передвигается с большим трудом, неуклюже толкая свое тело вперед и оставляя после себя широкий след, похожий на след гусеничного трактора. Она движется медленно и полностью подчинена стремлению к одной единственной цели – найти подходящее место для кладки. Выбравшись за линию прибоя,

самка тщательно обнюхивает песок, затем разгребает его и делает неглубокую ямку, в которой потом с помощью только задних конечностей выкапывает кувшинообразное гнездо. Форма гнезда одинакова у всех видов черепах. За сезон размножения самки откладывают яйца от двух до пяти раз; в кладке от 30 до 200 яиц. Черепахи, спаривающиеся в море, часто снова начинают спариваться сразу после того, как самка отложила яйца. Очевидно, что сперма должна сохраняться в течение всего промежутка времени между кладками.

Родительское поведение у черепах отсутствует, после откладки яиц они уходят опять в море, и, вылупившись, детеныши проделывают путь с берега до воды и далее без родителей.

Крокодилы откладывают свои яйца в своеобразные гнезда из песка, глины и камней. Они тщательно охраняют «гнездо», и после вылупления детенышей очень осторожно переносят их в более безопасное место.

## Птицы.

1. Особенности размножения птиц. В отличие от земноводных и пресмыкающихся, все птицы имеют внутреннее оплодотворение и откладывают хорошо развитые яйца, нуждающиеся в достаточно продолжительной инкубации.

Откладка яиц. Откладка яиц происходит под воздействием гормонов задней доли гипофиза. Поскольку, функция гипофиза находится под контролем гипоталамуса, можно утверждать, что откладка яиц зависит от нервной системы, и в конечном счете от внешних раздражителей. Первое место среди них принадлежит свету – а точнее, продолжительности светового дня. Весьма существенным стимулом является вид самца и его ухаживания. Так, показано, что изолированная самка голубя не может приступить к откладке яиц, если она не видит хотя бы через стекло других голубей. Аналогичная ситуация наблюдается и у многих других птиц: ласточек, скворцов, чаек и т.д.

Развитие половых желез у самок птиц стимулируют и звуки, издаваемые другими представителями своего или близких видов. Так, оказалось, что у полностью изолированных самок ряда видов попугаев яйцеклетки не развиваются. В то же время, содержание их в таких условиях, при которых они не могли видеть других попугаев, а только слышали, приводило к нормальному развитию яйцеклеток. Было показано также, что от подобных же факторов зависит рост семенников и у самцов попугаев. Сильное стимулирующее воздействие на развитие половых желез оказывает также наличие материала и места для постройки гнезда. Лучшим примером этого могут служить ткачики, начинающие строить гнездо только в том случае, если их снабдить пучком зеленой травы; при этом яйца у самок развиваются только тогда, когда они видят самца, манипулирующего этим строительным материалом.

Подобное же явление было обнаружено и у голубей. Оказалось, что само по себе присутствие самца лишь очень незначительно стимулирует самку голубя, если в клетке нет материала для постройки гнезда. Большую часть материала для постройки гнезда приносит самец, а устройством гнезда занимается самка. Вероятно, ухаживание самца, не приступившего еще к постройке гнезда, вызывает у самки секрецию полового гормона эстрогена, а происходящий значительно позднее сбор строительных материалов стимулирует секрецию прогестерона. Стимулирующее влияние строительного материала и самого вида гнезда еще более очевидно, когда гнездо строит одна самка. Отсутствие гнезда или материала для его постройки может полностью блокировать откладку яиц у чижей и разных видов гусей. Самки кукушек, которые гнезда не строят, подолгу и очень внимательно наблюдают за ходом строительства гнезд другими птицами. Несомненно, именно это и стимулирует у них откладку яиц.

Насиживание яиц. К моменту откладки яиц у птиц на животе образуется так называемое наседное пятно, представляющее собой участок кожи, лишенной перьев и обильно пронизанный кровеносными сосудами и нервными окончаниями.

Насиживание яиц начинается с того момента, когда нервные окончания наседного пятна получают необходимую дозу раздражения от соприкосновения с отложенными яйцами. Одни виды приступают к насиживанию сразу же после появления первого яйца, другие – по-

сле того, как будут отложены все яйца. Сидящая на яйцах птица распушает перья и прижимается к насиживаемым яйцам голым телом. При излишнем повышении температуры в гнезде птица плотно прижимает перья к телу. Таким образом, перья служат теплоизоляцией, и яйца не перегреваются. В одном из экспериментов чайкам подкладывали искусственные яйца, в которых циркулировала горячая или холодная вода. Охлаждение яиц приводило чаек в сильное возбуждение, и они старались утеплить гнездо; если же яйца перегревались, то птицы прижимали перья к телу, уменьшая площадь соприкосновения яиц с наседным пятном.

Насиживанием яиц у птиц может заниматься только один из родителей или оба родителя попеременно.

2. Птенцовые и выводковые. У одних птиц, например, голубей, воробьев или скворцов, птенцы вылупляются из яиц беспомощными, слепыми, голыми или с редким пухом и нуждаются в частом и регулярном питании. Родители приносят им пищу, согревают своим телом, охраняют от врагов. Так, например, голуби в первые дни кормят своих детенышей особым «молочком», которое отрыгивают из зоба. Некоторые насекомоядные птицы кормят потомство до 200 раз в день. Птиц, у которых выводятся беспомощные птенцы, называют птенцовыми.

У других птиц, например кур, тетеревов, глухарей, перепелов, уток, птенцы из яиц выходят зрячими, покрытые пухом. Обсохнув, они могут следовать за родителями и питаться самостоятельно. Таких птиц называют выводковыми.

3. Моногамия у птиц. Развитие птенцов во многом определяет степень участия родителей в его выращивании. Острая необходимость в заботе о потомстве обоих членов супружеской пары, возникает у тех птиц, у которых яйца требуют длительного и непрерывного насиживания, птенцы появляются на свет слабыми и беспомощными, а добывание корма сопряжено с большой затратой времени и усилий. Сказанное относится в первую очередь к так называемым незрело рождающим, или птенцовым, птицам. Птенцы данного типа остаются в гнезде, пока не оперятся полностью и не обретут способность к полету. Если к тому же условия жизни не слишком благоприятны, например, когда в сезон размножения не редкость внезапные похолодания и затяжные дожди, матери или отцы-одиночки с выращиванием детей справиться оказываются не в состоянии. Именно у таких видов чаще всего наблюдается моногамный брак, предполагающий определенное разделение обязанностей между самцом и самкой, объединившимися для продолжения рода.

Подобные взаимоотношения характерны для большинства птенцовых птиц, обитающих в прохладном, умеренном климате средних широт. Моногамия не представляет редкости и среди выводковых птиц, то есть таких, у которых птенцы выходят из яиц зрячими, покрытыми густым пухом и способными в ряде случаев уже спустя несколько часов после вылупления следовать за родителями, постепенно обучаясь самостоятельному добыванию корма. Причины, заставляющие выводковых птиц придерживаться моногамии, не всегда ясны. Среди них шире распространены случаи, когда потомство находится на попечении матери-одиночки, как это происходит у тетеревов, или только одного только отца, как у видов, для которых характерна полиандрия, например, у куликов-плавунчиков.

Моногамия отсутствует у многих видов птенцовых, обитающих в тропиках и субтропиках, поскольку устойчивая теплая погода и изобилие корма позволяют самке поставить на ноги молодежь и без помощи самца. Пример тому дают нам многие виды южноамериканских колибри, у которых самцы не интересуются семейными делами, постоянно проводя время на рыцарских турнирах.

4. Объединения птиц на период выращивания потомства. Многие виды птиц на время гнездования, сохраняя моногамные пары, объединяются в колонии, часто достигающие огромной численности, как, например, птичьи базары арктических побережий. Подобные колонии обычно представляют собой типичные анонимные сообщества, где хорошо знакомы друг с другом только члены родительской пары. Склонность к колониальному гнездованию проявляют ласточки береговушки, золотистые щурки, чайки, цапли, бакланы и множество других видов. Индивидуализированные колонии, с хорошо выраженными иерархическими

взаимоотношениями, сохраняющие при этом моногамные взаимоотношения, образуют врановые: галки, некоторые виды соек, грачи. В колониях этих птиц обычно не наблюдается гормонального подавления половой активности, или «психологической кастрации», поэтому в размножении участвуют практически все самки. Кроме того, у птиц обнаружен целый ряд типов так называемых коммун, в которых наблюдаются самые разные типы выращивания потомства.

Коллективная инкубация яиц. Уникальные формы заботы о потомстве обнаружены у целого ряда видов сорных кур, обитающих в Австралии и на окружающих ее островах Тихого и Индийского океанов. Сорные куры не насиживают яйца. Они строят огромные инкубационные кучи из листьев, мелких веточек, мха и прутьев, которые достигают объема в 12 м<sup>3</sup> и веса 6,8 т, у многих видов этим занимаются исключительно самцы. Самки в это время активно кормятся и готовятся к откладке большого количества яиц. Когда куча готова, самки откладывают по яйцу каждые 3–4 дня в течение 5–7 месяцев. Медленное разложение кучи мусора происходит благодаря грибам, в результате деятельности которых образуется тепло, обеспечивающее возможность развития яиц. Куча действует как инкубатор. Сорные куры откладывают яйца на глубину около 60 см, где температура стабильно поддерживается на уровне 33° С. Температура внутри кучи определяется соотношением между теплопродукцией микроорганизмов и рассеиванием тепла. Поэтому куры должны постоянно следить за состоянием кучи и ее температурой, они регулярно проверяют температуру кучи. Самец кустарниковой индейки, также относящейся к сорным курам, для этого локально разрывает кучу, погружает свой клюв вглубь, а затем вновь закапывает. Повышенной температурной чувствительностью отличаются и лапы сорных кур. Если температура низка, то сорные куры добавляют небольшое количество нового материала. Добавление свежего слоя толщиной в 1 см увеличивает температуру кучи на 1,5° С. Если температура слишком высока, то птицы немного разрывают ее. Регулируют они и влажность своих куч. Если кучу нужно увлажнить, они роют ямки во время дождя. При избыточном намокании самцы делают вершину кучи округлой, что улучшает стекание дождевой воды. Титаническая работа занимает все светлое время дня. Однако, осуществляя сложнейшую работу, связанную с инкубацией, сорные куры абсолютно не заботятся о вылупившихся птенцах. Они появляются на свет полностью оперенные и готовые вести самостоятельную жизнь. Некоторые из них способны летать уже в первый день выхода из инкубационной кучи, где развивается яйцо.

Гнездовые колонии пингвинов. Острая необходимость в объединении для выращивания потомства возникает у тех птиц, у которых яйца требуют длительного и непрерывного насиживания, а добывание корма затруднено настолько, что превращается в самостоятельную проблему. Замечательный пример разделения труда в процессе решения подобной задачи дают нам императорские пингвины, обитающие в Антарктиде и на островах в районе Южного полярного круга.

Гнездовые колонии, состоящие из нескольких тысяч птиц этих птиц, располагаются в местах традиционных гнездовий, расположенных в глубине материка. Мигрировать к этим местам пингвины начинают с началом антарктической осени, а именно в марте.

Удаляясь от открытых водных пространств, пингвины оказываются обреченными на многомесячное голодание, поскольку пищу они добывают исключительно в воде. После прибытия на место, пингвины затрачивают еще около двух месяцев на поиски подходящего партнера, спаривание и на подготовку самок к откладке яиц. Наконец, уже в мае, перед самым наступлением страшной полярной зимы, каждая самка откладывает единственное яйцо белого цвета, весящее около 500 г.

Отложенное яйцо самка передает самцу, который сразу же принимает его в свои лапы и прикрывает сверху особой оперенной складкой-фартуком, помещающейся внизу брюшка и обладающей подвижностью благодаря действию специальных мышц. Самец инкубирует яйцо в этой «сумке» на лапах на протяжении двух месяцев. После откладки яиц, все самки колонии, не видевшие ничего съестного уже около двух месяцев, дружно покидают своих супругов и отправляются к морю за пропитанием. Спустя 2–2,5 месяца, в самые жестокие июль-

ские морозы, самки возвращаются на место гнездования к постящимся свыше четырех месяцев самцам. При этом каждая несет в своем желудке от одного до четырех килограмм частично переваренной рыбы. Возвратившиеся самки принимают яйца либо птенцов от своих супругов, помещая их в свои выводковые сумки и приступают к кормлению птенцов отрываемой из желудка пищей. Теперь к морю отправляются самцы, и возвращаются в колонию с новым запасом корма месяца через два. Это происходит уже весной. По мере таяния льдов, колония оказывается значительно ближе к морю, и родители начинают кормить своих птенцов поочередно, отлучаясь для ловли рыбы и кальмаров на несколько дней. Те птенцы, которым удастся выжить, станут самостоятельными и покинут колонию в начале лета, в декабре, спустя 10 месяцев после начала брачного сезона. Выдержать столь суровый режим императорским пингвинам удастся лишь в силу того, что они способны запастись жиром в количестве, равном почти половине максимального веса тела, чтобы в пору голодания постепенно расходовать этот резерв. В начале сезона матерый самец весит до 40–43 кг. Когда же он покидает колонию спустя 4 месяца, оставляя яйцо или птенца на временное попечение самки, его масса едва ли превышает 25 кг.

Во время многодневного насиживания яиц императорские пингвины, для экономии драгоценных запасов тепла, вынуждены образовывать тесные скопления, внутри которых сотни птиц стоят неподвижно, вплотную прижавшись друг к другу. Как показали исследования, птицы могут успешно противостоять голоданию под пронизывающим ледяным ветром лишь в том случае, если образуемые ими скопления насчитывают не менее 300 птиц.

Коммуны с помощниками. Некоторые птицы образуют сложные семьи, состоящие из родительской пары размножающихся птиц и нескольких птиц-помощников, как правило взрослых детей размножающейся пары. В обязанности помощника входит участие в сооружении гнезда, а также снабжение кормом птенцов как во время их пребывания в гнезде, так и когда они его покидают и постепенно переходят к самостоятельности. Их присутствие позволяет группировке воспитать в среднем большее число потомков, чем это под силу уединенно гнездящейся паре.

«Например, у полосатоспинных крапивников, обитающих в южноамериканских саваннах, все заботы по сооружению колыбели для будущих яиц берет на себя самец – глава семейства. Гнездо, выстроенное им из сухих прутьев и подвешенное на ветвях шелковой акации, представляет собой массивное сооружение в виде продолговатого «мешка» с боковым входом. Самка откладывает сюда 3–5 пестрых яичек, которые она без посторонней помощи насиживает на протяжении 20 дней. Пока супружеская пара погружена в семейные заботы, помощники заняты охраной границ семейной территории и сооружением так называемых ночевочных гнезд. В таких убежищах совместно спят сами помощники и другие члены коммуны, кроме самки, насиживающей яйца в своем гнезде. Позже, когда коммуна пополнится молодняком-новобранцами и начнет странствовать в поисках пропитания по своей территории, эти гнезда станут местами коллективных ночевок всей группы.

После того как в главном гнезде вылупятся птенцы, помощники начинают доставлять им насекомых и прочую живность, частично освобождая родителей от этой тяжелой повинности. Когда же молодые оставят свою колыбель, все заботы по их воспитанию полностью ложатся на плечи помощников. Это позволяет самке-матроне приступить к очередной яйцекладке сразу же после вылета из гнезда молодых первого выводка. Такой возможности лишена самка в паре, не ассистируемой помощниками, поскольку она сама вынуждена заботиться о первом эшелоне своих отпрысков до тех самых пор, пока они не приобретут навыки самостоятельного добывания корма.

Похожая система взаимоотношений существует и у многих других видов птиц, у которых гнездованию супружеских пар содействуют (хотя и далеко не всегда) один или несколько помощников. Здесь можно упомянуть обитающих в Африке зеленого древесного удода и пегого зимородка, южноамериканского пустынного сарыча, флоридскую кустарниковую сойку, австралийских славковых крапивников и птиц-пересмешников Галапагосских островов. Поскольку у всех этих пернатых делами в гнезде ведают лишь одна привилегированная

самка, здесь никогда или почти никогда не бывает ненормально увеличенной кладки, так что яйца и вылупляющиеся из них птенцы развиваются без всяких помех.» (Панов, 2002. С. 334–335)

Сложные коммуны с конкуренцией. Весьма сложную структуру имеют семьи желудевых дятлов, обитающих в Северной Америке. Это небольшие черные с красной шапочкой и белым брюшком птицы живут в дубравах и смешанных лесах. Каждая семейная группа ревностно охраняет свою территорию. Птенцов дятлы выкармливают насекомыми, а все остальное время питаются, главным образом, желудями.

После окончания сезона размножения все члены группы приступают к заготовке запасов на зиму. Для этого дятлы чаще всего используют мертвые сухостойные стволы, изрешеченные подчас тысячами мелких дупел. Сюда птицы складывают желуди, которые собирают под сенью вековых дубов, молодые птицы принимают в этом процессе самое активное участие, и остаются в составе группы. Так семейная ячейка, особенно если она владеет хорошей обжитой территорией с большим количеством «амбаров», пополняется из года в год новыми членами, перерастая в коммуну.

Такая расширенная семья включает в себя двух-трех размножающихся самок, до четырех самцов-производителей и нескольких помощников, число которых иногда достигает десяти. Производительницы, как правило, состоят в родстве друг с другом, чаще всего это мать с дочерью или сестры. Самцы также связаны друг с другом родством и обычно представляют мужскую линию, издавна владеющую данным участком местности. Готовая к оплодотворению самка каждый раз выбирает в качестве супруга того из самцов, который приглянулся ей в данный момент. Самцы также спариваются самым свободным образом.

Жесткая конкуренция между самками наступает в тот момент, когда они начинают откладывать яйца в дупло, выдолбленное совместными усилиями всех членов коммуны. Самка, готовая отложить в гнездо свое первое яйцо, не терпит, чтобы в этот момент здесь находился какой-либо посторонний предмет, каковым она считает и яйцо, отложенное ее напарницей по группе. Поведение самки в подобной ситуации бескомпромиссно: она попросту выбрасывает из гнезда все те яйца, которые уже успела снести самка, начавшая кладку первой. Самка желудевого дятла несет по одному яйцу раз в сутки и завершает откладку законченной порции яиц в течение 5–6 дней. Таким образом, самка рискует лишиться всей своей кладки, если она начнет нестись на неделю раньше своей напарницы. Самка, приступающая к яйцекладке последней, уничтожает все содержимое гнезда. Однако после откладки первого яйца самки перестают чистить дупло. Поэтому, после того как самка, начавшая кладку последней, снесла свое первое яйцо, она уже не трогает яиц других самок, продолжающих пополнять содержимое гнезда одновременно с ней. В насиживании яиц и выкармливании птенцов принимают участие все члены группы.

Аналогичным образом ведут себя и самки у некоторых кукушек-личинкоедов, отдаленных родственниц нашей обыкновенной кукушки, обитающих в субтропиках и тропиках Нового Света.

В период гнездования две или три, редко четыре супружеские пары объединяются на более или менее длительный срок в своеобразное содружество не состоящих в кровном родстве индивидов. Совместными усилиями птицы строят достаточно вместительное гнездо, в котором все члены этой объединенной семьи в дальнейшем выращивают свое обобществленное потомство. В отличие от желудевых дятлов, в общине которых царит промискуитет, кукушки-личинкоеды не чужды супружеской верности. Откладывая яйца в общественное гнездо, самки этих птиц, подобно желудовым дятлам, выбрасывают из него все снесенные ранее яйца. Таким образом, чем раньше самка начинает откладывать яйца, тем меньше потомков она рискует оставить. Как удалось установить американской исследовательнице С. Веренкамп (по Панову, 2002), которая многие годы изучала жизнь этих кукушек в Коста-Рике, в группах с двумя самками та, что начинает нестись первой, теряет в среднем 2 из 6 отложенных ею яиц, а в группах с тремя самками – 3 из 6. В группах с тремя самками мамаша, приступающая к откладке яиц второй, лишается в среднем 2 из 5 своих яиц. Самки, начи-



нающие нестись последними, – выбросив ранее отложенные яйца на землю, – сохраняют неприкосновенными все отложенные ими яйца, которых обычно бывает 4 или 5. Таким образом, в гнезде, опекаемом двумя самками, к моменту завершения кладки сохраняется обычно лишь 6–7 яиц из 11–12 отложенных, а в совместной кладке трех самок остается, как правило, не более 12 яиц из снесенных 16–18. Это обстоятельство способствует тому, что все яйца нормально инкубируются, поскольку, даже при совместном насиживании прогреть столь большое количество яиц самки не в состоянии и они оказываются обречены. Таким образом, число жизнеспособных кукушат, покидающих коммунальное гнездо, в лучшем случае лишь ненамного превосходит количество молодых, выращенных независимой моногамной парой.

Аналогичная закономерность была обнаружена у других видов птиц, которые охотно объединяются в коммуны, однако не занимаются уничтожением части яиц в кладках, как это делают желудевые дятлы и кукушки-личинкоеды. Так, болотные птицы султанки устраивают коллективные гнезда, куда нередко откладывают яйца две-три самки, вольно спаривающиеся с несколькими самцами, входящими в данную группу.

При этом самки султанок, объединившиеся для выведения потомства, совершенно не склонны к уничтожению яиц других самок. Кладке обеспечен тщательный уход со стороны всех членов группы. И, тем не менее, и в данном случае число выведенных в коммунальном гнезде птенцов лишь ненамного превышает число птенцов, выведенных одной парой при моногамном выращивании потомства.

Однако с точки зрения естественного отбора подобное уменьшение числа потомков, очевидно, имеет глубокий смысл. Е.Н. Панов по этому поводу высказывает следующую точку зрения.

Плюсы и минусы коммунального гнездования у птиц.

Все, что было сказано здесь об открывшихся ученым тайнах коллективной жизни <...> преследовало целью проследить некую закономерность, общую для всех этих птиц, столь непохожих друг на друга во всех прочих отношениях. Суть этой закономерности в том, что само по себе увеличение числа особей, вовлеченных силою обстоятельств в совместную деятельность, еще не гарантирует неперемогимого выигрыша в достижении конечного результата. Если оценивать этот результат по числу потомков, произведенных размножающейся ячейкой в расчете на каждого ее члена, то выясняется, что большие группы сплошь и рядом уступают в эффективности размножения гораздо более скромным по размеру объединениям. Что касается последних, то они включают в себя ровно столько индивидов, сколько необходимо и достаточно для выполнения поставленной задачи при минимальных психологических и энергетических затратах. У всех тех пернатых, что прошли перед нами в этой главе, таким компактным и самодостаточным коллективом оказывается супружеская пара, члены которой, задавшись целью обзавестись потомством, по вполне понятным причинам не в состоянии обойтись друг без друга.

Первейшая гарантия того, что данный социальный организм будет выполнять свою миссию наиболее экономным способом, с минимальным количеством помех и сбоев, – это четкое и ясное разделение обязанностей между членами коллектива. Именно так выглядят дополняющие друг друга роли самца и самки в супружеской паре. Как пишет Э. Дюркгейм, «достаточно каждому индивиду посвятить себя специальной функции, чтобы он силою обстоятельств оказался солидарным с другими». Когда же значительная часть членов коллектива имеют одинаковые устремления вместо эффективной кооперации, нетрудно ожидать как раз противоположного, то есть конкуренцию этих индивидов за право осуществлять общую для них линию поведения. Коль скоро в семейной группе оказалось два или более производителя мужского (либо женского) пола, они неизбежно, прямо или косвенно начинают бороться друг с другом за выполнение функции продолжения рода. Отсюда и значительные потери в числе потомков, приходящихся на каждого члена коммунальной группы, по сравнению с соответствующими показателями, получаемыми для уединившихся супружеских пар.

Следует признать, что в абсолютном исчислении (а не в расчете на одного производителя) количество отпрысков, выращенных коммунной, нередко превосходит среднее их число, приходящееся на моногамную пару. Однако при этом коммуна несет несравненно большие непроизводительные затраты (выражающиеся, в частности, в повышенной гибели яиц и птенцов, энергетическую стоимость которой в калориях еще предстоит оценить). Нельзя сбрасывать со счета и ту обстановку непредсказуемости и социального стресса, в которой постоянно рискует оказаться каждый член коммуны, предъявляющий свои права на участие в размножении. <...> При всех тех издержках, которые влечет за собой жизнь в составе коммуны, не приходится отрицать и определенные преимущества этого способа существования для отдельных членов коллектива и для группировки в целом по сравнению с теми возможностями, которыми располагают супружеские пары в отсутствие «сверхнормативных» компаньонов. И в самом деле, чем многочисленнее семейная группа желудевых дятлов, тем значительнее запасы пропитания, заготовленные в «амбарах» впрок, и тем беззаботнее будет чувствовать себя каждый из владельцев этих хранилищ, когда прочие источники пропитания сильно оскудеют. У султанок каждую гнездовую территорию постоянно осаждают пришлые особи, не сумевшие приобрести собственных земельных наделов либо лишившиеся их по той или иной причине. Самцам – владельцам участка стоит большого труда постоянно противостоять попыткам этих эмигрантов, а также хозяев соседних групп отторгнуть часть данной территории в свою пользу. С защитой границ своего участка хуже всего справляются самцы, не имеющие других партнеров, кроме собственной супруги. Пока отец семейства делит с ней заботы по обогреванию яиц, он за недостатком времени нередко вынужден уступить часть своего надела назойливым интервентам. Но как только детишки подрастут настолько, чтобы включиться в противодействие захватчикам, семейная группа в расширенном составе быстро оттесняет непрошенных гостей на исходные рубежи. Как удалось выяснить, у султанок коммунальные группы, включающие в себя несколько взрослых самцов, удерживают за собой территории со средней протяженностью границ порядка 215 м, тогда как самцы-моногамы, вынужденные охранять свои владения в одиночку, не в состоянии надежно контролировать пограничную полосу длиннее 50–60 м.

Коль скоро лишь достаточно многочисленной группе гарантировано в той или иной степени длительное обладание обширной территорией, богатой укрытиями от хищников и запасами пищи, индивид-новобранец, произведенный на свет в столь благоприятных условиях, с самого начала получает определенные преимущества перед своими ровесниками, рожденными на скромных по размерам и более уязвимым для агрессора территориях моногамных семейных пар. Новоявленный член коммуны автоматически получает право на использование хорошо обустроенной территории, где он может при желании оставаться в роли помощника многие годы. Если же он окажется достаточно самоуверенным и активным, то по истечении нескольких лет у него появляется реальная возможность унаследовать эти владения от своих старших родичей и стать продолжателем династии прежних хозяев данной местности.» (Панов, 2002. С. 345–346)

#### Млекопитающие.

Подготовка к родам. К моменту деторождения у самок начинают проявляться родительские инстинкты, выражающиеся, прежде всего, в устройстве логовищ, нор и других убежищ для будущего потомства. Самки копытных, рождающие детенышей ко времени родов уходят в малодоступные или густо заросшие растительностью места. У стадных оленей самки на время уединяются. Обитающие в северных морях киты мигрируют в теплые южные воды, где температурные условия и штилевые погоды благоприятны для молодняка. У ластоногих размножение происходит на особых «детных» лежбищах. Беременные и имеющие детенышей самки каланов обосновываются в спокойных, хорошо защищенных от штормов бухтах, образуя в них однополюсные группы. Самки некоторых млекопитающих, например хомяк, тушканчики, соболь, куницы, запасают корм на первые дни после родов, что позволяет им в этот трудный период оставаться неотлучно при выводке.

Поведение во время родов. Особенно сильно материнский инстинкт начинает проявляться с момента появления на свет детенышей. Заботы о потомстве у млекопитающих могут принимать различные формы. Самка ехидны вынашивает снесенное яйцо в образовавшейся на брюхе сумке. Утконос высиживает 1–2 яйца в норе, где устраивает для этого гнездо. Самка кенгуру, лежа в момент родов на спине, вылизывает дорожку между половым отверстием и сумкой, облегчая тем самым преодоление этого пространства своему крошечному детенышу. Некоторые самки сами помещают детеныша в сумку, схватывая его губами. В дальнейшем мать длительное время (до 8 месяцев) донашивает детеныша в сумке. Подросший и начавший уже самостоятельно кормиться молодой кенгуренок пользуется ею как временным убежищем еще в течение длительного времени.

В флоридском океанариуме наблюдали, как самка дельфина-афалины поддерживала своего новорожденного в плавучем положении на поверхности во время первых его дыхательных движений. Интересно, что в этом ей помогали и другие находившиеся тут же самки. Известен случай, когда шимпанзе-мать до тех пор трясла, подбрасывала и тормозила своего не подававшего никаких признаков жизни новорожденного, пока он не начал двигаться и дышать.

Уход за новорожденными. В большинстве случаев матери кормят новорожденных лежа, реже сидя (зайцы) или стоя (большинство копытных, иногда волки). У не имеющих сосков клоачных детеныши слизывают молоко с поверхности железистого поля на брюхе матери. Недоразвитые, неспособные самостоятельно сосать новорожденные кенгуру и некоторых других видов сумчатых как бы прирастают к соску, сильно разбухающий конец которого заполняет всю ротовую полость. Молоко впрыскивается в рот такого детеныша при помощи сокращения специального мускула, сжимающего млечную железу матери. У китов детеныш захватывает концом рта сосок, выдвигающийся в подсосный период из особой карманообразной складки брюха матери, и молоко, как у сумчатых, струей впрыскивается ему в рот сокращением особых мускулов.

Благоустройство гнезда, поддержание в нем чистоты, охрана выводка также представляют собой яркое выражение родительских инстинктов. Так, например, самка кролика утепляет гнездо выщипанным с брюха пухом, другие звери устраивают подстилку из мягких растительных материалов.

Поедание матерью мертвых плодов, кала детенышей, перевод их из загрязненного убежища в другое, смена подстилки – все это имеет важное гигиеническое значение и до некоторой степени способствует сокрытию места нахождения выводка от врагов, так как устраняют запах логова. Правда, забота о чистоте проявляется не у всех видов: нора лисицы, логово волка после подрастания молодых нередко издают зловоние от скопляющихся остатков мясной пищи. Крайне нечистоплотны также лесные сони и некоторые другие звери.

Что касается поддержания чистоты тела детенышей, то этот инстинкт, по-видимому, свойствен всем млекопитающим без исключения. Мать часто вылизывает шерсть детенышей, выискивает у них блох. Самки енотовидных собак и барсуки часто выносят маленьких щенков из нор «на воздух» и через некоторое время снова бережно возвращают в гнездо. У незрелорожденных зверей самка массирует языком брюшко и промежность неспособных еще к самостоятельной дефекации новорожденных, что вызывает у них выделение кала и мочи, и поедает все выделения.

Временно удаляясь от логова или гнезда, родители прикрывают детенышей материалом подстилки или закупоривают входное отверстие норы. Сами же детеныши в отсутствие родителей собираются в кучку, сохраняя тепло. Возвращаясь к выводку, родители обычно некоторое время задерживаются в отдалении, обходят логово кругом, проверяя отсутствие опасности, как, например, волк или лисица. В период вывода потомства матери волки, как правило, не нападают на домашний скот, пасущийся вблизи логова; если это «правило» нарушается, то обычно не взрослыми животными, а задержавшимися недалеко от логова переряками.

Взаимодействие с подрастающими детенышами. Непослушных детенышей родители

«наказывают», приводя этим в повиновение. Наблюдая, например, лисий выводок у норы, можно сделаться свидетелем того, как один из родителей, схватив замешкавшегося на поверхности после тревожного сигнала детеныша, сильно встряхивает его несколько раз и утаскивает в нору. Обезьяны пользуются такими «воспитательными» приемами по отношению к непослушным детенышам, как шлепки, покусывание, подталкивание, потягивание за руку и пр. Обезьяны нередко поддерживают или подсаживают детенышей при лазании, образуют своими телами «мост», по которому детеныши переправляются с дерева на дерево и пр.

К концу лактации родители начинают постепенно переводить детенышей на корм взрослых, выводя их на места кормежки или притаскивая пищу к гнезду. При этом хищники часто доставляют своему выводку полузадушенную, еще живую добычу. Это способствует выработке у маленьких хищников приемов и охотничьи навыков, необходимых для их будущей самостоятельной жизни. В случае частого беспокойства, затопления логова талой или полрой водой, накопления паразитов в гнезде или истощения запасов корма в данном районе родители переносят или переводят своих детенышей в другое место. Чаще это делает самка, держа детеныша в зубах за складку кожи на загривке, на боку или на животе. Обезьяна переносит детенышей с помощью передних конечностей, если детеныш не держится на ней сам. Медведица забирает в рот всю голову перетаскиваемого новорожденного медвежонка. Губами за загривок держат детенышей многие грызуны и насекомоядные. У ондатры детеныши так прочно присасываются к соскам, что, спасаясь от врага и ныряя в воду, мать сразу уносит на себе весь выводок. Самки землеройки-белозубки и некоторых других землероек переводят своих подросших детенышей «караваном»: молодые зверьки последовательно держатся за шерсть впереди идущего, а первый – за шерсть матери. У некоторых млекопитающих самки более или менее постоянно носят детенышей на себе. Держась на спине матери, перемещаются молодые опоссумы, коала, бегемоты, муравьеды, ящеры; детеныши ленивцев, каланов, обезьян помещаются на груди или на брюхе, а иногда и на спине. Молодые летучие мыши удерживаются на матери во время ее полета, прицепившись зубами к соску или к особому придатку паховой области, а когтями к телу.

Защита потомства. Особенно ярко проявляются родительские инстинкты при непосредственной опасности, грозящей гибелью потомству. У некоторых видов мать в таких случаях пытается отвлечь внимание врага. Так, например, поступают соболи, лисы, а иногда и зайцы, олени, лоси, детеныши которых в момент опасности затаиваются.

Самки моржей и китов даже тогда, когда им самим грозит смерть, не покидают детенышей. Стадо копытных при нападении хищников образует вокруг молодых защитное кольцо.

В крайнем случае, мать может самоотверженно защищать потомство, что свойственно многим хищникам, а также моржам, китам, диким свиньям и даже зайцам и белкам. Самка ящера при нападении врага помещает своего детеныша на брюшную поверхность и отбивается длинным хвостом, хорошо защищенным острыми чешуями.

Общая особенность млекопитающих – более или менее ревностная охрана самкой или обоими родителями места нахождения выводка, а в некоторых случаях и всего используемого семьей участка. Однако и эта особенность сильно варьирует даже в пределах одного вида. Пары песцов обычно проявляют крайнюю нетерпимость ко всем другим песцам, появляющимся в их гнездовом районе, но в то же время у них наблюдается и объединение нескольких семей в одной норе (значительную роль при этом играет состояние кормовой базы).

Усыновление чужих детенышей. Самки разных видов иногда проявляют заботу о чужих детенышах. Чаще это бывает в случае потери собственного потомства в период лактации, когда молоко начинает «перегорать». Но иногда и вне периода лактации у самок проявляется материнский инстинкт по отношению к чужим находящимся поблизости осиротевшим детенышам. В условиях неволи это наблюдалось у обезьян, лисиц и некоторых других зверей, а в естественных условиях у джейранов, сайгаков, косуль и др. Интересный случай выкармливания собакой маленькой обезьяны описан И.И. Барабаш-Никифоровым и А.Н.

Формозовым (1963). В одной из деревень Шаньских гор потерявшая свою мать обезьянка направилась к собаке, кормившей щенят и принялась вместе с ними сосать молоко. Войдя в новую семью, обезьянка, как более агрессивная по природе, получала свою порцию в первую очередь. Прицепившись к брюху собаки, она не разлучалась с ней даже во время ее отлучек от выводка в поисках корма. Собака относилась к ней так же заботливо, как и к собственным своим детенышам. Отмечались случаи выкрадывания песцами детенышей из соседних выводков или совместного воспитания двумя-тремя самками объединенного в одной норе сборного выводка. Чаще, однако, самки проявляют враждебность по отношению к чужим детенышам.

Материнский инстинкт не всегда проявляется сразу в полную силу. Молодые самки обычно меньше заботятся о своем выводке, чем старые. Самка бурого медведя, имеющая новорожденных медвежат, в случае опасности легко покидает их, но несколько позже, когда медвежата начинают следовать за ней, самоотверженно защищает их от врага.

Доля участия обоих родителей в заботах о потомстве неодинакова. Самцы большинства моногамных видов в той или иной мере участвуют в воспитании детенышей, выкармливании их, охране гнезда и гнездового участка. У полигамов, как правило, заботится о выводке только самка.

Самцы некоторых видов, например тигров, соболей, не только не заботятся о своих детенышах, но даже пожирают их, если самка не успеет вовремя укрыть выводок или отогнать самца.

Редкое явление представляют самки, которые не проявляют заботы о потомстве, если не считать лактации, легко покидают детенышей в случае опасности и не всегда к ним возвращаются. Наоборот, часто молодые самки проявляют излишнюю заботу, затаскивая детенышей до смерти.

Таким образом, забота о потомстве – это цепь последовательных рефлексов, выработавшихся в процессе эволюции, обеспечивающих сохранение вида. Выпадение хотя бы одного из звеньев этой цепи вызывает исчезновение заботы о потомстве, а иногда и резкие извращения материнского инстинкта.

В практике животноводства и звероводства хорошо известны случаи поедания матерью своих живых детенышей, что обычно обусловлено либо патологическими нарушениями обмена веществ на почве неправильного кормления, либо обостренной нервной реакцией на какие-либо внешние раздражения. Поедание приплода особенно часто наблюдается у свиней, кошек, лисиц, норок, кроликов. Аналогичные случаи иногда имеют место и у диких зверей в природных условиях. У хищников больные или отстающие в развитии детеныши «заморыши» обычно подвергаются жестокой расправе, в которой участвуют как родители, так и другие члены выводка.

Как нормальное явление, ослабление и исчезновение родительских инстинктов у взрослых происходит по мере приобретения молодыми животными способности к самостоятельной жизни.

Распад семей. По мере того как молодые становятся все более самостоятельными, родительская привязанность к ним постепенно ослабевает. Наконец, родители начинают отгонять от себя детенышей, ускоряя тем самым их переход к самостоятельной жизни, который у разных видов наступает в разные сроки. Молодые дикие свиньи остаются при матери до достижения ими половой зрелости, молодые тигры – вплоть до следующей течки матери, что происходит только через 2–3 года. Долго держатся с родителями волчьи выводки. Самка бурого медведя ходит с медвежатами на протяжении всего лета и вместе с ними залегает осенью в берлогу. Семьями зимуют сурки. До следующей весны остаются при матери детеныши рыси, выдры и многих других, относительно крупных зверей.

Распад семей мелких видов происходит уже к осени или еще раньше. Так, у мышевидных грызунов выводки распадаются через 1–2 месяца после рождения детенышей. Сроки распада семей в значительной степени зависят от обеспеченности кормом. Обилие кормов отодвигает распад семей. По мере истощения количества пищи в районе норы, не опекаемые

больше родителями молодые песцы, лисицы все более удлиняют свои охотничьи вылазки, подолгу задерживаются вдали от норы и, наконец, совсем расстаются с ней. В начальный период самостоятельной жизни молодые зверьки очень неосторожны, и значительная часть их становится добычей хищников или гибнет от случайных причин.

У тундровых песцов ранний распад семей в связи с недостатком кормов – обычное явление. Молодые зверьки, лишившиеся заботы родителей и мало еще приспособленные к самостоятельному существованию, часто голодают, плохо развиваются и в большом числе погибают. В соответствии с большими требованиями к кормовой базе крупные семьи, как правило, распадаются быстрее мелких. У многих видов млекопитающих распад семьи начинается уходом самки, вслед за тем разбредается и выводок. Таким образом, молодые животные переходят к самостоятельной жизни в разном возрасте.

Расселение молодняка. Дальнейший этап жизни молодняка – расселение.

Начавшись с беспорядочных передвижений, расселение постепенно может приобретать направленность и превращаться в миграции.

Большая подвижность популяций многих видов, обусловленная расселением молодых, постоянное перемешивание особей, происходящих из разных выводков, имеет существенное биологическое значение. Прежде всего, этим предотвращается близкородственное скрещивание (инбридинг). Расселение дает возможность наиболее полно осваивать все пригодные для жизни вида участки и обеспечивает относительно равномерное распределение особей и пар в сходных по условиям биотопах.

### **Словарь терминов**

половое размножение

партеногенез

конъюгация

гермафродитизм

смена пола

внутреннее оплодотворение

наружное оплодотворение

сперматофор

феромоны

индивидуальный запах

половой цикл

гон

психологическая кастрация

синхронизация размножения

половой отбор

внутриполовой отбор

межполовой отбор

репродуктивная изоляция

географическая изоляция

экологическая изоляция

моногамия

полигамия

полпандрия

половой диморфизм

ухаживание

умиротворение

брачный танец

яйцеклетка

сперматозоид

оогенез

сперматогенез  
икра  
молоки  
незрелорожденные  
зрелорожденные  
птенцовые птицы  
выводковые птицы

### **Вопросы для самопроверки**

- В чем заключается основной смысл полового размножения?  
Назовите основные способы бесполого размножения  
Что такое гермафродитизм?  
Что такое конъюгация?  
Назовите основные типы оплодотворения.  
Что такое феромоны?  
Каким образом животные используют феромоны в половом поведении?  
Какую роль играют феромоны в регуляции процесса размножения?  
Что такое психологическая кастрация?  
Каким образом достигается синхронизация размножения в популяции?  
Почему смертность среди самцов выше, чем среди самок?  
Почему самцы многих видов погибают сразу же после оплодотворения?  
Что такое половой отбор?  
В чем причины полового диморфизма с точки зрения Дарвина?  
Что такое репродуктивная изоляция?  
Что такое географическая изоляция?  
Что такое экологическая изоляция?  
Назовите основные типы брачных взаимоотношений между животными.  
Что такое полигамия?  
Что такое моногамия?  
Что такое полиандрия?  
Какой из типов брачных взаимоотношений чаще всего встречается среди животных?  
У каких животных чаще всего встречается моногамия?  
Что является причиной моногамии у животных?  
В чем заключается основной смысл разных типов брачных отношений животных?  
Какие сигналы используют разные животные для привлечения особей противоположного пола?  
Каким образом используется акустическая коммуникация в половом поведении животных?  
Каким образом в половом поведении используется зрительная коммуникация?  
Каким образом в половом поведении используется химическая коммуникация?  
Кто из животных наиболее активно использует в половом поведении акустическую коммуникацию?  
Кто из животных наиболее активно использует в половом поведении зрительную коммуникацию?  
Кто из животных наиболее активно использует в половом поведении химическую коммуникацию?  
В чем заключается основная роль поведения в половом отборе?  
Каким образом половое поведение связано с агрессией?  
В чем заключается основной смысл ритуализации полового поведения?  
В чем заключается процесс ухаживания в половом поведении?  
В чем заключаются функции умиротворения полового партнера?  
Какие демонстрации используют самки для умиротворения самцов?

Какие приемы демонстрируют животные для привлечения половых партнеров?  
Какую роль в половом поведении играют брачные танцы животных?  
Какова роль полового запечатления для развития нормального полового поведения?  
Расскажите о брачных церемониях насекомых.  
Расскажите о брачных церемониях рыб.  
Расскажите о брачных церемониях амфибий.  
Расскажите о брачных церемониях пресмыкающихся.  
Расскажите о брачных церемониях птиц.  
Расскажите о брачных церемониях млекопитающих.  
Что такое брачные турниры и каково их значение для эволюции?  
У каких животных забота о потомстве практически отсутствует?  
Какие животные вынашивают яйца непосредственно на собственном теле?  
Какие сооружения строят разные животные для защиты яиц?  
Какова роль самцов в выращивании потомства у низших позвоночных?  
Что является решающим фактором для участия обоих родителей в выращивании потомства?  
Расскажите о способах заботы о потомстве у беспозвоночных.  
Расскажите о способах заботы о потомстве у общественных насекомых. Расскажите о способах заботы о потомстве у рыб.  
Расскажите о способах заботы о потомстве у амфибий.  
Расскажите о способах заботы о потомстве у птиц.  
Расскажите о способах заботы о потомстве у незрелорождающих млекопитающих.  
Расскажите о способах заботы о потомстве у зрелорождающих млекопитающих.

### **Список литературы**

- Баскин Л.М. Этология стадных животных. М., 1986.  
Бибиков Д.И. (отв. ред). Волк: происхождение, систематика, морфология, экология. М., 1985.  
Вагнер В.А. Психология размножения и эволюция // Сравнительная психология и зоопсихология: Хрестоматия / Сост. Г.В. Калягина. Спб., 2001. С. 156–202.  
Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.; Л., 1937.  
Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж. И. Основы этологии и генетика поведения. М., 2002.  
Кроуcroft П. Артур, Билл и другие...или все о мышях. М., 1970.  
Крушинская Н.Л., Лисицына Т.Ю. Поведение морских млекопитающих. М., 1983.  
Лоренц К. Агрессия (так называемое «зло»). М., 1994.  
Новиков С.Н. Феромоны и размножение млекопитающих. Л., 1988.  
Панов Е.Н. Общение в мире животных. М., 1970а.  
Панов Е.Н. Сигнализация и «язык» животных. М., 1970б.  
Панов Е.Н. Механизмы коммуникации у птиц. М., 1978.  
Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций, М., 1983.  
Панов Е.Н. Бегство от одиночества, М., 2002.  
Северцов А.С. Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1981.  
Слоним А.С. Инстинкт. Л., 1967.  
Смирин В.М. Смирин Ю.М. Звери в природе, М., 1991.  
Тинберген Н. Осы, птицы, люди. М., 1970.  
Тинберген Н. Мир серебристой чайки. М., 1974.  
Тинберген Н. Поведение животных. М., 1978.  
Фриш К. Из жизни пчел. М., 1980.  
Хайнд Р. Поведение животных. М., 1975, 1991.  
Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977.



Шовен Р. Поведение животных. М., 1972.

Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии / Сост. М.Н. Сотская  
Учебное пособие МГППУ, 2003.

### **Темы курсовых работ и рефератов**

Партеногенез у животных.

Типы брачных отношений у животных.

Чередование половых и бесполовых способов размножения у животных.

Роль акустической коммуникации в половом поведении.

Роль зрительной коммуникации в половом поведении.

Роль химической коммуникации в половом поведении.

Половой отбор и его место в естественном отборе.

Половое поведение и его роль в эволюции.

Половое поведение насекомых.

Половое поведение общественных насекомых.

Половое поведение рыб.

Половое поведение амфибий.

Половое поведение птиц.

Ритуализация полового поведения.

Эволюция родительского поведения животных.

Роль самцов в выращивании потомства у разных таксономических групп.

Родительское поведение беспозвоночных.

Родительское поведение общественных насекомых.

Родительское поведение рыб и амфибий.

Родительское поведение амфибий и рептилий.

Родительское поведение птиц.

Родительское поведение млекопитающих.

п. 13.1., п. 13.2., п. 13.3.

## **ТЕМА 13. ОНТОГЕНЕЗ ПОВЕДЕНИЯ**

13.1. Особенности онтогенеза разных таксономических групп

13.2. Периодизация онтогенеза

13.3. Обучение в процессе онтогенеза

### **13.1. Особенности онтогенеза разных таксономических групп**

Индивидуальное поведение животного развивается и формируется с возрастом. В процессе онтогенеза одни формы поведения сменяют другие, животное накапливает индивидуальный опыт и постепенно приспосабливается к жизни в конкретных условиях, сохраняя при этом определенный видоспецифический репертуар поведения. В развитии животных четко выделяются периоды, характеризующиеся вполне определенными изменениями в физиологии и поведении животных. Однако сложность и многообразие подобных изменений в животном мире чрезвычайно затрудняет создания единой схемы периодизации фаз развития животных.

Важным моментом, определяющим ход онтогенеза, является степень зрелости новорожденных. Кроме того, многие таксономические группы животных в своем развитии проходят стадию личинки, часто ведущей совершенно иной образ жизни, чем взрослое животное. Для этого достаточно вспомнить различия между гусеницей и бабочкой или головастиком и лягушкой. В процессе метаморфоза личинки в половозрелую особь происходят сложнейшие физиологические преобразования в ее организме, часто в корне меняющие ее обмен веществ,

приспособления к жизни в определенной среде, двигательную активность и т.д. Все это ко- ренным образом сказывается и на поведении. Таким образом, различия в ходе онтогенеза у животных, имеющих личиночную стадию и минующих ее в своем развитии, чрезвычайно велики. В связи с этим, к животным разных таксономических групп применимы разные схе- мы периодизации, предложенные различными авторами. Тем не менее, рассматривая онтоге- нез поведения высших позвоночных, придерживаться определенной схемы, с учетом некото- рых поправок, вполне возможно и, более того, необходимо.

В настоящей главе нашего пособия мы рассмотрим особенности закономерностей он- тогенеза именно высших позвоночных, в общих чертах характерные и для человека.

## **13.2. Периодизация онтогенеза**

### **13.2.1. Пренатальный период**

### **13.2.2. Постнатальный период**

Итак, в процессе онтогенеза каждое животное проходит определенные периоды разви- тия. Каждый период развития, состоящий из ряда определенных фаз, характеризуется опре- деленными взаимоотношениями организма со средой и особой чувствительностью к тем или иным ее воздействиям. Между фазами существуют переломные этапы, называемые критиче- скими периодами, которые характеризуются особой чувствительностью к совершенно опре- деленным внешним воздействиям.

Существует целый ряд классификаций периодов развития, которые несколько отлича- ются друг от друга. Продолжительность отдельных стадий развития может отличаться как у животных разных видов, так и у отдельных особей. Таким образом, в онтогенезе поведения можно выделить два основных периода: пренатальный и постнатальный. Такое деление по- зволяет рассматривать общие закономерности развития высших позвоночных. Каждый из периодов делится в свою очередь на ряд более мелких периодов, которые своей продолжи- тельностью могут значительно отличаться у представителей разных таксономических групп. Кроме этого, мы считаем целесообразным более подробно рассмотреть процесс онтогенеза собаки как близко знакомого читателям и хорошо изученного учеными объекта.

Развитие щенков подробно изучалось Джексоновской лабораторией (США). Становле- ние и развитие поведения собак в течение многих лет изучалось лабораторией онтогенеза Института физиологии им. И.П. Павлова АН СССР.

### **13.2.1. Пренатальный период**

Особенности пренатального развития животных. Развитие поведения животного и че- ловека начинается уже в эмбриональный период. Развивающийся в утробе матери или в яйце детеныш производит множество движений, которые представляют собой элементы будущих двигательных актов, но еще лишены соответствующего функционального значения. Как по- казали исследования, внутриутробные движения влияют на координацию физиологических процессов, связанных с мышечной активностью, и тем самым способствуют подготовке по- ведения новорожденного. Особенно большое значение этот процесс имеет для зрелорож- дающихся детенышей. Так, новорожденные ягнята и козлята способны, не утомляясь, бегать в течение двух часов подряд. Эта возможность обусловлена тем, что в ходе эмбриогенеза пу- тем упражнения сформировалась координация всех функций, в том числе и необходимых для осуществления такой интенсивной деятельности уже в самом начале постнатального развития.

Классическими экспериментами по изучению развития поведения в эмбриональный период признаны проведенные на куриных эмбрионах опыты знаменитого американского ученого Ц.Я. Куо (цит. по: Фабри, 1976). Чтобы получить возможность непосредственно на- блюдать за движениями эмбрионов, он разработал и осуществил поистине виртуозные опе-

рации: перемещал зародыш внутри яйца, вставлял окошки в скорлупу и т.д. Благодаря этому он смог наблюдать сначала появление, а потом модификацию движений эмбриона.

Он сумел одним из первых убедительно показать, что уже в ходе эмбриогенеза происходит упражнение зачатков будущих органов, постепенное развитие и совершенствование двигательных функций путем накопления «эмбрионального опыта», или «эмбрионального научения». Ученый установил, что первые движения зародыша цыпленка – это движения головы к груди и от нее. Уже через сутки голова начинает поворачиваться в стороны, и эти новые движения головы вытесняют прежние. По мнению ученого, таким образом формируются клеветательные движения. Куо сделал вывод, что генетически фиксированные предпосылки формирования поведения могут по-разному реализоваться в зависимости от конкретных условий развития зародыша, но важнейшую роль играет в этом процессе «расшифровки» генетической информации отношение эмбриона к окружающей его среде. Куо подчеркивает, что эмбриональное научение не следует рассматривать в традиционном аспекте, поскольку в развитии поведения эмбриона существенную роль играет самостимулирование.

«Эмбриональное научение» происходит не на пустом месте, а является развитием и видоизменением определенной генетической предрасположенности, воплощением и реализацией в индивидуальной жизни особи видового опыта, накопленного в процессе эволюции. Многие ученые рассматривали данные, полученные Куо, как доказательство необходимости обучения даже для таких реакций, которые обычно считаются врожденными. Факт «эмбрионального научения» делает вечный спор о «врожденном и приобретенном» еще более беспредметным. В период эмбриогенеза происходит интенсивная подготовка к последующим, постнатальным этапам формирования поведения, а отчасти и само формирование элементов поведения новорожденного путем, с одной стороны, развития генетически обусловленных компонентов активности и, с другой стороны, накопления эмбрионального опыта.

Гуморальная связь между организмом матери и плодом у млекопитающих. Постоянная связь развивающегося зародыша млекопитающего с материнским организмом посредством плаценты создает у этой группы животных совершенно особые условия для развития эмбрионального поведения. Новым и весьма важным фактором является возможность воздействия на этот процесс со стороны материнского организма, прежде всего гуморальным путем. Многочисленные исследования показали, что введение беременным самкам мужского полового гормона способствовало появлению у родившихся самок самцового поведения в ущерб нормальному женскому половому поведению. Эксперименты, в которых у беременных самок регулярно вызывали состояния беспокойства, приводили к рождению более пугливых и возбудимых детенышей. В настоящий момент роль разнообразных гуморальных воздействий изучена достаточно хорошо. Данные исследований убедительно показывают роль влияния материнского организма на формирование поведения детеныша в эмбриональном периоде. Соответственно этому необходимо сделать практические выводы о том, что любую беременную самку необходимо оберегать от возможных вредных воздействий со стороны окружающей среды, в том числе и психических стрессов.

Акустические контакты между птенцами и родителями у птиц. У многих видов птиц в последние дни насиживания мать начинает акустический контакт с еще не вылупившимися птенцами. Так, птенцы гнездящихся на птичьих базарах кайр еще за 3–4 дня до вылупления научаются отличать голос матери от голосов других кайр, гнездящихся в тесном соседстве. Сходные результаты были получены и у других видов птиц, в частности у близкой родственницы кайры – гагарки, многих видов уток, куликов и прочих выводковых птиц. Оказалось, что насиживающие самки в ответ на определенные сигналы, подаваемые птенцами, находящимися в яйцах, приподнимаются на гнезде, начинают перекачивать яйца с боку на бок, распушать или прижимать оперение, регулируя таким образом температуру инкубации и т.п. Показано, что взрослые птицы в нужный момент подают птенцам звуковой сигнал, стимулирующий у птенцов реакцию проклевывания и синхронность их освобождения от скорлупы.

Фактически к моменту вылупления между птенцом и высиживающей особью уже существует достаточно развитая система общения. Кроме того, акустическое общение в последние дни инкубации имеет место и между птенцами, что влияет непосредственно на процесс вылупления. Так, у виргинской куропатки и японского перепела звуки, подаваемые одними птенцами, стимулируют активность других. В результате вылупление происходит дружно в течение приблизительно одного часа.

### **13.2.2. Постнатальный период**

Особенности развития поведения в постнатальный период. Пренатальный (он же эмбриональный или внутриутробный) период развития животного завершается родами. После момента рождения начинается постнатальный (он же послеутробный, или постэмбриональный) период, который заканчивается естественной смертью в результате старения животного. У млекопитающих он включает в себя следующие фазы: новорожденности, смешанного вскармливания, ювенильную, полового созревания, морфо-физиологической зрелости и старения.

Рождение является поворотным пунктом, где весь процесс развития поведения получает новое направление. Естественно, что на уровне постнатального развития появляются совершенно новые факторы и закономерности, обусловленные взаимодействием организма с подлинной внешней средой. В этих новых условиях продолжается созревание врожденных элементов поведения и их слияние с постнатальным, индивидуальным опытом. Поэтому, несмотря на коренные различия в условиях формирования этих двух видов поведения, между этими этапами онтогенеза поведения не только нет разрыва, но существует прямая преемственность. Именно в этом проявляется преадаптивное значение эмбрионального поведения.

Постнатальное развитие поведения протекает по-разному у разных животных и отличается специфическими закономерностями, поскольку их детеныши рождаются на разных стадиях зрелости.

При этом необходимо отметить, что все наземные животные, имеющие самую высоко развитую психику, как, например, обезьяны, хищные звери, врановые птицы, попугаи рождаются незрелыми. На это обстоятельство в свое время обратил внимание Л.А. Орбели. Он отмечал, что, так как зрелорождающиеся детеныши начинают подвергаться воздействию среды в уже почти вполне сформированном состоянии, они сравнительно мало подвержены ее вредным влияниям. Но при этом возможности дальнейшего прогрессивного развития поведения, с его точки зрения, чрезвычайно ограничены: имеют место лишь отдельные дополнительные надстройки условно-рефлекторной деятельности.

Совершенно иное положение у незрелорождающихся животных, у которых развитие даже наследственно фиксированных, врожденных форм поведения выносится далеко за пределы внутриутробного периода. По мнению Орбели, эти детеныши, несмотря на то, что в начальный период жизни они не могут обходиться без родительской помощи, находятся все же в более выгодном положении. Развитие нервной системы у них еще не вполне закончено, и они могут подставить свои еще развивающиеся врожденные формы поведения под влияние агентов окружающей среды. В результате эти формы поведения в значительной степени модифицируются на основе переплетения врожденных и приобретаемых компонентов в соответствии с конкретными условиями среды. Как пишет Орбели, эти животные «родятся с настолько еще мало сформированной нервной системой, что все дальнейшее постнатальное развитие представляет собою сплошную переработку наследственных форм и вновь возникающих условных форм поведения».

Большое значение для развития молодняка, особенно у незрелорождающихся животных, имеет родительская забота о потомстве, т.е. действия животных, обеспечивающие или улучшающие условия выживания и развития потомства.

Ранний постнатальный период.

1. Роль постнатального периода в жизни животного. Ранний постнатальный (он же неонатальный, или период новорожденности) период имеет исключительное значение для жизни особи, т.к. на этом этапе развития формируются важнейшие взаимоотношения организма с окружающей средой, устанавливаются связи с жизненно важными компонентами этой среды и закладываются основы поведения взрослого животного.

Этот период развития характерен для незрелорождающихся детенышей и птенцов птенцовых птиц, которые рождаются слепыми, глухими и беспомощными. В течение постнатального периода в развитии детеныша происходят самые значительные изменения. Из совершенно беспомощного эмбриона он превращается в животное, более или менее способное к самостоятельному существованию. Зрелорождающиеся детеныши проводят данный период в утробе матери.

2. Некоторые физиологические особенности новорожденных. В первые минуты после рождения включается дыхательный центр, который уже до конца жизни регулирует снабжение организма кислородом и удаление углекислого газа, и с первым вдохом расправляются легкие. Интенсивно облизывая новорожденного, самка помогает детенышу сделать первый вдох и способствует восстановлению тонуса кровеносных сосудов.

В течение первых недель детеныши не способны поддерживать постоянную температуру тела. Необходимую температуру тела детенышей обеспечивает мать, согревая их своим телом. Отлучаясь из гнезда, самка прикрывает детенышей гнездовым материалом или закрывает вход в нору. В отсутствие самки детеныши сползаются в компактную кучку, что помогает им сохранять тепло. Это так называемая реакция сгучивания. Родители птенцовых птиц согревают птенцов постоянно. При этом они регулярно сменяют друг друга, пока один из них кормится сам и добывает пищу для прожорливых птенцов. У некоторых видов согревает птенцов только один родитель, тогда второй обеспечивает кормом и его.

Всю необходимую для роста и развития энергию детеныш млекопитающего получает с материнским молоком. В соответствии с этим его пищеварительная система вырабатывает в этот период лишь ферменты, которые необходимы для его переваривания. При сосании детеныш частыми короткими движениями головы оттягивает сосок и ритмично массирует лапами молочные железы, что в сочетании способствует отделению молока.

Новорожденные детеныши не способны к самостоятельному мочеиспусканию и испражнению. Мать подлизывает детенышей, осуществляя таким образом массаж сфинктеров, и поедает все их выделения. При отсутствии этой поведенческой особенности в гнезде быстро возникли бы антисанитарные условия, а, таким образом, в нем всегда чисто и сухо.

Аналогичное приспособление существует и у птенцовых птиц. Испражнения птенцов в гнездовой период бывают заключены в плотную слизистую капсулу, которую родители удаляют из гнезда.

У детенышей млекопитающих в этот период отсутствует свойственный взрослым суточный ритм сна и бодрствования, связанный с чередованием дня и ночи. У новорожденных периоды сна равномерно перемежаются с периодами бодрствования, т.е. сосания. Некоторая дифференцировка периодов дня и ночи появляется лишь к концу периода, когда у детеныша хорошо прорезываются глаза и он понемногу начинает выходить из темного логова.

Огромные изменения после рождения происходят в нервной системе. Так, головной мозг новорожденного щенка составляет не более 12 процентов от массы головного мозга взрослой собаки. Он интенсивно растет и к концу второго месяца щенка достигает трех четвертей, а к концу шестого месяца – почти полной массы мозга взрослой собаки. Мозг новорожденного щенка отличается и по своему развитию. К моменту рождения лучше всего развиты те области центральной нервной системы, которые обеспечивают регуляцию функций, необходимых для его существования: пищеварения, дыхания и сосания. Кора головного мозга новорожденного щенка имеет уже хорошо развитые основные извилины. Однако нервные клетки (нейроны) в первые дни после рождения еще очень незрелы.

3. Развитие поведения новорожденных.

Млекопитающие. К моменту рождения у детеныша функционируют обонятельный,

вкусовой, кожно-температурный и вестибулярный анализаторы. Первая поведенческая реакция, которую проявляет новорожденный – положительная реакция на теплую, покрытую шерстью поверхность. Эта реакция сохраняется в течение всего периода новорожденности и способствует образованию реакции скупивания. Только что родившийся детеныш, еще будучи связанным пуповиной с плацентой, уже начинает свой путь к соскам и, достигнув их, начинает сосать. Эта врожденная пищевая реакция в первые же часы после рождения, как снежный ком, обрастает условно-рефлекторными реакциями. Постепенно движения щенка совершенствуются, он учится находить наиболее молочные соски, узнает запах матери.

Для детенышей приматов характерен цеплятельный рефлекс, проявляющийся в рефлекторном сжатии кисти руки. Он способствует удержанию детеныша на теле матери. Этот же рефлекс отмечают и у новорожденных детей. Поиск соска у приматов выражается в мгновенном повороте головы с открытым ртом при прикосновении теплым предметом к лицу детеныша. Такую реакцию также можно наблюдать у новорожденных детей.

Таким образом, первый период жизни новорожденного детеныша характеризуется прежде всего быстрым ростом и совершенствованием безусловно-рефлекторных реакций. К его концу детеныши начинают ходить, у них открываются глаза. Совершенствуется поведение – начинаются игры, возникают оборонительные реакции. Длительность этого периода может быть различной, так, у хищников семейства собачьих он продолжается 18–20 дней, у мелких грызунов 8–10, а у крупных приматов 3–4 месяца.

Птицы. Похожим образом развивается и поведение птенцов птенцовых птиц. Первой реакцией птенца после вылупления в ответ на любое прикосновение является вытягивание шеи и широкое открывание рта. Эта реакция аналогична поиску соска у млекопитающих. В течение нескольких первых суток она проявляется практически на любой раздражитель. По мере развития слухового анализатора птенцы начинают реагировать на определенный раздражитель: легкое сотрясение края гнезда в момент прилета взрослой птицы, прикосновение лап птицы к летку дупла, специфический акустический «пищевой сигнал» родителя и т.д. После того, как у птенцов открываются глаза, они начинают реагировать на зрительные сигналы. Например, затенение отверстия летка прилетевшей взрослой птицей или ее силуэт на краю гнезда. Более сильное, чем обычно сотрясение гнезда или необычный звук вызывает у птенцов оборонительную реакцию затаивания. Усложняется и пищевое поведение птенцов: оно становится упорядоченным. Прилетая с пищей, взрослая птица опускается в строго определенную точку края гнезда и опускает корм в широко открытый рот птенца, находящегося в строго определенной зоне гнезда. После этого птица забирает капсулу с испражнениями от птенца, которого кормила в прошлый прилет, и с ней улетает. Однако, несмотря на такое поведение, все птенцы оказываются накормленными и очищенными. Это оказывается возможным за счет постоянного циклического перемещения птенцов в гнезде. После кормления птенец перемещается в определенном направлении, уступая место следующему. При этом перемещение по кругу совершают все птенцы в гнезде. Полный цикл перемещений – от зоны с максимальной вероятностью получения пищи, через все последующие опять к этой зоне, занимает в среднем 40–50 минут. Именно благодаря этой циклической активности пищу очередной раз получает самый голодный птенец.

Такая идиллическая картина наблюдается далеко не у всех видов. У некоторых птиц между птенцами существует жесткая конкуренция, которая приводит к частичной гибели выводка.

К концу пребывания птенцов в гнезде они обрастают перьями, у них окончательно созревают сенсорные системы. Вскоре они покидают гнездо и превращаются в так называемых слетков, которых еще в течение некоторого времени продолжают кормить родители.

Период смешанного вскармливания. Второй период нужно рассматривать в качестве переходного. Начало его знаменует появление интереса к пище, которую потребляют взрослые животные. Этот интерес возникает тогда, когда в пищеварительной системе появляются ферменты, необходимые для переваривания взрослой пищи и начинают прорезываться зубы.

Одновременно с этим у детеныша появляются жевательные движения – до сих пор ответом на любое раздражение ротовой полости было только сосание. У детенышей приматов активируются хватательные движения передних конечностей; все, что им удастся схватить, они пробуют на вкус. Подобное поведение наблюдается и у детей.

В это время некоторые родители начинают приносить детенышам твердую пищу. Однако, несмотря на прогресс развития, детеныши продолжают потреблять материнское молоко и находиться под опекой родителей.

Переход от молочного питания к смешанному осуществляется в период, когда обонятельный, слуховой и зрительный анализаторы детеныша уже достаточно созрели для восприятия и дифференцирования объектов внешнего мира и образования многочисленных условных рефлексов. В первую очередь у него формируются пищевые условные рефлексы, которые обеспечивают полноценный акт питания в то время, пока детеныш еще находится в гнезде.

По мере совершенствования движений, он начинает отделяться от матери и собратьев, выходить из гнезда, обследовать окружающее пространство. В это время у детеныша активно проявляются врожденные ориентировочные реакции, начинают формироваться условные оборонительные рефлексы. С момента первых выходов из гнезда он вступает в новую фазу своего развития. На него обрушивается масса новых впечатлений, он должен научиться ориентироваться в окружающем мире, постепенно понять, чего нужно бояться, а чего – нет. Чем дальше детеныш отдалится от гнезда, тем чаще ему приходится сталкиваться с другими представителями своего и других видов. Короче говоря, он вступает в сообщество и должен освоить существующие в нем законы. В этот период у детенышей уже могут вырабатываться условные рефлексы на любые сигналы внешней и внутренней среды, но скорость их образования еще невелика.

Длительность этого периода также сильно отличается у представителей разных видов.

У птенцовых птиц данный период соответствует тому времени, когда родители еще продолжают опекать и докармливать вылетевших из гнезд птенцов.

Фактически именно с этого периода онтогенеза начинается жизнь выводковых птиц и зрелорождающихся млекопитающих.

Период социализации. По мере своего развития подрастающий детеныш начинает все больше и больше контактировать с другими членами семьи, а выходя из гнезда, и с другими животными. Этот период имеет особое значение для видов, которые сохраняют семейные отношения в течение достаточно длительного времени.

У щенков домашних собак и других псовых этот период начинается, когда они достигают приблизительно месячного возраста. К этому моменту основные физиологические функции сформированы, но продолжается интенсивный рост животного и молочное вскармливание. В этот период нервная система щенка наиболее подвержена влияниям как благоприятных, так и неблагоприятных воздействий среды. Резко повышается двигательная активность щенков. Формируется характерный для вида суточный ритм двигательной активности. Условные рефлексы у щенков этого периода развития, как уже было сказано выше, вырабатываются мгновенно, но сохраняются в их памяти недолго. Поэтому начинать заниматься серьезной дрессировкой в этом возрасте еще рано.

По мере повышения активности щенков увеличивается и количество раздражителей окружающей среды, воздействующих на них. В связи с этим резко усиливается и исследовательская деятельность щенков. У них появляется ориентировочно-исследовательский рефлекс, названный И.П. Павловым «Что такое?», достигающий наибольшей интенсивности именно в этот период онтогенеза. Щенки настораживаются, поднимают уши, голову при действии каких-либо раздражителей, подходят к ним, лизут, берут в рот, грызут. Манипулирование с окружающими предметами – важнейшее условие дальнейшего совершенствования разнообразных навыков. Двигательные упражнения благотворно влияют на развитие органов движения и на работу сердца, легких, мозга животных. Для нормального развития детенышу

необходимо получение как можно большей информации и встреч со всевозможным разнообразием окружающей среды. Ограничение движений и различного рода сенсорная депривация в этот период ведет к задержке развития и необратимым изменениям в формировании поведения.

Активные контакты в виде игры и агрессивных столкновений между детенышами начинаются очень рано, часто еще до открытия глаз. На данном этапе развития они занимают практически все время бодрствования детеныша. В процессе контактов с членами семьи он интенсивно познает основные «законы общежития». Общаясь со своими сверстниками, детеныш осваивает законы иерархии. Это происходит и во время совместных игр, и во время борьбы за пищу, лучшее место для отдыха и т.д. Доминирование у детенышей в это время носит характер «качелей»: сегодня – один, завтра – другой, в зависимости от их физического состояния и взаимоотношений с родителями, которые иногда довольно интенсивно вмешиваются в игры и конфликтные ситуации. Исключительно важную роль в становлении психической деятельности животного и формировании его социального поведения выполняет игровая деятельность. Большую роль в регуляции поведения растущего детеныша играют положительные и отрицательные эмоции.

Хищники начинают обучать детенышей охотничьему поведению, принося им полуживую добычу. Когда детеныши, убив дичь, начинают ее поедать, родители часто наказывают слишком жадных и агрессивных потомков. Детеныши большинства видов в этом возрасте еще сохраняют устойчивый контакт с родителями и собратьями и не удаляются на сколько-нибудь значительные расстояния от гнезда. Таким образом, процесс социализации на данном этапе развития затрагивает главным образом взаимоотношения внутри семьи.

#### Ювенильный период.

1. Особенности ювенильного периода. После четырех месяцев у щенка начинается новый период онтогенеза – ювенильный, или как его иначе называют, подростковый или преадултный, т.е. предшествующий взрослению. Он продолжается вплоть до периода полового созревания. В данный период детеныши большинства видов перестают питаться материнским молоком. Они начинают совершать довольно дальние путешествия от родного гнезда, посещать соседние территории. У детенышей меняются зубы, и этот процесс сопровождается целым рядом физиологических особенностей. Формируются типологические особенности темперамента и характера, оборонительные реакции. Идет подготовка к половому созреванию, проявляющаяся в «сексуальных играх», имеющих огромное значение для дальнейшего полового поведения. Особенно это касается кобелей.

Этот период является естественным продолжением периода социализации. Все процессы, связанные с формированием социального поведения животного, продолжают. Однако, если в предыдущий период детеныш осваивает в основном правила поведения в семье, то во время ювенильного периода он должен хорошо усвоить нормы поведения в сложном социуме, в котором ему предстоит существовать в течение всей дальнейшей жизни. Таким образом, период социализации можно условно сравнить с периодом дошкольного воспитания ребенка в семье, а ювенильный – с воспитанием и сложной «притиркой» взаимоотношений в средней школе.

2. Формирование типологических особенностей. У собак в этот период происходит формирование типологических особенностей. В раннем возрасте все щенки ведут себя очень похоже – они контактны, игривы, легко возбудимы и практически не имеют ярко выраженных индивидуальных черт. Различия основных свойств нервной системы обнаруживаются к концу второго месяца жизни, но наиболее четкое выражение они приобретают к трем-четырем месяцам. Аналогичный процесс можно наблюдать и у детенышей других видов.

3. Юношеская осторожность. В начале ювенильного периода у большинства детенышей начинает проявляться пассивно-оборонительная реакция, резко изменяющая поведение



и определяющая все последующие характеристики высшей нервной деятельности. Многочисленные экспериментальные работы показали, что выращивание щенков в изоляции способствовало развитию у них резко выраженной трусости в дальнейшем. Пассивно-оборонительная реакция у подрастающего детеныша – явление вполне закономерное. 4–5 месячный щенок уже во многом самостоятелен, ему приходится сталкиваться со многими объектами и явлениями, которые ему еще не знакомы. Осторожность по отношению к ним вполне нормальна. Иногда такую пассивно-оборонительную реакцию называют щенячьей осторожностью. Постепенно, по мере освоения детенышем закономерностей окружающего мира, она уменьшается.

Угашение пассивно-оборонительной реакции на мало значимые признаки фактически аналогично привыканию, которое обеспечивает адекватность реакциям организма, устраняя все лишние, необязательные, не приносящие ощутимой пользы, не затрагивая лишь самые необходимые, что позволяет экономить массу энергии. Животное способно притерпеться к любым воздействиям, с которыми ежедневно встречается на своей территории, и не откликаться на них ни ориентировочной, ни оборонительной реакциями, адаптироваться к товарищам по стаду и ограничить свои реакции, возникающие в их присутствии, лишь действительно необходимыми. Короче говоря, не будь привыкания, любое животное было бы похоже на пуганую ворону, которая шарахается от каждого куста. Благодаря привыканию происходит стандартизация общественного поведения любого сообщества животных, что одновременно приводит к обострению восприятия важнейших ключевых стимулов.

4. Роль игры в процессе развития поведения. Исключительно важную роль в становлении психики и развитии социального поведения животного имеет игровая деятельность. Игры детенышей и молодых особей очень разнообразны и охватывают все сферы поведения животного в ходе его взросления. На определенном этапе онтогенеза основная часть всего комплекса поведения подростка состоит из игр. В частности, именно по этой причине, ювенильный период онтогенеза иногда называют игровым. Хорошо развитое игровое поведение наблюдается у животных с достаточно высоким уровнем развития психики. В полной мере его можно наблюдать у млекопитающих и у птиц с высоким уровнем психического развития.

В ходе игры молодое животное приобретает разнообразную информацию о свойствах и качествах предметов в окружающей его среде. Это позволяет конкретизировать, уточнить и дополнять накопленный в процессе эволюции видовой опыт применительно к конкретным условиям жизни особи. Важно подчеркнуть, что всякое манипулирование, особенно игровое, всегда включает в себя исследовательский компонент. Игровое манипулирование предметами особенно стимулируется появлением новых или малоизвестных объектов. Развитие двигательных особенностей всегда сопряжено с исследованием окружающей среды. Можно сказать, что всевозрастающее приобретение информации о компонентах среды является функцией развивающейся двигательной активности, ориентация которой во времени и пространстве в свою очередь осуществляется на основе этой информации. Именно в этом находит свое выражение единство моторных и сенсорных элементов поведения, развивающихся в ходе игры.

Детеныш может играть в одиночку. При этом он хватается различные предметы в зубы, переносит с места на место, пробует на зуб, подкидывает в воздух, скребет лапами. Такие игры называются манипуляционными. В процессе таких игр животное знакомится со свойствами предметов, овладевает двигательными и исследовательскими навыками.

Часто детеныш начинает бегать нарочито быстро, описывая множество зигзагов, совершая высокие прыжки. Это – локомоторные игры, их основное назначение – формирование двигательных навыков и освоение законов движения. Они могут быть и одиночными, и групповыми. К играм такого типа относятся разные формы игровой борьбы, совместные пробежки, игры в «прятки», в «догонялки». Таким образом, тренируется будущее охотничье поведение. Животные бегают друг за другом, меняясь местами, затаиваются, прячутся и ищут друг друга, борются, свирепо рыча при этом. Иногда один детеныш захватывает в зубы предмет и, убегающий, предлагает своим собратьям овладеть им. Таким же образом щенки и

взрослые собаки часто играют с людьми, предлагая разнообразные игрушки, палки и мячики, а затем стремительно убегают с ними. Игры такого рода носят название «трофейных».

Групповое поведение у животных формируется в большой степени в процессе игры. Эту роль выполняют совместные игры: под ними следует понимать такие игры, при которых имеют место согласованные действия хотя бы двух партнеров. Совместные игры встречаются только у животных, которым свойственны развитые формы группового поведения. Большое значение имеет игра и для становления иерархических отношений. Так, щенки и лисята уже в 35–45–дневном возрасте начинают демонстративно нападать друг на друга с признаками доминирования и запугивания. Их социальные роли при этом постоянно меняются. Постепенно щенки отрабатывают язык мимики и жестов, позы доминирования-подчинения, имеющие большое значение для взрослых собак. Более поздние, ритуализированные формы общения возникают на их основе.

Согласованность деятельности игровых партнеров основывается на обоюдной врожденной сигнализации. Эти сигналы выполняют функцию ключевых стимулов игрового поведения. Это – специфические позы, движения, звуки, оповещающие партнера о готовности к игре и «приглашающие» его принять в ней участие. У детенышей псовых «приглашение» к игре осуществляется с помощью особой («игровой») манеры приближения к партнеру, специфическим раскачиванием головы из стороны в сторону, пригибанием книзу передней части туловища, сопровождающимся его раскачиванием или небольшими прыжками из стороны в сторону на виду у партнера, поднятием передней лапы в сторону партнера и т.п. У «заигрывающего» детеныша одновременно появляются продольные складки на лбу, а ушные раковины обращены вперед. Не менее важными являются сигналы, предотвращающие «серьезный» исход игровой борьбы, позволяющие животным отличить игру от «не игры». Без подобного предупреждения о том, что агрессия «ненастоящая», игровая борьба может легко перейти в подлинную. Эти сигналы явно родственны позам и движениям «умиротворения» при подлинных стычках взрослых животных, они главным образом и создают общую «игровую ситуацию».

На примере животных разных видов показано, что детеныши, выросшие в изоляции и лишенные возможности играть, становились неспособными к социальным контактам, их поведение было сильно искажено. При совместном выращивании детенышей разных видов, например на площадках молодняка в зоопарке, они предпочитают игры с особями своего вида, но при их отсутствии могут возникать компенсаторные игры с представителями других видов и с человеком. Поэтому для нормального развития дальнейшего поведения детенышу, растущему в одиночку, необходимо обеспечить максимально близких по возрасту партнеров для игр.

5. Воспитание детенышей родителями. Фактически ювенильный период – самый сложный для детенышей большинства видов, поскольку именно в это время они готовятся к самостоятельной жизни. Каждый день таит для него новые неожиданности. В это время детеныш развивается и физически, и интеллектуально. Он очень активно познает мир и учится адекватно на него реагировать. В подростковый период детеныш оказывается в положении слоненка из сказки Р. Киплинга «Почему у слоненка длинный нос». Его воспитывают все. Например, взрослые собаки наказывают щенка за неадекватные действия, они могут сбить его с ног, страшно рычать, но обычно не кусают. Щенок в такой ситуации громко визжит и демонстрирует позу подчинения, гася тем самым агрессию воспитателя. Собаки с нормальным поведением обычно не наносят щенкам физического ущерба. Кошка, если она член собачьей стаи, когда нахальный щенок надоеет ей своими приставаниями, обычно сильно бьет его лапой, не выпуская при этом когтей.

В природе или близких к ней условиях детеныши в этом возрасте еще сохраняют непосредственный контакт с родителями. Они постоянно следят за поведением молодняка и часто направляют их деятельность в нужное русло. Так, конфликты между щенками, когда они принимают характер настоящей драки, тут же копируются взрослыми собаками. Иногда

взрослые собаки провоцируют нападение всего выводка на «провинившегося» в чем-то щенка. Автору однажды пришлось наблюдать за переходом оживленной московской магистрали семейной группой собак, состоявшей из пары взрослых собак и трех щенков трех-четырёх месячного возраста. Вся группа стояла на обочине дороги, взрослые собаки внимательно следили за движением транспорта. В тот момент, когда машин стало мало, взрослые собаки начали движение через улицу, так же поступили и щенки, точно копируя их поведение. В середине улицы один из щенков заметался, потерял темп движения и оказался в опасности. К счастью, все кончилось благополучно, и испуганный щенок догнал свою группу, буквально вынырнув из-под колес автомобиля. Взрослые собаки, уже перешедшие через улицу, внимательно наблюдали за происходящим, щенки не двигаясь, сидели рядом с ними. Когда отставший щенок приблизился к сородичам, обе взрослые собаки бросились на него, сбили с ног и, не нанося покусов, долго рычали стоя над ним. Затем вся группа отправилась в нужном ей направлении: впереди шла сука, за ней щенок-неудачник, далее два других щенка, замыкал шествие кобель. Налицо был явно воспитательный акт.

Другое наблюдение. Группа из четырех щенков в возрасте 4–5 месяцев с лаем гоняет по сугробам домашнюю собаку – крупного метиса лайки, гуляющего без хозяина. Поведение щенков носит явно не игровой, а вполне охотничий характер. Поодаль, с двух сторон от этой стаи, двигаются две взрослые собаки, внимательно наблюдая за происходящим. После того, как домашний пес в панике убегает в свой подъезд, взрослые собаки уводят щенков. Эта сценка очень напоминает описанные в литературе способы обучения охотничьим приемам молодых волков. Эти примеры показывают, насколько сложны и скоординированы действия в семейной группе собак, живущей в свободных условиях.

#### 6. Становление полового поведения.

Сексуальные игры молодняка. Изучение влияния условий выращивания детенышей раннего возраста на последующее половое поведение показало, что для формирования нормального полового поведения самцов необходим контакт со сверстниками в период полового созревания. Во время ювенильного периода большое место в поведении детенышей занимают сексуальные игры. Очень большое значение имеют «сексуальные игры» молодняка, в процессе их происходит тренировка отдельных компонентов этого сложного поведенческого акта. Самцы крыс нуждаются для выполнения воспроизводительной функции в раннем игровом общении с другими крысятами. В этих играх содержатся основные двигательные элементы взрослого самцового поведения. У норки самцы научаются нормальному общению с брачным партнером в ходе совместных игр с 10–недельного возраста...

Особенно отчетливо значение совместных игр детенышей для дальнейшей жизни особи проявляется у обезьян. О пагубных последствиях лишения молодых обезьян возможности играть со сверстниками (или другими животными) убедительно свидетельствуют эксперименты многих исследователей, в частности Харлоу и его сотрудников. Как и у других животных, обусловленные этим нарушения обнаруживаются у взрослых особей, прежде всего в их неспособности к нормальному общению с себе подобными, особенно с половыми партнерами...

Половое запечатление. Огромную роль для формирования нормального полового поведения играет правильное половое запечатление. Оно обеспечивает будущее общение с половым партнером. Животное учится распознавать отличительные признаки будущего полового партнера еще на ранних этапах постнатального развития. При этом запечатление типичных признаков полового партнера должно совершиться у детеныша в таком виде, в каком они предстанут перед ним уже во взрослом, половозрелом состоянии.

В основном этот процесс имеет место у самцов, которые в образе своей матери и сестер запечатляют характерные признаки самок своего вида. Этому в большой степени способствует то, что до наступления половой зрелости, а иногда и до сезона размножения молодые самцы и самки большинства видов имеют практически одинаковую внешность. Более того, у многих видов самцы приобретают признаки полового диморфизма только во время брачного

периода. Так, например, у самцов куликов-турухтанов в это время отрастают пышные ярко окрашенные воротники из перьев. Все остальное время они практически неотличимы от самок. После сезона размножения утрачивают свою радужную окраску селезни многих видов уток. Таким образом, именно в то время, когда подрастают молодые, все представители данного вида оказываются максимально стандартизированы. Процесс полового запечатления, в отличие от запечатления образа матери и объекта следования продолжается довольно долго. Иными словами, половое запечатление имеет достаточно растянутый чувствительный период. Так, было показано, что у самцов диких уток чувствительный период полового запечатления простирается от 10-го до 100-го дня с момента вылупления, но оптимальный срок ограничен 10–40 днями. Если на протяжении этого срока птенец мужского пола видел только самку другого вида, он по достижении половой зрелости будет ухаживать только за самками этого вида, оставляя без внимания уток своего собственного вида. Еще более четкие результаты дают опыты с заменой кладок, при которых птенцы с самого рождения выращиваются приемными родителями. Этим пользуются экспериментаторы для получения межвидовых гибридов.

Феномен полового запечатления описан и у млекопитающих. Однако, судя по всему, у них чувствительный период совпадает с чувствительным периодом запечатления образа матери.

У многих видов межвидовое скрещивание оказывается возможным только при вскармливании самца самкой другого вида. Возможно, это связано с тем, что для млекопитающих ведущую роль в процессе размножения играет хемокоммуникация.

Половое запечатление играет колоссальную роль для обеспечения репродуктивной изоляции в природе. Но, с другой стороны, для редких видов оно может оказаться и пагубным. Так, например, самца вида, имеющего невысокую численность, выросшего в малочисленном выводке, может легко произойти половое запечатление образа самки более массового вида. В последующем такой самец окажется обреченным на безбрачие, поскольку он не будет реагировать на самок своего вида, а самки другого вида его отвергнут. Это может привести к дальнейшему уменьшению численности редкого вида.

У животных, выращенных в искусственных условиях, нередко объектом полового запечатления оказывается человек. Это обстоятельство часто оказывается непреодолимым препятствием при попытке получения потомства редких животных в зоопарках.

Итак, главная особенность полового запечатления заключается в том, что окончательный результат проявляется лишь с большой отсрочкой, ибо животное учится распознавать отличительные признаки будущего полового партнера еще на раннем этапе постнатального развития. В основном половое запечатление наблюдается у самцов, причем запечатляются у них отличительные признаки их матерей в качестве «образцов» самок своего вида. Следовательно, на врожденное узнавание общих видоспецифических признаков здесь, путем облигатного научения, накладывается распознавание признаков самки своего вида.

Формирование материнского поведения. Половое запечатление возможно и у самок. Так, было показано, что самки диких уток женского пола, выращенные с самцами другого вида, в дальнейшем оказывали половое предпочтение именно им, а не самцам своего вида. Однако у самок половое поведение в значительно большей мере определяется врожденными механизмами и более сложным обучением. В частности, как показали многочисленные эксперименты на обезьянах, самки, выращенные в искусственных условиях, оказываются не способны осуществлять нормальную заботу о новорожденных. Супруги Харлоу вырастили без матерей 55 обезьян. Когда они стали половозрелыми, лишь одна обезьяна проявила интерес к половому партнеру. Среди 90 других обезьян, выращенных с помощью манекена, только 4 стали родителями, но и они очень плохо относились к своим детенышам. Некоторые из них все время проводили сидя на одном месте, в полном безразличии к окружающим. Другие принимали странные позы или неестественно извивались. Отсутствие материнской заботы отложило на них отпечаток на всю жизнь.

В раннем детстве детеныши макаков-резусов проводят очень много времени на руках у

матери, тесно прижавшись к ней в положении живот к животу. В этот период главную роль играют две группы рефлексов. К первой относятся рефлексы, связанные с кормлением, а также реакция «цеплянья» и, возможно, другие двигательные рефлексы, помогающие детенышу держаться возле соска (например, стремление карабкаться вверх). Ко второй группе относятся двигательные реакции, помогающие детенышу установить и сохранять положение живот к животу. Однако подобное поведение детенышей было бы совершенно не эффективным, если бы не было пассивного или активного содействия со стороны матери. Мать укачивает, кормит молоком, обыскивает своего детеныша, удерживает его около себя и возвращает, если он отошел далеко. В экспериментах И. Харлоу было показано, что это поведение определяется собственным опытом матери в раннем возрасте. У обезьян, выросших с искусственными проволочными «матерями», адекватного материнского поведения не развивается. По-видимому, детеныши резусов обучаются узнавать свою мать в течение первых двух недель жизни.

Период полового созревания. К этому моменту молодые млекопитающие в основном завершают период роста. Завершается смена молочных зубов на постоянные. Совершенствуются и развиваются регуляторные механизмы и функциональные системы. У самцов начинается сперматогенез, а у самок – оогенез. У собак это происходит в среднем в 8–12 месяцев. У животных средней полосы, сезон размножения которых приурочен к весеннему периоду, начало этих процессов может быть несколько отсрочено. Так, например, большинство мелких хищников фактически становятся взрослыми и самостоятельными к наступлению осени, а их половые железы начинают функционировать лишь перед сезоном размножения, т.е. в конце зимы.

У самок животных, размножение которых не носит сезонного характера, половое созревание может происходить в любой сезон. Внешне взросление животных проявляется в том, что они начинают интенсивно метить территорию. К моменту полового созревания млекопитающие более или менее овладевают навыками добывания пищи, спасения от опасности, поиска убежища от непогоды. Дальнейшее совершенствование этих форм поведения продолжается и позже.

Большие изменения происходят и в социальном поведении. Так, например, с наступлением половой зрелости молодая собака пытается всерьез определить свое место в стае. Если подрастающих щенков взрослые собаки просто воспитывают, то с наступлением половой зрелости все меняется. Молодая собака стремится занять все более и более высокое место в иерархии. При этом каждая победа в конфликтной ситуации повышает ее ранг.

Период морфофизиологической зрелости. Физиологическая зрелость у животных наступает с первой течкой у самок и началом устойчивого сперматогенеза у самцов. Развитие половых желез стимулируется гонадотропным гормоном гипофиза. Половые гормоны в крови детенышей появляются довольно рано и обуславливают «сексуальные игры». Постепенное возрастание их уровня в крови способствует началу полноценного сперматогенеза. Интенсивное выделение гипофизом гонадотропного гормона затормаживает и постепенно прекращает рост животного. Однако у многих животных, живущих в группах, эти процессы могут быть временно подавлены гормональными или психическими воздействиями со стороны доминантных особей.

Периоды онтогенеза у копытных. Рассмотренные нами периоды развития типичны для незрелорождающихся млекопитающих, и прежде всего для хищников семейства собачьих. С большими или меньшими отличиями мы находим такие же периоды формирования и у других млекопитающих. Например, у копытных животных период новорожденности продолжается всего два-три часа. Из копытных длиннее всего он у верблюда. Верблюжата рождаются очень слабыми, и период новорожденности у них растягивается иногда до двух-трех суток. Период социализации начинается в возрасте одной-двух недель, когда малыш активно играет

с товарищами. Юношеский период продолжается у копытных примерно с двух месяцев до года. В это время большинство из них покидают мать, но верблюжата, жеребята остаются с ней еще на год, а то и на два. Период молодости заканчивается у копытных к моменту размножения, наступающего у самок обычно в полтора-два года, а у самцов на год позже. Период молодости особенно надолго затягивается у самцов, которых более старшие члены стада не подпускают к самкам. Это характерно для горных баранов, лошадей, антилоп и других животных. Период зрелости заканчивается у разных копытных примерно к восьми-десяти годам, а у лошадей и верблюдов растягивается и до 15–17 лет. Потом наступает старость (Баскин, 1977).

### **13.3. Обучение в процессе онтогенеза**

- 13.3.1. Врожденное поведение
- 13.3.2. Врожденное узнавание
- 13.3.3. Облигатное обучение
- 13.3.4. Запечатление
- 13.3.5. Натуральные условные рефлексы
- 13.3.6. Опосредованное обучение
- 13.3.7. Факультативное обучение и онтогенез
- 13.3.8. Врожденное и приобретаемое в индивидуальном развитии поведения

#### **13.3.1. Врожденное поведение**

Роды и поведение матери и новорожденного хорошо демонстрируют четкий комплекс врожденных поведенческих реакций. Л.М. Баскин убедительно показывает это на примере северных оленей.

«Последим за северным оленем. Мы видим, как у одной из важенок показали копытца передних ножек олененка. Мать, до этого спокойно пасшаяся среди стада, пытается уединиться, выходит на край стада. Начались первые схватки. Оленуха то ложится, то встает. Схватки все чаще. Показалась голова. Мы слышим первый крик малыша, хотя он еще составляет с матерью одно целое. Еще несколько минут и теленок падает на снег. С того времени, как мы заметили ножки, прошло всего полчаса.

Мать вылизывает своего малыша. Околоплодная жидкость, которой он вымазан, имеет сильный запах, очень привлекательный для матери. Соседний олень, заинтересованный запахом, потянулся к олененку, но мать сейчас же атаковала его рогами. Итак, запах теленка – первая «ниточка», которая связала его с матерью.

Мать с олененком одни. Соседние олени ушли уже вперед. Ничто не угрожает малышу, но мать непрерывно кричит. Малыш ей почти не отвечает, поэтому создается впечатление, что важенку заставляет кричать какая-то внутренняя потребность. Через два часа она кричит все реже и, наконец, смолкает. В чем же смысл этого концерта? Мы поймем это, когда увидим через несколько часов, как олененок уверенно отличает голос матери от голоса других оленей. Между матерью и олененком установилась звуковая связь. Однако продолжим наше наблюдение. Прошло всего 20 минут с момента рождения, а олененок уже пробует подняться на ноги. Он учится упорно, несмотря на многочисленные падения. И через час он, наконец, может простоять целую минуту. На белом снегу четко выделяются две фигуры: большая и маленькая, больше поблизости ничего и никого нет. И мы интуитивно догадываемся, что раз олененок тянется именно к матери, следовательно, он наделен врожденной реакцией двигаться именно к большому темному предмету, а не от него. Это легко проверить: мы отгоняем в сторону важенку, подходим к олененку, и он старается подойти к человеку точно так же, как к оленю. Каждый раз, оказавшись под матерью, олененок вскидывает голову. И при затемнении сверху доской он тоже будет поднимать голову. Мы наблюдаем одну из врожденных реакций, помогающих олененку найти вымя матери.

Вот важенка легла, а олененок упорно бродит вокруг нее, пытается подлезть под мать. Если взять его на руки, он точно так же будет подлезать под рукав куртки, под руку.

Несколько часов мы следим за олененком. Снова и снова он повторяет попытки найти вымя, сосет шерсть, чмокая губами, тычется под шею, под грудь матери, чаще всего под живот, потому что она лижет его против шерсти, а олененок старается стоять к матери головой. Мать как бы подталкивает олененка под себя, к вымени. И, наконец, первые пять минут сосания. После этого уставший олененок лег, а его мать начала кормиться – разгребает снег и выедает ягель. Если повторить наблюдения несколько раз, можно убедиться, что ни одно движение матери и олененка не являются случайными. Все они в том или ином порядке, реже или чаще повторяются. Мало того, мы скоро заметим, что некоторые последовательности движений и поз животных также все время повторяются. Небольшое нарушение движений (например, хромота) – и олененка ждет гибель: он не научится принимать позу сосания, а мать ничем не сможет ему помочь.

Наблюдая за формированием отношений матери и олененка, мы убедились, что этих двух животных объединяет только набор врожденных реакций. Никакого элемента сознательного участия матери в судьбе олененка нет. Мы взяли малыша на руки. Мать в двух шагах: смотрит прямо на него, но не узнает, бегаёт вокруг, нюхает следы. А перемена небольшая, – олененок не стоит на снегу, а его приподняли вверх. Рядом с нашей подопытной парой случилось несчастье – у важенки родился мертвый олененок. Пробуем подсадить нашего олененка к приемной матери – она охотно его приняла, лижет. Если сделать такую попытку с важенкой, у которой погиб олененок шести и более часов от роду, эксперимент будет неудачным: важенка хорошо различает запах своего и чужого малыша. Наблюдения показывают, что это связано со временем первого кормления. Именно запах молока (им запачкана головка олененка) и запах фекалий помогают важенке опознать своего.

Оставив олененка, мы пытаемся вернуть его матери – тихонько отходим в сторону. Но олененок упорно следует за нами. Не помогают ни отталкивание, ни попытки отходить быстрее. Врожденный рефлекс следования заставляет олененка изо всех сил поспевать за ведущим. И, очевидно, он еще не способен разобрать – мать это или кто-то иной. Теперь мы понимаем, почему мать старалась уединиться, прогоняла соседних оленей. Ведь в противном случае олененок следовал бы за каждым встречным оленем, процесс запоминания им облика матери был бы нарушен.

Поговорка «материнская любовь слепа» верна в буквальном смысле. Зверь бывает вполне спокоен за свое дитя, если чует его запах, если вымя вовремя освобождается от молока. Голоса детенышей обычно матери различают с трудом, так же как их внешний облик. Ясно, что и сосать, и приобрести запах «своего» случайно может и детеныш другого вида. Так объясняются случаи усыновления оленухами чужих оленят.

Множественно повторяя свои наблюдения, мы убеждаемся, что очень многих рефлексов, столь характерных для взрослых северных оленей, в первые дни, а в некоторых случаях и месяцы, олененок не имеет. Ветер, уклон местности, снег, стадо, собака – все это раздражители, еще не имеющие для него никакого значения. Пока все поведение олененка связано лишь с матерью». (Баскин, 1977.)

### **13.3.2. Врожденное узнавание**

Каждый только что появившийся на свет детеныш уже обладает неким комплексом врожденных реакций, позволяющим ему сразу же после рождения адекватно реагировать на окружающую среду, что особенно важно для зрелорождающихся животных. Эти поведенческие акты осуществляются при наличии определенных стимулов внешней среды – релизеров, или ключевых раздражителей. Врожденную реакцию на ключевой раздражитель К.Э. Фабри назвал врожденным узнаванием. Так, детеныши, родившиеся слепыми, в первый же день после рождения ориентируются в пространстве по тактильным раздражениям и таким образом находят источник пищи – соски матери. На каждое легкое прикосновение они реагируют

движением в сторону раздражителя: при раздражении переднего конца головы перемещаются вперед, при прикосновении к спине или хвосту поворачиваются назад. Так же, как и большинство врожденных реакций, врожденное узнавание всегда обогащается, корректируется или перестраивается в результате приобретения раннего опыта, проявляющегося в разных формах постнатального научения.

Птенцы куриных птиц, первоначально одинаково реагирующие на каждый подвижный объект, появляющийся над ними, вскоре научаются распознавать безопасные объекты. Это происходит путем привыкания: после неоднократного затаивания в ответ на появление в поле зрения безобидного объекта (листа, безобидной птицы и т.п.) эта реакция ослабевает и, наконец, совсем исчезает. Таким образом, мы имеем здесь дело с уточнением, дифференцировкой врожденного узнавания путем приобретения раннего опыта. Результатом этого процесса является в данном случае дифференцированное распознавание безопасных объектов.

У копытных, рождающихся зрячими, наибольшее значение для появления пищевой реакции имеет зрительная и слуховая рецепция, хотя они также реагируют на общий для всех млекопитающих раздражитель – прикосновение мордочки к теплой поверхности. Особенно сильным раздражителем для них является затемнение над головой, вызывающее характерный двигательный ответ, который заключается в закидывании головы, сосательных движениях и выделении слюны. Врожденная реакция на затемнение над головой позволяет понять всю последовательность поведения новорожденного при первом акте сосания у копытных. Сразу после родов овца-матка начинает облизывать ягненка. При этом она через некоторое время становится над ним. Это вызывает затемнение над головкой, ягненок закидывает голову и «находит» сосок. Таким образом, возбуждается и координируется первый акт сосания у зрелорождающегося животного. Кроме зрительного, большую роль играет тактильное раздражение боковых поверхностей туловища и анальной области ягненка. Механическое раздражение этих частей тела также вызывает закидывание головы и пищевую реакцию.

Подобные сформированные к моменту рождения рефлекторные акты имеют место у многих видов копытных, такая же реакция наблюдалась у новорожденного жирафа.

### **13.3.3. Облигатное обучение**

Врожденное узнавание входит в состав комплекса облигатного обучения. Это форма обучения, которая в естественных условиях совершенно необходима для выполнения важнейших жизненных функций, т.е. относящихся к видоспецифическому, инстинктивному поведению. Облигатное обучение и врожденное поведение, в частности врожденное узнавание, теснейшим образом связаны друг с другом в единый комплекс. Характерным признаком облигатного обучения является также то, что оно может осуществляться только на протяжении определенных, так называемых чувствительных периодов онтогенеза.

### **13.3.4. Запечатление**

Важным и характерным компонентом раннего постнатального периода является запечатление, или импринтинг. Это форма облигатного обучения, при котором очень быстро фиксируются в памяти отличительные признаки объектов инстинктивных поведенческих актов. Поэтому запечатление иногда квалифицируют и как перцептивное научение, направленное на распознавание «незнакомому» в дополнение к «знакомому», т.е. врожденному узнаванию. Результаты запечатления отличаются исключительной прочностью, необратимостью.

Особенно четко импринтинг проявляется в реакции следования, наиболее типичной для копытных. Эта врожденная реакция является основой образования стадных отношений, но в самые первые дни жизни она обеспечивает контакт с матерью, которая вынуждена передвигаться в процессе пастбы. Еще Сполдинг установил, что при реакции следования объектом запечатления может быть не только любой представитель данного вида, но и другое животное или человек и даже неживой, но подвижный объект. Важно лишь, чтобы это был первый



передвигающийся объект, увиденный в жизни. Отмеченная выше необратимость запечатления проявляется в чрезвычайной прочности реакции следования: практически объект запечатления не может в этом качестве заменяться другим объектом, и переучивание на другой объект, как правило, возможно лишь в специальных лабораторных условиях и то лишь с большим трудом.

### 13.3.5. Натуральные условные рефлексy

Стадный рефлекс появляется постепенно. Внешний облик одного или группы животных своего вида запоминается как положительный фактор среды. Он становится возбудителем стадного рефлекса у молодого животного. Стадный рефлекс образуется и существует на основе врожденного оборонительного рефлекса. Именно ощущение большей безопасности среди подобных себе подкрепляет до этого безразличный раздражитель – стадо, превращая его в условно-рефлекторный. Стадный рефлекс вырабатывается у всех животных данного вида и закрепляется на всю жизнь.

Подобные рефлексы назвали натуральными условными, подчеркивая словом «натуральные» их близость к биологическим видовым особенностям животных. Эти рефлексы характерны для данного животного так же, как строение его зубов или окраска. Помимо стадных, к ним относятся многие пищевые, ориентировочные, терморегуляционные и другие.

Натуральные условные рефлексы образуются в определенный период жизни животного. В первые часы жизни малыши учатся узнавать голос и облик матери, запоминают позу сосания молока. Когда исследователи кормили из бутылочки зверей, отнятых у матерей сразу после рождения, те начинали относиться к ним, как к родителям: повсюду ходили за ними, а проголодавшись, просили есть. Уже будучи взрослыми, такие звери не пугаются, как остальные, когда человек приходит в стадо, а подбегают к нему.

В течение первых недель вырабатываются рефлексы общения с животными своего вида (социальные). В определенный период жизни животные научаются отличать съедобную пищу от негодной. Зачастую это происходит при наблюдении за тем, как кормится мать. Приобретенные навыки сохраняются на всю жизнь и изменяются с большим трудом. Так, в 60–е гг. прошлого столетия около 5 тысяч северных оленей были перегнаны из тундр Северной Камчатки на юг в таежную зону. В результате почти все эти олени погибли от голода. По словам пастухов, они умели добывать корм лишь из-под снега, но не догадывались питаться висящими на деревьях лишайниками – одним из основных кормов в таежной зоне.

Представления о натуральных условных рефлексах связаны с развитием идеи о неоднородности естественных раздражителей как стимулов поведения животных. В опытах Д.А. Бирюкова утки, до этого с большим трудом запоминавшие сигналы типа звонка, после двух-трех повторов вырабатывали условный рефлекс на хлопок по воде, очевидно, напоминавший им хлопанье крыльев взлетающей с воды утки. Д.А. Бирюков предложил называть такие сигналы адекватными раздражителями, подчеркивая тем самым соответствие этих сигналов всему настрою нервной системы данного животного (Баскин, 1977). Именно адекватные раздражители в большей степени определяют поведение животных в природе. Строение тела животных и особенности их органов чувств эволюционно приспособлены к восприятию и реагированию на такие сигналы.

Животное с достаточным набором натуральных условных рефлексов уже подготовлено для того, чтобы выжить. Однако на этом его обучение отнюдь не заканчивается. Необходимо еще целый ряд условных рефлексов, детализирующих знакомство животного со средой.

Необходимо выделить группу условных рефлексов, вырабатывающихся у всех животных, входящих в данное стадо, и рефлексы более случайные, без которых животное зачастую может прожить. Например, все звери запоминают характерные для данной местности способы добычи корма, сезонные кормовые уголья, пути миграций, способы спасения от хищников. Можно привести такие примеры:

– навык многих копытных восполнять недостаток солей в организме морской водой

или из минеральных источников и месторождений соленоватых глин;

– сезонные перекочевки рыб из мест наживки к местам нереста;

– восприятие многими животными криков птиц как сигнала приближения хищника;

– уход копытных при нападении хищников на неприступные для них скалы.

Значительная часть подобных навыков приобретается в результате подражания родителям или старшим товарищам.

### 13.3.6. Опосредованное обучение

Почти у всех видов млекопитающих и птиц, а также у многих видов рыб имеет место явление, которое мы называем опосредованным обучением: это взаимообучение животных, приобретение ими при общении новых элементов поведения, повышающих устойчивость, «надежность» популяции в борьбе за существование. Опосредованное обучение обычно происходит на основе врожденной способности животных к подражанию, часто подкрепляется определенной сигнализацией и закрепляется памятью. Можно говорить о двух типах опосредованного обучения, постоянно переплетающихся и дополняющих друг друга: обучение в несемейных группах животных и обучение в семейных группах.

Сигнальная преемственность. В постнатальном периоде наиболее важным является обучение в семейных группах. Обучение молодых животных их родителями, хорошо развитое у птиц и млекопитающих, приводит к определенной семейной преемственности поведенческих традиций, поэтому его называют сигнальной преемственностью.

Это явление происходит в результате так называемого биологического контакта поколений и представляет собой чисто функциональную преемственность приспособительных реакций. При этом предшествующие поколения путем научения передают последующим накопленную ими информацию и соответствующие особенности поведения. Сами эти особенности не закреплены генетически, но настойчиво передаются потомству в силу подражания родителям или при помощи специальной сигнализации. Сигнальная преемственность стала как бы дополнительным звеном между врожденными элементами поведения, относительно стабильными, и индивидуально приобретаемыми элементами, чрезвычайно лабильными. Она значительно обогатила и усовершенствовала поведенческий комплекс животных, объединив опыт многих поколений и способствуя образованию у них разнообразной и сложной сигнализации.

В основе подобного обучения лежит импринтинг. Именно запечатление родителей и стремление на какой-то срок им подчиняться и подражать создают прочную основу для сигнальной преемственности. Далее следует целая система воспитания этих молодых животных, включающая подражание, следование, целый ряд сигналов, а нередко поощрения и наказания. У некоторых позвоночных животных этот период обучения длится недолго, а у других весьма длительное время.

У представителей класса рыб сигнальная преемственность, как правило, отсутствует, хотя, как было показано выше, обучение в стаях («групповое обучение») происходит у них очень широко.

У птиц сигнальная преемственность развита очень сильно. Известно, что почти все их виды – и птенцовые, и выводковые воспитывают своих птенцов, обучают их. Это обучение охватывает широкие области жизни: защита от врагов, питание и добывание пищи, полет, ориентация, многие сигналы, особенности пения и т.п.

К. Лоренц (1970) описывает особенности обучения птенцов у галок и заключает: «Животное, не осведомленное от рождения инстинктом о своих врагах, получает от более старых и опытных особей своего вида информацию о том, кого и чего следует бояться. Это поистине традиция, передача индивидуального опыта, приобретенных знаний от поколения к поколению». Описывая обучение птенцов родителями у птиц отряда воробьиных, А.Н. Промптов приходит к выводу, что «из поколения в поколение передается довольно сложный «арсенал»

навыков, составляющих биологические «традиции вида», не являющиеся наследственными, но в большей своей части представляющие как раз самые тонкие «уравновешивания» организма с условиями среды» (Мантейфель, 1980).

У выводковых птиц птенцы с первого же дня жизни всюду следуют за матерью, подражая ей, копируя ее движения и подчиняясь ее сигналам. Таким образом, они быстро научаются объектам и способам питания, а также распознаванию своих врагов и способам защиты (затаивания) при тревожных сигналах самки.

У птенцовых птиц можно выделить два периода сигнальной преемственности. Первый – начальный период – от вылупления до вылета из гнезда. Это период запечатления родителей и обстановки. Вторым – активный период, когда оперившиеся птенцы выходят из гнезда, обучаются летать и следуют за родителями, подчиняясь их сигналам. Именно в этот активный период у птенцов образуется огромное количество условных рефлексов и формируются основные черты поведения взрослой птицы. При этом родители, конечно, бессознательно, действуют часто по определенным программам.

Так, выводок чомги, покинув гнездо, чередует плавание и ныряние в воде с обогревом на спине родителей. Птица сбрасывает птенцов в воду и регулирует время их плавания, не давая им вернуться к себе на спину. По мере роста птенцов взрослая птица увеличивает время их пребывания в воде.

Б.П. Мантейфель (1980) наблюдал, как самец большой синицы обучал своих летных птенцов маневрировать следующим образом. Он брал в экспериментальной кормушке кусок пищи и, подлетев к сидящим на ветке птенцам, садился около, а затем улетал, маневрируя между ветвями, за ним летела вся стайка птенцов. Через некоторое время самец садился на ветку и давал кусок первому подлетевшему птенцу. Это повторялось многократно. Самка большого пестрого дятла, взяв из той же кормушки кусок хлеба, летела в сопровождении птенца к своей «кузнице», вставляла туда кусок и отлетала в сторону, как бы приучая птенца пользоваться «кузницей». Подобных примеров можно привести множество.

Многие черты в поведении птиц, входящие в «видовой стереотип их поведения», формируются в онтогенезе на базе опосредованного обучения и сигнальной преемственности. Это было хорошо показано на примере пения и некоторых акустических сигналов птиц, имеющих в природе определенный видовой стереотип. Так, наблюдения А. Промптова и Е. Лукиной показали, что у воробьиных птиц, которые отличаются упрощенной песней, например: зеленушка, овсянка обыкновенная, лесной конек и др. – нормальное формирование песни происходит без влияния со стороны «учителя». Однако у большинства видов птиц, обладающих более сложной песней, она не может сложиться без имитации песни взрослых самцов своего вида. Для формирования нормальной песни необходимо, чтобы птенец с первых дней жизни имел возможность слышать поющего неподалеку самца. У выкормышей, выросших в изоляции, формируется абортное пение, иногда весьма отличающееся от песни особей своего вида. В отсутствие поблизости поющих самцов ювенильное щебетание сохраняется долго – до трех лет.

К.А. Вилкс и Е.К. Вилкс (1958) провели огромную и необычайно интересную работу по массовому перекладыванию яиц и птенцов одних видов птиц в гнезда других видов. В результате этой работы оказалось, что в ряде случаев из птенцов-самцов в дальнейшем получались как бы «поведенческие гибриды», морфологически они обладали всеми признаками своих основных родителей, а их песни соответствовали песням приемных родителей. Так, одни мухоловки-пеструшки пели, как горихвостки, другие – как большие синицы, а третьи – как пеночки-трещотки. Хотя в природе эти птенцы как в гнездовом, так и в послегнездовом периодах имели возможность слышать песни многих птиц (в том числе и птиц своего вида), но имитировали они, как правило, только приемных родителей. Таким образом, в формировании песни исследованных певчих птиц решающей оказывается имитация. Этот процесс происходит главным образом после вылета молодой птицы из гнезда, т.е. в активный период сигнальной преемственности. Сложившаяся же в первом году песня в последующие годы не меняется.

Местные напевы птиц разных регионов представляют собой результат обучения и создания местных акустических семейных линий. Так, любителям птичьего пения широко известны курские, орловские и воронежские соловьи.

Сигнальная преемственность у млекопитающих развита в меньшей степени. Она, так же как и у птиц, начинается с запечатления и реакций следования. Обучение родителями детенышей описано для многих видов. Это выдры, волки, медведи, дельфины и др.

Большое биологическое значение имеет опосредованное обучение и для полового и материнского поведения.

### **13.3.7. Факультативное обучение и онтогенез**

В отличие от облигатного, факультативное обучение представляет собой приобретение индивидуального опыта, который зависит от частных условий жизни особи и не является необходимым для всех представителей данного вида в качестве компонента их инстинктивного поведения. Факультативное обучение модифицирует, совершенствует и приспособляет видоспецифическое, врожденное поведение в соответствии с особыми, частными, преходящими, а зачастую и случайными элементами среды обитания особи, поэтому факультативное научение носит сугубо индивидуальный характер, оно не приурочено к определенным чувствительным периодам и отличается большой лабильностью и обратимостью.

Между облигатным и факультативным обучением не всегда можно провести резкую грань, и в реальном поведении животных, особенно молодых, зачастую обнаруживаются сочетания этих двух категорий приобретения индивидуального опыта. Наиболее четко и часто факультативное научение проявляется в виде разного рода навыков, обеспечивающих индивидуально приспособительную деятельность.

### **13.3.8. Врожденное и приобретаемое в индивидуальном развитии поведения**

При анализе любого проявления психической деятельности постоянно встает вопрос о врожденных и приобретаемых компонентах поведения. Что же получает особь в наследство от предыдущих поколений в генетически фиксированном врожденном виде и чему она должна научиться в порядке приобретения индивидуального опыта? Современное понимание взаимоотношений врожденного и благоприобретенного в онтогенезе поведения животных исходит из признания не только наличия, но и взаимообусловленности этих компонентов. Процесс онтогенеза поведения открывается нам во всей его сложности и противоречивости как подлинно диалектическое формирование качественно нового в результате количественных преобразований первичных функциональных состояний развивающегося организма.

Взаимопроникновение и различные сочетания безусловно– и условно-рефлекторных элементов в онтогенезе поведения побудили Л.В. Крушинского выдвинуть тезис об унитарных реакциях, под которыми он понимает акты поведения, имеющие сходное внешнее выражение при различных способах их формирования. Унитарные реакции представляют собой «единые, целостные акты поведения, в которых объединены, интегрированы условные и безусловные рефлексы», они направлены «к выполнению определенного акта поведения, имеющего разные пути осуществления и в то же время определенный шаблон конечного исполнения». Соотношение условных и безусловных рефлексов в унитарной реакции не строго фиксировано, а сама она направлена на выполнение одиночного приспособительного действия. В ходе онтогенеза унитарные реакции интегрируются, в форме многоактного поведения, связанного с обеспечением основных биологических потребностей организма. Эти формы поведения не являются простой суммой унитарных реакций, а обладают гибкой структурой, что позволяет животному приспосабливаться в процессе своего развития к самым различным условиям жизни.

## **Словарь терминов**

онтогенез  
периоды развития  
метаморфоз  
стадия личинки  
схемы периодизации  
эмбриональное научение  
пренатальный период  
постнатальный период  
эмбриональный период  
внутриутробный период  
период новорожденности  
период смешанного вскармливания  
период полового созревания  
период морфофизиологической зрелости  
ювенильный период  
неонатальный период  
ранний постнатальный период  
игровой период  
подростковый период  
преадультный период  
реакция скупивания  
слетки  
рефлекс «Что такое?»  
сенсорная депривация  
игровая деятельность  
манипуляционные игры  
локомоторные игры  
трофейные игры  
сексуальные игры  
совместные игры  
одиночные игры  
половое запечатление  
импринтинг  
реакция следования  
врожденное узнавание  
облигатное обучение  
перцептивное научение  
натуральные условные рефлексы  
стадный рефлекс  
опосредованное обучение  
сигнальная преемственность  
игровая сигнализация

## **Вопросы для самопроверки**

В чем заключается принципиальное отличие процесса онтогенеза, у животных имеющих стадию личинки, и у тех, которые ее не имеют?

Перечислите основные периоды онтогенеза позвоночных животных.

Охарактеризуйте каждый из периодов онтогенеза.

Что такое эмбриональное научение?

Каким путем осуществляется взаимодействие между организмом матери и плодом у

млекопитающих?

Расскажите о способах контактах птиц с птенцами до их вылупления.

В чем заключается преадаптивное значение эмбрионального поведения?

В чем, по мнению Л.А. Орбели, заключается преимущество незрелорождения?

В чем отличия процесса онтогенеза зрело- и незрелорождающихся животных?

Расскажите о развитии поведения млекопитающих в ранний постнатальный период.

В чем заключается сходство в развитии незрелорождающихся млекопитающих и птенцовых птиц?

В чем заключается сходство в развитии зрелорождающихся млекопитающих и выводковых птиц?

Чем отличается развитие социальных отношений детенышей в период социализации и в ювенильный период?

С чем связано усиление проявления пассивно-оборонительной реакции детенышей в ювенильный период?

Какую роль играет игровая деятельность для формирования поведения животных?

В чем заключается биологический смысл манипуляционных игр?

В чем заключается биологический смысл локомоторных игр?

В чем заключается биологический смысл трофейных игр?

В чем заключается биологический смысл сексуальных игр?

В чем заключается биологический смысл совместных игр?

Расскажите о воспитательных мерах осуществляемых родителями по отношению к детенышам.

Какое значение для развития полового поведения имеет половое запечатление?

Какую роль для развития поведения играет врожденное узнавание?

Какую роль для развития поведения играет импринтинг?

Какую роль для развития поведения играет реакция следования?

Какую роль для развития поведения играет перцептивное научение?

Какую роль для развития поведения играет натуральные условные рефлексы?

Какую роль для развития поведения играет опосредованное обучение?

Какую роль для развития поведения играет сигнальная преемственность?

### **Список литературы**

Баскин Л.М. От одиночества к стаду. М., 1977

Баскин Л.М. Олени против волков. М., 1976.

Баскин Л.М. Этология стадных животных. М., 1986.

Бибиков Д.И. (отв. ред). Волк: происхождение, систематика, морфология, экология. М., 1985.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.; Л., 1937.

Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж. И. Основы этологии и генетики поведения. М., 2002.

Крушинская Н.Л., Лисицына Т.Ю. Поведение морских млекопитающих. М., 1983.

Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. М, 1980.

Панов Е.Н. Бегство от одиночества. М., 2002.

Слоним А.С. Инстинкт. Л., 1967.

Тинберген Н. Поведение животных. М., 1978.

Шовен Р. Поведение животных. М., 1972.

Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М, 1999.

Сотская М.Н. Биологические основы формирования поведения собак. Клуб служебного собаководства, Спб.; М., 1987. С. 82–97.

Хяутин С.Н., Дмитриева Л.П. Организация раннего видоспецифического поведения. М., 1991.

## **Темы курсовых работ и рефератов**

Периодизация онтогенеза позвоночных животных.

Развитие поведения позвоночных в пренатальный период.

Развитие поведения позвоночных в ранний постнатальный период.

Развитие поведения позвоночных в период социализации.

Развитие поведения позвоночных в ювенильный период.

Развитие полового поведения позвоночных в онтогенезе.

Половое запечатление и его значение для полового поведения позвоночных.

Обучение в период онтогенеза.

Сходство и различие онтогенеза зрело- и незрелорождающихся млекопитающих.

Сходство и различие онтогенеза птенцовых и выводковых птиц.

Сходство и различие онтогенеза птиц и млекопитающих.

п. 14.1., п. 14.2., п. 14.3., п. 14.4.

## **ТЕМА 14. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ**

14.1. Предмет сравнительной психологии

14.2. Истоки психики живых существ

14.3. Эволюция психики

14.4. Сравнительный анализ психики человека и высших антропоидов

### **14.1. Предмет сравнительной психологии**

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

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

2. Наука, объединяющая зоопсихологию и психологию человека.

З.А. Зорина, И.Н. Полетаева и Ж.А. Резникова (2002) определяют предмет сравнительной (или экспериментальной) психологии как изучение способности к обучению животных разных таксономических групп. Они указывают, что в настоящее время сравнительная психология животных как направление ориентирована на изучение эмоциональных реакций, разных форм обучения, развитие поведения у представителей более широкого спектра видов. В иностранной литературе сравнительно-психологическими обычно называют исследования способностей животных к обучению и рассудочной деятельности, проводящиеся в лабораторной обстановке.

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

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

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

## 14.2. Истоки психики живых существ

Психика – общее понятие, объединяющее многие субъективные явления, изучаемые психологией как наукой. В философии издавна существуют два различных подхода к пониманию природы и проявления психики: материалистический и идеалистический. Согласно материалистическому – психические явления представляют собой результат функционирования высоко организованной живой материи, самоуправления развитием и самопознания.

В соответствии с идеалистическим пониманием психики в мире существует не одно, а два начала: материальное и идеальное. Они независимы, вечны, не сводимы один к другому и не выводимы друг из друга. Взаимодействуя в развитии, они тем не менее развиваются по своим законам. На всех ступенях своего развития идеальное отождествляется с психическим.

Согласно представлениям материалистов, психические явления возникли в результате длительной биологической эволюции живой материи и в настоящее время представляют собой высший итог ее развития. Это произошло спустя весьма длительный период после зарождения жизни на Земле. Поначалу живое вещество обладало лишь биологическими свойствами раздражимости и самосохранения, проявляющимися через механизмы обмена веществ с окружающей средой, собственного роста и размножения. Позднее, уже на уровне более сложно организованных живых существ, к ним добавились чувствительность и готовность к научению. Подобную ситуацию мы наблюдаем у одноклеточных живых существ, относящихся к типу простейших. Им уже свойственны близкие к психике явления, а именно: способность к реагированию на изменения внутренних состояний и внешнюю активность на биологически значимые раздражители, а также память и способность к элементарному научению через пластичные, приспособительные изменения поведения.

Первые признаки жизни на Земле появились 2–3 миллиарда лет назад, сначала в виде постепенно усложняющихся химических, органических соединений, а затем и простейших живых клеток. Они положили начало биологической эволюции, связанной со свойственной живому способностью к развитию, размножению и передаче генетически закрепленных свойств по наследству. Позднее, в процессе эволюционного самосовершенствования живых существ, у них появился специальный орган, взявший на себя функцию управления развитием, поведением и воспроизводством. Это – нервная система. По мере ее усложнения и совершенствования шло развитие форм поведения и наложение уровней психической регуляции жизнедеятельности, как то: ощущения, восприятие, память, представления, мышление, сознание, рефлексия.

Важным стимулом к развитию психики явилось усложнение самих условий жизни, требовавшее изменения строения организма, появления способности отражать мир, лучше ориентироваться в нем, что было возможно только при наличии у животных сложной нервной системы и высших уровней психического отражения. Таким образом, первопричиной совершенствования психики явилась сама действительность. Такова общая точка зрения на происхождение и развитие психики, разделяемая материалистами.

Согласно же мнению ученых, склонных к идеалистической философии, психика не является свойством живой материи и не есть продукт ее развития. Она, как и материя, существует вечно. Так же как в преобразовании со временем материального можно выделить низшие и высшие формы, в эволюции идеального (психического) можно отметить свои элементарные и простейшие формы, определить собственные законы и движущие силы развития.

## 14.3. Эволюция психики

14.3.1. Концепция Леонтьева – Фабри

14.3.2. Элементарная сенсорная психика

14.3.3. Перцептивная психика

Эволюция психики живых организмов Земли осуществлялась на основе всех общих за-



кономерностей этого процесса. Повышение общего уровня жизнедеятельности организмов, усложнение их взаимоотношений с окружающим миром приводило в ходе эволюции к необходимости более интенсивных контактов со всем многообразием среды обитания, к совершенствованию передвижения и к активному обращению с окружающими предметами. Совершенствование ориентации во времени и пространстве, способствующее выживанию наиболее приспособленных особей, могло обеспечить только усложнение поведения и психического отражения. При этом необходимо обратить внимание на взаимозависимость и параллелизм развития психики и двигательной активности. Как указывает К.Э. Фабри, именно движение (первично локомоция, а впоследствии и манипулирование) являлось решающим фактором эволюции психики. С другой стороны, без прогрессивного развития психики не могла бы совершенствоваться двигательная активность животных, не могли бы осуществляться биологически адекватные двигательные реакции и, следовательно, не могло бы быть эволюционного развития.

Конечно, психическое отражение не оставалось неизменным в ходе эволюции, а само претерпевало глубокие качественные преобразования.

### **14.3.1. Концепция Леонтьева – Фабри**

Относительно становления и развития психики и поведения у животных существует целый ряд гипотез.

Одну из них, касающуюся стадий и уровней развития психического отражения, от простейших животных и до человека, в своей книге «Проблемы развития психики» выдвигает А.Н. Леонтьев.

В основу описанных им стадий психического развития Леонтьев положил признаки наиболее глубоких качественных изменений, которые претерпела психика в процессе эволюции животного мира. Согласно этой концепции, в развитии психики и поведения животных можно выделить ряд стадий и уровней. А.Н. Леонтьев выделял две основных стадии развития психики: элементарную сенсорную и перцептивную. Первая включает в себя два уровня: низший и высший, а вторая – три уровня: низший, высший и наивысший. Каждая из стадий и соответствующие ей уровни характеризуются определенным сочетанием двигательной активности и форм психического отражения. Как отмечал А.Н. Леонтьев, в процессе эволюционного развития эти процессы тесно взаимосвязаны. Совершенствование движений ведет к улучшению приспособительной деятельности организма, которая, в свою очередь, способствует усложнению нервной системы, расширению ее возможностей, создает условия для развития новых видов деятельности и форм отражения. Все это вместе взятое способствует совершенствованию психики.

Четкая, наиболее существенная грань проходит между элементарной сенсорной и перцептивной психикой, знаменуя собой основную веху грандиозного процесса эволюции психики.

Элементарную сенсорную психику Леонтьев определяет как стадию, на которой деятельность животных «отвечает тому или иному отдельному воздействию свойству (или совокупности отдельных свойств) в силу существенной связи данного свойства с теми воздействиями, от которых зависит осуществление основных биологических функций животных. Соответственно отражение действительности, связанное с таким строением деятельности, имеет форму чувствительности к отдельным воздействующим свойствам (или совокупности свойств), форму элементарного ощущения».

Стадия же перцептивной психики, по Леонтьеву, «характеризуется способностью отражения внешней объективной действительности уже не в форме отдельных элементарных ощущений, вызываемых отдельными свойствами или их совокупностью, но в форме отражения вещей». Деятельность животного определяется на этой стадии тем, что выделяется содержание деятельности, направленное не на предмет воздействия, а на те условия, в которых этот предмет объективно дан в среде. «Это содержание уже не связывается с тем, что побуж-

дает деятельность в целом, но отвечает специальным воздействиям, которые его вызывают».

Подобное подразделение, однако, слишком поверхностно и не охватывает всего многообразия животного мира.

Позднее, с учетом многих исследований, касающихся поведения, эта гипотеза была доработана и уточнена К.Э. Фабри. Поэтому рассматриваемую в нашем учебном курсе гипотезу развития психики принято называть концепцией Леонтьева – Фабри.

К.Э. Фабри считает, что как в пределах элементарной сенсорной, так и в пределах перцептивной психики следует выделить существенно различающиеся уровни психического развития: низший и высший, допуская при этом существование и промежуточных уровней. Важно отметить, что крупные систематические группы животных не всегда и не вполне укладываются в эти рамки. Это неизбежно, так как в пределах крупных таксонов, например классов, подтипов или типов, всегда имеются роды или виды, стоящие на смежных уровнях психического развития. Это можно объяснить тем, что качества высшего психического уровня всегда зарождаются на предшествующем уровне.

По мнению Фабри, расхождения между психологической и зоологической классификациями обусловлены тем, что морфологические признаки, на которых построена систематика животных, отнюдь не всегда определяют особенности и степень развития психической деятельности последних. Поведение животных представляет собой совокупность функций эффекторных органов животных. А в процессе эволюции именно функция первично определяет форму, строение организма, его систем и органов. Их строение и двигательные возможности лишь вторично определяют характер поведения животного и ограничивают сферу его внешней активности.

Этот диалектический процесс, однако, осложняется еще возможностями многопланового решения задач и компенсаторными процессами в области поведения. Это означает, что если животное в данных условиях лишено возможности решить биологически важную задачу одним путем, оно, как правило, имеет в своем распоряжении еще другие, резервные возможности. Так, одни эффекторы могут замениться другими, т.е. разные морфологические структуры могут служить для выполнения биологически однозначных действий. С другой стороны, одни и те же органы могут выполнять разные функции, т.е. осуществляется принцип мультифункциональности. Особенно пластичны морфофункциональные отношения в координационных системах, и, прежде всего, в центральной нервной системе высших животных.

Итак, с одной стороны, образ жизни определяет развитие приспособлений в эффекторной сфере, а с другой стороны, функционирование эффекторных систем, т.е. поведение, обеспечивает удовлетворение жизненных потребностей, обмена веществ в ходе взаимодействия организма с внешней средой.

С точки зрения А.Н. Северцова (см. Хрестомат. 14.1), изменения условий жизни порождают необходимость изменения поведения, а это затем приводит к соответствующим морфологическим изменениям в двигательной и сенсорной сферах и в центральной нервной системе. Но не сразу и даже не всегда функциональные изменения влекут за собой морфологические. Более того, у высших животных зачастую вполне достаточными, а иногда даже наиболее результативными являются чисто функциональные изменения без морфологических перестроек, т.е. адаптивные изменения только поведения. Поэтому поведение в сочетании с мультифункциональностью двигательных органов обеспечивает животным наиболее гибкую адаптацию к новым условиям жизни.

Указанные функциональные и морфологические преобразования определяют качество и содержание психического отражения в процессе эволюции.

При этом врожденное и приобретаемое поведение не являются последовательными ступенями на эволюционной лестнице, а развиваются и усложняются совместно, как два компонента одного единого процесса. Прогрессивному развитию инстинктивного, генетически фиксированного поведения соответствует прогресс в области индивидуально-изменчивого поведения. Инстинктивное поведение достигает наибольшей сложности как раз

у высших животных, и этот прогресс влечет за собой развитие и усложнение у них форм обучения.

### 14.3.2. Элементарная сенсорная психика

Согласно представлениям Леонтьева, стадия элементарной сенсорной психики характеризуется примитивными элементами чувствительности, не выходящими за пределы простейших ощущений. Низший уровень стадии элементарной сенсорной психики, на котором находятся простейшие и низшие многоклеточные организмы, живущие в водной среде, характеризуется тем, что здесь в достаточно развитом виде представлена раздражимость – способность живых организмов реагировать на биологически значимые воздействия среды повышением уровня своей активности, изменением направления и скорости движений. Чувствительность как способность реагировать на биологически нейтральные свойства среды и готовность к научению методом условных рефлексов еще отсутствует. Двигательная активность животных еще не имеет поискового, целенаправленного характера.

На высшем уровне развития этой стадии психики у животных отмечается выделение специализированного органа, осуществляющего сложные манипулятивные движения организма с предметами внешнего мира. Таким органом у низших животных являются челюсти. Они заменяют им руки, которые есть только у человека и некоторых высших живых существ. Челюсти сохраняют свою роль как основной орган манипуляций и исследования окружающего мира в течение длительного периода эволюции, вплоть до освобождения для этой цели передних конечностей животного.

Низший уровень сенсорной психики. На низшем уровне психического развития находится довольно большая группа животных; среди них встречаются и такие животные, которые стоят еще на грани животного и растительного мира (жгутиковые), а с другой стороны, и сравнительно сложно устроенные одноклеточные и многоклеточные животные.

1. Простейшие. К наиболее типичным представителям рассматриваемой здесь группы животных относятся простейшие. Организм представителей этого типа состоит из единственной клетки, обеспечивающей все жизненные потребности животного. Филогенез простейших шел фактически параллельно развитию многоклеточных животных, что нашло свое отражение в формировании у простейших аналогов систем органов, так называемых оргanelл.

На низшей ступени развития жизни у простейших одноклеточных животных наблюдается разнообразное поведение. Под микроскопом в капле воды можно видеть, как движутся, питаются, размножаются и погибают амёбы и инфузории. Сложность движений этих организмов поразительна. О трудностях изучения жизнедеятельности простейших животных проф. В. А. Вагнер остроумно и справедливо пишет: «В термине «простейшие» больше иронии, чем правды. Изучение их жизни не проще, чем изучение сложных организмов».

Движения простейших отличаются большим разнообразием, причем у представителей этого типа встречаются способы локомоции, присущие только им и совершенно отсутствующие у многоклеточных животных. Это, например, своеобразный способ передвижения амёб при помощи «переливания» плазмы из одного участка тела в другой. Другие представители простейших, грегарины, передвигаются своеобразным «реактивным» способом – путем выделения из заднего конца тела слизи, толкающей животное вперед. Существуют и простейшие, пассивно парящие в воде.

Однако большинство простейших передвигаются активно с помощью особых структур, производящих ритмичные движения, – жгутиков или ресничек. Они представляют собой плазматические выросты, совершающие колебательные, вращательные или волнообразные движения. Жгутиками, длинными волосовидными выростами обладают примитивные простейшие – жгутиковые, получившие свое название благодаря этому образованию. С помо-

щью жгутиков тело животного (например, эвглены) приводится в спиралевидное поступательное движение. Более сложным двигательным аппаратом являются реснички, покрывающие в большом числе тело инфузорий. Как правило, реснитчатый покров располагается неравномерно, реснички достигают на разных участках тела различной длины, образуют кольцевидные уплотнения (мембранеллы) и т.п. Так, например, инфузории-стилоухии при помощи этих своеобразных органелл способны не только плавать, но и «бегать» по твердому субстрату, причем как вперед, так и назад. Жгутики и реснички приводятся в движение сокращениями миофибрилл, которые образуют волоконца, мионемы, соответствующие мышцам многоклеточных животных. У большинства простейших они являются основным двигательным аппаратом, причем имеются они даже у наиболее примитивных представителей типа жгутиковых. Мионемы располагаются в строгом порядке, чаще всего в виде колец, продольных нитей или лент, а у высших представителей и в виде специализированных систем. Сложные системы мионем позволяют простейшим производить не только простые сократительные движения тела, но и достаточно разнообразные специализированные локомоторные и не локомоторные движения.

У тех простейших, у которых нет мионем (у амёб, корненожек, споровиков и некоторых других простейших), сократительные движения совершаются непосредственно в цитоплазме. Таким образом, еще задолго до появления мышц перемещение животного в пространстве совершается путем сокращений. Именно сократительная функция, которую у простейших осуществляют мионемы, а у многоклеточных мышцы, обеспечивала все разнообразие и всю сложность двигательной активности животных на всех этапах филогенеза.

Элементарные движения простейших иначе называют кинезами. Типичным примером кинеза является ортокинез – поступательное движение с переменной скоростью. Если, например, на определенном участке существует температурный градиент (перепад температур), то движения инфузории-туфельки будут тем более быстрыми, чем дальше животное будет находиться от места с оптимальной температурой. Следовательно, здесь интенсивность поведенческого (локомоторного) акта непосредственно определяется пространственной структурой внешнего раздражителя.

В отличие от ортокинеза при клинокинезе имеет место изменение направления передвижения. Это изменение не является целеустремленным, а носит характер проб и ошибок, в результате которых животное в конце концов попадает в зону с наиболее благоприятными параметрами раздражителей. Частота и интенсивность этих изменений зависят от интенсивности воздействующего на животное отрицательного раздражителя (или раздражителей). С ослаблением силы действия этого раздражителя уменьшается и интенсивность клинокинеза. В данном случае животное также реагирует на градиент раздражителя, но не увеличением или уменьшением скорости передвижения, как при ортокинезе, а поворотами оси тела, т.е. изменением вектора двигательной активности.

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

Ориентация. Уже на примерах кинезов мы видели, что градиенты внешних раздражителей выступают у простейших одновременно как пусковые и направляющие стимулы. Особенно наглядно это проявляется при клинокинезах. Однако изменения положения животного в пространстве еще не являются здесь подлинно ориентирующими, поскольку они носят ненаправленный характер. Для достижения полного биологического эффекта клинокинетические, как и ортокинетические, движения нуждаются в дополнительной коррекции, позволяющей животному более адекватно ориентироваться в окружающей его среде по источникам раздражения, а не только менять характер движения при неблагоприятных условиях.

Ориентирующими элементами являются у представителей рассматриваемого типа и у

других низших беспозвоночных, стоящих на данном уровне психического развития, простейшие таксисы. В ортокинезах ориентирующий компонент – ортотаксис – проявляется в изменении скорости передвижения без изменения его направления в градиенте внешнего раздражителя. В клинокинезах этот компонент называется клинотаксисом и проявляется в изменении направления движения на определенный угол. Под таксисами понимают генетически фиксированные механизмы пространственной ориентации двигательной активности животных в сторону благоприятных (положительные таксисы) или в сторону от неблагоприятных (отрицательные таксисы) условий среды. Так, например, отрицательные термотаксисы выражаются у простейших, как правило, в том, что они уплывают из зон с относительно высокой температурой воды, реже – из зон с низкой температурой. В результате животное оказывается в определенной зоне термического оптимума (зоне предпочитаемой температуры). В случае ортокинеза в температурном градиенте отрицательный ортотермотаксис обеспечивает прямолинейное удаление от неблагоприятных термических условий. Если же имеет место клинокинетическая реакция, то клинотаксис обеспечивает четкое изменение направления передвижения, ориентируя тем самым случайные клинокинетические движения в градиенте раздражителя (в нашем примере – в термическом градиенте).

Зачастую клинотаксисы проявляются в ритмичных маятникообразных движениях (на месте или при передвижении) или в спиралевидной траектории плывущего животного. И здесь имеет место регулярный поворот оси тела животного (у многоклеточных животных это может быть и только часть тела, например голова) на определенный угол.

Клинотаксисы обнаруживаются и при встрече с твердыми преградами. Например, наткнувшись на твердую преграду (или попав в зону с другими неблагоприятными параметрами среды), инфузория-туфелька останавливается, у нее изменяется характер биения ресничек, и она отплывает немного назад. После этого инфузория поворачивается на определенный угол и снова плывет вперед. Это продолжается до тех пор, пока она не проплывет мимо преграды (или не минует неблагоприятную зону).

В приведенных примерах описывались реакции простейших (в данном случае инфузорий) на температуру и тактильный раздражитель (прикосновение). Речь шла, следовательно, о термо- и тигмотаксисах, в последнем случае – об отрицательном тигмоклонотаксисе, возникающем в ответ на сильное тактильное раздражение (соприкосновение с твердой поверхностью объекта).

Если же, наоборот, туфелька натывается не на твердое препятствие, а на мягкий объект (например, растительные остатки, фильтровальная бумага), она реагирует иначе: при такой слабой тактильной стимуляции инфузория останавливается и прикладывает к этой поверхности так, чтобы максимальный участок тела соприкасался с поверхностью объекта (положительный тигмотаксис). Аналогичная картина наблюдается и при воздействиях других модальностей на направление движения, т.е. положительный или отрицательный характер реакции зависит от интенсивности раздражения. Как правило, простейшие реагируют на слабые раздражения положительно, на сильные – отрицательно, но в целом простейшим больше свойственно избегать неблагоприятных воздействий, нежели активно искать положительные раздражители.

Возвращаясь к тигмотаксисам, важно отметить, что у инфузорий обнаружены специальные рецепторы тактильной чувствительности – осязательные «волоски», которые особенно выделяются на переднем и заднем концах тела. Эти образования служат не для поиска пищи, а только для тактильного обследования поверхностей объектов, с которыми животное сталкивается. Раздражение этих органелл и приводит в описанном примере к прекращению кинетической реакции.

Особенностью тигмотаксисной реакции является то, что она часто ослабевает, а затем и прекращается после прикасания к объекту максимальной поверхностью тела: приставшая к объекту туфелька в возрастающей мере начинает реагировать на иной раздражитель и все больше отделяется от объекта. Затем, наоборот, вновь возрастает роль тактильного раздражителя и т.д. В результате животное совершает возле объекта ритмичные колебательные

движения.

Четко выражена у туфельки и ориентация в вертикальной плоскости, что находит свое выражение в тенденции плыть вверх (отрицательный геотаксис – ориентация по силе земного притяжения). Поскольку у парамеции не были обнаружены специальные органеллы гравитационной чувствительности, было высказано предположение, что содержимое пищеварительных вакуолей действует у нее наподобие органов равновесия –статоцистов высших животных. Обоснованность такого толкования подтверждается тем, что туфелька, проглотившая в опыте металлический порошок, плывет уже не вверх, а вниз, если над ней поместить магнит. В таком случае содержимое вакуоли (металлический порошок) уже давит не на нижнюю ее часть, а, наоборот, на верхнюю, чем, очевидно, и обуславливается переориентация направления движения животного на 180°.

Кроме упомянутых, таксисные реакции установлены у простейших также в ответ на химические раздражения (хемотаксисы), электрический ток (гальванотаксисы) и др. На свет часть простейших реагируют слабо, у других же эта реакция выражена весьма четко. Так, фототаксисы проявляются у некоторых видов амёб и инфузорий.

Светочувствительность. В отличие от инфузорий, у многих жгутиковых, особенно у эвглени, положительный фототаксис выражен весьма четко. Биологическое значение этого таксиса не вызывает сомнений, так как аутотрофное питание эвглени требует солнечной энергии. Эвглена плывет к источнику света по спирали, одновременно, как уже упоминалось, вращаясь вокруг собственной оси. Это имеет существенное значение, так как у эвглени, как и у некоторых других простейших, сильно и положительно реагирующих на свет, имеются хорошо развитые аналоги фоторецепторов. Это пигментные пятна, иногда снабженные даже отражающими образованиями, позволяющими животному локализовать световые лучи. Продвигаясь к источнику света описанным образом, эвглена поворачивает к нему то «слепую» (спинную) сторону, то «зрячую» (брюшную). И каждый раз, когда последняя (с незаслоненным участком «глазка») оказывается обращенной к источнику света, производится корректировка траектории движения путем поворота на определенный угол в сторону этого источника. Следовательно, движение эвглени к свету определяется положительным фотоклинотаксисом, причем в случае попадания ее под воздействие двух источников света попеременное раздражение фоторецептора то слева, то справа придает движению эвглени внешнее сходство с тропотаксисным поведением двустороннесимметричных животных, обладающих парными глазами.

«Глазки» описаны и у других жгутиковых. Особую сложность фоторецепция достигает у одного из представителей динофлагеллят, у которого имеются уже аналоги существенных частей глаза многоклеточных животных, пигментное пятно снабжено не только светонепроницаемым экраном (аналог пигментной оболочки), но и светопроницаемым образованием в форме сферической линзы (аналог хрусталика). Такой «глазок» позволяет не только локализовать световые лучи, но и собирать, в известной степени фокусировать их.

Пластичность поведения простейших. И так, поведение простейших и в моторной и в сенсорной сфере у ряда видов уже достигает известной сложности.

У организмов, лишенных нервной системы, обнаружен целый ряд форм адаптивного поведения, напоминающих обучение.

Сенсибилизация. Сенсибилизацией называется повышение чувствительности организма к воздействию какого-либо агента, способствующей модификации поведения. Ярким примером такого рода может служить так называемое обучение инфузорий.

В обычных условиях инфузории-туфельки передвигаются в воде как бы толчками. Их движения носят хаотичный характер. Никаких закономерностей и ни малейшей целенаправленности в поведении инфузорий не наблюдается.

Если же инфузорию перенести в небольшую емкость, имеющую форму круга, глубиной не больше 1 мм и диаметром 3–5 мм, то ее поведение резко изменится. Сначала она будет

хаотично двигаться по сосуду, изредка натываясь на его стенки. Однако уже через 3–4 мин поведение инфузории изменится: путь ее станет прямолинейным, и вскоре она начнет описывать правильную геометрическую фигуру, форма которой зависит от формы сосуда. Так, в круглом аквариуме это будет почти правильной восьмиугольник; в квадратном – квадрат, расположенный косо по отношению к стенкам аквариума; в пятиугольном сосуде – пятиугольник; в шестиугольном – шестиугольник и т.д. При этом, будучи перенесены в сосуд другой формы, инфузории в течение некоторого времени продолжают двигаться по предыдущей траектории. Подобных опытов было проведено множество. Почти всегда инфузории демонстрировали высокую способность к обучению. Выработанные у них реакции по своему характеру и по способу их образования напоминали условные рефлексы высших животных. Некоторые исследователи их так и называли: «условные рефлексы простейших». Более тщательно проведенные исследования полностью опровергли представления о высоких способностях инфузорий. Грубая ошибка произошла из-за незнания особенностей врожденных форм поведения туфельки. Наблюдения за инфузориями показали, что хаотические движения сохраняются у них только до тех пор, пока они находятся в культуральной жидкости, где всегда много углекислого газа и мало кислорода. Когда ту же жидкость наливают в экспериментальный сосуд тонким слоем, она обогащается кислородом. В таких условиях движения инфузорий становятся прямолинейными, а при столкновении с препятствием туфелька отскакивает от него под углом  $20^\circ$ . Поэтому после помещения инфузории в широкий и мелкий сосуд путь инфузории начинает повторять его конфигурацию. Подобная реакция на изменения внешней среды представляет собой типичную сенсбилизацию первого типа, но никак не обучение.

Привыкание простейших. Примером подобного элементарного накопления индивидуального опыта служит привыкание. Напомним, что под привыканием понимается прекращение реакции на постоянно действующий раздражитель. По принятой системе классификации обучения его относят к типу неассоциативного обучения.

Способность к выработке привыкания обнаружена у самых примитивных организмов. Из одноклеточных существ для подобных исследований чаще всего используют исключительно крупную разноресничную инфузорию спиростомум амбигуум. Эта инфузория достигает в длину 2 мм и хорошо видна невооруженным глазом.

Если к поверхности крохотного аквариума, где находится спиростомум, прикоснуться кончиком карандаша, вызвав колебание пленки поверхностного натяжения, а вслед за ней и толщи воды, все находящиеся там инфузории мгновенно, как по команде, прекратят движение и сжмутся в комочек. Испуг от неожиданного вторжения в их маленький мир скоро пройдет, тела инфузорий вытянутся, и они как ни в чем не бывало продолжат свое движение. Притрагиваясь раз за разом к поверхности аквариума, удастся приучить его обитателей меньше бояться безобидного воздействия. Скоро инфузории перестанут полностью сжиматься и будут быстрее возобновлять обычное движение. Проявив настойчивость, можно приучить спиростомумов совершенно не обращать внимание на сотрясение воды, не сжиматься в комочек и не прекращать движения.

Безусловно, в лаборатории инфузорий «дрессируют», не прибегая к помощи карандаша. Их приучают к легкой вибрации аквариума, создаваемой специальным прибором. Если включать вибрацию с интервалами в 7 сек., то уже через 1–10 мин станет заметно, что инфузории не так сильно боятся ее. Продолжая тренировку, можно через 13–47 мин добиться полного привыкания.

У простейших привыкание весьма недолговечно и не поддается тренировке. Если через час после выработки у инфузорий привыкания проверить его сохранность, то окажется, что спиростомумы полностью отвыкли от вибрации и снова реагируют на нее обычной оборонительной реакцией. Чтобы они привыкли опять, потребуется столько же предъявлений раздражителя, сколько было сделано первый раз. Сравнение шести последовательных сеансов тренировки привыкания, проведенных с часовым интервалом, не обнаруживает какого-либо ускорения его восстановления к концу опыта. У инфузории стентнор память значительно

лучше. Эта крупная сидячая инфузория, напоминающая крохотную воронку, способна 3–6 ч помнить о том, что слабого механического раздражения бояться не нужно.

Кроме вибрации, у спиростомумов удалось выработать привыкание к прикосновению и электрическому воздействию. И в этих случаях «привычка» не бояться внезапного действия раздражителя сохранялась 30–50 мин, и при попытке ее восстановить облегчающего влияния предыдущей тренировки не было заметно (цит. по Сергеев, 1986). Говоря о привыкании простейших, важно подчеркнуть, что этот феномен проявляется не только у ресничных инфузорий, но и у более простых одноклеточных, например амебы. Таким образом, как показали многочисленные эксперименты, приобретенное поведение простейших обладает свойствами, общими с таковыми у животных, имеющих нервную систему, и одновременно несет черты более примитивной организации.

Л.Г. Воронин (1968) относит привыкание простейших к несигнальной форме индивидуального приспособления.

Сам по себе факт наличия у животных, лишенных даже зачатков нервной системы, элементов поведения, напоминающих процесс обучения, представляет исключительный интерес для общих представлений об эволюции психики (см. Хрестомат. 14.2).

2. Кишечнополостные. У представителей типа кишечнополостных уже отмечаются зачатки нервной системы.

В своей простейшей форме она встречается у гидр и актиний, представляя собою нервную сеть, состоящую из разбросанных нервных клеток с отростками, переплетающимися между собой. Такая нервная сеть не имеет особых центров, и возбуждение проходит по всем направлениям. Подобная первичная нервная система называется рассеянной, или диффузной.

У некоторых кишечнополостных, в связи с усложнением строения организма, нервная ткань начинает концентрироваться в определенных местах тела. У медуз, например, на краю зонтика, где находятся щупальцы и органы чувств, нервная ткань образует кольцевую тягу. Отсюда во все стороны отходит сеть нервных клеток с длинными отростками.

Наблюдения и опыты показывают, что кишечнополостные животные довольно тонко различают механические, химические, световые и температурные раздражители. В опытах Леба актинии втягивали щупальцами кусочки мяса и переваривали их, в то же время они отталкивали бумажные трубки, по величине и форме сходные с мясом.

Рассеянная нервная система не всегда приводит к единству действия всех частей организма как целого. При слабых раздражителях, например, наблюдаются движения отдельных щупальцев актиний. Точно так же реагируют отделенные от организма части гидры, сохранившие нервные клетки. Длительно действующее раздражение постепенно распространяется по всему организму. Вопрос о способности кишечнополостных формировать условные рефлексы в настоящее время остается открытым. Результаты немногочисленных экспериментальных попыток выработки условных реакций у различных видов этого типа не выявили свойств приобретенных реакций, которые можно было бы определить как условно-рефлекторные.

В то же время неассоциативное обучение по типу привыкания у кишечнополостных осуществляется лучше и сохраняется дольше, чем у простейших.

Например, стебельчатая гидра, как и инфузории, пугается вибрации. Однако память у нее надежнее: через час после выработки еще удастся обнаружить привыкание, но через сутки никаких следов от него не остается. Голодная гидра хватается любой объект, коснувшийся ее щупалец, и даже может заглотить несъедобную добычу. Поймав первый раз крохотную кварцевую песчинку, гидра под ее тяжестью валится на бок. В таком положении животное находится довольно долго. В лупу видно, с каким трудом она вытаскивает щупалец из-под придавившей их песчинки. Когда ей наконец удастся освободиться от добычи и принять нормальную позу, можно кинуть новую песчинку. Гидра непременно соблазнится и схватит очередное подношение. Животное долго будет «охотиться» на несъедобный кварц, но время освобождения от него станет постепенно сокращаться, а 25–35-ю песчинку животное уже не



станет удерживать. Это не усталость. Наткнувшуюся на нее дафнию гидра непременно поймает и отправит по назначению. Привыкание к песчинке сохраняется от 40 мин до нескольких часов. Даже через сутки можно еще обнаружить следы привыкания: второй раз научить гидру не трогать несъедобную добычу оказывается легче.

В результате выяснилось, что при интервалах, сравнимых со временем сохранения следа после однократного привыкания, наблюдается ярко выраженное ускорение привыкания от опыта к опыту. Этот результат представляет интерес, поскольку именно по степени выраженности тренированности у животных различного уровня филогенеза (или нейронных систем различной сложности) при различных интервалах между приложениями можно судить о степени консолидации следа и, возможно, определить четкий критерий различия памяти кратковременной и долговременной – основных функциональных механизмов поведения.

Таким образом, прогресс в развитии функциональных механизмов поведения у кишечнорастворимых по сравнению с простейшими заключается в появлении нового свойства привыкания – тренированности (см. Хрестомат. 14.2).

3. Плоские черви. Низшие ресничные черви, или турбеллярии, имеют значительно более совершенную нервную систему по сравнению с ранее описанными группами животных.

Одна из замечательных филогенетических особенностей ресничных червей, к которым относятся планарии, заключается в том, что они представляют уровень «перехода» диффузной нервной сети в концентрированную систему. У ресничных червей впервые в эволюции нервные элементы концентрируются на переднем конце тела, т.е. появляются зачатки цефализации. Интегрирующее значение нервной системы на этой стадии филогенеза выражается в регулировании церебральным ганглием важных функций организма.

Церебральный ганглий планарий состоит в основном из мелких, малодифференцированных клеток. Основной особенностью гистологического строения ганглия служит наличие в нем большого количества мышечных и паренхиматозных клеток, выполняющих, по видимому, нейросекреторные функции. Только отдельные («гигантские») клетки могут быть с большей степенью уверенности классифицированы как нервные.

Таким образом, появившаяся впервые в эволюции у планарий, цефализация представлена здесь в своей примитивной форме и к ней приурочена приобретаемая в индивидуальной жизни организма примитивная форма нестойких условных рефлексов. Вопрос о выработке истинных классических условных рефлексов у низших (ресничных) червей, представителями которых являются планарии, долгое время считался дискуссионным.

В результате статистической обработки результатов исследования авторы пришли к выводу о возможности выработки классических условных рефлексов у планарий. Временная связь у всех планарий была нестойкой, количество положительных реакций из каждых 10 сочетаний условного сигнала с безусловным редко превышало 50%.

Из анализа экспериментального материала следует, что условные рефлексы у изученных пресноводных планарий недостаточно стойки, не обладают всеми качествами классических условных рефлексов. Они характеризуются следующими признаками, общими для экологически различных видов животных: непрочностью в течение одного опыта, непрочностью от опыта к опыту (упрочение не наступало даже после 335 сочетаний условного сигнала с безусловным), угасанием реакций после 200–300 сочетаний, несмотря на подкрепление. Перечисленные свойства условных рефлексов не являются отражением индивидуальных особенностей отдельных видов, так как они характерны для животных с различной экологией. Таким образом, подобные реакции можно отнести к категории лишь примитивных нестойких условных рефлексов, свойственных животным определенного уровня филогенетического развития.

У планарий, предпочитающих держаться в затемненных местах, удалось выработать привыкание к свету, но животное, прошедшее начальный «курс» обучения, не кажется поумневшим. И все же плоские черви способнее, чем одноклеточные и кишечнорастворимые животные. Предъявляя им слабые раздражители, которых они и так не пугаются, у них можно

образовать привыкание к более сильным (см. Хрестомат. 14.2).

5. Общая характеристика низшего уровня элементарной сенсорной психики (по Фабри, 1976). Итак, на низшем уровне элементарной сенсорной психики поведение животных выступает в достаточно разнообразных формах, но все же с примитивными проявлениями психической активности. Простейшим свойственна элементарная форма психического отражения – ощущение, т.е. чувствительность в собственном смысле слова. Как утверждает Леонтьев, даже низший уровень психического отражения не является низшим уровнем отражения вообще, существующего в живой природе, в частности растениям присуще допсихическое отражение, при котором имеют место лишь процессы раздражимости.

Степень и качества психического отражения определяются тем, насколько развиты способности к движению, пространственно-временной ориентации и к изменению врожденного поведения. У простейших встречаются разнообразные формы передвижения в водной среде только на самом примитивном уровне инстинктивного поведения – кинезов. Ориентация поведения осуществляется только на основе ощущений и ограничена элементарными формами таксисов, позволяющими животному избегать неблагоприятные внешние условия.

Это значит, что поисковая фаза инстинктивного поведения у них еще крайне плохо развита и лишена сложной, многоэтапной структуры. Во многих случаях эта фаза вообще отсутствует. Во всем этом проявляется не только исключительная примитивность инстинктивного поведения на данном уровне, но и предельная скудность содержания психического отражения. Как уже отмечалось, в отдельных случаях у простейших встречаются и положительные элементы пространственной ориентации. Так, например, амеба в состоянии находить пищевой объект на расстоянии до 20–30 микрон. Зачатки активного поиска жертвы существуют, очевидно, и у хищных инфузорий. Однако во всех этих случаях положительные таксисные реакции еще не носят характера подлинного поискового поведения, поэтому эти исключения не меняют общую оценку поведения простейших, а тем более характеристику низшего уровня элементарной сенсорной психики в целом. На этом уровне дистантно распознаются преимущественно отрицательные компоненты среды; биологически «нейтральные» же признаки положительных компонентов, как правило, еще не воспринимаются на расстоянии как сигнальные. Таким образом, психическое отражение на низшем уровне своего развития выполняет в основном сторожевую функцию и отличается поэтому характерной «однобокостью». Что касается пластичности поведения простейших, то и здесь простейшие обладают лишь самыми элементарными возможностями. Это вполне закономерно: элементарному инстинктивному поведению может соответствовать лишь элементарное неассоциативное научение, представленное наиболее примитивными формами.

Тем не менее при всей своей примитивности поведение простейших является все же достаточно сложным и гибким, в тех пределах, которые необходимы для жизни в своеобразных условиях микромира. Эти условия отличаются рядом специфических особенностей, и этот мир нельзя себе представить как просто во много раз уменьшенный макромир. В частности, среда микромира является менее стабильной, чем среда макромира, что проявляется, например, в периодическом высыхании маленьких водоемов. С другой стороны, непродолжительность жизни микроорганизмов и частая смена их поколений делают излишним – развитие более сложных форм накопления индивидуального опыта. Как уже отмечалось, простейшие не являются однородной группой животных, и различия между их разными формами очень велики. Высшие представители этого типа во многих отношениях развивались в своеобразных формах неклеточного строения параллельно низшим многоклеточным беспозвоночным животным. В результате высокоразвитые простейшие проявляют подчас даже более сложное поведение, чем некоторые многоклеточные беспозвоночные, также стоящие на низшем уровне элементарной сенсорной психики. К этому же уровню относятся и некоторые представители типа хордовых, например асцидии. Это служит наглядным подтверждением отмеченной выше закономерности: психологическая классификация не вполне совпадает с зоологической, так как одни представители одной и той же таксономической катего-

рии могут еще находиться на более низком психическом уровне, а другие – уже на более высоком.

Высший уровень элементарной сенсорной психики (по Фабри, 1976). Следующий, высший уровень стадии элементарной сенсорной психики, которого достигают живые существа типа иглокожих, кольчатых червей и брюхоногих моллюсков, характеризуется появлением первых элементарных ощущений, а также органов манипулирования в виде щупальцев и челюстей. Наиболее изученными из них являются кольчатые черви, к которым относятся живущие в морях многощетинковые черви (полихеты), малощетинковые черви (олигохеты), наиболее известным представителем которых является дождевой червь, и пиявки. Характерным признаком их строения является внешняя и внутренняя метамерия: тело состоит из нескольких, большей частью идентичных, сегментов, каждый из которых содержит «комплект» внутренних органов, в частности пару симметрично расположенных ганглиев с нервными комиссурами, в результате нервная система кольчатых червей имеет вид «нервной лестницы».

На этом уровне развития психики находятся и низшие хордовые, которые вместе с позвоночными составляют тип хордовых. К низшим хордовым относятся оболочники и бесчерепные. Оболочники, или асцидии – морские животные, часть которых ведет неподвижную жизнь. Бесчерепные представлены всего двумя семействами с тремя родами мелких морских животных, наиболее известное из которых – ланцетник.

Изменчивость поведения животных, находящихся на этом уровне развития психики дополняется появлением способности к приобретению и закреплению жизненного опыта. На этом уровне уже существует чувствительность. Двигательная активность совершенствуется и приобретает характер целенаправленного поиска биологически полезных и избегания биологически вредных воздействий.

Виды приспособительного поведения, приобретаемые в результате мутаций и передаваемые из поколения в поколение благодаря естественному отбору, оформляются в качестве инстинктов.

Возникновение нервной системы беспозвоночных. Нервная система впервые появляется у низших многоклеточных беспозвоночных. Возникновение нервной системы – важнейшая веха в эволюции животного мира, и в этом отношении даже примитивные многоклеточные беспозвоночные качественно отличаются от простейших. Наличие нервной ткани способствует резкому ускорению проводимости возбуждения: в протоплазме скорость проведения возбуждения не превышает 1–2 микрон в секунду, но даже в наиболее примитивной нервной системе, состоящей из нервных клеток, она составляет 0,5 метра в секунду!

Нервная система существует у низших многоклеточных в весьма разнообразных формах: сетчатой (например, у гидры), кольцевой (медузы), радиальной (морские звезды) и билатеральной. Билатеральная форма представлена у низших плоских червей и примитивных моллюсков еще только сетью нервных клеток, располагающейся вблизи поверхности тела, в которой выделяются более мощным развитием несколько продольных тяжей. По мере своего прогрессивного развития нервная система погружается под мышечную, ткань, продольные тяжи становятся более выраженными, особенно на брюшной стороне тела. Одновременно все большее значение приобретает передний конец тела, появляется голова а вместе с ней и головной мозг – скопление и уплотнение нервных элементов в переднем конце. Наконец, у высших червей центральная нервная система уже вполне приобретает типичное строение «нервной лестницы», при котором головной мозг располагается над пищеварительным трактом и соединен двумя симметричными комиссурами («окологлоточное кольцо») с расположенными на брюшной стороне подглоточными ганглиями и далее с парными брюшными нервными стволами. Существенными элементами являются здесь ганглии, поэтому подобную нервную систему называют ганглионарной, или «ганглионарной лестницей». У некоторых представителей данной группы например, пиявок, нервные стволы сближаются настолько, что получается «нервная цепочка».

От ганглиев отходят мощные проводящие волокна, которые и составляют нервные стволы. В гигантских волокнах нервные импульсы проводятся значительно быстрее благодаря их большому диаметру и малому числу синаптических связей (мест соприкосновения аксонов одних нервных клеток с дендритами и клеточными телами других клеток). Головные ганглии достигают лучшего развития у более подвижных животных, обладающих и наиболее развитыми рецепторными системами.

Зарождение и эволюция нервной системы обусловлены необходимостью координации разнокачественных функциональных единиц многоклеточного организма, согласования процессов, происходящих в разных частях его при взаимодействии с внешней средой, обеспечения деятельности сложно устроенного организма как единой целостной системы. Только координирующий и организующий центр, каким является центральная нервная система, может обеспечить гибкость и изменчивость реакции организма в условиях многоклеточной организации.

Огромное значение имел в этом отношении и процесс цефализации, т.е. обособление головного конца организма и сопряженное с ним появление головного мозга. Только при наличии головного мозга возможно подлинно централизованное «кодирование» поступающих с периферии сигналов и формирование целостных «программ» врожденного поведения, не говоря уже о высокой степени координации всей внешней активности животного.

Разумеется, уровень психического развития зависит не только от строения нервной системы. Так, например, близкие к кольчатым червям коловратки также обладают, как и те, билатеральной нервной системой и мозгом, а также специализированными сенсорными и моторными нервами. Однако, мало отличаясь от инфузории размером, внешним видом и образом жизни, коловратки очень напоминают последних также поведением и не обнаруживают более высоких психических способностей, чем инфузории. Этот пример показывает, что ведущим для развития психической деятельности является не общее строение, а конкретные условия жизнедеятельности животного, характер его взаимоотношений и взаимодействий с окружающей средой.

1. Кольчатые черви. Среди большой группы кольчатых червей, являющихся эволюционными потомками плоских червей, особое место занимают представители класса олигохета – дождевые черви, на которых проводились основные опыты, связанные с изучением их реакций на разнообразные агенты среды и с выработкой условных рефлексов. У червей нервные узлы (ганглии) расположены вдоль всего тела в виде симметричной цепочки. Каждый узел состоит из грушевидных клеток и густого сплетения нервных волокон. От клеток отходят нервные волокна к мышцам и к внутренним органам (двигательные волокна). Под кожным покровом червя расположены чувствительные клетки, которые соединяются своими отростками (чувствительные волокна) с нервными узлами. Нервная система подобного типа называется цепочечной, или ганглиозной. Тело дождевого червя состоит из ряда сегментов-члеников. Каждый сегмент имеет свой собственный нервный узел и может отвечать на раздражение, будучи совершенно отделен от всего остального тела. Но все узлы соединены между собой перемычками, и организм действует как целое. Головной узел нервной системы расположен в верхней части головы, получает и перерабатывает наибольшее количество раздражений. Он устроен значительно сложнее, чем все остальные узлы нервной системы червя.

Движения кольчатых червей. Итак, двигательная активность кольчатых червей отличается большим многообразием и достаточной сложностью. Обеспечивается это сильно развитой мускулатурой, состоящей из двух слоев: внешнего (подкожного), состоящего из кольцевых волокон, и внутреннего, состоящего из мощных продольных мышц. Последние простираются, несмотря на сегментацию, от переднего до заднего конца туловища. Ритмичные сокращения продольной и кольцевой мускулатуры кожно-мышечного мешка обеспечивают движения: червь ползет, вытягивая и сокращая, расширяя и сужая отдельные части своего тела. Так, у дождевого червя вытягивается и сужается передняя часть тела, затем то же самое происходит последовательно со следующими сегментами. В результате по телу червя пробе-

гают «волны» сокращений и расслаблений мускулатуры.

У кольчатых червей впервые в эволюции животного мира появляются подлинные парные конечности. У них на каждом сегменте имеется по паре выростов, служащих органами передвижения, получивших название параподий, которые снабжены специальными мышцами,двигающими их вперед или назад. Зачастую параподии имеют ветвистое строение. Каждая ветвь снабжена опорной щетинкой и, кроме того, венчиком из щетинок, имеющих у разных видов различную форму. От параподии отходят и щупальцевидные органы тактильной и химической чувствительности. Особенно длинными и многочисленными последние являются на головном конце, где на спинной стороне располагаются глаза (одна или две пары), а в ротовой полости или на особом (выпячиваемом) хоботке-челюсти. В захвате пищевых объектов могут участвовать и нитевидные щупальца на головном конце червя.

У ряда многощетинковых и всех малощетинковых червей параподии редуцированы (отсюда и название последних), остались лишь посегментно расположенные пучки щетинок. Так, у дождевого червя на каждом сегменте находится по четыре пары очень коротких, неразличимых невооруженным глазом щетинок, которые, однако, наподобие параподий служат для передвижения животного: являясь достаточно крепкими подвижными рычагами, они обеспечивают вместе с сокращениями кожно-мышечного мешка поступательное движение червя. С другой стороны, растопыривая свои щетинки и упираясь ими в грунт, дождевой червь настолько прочно фиксирует свое тело в земле, что практически невозможно вытащить его оттуда в неповрежденном виде. У некоторых других малощетинковых червей щетинки развиты значительно сильнее и представлены в большем количестве.

Поведение кольчатых червей. Кольчатые черви обитают в морях и пресноводных водоемах, но некоторые ведут и наземный образ жизни, передвигаясь ползком по субстрату или роаясь в рыхлом грунте. Морские черви отчасти пассивно носятся течениями воды как составная часть планктона, но основная масса ведет придонный образ жизни в прибрежных зонах, где селится среди колоний других морских организмов или в расщелинах скал. Многие виды живут временно или постоянно в трубках, которые в первом случае периодически покидаются их обитателями, а затем вновь разыскиваются. Особенно хищные виды отправляются из этих убежищ регулярно на «охоту». Трубки строятся из песчинок и других мелких частиц, которые скрепляются выделениями особых желез, чем достигается большая прочность построек. Неподвижно сидящие в трубках животные ловят свою добычу (мелкие организмы), подгоняя к себе и процеживая воду с помощью венчика щупальцев, который высосывается из трубки, или же прогоняя сквозь нее поток воды (в этом случае трубка открыта на обоих концах).

В противоположность сидячим формам свободноживущие черви активно разыскивают свою пищу, передвигаясь по морскому дну: хищные виды нападают на других червей, моллюсков, ракообразных и иных сравнительно крупных животных, которых хватают челюстями и проглатывают; растительноядные отрывают челюстями куски водорослей; другие черви (их большинство) ползают и роются в придонном иле, проглатывают его вместе с органическими остатками или собирают с поверхности дна мелкие живые и мертвые организмы.

Малощетинковые черви ползают и роются в мягком грунте или придонном иле, некоторые виды способны плавать. Во влажных тропических лесах некоторые малощетинковые кольцецы вползают даже на деревья. Основная масса малощетинковых червей питается детритом, всасывая слизистый ил или прогрызаясь сквозь почву. Но существуют и виды, поедаящие мелкие организмы с поверхности грунта, процеживающие воду или отгрызающие куски растений. Несколько видов ведут хищный образ жизни и захватывают мелких водных животных, резко открывая ротовое отверстие. В результате добыча всасывается с потоком воды.

Пиявки хорошо плавают, производя туловищем волнообразные движения, ползают, роют ходы в мягком грунте, некоторые передвигаются по суше. Помимо кровососущих, существуют также пиявки, которые нападают на водных беспозвоночных и проглатывают их целиком. Наземные пиявки, обитающие во влажных тропических лесах, подстерегают свои

жертвы на суше, в траве или на ветках деревьев и кустарников. Эти пиявки могут довольно быстро двигаться. В передвижении наземных пиявок по субстрату большую роль играют присоски: животное вытягивает сперва туловище, затем присасывается к субстрату головной присоской, притягивает к ней задний конец туловища (с одновременным сокращением последнего), присасывается задней присоской и т.д.

Экспериментальное изучение поведения кольчатых червей. Жизнедеятельность дождевых червей подробно описал Ч. Дарвин. В ходе его опытов выяснилось, что они по-разному реагируют на зрительные, осязательные, обонятельные и температурные раздражители. Р. Йеркс и ряд других ученых исследовали у дождевых червей способность к образованию простейших навыков. Для этой цели чаще всего использовалась методика выработки оборонительных условных реакций в Т-образном лабиринте. Черви обучались поворачивать в правый или левый рукав лабиринта. Безусловным раздражителем служил переменный ток различной интенсивности, а условным – сам лабиринт, элементы которого, вероятно, воспринимались проприоцептивной и тактильной афферентациями. Критерием выработки рефлекса служило увеличение числа поворотов в рукав лабиринта, где животные не подвергались электрической стимуляции. В опытах Р. Йеркса черви обучались правильному выбору стороны после 80–100 сочетаний.

Еще более четкие условные рефлексы удастся вырабатывать у многощетинковых червей – полихет. Так, у нереисов удавалось выработать устойчивые условные рефлексы на тактильное раздражение, пищу, свет и вибрацию. Анализ результатов показал, что у полихет вырабатываются реакции, обладающие всеми основными свойствами истинных условных рефлексов: возрастание числа положительных ответов от опыта к опыту, высокий максимальный процент положительных реакций (до 80–100) и длительность их сохранения (до 6–15 дней).

Весьма существенно, что выработанная реакция угасала при отсутствии подкрепления и самопроизвольно восстанавливалась. В контрольных опытах – при псевдообуславливании – увеличения числа положительных ответов не наблюдалось.

Выявленные закономерности условно-рефлекторной деятельности полихет коррелируют с относительно дифференцированным мозгом животных. Хорошо известно, что одной из особенностей их мозга является возникновение специального ассоциативного центра – грибовидных тел. Удаление этих отделов мозга приводит к нарушению условных рефлексов, как показано в опытах на пчелах. Таким образом, истинные условные рефлексы как один из достаточных совершенных механизмов, определяющих приобретенное поведение, впервые в эволюции, по-видимому, появляются у полихет (см. Хрестомат. 14.2).

Полихеты вырабатывают привыкание по отношению к сотрясению, вибрации, движущейся тени, уменьшению и увеличению освещенности, электрическому току и другим раздражителям. Живут они в неглубоких норках, которые самостоятельно роют в илистом дне мелководных морских заливов. Эти морские кольцецы – хищники. Большую часть дня они проводят высунувшись «по пояс» из своего жилища и при появлении добычи всегда готовы на нее наброситься. При прикосновении к голове червя, при вибрации, при прохождении над ним тени червь быстро прячется в норку, но уже через минуту вновь выглянет наружу. Если какой-то из этих раздражителей многократно повторять, то через некоторое время полихета перестает обращать на него внимание. Скорость выработки привыкания зависит от природы раздражителей, их силы и величины интервалов между их применениями.

В естественных условиях усложнение поведения выражается в осуществлении достаточно сложных форм инстинктивного поведения в виде роющей, собирательной и строительной деятельности.

2. Моллюски. Изменение среды обитания, переход животных из водной среды в наземную и воздушную обусловили возникновение новых функций, связанных с изменением способов передвижения, строения тела, нервной системы и органов чувств. В соответствии с этим изменилось и поведение животных, расширилась их деятельность и усложнились формы отражения ими окружающего мира.

Моллюски представляют собой большую и весьма изменчивую группу. Среди них есть раковинные и безраковинные, водные и наземные, прикрепленные к субстрату и весьма подвижные формы. У всех моллюсков, за исключением одного класса, более или менее обособлена голова, несущая ротовое отверстие. Кроме того, на голове могут быть различные щупальцевидные придатки – «рожки» и глаза. Из других органов чувств обычно имеются органы химического чувства и органы равновесия. Центральная нервная система моллюсков обнаруживает различную степень сложности у представителей разных классов. У более примитивных форм строение нервной системы напоминает таковую кольчатых червей. У других – центральная нервная система уже ясно дифференцирована на несколько пар связанных между собой нервных узлов. Совершенно особняком стоит группа головоногих моллюсков, имеющих достаточно совершенный головной мозг и органы чувств. По уровню развития психики головоногие вполне соответствуют низшим позвоночным.

Достаточно сложное строение имеет нервная система брюхоногих моллюсков. Она состоит из пяти пар хорошо дифференцированных ганглиев: головных, ножных, легочных, брюшных и спинных. Ганглии связаны между собой нервными тяжами. Из органов чувств, кроме пары глаз на голове и пары головных щупальцев, имеющих значение органов осязания, у улиток развиты органы равновесия. В виде хорошо иннервированныхстатоцистов. Для улиток характерны и органы химического чувства – осфридии, лежащие у основания жабер и служащие для опробирования воды, попадающей в мантию. У сухопутных улиток имеется вторая пара головных щупальцев, выполняющих функции органов обоняния. Кроме того, кожа улиток богата разнообразными чувствительными клетками.

Поведение брюхоногих моллюсков, обитающих в разных средах, уже достаточно разнообразно. В частности, они проявляют довольно сложное половое поведение, выражающееся в своеобразных брачных танцах. Оплодотворенные яйца улитки откладывают в специально выкопанные ямки, отверстия которых после окончания кладки тщательно заделывают. Некоторые виды заключают яйца в специальный кокон из застывающей на воздухе пены.

Условные рефлексы у улиток вырабатываются примерно так же как у кольчатых червей, аналогичным образом они обучаются и в Т-образном лабиринте.

3. Общая характеристика высшего уровня элементарной сенсорной психики. Как уже отмечалось, наиболее низкоорганизованные формы многоклеточных беспозвоночных стоят на том же уровне психического развития, что и высшие представители простейших. Но то, что здесь не обнаруживаются существенные различия в поведении, несмотря на глубокие различия в строении, не должно нас удивлять, ибо, как уже говорилось, простейшие олицетворяют собой совершенно особую, рано отклонившуюся филогенетическую ветвь, которая до известных пределов развивалась параллельно ветви низших многоклеточных животных.

Поведение кольчатых червей вполне отвечает стадии элементарной сенсорной психики, ибо слагается из движений, ориентированных лишь по отдельным свойствам предметов и явлений, которые, по Леонтьеву, оповещают о появлении жизненно важных условий среды, от которых зависит осуществление основных биологических функций животных. Эта ориентация осуществляется на основе одних лишь ощущений. Перцепция, способность к предметному восприятию, у них еще отсутствует. Не исключено, правда, что у некоторых наземных улиток, как и у упомянутых выше свободно плавающих хищных моллюсков и полихет, уже намечаются зачатки этой способности. Так, виноградная улитка обходит преграду еще до прикосновения к ней, ползет вдоль нее, но только если преграда не слишком велика; если же изображение преграды занимает всю сетчатку, улитка наталкивается на нее. Не реагирует она и на слишком мелкие предметы.

В поведении кольчатых червей еще преобладает избегание неблагоприятных внешних условий, как это имеет место у простейших. У высших представителей рассматриваемой группы беспозвоночных впервые появляются зачатки конструктивной деятельности, агрессивного поведения, общения, у них уже отмечаются зачатки сложных форм инстинктивного поведения, обеспечивающие значительно более точную и экономную ориентацию животного

в пространстве, а тем самым и более полноценное использование пищевых ресурсов в окружающей среде.

Давая общую оценку поведению низших многоклеточных беспозвоночных, Фабри отмечает, что, очевидно, первично главная функция еще примитивной нервной системы состояла в координации внутренних процессов жизнедеятельности в связи со все большей специализацией клеток и новых образований – тканей, из которых строятся все органы и системы многоклеточного организма. «Внешние» же функции нервной системы определяются степенью внешней активности, которая у этих животных находится на еще невысоком уровне, зачастую не более высоком, чем у высших представителей простейших. Вместе с тем строение и функции рецепторов, как и «внешняя» деятельность нервной системы, значительно усложняются у животных, ведущих более активный образ жизни. Особенно это относится к свободно живущим, активно передвигающимся формам (Фабри, 1976).

### 14.3.3. Перцептивная психика

Качественный скачок в развитии психики и поведения животных происходит на следующей, перцептивной стадии. Ощущения здесь объединяются в образы, а внешняя среда начинает восприниматься в виде вещественно оформленных, расчлененных на детали в восприятии, но образно целостных предметов, а не отдельных ощущений. В поведении животных с очевидностью выступает тенденция ориентироваться на предметы окружающего мира и отношения между ними. Наряду с инстинктами возникают и более гибкие формы приспособительного поведения в виде сложных, изменчивых двигательных навыков.

Весьма развитой оказывается двигательная активность, включающая движения, связанные с изменением направления и скорости. Деятельность животных приобретает более гибкий, целенаправленный характер. Все это происходит уже на низшем уровне перцептивной психики, на котором, по предположению, находятся рыбы, другие низшие позвоночные, некоторые виды беспозвоночных и насекомые.

Следующий, высший уровень перцептивной психики включает высших позвоночных: птиц и некоторых млекопитающих. У них уже можно обнаружить элементарные формы мышления, проявляемого в способности к решению задач в практическом, наглядно-действенном плане. Здесь мы отмечаем готовность к научению, к усвоению способов решения таких задач, их запоминанию и переносу в новые условия.

Наивысшего уровня развития перцептивной психики достигают обезьяны. Их восприятие внешнего мира носит, по-видимому, уже образный характер, а научение происходит через механизмы подражания и переноса. В такой психике особо выделяется способность к практическому решению широкого класса задач, требующих исследования и манипулирования с предметами. В деятельности животных выделяется особая, ориентировочно-исследовательская, или подготовительная, фаза. Она заключается в изучении ситуации прежде, чем приступить в ней к практическим действиям. А.Н. Леонтьев называл данный уровень развития психики «уровнем интеллекта».

У обезьян наблюдается определенная гибкость в способах решения, широкий перенос однажды найденных решений в новые условия и ситуации. Животные оказываются способными к исследованию и познанию действительности независимо от наличных потребностей и к изготовлению элементарных орудий. Вместо челюстей органами манипулирования становятся передние конечности, которые еще не полностью освобождены от функции передвижения в пространстве. Весьма развитой становится система общения животных друг с другом, у них появляется свой язык.

Развитие нервной системы позвоночных. У позвоночных нервная трубка образует в головном отделе вздутия, превращающиеся в ходе эмбриогенеза в головной мозг. Уже у наиболее примитивных позвоночных – у круглоротых – имеются все пять отделов головного мозга (продолговатый, задний, средний, промежуточный и передний мозг). Процесс дифференциации и прогрессивного развития мозговых структур достигает, как известно, своей



вершины у млекопитающих, причем не только в переднем мозгу (большие полушария и их кора), но и в стволовой части головного мозга, где формируются, в частности, центры высших форм инстинктивного поведения.

Млекопитающие занимают особое место в эволюции животного мира. Как указывал Северцов, «млекопитающие очень редко приспособляются к быстро наступающим переменам в окружающей среде (например, к новым врагам, к новой добыче и т.д.) обычным путем, то есть путем медленного изменения своих органов и их функций. Гораздо чаще это происходит путем быстрого изменения прежних привычек и навыков и образования новых, приспособленных к новым условиям среды. Здесь впервые выступает на сцену совершенно новый и необычайно важный фактор адаптивной эволюции позвоночных животных, а именно их психика» (Северцов. А.Н. Главные направления эволюционного процесса. Морфобиологическая теория эволюции, 3-е изд. М., 1967. С. 115).

В первых темах рассматривалось преимущественно поведение высших позвоночных. По этой причине мы ограничимся здесь лишь некоторыми дополнениями к сказанному.

## **Низший уровень развития перцептивной психики**

1. Насекомые. Дальнейшее развитие и усложнение сегментарной нервной системы наблюдается у высших беспозвоночных животных – насекомых.

По сравнению с червями и моллюсками, у них усложняется внешнее и внутреннее строение тела, которое делится на голову, грудь, брюшко, появляются крылья, конечности и т.д.

Соответственно и в единстве с этим усложняется и совершенствуется нервная система. Узлы, имеющие отношение к одной какой-нибудь части тела, сливаются вместе и образуют нервные центры.

Наряду со специализацией нервных центров, развиваются механизмы, координирующие их взаимосвязь и взаимозависимость.

Особенно усложняется головной узел, воспринимающий зрительные, обонятельные, осязательные и другие раздражения и регулирующий движения конечностей, крыльев и других органов.

Головной узел у насекомых увеличивается и усложняется в зависимости от разнообразия жизнедеятельности. Так, например, у рабочих муравьев он значительно больше и сложнее, чем у самцов и самки, хотя относительные размеры тела у этих муравьев меньше, чем у самки.

Особенности строения головного ганглия обусловлены узкой специализацией и малой подвижностью самцов и самки и значительно более разнообразными активными формами поведения рабочих муравьев. Многочисленные исследования детально выявили своеобразие ощущений у насекомых.

Прекрасное развитие обоняния у насекомых известно из опытов Фабра, Фриша и других. Жуки-могильщики и навозники издали прилетают на приманку с большой быстротой и в большом количестве. Некоторые насекомые (наездники) имеют такое острое обоняние, что находят под толстой корой дерева личинку другого насекомого и, прокалывая кору яйцекладом, откладывают в ней свои яйца. Фабр наблюдал удивительное развитие обоняния у светляков. Крылатые самцы сотнями прилегли к бескрылым самкам, но когда Фабр прикрыл самок стаканом, то полеты прекратились. Эти же самцы собирались в пустой стакан, где раньше находились самки, на марлю, на вату и другие предметы, сохранившие запах самок.

Различение цветов у насекомых подробно изучал Фриш. Он исследовал этот вопрос в опытах на пчелах, проводимых по следующей методике: картонные прямоугольники серого цвета различной яркости были помещены на столе в случайном порядке, и среди них – один цветной картон с подкормкой. Сначала пчелы садились равномерно на все поверхности, но через некоторое время они начали прилетать только на цветной картон. Затем был поставлен

контрольный опыт. Все картонки были перемешаны, и подкормка удалена. Через 4 минуты после этого на цветной картон прилетело 280 пчел, а на всех серых было за это время только 3 пчелы. Таким же методом была выявлена способность пчел к различению формы.

Вслед за опытами Фриша многие исследователи выявили способность насекомых к усвоению навыков. Турнер, например, приучил тараканов различать зеленые и красные картонки посредством электрических ударов на одном и подкармливания на другом картоне. Применяя такой же метод, Шнейрля установил, что муравьи усваивают правильный путь в коридорах довольно сложного лабиринта. Шиманский так же доказал возможность образования навыков у тараканов при нахождении пути в лабиринте.

Любопытные данные получены Миничем по вопросу о вкусовых ощущениях насекомых. Бабочки в его опытах всасывали воду с минимальным раствором сахара и отворачивались от такого же раствора хинина. При этом Минич установил, что вкусовые ощущения у бабочек во много раз острее, чем у человека, так как люди в таких же опытах растворов не различали. Интересные материалы по вопросу об особенностях «памяти» у насекомых собраны крупным советским ученым В.А. Вагнером.

Вагнер взял из шмелиного гнезда два десятка насекомых и унес их в закрытой коробке на несколько километров от гнезда. В разных местах эти шмели, предварительно помеченные различными красками, были выпущены. К вечеру Вагнер обнаружил всех шмелей в гнезде.

Вопрос о том, является ли способность найти гнездо результатом запоминания или особым «чувством направления», окончательно не решен.

В остроумных экспериментах Вагнера выяснены качественные особенности «памяти» у насекомых. Шмели, улетающие довольно далеко от гнезда, обычно всегда в него возвращаются, но в случаях перемещения гнезда на 1/2 метра, они его не находят. На основании этих данных Вагнер пришел к выводу, что насекомые запоминают не предметы, а направления, и что память у них не предметная, а топографическая (на место). В дальнейшем Бете произвел такие же опыты над пчелами. Оказалось, что пчелы не могли найти своего улья, который поворачивался исследователем на 90 градусов или отодвигался на 1 метр.

Поведение насекомых главным образом складывается из инстинктов. Эта унаследованная форма сложного поведения дала основания к распространению различных мнений о разумной, целесообразной и вместе с тем загадочной и непонятной организации жизни таких существ, как насекомые.

В действительности же ничего загадочного и разумного в инстинктивном поведении насекомых нет. Возникнув и закрепившись в процессе приспособления животных к условиям жизни, инстинкты проявляются приблизительно одинаково у особей одного вида.

Шмели и пчелы, вылупившись из коконов, без всякой выучки или подражания строят из воска ячейки и соты точно так же, как и все особи данного вида.

Кажущаяся разумной целесообразность инстинктивных действий опровергается множеством объективных наблюдений.

Когда Фабр прокалывал внизу соты, из которых мед вытекал, то пчелы продолжали наполнять свои дырявые восковые ячейки. Жуки-могильщики, как известно, обладая прекрасным обонянием, издали слетаются к падали. Зарывая мертвую птицу, мышь и т.п. в землю, они затем откладывают на мертвое тело свои яйца.

Фабр подвесил мертвого крота к перекладине на двух подставках так, что крот касался земли. Жуки прилетели на пададь, долго рыли под ней землю, но не сумели использовать добычу, так как они в своем поведении не вышли из системы обычных инстинктивных действий.

Общественные насекомые. Насекомые, ведущие общественный образ жизни (муравьи, термиты, осы, пчелы и некоторые другие), отличаются удивительно сложным поведением, огромным видовым разнообразием и высокой численностью во всех регионах Земли. Они достигли наиболее высокого развития среди беспозвоночных и играют очень важную роль в биосфере и далеко не безразличны в практическом отношении для человека. В этом классе

имеется свыше миллиона видов, и было бы трудно ожидать одинакового уровня развития поведения у всех представителей данной группы. Мы рассмотрим только самый высокий уровень поведения, который показывает, что может быть достигнуто при наличии такой нервной системы, а также проанализируем связь между поведением и развитием нервной системы.

Общественные насекомые всегда привлекали внимание не только ученых-энтомологов, но и представителей многих других наук, натуралистов и даже писателей. Все дело в том, что колония общественных насекомых – это интереснейший объект для любой биологической науки от молекулярной биологии и генетики до экологии и теории эволюции. Поэтому исследования в русле социобиологии насекомых из года в год расширяются, привлекая к себе все больше специалистов из самых разных областей биологии.

У общественных насекомых чрезвычайно сложное поведение. Их поведение во многом напоминает поведение млекопитающих и даже иногда соперничает с ним, что заставляет приписать насекомым разум и интеллект. Экспериментальный анализ показывает, что насекомые очень сильно ограничены стимулом, т.е. они реагируют в стереотипной форме, в строгой зависимости от получаемого стимула. У высших форм насекомых имеется определенная пластичность поведения, и обучение у них достигает значительного уровня. Три особенности сделали возможным такое сложное поведение: наличие очень сложных органов чувств, которые позволяют осуществлять высокодифференцированную оценку окружающей среды; эволюция сочлененных придатков (суставных соединений) и их последующие преобразования в ноги и органы рта чрезвычайной сложности, делающие возможной исключительную манипулятивную способность; развитие мозга, достаточно сложного, обладающего необходимой интегративной способностью для организации огромного потока получаемой сенсорной информации и управления всеми движениями придатков. Многое в высокоорганизованном поведении общественных насекомых объясняется также врожденными реакциями на стимул. Например, чувство времени является у таких насекомых частью некоей системы «внутренних часов», которые регулируют периодическую активность многих животных. Однако визуальные ориентиры в окружающей среде являются приобретенными.

Поведение общественных насекомых (на примере муравьев и пчел). Поведение общественных насекомых включает в себя многие области. Основными из тех, которые удостоиваются внимания ученых чаще всего, являются коммуникация и социальные отношения.

Общественное поведение можно определить как взаимодействие двух или более индивидуумов и влияние одного индивидуума на другой. Например, скопление мотыльков вокруг лампы и мух на куске сахара является простым собранием индивидуумов, реагирующих на общий внешний стимул.

Ни одно звено цепи поведенческих актов насекомых не может обойтись без соответствующего механизма ориентации. В момент переключения с одного действия на другое неизменно используется и новый ориентирующий механизм, т.е. установка. Отправляясь на сбор нектара и пыльцы, пчела первоначально руководствуется целой серией ориентиров на местности, которые попадают ей на пути. Когда цветы-медоносы уже недалеко и насекомое видит их, ведущим стимулом оказываются очертания растений. На более близком расстоянии пчелу привлекает окраска венчиков, затем знакомый запах – зрительные и химические «путеводители пчел». Когда насекомое оказывается внутри цветка, вступают новые стимулы – запах нектара и ощущения от прикосновения к органам цветка. Роль каждого из этих стимулов состоит не только в том, чтобы вызвать очередную стадию в общей цепи действий и отключить предыдущую. Они одновременно заставляют действовать соответствующие механизмы ориентации с его целевыми установками.

Общение насекомых друг с другом (коммуникация) представляет собой комплексный процесс, включающий химические, слуховые, вибрационные, зрительные и тактильные стимулы.

Для изучения поведения общественных насекомых ученые чаще всего выбирают муравьев как самых активных представителей этого класса насекомых. Муравьи имеют исклю-

чительно сложные сообщества, состоящие из специализированных групп особей, которым свойственно культивация «грибных садов», «доение» тлей и изгнание чужаков из колонии.

Семейство муравьев возникло в меловом периоде в условиях теплого или даже тропического климата. Наибольшее число видов этих насекомых и в настоящее время обитает в тропиках и субтропиках. Однако муравьи постепенно заселили также умеренные области Земли и проникли даже в районы с очень холодным климатом, достигнув зоны тундры. Изучением муравьев занимаются мирмекологи. Хорошо известно, что рабочие особи муравьев, как и многих других общественных насекомых, могут очень тонко управлять яйцекладкой цариц и развитием личинок. Эта социальная регуляция может быть трофической, химической (феромонной) и поведенческой. Удалось доказать, что рабочие *Mutisica rubra* и других видов муравьев эффективно контролируют развитие личинок и яйцекладку цариц. Когда короткодневные (т.е. содержащиеся при коротком дне в течение нескольких недель) рабочие кормят личинок и цариц, они «заставляют» их впадать в диапаузу. Напротив, длиннодневные (т.е. содержащиеся при длинном дне) рабочие прекращают эту диапаузу, вызывая возобновление окукливания личинок и яйцекладки цариц даже в условиях короткого дня. Оказалось, что в специально сконструированных светоизолированных формикариях, где только выходящие из гнезда за пищей фуражиры подвергаются на «арене» воздействию того или иного фотопериода, эти муравьи способны передавать информацию о длине дня личинкам и царицам, индуцируя или прекращая их диапаузу. Когда две группы муравьев разделены двойной сетчатой перегородкой, не допускающей обмена кормом или тактильными стимулами, но пропускающей запахи, реактивированные длинным днем муравьи из одной группы воздействуют на своих соседей, вызывая возобновление окукливания и яйцекладки. Такой же эффект возникает, когда воздух из формикария с реактивированными рабочими поступает в группу диапаузирующих муравьев. Даже экстракты реактивированных рабочих вызывали прекращение диапаузы. В результате всех этих экспериментов было доказано существование выделяемого рабочими *Mutisica rubra* нового для науки феромона-активатора. Функционирование такой сложной системы, как многовидовое сообщество муравьев, определяется характером поведения и взаимодействия особей на кормовом участке. Появляется всё больше данных в пользу того, что действие муравьев главным образом социально обусловлено. К настоящему времени известно о различных формах координации деятельности гнездовых рабочих, а также о способах добывания пищи и об особенностях ориентации.

Одна из наименее изученных сторон жизни муравьев – индивидуальное поведение особей и роль индивидуумов в жизни семьи. Среди немногих работ, посвященных изучению индивидуального поведения муравьев, большинство проведено в лабораторных условиях и посвящено, главным образом, функциональному разделению особей в семье и различиям в уровнях их активности. Наименее раздражимые особи несут обязанности, не требующие подвижности; другие выполняют работы, связанные с частой сменой задач и с постоянным активным движением.

В естественных условиях индивидуальное поведение муравьев изучалось в плане функциональной дифференциации особей. Так, К. Хорстман выделяет среди внегнездовых рабочих три профессиональные группы: восходители на деревья, специализированные охотники на почве и сборщики строительного материала. Большинство муравьев таскают семена одно за другим, простираясь в густых зарослях, 8–9% срезают и тащат в гнездо целый стебелёк и лишь 1–2% сборщиков умеют сбрасывать зерна вниз с вершины холма.

Наблюдения проводили в периоды высокой активности муравьев с момента выхода из гнезда до возвращения в него. Для статистической обработки отбирали «полные» рейсы, исключая муравьев, потерянных наблюдателями до возвращения в гнездо. Спектры поведенческих реакций муравьев во время рейсов весьма изменчивы. Однако можно выделить и присущие каждому муравью особенности. Характерно, что чем дальше муравьи отходят от гнезда, тем больший процент времени в их поведенческом репертуаре занимают ориентировочные реакции и меньший – контакт с другими муравьями. При повторных выходах на тот же маршрут доля ориентировочных актов уменьшается.

Возможности муравьиного интеллекта давно занимали умы исследователей. Долгое время господствовало мнение о том, что у насекомых вырабатываются лишь элементарные условные рефлексы. Однако сама по себе способность муравьев к запоминанию и научению была экспериментально продемонстрирована с помощью различных методик. Плененный способностью муравьев к обучению, Теодор Шнейрла многие годы сочетал изучение муравьев в полевых условиях со всесторонними лабораторными экспериментами. Изучение тропических бродячих муравьев позволило ему детально разобраться в роли обонятельных стимулов, управляющих движением муравьиных полчищ. Развивая свои исследование в Нью-йоркском музее естественной истории, он разработал лабиринты для изучения наиболее распространенных видов муравьев. Двигаясь в этих лабиринтах, муравьи доказали свою способность запоминать и находить правильный путь, даже не имея возможности ориентироваться по собственному пахучему следу. Они могут использовать также результат обучения в новой ситуации, что ставит их способности близко к пределу доступного для насекомых. Приобретение опыта, в том числе основанное на подражании, имеет особенно большое значение для муравьев, так как в среднем срок жизни рабочих особей муравьев – 1,5–2,5 года, т.е. больше, чем у многих грызунов. При решении задач, требующих объединенных усилий группы особей, или задач, основанных на раздражательных реакциях, должна проявляться неоднородность психических возможностей и индивидуального опыта муравьев. У муравьев разнообразие стереотипов поведения связано, прежде всего, с наличием фиксированных различий в функциях, выполняемых разными особями. В небольших функционально однородных группах муравьев выделяются «одаренные» особи, которые обладают хорошей памятью и играют роль активаторов при выполнении различных функций и организации групп. Различия в способностях и уровне активности рабочих особей можно наблюдать даже в относительно простых ситуациях, когда группа сталкивается с препятствием на пути к пище или гнезду. Такой опыт был проведен в 1968 г. с трофобионтами, которые спускались по стволу березы к муравейнику. Ствол окружили кольцом пластилина с нафталином. Преодоление этого препятствия не было хаотическим: группа из 6–7 фуражиров останавливалась перед кольцом и ожидала своего «вожака» – самого активного муравья, который первым преодолевал препятствие и затем пробегал через кольцо туда и обратно, сопровождая остальных муравьев. Возможно, что здесь проявились отношения доминирования-соподчинения, связывающее знакомых между собой особей, которые используют перекрывающиеся поисковые участки. Опыты дают основание полагать, что ранг особей и их поведение в группах зависят от психофизиологических свойств и к тому же поддерживаются активным взаимодействием. Оказалось, что индивидуальная борьба за доминирование выражается в увеличении двигательной активности соперничающих особей, а также в проявлениях агрессивности и прямого противоборства. В частности, муравьи устраивают своеобразные турниры, когда претендующий на первенство фуражир пытается занести соперника в гнездо. Два фуражира некоторое время толкают друг друга, стараясь сложить соперника «чемоданчиком». Если это долго не удастся ни одному из них, муравьи разбегаются.

Высокий уровень психической организации муравьев вполне позволяет задуматься об их способности усваивать логическую структуру задачи и применять полученный опыт в измененной ситуации. Эти две формы поведения: обучаемость и способность улавливать логические связи – были разграничены Г. Харлоу, который таким образом поставил вопрос об объективном изучении рассудочной деятельности животных. По В. Келеру, основной критерий разумного поведения – решение задачи с учетом всей ситуации в целом. По-видимому, именно эта способность муравьев объясняет результаты эксперимента Дж. Брауэра, в котором семья муравьев, в течение трех лет ежедневно получавшая 10 Р/ч радиации, выстроила крытую дорогу, что позволило уменьшить дозу облучения.

Согласованные действия муравьев на кормовом участке невозможны без обмена информацией о наличии и местонахождении пищи, о появлении свободной, пригодной для обитания территории, о вторжении врагов и т.п. В настоящее время выделяют следующие способы передачи информации у муравьев: кинописис -реакция на визуально воспринимае-

мые характерные движения других особей: выделение феромонов, действующих либо как сигналы тревоги, либо как следовые вещества; звуковые «стридуляционные» сигналы и тактильный (антеннальный) код. Эти средства обмена информацией и способы взаимодействия муравьев на кормовом участке подробно описаны в монографии А.А. Захарова.

Г.М. Длусский систематизировал сведения, касающиеся способов передачи информации муравьями, обнаружившими пищу. Найдя источник пищи, разведчик совершает комплекс маркирующих движений – петлеобразные пробежки вокруг находки, которые иногда сопровождаются выделением следовых веществ, или стредуляций. Комплекс маркирующих движений является следствием возбужденного состояния муравья и отсутствует у видов с низкой социальной организацией. В ответ на комплекс маркирующих движений разведчика может происходить самомобилизация фуражиров, которые включаются в процесс доставки пищи в гнездо. Это возможно только при достаточно высокой динамической плотности особей на кормовом участке. Возвращаясь в гнездо, разведчики могут оставлять или непрерывный пахучий след, или запаховые вехи.

Известно, что в случае сложных механизмов мобилизации у некоторых видов используется комплекс сигналов. До недавнего времени для каждого вида муравьев описывали более или менее специфическую технику рекрутирования. Пока еще очень мало работ, в которых анализируется разнообразие способов передачи информации у одного вида.

Б. Хольдоблер и Э.О. Вильсон выделили пять различных систем мобилизации у африканского муравья – портного:

- мобилизация на пищу с использованием пахучего следа и тактильных стимулов;
- мобилизация на новую территорию (пахучий след и удары антеннами);
- мобилизация на переселение, включающая транспортировку других особей;
- ближняя мобилизация на врагов с использованием пахучего следа;
- дальняя мобилизация на врагов, которая обеспечивается сочетанием химических и тактильных стимулов и приводом особей.

Следствием разнокачественности психических возможностей муравьев является, в частности, их склонность к определенным способам ориентации, что должно отражаться на модальности сообщаемых ими сигналов.

Так, в группах активных фуражиров лугового муравья с перекрещивающимися поисковыми участками имеются особи, использующие различные ориентиры. Опыт, проведенный в лабораторных условиях, где использовались постоянные искусственные ориентиры, показал, что из числа муравьев, посещавших кормушку (около 200 особей), 40–45% особей после перестановки ориентиров меняли направление движения. В отношении муравьев большинство исследователей до сих пор сходились на том, что их коммуникативная система генетически инстинктивна и соответственно сигнальное поведение и ответы почти постоянны у всех особей данного вида.

Еще более сложно поведение пчел, так как помимо специализированных групп и сложной организации внутри ульев, они передают информацию о местоположении источников пищи, пользуясь танцем – феномен, названный известным немецким биологом Фришем «языком пчел». По возвращении от источника пищи, пчела выполняет танец на поверхности сот улья в виде восьмерки, в которой пчела, покачивая своим брюшком, двигается по прямому пути через среднюю часть восьмерки. Остальные пчелы в улье следуют движениям танцора, чтобы определить расстояние до пищи и направление к ней. Расстояние определяется по скорости танца, при этом число танцев в единицу времени уменьшается с увеличением расстояния к пище. Направление указывается в связи с направлением солнца так, что танец с движением вверх сигнализирует расположение пищи в направлении к солнцу, а с движением вниз указывает место пищи в противоположной стороне. Ориентиры направо и налево от солнца даются исполнением танца соответственно вправо или влево.

Мнение о принципиальной неспособности насекомых к логическим операциям упорно продолжает сохраняться в научной среде, несмотря на работы Г.А.

Мазохина-Поршнякова, посвященные медоносной пчеле. Этот автор экспериментально

доказал, что пчелы могут многое: опознают классы фигур инвариантно к их размеру и взаимному повороту, т.е. обобщают фигуры по форме; способны генерализовать визуальные стимулы по признакам «новизна окраски», «двухцветность», «непарность» (последнюю задачу как наиболее сложную решают лишь единичные особи).

Итак, интегрированное социальное поведение насекомых может быть в большей степени объяснено привыканием. Например, пришельцы в муравьиных и пчелиных гнездах распознаются по запаху и часто уничтожаются. Если, однако, пришелец появляется в то время, когда колония занята каким-то делом, он может остаться незамеченным и, в конце концов, может быть принят в колонию. Одним из объяснений подобного факта является то, что члены колонии привыкли к его запаху.

В какой мере можно сравнивать сигнальную деятельность пчел, муравьев и других животных с языковым поведением? Сам по себе вопрос о природе языка сейчас оживленно дискутируется в связи с недавно открытыми способностями шимпанзе к общению с помощью амслена – системы жестов, которой пользуются глухонемые. Человекообразные обезьяны действительно могут пользоваться языком: на амслене они составляют предложения, придумывают собственные слова, шутят и ругаются.

Среди многочисленных описаний языка наиболее удобной представляется концепция, предложенная известным американским лингвистом Ч. Хоккетом. В своей книге «Курс современной лингвистики» он приводит семь ключевых свойств языка: двойственность, продуктивность, произвольность, взаимозаменяемость, специализация, перемещаемость и культурная преемственность. Он приписывает танцам пчел, в отличие от способов общения многих других животных, максимальное число свойств, т.е. все, за исключением культурной преемственности.

Действительно, согласно господствующему мнению, язык танцев полностью генетически детерминирован. Однако данные Н.Г. Лопатиной свидетельствует о том, что и для считывания информации и для формирования танца большое значение имеет образование пространственного и временного стереотипа условных связей.

Немаловажное значение для характеристики языка имеет количество информации, которое могут передать животные. По мнению Э.О. Вильсона, пчелы способны передать около трех бит информации о расстоянии и около четырех бит – о направлении полёта.

Таким образом, на основе опытов и экспериментов, проводимых учеными разных стран, показано, что насекомые обладают не только способностью общаться между собой, но и некоторыми элементами логического мышления.

2. Головоногие моллюски. Головоногие – самые необычайные, крупные, и самые совершенные из всех моллюсков. Они достигли весьма высокой степени развития. Это своего рода приматы среди беспозвоночных обитателей моря.

Нервная система головоногих моллюсков сложнее, чем у всех других беспозвоночных животных. Ганглии ее очень велики и так плотно сближены друг с другом, что, по существу, образуют единую высокоспециализированную нервную массу. По тонкости своих чувств, точности восприятия и сложности ответных реакций и поведения головоногие превосходят многих морских животных. Ученые, исследовавшие их поведение в экспериментах, пришли к выводу, что в образовании условных рефлексов и процессов торможения у головоногих много общего с высшими позвоночными. При этом мозговые центры, отвечающие за эти функции у позвоночных, по своему происхождению не гомологичны таковым у головоногих. Большой степени совершенства у головоногих моллюсков достигают глаза. Глаз осьминога мало отличается от глаза млекопитающего или даже человека. Острота зрения этих животных исключительно велика. Конкуренцию им могут составить только глаза совы, кошки и человека. Рекордным является и размер глаз. Так, глаза каракатицы лишь в десять раз меньше ее самой, а у гигантского спрута глаза достигают 40 см в диаметре. Это самые большие глаза в мире животных! Кроме глаз, осьминоги имеют и светочувствительные клетки, рассеянные в коже. Кроме них, в кожных покровах присутствуют осязательные, обонятельные и

вкусовые клетки. Вкусовая чувствительность головоногих очень велика. Хорошо выражено у них и чувство равновесия.

Все головоногие исключительно морские животные. Обитают они только в океанах и морях с повышенной соленостью. Среди них есть формы, ведущие придонный образ жизни и обитающие в толще воды. Встречаются головоногие и на разных глубинах, как на мелководье, так и в глубоких впадинах.

Поведение осьминогов весьма разнообразно. Они активные хищники, потребляющие в пищу самую разную добычу. Многие виды строят для себя достаточно сложные убежища из камней и раковин. Размножаются головоногие, откладывая хорошо сформированные яйца или рождая живых детенышей. За кладками яиц самки тщательно ухаживают и их бдительно охраняют.

Эксперименты показали, что головоногие хорошо обучаются. Они способны различать геометрические фигуры по форме, цвету и размеру. Выработанные условные рефлексы сохраняются у них в течение длительного времени. Наблюдения в океанариумах показали, что осьминоги хорошо приручаются, узнают ухаживающих за ними людей и охотно вступают с ними в контакт.

В Брайтонском океанариуме был описан следующий случай. Однажды, по непонятной причине, из одного из аквариумов, накрытого стеклом, стали по ночам пропадать рыбы. Оказалось, что виноват в этом был живший в аквариуме, расположенном напротив, осьминог. Он сдвигал стекло, закрывающее его аквариум, вылезал наружу, переползал через проход, открывал аквариум с рыбами, влезал в него и учинял там разбой. Наевшись, он покидал аквариум, задвигал за собой стекло, возвращался домой и закрывал за собой крышку. Самое удивительное при этом, что в природе осьминоги практически никогда не покидают водную среду. Подобное поведение, несомненно, можно отнести к проявлению рассудочной деятельности. С поведением головоногих моллюсков, обитающих в глубинах океана, связано множество мифов и легенд.

Рядом исследователей обращалось особое внимание на весьма развитое у осьминогов «любопытство», что выражается в обследовании ими биологически «бесполезных» предметов, а также на их высокоразвитые манипуляционные и конструктивные способности. Эти способности проявляются в строительстве валов и убежищ из камней, панцирей крабов, раковин устриц и т.п. Этот строительный материал осьминог подбирает, переносит и укрепляет «руками». Иногда такие гнезда представляют собой закрытые со всех сторон строения. По некоторым, правда, еще не подтвержденным наблюдениям осьминоги способны и к орудийным действиям, пользуясь камнями для защиты.

Вместе с тем и у головоногих наблюдается та же противоречивость в способности к научению, что и у насекомых. Так, например, у осьминога вообще хорошо развита способность к научению на зрительные и тактильные стимулы, но в ряде случаев он оказывается не в состоянии решить, казалось бы, несложные задачи. Особенно это относится к преодолению преград: осьминог не способен найти обходной путь, если приманка (краб) располагается за прозрачной преградой (в стеклянном цилиндре или за проволочной сеткой). Тщетно пытаясь овладеть приманкой в прямом направлении, осьминог не хватается ее сверху, через край. Правда, по Бойтендийку, некоторые осьминоги все же способны решить несложные задачи обходного пути. При этом, очевидно, большое значение имеет прежний опыт особи. Другие головоногие уступают осьминогу по своим психическим способностям.

Конечно, при оценке подобных экспериментов необходимо иметь в виду, что здесь ставятся биологически неадекватные, а поэтому и неразрешимые задачи: в естественных условиях осьминог никогда не оказывается в ситуации, когда непосредственно зримая жертва оказывается недосягаемой. К тому же задачи обходного пути относятся к разряду весьма сложных – с ними не справляются не только черепахи, но и куры (в биологически несравненно более адекватных условиях).

### 3. Рыбы. В соответствии с изменением природных условий у позвоночных животных



развивается определенное строение тела и нервной системы, а также возникают характерные формы поведения. У рыб, например, условия существования в воде не только создали ряд особенностей строения тела, но и своеобразную инстинктивную деятельность в области размножения, питания и самосохранения.

Большинство рыб мечет икру, которую самцы поливают молоками (спермой) и в дальнейшем оставляют на произвол судьбы. Некоторые рыбы перед икрометанием делают в песке углубление, куда откладывают оплодотворенную икру. Немногие рыбы (колюшка) строят для икры особые гнезда.

Количество икринок различно у разных рыб – от нескольких единиц до миллионов.

Характерно, что рыбы, откладывающие небольшое количество икринок, сохраняют их в более безопасных местах, чем рыбы, обладающие высокой плодовитостью.

Многие морские рыбы мечут икру в пресной воде. Для этого они собираются в огромные стаи и направляются в устья рек. Здесь они задерживаются на некоторое время и затем устремляются вверх по течению.

В реках Камчатки кета, горбуша и другие рыбы собираются такой густой массой, что затрудняют движение судов.

В некоторых местах крайние ряды рыб вытесняются на берег. Преодолевая пороги и плотины, рыбы устремляются выше и дальше по течению.

Различные виды рыб заходят в разные реки, причем отдельные из этих видов следуют один за другим в определенном порядке.

В поисках пищи рыбы ориентируются обонятельными, зрительными и другими ощущениями.

Специальные опыты показали, что запах пищи привлекает рыб. Рыбы подплывали в аквариумах к мясным пакетам, не реагируя на пустые.

Давая рыбам пищу цветными щипцами, один ученый приучил их выплывать только к красным, зеленым и другим щипцам, т.е. к определенным цветным сигналам.

Наиболее простые и убедительные опыты по изучению особенностей ощущений рыб произведены по методу условных рефлексов.

Первые такие опыты были произведены проф. Ю.П. Фроловым следующим образом: к спинному плавнику рыбы, плавающей в аквариуме, прикреплялась резиновая нить. Конец этой нити связывался посредством резинового барабанчика с системой рычагов и отметчиков. Вслед за условным сигналом (звуковым или цветным) в воду аквариума пускали ток. Получив электрический удар, рыба сильно дергала резинку, и отметчик вычерчивал своеобразную кривую. Повторяя такие опыты, Фролов установил, что через некоторое время рыбы сразу при появлении условного сигнала дергают резинку, хотя ток в воду больше не пускается.

Вслед за Фроловым, в Институте мозга имени В. М. Бехтерева выработали условные рефлексы у рыб более простым способом. На условный раздражитель (красный цвет, звонок и др.) рыбам подавался у края аквариума подкорм. Через определенное количество сочетаний, разное у карпов, карасей, окуней и других, рыбы начинали выплывать к месту подкорма сразу при появлении условного раздражителя.

Особенности навыков у рыб выявлены в известных опытах Мебиуса. В аквариуме, где находилась голодная щука, устанавливалась стеклянная перегородка, за которую пускали маленького карася. Щука десятки раз бросалась на карася и ударялась при этом о перегородку с такой силой, что разбивала себе пасть до крови. Через некоторое время щука переставала бросаться на добычу, и, когда перегородка снималась, карась свободно плавал по всему аквариуму, – щука больше на него не нападала.

С большим трудом усвоив навык, щука с таким же трудом его изменяет.

В опытах, где рыбы должны были обойти прозрачную перегородку в аквариуме и попасть к кормушке через особое боковое отверстие в перегородке, они оказались неспособными к решению задачи, и навык не был усвоен рыбами после многих сотен проб (Д. Н. Кашкаров).

Поведение рыб в основном инстинктивно и стереотипно. Оно мало и медленно изменяется в индивидуальном опыте. Но, несмотря на то, что передний (большой) мозг у рыб мало развит и что кора мозга отсутствует, рыбы все же способны к усвоению некоторых простейших навыков.

4. Амфибии. Класс амфибий представляет первый этап на пути перехода позвоночных от водного существования к наземному. Изменение водного образа жизни – переход к полуводному и полуназемному – привело к изменению внешнего вида, строения тела, мозга, органов чувств и основных типов поведения этих животных. Об органах чувств и типичных для амфибий способах рецепции мы уже говорили в разделе «Коммуникации».

С частичным переходом к наземному образу жизни связано многообразие способов размножения и заботы о потомстве. Все эти сложнейшие формы поведения амфибий выработались и эволюционировали под влиянием внешней среды, закрепляясь в формах, наиболее выгодных для процветания вида. Таким образом, у амфибий родители устанавливают определенные конкретные связи между биологически значимыми объектами в виде оплодотворенных яиц и личинок и собой, частями своего тела, благодаря наличию специальных приспособлений на нем для прикрепления, вмещения и сокрытия яиц. Они используют предметы окружающей среды, дифференцируя материал, пригодный для стройки ( листья, ил, пенистую массу). Они выделяют этот материал из окружающей среды, производят над ним определенные, не только обрабатывающие манипуляции, но и переносят его и конструктивно связывают отдельные части материала, например, делая круговые ограды из ила, приглаживая внутренние стенки кольцевого гнезда, сближая, склеивая края листьев. Все эти действия могут осуществляться лишь при условии дифференцировки животными предметов, т.е. практического анализа окружающей среды и практического синтезирования предметов, включенных в цепь в основном стереотипного инстинктивного проявления поведения животных, выражающегося в уходе за потомством. Этот практический анализ и синтез, конечно осуществляется на базе довольно сложной аналитико-синтетической деятельности их мозга. Амфибии способны к обучению, однако их ассоциативные способности не превышают таковые у рыб. У наземных амфибий быстро вырабатываются отрицательные пищевые реакции. Так, после 4–7 попыток схватить неприятных на вкус мохнатых гусениц жабы перестают их брать. Точно так же, после немногих опытов, они переставали схватывать движущиеся кусочки бумаги. Иногда обычное пищевое поведение амфибий затормаживается уже после одной попытки схватить рыжего муравья или осу, а также червя, на поверхность тела которого нанесено какое-либо едкое вещество.

У лягушки легко вырабатывался отрицательный условный рефлекс на пищевой объект после подкрепления ударом электрического тока. Очевидно, высокая скорость выработки подобных рефлексов связана с тем, что именно так в природе эти животные обучаются распознавать съедобные и несъедобные объекты. Таким образом, отрицательные пищевые рефлексы можно отнести к категории натуральных.

С другой стороны, лягушки и тритоны в течение длительного времени продолжали попытки схватывания видимой, но недоступной добычи, находящейся за стеклом или помещенной в прозрачный стакан.

Обучение в лабиринте показало, что в конце концов амфибии способны обучаться, однако на это требуется весьма значительное время.

Экспериментаторы приходят к выводу, что образовавшиеся условные связи амфибий отличаются инертностью, непластичностью и лишают животных возможности переучивания при перемене положительного стимула на отрицательный и обратно. Установка на обучение у них практически не вырабатывается.

Таким образом, формы отражения окружающего мира у амфибий мало отличаются от форм отражения у рыб. Амфибии могут реагировать только на ограниченный круг сигнальных признаков, который для них остается постоянным, например, движение добычи или ее запах, вызывающие реакцию схватывания. Съедобный предмет как таковой, не воспринима-

ется амфибиями как пища, если он неподвижен. Следовательно, в предмете выделяется лишь свойство, а не сам предмет: то подвижность, то запах предмета. У амфибий, несомненно, более сложен, чем у рыб, практический синтез раздражителей, обнаруживающийся как при акте питания, так и, в особенности, в многообразии конструктивной их деятельности при гнездостроении. В акте питания у амфибий мы наблюдаем интеграцию зрительной и обонятельной рецепции с осязательной, вкусовой и двигательной.

В неменьшей степени, чем у рыб, у земноводных доказано наличие способности к индивидуальному использованию опыта. При этом для установления условно-рефлекторных связей сигнальными раздражителями являются, главным образом, химические и физические.

5. Общая характеристика низшего уровня перцептивной психики (по Фабри, 1976). Таким образом, на низшем уровне перцептивной психики уже представлены все те прогрессивные признаки, которые характеризуют перцептивную психику вообще, но во многих отношениях поведение относящихся сюда животных носит и примитивные черты, сближающие его с поведением нижестоящих животных. Так, основную роль играет ориентация поведения, по-прежнему, по отдельным свойствам предметов, но не по предметам как таковым. Предметное восприятие явно играет еще подчиненную роль в поведении, в котором преобладают ригидные, жестко запрограммированные, сугубо инстинктивные элементы.

Вместе с тем важно подчеркнуть, что, несмотря на преобладание в поведении врожденных элементов, у рассматриваемых нами таксономических групп животных, в частности насекомых, накопление индивидуального опыта, научение играют существенную роль. При этом в процессах научения наблюдается и определенная противоречивость, сочетание прогрессивных и примитивных черт. Специфическая направленность, приуроченность этих процессов к определенным функциональным сферам, как и само подчиненное положение, которое занимает научение по отношению к инстинктивному поведению, несомненно указывают на переходное положение данного уровня психического развития между элементарной сенсорной и развитой перцептивной психикой.

Однако это никоим образом не означает, что насекомым, как и другим представителям рассматриваемой группы животных, недостает пластичности поведения. Наоборот, у них в полной мере проявляется общая закономерность, что усложнение инстинктивного поведения неизбежно сочетается с усложнением процессов научения (и наоборот). Только такое сочетание обеспечивает подлинный прогресс психической деятельности.

Инстинктивное поведение представлено на рассматриваемом уровне психического развития уже весьма развитыми новыми категориями: групповое поведение, общение, ритуализация. Особую сложность приобретают формы общения у видов, живущих огромными семьями, из которых лучше всего изучены пчелы. Язык пчел, этих высших представителей членистоногих, относится к наиболее сложным формам общения, которые вообще существуют в животном мире. Возможно, что новые исследования познакомят нас с поразительными психическими способностями и других насекомых, но на сегодняшний день пчелы представляются нам наиболее развитыми в этом отношении. Наиболее сложные формы инстинктивного поведения закономерно сочетаются у них с наиболее разнообразными и сложными проявлениями научения, что обеспечивает не только исключительную согласованность действий всех членов пчелиной семьи, но и максимальную пластичность поведения особи. Психические способности пчел (как и некоторых других высших насекомых) в некоторых отношениях, очевидно, уже выходят за рамки низшего уровня перцептивной психики.

В ином направлении, чем у членистоногих, шло развитие психической активности у головоногих моллюсков. По некоторым признакам они приблизились к ветви, ведущей к позвоночным, о чем уже свидетельствуют их крупные размеры и отмеченные выше особенности строения нервной системы, и особенно зрительного рецептора, что непосредственно связано с резким увеличением скорости движения по сравнению с другими моллюсками.

Поведение головоногих еще совершенно не достаточно изучено, но уже известны многие примечательные их способности. Прежде всего, они выделяются существенным услож-

нением инстинктивного поведения. У головоногих уже встречаются территориальное поведение (занятие и защита индивидуальных участков), «агрессивность», которая только намечается у высших червей, групповое поведение (стаянная жизнь кальмаров и каракатиц), в сфере размножения появляются ритуализованные формы поведения, что находит свое воплощение в видоспецифическом «ухаживании» самцов за самками. Все это присуще только высшим животным.

Очень важным представляется и то обстоятельство, что впервые у головоногих появляется способность к установлению контактов с человеком, к общению с ним, результатом чего является возможность подлинного приручения этих животных (в отличие от насекомых!).

Таким образом, головоногие, далеко оставив позади других моллюсков, как и вообще всех низших беспозвоночных, достигли, несомненно, высокого уровня психического развития, во многом сблизившись с позвоночными животными.

Тем не менее следует думать, что в психической деятельности головоногих действительно сочетаются прогрессивные черты, сближающие их с позвоночными, с примитивными – наследством низших моллюсков. К примитивным чертам относится и известный «негативизм» научения: головоногие легче научаются избегать неприятных раздражений, чем находить благоприятные. И в этом нетрудно усмотреть общность с поведением животных, обладающих элементарной сенсорной психикой.

На низшем уровне перцептивной психики находится, очевидно, хотя бы отчасти, и ряд представителей низших позвоночных. Однако в корне различные строение и образ жизни членистоногих и позвоночных являются причиной того, что и их поведение и психика, в сущности, несопоставимы. Так, одной из отличительных особенностей насекомых являются их малые по сравнению с позвоночными размеры. В связи с этим окружающий насекомое мир представляет собой нечто совершенно особое: это не микромир простейших, но и не макромир позвоночных. Человеку трудно себе представить этот мир насекомых с его (с нашей точки зрения) микроландшафтами, микроклиматами и т.д. Хотя насекомые живут рядом и вместе с нами, они живут в совершенно иных условиях температуры, освещения и т.п. Уже поэтому психическое отражение действительности не может у насекомых не быть принципиально иным, чем у позвоночных, да и у большинства других беспозвоночных.

Но поскольку наиболее общие признаки психического отражения, характерные для данного его уровня, присущи всем упомянутым животным, можно, очевидно, по поводу рассмотренных нами в качестве примера насекомых сказать, что мы имеем здесь дело с типичными проявлениями низшего уровня перцептивной психики, но в формах, отвечающих тем особым условиям жизни этих животных, которые отмечались выше.

6. Пути эволюции перцептивной психики. «В мире животных процесс эволюции привел к трем вершинам: позвоночные, насекомые и головоногие моллюски. Соответственно высокому уровню строения и жизнедеятельности этих животных мы наблюдаем у них и наиболее сложные формы поведения и психического отражения. Представители всех трех «вершин» способны к предметному восприятию, хотя, очевидно, только у позвоночных эта способность получила полное развитие. У остальных двух групп перцепция развилась своеобразными путями и качественно отличается от таковой у позвоночных. Аналогично обстоит дело и с другими решающими критериями стадии перцептивной психики, не говоря уже о том, что высшего уровня развития перцептивной психики достигли в процессе эволюции вообще только представители позвоночных, и то явно не все. Только у высших позвоночных обнаруживаются все наиболее сложные проявления психической деятельности, которые вообще встречаются в мире животных.

Сравнивая беспозвоночных с позвоночными, необходимо также учесть, что ни головоногие, ни членистоногие не имеют никакого отношения к предкам позвоночных. Путь, ведущий к этим вершинам, отклонился от пути к третьей вершине еще на очень раннем этапе эволюции животного мира. Поэтому высокое развитие морфологических и поведенческих признаков, отмеченных нами у этих животных, является при сравнении с позвоночными

лишь аналогией, обусловленной мощным повышением общего уровня жизнедеятельности, характерным для всех трех групп животных»(Фабри, 1976. С. 230).

В поведении животных переплетаются взаимосвязанные, унаследованные инстинкты, условные рефлексы и навыки, приобретенные в индивидуальной жизни.

Постепенно, в ходе эволюции, в связи с развитием головного мозга, индивидуальные навыки усложняются и начинают приобретать все большее и большее значение в поведении животных. Благодаря различным условиям развития и различиям в строении органов и организма, инстинкты также становятся качественно иными. Инстинкты птицы, собаки и обезьяны качественно различны, хотя и обозначаются общим понятием. Общая эволюция поведения животных проходит в основном от стереотипно инстинктивных к индивидуализированным формам.

Усложнение поведения у членистоногих и позвоночных шло разными путями. Так, в типе членистоногих мы видим прогрессивное развитие инстинктивного поведения, достигающего высочайшей степени сложности и совершенства. У многих общественных и одиночных насекомых и целого ряда видов пауков психическая деятельность этого типа достигает необычной высоты, сложности и целесообразности. Это, например, строительные инстинкты пауков, общественные и строительные инстинкты насекомых, инстинкты, связанные с заботой о потомстве и т.п. Каждый из таких инстинктов представляет собой длинную цепь очень точно регулированных и строго повторяющихся действий, которые при обычных условиях существования представляют самые удивительные примеры приспособления животных к совершенно определенным условиям существования. Роль приобретенных компонентов в этих цепях довольно мала. Как отмечает А.Н. Северцов, «эволюция приспособлений при помощи изменения поведения животных здесь пошла в сторону прогрессивного развития наследственно фиксированного поведения (инстинкта)».

У позвоночных животных эволюция пошла в направлении прогрессивного развития индивидуально-приспособительной деятельности, т.е. наследственно не фиксированных действий. Инстинктивные компоненты поведения у позвоночных в процессе развития особи гораздо сильнее «обрастают» условно-рефлекторными и элементами разума. Это наблюдается даже в тех случаях, когда мы имеем дело со сложными инстинктами высших позвоночных, как, например, с гнездостроительными или миграционными инстинктами птиц или родительскими инстинктами у амфибий, птиц и млекопитающих.

В сравнительном ряду позвоночных можно отметить прогрессивное развитие пластичности поведения и индивидуально-приспособительной деятельности. У рыб и амфибий она в основном сводится к сравнительно простым условным рефлексам, значительно сложнее индивидуально-приспособительная деятельность у рептилий, наибольших высот она достигает как у птиц, так и у млекопитающих, развиваясь параллельно. Пластичность поведения и у тех, и у других имеет громадное биологическое значение и позволяет высшим представителям этих двух групп быстро приспосабливаться к весьма разнообразным и быстро изменяющимся условиям. Это становится особенно актуальным, когда животным приходится приспосабливаться к изменениям, вносимым в их жизнь человеком.

Как отмечал А.Н. Северцов, «наибольшее значение приспособлений этого типа мы, конечно, видим при эволюции человека, где они несомненно играли первенствующую роль. Можно сказать, что благодаря развитию сознательно-разумной психики, способность непосредственных предков человека и самого человека к приспособлению повысилась в невероятной степени, и что именно благодаря этой способности человек и занял, не только в ряду млекопитающих, но и в ряду всех животных, доминирующее положение; он может приспособиться в чрезвычайно короткое с эволюционной точки зрения время решительно ко всяким изменениям и условиям существования.»

## **Высший уровень развития перцептивной психики.**

К высшим позвоночным относятся только два класса: птицы и млекопитающие, в пре-

делах которых и обнаруживаются проявления высших психических способностей животных. Среди низших позвоночных намечаются промежуточные ступени психического развития, характеризующиеся разными сочетаниями элементов низшего и высшего уровней перцептивной психики.

1. Развитие нервной системы высших позвоночных. Центральная нервная система позвоночных животных состоит из спинного и головного мозга, лежащих внутри позвоночного столба и черепа. Головной мозг разделяется на пять отделов: передний, промежуточный, средний, мозжечок и продолговатый. Эти части мозга имеют различное относительное положение и разную относительную величину у разных классов позвоночных.

Головной мозг зародышей позвоночных развивается из мозговой трубки. В переднем конце мозговой трубки зародыша образуется пузырь, в дальнейшем делящийся на три части: передний, средний и задний мозговые пузыри. В процессе развития из заднего пузыря образуются продолговатый мозг и мозжечок, из среднего – средний мозг и из переднего – полушария головного мозга и промежуточный мозг.

Функции этих отделов головного мозга хорошо изучены как у животных, так и у человека.

Продолговатый мозг, например, регулирует деятельность важнейших жизненных процессов – дыхания, пищеварения и кровообращения. Мозжечок имеет отношение к согласованности движений и напряжению мышц. Средний мозг регулирует движения, связанные с раздражениями, идущими от органов чувств (зрение, слух).

Промежуточный мозг, наряду с регуляцией ряда сложных движений, связанных, главным образом, с переживанием различных чувств, воспринимает вкусовые, обонятельные, зрительные, слуховые, осязательные и болевые раздражения.

Передний мозг, или большие полушария, является центром личного опыта и активных действий. Его функции усиливаются и усложняются на высших ступенях развития животного мира.

Чем выше стоит по своему развитию позвоночное животное, тем сложнее становится строение его головного мозга. Особенно разрастаются большие полушария, которые у высших животных образуют на своей поверхности кору, состоящую из ряда слоев нервных клеток (серое вещество мозга), и прикрывает собой все остальные отделы мозга.

Развитие нервной системы не происходит как равномерный, прямолинейный процесс. В зависимости от условий эволюции животного мира изменяется и усложняется строение нервной системы с разными отклонениями и упрощениями. Например, обонятельные области мозга и обонятельные ощущения у рыб относительно развиты гораздо больше, чем у птиц, так как в воде чаще приходится ориентироваться с помощью обоняния, а в воздухе – главным образом, зрения.

Зрительные центры мозга и мозжечок у птиц относительно более развиты, чем такие же центры мозга у млекопитающих. Соответственно этому у птиц также особенно хорошо развиты зрительные ощущения и способность согласования движений. Обонятельные области собак превосходят обонятельные доли человеческого мозга. Всем известно, что собаки воспринимают запахи гораздо лучше человека: ищейки находят след по запаху за много метров, а охотничьи собаки чуют дичь в воздухе.

Специальное развитие той или иной области головного мозга и соответствующих органов чувств и ощущений объясняется приспособлением животных к условиям жизни и является результатом длительного процесса естественного отбора.

Мозг достигает своего наивысшего развития у млекопитающих. У этих животных чрезвычайно усложняется кора больших полушарий, которая образует складки (извилины) и борозды. Внутреннее строение коры головного мозга также усложняется по мере перехода от низших к высшим формам животных.

Особенно усиливается развитие лобных и теменных областей полушарий головного мозга.

2. Развитие основных направлений изучения поведения позвоночных. Современное ис-

следование любого аспекта поведения только тогда может считаться полноценным, если авторы рассматривают его развитие, механизмы, эволюцию и адаптивное значение, не ограничиваясь наблюдениями и описаниями. Инстинкты нужно изучать в качественном своеобразии на разных ступенях развития животного мира. В предыдущих разделах нашего учебного пособия мы рассматривали и анализировали развитие разнообразных форм поведения у разных таксономических групп позвоночных. Таким образом, сравнительно психологический аспект присутствует во всех предыдущих темах. В качестве итога мы проводим краткий обзор ранее изложенного материала.

С конца прошлого века поведение животных изучается не только в природных, но также и в лабораторных условиях. Много опытов проведено по методу проблемных клеток. Впервые этот аппарат использовал известный психолог Э. Торндайк в 1898 г. Голодное животное помещалось в клетку, перед которой устанавливалась пищевая приманка. Животное должно было нажать на защёлку, повернуть вертушку или потянуть за нитку и открыть дверь.

В некоторых проблемных клетках была устроена система из нескольких запоров. Опыты ставились над многими животными: крысами, кошками, собаками, обезьянами. Все животные производили в клетках множество бесцельных движений. Они царапали и кусали решетку, скребли ее и толкали, пока случайное движение не открывало двери. Это движение постепенно запоминалось животными, и с течением времени они научались открывать дверь. Навыки приобретались путем «проб и ошибок».

Такие же опыты с такими же результатами производились в установках, когда пищевая приманка находилась внутри клеток, а животные проникали в них, преодолевая внешние зазоры.

Для изучения своеобразия ощущений и восприятий животных многие исследователи использовали «ящик различений». Животное помещается в пусковую камеру. Отсюда, толкнув висячую дверь, оно проходит в следующую камеру В или W, в зависимости от положительного или отрицательного сигнала. Например, на красный сигнал оно получает в конце коридора пищу, а на белый – электрический удар. Часто переставляя сигналы, можно выявить, каким образом животные различают внешние раздражители. В ящике различений исследованы восприятия света, формы, величины, расстояния и цвета. С некоторыми усложнениями этот аппарат был использован для изучения слуховых и обонятельных восприятий животных.

Многочисленные опыты и наблюдения выявляют необычайную остроту некоторых восприятий у животных. Различия между животными и человеком в этом вопросе отметил Энгельс, который писал: «Орлиный глаз видит значительно дальше человеческого глаза, но человеческий глаз замечает в вещах значительно больше, чем глаз орла. Собака обладает значительно более тонким обонянием, чем человек, но она не различает и сотой доли тех запахов, которые для человека являются известными признаками различных вещей» (Энгельс Ф. Диалектика природы. ГИЗ, 1930. С. 65).

Огромное значение для познания поведения и психики животных имеют классические исследования академика И.П. Павлова.

Изучая закономерности высшей нервной деятельности, И.П. Павлов: открыл новые пути исследования физиологических механизмов восприятия, внимания, памяти и т.д. Последователи И. П. Павлова методом условных рефлексов детально изучили особенности восприятий собак. Этот метод дает возможность объективно исследовать своеобразие восприятий разных животных. В сущности, условные рефлексы лежат в основе многих методов, применяемых для изучения восприятий животных. Так, например, в аппарате различений животные также получали пищевое подкрепление при одном сигнале и не получали его при других сигналах.

Посредством условно-рефлекторного метода проверено и уточнено учение о функциях отдельных центров коры головного мозга.

Для этого у собак вырабатывались условные рефлексы на определенные раздражители,

и после разрушения некоторых центров коры головного мозга выявлялись изменения условных рефлексов.

Исследования самого И.П. Павлова, М.К. Петровой и других его учеников дали возможность опытным путем вызывать нервные заболевания у собак. Вместе с пониманием этих явлений возник вопрос о новых методах лечения. В этом направлении продолжают опыты над животными и наблюдения в клиниках над людьми.

И.П. Павлов разработал теорию о типах нервной системы у собак. Изучение типов нервной системы дает возможность более глубоко понять закономерности высшей нервной деятельности и выяснить вопрос о роли унаследованных и приобретенных форм поведения у животных.

Даже очень краткое перечисление работ И.П. Павлова выявляет их огромное значение для понимания многих вопросов физиологии и психологии.

На основании сравнительно-физиологических исследований представителей главных классов позвоночных животных – рыб, пресмыкающихся, птиц, млекопитающих, в том числе грызунов, хищных и приматов, – Л.Г. Воронин пришел к заключению, что скорость образования условных рефлексов сама по себе, без учета качественных особенностей реакций, не является свидетельством высоты развития высшей нервной деятельности животных. Она может зависеть от типологических особенностей, степени развития тормозных явлений и ориентировочно-исследовательской активности животного.

Устанавливая равную скорость образования простейших временных связей, относящихся к реакции пищедобывания у животных разных филогенетических уровней, Воронин подчеркивает, что у представителей разных систематических групп имеются качественные отличия высшей нервной деятельности, выражающиеся в сложности поведения и в способности к интегрированию деятельности различных анализаторов. Эти качественные особенности, по его мнению, «определяются широтой возможности установления временных связей между большим или малым количеством элементов бесконечно сложной внешней и внутренней среды и врожденными или приобретенными деятельностями организма.» (Воронин Л.Г. Анализ и синтез сложных раздражителей у высших животных. М., 1952. С.184).

Действительно, критерием уровня психического развития животных следует считать степень сложности контакта организма с внешней средой, обусловленную свойствами организма в связи с интегрированием деятельности его анализаторов и воспроизведением процессов анализа и синтеза. Особенно важными исследованиями, проведенными в этом направлении, являются работы, связанные с изучением элементарного мышления животных.

3. Ориентировочно-исследовательская активность животных. Одним из показателей уровня психического развития животных, несомненно, является степень развития у них ориентировочно исследовательской активности. Вот что пишет по этому поводу Б.Ф. Сергеев: «Тех, кому посчастливилось близко познакомиться с человекообразными обезьянами у нас на Севере, где они, помещенные за решетку и тщательно опекаемые человеком, освобождены от всех забот (добывания пищи, необходимости всегда быть начеку, ежедневного строительства гнезд для ночлега и др.), а потому имеют достаточно большой досуг, поражает, сколько времени и с каким самозабвением шимпанзе способны предаваться изучению любой игрушки, любого сложного предмета, оказавшегося у них в клетке. Самое удивительное, что эта игра, продолжающаяся часами, осуществляется совершенно бескорыстно. Конечно, животное, разобрав последовательно шесть матрешек, не откажется съесть орех или сливу, оказавшуюся на месте седьмой, но интерес обезьяны к игрушке сразу же коренным образом изменится: больше уже она не будет подолгу возиться с матрешками, разнимать их и пытаться складывать снова, засовывать одну половинку в углубление другой, исследовать это углубление пальцами, стучать матрешек друг о друга или бросать на пол, прислушиваясь к звукам, которые они издают. Теперь, получив игрушку в собранном виде, шимпанзе, не теряя времени даром, доберется до сливы, если ее туда положили, и тотчас же теряет интерес к самой матрешке, а если внутри ничего не найдет, то может не на шутку рассердиться, но играть с матрешками все равно больше не будет.



Аналогичные реакции животных по изучению отдельных предметов, элементов среды или изменений в окружающей обстановке получили название ориентировочно-исследовательского рефлекса, или ориентировочно-исследовательской деятельности. Правда, в таком объеме, как у шимпанзе, мы больше ни у кого из животных не обнаружим интереса к незнакомым и явно бесполезным, с утилитарной точки зрения, предметам или явлениям. Даже марышки и прочие низшие обезьяны гораздо менее любознательны, чем антропоиды. О других животных и говорить не приходится. Собака, например, заинтересовавшись незнакомым предметом, скорее всего, ограничится тем, что тщательно его обнюхает. Значительно реже собаке захочется взять незнакомый предмет в зубы или потрогать его лапой.

По степени развитости ориентировочно-исследовательского рефлекса с шимпанзе могут поспорить только дети, и то не раньше, чем достигнут одного года. Зато к 3–4 годам, когда малыши овладеют речью, она становится новым механизмом познания окружающего мира. В жизни каждого ребенка бывает период, когда слова «почему», «зачем» и «как» он произносит чаще всех остальных слов.

Развитие ориентировочно-исследовательской деятельности в филогенезе изучено совершенно недостаточно. На самых ранних этапах эволюции организмов у них нет еще и намека на возможность осуществления ориентировочных реакций. В этот период окружающая среда оказывает непосредственное влияние на метаболизм клеток и тканей. Позже возникают специальные структуры, воспринимающие изменения среды и передающие информацию исполнительным элементам нервной системы. На этом этапе развития анализ раздражителей, воздействующих на организм, осуществляется только по их биологическому качеству и в связи с их значимостью.

Намного позже в ходе филогенетической эволюции живые организмы приобрели способность «проводить анализ» внешних раздражителей по их физическим параметрам независимо от биологического значения этих воздействий, что представляет собой качественно новую ступень в развитии отражения внешнего мира центральной нервной системой животных, так как этим была заложена основа для восприятия биологически индифферентных раздражителей – важнейшего завоевания эволюции. Оно создало условия для неизмеримо более точных и дифференцированных реакций на внешние воздействия. Только с этого момента можно говорить о наличии у животных высшей нервной деятельности как таковой, т.е. о развитии у них способности к образованию индивидуально приобретаемых временных связей между бесчисленным множеством индифферентных раздражителей и ограниченным набором реакций организма. Это значительно увеличило приспособляемость животных к меняющимся условиям среды.

Способность воспринимать и анализировать индифферентные раздражители – необходимая предпосылка для того, чтобы они оказались в состоянии вызывать ориентировочную реакцию животных. Ориентировочный рефлекс – многокомпонентная реакция организма на новизну в самом широком значении этого слова, направленная на обеспечение всестороннего анализа внешних раздражителей. Сюда входят такие реакции, которые обычно скрыты от наблюдателя, например рефлекторное повышение чувствительности рецепторных клеток, и такие бросающиеся в глаза общеповеденческие реакции, как поворот и настораживание ушей, поворот головы, конвергенция глаз на рассматриваемом предмете, принюхивание, сближение с заинтересовавшимся предметом и прочие реакции, направленные на его изучение. Кроме вычленения и анализа новых раздражителей ориентировочный рефлекс играет важную роль в процессах обучения. Он обеспечивает активацию нервных центров, повышая их возбудимость до уровня, необходимого для замыкания временной связи.

Ориентировочный рефлекс обладает двумя важнейшими особенностями. Во-первых, неспецифичностью. Для возникновения ориентировочной реакции безразлично, с каким раздражителем встречается животное: со зрительным, звуковым, обонятельным или термическим. Любой из них вызовет ориентировочный рефлекс. Для проявления ориентировки обязательно даже появление нового раздражителя, достаточно изменения характера, давно действующего и уже утратившего способность вызывать ориентировочный рефлекс. Он воз-

никнет при увеличении или уменьшении силы раздражителя, частоты его появления, при изменении локализации его в пространстве, скорости его передвижения и т.д. Во-вторых, ориентировочный рефлекс способен угасать в результате повторных воздействий раздражителя и увеличения вероятности его очередного появления.

В школе И.П. Павлова исчезновение ориентировочной реакции связывали с развитием внутреннего угасательного торможения, а способность выработанного торможения подавлять ориентировочный рефлекс объясняли тем, что он занимает как бы промежуточное положение между условными и безусловными рефлексам. Западные зоопсихологи связывают устранение ориентировочной реакции с привыканием. Предполагается, что осуществление ориентировочного рефлекса основано на способности центральных аппаратов нервной системы строить нервную модель внешнего мира, экстраполировать ее на ближайшие отрезки времени и сравнивать с происходящими событиями. В случае несовпадения модели с падающими на организм в данный момент раздражителями возникает сигнал рассогласования, дающий толчок к оценочным реакциям и возникновению возбуждения, вызывающего всю гамму проявлений ориентировочной реакции.

Если перевести описание ориентировочной реакции, данное в кибернетических терминах, на язык нейрофизиологии, можно предположить, что модель внешнего мира «нарисована» в мозгу животного «пером» привыкания и представляет собой узор из ставших неэффективными пресинаптических окончаний сенсорных нейронов. Благодаря привыканию все обычные, постоянно действующие на организм раздражители лишены возможности вызвать ориентировочный рефлекс; зато любой новый, еще не приученный раздражитель легко находит путь к нейронам, управляющим ориентировочным рефлексом, и застает их подготовленными для немедленного ответа. При такой организации ничто из обычных обстановочных раздражителей не отвлекает животное и не препятствует осуществлению ориентировочной реакции.

Не существует единого мнения о том, на какой стадии филогенетического развития у животных появились ориентировочные рефлекс. Одни исследователи связывают способность к развитию типичных ориентировочных реакций с формированием коры головного мозга, которая впервые возникла у рептилий. Другие на основе изучения поведенческих реакций и электрофизиологических показателей пришли к выводу о существовании ориентировочного рефлекса уже на стадии костистых рыб или даже у высших червей, насекомых, ракообразных, моллюсков. Наблюдения за муравьями-разведчиками на принадлежащей им территории показывают, что их внимание привлекает все: пища, враги, состояние дорог, надземных и подземных коммуникаций, строительные материалы, наличие запасов на промежуточных базах, встречные муравьи-фуражиры и муравьи-разведчики. Не менее наглядно проявляется ориентировочная реакция у полихеты нереис, когда она обследует встретившуюся ей на пути норку.

Таким образом, особенности поведения животных показывают, что ориентировочные реакции возникли в филогенезе очень рано. Следует, однако, обратить внимание на то, что бедность внешних проявлений ориентировочной реакции не является бесспорным доказательством ее отсутствия. Дельфины в первый период адаптации к неволе, иногда затягивающийся на много месяцев, всячески избегают вступать в контакт с предметами, находящимися в бассейне, даже с такими обычными, как обрывки морских водорослей. Это отсутствие интереса к окружающей среде нередко трактуют как слабое развитие ориентировочно-исследовательской деятельности. В действительности любой предмет тщательно и многократно исследуется дельфином с помощью эхолокации, позволяющей получить об объекте исчерпывающую информацию, а нежелание вступать с ним в непосредственный контакт свидетельствует лишь о природной осторожности животных.» (Сергеев Б.Ф., 1986. С. 129–131).

Наряду с усилением в сравнительном ряду позвоночных ориентировочно-исследовательского поведения наблюдается и усиление манипуляционной активности, непосредственно связанной с орудийной деятельностью.

Отчетливо усложняется игровая деятельность.

Усложняется язык животных и появляются элементы, при помощи которых животное может общаться с представителями других видов.

#### **14.4. Сравнительный анализ психики человека и высших антропоидов**

Многочисленные опыты доказывают, что между психическими способностями низших и человекообразных обезьян нет того разрыва, который отмечен рядом исследователей, и что низшие обезьяны по своей психике приближаются к человекообразным точно так, как последние родственны в этом отношении человеку. В соответствии с известным положением Энгельса, гласящим, что «изучая сравнительную физиологию, начинаешь от всей души презирать идеалистическое возвеличение человека над всеми животными», в свете этих данных науки заполняется также та пропасть, которую усматривали между обезьяной и человеком в области психологии. Новейшие исследования над человекообразными обезьянами – шимпанзе – доказывают, что они решают сложные задачи, свойственные им в их обычной обстановке, и не всегда справляются с легкими, но чуждыми им задачами. Современные обезьяны, хотя и происходят от общего с человеком предка, прошли также сложный путь эволюции и приспособились к лесной жизни.

Поэтому вместе со сходными чертами в развитии психики человека и обезьяны выявляются и их существенные различия.

Происхождение и развитие человека обусловлено трудовой деятельностью. Коренным отличием человека от животных является то обстоятельство, что «животное, в лучшем случае, доходит до собирания средств существования. Человек же производит их» (Энгельс Ф. Диалектика природы. ГИЗ, 1930. С. 44).

«Труд – первое основное условие человеческого существования, – и это в такой мере, что мы в известном смысле должны сказать: труд создал самого человека» (Энгельс Ф. Диалектика природы. ГИЗ, 1930. С. 61).

Решительный шаг для перехода от обезьяны к человеку был сделан в связи с переходом наших древнейших предков от хождения на четвереньках и лазания к прямой походке. Новый способ передвижения раскрепостил руки, которые стали совершенствоваться в «ловкости и мастерстве», причем «рука, таким образом, является не только органом труда, она также его продукт» (С. 62). В трудовой деятельности развилась членораздельная речь и общественная жизнь человека, вместе с которыми, как говорил Энгельс, мы вступаем в область истории. Если психика животных обусловлена только биологическими законами, то человеческая психика является результатом общественного развития и воздействия.

Человек – социальное существо, создавшее величественную цивилизацию. Человека отличают от всех животных постоянное прямохождение, относительно крупный мозг, членораздельная речь, необыкновенная способность к абстракции, рождающей сознание, систематический труд и общественная жизнь. Эти фундаментальные отличия определяют и многие другие. Поэтому нельзя допускать встречающихся порой благостных рассуждений о «равенстве» животных с человеком и даже об их «превосходстве» и тем более искать природу социальных конфликтов у людей в стадной жизни приматов, равно как и рассматривать явления общественного характера, исходя из биологии обезьян.

В связи с этим возникает вопрос: каков биологический уровень существующих отличий? Как их классифицировать с точки зрения зоологической таксономии? В 1929 г. английский анатом Артур Кейз определил у человека 1065 признаков, из которых 312 свойственны только человеку, 396 – человеку и шимпанзе, 385 – человеку и горилле, 354 – человеку и орангутану, 117 – человеку и гиббону, 113 – человеку и другим низшим обезьянам, 17 – человеку и полуобезьянам. Из приведенной градации видно в принципе, каково сходство строения тела у высших приматов, т.е. обезьян и человека.

Большие отличия обезьян от человека обусловлены приспособлением первых к жизни

на деревьях. Эта особенность, в свою очередь, ведет к многим другим.

В отличие от всех животных обезьяны располагают очень развитой мускулатурой лица, что позволяет им, подобно человеку, широко использовать мимику. Сходны у них с человеком и другие мышцы: грудная, плечелучевая, живота. Удивительна подвижность губ обезьян; у карликового шимпанзе они красные...

Парадоксально, что именно головной мозг, наиболее отличающийся среди всех органов у человека и антропоидов по объему и весу, обнаруживает максимальное сходство в строении.

И все-таки, по какому бы принципу нейрoанaтомы ни классифицировали головной мозг в животном мире, человек именно вместе с обезьянами всегда оказывается на высшей ступени развития. У приматов значительно увеличена новая кора по сравнению с древней, причем самые новые структуры этой коры, лобная и височная области, как показал в 1937 г. профессор Г.И. Поляков, закладываются у плода человека очень рано, раньше, чем ни странно, чем «старые» образования, и это, пишет другой советский исследователь, является как раз общеприматной характеристикой, ибо свойственно и мозгу обезьян, но не других существ.

Особую близость человек обнаруживает с африканскими антропоидами. Весьма осторожная в отношении сопоставлений мозга человека и обезьян профессор Ю. Г. Шевченко пишет: «Современные анатомы свидетельствуют, что головной мозг гориллы и шимпанзе сходен с человеческим не только по общему виду и расположению борозд и извилин, но также и по расположению архитектурных систем коры большого полушария... и по системам проводящих путей».

Современные нейроморфологи вполне поддерживают выводы о большом сходстве анатомии мозга человека и высших обезьян (конечно, при количественных отличиях в целом и отдельных структур мозга), о большем сходстве между ними, чем между человекообразными и низшими обезьянами и даже гиббонами. Получается, что нет «пропасти» между анатомией мозга человека и обезьяны, как нет и качественного отличия в строении мозга человека и антропоида. Остается сделать единственно верное заключение: отличие здесь только количественное, хотя функционирование, разумеется, во многом различно. В то же время между человеком и обезьянами, с одной стороны, и всеми остальными животными на Земле – с другой, наблюдаются весьма значительные различия.

Разумеется, существуют и важные различия головного мозга человека и обезьян – даже высших. Так, при почти одинаковой клеточной организации гомологичных участков шимпанзе вместе с тем обладает структурой волокон, обеспечивающих связи коры, значительно более тонкой, чем у человека, и это резкое отличие системы корковых связей отражает более низкий уровень функциональных возможностей, иначе говоря, умственной деятельности антропоидов в сравнении с людьми. Именно те участки коры, которые связаны с членораздельной речью у человека, имеют наибольшие отличия по сравнению с другими структурами у обезьян, включая высших. В 60-х гг. установлено большое сходство кариотипов человека и многих видов низших обезьян. При изучении филогении хромосом 60 видов приматов от мышиноного микроцебуса до человека французский генетик Б. Дютрилдо (1979) установил полную аналогию. Доказательством близкого сходства и родства являются также «человеческие» генетические болезни у обезьян: синдром Дауна, алкаптонурия, аномалии развития. Комплекс гистосовместимости (средства тканей, необходимого при пересадке органов) локализован в аналогичных локусах гомологичных хромосом шимпанзе, гориллы, орангутана и макака резуса человека.

Наибольшее сходство хромосом установлено у человека с шимпанзе – оно достигает до 90–98% (по разным авторам).

В то же время совершенно парадоксальным представляется невероятный разрыв между столь высоким сходством человека и шимпанзе в физиологии внутренних органов и обменных процессов и таким разительным отличием интеллекта.

Увеличение мозга от размеров его у австралопитека до величины у человека разумного – в эволюции произошло достаточно быстро, всего за 3–5 млн. лет против 65 млн. лет эво-

люции приматов. Это увеличение шло прежде всего за счет неокортекса, или новой коры. По данным К.Н. Филимонова (1949), площадь древней коры у макака – 93,8 кв.мм, у шимпанзе – 324,8 кв.мм, у человека – 480 кв.мм. Разница между двумя последними, как видим, не так уж велика. Зато новая кора резко нарастает даже в ряду приматов: у макака – 6,456 кв.мм, у шимпанзе – 22,730 кв.мм, а у человека – 80,202 кв.мм.

Старые же элементы мозга, а именно они преимущественно управляют «внутренней» жизнью организма, изменялись не столь быстро, не столь «принципиально».

Итак, наиболее резко на пути к человеку менялся мозг, его новые формации, которые и регулируют «новейшие», высшие функции. Самым ярким выражением этих функций у животных является поведение. Мы уже о нем говорили, касаясь приматов в целом. Рассмотрим его же теперь специально у высших и низших обезьян.

Научное изучение интеллекта обезьян началось с Ч. Дарвина. Ему принадлежит книга, которая и в наши дни остается классической в своей области, – «О выражении ощущений у человека и животных» (1872). В ней, в частности, показано, что мимика обезьян сходна с человеческой. Дарвин считал это следствием сходства мускулатуры лица у приматов. Он же определил, что мимика, выражение эмоций являются, как мы бы сегодня сказали, средством коммуникации. Дарвин заявил и о такой подробности: антропоид способен мимически выражать почти все человеческие эмоции, кроме изумления, удивления и отвращения. Некоторые нынешние авторы склонны подтвердить это мнение, но наша замечательная исследовательница Н.Н. Ладыгина-Котс изобразила в своей классической книге «Дитя шимпанзе и дитя человека» и эти выражения у шимпанзе. Дарвин считал, что интеллект человекообразной обезьяны отличается от человеческого только количественно, но не по качеству.

А дальше судьба науки о поведении обезьян сложилась противоречиво. Одни авторы, как правило, сами работавшие с шимпанзе, восхищались интеллектом высших обезьян, говорили о необыкновенном сходстве его с человеком, другие отрицали это сходство. С 10–х гг. XX в. от бихевиористов распространилась традиция считать, что у всех животных поведение «одинаково животное». Эта традиция дает себя знать до наших дней, правда, во все меньшей степени.

О высоком уровне интеллектуальных способностей антропоидов говорили Р. Йеркс, В. Келлер, Н.Н. Ладыгина-Котс, И.П. Павлов, а в наше время все, кто систематически изучает высших обезьян в природе или в неволе. Противоречивым оказалось в отечественной науке толкование наследия в этой области Ивана Петровича Павлова. Великий физиолог относился отрицательно к некоторым интерпретациям наблюдаемых фактов зарубежными зоопсихологами. Но после того как он сам лично приступил к изучению поведения шимпанзе, И.П. Павлов не один раз говорил о необыкновенно высоком уровне поведения человекообразных обезьян. Ему принадлежат слова о наличии у обезьян, подобно человеку, собственного внутреннего мира, об особом исследовательском интересе у них, приближающем их в этом к человеку, о необыкновенной любознательности шимпанзе и ее генетической связи с любознательностью человека. Это И.П. Павлов поражался тому, «каким манером» человек ухитрился вырыть столь глубокую яму между собой и животными... Наконец, ему, творцу учения об условных рефлексах, принадлежит мнение, высказанное дважды, поразившее его учеников и вызывающее споры в наши дни:

«Когда обезьяна строит свою вышку, чтобы достать плод, это «условным рефлексом» назвать нельзя. Это есть случай образования знания, уловление нормальной связи вещей. Это – другой случай. Тут нужно сказать, что это есть начало образования знания, улавливания постоянной связи между вещами – то, что лежит в основе всей научной деятельности, законов причинности и т.д.»

Это высказывание, сделанное за три месяца до смерти «старейшины физиологов мира», совершенно недвусмысленно отражает его оценку обезьян.

В 70–е гг. М.А. Дерягина (1986) начала цикл сравнительных исследований манипуляционной активности приматов. Разработанный ею метод количественного анализа этой важнейшей формы поведения, которая составляет основу пишедобывательного, гнездострои-

тельного, орудийного и других видов поведения, был основан на иерархической модели поведенческого акта. Позднее М.А. Дерягина обратилась к сравнительному анализу разных видов коммуникации у приматов, сочетая наблюдения за животными в вольерах (зоопарки), а также в полустественных условиях Сухумского питомника. Используемые ею методы объективной количественной регистрации поведения можно рассматривать как непосредственное продолжение и развитие этологических методов.

М.А. Дерягина трактует технические особенности манипуляционной деятельности человекообразных обезьян как предпосылку к использованию орудий и к возникновению трудовой деятельности человека.

Она перечисляет следующие их особенности:

- наличие у обезьян руки с высокоразвитой хватательной функцией,
- независимые действия передних конечностей,
- изолированные действия пальцев,
- способность к тонким, дифференцированным операциям,
- разнообразие приемов фиксации объектов,
- возможность опосредованных действий с объектом и т.д.

Главное же, что выделяет Дерягина, – высокая способность высших обезьян производить не только сами действия, но цепи действий – именно они, по мнению автора, составляют качественно иной характер поведения антропоидов в сравнении со всеми другими животными Земли. Перечисленные особенности недоступны другим животным.

Многие неврологические заболевания человека и шимпанзе и даже других обезьян очень сходны. Сравнительно недавно стало известно, что обезьяна – единственное животное, которое с успехом используется в психиатрических исследованиях: при изучении модели изоляции, фобии, депрессии, истерии, неврастении, аутизма и других черт шизофрении. Удовлетворительную модель психоза человека можно получить при «социальной» изоляции обезьян.

В настоящее время получены важные результаты, уже используемые в практике, по изучению на низших обезьянах модели депрессии человека. Эта работа начата до Второй мировой войны в Висконсинском университете Г. Харлоу и продолжена его учениками. Разнообразные формы глубокой депрессии у макаков-резусов, как правило, развивались в результате разлучения обезьян с объектом привязанности, например малыша с матерью, что отражалось тяжело на обоих. Симптоматика депрессии у обезьян во многом параллельна подобным состояниям у детей и взрослых людей: подавленное настроение, расстройство сна, отсутствие аппетита, явное снижение двигательной активности, потеря интереса к играм. Показано, что у детенышей разных видов макаков, изолированных от сверстников или от матерей, так же, как у самих самок, развиваются нарушения клеточного иммунитета наподобие тех, которые происходят у взрослых людей после тяжелой утраты. Состояние депрессии у обезьян может длиться годами, а главное, уже во взрослом состоянии животное оказывается биологически неполноценным, излечить же его чрезвычайно трудно. Разлучение вызывает не только депрессию, но и другие расстройства, всякий раз связанные с «персональной» историей жизни каждого индивида.

Вызывает также интерес недавно разработанная на макаках лапундерах модель жестокого обращения родителей с детьми. Приведенные сведения получены за последние два десятилетия, а ведь многие годы психиатрия была совершенно лишена экспериментальных моделей, считалось, что нельзя повторить на животных столь специфические болезни единственного социального существа – человека.

Эмоции обезьян (не обязательно высших, но и низших!) не просто сходны с человеческими. Они нередко «по-человечески» и проявляются, иногда без параллелизма между тем, что внешне можно заметить в поведении примата, и тем, что происходит в его вегетативной нервной системе, «внутри»: сердце у раздраженного павиана готово выскочить из груди (тахикардия), но он скрывает свое возмущение от других, «спокоен», заторможен, и, наоборот, животное недвусмысленно угрожает противнику, демонстрирует грозные клыки и резко

поднимает брови, а изменения в вегетативных функциях отсутствуют. ( Можно отметить что и артериальное давление, и электрокардиограмма, частота сердцебиений у обезьян такие же, как и у человека).

Высшие обезьяны поддаются гипнозу, который можно у них вызвать обычными методами. Недавно показано, что гориллы преимущественно используют правую руку, а это говорит об асимметрии мозга у обезьян, аналогичной ассиметрии мозга человека.

Особенно большое неврологическое и поведенческое сходство человека и высших обезьян установлено в младенчестве и в детском возрасте. Так, Л.А. Фирсов, изучавший поведение высших обезьян, в том числе и с момента их рождения, показал, что психомоторное развитие у детеныша шимпанзе и ребенка протекает одинаково. К аналогичному выводу пришли канадские психологи М. Мэтью и Г. Бергерон (1981), изучавшие познавательные способности у четырех детенышей шимпанзе по системе учета периодизации умственного развития, разработанной швейцарским психологом Жаном Пиаже.

Оценивалось развитие представлений о наличии или исчезаемости объекта, о причинной взаимосвязи, способности к подражанию и т.д. Показано, что развитие этих способностей у шимпанзе проходит те же шесть стадий по Пиаже и в том же порядке, что и у ребенка. Хотя у малыша шимпанзе представления о причинности выражены значительно меньше, чем у детей, стадии имитации, наличия объекта и развития большинства поведенческих признаков были такими же, что и у человека. Различие состояло лишь в числе признаков, что, по мнению авторов, говорит только о количественном, но не качественном отличии развития когнитивных (познавательных) способностей у обоих приматов.

В рамках весьма почитаемой психологами схемы Пиаже можно, заключают авторы, говорить о зачатках умственных представлений у шимпанзе. Последние достигают VI стадии развития, причем без принуждения, спонтанно, а эта высшая стадия является базой использования символов у детей.

По системе Пиаже изучала и развитие детеныша орангутана до двух лет антрополог-психолог Станфордского университета (США) Сюзанна Шевалье-Школьникофф. Исследовательница, по ее словам, задавала себе вопрос: «С кем я работаю?» Слово «объект» для Самара (так звали маленького оранга) не подходит: это восхитительная маленькая личность, пишет автор, которая изучает свое тело, сосет палец, сжимает одну руку другой, воспринимает предметы, как ребенок, экспериментирует с ними при познании их назначения и при решении задач (это стадия V), любит подражать, обожает играть в прятки, а когда ей через стекло показали ребенка человека, она реагировала на него точно так же, как и он: приложила руку, всматриваясь, и заулыбалась. Так повторялось несколько раз.

Развитие ребенка и орангутана было удивительно сходно. Детеныш проходил те же шесть стадий интеллектуального роста, но различными темпами: на ранних стадиях (II – IV) Самара опережала ребенка на два месяца, но на V-VI стадиях ее развитие сравнительно замедлилось. На стадии III у нее отмечены первые признаки социальности, контакта с человеком.

Но установлено и отличие. Детеныш оранга проходит только первую стадию «вокального» развития, а ребенок все шесть. Самара овладела только эмоциональными звуками, никогда не лопотала и не ворковала. Хотя орангутаны относятся среди антропоидов к отпетым молчунам, тем не менее это очень важное различие...

Конференция педиатров Национального института здоровья и развития детей (США) заключила, что макаки-резусы могут использоваться для изучения поведения детей до 4-летнего возраста. По способности к решению сложных задач сопоставима с ребенком этого возраста и обезьяна Нового Света саймири.

Что же касается шимпанзе, то, как считает давно работающий в этой области В. Мэзон (США), по способности абстрагировать такие свойства предметов, как размер, форма, цвет, ширина и т.д., они подобны детям 2–3 лет, а по возможностям «проектировать» или «картировать» отдельные действия в окружающей среде достигают уровня ребенка в возрасте от 4 до 7 лет.

Весьма велико сходство органов чувств у обезьян и человека. Существуют животные-неприматы, которые и слышат лучше них и, вероятно, видят острее и дальше. Но нет животных в мире, которые имели бы именно «человеческие» анализаторы. Только у человека и высших обезьян среди всех млекопитающих верхняя граница слуха (обычно 16–20 кГц) не превышает 32 кГц (у низших обезьян достигает 40 кГц). Несмотря на существенные отличия характеристик слуха у низших обезьян и человека, именно макаки и мартышки могут слушать отличной моделью восприимчивости к звукам речи у младенцев человека, а также моделью восприятия речи у взрослых людей с нарушенным слухом – у тех, кто обычно страдает повышением порога восприятия звуков речи по сравнению с нормально слышащими людьми. Уникальна неподвижность уха обезьян и человека, почему им приходится, чтоб лучше слышать, одинаково поворачивать голову в сторону источника звука. Н.Н. Ладыгиной-Котс показано, что шимпанзе различает 22 цвета, до 7 оттенков одного тона. Есть данные о сходстве у высших приматов обоняния, вкуса, осязания и даже восприятия веса поднимаемых тяжестей. Изучая различных представителей позвоночных, физиологи прослеживают путь развития и постепенного усложнения высшей нервной деятельности животных, их способность сохранять в памяти выработанные условные рефлексы, возможности вероятностного прогнозирования, возрастающее значение переднего мозга.

Выработанные условные рефлексы несопоставимо (с другими животными) прочны и сохраняются годами, многие действия совершаются вообще без тренировки. Условно-рефлекторная память, по мнению многих авторов, как раз и отличает приматов от других животных, которые быстро теряют при перерывах полученные сложные навыки. Обезьяны весьма способны к вероятностному прогнозированию, переносят следы прежнего обучения в новые опыты, т.е. устанавливается строгое соответствие между специализацией структур центральной нервной системы и осуществляемой ею «руководящей» деятельностью при выполнении приматами очень сложных действий. Вследствие необычайного усложнения мозга рефлекторные акты у обезьян, заключают авторы, не ограничиваются рамками обычных понятий условных рефлексов, отвечают этапам нарастания сложнейшей интегративной деятельности мозга.

Сравнительное изучение возможности одновременного восприятия сигналов разной модальности у представителей различных отрядов животного мира методом условных рефлексов показали значительные различия между представителями разных отрядов млекопитающих. Так, оказалось, что ежи не в состоянии воспринять как единый комплекс свет плюс звук, они на них реагируют только в отдельности, как на разные раздражители. Не справились с подобной задачей и белые крысы – если их долго тренировали в такой ситуационной сложности, у них развивались невротические срывы. Недалеко от крыс ушел по этому тесту и кролик. С трудом и только при некоторых условиях удавалось выработать рефлекс на совместный сигнал света и звука у собаки и кошки, что, конечно, говорит о более высокой способности хищных соединять в целостный образ разномодальные стимулы.

В то же время у низших обезьян не только легко вырабатывался рефлекс на двучленный комплекс, который без дополнительной тренировки сохранялся месяцами, но обнаружилась способность воспринимать образ даже из трех разномодальных компонентов: света, звука и тактильного сигнала.

Суммируя сведения по органам чувств, способности к усвоению и обобщению сигналов разных модальностей, а также проанализировав многие эксперименты и литературу в этой области, в том числе опыты И. П. Павлова, исследователи пришли к заключению, что возможности восприятия у человека и антропоидов вполне сходны.

Многие ученые отмечают необычайную память обезьян. Так, например, в своей монографии «Память у антропоидов» Л.А. Фирсов полностью подтверждает выводы о высоком уровне развития памяти у приматов. Интересные данные были получены на обезьянах при использовании разнообразных «человеческих» тестах и сравнении полученных результатов с результатами аналогичных исследований человека.

Пятилетний самец резус испытывался в человеческом тесте сканирования изобрази-



тельной памяти по Штернбергу. Он должен был решать задачи на серийное пробное узнавание цветных слайдов – различных фруктов, цветов, людей, животных, предметов лабораторного оборудования и домашнего обихода (всего 211 изображений). «Контролем» служила 21-летняя выпускница колледжа, которой ставились те же задачи, с той разницей, что девушка «не получала вознаграждения за совершенно одинаковое выполнение задач». Тесты и серии опытов изменялись таким образом, что можно было сравнивать не только собственно запоминание человеком и обезьяной, но и стратегию и механизмы решения задач. Результаты опытов указывают на идентичность действий обезьяны и человека. На их основе был сделан вывод, «что обезьяны обладают такими же кратковременными механизмами по обработке информации», какие существуют у людей. Бериташвили и Фирсов говорят о преимуществе обезьян перед всеми животными и в долгосрочной памяти.

Одно из распространенных и изучаемых свойств памяти человека – влияние порядка расположения элементов в перечне: лучше всего запоминаются предметы в конце списка («действие недавности») и в начале («действие первенства»). При изучении этого феномена на разных животных, включая дельфинов, выяснилось наличие у них «действия недавности» и отсутствие «действия первенства». Было решено, что такая особенность присуща только людям.

В 1980 г. канадцы В. Роберте и П. Кремер доложили на собрании Психологического общества в Сент-Луисе, что действия первенства и недавности характерны не только для резусов, но и для саймири. Причем, если в некоторых вариациях опытов при сравнении с людьми у тех и других доминировали поочередно оба действия, то при двухсекундной задержке показа предметов люди выполняли задачи хуже обезьян. В следующем году те же авторы опубликовали статью, где приводилось сопоставление в опыте с четырьмя обезьянами и четырьмя студентами, результат был таким же: увеличение времени отставления предметов ухудшало правильность реакций у студентов, но не меняло его у обезьян.

Известно также, что при проведении кольца через лабиринты разной сложности шимпанзе выполняли в среднем задачу наполовину дольше, чем студенты. Но отдельные из шести участвовавших в опытах молодых людей запаздывали по сравнению с некоторыми антропоидами в пределах от 1 до 58 секунд.

В экспериментах Н.Н. Ладыгиной-Котс, К. Хейес и К. Ниссена, Л.А. Фирсова и других установлена способность шимпанзе к классифицированию предметов и различению их множеств, нахождению середины количества. Четырехлетняя шимпанзе Вики запросто отделяла фотографии с живыми объектами от изображений неживых, детей – от взрослых, полное – от частного изображения. Руку с пятью пальцами немедленно отделяла от руки с тремя спрятанными пальцами. Точность различения была 79–89 %, такая же, как у человека ее возраста. Она отделяла столовые предметы (ложки, вилки) от предметов для письма, да и сами ложки от вилок. Она легче все же классифицировала предметы по их физическим свойствам, чем по назначению: железные пуговицы чаще складывала с монетами, однако она это делала не по одному, а по нескольким признакам – по форме, цвету и материалу.

Между тем автоматический синтез разнородных (гетерогенных) сигналов (упоминавшихся разных модальностей) как свойств одного и того же предмета недоступен никому, кроме человека и высших обезьян. В другом варианте этого эксперимента Л.А. Фирсов убедительно показал, что шимпанзе на ощупь точно определял предметы, которые порою видел лишь однажды, или, наоборот, узнавал зрительно предмет, который раньше только ощупывал. В этой способности обобщать гетерогенные признаки как свойства одного объекта («межмодальная перцепция») антропоиды и человек, полагают испытатели, не имеют аналогов в животном мире, по крайней мере, по тестам современного уровня науки.

Шимпанзе способны к высшему, ассоциативному мышлению, и это недавно подтверждено, в частности, на основе математических операций с количеством и пропорциями целого. Знаменитая Сара, которая столь успешно обучалась символическому языку у Дэвида Примака, в серии опытов по методу «выбора по образцу» не только правильно дифференцировала половину, четверть, три четверти яблока или грейпфрута, не говоря уже о числе це-

лых объектов до четырех, но и в 86 случаях из 100 правильно устанавливала соответствие между диском с отсеченной четвертью и кувшином, наполненным подкрашенной водой на три четверти! Концептуальная оценка количества с выделением промежуточного числа обнаружена в опытах и у саймири (а эту способность считают предшествующей возникновению языка). Однако такие поразительные способности, как различие «раздражителей», или сигналов, разного класса с абстрагированием их для сопоставления абсолютно непохожих предметов и отбор их на математической основе, не выявлены, насколько известно, и у низших обезьян, не говоря уже о других животных. Ведь даже размерностью фигур собаки не в состоянии оперировать, это делают только дельфины и, разумеется, обезьяны!

Известно, что шимпанзе, не умея считать, используют какой-то механизм суммирования предметов, объединения пространственно разделенных количеств. Не лишены способности к формированию числовых представлений и саймири – «8» отличают от «9», и макак-резус, который научается различать третий в ряду объект. Между тем известно, что принцип количества не так легок для усвоения – дети овладевают им к семи годам.

Но и это, оказывается, еще не все. Было показано, что четырехлетняя самка шимпанзе в 90% испытаний выбирала из четырех сосудов со скрытой разной глубиной именно тот, в который при обезьяне наливалось больше жидкости, хотя снаружи емкости выглядели одинаково. Так изучался принцип «сохранения» по Пиаже. Другой детеныш, показавший при обучении знаковому языку низкие результаты, не смог одолеть эту трудность. Установлено, что по способности оперировать принципом «сохранения» справлявшаяся с задачей четырехлетняя самка, находится на той же стадии сенсомоторного развития, что и пятилетний ребенок.

Итак, «сенсорные возможности» высших обезьян и человека практически одинаковы, другими словами, антропоиды способны воспринимать окружающую среду в принципе так же, как люди. Но вот вопрос: что они могут делать с богатством такого восприятия? Как они перерабатывают информацию извне?

Шимпанзе не только способны производить обобщения поступивших сигналов, недоступные другим животным, но могут даже передать полученные сведения своим сородичам. Так, например, в одной из серий опытов спрятанные в разных местах двора продукты «приманки» мог видеть только вожак, но когда его помещали с другими шимпанзе, а потом всех выпускали, «подчиненные» не только знали, зачем вышли, но искали именно спрятанные источники пищи, забегали вперед, заглядывали под бревна, искали приманку в траве и других местах.

Шимпанзе способны предвидеть итог порой головоломных операций. Л.А. Фирсов сообщил, что запертые на ночь в его лаборатории, они произвели целую цепь сложных действий для того, чтобы достать забытые лаборантом ключи: дотягивались до деревянного стола, отламывали от него палку-отщеп, доставали штору и ею придвигали ключи, которыми, конечно же, отпирали замок и отворяли дверь.

В опытах Фирсова шимпанзе вклинивал палку в захлопывавшуюся кормушку, находясь на значительном расстоянии от нее, а потом подбегал к приоткрытой пружинившей дверке и доставал фрукты. Аналогичную изобретательность уже в вольных условиях проявлял самец шимпанзе Уильям: он устроил зазор в закрытой на один верхний замок двери продовольственного трейлера, вставил туда бамбуковую жердь и потихоньку воровал продукты. В другом случае он взял две ложечки кофе, четыре ложечки сахара, всыпал в чашку и имитировал действия человека по приготовлению этого напитка вплоть до наполнения чашки кипятком и остуживания его холодными камушками и водой.

Уже отмечалось, что шимпанзе хорошо дифференцируют предметы по фотографиям и, заметим, не пытаются съесть изображение винограда, яблока, апельсина. Делают они это и по слайдам; такое распознавание зарегистрировано и у орангутанов. Низшие обезьяны уступают в подобных испытаниях высшим, но есть сообщения, что и макаки резусы узнают других обезьян по фотографиям. Психологи из ФРГ Е. Ирле и Г. Маркович (1987) сопоставляли поведение трех молодых саймири с тремя молодыми людьми в концептуальном тесте по методике выбора альтернативы предъявляемому образцу (на фото или рисунке). Например,

тестировались пары изображений «обезьяны» и «не приматы», «люди» и «не обезьяны», «обезьяны» – «люди», «животные» – «фрукты» и т.д. Правильным считался выбор изображения, отличающегося от образца. По числу и характеру ошибок саймири приближались к людям. Обезьяны могли формировать понятия без специального обучения. Возможности же остальных животных, не обезьян, понимать изображения на фотографиях абсолютно исключаются (как и умственно отсталых детей).

Уже в середине 70-х гг. было констатировано, что антропоиды способны к отбору нужной информации, к использованию сигналов окружающей среды творчески, изобретательно и в определенной мере располагают даром предвидения исхода своих действий и событий. Но в прямых тестах сопоставления с человеком они, конечно, ему всегда уступают в любой обстановке, требующей «составления плана» заранее.

Многолетние наблюдения в природе шимпанзе Джейн Гудолл, а также горилл Джорджем Шаллером, Дианой Фосси, орангутанов Бируте Галдикас и еще многих других исследователей обнаружили интереснейшие подробности жизни высших приматов, которые были запотоколированы по всем правилам научного исследования и запечатлены кино- и фотодокументами.

И первое, что бросалось в глаза даже сдержанным научным работникам, была «человечность» поведения, игры, бытовых действий антропоидов, прежде всего шимпанзе (что поражало еще Ч. Дарвина). На Д. Шаллера огромное впечатление производило сходство с ребенком детеныша горной гориллы. Дж. Гудолл, живя среди обезьян, став для них «своей», заключила: «Казалось, это жизнь человеческого племени». На любого скептика производит впечатление прикосновение человекоподобных существ друг к другу руками вроде «рукопожатия» или губами – типа поцелуев, объятия и похлопывания по плечу. Шимпанзе выпрашивают лакомый кусочек протянутой рукой ладонью кверху, палочкойковыряют в зубах, носу, ушах, почесываются в проблемных ситуациях. «Человечны» не одни лишь формы подобного поведения, но и мотивы, его вызывающие.

Во второй половине 80-х гг. в научной среде развернулась любопытная дискуссия: способны ли обезьяны, высшие и низшие, к преднамеренному обману? Каждый, кто подолгу работал с обезьянами, даже низшими, не говоря уже о высших, не раз убеждался в том, что ближайший сородич человека весьма грешен и в этой своей похожести на нас.

И работники Сухумского питомника обезьян, и наблюдательные посетители питомника могли не раз видеть, как в вольере, где имеется сильный диктатор-вожак, который всегда бесцеремонно берет первым корм и приманку при безропотном, но напряженном согласии остального облизывающегося населения группы, делает это открыто, не таясь. Это правило обезьяньего сообщества. Но бывает, что некая забубенная самочка или мало тертый жизнью подросток нет-нет да и схватит у подкравшегося незаметно экскурсанта лакомый кусочек, тут же зажав его в кулак. При этом он (она) часто заводит руку за спину и сидит с такой безвинной рожцей, будто совершает самое благочестивое действие. Иногда им сходит с рук – корм воровски проглатывается, чаще – нет (если вожак агрессивен и бдителен).

В обзоре Р. Берна и А. Вайтона (1987), выполненном на основании собственных наблюдений и описаний разных авторов, приводится немало примеров целенаправленного обмана обезьянами своих собратьев по стаду при захвате привлекательной пищи, избегании наказания и в других ситуациях. Отмечено это и у наземных жителей – павианов гамадрилов; особенно же в этом преуспевают более сметливые шимпанзе. Так, выследив самку, которая нашла уж очень вкусное корневище, подросток гамадрил Пол издал такой пронзительный крик угрозы, будто на стадо напали все хищники леса. Высокоранговая мать Пола немедленно прискакала к месту выдуманной трагедии с самым решительным видом. Несчастливая самка, откопавшая аппетитные корни, тут же пустилась наутек. Хитроумный Пол завладел едой. Отмечается, что Пол проделывал подобные упражнения не один раз. Те же авторы приводят свидетельство известного приматолога Ганса Куммера (ФРГ), который видел самку гамадрила в строгом гареме сильного вожака, сидящей за пригорком и старательно прятавшей руки от хозяина – они были заняты обыскиванием другого самца. Самка точно рассчитала, что

грозный ревнивец не увидит ее ниже груди. А напраказивший подросток Мэлтон (обидел малыша, и тот соответственно заверещал), когда в его сторону недвусмысленно бросились взрослые самки, вдруг хладнокровно встал во весь рост и сосредоточенно устремил свой взор на дальние холмы, будто там концентрируются полчища заклятых врагов. Преследователи остолбенело стали всматриваться также в холмы, оставив Мэлтона безнаказанным.

Даяна Фосси сообщила, что молодая самка горилла, желая пообщаться с чужим малышом и боясь его матери, стала лихорадочно строить гнезда, постепенно приближаясь к детенышу. Она выстроила 6 гнезд за 20 минут и все-таки оказалась рядом с маленьким, стала с ним играть без помех со стороны его матери.

По сведениям Джейн Гудолл, подчиненный самец Фиган невозмутимо, не выдавая себя взглядом, ждал, пока сильный Голиаф не отойдет от незамеченного им банана, ждал 15 минут и завладел соблазнительным фруктом. В другом случае счастливчика незаметно выследил другой самец, старший по рангу, и тут же отобрал плод.

Можно предположить, что мы знаем далеко не обо всех случаях «тактического обмана», к которому прибегают в повседневной жизни обезьяны.

Большой сенсацией стало открытие фактов использования шимпанзе на воле предметов и даже видоизменения, подработки орудий с целью наиболее эффективного применения их в деле. Именно шимпанзе оперируют предметами интенсивнее всех млекопитающих, исключая, конечно, человека. Они отлавливают муравьев и термитов ветками, которые тщательно выбираются, очищаются от листьев и побегов протяжкой через собранную в кулак кисть. Такой же тростью шимпанзе достает и мед из пчелиного гнезда. Более того, когда шимпанзе добывает палочкой кусающихся муравьев, он, чтоб не стоять перед враждебным муравейником, устраивает на рядом растущем молодом дереве насест из веток и уже оттуда, недосягаемый, достает себе вкусных насекомых.

А ведь еще сравнительно недавно добыча с помощью орудий считалась чисто человеческой чертой. Предполагалось, что благодаря наличию противопоставляющегося большого пальца человек, единственный на Земле, способен конструировать и использовать орудия, что из этого и родилась культура. Открытие этой возможности у обезьян, документально зафиксированной на киноплёнках и фотографиях, в длительных и обстоятельных наблюдениях, привело к краху данного барьера между человеком и животным. Конечно, здесь еще немало теоретических трудностей, конечно, человек, а не шимпанзе создал подлинно человеческую культуру, но генетические корни ее не столь очевидны и просты.

Шимпанзе мнет рукой листья и траву для приготовления «губки», с помощью которой добывает дождевую воду для питья из дупла или углубления в развилке дерева. Веткой или палкой прикасается к тому, к чему бы не хотел дотрагиваться руками. Бьет палкой врага (своего или чужого вида) или дружески касается ею партнера во время игры. Если палка не лезет в трещину, подгрызает конец своего орудия. Карликовый шимпанзе в неволе из мягких длинных прутьев делал бечеву, забрасывал ее через перекладину и прилаживал концы таким образом, что мог повиснуть на собственных «качелях», а двухметровый водоем перепрыгивал, как заправский спортсмен, с помощью шеста. Тот же бонобо на воле укрывается от дождя ветками, листьями – сходное поведение известно у орангутанов. Шимпанзе очищают тело травой, листьями от крови, остатков пищи, фекалий, спермы, смолы. Впрочем, аналогичное действие известно и у павиана.

Заметим, что использование предметов на воле зарегистрировано не только у высших обезьян (особенно у шимпанзе и орангутанов), но и у низших: павианов, макак капуцинов, вероятно, и у других (наблюдения в естественных условиях низших обезьян все-таки не столь систематичны). Однако различия в этом смысле высших и низших обезьян вполне отчетливы. По свидетельству Дж. Гудолл, шимпанзе в Гомбе целенаправленно бросают палки в павианов, но павианы в шимпанзе – никогда. И объяснять это надо отнюдь не пацифизмом павианов: они значительно уступают ближайшему сородичу человека по интеллекту. Не пользуются павианы орудиями для добывания термитов и муравьев, как шимпанзе. Японские этологи, наблюдавшие за шимпанзе в горах Танзании, описывают, как антропоид использо-

вал листья как стержни для добывания муравьев, причем, что очень существенно, это делалось во время отдыха, без особого отношения к добыванию пищи, а так, забавы ради!

Известно, что шимпанзе в большой вольере сооружали из имеющихся шестов и веток лестницы – никто их этому не обучал и, разумеется, никакого вознаграждения они за это не получали. Лестницы устраивались так, чтобы можно было добраться до наблюдателя, вернее, до его башни, откуда проводились фотосъемки. Шимпанзе бросали камни в наблюдателя, разбили стекло. Действовали они согласованно, причем лестницей пользовались преимущественно друзья изобретателя.

Л.А. Фирсов собрал целую коллекцию предметов, которыми пользовались шимпанзе в природных условиях, и подробно описал «работу» обезьян с ними.

Шимпанзе, по-видимому, единственные из всех человекообразных, которые используют орудия в природе регулярно в различных целях, причем это регистрируется в различных местах обитания: в густом лесу, саванне, лесистой местности. Применение орудий следует сразу же за их изготовлением, но пригодившийся предмет хорошо запоминается. Л.А. Фирсов рассказывает в книге «И. П. Павлов и экспериментальная приматология», что, когда самец Тарас не мог дотянуться до плодов на столике, установленном на воде, он вдруг исчез и вернулся с байдарочным веслом, пытаясь достать им приманку. Воспользовался предметом, которым когда-то уже что-то делал и достигал успеха... Замечено различное использование орудий в зависимости от пола: если самки более энергично употребляют их для добывания пищи, то самцы – чаще как оружие (сучья, палки, жерди, камни). Порой самцы совершают воинственные деяния, передвигаясь на задних конечностях, руками швыряют свои «снаряды» в цель. Дж. Гудолл описала 44 образца подобных действий против других шимпанзе, павианов, варанов и человека. В 66% случаев металась камни. Давно известно, что шимпанзе используют камни для разбивания орехов. Так, в Гвинее для разбивания орехов они используют два камня – «наковальню» и «молот». Причем, как правило, камни соответствуют друг другу для такой работы. Возле плодоносящих пальм в местах постоянной кормежки обезьян обнаружены «рабочие площадки», где на расстоянии до 10 м находят камни-молотки, чаще всего округлые. Сами шимпанзе камни не видоизменяют и на большие расстояния их не переносят. Камни-молотки встречались самые разнообразные по весу – от 160 до 1580 г. Случается, что шимпанзе используют для разбивания орехов и деревянные дубинки. Есть предположение, что традиция разбивать орехи заимствована обезьянами у местных жителей. В разных районах Гвинеи и Сьерра-Леоне имеются свои особенности разбивания орехов шимпанзе, причем не все популяции животных стабильно производят эту работу.

Известный американский приматолог и антрополог Уильям Мак Грю, много изучавший поведение обезьян, произвел очень интересное сопоставление изготовления и использования орудий для добывания пищи у вымерших в прошлом веке племен аборигенов Тасмании и шимпанзе Танзании. Автор использовал классификацию технологии по Освальту. Считалось прежде само собой разумеющимся, что шимпанзе несопоставимы даже с первобытными людьми в подобной сфере. Действительно, выявлены важнейшие различия: только орудия человека состояли из более чем двух компонентов, и только они изготовлялись с помощью других орудий.

Но при этом автор обнаружил и множество параллелей. Соотношение искусственных орудий (артефактов) и естественных (не требующих для использования предварительной обработки – натурфактов) было у людей и обезьян почти одинаковым – 10:3 и 10:2. Орудия базировались на одном и том же сырье: дерево, камни, кустарники. Люди и обезьяны пытались «перехитрить» добычу – у человека это было прикрытие, у шимпанзе – насест. Но только люди пользовались огнем, только у них встречались завязанные узлы и прикрепленные приманки, все артефакты шимпанзе готовились с помощью рук и зубов, тогда как у людей – преимущественно (но не все) с помощью других орудий. Орудия шимпанзе не имели сцеплений, не состояли из соединенных форм, т.е. более чем из одной «техноединицы». Мак Грю приходит к выводу, что, несмотря на более сложную экологию добывания средств у тасманийцев по сравнению с антропоидами, разрыв между технологией тех и других не столь ве-

лик, а главное – определяется не филогенезом, а культурой. Учитывая все, что известно о шимпанзе в неволе, ученый делает заключение: «Они способны сделать и использовать все средства материальной культуры тасманийцев и пользоваться производством путем соединения». Во всяком случае, считает автор, теперь уже нельзя понять происхождение культуры без обращения к антропоидам, равно как и приматологи не поймут использование орудий шимпанзе без информации о народностях, добывающих себе пищу охотой.

Созвучно этому и мнение Б. Бека, который, анализируя многочисленные факты использования и изготовления орудий шимпанзе, считает, что не было качественных различий в этих действиях гоминоидов до тех пор, пока в отличие от высших обезьян предок человека стал применять орудия на основе иной энергии, чем образующаяся только из процессов собственного метаболизма и силы тяжести.

Любопытно, что при лесных пожарах, когда случайно поджариваются плоды, орехи или дичь, шимпанзе правильно постигает пользу огня и лакомится «приготовленной» пищей. У. Мак Грю считает, что шимпанзе – единственные из всех антропоидов, у которых социальная группа основана на прочной дружбе самцов. Мы уже упоминали об охоте на животных, о дележе мяса и о взаимопомощи родственников у этих приматов. В Гомбе, где наблюдает их Дж. Гудолл, каждый пятый самец стал вожаком благодаря помощи старшего брата.

Современные сведения о естественной жизни шимпанзе не могут не привести к мысли, что многие приемы действий человека имеют глубокие генетические эволюционные корни и, очевидно, возникли задолго до появления древнего человека. Известный голландский антрополог-психолог Адриан Кортландт после изучения шимпанзе, в том числе в местах обитания, заявил, что они «больше люди», чем мы полагали раньше. А на конференции, отвечая критикам, воскликнул: «Кто, собственно, антропоморфизует: я в своих суждениях или обезьяна в своем поведении?»

И все-таки способен ли шимпанзе передать личный и увиденный опыт другим особям, имеет ли для этого он природные средства?

Большой интерес представляет установление фактов самоузнавания шимпанзе в зеркале. Обезьянам смазывали краской недоступные прямой видимости участки лица, затем предъявляли зеркало. Антропоид, «опознав» себя, хватался за лоб, уши, за те места, которые окрашены. Те обезьяны, которые с рождения находились в изоляции от других шимпанзе, не узнавали себя. Затем было установлено и самоузнавание орангутанов. Довольно неожиданной оказалась неспособность к этому горилл. Отрицательный результат был получен и в опытах с гиббонами.

Правда, появилось сообщение о том, что горилла Коко (мы еще поговорим о ней) узнает себя в зеркале. Однако никто из других специалистов не смог повторить этот феномен на гориллах. Г. Геллап, впервые продемонстрировавший самоузнавание в зеркале шимпанзе, сам изучавший в этом тесте многих животных, включая горилл в Йеркском центре приматов (США, Атланта), в одном из последних обзоров отрицает такую способность у этих антропоидов. Гориллы без особого интереса рассматривали метку краской на запястье, на животике, никак не связывали ее с отражением в зеркале, к которому оставались равнодушны, в то время как шимпанзе и орангутан уже через 2–3 дня начинают демонстрировать самонаправленное, опосредованное зеркалом поведение. Отсутствие у горилл зеркальной информации о себе автор объясняет особенностями поведения и менее развитой по сравнению с шимпанзе структурой мозга, в частности, меньшей латерализацией и асимметрией коры.

В то же время шимпанзе обнаруживают многие косвенные признаки самоосознания: редко прибегают к самонаправленной агрессии, самоповреждениям, даже способны к отнесениям и выводам относительно интеллектуальных способностей людей. Так, когда шимпанзе Саре показали видеозапись с изображением дрожащего человека, она тут же отыскала фотографию, на которой человек включал известный ей нагреватель. Если ей показывали человека, пытающегося выбраться из клетки или играющего на фонографе, не включенном в электросеть, или моющего пол шлангом, не подключенным к водопроводному крану, шимпанзе выбирает фотографии, где изображено правильное решение этих задач.

Можно сказать, что человек, шимпанзе и орангутан – единственные из всех существ на Земле, узнающие себя в зеркале! Умственно отсталые люди тоже не узнают себя. Авторы говорят о наличии у узнающих себя обезьян элементарных представлений о собственном «я». Многие считают самоузнавание высшей формой ассоциативного поведения в животном мире. Г. Геллап полагает, что появление этой способности в процессе эволюции эквивалентно появлению разума. Автор считает, что уровень самоосознания шимпанзе соответствует уровню интеллекта, способного к абстрактному языку символов, но ограничено, в то время как человек способен к передаче огромной, не доступной шимпанзе информации.

Л.А. Фирсов отмечал, что у шимпанзе «имеется отчетливо выраженная способность к обобщению обобщений, названная нами довербальным понятием». Иначе говоря, не имея физической возможности произнести слово, шимпанзе может образовывать понятия, а еще иначе – разговаривать?! Шимпанзе в строго соответствующей («релевантной») ситуации принимает наиболее адекватное обстановке решение: великолепно пользуется рычагом, ключом, отверткой, палкой, камнем и другими предметами, ищет и находит их, если они не лежат под рукой, никак не обозначая (хочется сказать «словом») эти предметы, но прекрасно обобщая их существенные для данной задачи признаки (цвет, форму, величину), т.е. составляя и храня для себя о предметах самые настоящие понятия. Существует же и у человека бессловесное, образное мышление, образное поведение, о чем говорил академик И. С. Бериташвили и что хорошо знают современные психологи!

Здесь необходимо затронуть тему, которой экспериментаторы и вообще приматологи практически не касаются, – об индивидуальных отличиях в поведенческих способностях обезьян вообще и высших обезьян в особенности. Мы не проводили специальных исследований, но из научной литературы и из скромного опыта общения с обезьянами, из рассказов людей, много работавших с приматами, хорошо известно, что даже низшие обезьяны (павианы, макаки, гелады и т.д.) и тем более человекообразные исключительно различаются индивидуально по своей сообразительности, по интеллекту. Еще академик И.П. Павлов заметил, что самка шимпанзе Роза была гораздо способнее решать предъявляемые задачи, нежели «утробистый господин» самец Рафаэль. Особой одаренностью отличался шимпанзе Султан в опытах В. Келлера. Л.А. Фирсов восхищался шимпанзе Тарасом и Читой, выделяя их среди других высших обезьян. Мы уже говорили о знаменитой Уошо Гарднеров, о «смешливой горилле» Коко, о хитроумном шимпанзе Майке, который стал вожакom благодаря производимому шуму с помощью канистры. Думаю, что незауряден и карликовый шимпанзе Кензи. А вот Ним, с которым работал Г. Террас, вполне возможно, «не тянет» на первого ученика. Так что можно взять в эксперимент и шимпанзе-гения, а можно нарваться на беспросветного тупицу... Выводы же из наблюдений очень часто делаются обо всем виде животных без учета такой вероятности. Представьте себе, что в одном случае тестировался бы Ньютон, а в другом – субъект, неспособный осилить три первых класса школы.

В апреле 1967 г. малыш попросил своих приемных родителей «дать вкусенького», и это событие вызвало легкое волнение на поверхности наук о поведении – волнение, которое вскоре перешло в сокрушительное землетрясение. Событие это было эпохальным, потому что малышом была молодая самка шимпанзе и просьбу свою она выразила на человеческом языке.

Речь идет о начале работы американских психологов Аллана и Беатрис Гарднеров (университет Невады, г. Рено) с ныне знаменитой шимпанзе Уошо, которая родилась в Африке и приблизительно в 11-месячном возрасте попала к не менее знаменитым сегодня исследователям. Зная, что шимпанзе не способен к голосовому языку (попытки обучить его человеческим словам еще в 50-х гг. прекратились, они оказались бесплодными), исследователи научили ее знаковому ручному языку по американской системе для глухонемых, так называемому «амслену».

Обучение обезьян языкам-посредникам ученых всегда интересовали биологические предпосылки языка человека, которые помогли бы выяснить то, как появилось это уникаль-

ное явление.

Как известно, все животные, у которых есть внутривидовые контакты друг с другом, имеют свои системы внутривидовой передачи информации. Так как язык явно связан с этими системами, исследователи генеза языка всегда использовали результаты их (систем) изучения.

Наиболее пристальное внимание при этом обращено на приматов как наиболее близких эволюционных родичей человека, обладающих к тому же самыми сложными в животном мире системами подобного рода. Зеленые мартышки, например, имеют несколько различных звуковых сигналов, вызывающих, кроме того, различные реакции для разных видов хищников: сигналы «леопарда», «змеи» и т.д., то же самое и в других категориях сигналов: существует несколько видов сигналов обозначения разных типов еды и т.п. Самой развитой из известных систем общения животных является система шимпанзе, которую иногда называют «протоязыком».

Она действительно обладает некоторыми свойствами языка: способна передавать новую конкретную информацию, формируется в очень большой степени под влиянием подражания сородичам; шимпанзе стараются кричать похоже на тех обезьян, с которыми «разговаривают», что может служить средством унификации криков всей группы; по-видимому, имеются элементы синтаксиса, однако для языка у нее (системы) слишком высокий уровень варибельности сигналов. Крик, который означает «я голоден», шимпанзе произносят в виде а, если они слабо голодны; как ах, если голодны сильнее; как яхг (с визгом), если они голодны сильно; и как угым (существуют другие разновидности этой вариации, точно описать ее произношение невозможно: его главная особенность – закрытый рот, набитый пищей), если они уже едят. Границы между этими вариациями, вдобавок, очень сильно размыты, а их воспроизведение зависит в очень большой степени от физиологических условий, например, наличия определенного количества глюкозы в крови: шимпанзе способны произнести какой-либо крик сознательно (что доказывает произнесение детенышами, которые не питаются пищей взрослых шимпанзе, пищевых криков при виде этой пищи), но не способна контролировать произнесение определенной вариации. Кроме того, в «протоязыке» доминируют в выражении смысла не звуковые сигналы, а жесты и мимика, которая у человека сильно ослаблена (жесты человека почти всегда являются только эмоциональным дополнением к его звуковым сигналам, а если и несут какую-либо информацию, то как правило самого элементарного характера: «да», «нет», «не знаю», простейшие оценки людей, выражение простейших эмоций и т.п., жесты с более сложным содержанием имеют, как правило, искусственное происхождение).

Наличие системы такого уровня, которая осваивается в ходе естественного обучения животных, породило попытки узнать, смогут ли они, если их поместить в соответствующую среду, освоить, хотя бы на примитивном уровне, какой-либо из человеческих языков. По уровню этого освоения можно было бы судить о развитии у них второй сигнальной системы, то есть системы знаков-символов, которые служат для создания в психике субъекта объективной картины мира, отражающей мир, но не зависимой от него (мира), в отличие от первой сигнальной системы, знаки которой лишь указывают на ситуацию, в которой субъект непосредственно участвует, и объективной картины мира не образуют (стайные грызуны и стадные копытные, которые ей не обладают, должны выставлять часового в непосредственной видимости стаи или стада, иначе он ничего не сможет сообщить другим животным: сигналы их внутривидовой системы общения предусматривают сообщения только о том, что животное видит в данный момент).

Первоначально делались попытки научить обезьян говорить, но обучение продвигалось очень медленно, а словарный запас, освоенный подопытными обезьянами, был крайне скуден: он измерялся даже не десятками, а единицами слов, хотя обезьяны использовали эти слова вполне осмысленно: например, орангутан, которого английский исследователь В. Фернесс в 1916 г. пытался научить говорить по-английски и в ходе этого научил говорить слово «кап» (английское сир значит «кружка»), показывая кружку, из которой орангутан пил, во



время болезни попросил при помощи этого слова пить, повторяя его несколько раз. (Впрочем дальше этого слова – до него орангутанг научился говорить слово «папа», называя этим словом экспериментатора – орангутан не продвинулся).

В 30-е гг. психологи, супруги Кэллог, воспитывали в домашних условиях шимпанзе по кличке Гуа, который рос вместе с их маленьким сыном Дональдом. (Подобную попытку, хотя и не столь впечатляющую, поскольку обезьяна и дитя воспитывались не совместно, предприняла в нашей стране Н. Ладыгина-Котс.) Они обнаружили, что в отличие от человеческого ребенка у шимпанзе отсутствовали разнообразные «гуления» и лепет. Уинтроп Кэллог считал, что раз большое влияние на формирование общения оказывают начальные стадии развития, то в этот период, вероятно, психику и коммуникацию шимпанзе можно модифицировать в нужном направлении, «очеловечивая» животное. Увы, на практике медаль опыта повернулась к Кэллогам обратной стороной – шимпанзе Гуа начал влиять на поведение их сына. У мальчика, который дни напролет играл с Гуа, задерживалось развитие речи – усевшись за обеденный стол, он кричал, как шимпанзе, при виде пищи и даже обгрызал кору с деревьев... Опыт пришлось прекратить, Гуа отправили в зоопарк.

Последнюю точку в обучении обезьян звуковой речи поставили опыты Кейта и Кэтрин Хейес. Воспитывая в семье самочку-шимпанзе Вики, все, чего они смогли добиться, это научить Вики «произносить» несколько простых слов, по-английски едва различимых на слух (слова напечатаны латинским шрифтом – в квадратных скобках произношение): тот [мам] «мама», рор [поп] «папа», сир [кап] «чашка», ур [ап] «вверх».

Во всех этих случаях обезьяны произносили слова очень медленно и нечетко и стало очевидным, что они не могут делать это по физиологическим причинам. При обследовании обезьяньей гортани, выяснилось, что она расположена в верхней части голосового пути (как у человеческого плода), тогда как у взрослых людей – в нижней его части. Такое расположение гортани и дает возможность человеку изменять с помощью языка конфигурацию полости глотки и таким образом производить широкий спектр модулированных звуков, и наоборот – лишает обезьяну этой возможности.

Выход из этого положения был найден в том же самом опыте Хейесов: Вики сама изобрела незвуковые способы доводить до приемных родителей свои желания. Чтобы покатайся на автомобиле, она приносила карточку с изображением машины. Когда люди устали от слишком частых поездок и спрятали карточки с автомашинами, Вики принялась вырывать рисунки автомобилей из журналов и книг и предъявляла их в качестве «билетов на проезд».

Просматривая фильмы о Вики, Роберт и Беатрис Гарднер решили попробовать обучить шимпанзе языку жестов, которым пользуются глухонемые. (Как бывает почти со всякой интересной идеей, она приходила в головы исследователей и раньше: в Советском Союзе, в харьковском зоопарке, еще на рубеже 30–40-х гг. Л. Уланова пыталась обучать макаку-резуса жестам, обозначающим различные виды пищи. Война оборвала этот опыт.)

В 1966 г. они приобрели самку шимпанзе, которую они назвали Уошо, и начали учить ее языку, используемому американскими глухонемыми, который называется амслен. Он был выбран Гарднерами потому, что представлял собой настоящий язык, был досконально изучен, а процесс его освоения проанализирован, что давало возможность сравнивать ее результаты с результатами глухонемых детей, усваивающих амслен с рождения.

Уошо была рано изолирована от других шимпанзе: она была поймана в очень раннем возрасте, вероятно, после гибели ее матери. Впоследствии, встретившись со своими сородичами, она не отождествляла себя с ними, называя их «черными тварями».

По сравнению с остальными содержащимися в неволе шимпанзе жизнь Уошо была роскошной. Домом ей служил фургон семиметровой длины, стоявший на заднем дворе Гарднеров в Рино. Он был оборудован кухонной плитой, холодильником, отсеком-столовой, ванной, уборной и спальней. Вокруг была открытая площадка для игр размером около 450 квадратных метров. Изредка Уошо «угощали» посещением университетского гимнастического зала, где она могла вдоволь качаться на канатах и проделывать другие обезьяньи трюки. Уошо воспитывалась в превосходных условиях. К ее услугам всегда было сколько угодно това-

рищей, бесчисленное множество игрушек и игр, чтобы развивать ее способности и все время занимать ее внимание. Для развития ее воображения проводились специальные тренировочные занятия, причем беседы между людьми велись на языке глухонемых, чтобы застраховать Уошо от беспокойства по поводу того, что в разговорах с ней пользуются одним языком, а в разговорах друг с другом -иным. Вся жизнь Уошо была продумана таким образом, чтобы развить ее природные познавательные способности и побудить ее пользоваться амсленом для высказывания своих пожеланий. Уошо была, как заметил один наблюдатель, «шимпанзе с коэффициентом умственного развития равным сотне, которую поместили в условия для существ с коэффициентом умственного развития в две сотни». Кличку ей дали по названию графства в штате Невада, где она выросла.

При обучении Уошо амслену Гарднеры ставили перед собой цель выявить тот момент в процессе овладения языком, когда дети начинают опережать шимпанзе, и после этого выделить те конкретные лингвистические способности, которыми дети обладают, а шимпанзе – нет. Они предполагали, что Уошо будет усваивать новые слова примерно так же, как и люди, но в конце концов окажется не в состоянии понять, что такое вопросительное или отрицательное предложение или какова роль порядка слов. Таким образом, они надеялись более точно определить, что именно является уникальным в человеческом языке.

Но на самом деле все произошло иначе, чего Гарднеры совсем не ожидали.

Разработанная Гарднерами программа обучения Уошо существенным образом основывалась на методах, почерпнутых из бихевиоризма – этого раздела экспериментальной физиологии, изучающего взаимосвязи между внешним воздействием (стимулом) и ответной реакцией организма. Гарднеры перепробовали все способы обучения. Сначала они испытали ряд методов, основанных на использовании модели стимул – реакция (С– Р), и наконец остановились на одной из методик, показавшейся им наиболее приемлемой. Но, не имея опыта подобной работы, они поневоле действовали методом «проб и ошибок». В частности, они занялись анализом теории, известной как «теория лепета». Вкратце эта теория развития речи состоит в том, что дети вначале произносят случайную смесь звуков – фоном (если же говорить о «жестовом лепете», то черем), а затем, поощряемые родителями, собирают отдельные звуки этой смеси в слова. Но теория лепета впоследствии была подвергнута сомнению, поскольку невропатологи установили, что у детей на протяжении всего «периода детского лепета» еще отсутствуют нервные связи, необходимые для усвоения разговорной речи, и, таким образом, вычленение правильных звуков на этой стадии для них невозможно. Тем не менее Гарднеры испробовали этот способ. В соответствии с ним они из всего репертуара жестов Уошо вычленяли и поощряли правильные черемы, надеясь, что в конце концов она сама сумеет сопоставить сигнал и ситуацию, в которой он был подан. К этому времени Уошо был всего лишь год – она только-только стала выходить из периода детского лепета. Но единственный жест, усвоения которого Гарднеры добились этим методом, означал «смешно».

В начале обучения и особенно после того, как Уошо выучила свой первый жест, она остро осознала возможности своих рук. Для нее стало открытием, что она обладала пальцами, которыми можно манипулировать, и это сосредоточение внимания на собственных руках облегчило ей усвоение знаков. Жестикуляция, по-видимому, заменяла Уошо лепет.

После ничего не давших попыток использовать теорию лепета Гарднеры (и все другие инструкторы, обучавшие шимпанзе амслену) обнаружили, что наибольшего успеха можно добиться, действуя в рамках рекомендаций, носящих название «руководства». Руководство включает в себя набор различных технологий обучения. Один метод состоял в том, чтобы заставить шимпанзе имитировать жесты, подкрепляя правильные действия специальным вознаграждением, например изюмом. В результате стоило Уошо получить изюм, как она принималась выпрашивать еще. Но вскоре Гарднеры оставили попытки соблазнить Уошо угощением, чтобы заставить ее повторять жесты. Это случилось после того, как было обнаружено, что обучение может идти гораздо быстрее, если просто брать Уошо за руки и складывать их соответствующим образом. Это открытие было сделано в тот момент, когда уда-

лось научить Уошо знаку «щекотать», кладя ее левый указательный палец поперек тыльной стороны правой ладони. Гарднеры обнаружили также, что, начиная с определенной стадии, уже не требовались вознаграждения, чтобы обучить Уошо новому знаку.

Процедура заучивания Уошо нового знака методом складывания рук (или «формовки») предельно проста. Например, чтобы научить обезьяну слову «шляпа», инструктор должен показать Уошо шляпу, а затем взять ее руку и придать ей нужное положение, чтобы получился знак «шляпа». В данном конкретном случае инструктор должен взять руку шимпанзе и сделать так, чтобы животное похлопало себя по макушке. Пока исследователи не перестали прибегать к вознаграждению, Уошо сразу же получала изюм. Эта процедура повторялась вновь и вновь; с того момента, как Уошо начинала делать нужный жест без помощи инструктора, последний постепенно отпускал ее руку, и шимпанзе воспроизводила жест все более самостоятельно. Такой прием постепенного отпускания руки носит название «ослабление». Эта же техника используется при обучении детей, страдающих аутизмом. Как формовка, так и имитация относятся к методам обучения путем «руководства», одному из способов, основанных на модели стимул – реакция (S – R).

В простом изложении «S – R подход» предполагает, что организм ассоциирует стимул с реакцией на него, если оба события следуют непосредственно друг за другом. Эта идея подвергалась самым различным толкованиям. Но в теории поведения, оказавшей наибольшее влияние на Гарднеров, была принята одна из интерпретаций, предложенная Уильямом Эдвинном Гутри, умершим в 1950 г. Работа Гутри была прежде всего теоретической; на протяжении всей своей научной деятельности он поставил всего лишь один эксперимент, но результатом этого эксперимента было открытие важного закона поведения. Закон Гутри – это, по сути дела, новое изложение принципа ассоциации: «Если какую-либо комбинацию стимулов раз за разом сопровождает определенное действие, то и конце концов действие станет неизбежно следовать за данными стимулами». Это чисто бихевиористская концепция. Здесь не говорится ничего о побуждениях, вознаграждении или наказании или же закреплении нервных связей в процессе повторения; ассоциация и только ассоциация – вот суть этого положения. Наиболее яркое воплощение идеи ассоциации – метод формовки. Вначале Гарднеры не решались воспользоваться способом руководства. Они поверили в него, лишь когда увидели, что он работает и работает лучше, чем любой другой метод обучения.

Помимо того, что Уошо выучила с применением технологии формовки, она усвоила некоторые знаки и другим путем. Один из этих знаков обезьяна извлекла из наблюдений за разговорами на амслене, происходившими вокруг нее. И в данном случае никто не пытался заставить Уошо усвоить новый знак. Она сама неожиданно начала применять жест, которым, как она видела, пользовались другие. Этим способом она выучила слова «зубная щетка» и «курить». Другим источником оказались некоторые жесты, естественные для диких шимпанзе, и Гарднеры воспользовались их сходством с теми или иными знаками амслена. К примеру, дикие шимпанзе пользуются жестом выпрашивания, очень похожим на применяемый в амслене знак «подойди» или «дай». Взволнованные шимпанзе часто машут руками, чтобы показать, что дело срочное, и этот жест очень близок знаку амслена, означающему «скорее». Уошо быстро усвоила этот жест.

Последний метод обучения, использовавшийся Гарднерами, называется «подкрепление». Он берет начало от технологии Берреса Фредерика Скиннера, применявшейся им для воздействия на поведение крыс. Этот метод заключается в поощрении последовательного и постепенного «приближения» к желательному поведению. Например, если Уошо хотела выйти наружу, то она принималась колотить в дверь своего фургона. Гарднеры воспользовались этим желанием и стали требовать, чтобы она сначала знаком попросила открыть дверь, и только тогда ее выпускали. Первое время она делала нужный жест, прикасаясь к двери, или к другому предмету, который просила открыть, но постепенно научилась подавать сигнал, уже не контактируя непосредственно с дверью или ящиком.

Итак, Гарднеры фиксировали внимание Уошо на ее руках, стремясь показать, что ими можно пользоваться и как инструментом для манипуляций с окружающими предметами, и

как средством для составления слов. Все эти усилия учителей не пропали даром; стоило Уошо выучить восемь знаков, и она уже самостоятельно стала их комбинировать. Еще в начале обучения Уошо продемонстрировала понимание выученных знаков: она их относила не только к конкретным предметам, используемым в процессе обучения, но и к другим, обладающим теми же свойствами. Она безошибочно идентифицировала детенышей различных животных, узнавала собаку на картинке не хуже живой и т.д. Наручные часы она называла словом «слушать», но этот же знак она применяла и для обозначения соответствующего действия, о чем говорит следующий случай: чтобы привлечь внимание собеседника к лающей собаке, Уошо подала знаки, обозначающие «слушать собака».

Гарднеры могли просто обучить Уошо словам, но полное овладение ими и понимание их смысла и способов применения было ее собственной заслугой. Пути, которыми шла Уошо, чтобы усвоить амслен и сделать его частью своего существования, убедительно свидетельствуют о ее языковых способностях. Гарднеры понимали, что их роль заключалась в том, чтобы дать выход этим способностям Уошо, направив их на усвоение языка жестов. Будучи однажды стимулированы, ее способности стали развиваться гораздо быстрее, чем Гарднеры могли их контролировать. Большинство открытий и новшеств в поведении Уошо возникали стихийно, а это усиливало ощущение того, что Гарднеры лишь помогают выявлению природных способностей, а не занимаются мучительным вытягиванием Уошо из глубин ее скрытого интеллекта.

Некоторые изобретения Уошо показали, что она обладала непредвиденными возможностями, оценить которые Гарднеры еще не были готовы. Гарднеры называли такие неожиданные подарки словом «agniарре» – креольское выражение, означающее дополнительный товар, который продавец преподносит покупателю в качестве приза. Подобное сравнение возникло впервые, когда Уошо сама стала придумывать знаки. Иногда Гарднеры были вынуждены приспособливать известные им знаки амслена, чтобы обозначить предметы, для которых в их распоряжении не было готового жеста. Одним из таких предметов был детский нагрудник, для обозначения которого Гарднеры воспользовались существующим в амслене знаком «полотенце». Он выглядит так: вы проводите всеми пятью пальцами по губам, имитируя жест вытирания. Однажды Уошо попросили назвать этот нагрудник, и она, не забыв еще знака «полотенце», очертила на груди то место, куда он надевается. Гарднеры признали, что знак, предложенный Уошо, был ничем не хуже их собственного; однако их целью было не самим заучивать язык, который придумает маленькая шимпанзе, а обучить Уошо человеческому языку, и они настояли, чтобы Уошо пользовалась жестом «полотенце». Позднее они выяснили, что «нагрудник» Уошо был помимо всего прочего еще и правильным знаком, действительно существующим в амслене.

Почти все, что Уошо сказала за пять лет, проведенных ею в Рино, было запротоколировано в специальном журнале или зарегистрировано каким-либо другим способом. Гарднеры сортировали ее высказывания по степени достоверности – в зависимости от того, был ли требуемый жест сделан самостоятельно или с некоторой подсказкой. Для полной достоверности было необходимо, чтобы слово употреблялось нужным образом и самостоятельно по крайней мере раз в день на протяжении пятнадцати дней подряд. К концу третьего года Уошо уверенно знала восемьдесят пять знаков и регулярно пользовалась комбинациями из трех и более слов.

Помимо записей каждодневной «болтовни» Уошо наблюдатели с магнитофонами должны были все время шепотом вести репортаж о том, какие сигналы она подавала в особых случаях, например во время еды или игр. Разумеется, во время еды Уошо чаще пользовалась словами, означающими различные виды пищи, а во время игры – словами «щекотать», «иди», «ку-ку» (знак, придуманный Уошо для обозначения игры в прятки: глаза, закрытые руками).

Таковыми местоимениями, как «ты» и «я», она тоже гораздо чаще пользовалась во время игры, чем за едой. Дети знают, как важно во время игры точно условиться, кто и что должен делать. Очевидно, Уошо тоже это знала.

Способ тестирования и регистрации, который, по-видимому, был для Уошо наиболее интересным, включал в себя набор методик с дополнительным контролем, использовавшихся для стандартного анализа ее словаря. Первый из этих тестов проводился следующим образом: Уошо усаживали перед ящиком, и один из сотрудников время от времени открывал этот ящик и спрашивал ее, что там находится; быть может, Уошо и удивлялась, что человек не может сам заглянуть в ящик, чтобы узнать, что в нем, тем не менее послушно отвечала, и наблюдатель каждый раз записывал первый знак, который она делала при этом. Основная трудность этой процедуры заключалась в том, чтобы помешать сотруднику, ведущему запись, неумышленно подсказать Уошо, какой предмет кладут в ящик. Поэтому предметы клал другой сотрудник, который не мог видеть ни обезьяны, ни записывающего. Уошо, видимо, была не против того, чтобы без конца называть своему тупице-компаньону то, что и так очевидно. Во всяком случае, она подолгу ждала, пока сменят предмет. Правда, если в ящике оказывалась кока-кола, она могла внезапно прервать игру, заграбастать бутылку и удрать с нею на дерево.

Гарднеры учли развивающуюся у Уошо неприязнь к описанной процедуре и предложили методику, которая в большой степени удовлетворяла желанию шимпанзе увидеть, что же находится в ящике. Кроме того, они решили пресечь воровские наклонности Уошо и начали показывать вместо самих предметов диапозитивы с их изображением. В результате Уошо очутилась перед камерой для рассматривания диапозитивов размером 95x52x65 сантиметров. Один из сотрудников, присев возле камеры, регистрировал ответы, а другой, находившийся за пределами помещения, где шло испытание, наблюдал за происходящим сквозь окошко с односторонней видимостью. Уошо принималась за дело, открывая дверцу камеры, а когда, насмотревшись, отпускала ее и та захлопывалась, диапозитив менялся. Таким способом Гарднеры убедились, что знаки, которые Уошо делала во время классического тестирования, были реакцией на увиденные ею предметы, а не на подсказку наблюдателя и никак не могли быть результатом запоминания последовательности тестов (поскольку порядок предметов был случайным).

Хотя вначале Уошо иногда и ошибалась, тем не менее она справлялась с заданием удивительно хорошо. Гарднеры рассказывали, что, даже когда она ошибалась, неверный ответ в большинстве случаев относился к близкому кругу понятий. К примеру, Уошо могла спутать такие предметы, как щетка и расческа, но даже ошибочный ответ тем не менее означал предмет, тоже применяющийся для причесывания. Иногда она путала изображения животных; так, кошку она однажды назвала Роджером.

С другой стороны, Уошо правильно идентифицировала предметы даже в тех ситуациях, когда условия проведения эксперимента могли способствовать ошибке. Например, она делала различие между детенышем и взрослым животным или человеком, даже когда видела маленькое изображение на диапозитиве. По мере проведения тренировок ее умение возрастало.

Впервые Уошо прибегла к комбинированию слов в апреле 1967 г., через десять месяцев после начала обучения языку. Она сказала: «Дай сладкий» и затем: «Подойди открой». В то время ей было что-то между полутора и двумя годами, то есть она достигла как раз того возраста, в котором дети начинают строить фразы из двух слов. Когда Уошо стала объединять по несколько знаков, например «ты щекотать я», Гарднеры занялись сравнением этих фраз из двух, трех, четырех и пяти слов с первыми предложениями, которые произносят дети.

Главный вопрос заключался в том, что представляют собой эти комбинации – случайный набор слов или же слова, расположенные в каком-то конкретном порядке, определяемом грамматикой языка. Большинство дверей, шкафчиков и буфетов в прицепе Уошо были заперты. Это делалось для того, чтобы она, если ей вздумается исследовать содержимое одного из них, должна была попросить отпереть дверцу. Футе и Гарднеры обратили внимание на то, что в своих просьбах открыть ей доступ к желаемому Уошо придерживалась вполне определенного порядка слов. Когда она хотела залезть в холодильник, то обычно просила: «Открой ключ пицца»; когда ей нужно было мыло: «Открой ключ чистый», а когда нуждалась в одеяле: «Открой ключ одеяло».

Обращаясь к людям с просьбой выпустить ее наружу или обнять, Уошо в 90% случаев ставила местоимение «ты» перед «я». Помимо этого, за время испытаний оба местоимения – «ты» и «я» – в 60% случаев она помещала не перед глаголом, означавшим действие – во фразах «ты я выпустить», а в 40% случаев «я» шло после глагола, например: «ты щекотать я». Как считает работавший с Уошо ученый Роджер Футе, эти различия в структуре фраз знаменуют собой сдвиги, которые происходили с Уошо в период, пока проводились испытания; ибо, когда они закончились, она стала пользоваться стандартным порядком слов, неизменно разделяя местоимения «ты» и «я» глаголом действия. Начав строить состоящие из нескольких слов конструкции, она постепенно приближалась к их построению по законам английской грамматики, причем предпочтение такого порядка слов она привила и другим шимпанзе, живущим в Оклахомском приматологическом институте, куда ее перевели позднее.

Предел, установленный Гарднерами, Уошо преодолела: она активно задавала вопросы и освоила отрицание, хотя и с трудом (впрочем, в освоении грамматических структур амслена разные шимпанзе осваивали разные ее разделы по-разному: то, что давалось легко Уошо, могло тяжело усваиваться другими обезьянами и наоборот).

Во время освоения отрицания Уошо продемонстрировала способность строить картину мира на основании данных, полученных в общении: она использовала его в первый раз, когда ее воспитатели, уставшие от прогулок, сказали ей, что вокруг дома ходит большая собака, которая ее съест, и через некоторое время предложили ей погулять: Уошо ответила решительным отказом, несколько раз повторив «нет».

Уошо без напряжения оперировала словами на пальцах: «яблоко», «птица», «дай», «вода». Иногда детеныш ошибался, но как! Гребешок мог назвать щеткой, тигра – кошкой, бутылку с вермутом – водой...

Затем Уошо стала комбинировать выученные слова, причем быстро перешла от сочетаний двух знаков к трем. В июне 1969 г. на «ее счету» было 245 различных комбинаций из трех и даже больше знаков. Гарднеры произвели сопоставление по разнообразным системам контроля лингвистического запаса и самого хода обучения Уошо и маленьких детей. Результат оказался забавным: приобретение языковых навыков Уошо вполне сравнимо с освоением разговорного языка ребенком человека, в обобщении значения знаков, в постепенном наращивании числа и сложности комбинаций; в типах семантических связей этих ранних комбинаций Уошо не уступала детям своего возраста.

Уошо (а затем и другие антропоиды) не только «генерализовала» знаки, т.е. использовала их в совсем непредусмотренных экспериментаторами ситуациях, она изобретала новые знаки. В возрасте 6 лет, когда у высших обезьян была зарегистрирована максимальная частота изобретательства, они придумывали по 6–9 новых слов в месяц. После 6–7 лет пик сочинительства стал падать... Когда шимпанзе обучили просить «открой ящик», обезьяна вскоре, захотев пить, требовала: «открой кран», а потом «дай ключ открыть калитку» (в сад). Увидев утку на озере, она определила: «водяная птица». И ведь не говорила «яблоко дай», а «дай яблоко», т.е. синтаксически правильно строила предложение. Другой детеныш, любивший, как все шимпанзе, щекотку, употреблял сначала знак «еще» для продолжения человеком этого приятного действия, а потом, если отбирали бутылку с водой, тянулся к ней опять же со знаком «еще», и когда прекратили набрасывать ему на голову шарф (игра), тоже потребовал: «еще»...

Уошо однажды заболела – ее била лихорадка и изнурял понос. Малышку спросили: «Что с тобой?» Она показала на живот и сделала знак «болит». Дело дошло до того, что, когда не знавший амслена служитель не прореагировал на ее просьбу дать воды и выпустить из клетки, она стала сердито ударять себя тыльной стороной ладони снизу по подбородку. Это означало: «Грязный Джек, дай пить»...

Ее обучили понятию «грязный» в смысле «запачканный», но, разгневанная, Уошо стала сквернословить, ругаться, еще одним аргументом приблизившись к таксономически выше нее стоящему примату.

Таким образом, было от чего произойти «землетрясению»: ведь до того считалось, что

лингвистическая способность генетически обусловленная черта человеческого интеллекта, его сознания, не только характерная единственно для человека, но и берущая начало исключительно у вида *Homo sapiens*. Одно из двух: либо язык людей – не то, что понималось раньше, либо им способны овладеть антропоиды...

После успехов с обучением Уошо психологи стали расширять программу: начали работать с детенышами шимпанзе со второго-третьего дня рождения (ведь Уошо немного «запоздала» учиться) и привлекать для этого глухонемых людей, которые уж никак не привнесут посторонние приемы обучения, либо исследователей, бегло владеющих амсленом. Появились другие достижения в выявлении языковых возможностей шимпанзе: Дэвид Примак принялся учить Сару с помощью предметов (пластиковые жетоны), символизирующих слова, а Дьюэйн Румбо обучил самку Лану разговаривать через посредство компьютера с клавишами, связанного с экраном.

Дэвид Примак взял за основу языка не жесты, а систему фишек, размещенных на магнитной доске.

Фишки имели довольно произвольную форму, например, яблоко изображалось при помощи маленького синего треугольника. «Слова» на доске писались сверху вниз.

Сначала Примак обучил Сару некоторым словам, используя ее любовь к сладостям; так, она научилась писать «дай Сара яблоко», используя нужные жетоны в правильной последовательности. Затем Примак познакомил ее с жетоном «это – название для», а уже после этого обучал новым словам, просто помещая жетон «это – название для» между жетоном, обозначающим какой-то предмет, и самим предметом.

Чтобы узнать, понимает ли Сара символическую природу жетонов, Примак проверял в различных ситуациях, может ли Сара отличать свойства предмета и жетона, обозначающего этот предмет. Форма и цвет жетонов выбирались произвольно, например, жетоном, обозначающим яблоко, был маленький голубой треугольник. Когда Сару попросили описать свойства предмета, обозначаемого этим жетоном, она назвала такие признаки, как «круглый» и «красный», которые она еще раньше приписывала яблоку, а не признаки, присущие самому жетону. То есть обладала способностью отделять знак предмета от самого предмета и использовать их независимо (американский лингвист Ч. Хоккет назвал такое свойство «перемещаемостью» – о чем ниже).

Примак использовал также жетоны со значением «цвет предмета-» и «величина предмета -», чтобы обучить Сару распознавать признаки различных предметов. В этом случае Сара не только продемонстрировала способность к перемещаемости, но и, как утверждает Примак, показала, что она может продуктивно и созидательно пользоваться такими абстрактными понятиями, как «цвет» и «размер» объекта. Продуктивность – это способность строить все новые и новые предложения из слов основного набора. Примак считает, что способность Сары усматривать в крупном человеке и большом камне общее свойство громоздкости или обнаруживать и утверждать, что зеленый лист и зеленый лимонад – оба зеленые, указывает на то, что шимпанзе в состоянии продуктивно пользоваться этими понятиями. Примак обучил Сару вопросительному знаку, используя ее способность классифицировать объекты, и в данном случае прибег к понятиям «одинаковый» и «различный». Со временем Сара научилась брать жетон, означающий вопросительный знак, когда он встречался в предложении, и ставить его на правильное место.

Понятия «одинаковый» и «различный» Сара научилась использовать и применительно к лингвистическим конструкциям. Например, когда ее попросили сравнить предложения «яблоко красное?» и «красный – цвет яблока», она решила, что эти предложения одинаковы; когда же нужно было сравнить предложения «яблоко красное?» и «яблоко круглое», она сочла, что они различны. Отвечая на вопрос о соотношении между двумя объектами, Сара не всегда использовала жетон «различный», а употребляла порой конструкцию из двух слов «нет одинаковый».

Для того чтобы обучить Сару логической конструкции «если – то», Примак снова воспользовался вполне определенными пристрастиями и предпочтениями Сары. Прежде всего

ей дали понять, что если она сделает какое-то одно действие, то получит нечто страстно желаемое, а если другое, то ничего не получит. Например, Примак предлагал ей на выбор яблоко и банан, и если она выбирала яблоко, то в качестве вознаграждения получала кусок шоколада. Ученый использовал эту ситуацию для того, чтобы научить Сару условию «если – то». Имея дело с последовательностью предложений «Сара брать яблоко. Мери дать шоколад Сара», обезьяна должна была поставить символ «если – то» на правильное место и после этого получала шоколад. Потом ей показывали несколько пар предложений, связанных условием «если – то», в которых правильность выбора менялась, так что иногда она получала кусок шоколада, выбрав банан, а в другой раз, чтобы получить излюбленное лакомство, должна была выбрать яблоко. После ряда обидных неудач Сара уже могла читать оба предложения правильно. Со временем она научилась хорошо понимать и такие пары предложений, как «Мери брать красный если – то Сара брать яблоко» (в языке Примака отношение «если – то» обозначалось одним символом) или «Мери брать зеленый если – то Сара брать яблоко», в которых обезьяна вынуждена была следить за выбором Мери; а также предложения типа «красное на зеленом если -то Сара брать яблоко» и «зеленое на красном если – то Сара брать банан», где она должна была правильно оценить взаимное расположение двух цветных карт.

Примак довольно быстро обучил Сару понятию «нет» – в отличие от Гарднеров, которые потратили много труда, чтобы обучить этому Уошо. Как и прежде, ученый начал с вопросов вроде «Каково отношение между красным цветом и яблоком?» или «Каково отношение между красным цветом и бананом?» В ответ Сара должна была убрать вопросительный знак и заменить его жетоном «цвет предмета» – или парой жетонов «цвет предмета – нет».

Наконец, Примак отмечает, что Сара способна освоить предложения, обладающие сложной структурой. Сначала ее обучили двум предложениям: «Сара положить яблоко корзина» и «Сара положить банан блюдо». Затем, после многих попыток, Примаку удалось заставить шимпанзе изъять повторения слов «Сара» и «положить» и сконструировать предложение: «Сара положить яблоко корзина банан блюдо». Исследователь считает, что для правильного восприятия такого предложения Сара должна понимать иерархическую структуру высказывания, отдавая себе отчет в том, что слово «положить» располагается на более высоком уровне организации и относится и к «яблоку», и к «банану».

Своими опытами, во время которых ему удалось заставить шимпанзе (притом довольно взрослое: на момент начала обучения Саре было около 5–ти лет) осознанно употреблять довольно сложные грамматические конструкции, Примак очень сильно ударил по мифу о врожденной синтаксической некомпетентности шимпанзе (из которого исходили многие научные противники Гарднеров: Уошо говорила довольно простыми предложениями и поэтому можно было считать, что она строит их не по синтаксическим правилам, а по заранее заданным шаблонам), так как обучение таким сложным конструкциям уже предусматривает, по крайней мере, их пассивное понимание из контекста, так как новые элементы языка вводились только в форме примеров.

Эти два опыта стимулировали более широкое обучение обезьян языкам, при котором использовалось несколько различных систем. Наиболее широко распространенными из них были уже упоминавшийся амслен и йеркиш – созданная американским ученым Дюзейном Румбо система, в которой роль слов играли лексиграммы – специальные значки, нанесенные на клавиши компьютера (каждая лексиграмма обозначала свое понятие).

Основным результатом исследований с использованием амслена было выявление у него многих свойств человеческого языка, что является доказательством того, что обезьяны используют его как естественный язык, а не искусственную систему коммуникации (такую, как например сообщение между разными кораблями на посредством поднятия определенных флагов). Эти свойства сформулированы американским лингвистом Ч. Хоккетом в форме 4 критериев: семантической, продуктивности, перемещаемости и культурной преемственности.

Знаки амслена, которые усваивают шимпанзе, обладают свойством «семантической», т.е. с их помощью обезьяны могли присваивать определенное значение некоторому абст-



рактному символу.

Свойство «продуктивности» означает способность создавать и понимать бесконечное число сообщений, преобразуя исходный ограниченный запас символов в новые сообщения. О том, что языку, усвоенному шимпанзе, присуще это свойство, свидетельствует, например, способность комбинировать знаки для обозначения новых предметов. Так, Уошо называла арбуз «конфета – питье» (candy– drink), а впервые встреченного на прогулке лебедя – «вода – птица» (water– bird). Обученная амлену шимпанзе Люси, которая знала только около 60 знаков, смогла при их помощи обозначить 24 фрукта и овоща. Это отображено в таблице (цит по: Линден Ю., 1981).

Реакция Люси на различные типы пищи, предъявлявшиеся во время первых четырех дней экзаменов				
Пища	Дни			
	1	2	3	4
яблоко	фрукт	фрукт	фрукт	фрукт
апельсин	фрукт	фрукт	тот Люси запах	фрукт
персик	фрукт	фрукт	фрукт	фрукт
слива	еда	фрукт	фрукт	фрукт
нектарин	тот еда	фрукт	фрукт	еда
грейпфрут	тот фрукт	запах	фрукт	запах
кусоч арбуза	пить	пить	тот пить	пить фрукт
лимон	запах	запах	запах	еда
лайм	запах	фрукт	запах	запах
банан	банан	банан	банан	банан
вишня	фрукт	еда фрукт Роджер	еда фрукт	фрукт
изюм	еда фрукт	фрукт	запах еда	еда фрукт
бескосточковый виноград	тот пить	фрукт	еда фрукт	фрукт
замороженная клубника	еда	фрукт	холодный фрукт	пить фрукт
замороженная черная смородина	фрукт еда	фрукт Люси	фрукт	еда
редис	тот Люси фрукт	пить еда	Люси Люси еда	плакать боль еда
побеги сельдерея	запах трубка еда	еда трубка	запах трубка Роджер	фрукт еда
вишнеподобный Томат	фрукт	фрукт	Люси запах пить еда	еда
помидор	тот фрукт	еда	еда Люся	еда
мелкие сладкие пикули	еда	трубка конфета	трубка запах	еда Люси
крупные сладкие пикули	еда	еда	цветок фрукт	фрукт фрукт
горох	еда	ода	еда тот Люси	еда

кукуруза	еда Люси	еда	цветок еда	еда
----------	----------	-----	------------	-----

В основе употребления знаков амслена у шимпанзе лежит не просто образование ассоциаций, но формирование внутренних представлений о соответствующих им предметах и действиях.

Знаки амслена могут употребляться в отсутствие обозначаемых предметов и наряду с прочими преобразованиями допускают и кроссmodalный перенос от звуковых (словесных) к зрительным (жестовым) знакам.

Наиболее убедительно способность шимпанзе передавать информацию об отсутствующих и недоступных непосредственной сенсорной оценке предметах была продемонстрирована в работах С. Сэведж-Румбо.

В естественных коммуникативных системах животных свойство «перемещаемости» не обнаружено.

Культурная преемственность – это способность передавать информацию о смысле сигналов из поколения в поколение посредством обучения и подражания а не за счет наличия видоспецифических (врожденных) сигналов. Она составляет отличительное свойство языка человека. На вопрос, проявляется ли такое свойство у шимпанзе при пользовании языком-посредником, точного ответа пока не получено. Общение Уошо с ее приемным сыном Лулисом показывает, что такая преемственность, по-видимому, может существовать.

Известно по крайней мере три случая, когда Уошо специально учила малыша знакам амслена (пища, жвачка, стул), складывая его пальцы соответствующим образом. Два этих жеста так и вошли в его словарь. Взрослые шимпанзе также в ряде случаев усваивали знаки, подражая «говорящим» сородичам.

Эти данные представляют несомненный интерес, однако они не могут служить достаточно убедительным доказательством наличия культурной преемственности языковых навыков у шимпанзе. Хотя те и пользуются знаками в отсутствие человека, неясно, насколько эти знаки отличаются по своим функциям от естественного языка жестов и телодвижений. Не было проанализировано, о чем обезьяны сигнализируют друг другу и какой тип коммуникации обеспечивается этими жестами. Вместе с тем в природных условиях культурная преемственность, по-видимому, играет определенную роль в создании диалектов естественного языка шимпанзе.

Язык-посредник амслен, который усваивают шимпанзе, обладает не только свойством семантической, но отчасти свойствами продуктивности, перемещаемости и культурной преемственности.

В 1973–1980 гг. американский исследователь Герберт Террас провел опыты над шимпанзе по кличке Ним Химский (пародийное воспроизведение имени американского лингвиста Ноама Хомского, считавшего, что обезьяны не смогут освоить язык, так как не имеют мозговых структур нужных для этого). Скрупулезное исследование «речи» Нима позволило Террасу доказать, что он только повторяет жесты беседующего с ним экспериментатора и подставляет в подходящие места жесты «Ним» и «мне», подходящие ко всем возможным ответам. На этом основании он сделал очень широкий вывод о том, что все обезьяны, когда-либо обучавшиеся жестовым языкам, только обманывали экспериментаторов (тем же образом, что и Ним), потому что хотели получить подкрепление (корм). (Вывод в отношении Нима признается не всеми).

Неверность теории Терраса сумела доказать группа американского исследователя Дюэна Румбо.

Первая обезьяна, овладевшая придуманным Румбо языком йеркиш, – шимпанзе Дана – научилась, главным образом, тому, чтобы нажимать на соответствующую клавишу компьютера для получения нужного ей предмета. Она продемонстрировала способность выстраивать лексиграммы на мониторе в соответствующем порядке, уверенно задавала вопросы (знак «?» в начале фразы), по собственной инициативе исправляла замеченные ошибки. Но, несмотря на то, что ее обучение было строго формализовано, она, как и обезьяны, «говорившие» на

амслене, иногда делала совершенно неожиданные заявления, например просила: «Машина, пощекочи, пожалуйста, Лану».

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

Среда и объем информации, которым оперировала Лана, были ограничены, и практически всегда ее высказывания касались предметов, находящихся в поле зрения и к тому же немногочисленных. Поэтому ранее возникшее предположение о том, что ведущую роль в овладении языком играло простое образование условной связи (ассоциации) между знаком и получением соответствующего предмета, опытами с Ланой не было опровергнуто.

Сью Сэведж-Румбо (жена Д. Румбо) привлекла внимание к тому, что, как правило, шимпанзе подают знаки главным образом в присутствии предметов, если они получают за это подкрепление. В то же время знак можно считать символом, если он употребляется в отсутствие обозначаемых предметов, без связи с подкреплением и в разном контексте. Известно также, что начинающие говорить дети произносят слова ради самих слов или для привлечения внимания окружающих к интересующим их вещам, не только в качестве просьбы, но и просто как «наименование». Сэведж-Румбо предположила, что эти различия обусловлены тем, что у детей слова усваиваются не столько в результате целенаправленного обучения, сколько произвольно, в самых разных ситуациях, и им соответствуют более или менее отвлеченные внутренние представления, а не простые условно-рефлекторные связи.

Ввиду этого в ее экспериментах обезьян (как и обучившихся ранее амслену) воспитывали в полусвободных и обогащенных условиях, в тесном контакте с воспитателями и с другими обезьянами, в отличие от Ланы, которая была ограничена в общении.

Новая методика С. Сэведж-Румбо не фокусировала внимания обезьян только на получении объекта. Их побуждали использовать знак-лексигramму не столько для получения какого-то предмета, сколько для его «наименования». Это происходило в ситуации, где всегда было несколько предметов и воспроизведение знака не было жестко связано с их получением. По этому методу одновременно воспитывали двух шимпанзе Шермана и Остина. Они научились общаться с помощью знаков с человеком и друг с другом, отвечать на вопросы и с их помощью воздействовать на поведение друг друга и окружающих. С точки зрения З. А. Зориной и И. И. Полетаевой, сходный тип поведения был описан Футсом у шимпанзе Бруно и Буи, которых обучали амслену.

Обученные по этой системе Шерман и Остин употребляли знаки в гораздо более разнообразных ситуациях, чем их предшественники по изучению йеркиша, особенно Дана. Стремление к «наименованию» предметов обнаруживалось у них спонтанно, без инструкции тренера. Очевидно, что научить этому специально невозможно. Вместо того чтобы ждать, когда тренер даст им или попросит предмет, как это бывало у всех других обезьян, они по собственной инициативе называли их и показывали тренеру, то есть включили обычно исполняемые тренером функции в собственное поведение. При появлении тренера с набором игрушек они без всякой команды называли их и показывали, вместо того чтобы ждать, когда тот решит играть и даст соответствующую команду.

Это свойство проявилось и в отношениях между самими шимпанзе. Шерман – доминант – нажимал на соответствующую клавишу и давал Остину кусок апельсина. Оба они нажимали нужную клавишу компьютера прежде, чем взять кусок пищи или игрушку, даже если те были спрятаны. Остин (низший по рангу) подводил Шермана к компьютеру и побуждал нажимать клавишу – «добывать» лакомства.

Для такого использования знаков (лексигramм), как средства «называния» предметов, в том числе и в их отсутствие, животное должно понимать соответствие между:

- предметом, который оно выбрало из группы как объект наименования;
- лексигramмой, которую оно нажало на клавиатуре;
- предметом, который оно в конце концов выбрало и передало экспериментатору.

Действительно ли шимпанзе представляют себе все эти соответствия? Наиболее надежная проверка этого предположения – это процедура теста при двойном слепом контроле. В обстановке игры с тренером шимпанзе «называют» один из предметов, но предметы для выбора, тренер, которому их надо показывать, и клавиатура, на которую надо нажимать, расположены далеко друг от друга. Такое «пространственное разнесение» было введено для создания дополнительной нагрузки на образную память, на сохранение представления о выбранном предмете. Решив, какую игрушку он выберет, шимпанзе должен помнить, что именно он выбрал, пока идет к клавиатуре и высвечивает соответствующую лексигramму в отсутствие реального объекта. Затем, держа в памяти, что именно он высветил на экране (поскольку, уходя от компьютера, он перестает видеть лексигramму), обезьяна должна взять выбранный предмет и передать его экспериментатору, который сидит у отдельного монитора и видит лексигramму только после вручения ему выбранного предмета (это делается для того, чтобы он вольно или невольно ничего не мог «подсказать» обезьяне).

Оказалось, что оба шимпанзе правильно называли выбранный предмет практически в 100%, причем когда Шерман однажды высветил лексигramму предмета, которого в тот момент в лаборатории не было, то не взял ничего. Эти опыты позволили сделать важное заключение о языковых возможностях шимпанзе.

Стремление Шермана и Остина к наименованию предметов по собственной инициативе, в том числе когда они их не видят, говорит о том, что усвоенные ими знаки приобрели свойства символов и эквивалентны навыкам, описанным у детей. Они несомненно показывают, что языковые навыки обезьян при определенных условиях обучения могут обладать свойством перемещаемости.

Итак, было обнаружено, что Шерман и Остин способны употреблять символы для обозначения отсутствующих предметов и в более широком контексте чем обезьяны, обученные по другим методикам. После этого Сэведж-Румбо приступила к воспитанию детенышей карликового шимпанзе-бонобо (*Pan paniscus*) в такой же речевой среде, в какой обычно растут дети, с тем чтобы проверить их способность понимать устную (звуковую) речь человека.

Она старалась максимально разнообразить условия их содержания, систематически меняя все возможные компоненты среды, позволяла им общаться и с людьми, и с другими обезьянами. Но главной особенностью программы было то, что люди постоянно разговаривали при обезьянах. При этом исследователи не проводили специальной дрессировки на выполнение словесных команд, а лишь создавали для обезьян соответствующую языковую среду – четко произносили правильно построенные простые фразы. Одна из особенностей этого долгосрочного эксперимента, продолжающегося уже более 20 лет, состояла в том, что он был начат в раннем возрасте, когда двум карликовым шимпанзе (бонобо) и трем детям было по 10 месяцев.

Первым учеником был Кэнзи, которого научили также общаться с человеком и с другими обезьянами при помощи клавиатуры с лексигramмами. Главным в этой части программы было заставить обезьяну называть окружающие объекты, а не просто произносить просьбы о том или ином предмете с последующим получением подкрепления. Оказалось, что в возрасте 5 лет Кэнзи спонтанно начал понимать речь, и не только отдельные слова (что отмечалось и раньше у других обезьян), но и целые фразы. Как и обезьяны, общавшиеся с помощью амслена (см. выше), он понимал разницу между фразами «Унеси картошку за дверь» и «Иди за дверь, принеси картошку». Такое же понимание он проявлял и в собственных высказываниях, в зависимости от ситуации делая одни и те же лексигramмы то подлежащим, то дополнением.

«Экзамен», который держал Кэнзи, растянулся на несколько лет. В общей сложности ему было задано 660 вопросов-инструкций, каждый раз новых, не повторяющих друг друга. Дабы ненароком не повлиять на обезьяну, экзаменатор всегда находился в другой комнате, наблюдая за происходящим через стекло с односторонней видимостью. Вопросы Кэнзи слышал через наушники, причем их задавали разные люди, а иногда применяли даже синтезатор звуков голоса. В подавляющем большинстве случаев без какой-то специальной трени-

ровки он правильно выполнял каждый раз новые инструкции. Часть из них относилась к сфере повседневной активности обезьяны. В них был задействован весь набор манипуляций с предметами обихода, которые Кэнзи совершал или в принципе мог совершить, а также разнообразные контакты с окружающими.

Полный перечень этих вопросов опубликован, ниже мы приводим типичные примеры:

- положи булку в микроволновку;
- достань сок из холодильника;
- дай черепахе картошки;
- выйди на улицу и найди там морковку;
- вынеси морковь на улицу;
- налей кока-колы в лимонад;
- налей лимонад в кока-колу.

Другие обращенные к нему фразы, напротив, провоцировали совершение малопредсказуемых действий с обычными предметами:

- выдави зубную пасту на гамбургер;
- найди собачку и сделай ей укол;
- нашлапай гориллу открывалкой для банок;
- пусть змея (игрушечная) укусит Линду (сотрудницу) и т.д.

Наконец, Кэнзи справлялся и с заданиями, полученными в непривычной обстановке, например во время прогулки:

- набери сосновых иголок в рюкзак.

Упомянувшиеся выше опыты на других обезьянах позволяли предположить, что они осваивают элементы синтаксиса. Некоторые понимали не только простые фразы, но и более сложные синтаксические конструкции типа: «Если не хочешь яблока, то положи его обратно». Подобные фразы понимала и составляла сама шимпанзе Сара в опытах Примака. Однако она делала это только после долгой тренировки с каждой конкретной фразой, не понимая их смысла, тогда как Кэнзи усваивал именно общий принцип и без дальнейшей дрессировки с первого же раза правильно реагировал на любые из этих сотен вопросов.

На этом основании представляется более вероятным, что фразы, которые «произносили» обезьяны, обученные языку жестов, также были основаны на понимании их смысла, а не просто на подражании. Благодаря опытам с Кэнзи гипотеза о способности человекообразных обезьян понимать синтаксис языков-посредников на уровне 2-летнего ребенка получила убедительное подтверждение.

Как известно, для человека критическим фактором, определяющим формирование способности понимать речь, является возраст, когда он начинает ее слышать, и условия, в которых это происходит. В данном случае шимпанзе, которых начали обучать не в 10 месяцев (как Кэнзи), а в 2–3 года, смогли усвоить гораздо меньше навыков и для этого требовалась гораздо более интенсивная и направленная тренировка. Понимать же устную речь столь полно и в таком объеме, как Кэнзи, не мог больше никто.

Однако далеко не все специалисты безоговорочно признали говорящих антропоидов. Тоже ничего удивительного. Ведь помимо научных (биологических и лингвистических) потрясений, феномен Уошо вызвал еще и философские, а если говорить о Западе, и мировоззренческие... Американский автор Юджин Линден вполне справедливо замечает: хотя Гарднеры в своих первых отчетах скромно сообщали лишь об ограниченных семантических способностях шимпанзе, критики сразу поняли, что в действительности Уошо «сказала» много больше, чем было в отчете психологов.

«Резкую критику, которую вызвали публикации о поведении Уошо, – пишет Линден, – мы можем расценивать как отражение противостояния западного мировоззрения самому факту существования человекообразных обезьян. Уошо создает величайшую со времен Дарвина угрозу для целостности этого мировоззрения. Оно пошло на уступку, когда впервые было обнаружено существование человекообразных обезьян, и примирилось с ним. Но, при-

знаявая свое физическое сходство с приматами, мы выпячивали представление об уникальности поведения человека, чтобы сохранить в неприкосновенности идею бездонной пропасти, разделяющей человека и животных. И самой характерной чертой такого поведения считалось использование языка».

Мы с вами, читатель, видели (см. тему 2), в какой долгой и жестокой борьбе происходило «примирение» мира с антропоидами. Но обратимся к тем критикам, аргументы которых не рассмотрены в книге Линдена, ибо часть их появилась после ее выхода в свет.

Герберт Террас сам начал в декабре 1973 г. проверочную программу с шимпанзе Нимом. Автор высоко оценивает в частных деталях языковое поведение антропоидов, считает не лишенным смысла сравнение способностей шимпанзе и ребенка, говорит о необходимости выяснения в дальнейшем ряда вопросов; однако в целом он полагает, что... это не язык. Во-первых, потому что никакой грамматики он в анализе разговоров Нима не усматривает, а без грамматики, считает критик, нет языка (это положение, замечу, тоже вызвало дискуссию лингвистов). Во-вторых, полагает Террас, на каждом шагу демонстрации языка у обезьян обнаруживается подсказка учителей, т.е. элементы дрессировки или условно-рефлекторной деятельности. Между прочим, ограничение темпов развития языка у шимпанзе Террас объясняет не ограничением развития мозга, а «ненужностью» языка взрослому животному, получающему все, что ему необходимо, силой.

Еще более решительны супруги Сибек, которые предполагают, что язык антропоидов может оказаться не чем иным, как «феноменом Умного Ганса». (В начале века в Германии цирковая лошадь демонстрировала удивительные математические способности – считала, решала задачи и т.д.; при научном анализе выяснилось, что хозяин Ганса вольно и невольно подавал сигналы дрессированному животному, чем и объяснялось поразительное его поведение.) Особенно критично настроен Томас Сибек, который рецензировал ряд книг о говорящих антропоидах.

Сейчас идут тщательные научные проверки по разным тестам, сериям, методикам. Упомянутая С. Шевалье-Школьник-Фф провела проверку самих опытов с шимпанзе и гориллой Коко (опыты Фрэнсины Паттерсон) по системе Пиаже в двух сериях: сенсорно-двигательное развитие и имитация. В первой серии ни одно животное, включая попугая, собаку и дельфинов, не достигает высшей, VI стадии, на которой исключается дрессировка и принимаются решения на основе понимания. На этой стадии проблемы решаются путем умственного представления, здесь уже сами знаки используются «как орудие» выпрашивания тех предметов, которые отсутствуют, да и подлинно появляется сама орудийная деятельность, уловки, шутка, обман для достижения цели. Этой стадии в данной серии достигли лишь капуцин, шимпанзе, горилла и орангутан.

В серии же имитации высшей стадии достигли некоторые виды обезьян, включая низших и высших, и дельфины. Феномен Умного Ганса отвечает лишь II стадии. Дети достигают VI стадии в два года.

Ряд исследователей считает, что в опытах с Нимом, который вообще как будто «тупее» Уошо и других обучавшихся обезьян, допущены методические ошибки, в результате чего этот шимпанзе не мог «сказать» многого.

Контрольные проверки делают Гарднеры, Румбо, Футе и другие (мы коснемся этого ниже). Сами лингвисты дискутируют относительно понятия «язык», оказалось, что здесь тоже далеко не все ясно: как сказал один специалист, «все знают, что такое языки, но никто не знает, что такое язык».

Не будем вдаваться в эту полемику. Для нас сейчас, как справедливо заметил Алан Гарднер, «интересно не то, что лингвисты называли языком, интересно то, что делают антропоиды».

А «делают» они и впрямь поразительные вещи. Они ведь и сами, как упомянуто, изобретают новые знаки, словно дети. Отличалась этим и Уошо, например, придумала знак понятия «нагрудник»; занималась этим и горилла Коко, которая к пяти с половиной годам имела общий запас 645 знаков, из них активно использовала 345. Она «сочинила» слова: «куку-

ситель», «очки», «стетоскоп». В четыре с половиной года она даже стала «разыгрывать» своих учителей. По просьбе Паттерсон Коко однажды знаками показывала глаза, лоб, нос – части лица. На другой день в том же упражнении она показала все наоборот: вместо лба – нос, вместо ушей – подбородок. Раздосадованная учительница, которая хотела продемонстрировать способности антропоида посетителям, сделала знак: «плохая горилла». Коко поправила Паттерсон тоже знаком: «смешная горилла» – и рассмеялась.

В четыре же с половиной года она стала настойчиво поправлять других (точно так же, как четырех-пятiletние дети). Паттерсон как-то ответила (устно) на вопрос заглянувшей гостьи: «Нет, она не юношеского возраста, она еще подросток». Присутствовавшая при этом Коко тут же поправила: «Нет, горилла». Сооружая себе гнездо и находясь одна в комнате (ее действия фиксировались скрытой телекамерой), Коко понюхала одеяло и сделала знак: «это плохо пахнет». Как подобные факты интерпретировать?

Наиболее убедительным доказательством отсутствия «феномена Умного Ганса» у говорящих обезьян являются беседы владеющих знаками шимпанзе между собой и обучение языку одним антропоидом другого. Поскольку такие достижения интеллекта не-человека вызывают особую критику, С. Сэведж-Румбо и Д. Румбо из Йеркского центра приматов прибегли к самым изощренным методам контроля при оценке «переговоров» шимпанзе Остина и Шермана: увеличивали расстояние от обезьян до экспериментаторов или блокировали зрительные пути между ними; использовали интервьюера-человека, не знавшего ответа; постоянно меняли методику опытов; установили видеокамеру для снятия фильма о разговорах между шимпанзе. Все подтвердилось: коммуникация символами между человеком и антропоидами, а также последних между собой является реальностью, которую можно продемонстрировать при условиях любого контроля!

Уошо же (вместе с Роджером Футсом она теперь «работает» в Центральном вашингтонском университете) успешно продолжает служить науке. 24 марта 1979 г. после гибели ее собственного детеныша она «усыновила» 10-месячного Лулиса. Был установлен строжайший контроль, цель которого – не допустить, чтоб приемыш мог увидеть жесты языка от какого-либо другого существа, кроме матери. И что же? Через месяц Лулис знал шесть знаков! Уошо научила своего детеныша жестовому языку людей. Иногда Лулис усваивал язык, подражая матери (имитация, что характерно и для детей), но было замечено, что самка и преднамеренно обучала маленького. Однажды она 5 раз, глядя на него, поднимала стул, сопровождая это знаком «стул». В другой раз она просила у человека пищу, видя, что Лулис не присоединяется к просьбе, она сложила его руки в знак «еда». Затем малыш начал спонтанно сам комбинировать слова. Он усваивал жестовый язык с тем же успехом, что и сама Уошо, и Коко, обучавшиеся людьми! Футе и его помощники считают, что шимпанзе нуждаются в информации и активно ищут ее и что их восприятие мира предельно зависит от того, насколько социально насыщена их среда (в данном случае люди лаборатории, говорящие с шимпанзе).

Аналогичная стимуляция партнера отмечалась и супругами Румбо. В соответствии с ролями, отведенными в эксперименте двум упоминавшимся выше шимпанзе, Шерман должен был ждать просьбы Остина выдать им через компьютер пищу. Но Остин заупрямился и безучастно смотрел на языковую панель с клавишами. Когда Шерману это надоело, он взял руку Остина и поставил его палец на нужную панель. Аппарат выдал пищу. Шерман взял часть себе, другую отдал Остину.

Для изучения интеллектуального поведения авторы поместили пятерых детенышей в условия содержания детей. Они выявили в длительных наблюдениях близкое сходство между детьми, обучающимися говорить, детьми, использующими язык знаков, и обучающимися детенышами шимпанзе (в течение первых двух лет обезьян). Когда детенышам стало 4–6 лет, были проведены формальные тесты по изучению экспрессивного словарного состава. Шимпанзе могли сообщить информацию (о проектируемых на невидимый исследователю экран предметах) только с помощью жестов. Привлекались два исследователя: один только задавал шимпанзе вопросы, второй, не видя первого, только мог получать ответы шимпанзе для объ-

ективного сопоставления идентичности знаков. При этом знаки использовались как естественные языковые категории: знак «собака» относился к любой собаке, знак «цветок» – к любому цветку.

Соответствие данных обоих исследователей было очень высоким, как и число правильных ответов. Шимпанзе воспринимали и выражали эти естественные языковые категории, иллюстрируемые слайдами, и с помощью амслена передавали их в коммуникационную среду, общую с людьми.

Исключительный уровень интеллекта! В «Международном журнале приматологии» в 1982 г. (№ 3) опубликована работа 27 ученых разных специальностей о языке приматов. В ней говорится: несмотря на то что высшие обезьяны не способны овладеть всей инструментальной языком человека, они могут использовать символы семантически (как означающие различные предметы), группировать сходные понятия, целенаправленно их комбинировать для выражения желаний: здесь же отмечено, что обнаружены параллели между развитием языка антропоидов и детей. Все это – большой вклад в понимание эволюции, развития интеллекта и самопознания.

Какие бы теоретические соображения ни следовали из фактов научения антропоидов жестовому языку человека, уже сегодня ясно, что в любом случае это направление науки (которое, заметим, находится еще в начале своего развития) является новым и мощным средством познания интеллекта, его генетических истоков у человека. Не забудем также, что уже сегодня его результаты используются при работе с умственно отсталыми детьми.

Советский филолог Б. В. Якушин пишет: «Для нас очевидно, что шимпанзе способны употреблять знаки с переносом знаний, создавать новые знаки некоторых видов, синтаксировать знаковые конструкции и, может быть, употреблять знаки в чистом виде, без обозначающих предметов. Все это позволяет нам более обоснованно сказать, что знаковое поведение шимпанзе во многом аналогично знаковому поведению человека». Хотя автор говорит, что языковые возможности обезьян по сравнению с человеком выражены слабо, однако он полагает, что эти возможности изменяют наше представление о человекообразных обезьянах, еще более приближая их к роду человека.

Изучение «говорящих антропоидов» продолжается и приносит все новые научные результаты, все более повышая «планку» интеллектуальных возможностей человекообразных обезьян. Заметим, что никто еще не открыл подобные возможности обучения языку у низших обезьян. Супруги Гарднеры проводят обширную, усложненную программу по научению языку детенышей шимпанзе, взятых в опыт от рождения, в окружении «родителей» – людей, которые постоянно, сменяя друг друга, находятся с обезьянами (шимпанзе Мойя, Пили, Та-ту, Дар). Учитываются смешанные вокальные и жестовые символы. Изучение шимпанзе, воспитывавшихся перекрестным способом людьми, выявляет их существенное сходство с детьми, если сопоставление проводится на основе сравнимых условий.

Группа Дьюэйна Румбо (1987), выявив новую проблему языка антропоидов – различие между производством языка и его восприятием, что способствует познанию природы языка, – приходит к выводу: «обучение» приматов указывает на существенное сходство у этих видов когнитивной (познавательной) сферы, считавшейся прежде специфической только для людей. Авторы отмечают, что способности шимпанзе оказались ближе к таковым у людей, чем это предполагалось даже 10 лет назад...

В другой работе Д. Румбо и сотрудники (1987) утверждают: шимпанзе вполне способны овладеть азами человеческой речи, и отнюдь не абсурдна мысль, будто «шимпанзе могут овладеть и азами арифметики». Это по ряду компонентов приближается к навыкам человека, во много раз превышая навыки других обезьян. Особым открытием последних лет явились невероятные интеллектуальные способности при овладении языком у карликовых шимпанзе (бонобо), значительно превосходящих в этом даже высокоразвитых шимпанзе обыкновенных. Надо сказать, что карликовые шимпанзе, конечно, более «подготовлены» к освоению языка, чем другие антропоиды. Набор элементов социального общения у этих человекообразных достаточно богатый. У них больше контактов, в которых принимают участие взгляд,



жесты, звуки. Отношения самцов и самок очень разнообразны (в отличие, в частности, от шимпанзе обыкновенных). Самцы принимают активное участие в воспитании детенышей, по крайней мере в неволе. Даже среди взрослых особей очень распространен дележ пищи, не говоря уже о парах «самка – детеныш».

Два молодых карликовых шимпанзе начали спонтанно, без специальной тренировки, применять символы для общения с людьми – они только наблюдали за тем, как это делали другие. Еще более поразительно, что эти антропоиды стали понимать разговорный английский язык. На произнесенные человеком английские слова они без труда выдавали точно соответствующие им лексиграммы, нажимая на нужную клавишу. В сходных условиях этого не могли сделать обыкновенные шимпанзе. Новая звезда научной приматологии, молодой самец бонобо Кензи изумил экспериментаторов тем, что стал свободно работать с синтезатором, который воспроизводил английские слова, когда шимпанзе нажимал на адекватные задаче клавиши. И уж если он просил яблоко, то на предъявленные ему банан, апельсин и яблоко он выбирал именно последнее – то, что было заявлено. А когда клали все три плода и просили его назвать их поочередно (просили-то по-английски), он решительно и последовательно нажимал клавиши, производя правильное звучание синтезатора. Словом, Кензи действовал сходно с ребенком человека. Он изобретал фразы, приглашал людей играть с ним, синтаксически правильно строя просьбу, просил человека погулять с ним в лесу. Однажды, когда он был наказан «домашним арестом» за неумное потребление диких грибов, Кензи в сердцах сделал жест: «Грибы не плохие».

Л.А. Фирсов, напоминая концепцию академика Л. А. Орбели о «промежуточном этапе» в эволюции, заключает (после 30 лет работы с шимпанзе), что такой промежуточный довербальный язык явно характерен для антропоида. Советский физиолог считает обезьяну «критическим звеном» развития млекопитающих по особому уровню памяти, функции обобщения, способности к многоуровневому интегрированию, наличию дословесных понятий, по коммуникативной системе, подражательной, ориентировочной, манипуляционной деятельности и другим показателям... Фирсов же определяет, что и по отношению к обезьянам надо говорить «о качественно новом уровне» образной памяти и предметной деятельности только у антропоидов.

Напомню, что об этом, основываясь на своих данных, говорили многие ученые еще в первой половине XX в., включая И. П. Павлова. В 1948 г. советский психолог Г. З. Рогинский писал: «Шимпанзе возвышаются над всеми животными. Это объясняется сложным развитием их мозга, руки и всего организма, что подробно доказано данными сравнительной анатомии, эмбриологии, палеонтологии, биохимии, медицины и других наук».

Дж. Гудолл добавляет к преимуществам шимпанзе структуру их сообществ, сложную коммуникативную систему и пробуждающееся самосознание. Но Л. А. Фирсов справедливо идет дальше: «...целенаправленность использования предметов внешней среды, а также способность к частичному изменению этих предметов является неотъемлемым новым качеством поведения ребенка первых лет жизни и высших обезьян...»

Выглядит вполне обоснованным заключение имеющего большой опыт изучения обезьян и весьма осторожного в оценке интеллекта антропоидов английского приматолога Вернона Рейнольдса, устанавливающего комплексность социального мышления шимпанзе. Рейнольдс предполагает, что, вероятно, «существует большее частное совпадение между процессами мышления у человека и других приматов, чем были склонны думать до сих пор. Уникальность человека постоянно не подтверждается при сравнении с другими приматами, и будет интересно узнать, как далеко на деле этот процесс заходит» (1986).

Мы подошли к одному из сложных, запутанных и нередко недобросовестно (в силу различных побуждений) разрешаемых вопросов о качественном отличии биологии человека и высших животных.

Рассмотрим этот непростой вопрос подробнее в свете полученных разными учеными данных о приматах.

Чем больше и лучше мы изучаем обезьян, тем более «человекообразными» они стано-

вятся, т.е. теперь мы знаем гораздо больше об их сходстве с человеком, чем раньше, совсем недавно.

Сложнее выразить конкретные величины отличия человека от остальных приматов в области интеллекта. Мы видели, что в анатомии и тонком строении головного мозга человека и антропоидов отличия более значительные, чем по всем остальным системам организма, но и они только количественные. Ибо в мозге человека почти нет субстанций, которых бы не было в мозге высших обезьян.

Крупнейший американский биохимик-генетик Э. Цукер-кандл пишет (1977): «Я даже предполагаю, что в мозге человека по сравнению с мозгом обезьяны нет ни одного белка, обладающего существенно новой функцией».

Возможно, качественные отличия будут выявлены на уровне регуляторных генов, которые специфическим образом изменялись в эволюции именно человеческого мозга. Но пока наука не в состоянии эти отличия четко представить. Нет качественных отличий в строении и функциях анализаторов, неврологических показателей и долгосрочной памяти гоминоидов. А как оценить познавательные возможности шимпанзе и гориллы, решение ими сложных задач в лабиринте, их способности к абстрагированию множества, к оперированию принципом «сохранения», к межмодальной перцепции (восприятию), к узнаванию фото и слайдов, к самоузнаванию в зеркале, к недоступной никаким другим животным орудийной деятельности, к подлинно ассоциативному мышлению и, наконец, способности к овладению знаковым, символическим, абстрактным языком человека? Ведь во всем этом они вполне сопоставимы с нормальными детьми человека трех-четырёх-пяти лет!

Реальным качественным отличием компонентов интеллекта человека может считаться членораздельная речь. Из-за отсутствия этого принципиального, качественного феномена у шимпанзе последний не в состоянии ни фиксировать прошлое, ни передавать имеющийся опыт, ни «планировать» будущее... ни стать человеком.

Учтем, однако, что членораздельная речь – категория и биологическая, и социальная. Биологически в аппарате речи приматов отличия не столь велики. История приматологии знает даже примеры замешательства ученых, как церебологов, так и общих анатомов: первые считали, что по показателям мозга антропоиды обязательно должны говорить (XVII в., Визалий и натуральные теологи); вторые склонялись к тому же на основании данных устройства гортани. (Ошибались и те и другие.) В народе издавна бытовала шутка: обезьяны могут, но не хотят говорить, потому что боятся, что их заставят работать...

Современная наука пришла к выводу: рассуждения о каком-то одном изолированном органе речи неправомерны, можно говорить лишь о комплексном речевом аппарате – о сложной системе, состоящей из взаимно связанных компонентов, каждый из которых в отдельности может отличаться у шимпанзе и человека не столь уж кардинально. Но комплексность, системность развития касается не одной только речи...

И тут мы подошли к любопытнейшему философскому феномену, который можно назвать феноменом «чуть-чуть». Он давно известен в искусстве, литературе, физике, химии. О нем писал Лев Толстой, часто говорят художники и музыканты. Суть его в следующем: на определенном уровне развития небольшие изменения могут совокупно привести к новому качеству. Это «узлы (точки) перехода» – от одной меры к другой, из одного состояния в другое.

Рассказывают, что однажды П. Пикассо изменил в созданной им статуэтке только положение бивней слона (он получил замечание: бивни не могут быть задраны вверх), привел их в соответствие с законами анатомии – и искусство погибло, скульптура превратилась в зоологический экспонат. Мастеру достаточно (при определенной готовности картины) одного-двух прикосновений кисти, и полотно оживает. А вот пример из физики: нагрейте воду комнатной температуры на один-два градуса – пожалуй, никто и не заметит такого повышения температуры, но добавьте два градуса на уровне 98° – вода закипит, активно превращаясь в пар.

По-видимому, нечто сходное произошло и в эволюции высших приматов. Казалось бы,

совсем незначительные биологические изменения у антропоидов во многих разнообразных системах, всего «чуть-чуть», где больше, где меньше, привели в совокупности, системно к гигантскому качественному скачку: началась революция в эволюции – появился человек.

Не существует качественных биологических отличий между шимпанзе и человеком. Однако подлинно принципиальной, качественной особенностью человека является его социальность, обусловившая тот неизмеримый отрыв человека от мира животных, который сказался в создании культуры, науки, цивилизации. Социальность – это реально иное качество, присущее только человеку, другая плоскость развития.

### **Словарь терминов**

тропизм  
таксис  
кинез  
ортокинез  
клинокинез  
тигмотаксис  
термотаксис  
геотаксис  
фототаксис  
сравнительная психология  
концепция Леонтьева – Фабри  
элементарная сенсорная психика  
перцептивная психика  
сенсбиллизация  
привыкание

### **Вопросы для самопроверки**

Что такое тропизм?  
Что такое таксис?  
Что такое кинез?  
Что такое ортокинез?  
Что такое клинокинез?  
Что такое тигмотаксис?  
Что такое термотаксис?  
Что такое отрицательный геотаксис?  
Что такое положительный геотаксис?  
Что такое положительный фототаксис?  
Что такое отрицательный фототаксис?  
Что такое сенсбиллизация?  
Что такое привыкание?  
В выработке каких реакций заключается неассоциативное обучение простейших?  
Можно ли неассоциативное обучение простейших трактовать в качестве выработки условного рефлекса?  
Охарактеризуйте низший уровень развития элементарной сенсорной психики.  
Что такое элементарная сенсорная психика?  
Что такое перцептивная психика?  
Кто является автором данных терминов?  
Представители каких таксономических групп животных обладают низшим уровнем элементарной сенсорной психики?  
Представители каких таксономических групп животных обладают высшим уровнем элементарной сенсорной психики?

Представители каких таксономических групп животных обладают низшим уровнем перцептивной психики?

Представители каких таксономических групп животных обладают высшим уровнем перцептивной психики?

Представители каких таксономических групп животных обладают наивысшим уровнем перцептивной психики?

В чем заключается основное сходство и различие психики человека и высших антропоидов?

### **Список литературы**

Основные этапы развития психики живых организмов в эволюции.

Роль поведения в эволюции.

Концепция А.Н. Леонтьева об эволюции психики.

Элементарная сенсорная психика.

Перцептивная психика животных.

Поведение простейших.

Поведение беспозвоночных, стоящих на нижнем уровне развития психики.

Поведение низших хордовых животных.

Поведение кольчатых червей.

Поведение моллюсков.

Поведение головоногих моллюсков.

Поведение необщественных насекомых.

Поведение общественных насекомых.

Уровень интеллекта в эволюции психики.

Поведение высших обезьян.

Эволюция поведения обезьян.

### **Темы курсовых работ и рефератов**

Бериташвили И.С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. М., 1974.

Бибиков Д.И. (отв. ред). Волк: происхождение, систематика, морфология, экология. М., 1985.

Вагнер В. Биологические основания сравнительной психологии. СПб; М., 1913.

Вилкок Д. Психогенетика и эволюция поведения // Актуальные проблемы генетики поведения. Л., 1975.

Войтонис Н.Ю. Предыстория интеллекта. М.; Л., 1949.

Воронин Л.Г. Эволюция высшей нервной деятельности. М., 1977.

Гудолл Дж. В тени человека. М. 1974.

Гудолл Дж. Шимпанзе в природе: поведение. М., 1992.

Дарвин Ч. О выражении ощущений у человека и животных // Собр. соч. М., 1953.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.; Л., 1937.

Дембовский Я. Психология животных. М., 1959.

Дембовский Я. Психология обезьян. М., 1963.

Дерягина М.А. Манипуляционная активность приматов. М., 1986.

Длусский Г. Муравьи рода *Формика*. М., 1967.

Докинс Р. Эгоистичный ген. М., 1993.

Дольник В. Непослушное дитя биосферы. М., 1994.

Дуглас-Гамильтон И., Дуглас-Гамильтон О. Жизнь среди слонов. М., 1981.

Дьюсбери Д. Поведение животных: Сравнительные аспекты. М., 1981.

Жизнь животных: В 6 т. М., 1968–1972.

Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И. «Основа этологии и генетики поведения». М.: «Высшая школа», 2002.

- Захаров А.Л. Муравей, семья, колония. М., 1978.
- Зорина З.А. Игры животных // Мир психологии. М., 1998. №4.
- Зорина З.А., Полетаева И.И. Элементарное мышление животных. М., 2001.
- Ильичев В.Д., Силаева О.Л. Говорящие птицы. М., 1990.
- Келер В. Исследование интеллекта человекоподобных обезьян. М., 1925.
- Кирпичников В.С. Роль приспособительных модификаций в эволюции // Журн. общ. биол. 1940. Т. 1, № 1.
- Крук Дж. Структура и динамика сообщества у гелад (*Theropithecus gelada*) // Успехи современной териологии. М., 1977.
- Крушинская Н.Л., Лисицына Т.Ю. Поведение морских млекопитающих. М., 1983.
- Крушинский Л.В. Формирование поведения животных в норме и патологии. М., 1960.
- Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. 2-е изд. М., 1986.
- Крушинский Л.В. Роль элементарной рассудочной деятельности в эволюции групповых отношений у животных // Вопр. филос. 1973. №11.
- Крушинский Л.В. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1986
- Лавик Г. Соло. История щенка гиеновой собаки. М., 1977.
- Лавик-Гудолл Дж., Лавик Г. Невинные убийцы. М., 1977.
- Ладыгина-Коте Н.Н. Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях. М., 1935.
- Ладыгина-Котс Н.Н. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян. М., 1959.
- Ладыгина-Котс Н.Н. Развитие психики в процессе эволюции организмов. М., 1958.
- Леонтьев А.Н. Проблемы развития психики. М., 1972.
- Линден Ю. Обезьяны, человек и язык. М., 1981.
- Мазохин-Поршняков Г.А. Обучаемость насекомых и их способность к обобщению зрительных стимулов // Энтомол. обзор. 1968. Т. 47.
- Мак-Фарленд Д. Поведение животных. М., 1988.
- Меннинг О. Поведение животных: Вводный курс. М., 1982.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М., 1996.
- Никольский А.А. Звуковая сигнализация млекопитающих в эволюционном процессе. М., 1984.
- Овсянников Н.Г. Поведение и социальная организация песца. М., 1993.
- Орбели Л.А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.; Л., 1949.
- Осадчук А.В., Науменко Е.В. Роль генотипа и некоторых видов зоосоциального поведения в регуляции эндокринной функции семенников у мышей // Докл. АН СССР. 1981. Т. 258.
- Павлов И.П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности животных. М., 1973.
- Павлов И.П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга / Полн. собр. соч. Т. IV. М.; Л., 1952.
- Павлов И.П. Павловские среды. М.; Л., 1949.
- Пажетнов В.С. Бурый медведь. М., 1990.
- Пажетнов В.С. Мои друзья медведи. М., 1985.
- Панов Е.Н. Механизмы коммуникации у птиц. М., 1978.
- Панов Е.Н. Бегство от одиночества. М., 2001.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М., 1983.
- Панов Е.Н. Зыкова Л.Ю. Поведение животных и человека: сходство и различия. Пушино-на-Оке, 1989.
- Панов Е.Н. Общение в мире животных. М., 1970а.

- Панов Е.Н. Сигнализация и «язык» животных. М., 1976.
- Прайор К. Несущие ветер. М., 1981.
- Рогинский Г.З. Навык и зачатки интеллектуальных действий у антропоидов (шимпанзе). Л., 1948.
- Савельев С.В. Введение в зоопсихологию. М., 2000.
- Северцов А.С. Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1981.
- Сергеев Б.Ф. Ступени эволюции интеллекта. М., 1986.
- Сифард Р.М., Чини Д.Л. Разум и мышление у обезьян // В мире науки. 1993. № 2–3. С. 68–75.
- Слоним А.С. Инстинкт. Л., 1967.
- Соколов В.Е. (отв. ред.). Поведение млекопитающих // Вопросы териологии. М., 1977.
- Счастный А.И. Сложные формы поведения антропоидов. Л., 1972.
- Тинберген Н. Поведение животных. М., 1969, 1978.
- Тих Н.А. Предыстория общества. Л., 1970.
- Уотсон Д.Б. Психология как наука о поведении. Одесса, 1925.
- Фабр Ж. Жизнь и нравы насекомых. М.; Л., 1936.
- Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., 1976.
- Фирсов Л.А. Высшая нервная деятельность человекообразных обезьян и проблема антропогенеза // Физиология поведения: нейробиологические закономерности. Руководство по физиологии. Л., 1987.
- Фирсов Л.А. Память у антропоидов. Физиологический анализ. Л., 1972.
- Фирсов Л.А. По следам Маугли // Язык в океане языков. Новосибирск, 1993.
- Фирсов Л.А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л., 1977.
- Фриш К. Из жизни пчел. М., 1980.
- Хайнд Р. Поведение животных: Синтез этологии и сравнительной психологии. М., 1975.
- Халифман И. Пароль скрещенных антенн. М., 1962.
- Халифман И. Отступившие в подземелье. М., 1961.
- Халифман И. Пчелы. М., 1952.
- Хрестоматия по зоологии и сравнительной психологии: Учебное пособие для студентов факультетов психологии высших учебных заведений по специальностям 52100 и 020400 «Психология». М., 1997.
- Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии: Учебное пособие / Сост. М.Н. Сотская МГППУ, 2003.
- Шаллер Дж. Год под знаком гориллы. М., 1968.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.; Л., 1946.
- Эрман Л., Парсонс П. Генетика поведения и эволюция. М., 1984.
- Яблоков А.В., Белькович В.А., Борисов В.И. Киты и дельфины. М., 1972.
- Ярошевский М.Г. История психологии от античности до середины XX века. М., 1997.

#### СОТСКАЯ МАРИЯ НИКОЛАЕВНА

Место работы: МГППУ.

Должность: доцент.

Образование: высшее.

Ученая степень, ученое звание: кандидат биологических наук.

Общий пед. стаж: свыше 20 лет.

Работа в ведущих образовательных учреждениях: биологический факультет МГУ.

Курсы лекций:

Практические занятия по программе «большого практикума по физиологии ВНД». «Зоопсихология и сравнительная психология».

Область научных интересов:

Поведение животных. Рассудочная деятельность животных.

Генетика собак и кошек.

Практическая деятельность в сфере образования (консультирование, тренинги и др.):

Курс лекций по обязательной программе в 1 семестре 1 курса.

Курсы лекций на курсах кинологов Российской кинологической федерации.

Научный консультант по генетике в РКФ.

Научные статьи:

Автор свыше 50 научных работ. Канд. диссертация «Сравнительное изучение рассудочной деятельности представителей семейства собачьих».

Монография «Поведение собаки» с соавт. М. 2003.

Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии. Изд. МГППУ, 2003.

Другие публикации:

Генетика и наследственные болезни собак и кошек. М. 2000.

Племенное разведение собак М. 2004.

Электронный адрес (e-mail): [belajastaja@inbox.ru](mailto:belajastaja@inbox.ru)