

УДК 612:821.6; 575:599.323.591

ИССЛЕДОВАНИЕ ОРУДИЙНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КАК ПУТЬ К ИНТЕГРАЛЬНОЙ ОЦЕНКЕ КОГНИТИВНЫХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ ЖИВОТНЫХ

© 2005 г. Ж. И. Резникова

Институт систематики и экологии животных СО РАН

Новосибирский государственный университет

63009 Новосибирск, Фрунзе, 11

e-mail: zhanna@reznikova.net

Поступила в редакцию 3.12. 2004 г.

В обзоре на базе краткого описания феноменологии орудийной деятельности проанализированы экспериментальные исследования когнитивных аспектов поведения животных. Исследование орудийного поведения рассмотрено как эффективный методологический инструмент для интегральной оценки интеллектуальных возможностей животных. Проявления орудийной деятельности у разных видов ранжированы по степени вклада сигнальной наследственности. Высказывается предположение о роли социального обучения в синхронизации проявления на популяционном уровне таких сложных поведенческих стереотипов, как орудийная деятельность. Обсуждается роль импринтинга и видотипической склонности к образованию специфических ассоциаций в формировании орудийного поведения и распространении инноваций в группировках животных.

В последние три десятилетия в этологии выделилась в качестве отдельной области *когнитивная этология*, изучающая познавательные процессы у животных и опирающаяся во многом на методы и подходы психологии (Griffin, 1976, 1992; Allen, Bekoff, 1997; Shettleworth, 1998; Резникова, 2000, 2005; Bekoff, 2002). Проблемы когнитивной этологии связаны с наиболее сложными психическими процессами у животных и имеют непосредственное отношение к поиску эволюционных корней интеллектуальной деятельности человека. В течение столетий использование орудий считалось одним из самых надежных поведенческих признаков, отличающих человека от других биологических видов. Правда, внимательные наблюдатели давно обращали внимание на то, что животные могут использовать в своей деятельности разные предметы. Наблюдения за обезьянами, раскалывающими камнями орехи, и слонами, которые прогоняли ветками мух, встречаются в средневековых книгах. Дарвин (Darwin, 1871) привлек внимание научной общественности к использованию орудий животными и показал, что человек – не единственный вид, манипулирующий предметами для достижения цели.

С развитием этологии во второй половине XX столетия список видов, к которым приложено понятие орудийной деятельности, был существенно расширен. Появилось множество вопросов: почему представители одних видов используют орудия, а других видов – нет; насколько животные компетентны в свойствах и связях предметного

мира, в какой мере сказывается на проявлении орудийной активности животных индивидуальный и социальный опыт, и насколько она определяется генетической программой. Автору пришлось столкнуться с этими проблемами при обсуждении связи между коммуникативным и орудийным поведением муравьев, в дискуссиях, неоднократно возникавших на этологических конференциях (Reznikova, 1995, 2001; Reznikova, Ryabko, 1997).

Несмотря на то что орудийное поведение животных неоднократно рассматривалось в монографических сводках и учебниках (Гудолл, 1992; Beck, 1980; McGrew, 1992, 2004; Резникова, 2000, 2005; Зорина, Полетаева, 2001), задача анализа накопленных результатов в рамках парадигмы когнитивной этологии остается актуальной. Исследование орудийной деятельности является замечательным инструментом для экспериментаторов, изучающих пределы интеллектуальных возможностей животных. Использование этого подхода порождает все новые продуктивные гипотезы в области когнитивной этологии и сравнительной психологии. Пояснением может служить использование языков-посредников для изучения интеллекта животных, прежде всего человекообразных обезьян (Gardner B., Gardner R., 1969; Savage-Rumbaugh, 1986), а также попугаев (Pepperberg, 1987) и дельфинов (Netman, 1986). Вступив в “диалог” с животными, исследователи сумели не только оценить потенциал их коммуникативных возможностей, но и получить непосредственные “ответы” обезьян и попугаев на вопросы, касаю-

щиеся свойств, формы, количества предметов. Однако в диалог можно вступить только с потенциально “говорящими” видами, т.е. с такими, которым можно предложить адекватный язык-посредник. Представители “умелых” видов предоставляют исследователям дополнительные возможности для познания пределов когнитивных способностей. Решая поставленные экспериментаторами задачи с помощью орудий, животные дают возможность наблюдателю судить о том, как они выбирают предметы для изготовления орудий, как оценивают их свойства, предвидят ли результаты своих действий, улавливают ли закономерности перемещения предметов в пространстве и во времени.

В обзоре, на базе краткого описания феноменологии орудийной деятельности, проанализированы экспериментальные исследования когнитивных аспектов орудийного поведения животных. Систематизация последних достижений в данной области знаний дает основания рассматривать орудийное поведение животных как эффективный методологический инструмент для интегральной оценки когнитивных возможностей ряда биологических видов.

ТЕРМИНОЛОГИЯ И КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ ОРУДИЙНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Элкок (Alcock, 1972) предложил следующее определение *орудийной деятельности*: использование орудий состоит в манипуляциях с каким-либо неодушевленным предметом, созданным вне собственного организма животного и повышающим эффективность его действий, направленных на изменения положения или формы какого-нибудь другого предмета. Гудолл (Goodall, 1970) дает более краткое определение: использование тех или иных предметов внешнего мира в качестве функционального продолжения какой-либо части тела для достижения ближайшей цели. Бек (Beck, 1980) в книге “Орудийное поведение животных: использование и изготовление орудий” дает, в общем, сходное определение: использование объектов внешнего мира для изменения положения, формы или состояния других объектов, при этом пользователь удерживает предмет и контролирует его ориентацию и эффективность действия.

В терминологии, относящейся к данной области этологии, есть элементы неопределенности и разночтений, неизбежные для развивающейся ветви экспериментальной науки. В частности, нечетко определены различия между *орудийной* и *конструктивной* видами деятельности животных. В некоторых случаях границы между понятиями расплывчаты, поскольку весьма условны границы между “долговременными” и “ближай-

шими” целями в поведении животных. Иные, до сих пор не совсем ясные случаи использования предметов, такие, как “захоронительное” поведение слонов, забрасывающих ветками мертвых животных и подозрительные для них предметы (муравьи поступают так же с пятнами жидкого или вязкого субстрата), видимо, можно отнести к *манипуляторной активности*.

Н.Н. Ладыгина-Котс (1959) рассматривала в качестве конструктивной деятельности манипулирование предметами и изготовление сооружений (гнезд), а в качестве орудийной – использование предметов для достижения цели. При этом сложные формы орудийной деятельности включают подготовку и преобразование предметов, т.е. изготовление орудий. Мы будем придерживаться этой терминологии, тем более что она соответствует и устоявшимся в англоязычной литературе терминам: *tool using* (использование орудий) и *tool manufacture* (изготовление орудий).

Орудийная деятельность включает как сложные действия, сопровождаемые модификацией предметов, так и использование простых “подручных” средств для достижения цели. В последнем случае имеется в виду использование предметов, не измененных деятельностью животного: так, обезьяны почесывают спину палочкой или используют камень, чтобы расколоть орех. Такие предметы называют “натурофактами”, противопоставляя их артефактам, т.е. предметам, являющимся результатом “направленной деятельности”, таким, например, как прутик, заостренный зубами (Beck, 1980).

Изготовление орудий (toole manufacture) – одно из самых сложных проявлений когнитивной деятельности животных. Различают четыре различных по сложности способа изготовления орудий. Первый – самый простой и распространенный среди животных – *отщепление* (detach). Примером может служить сорванная ветка, которая используется без преобразования, скажем, для того, чтобы согнать муху или швырнуть во врага. Вторым способом – *редукция* (subtract). Ветка, очищенная от листьев, изготовлена путем редукции. Такое орудие можно использовать, скажем, для “ужения” муравьев или термитов. Если же используется не сама ветка, а сорванные с нее листья (например, чтобы стереть кровь или грязь), то листья – это орудие, изготовленное первым способом, т.е. путем “отщепления”. Третий способ – *комбинирование предметов* (combine). Примером могут служить вставленные одна в другую палки. Четвертый, самый сложный из наблюдаемых у животных, – это *преобразование* (reshape). Этот способ требует от животных “представлений” о свойствах предметов, позволяющих им изготовить функциональное орудие. Сами действия могут быть несложными, важно, что они опираются на понима-

ние животными причинно-следственных связей. Обезьяны, которые мнут и жуят листья, чтобы увеличить их адсорбирующие свойства и использовать как губку для добывания воды из дупла, используют преобразование предметов (Beck, 1980; McGrew, 2004).

Рассмотрим разнообразие примеров использования орудий представителями разных видов животных в ситуациях, близких к естественным, без вмешательства наблюдателей.

Использование орудий млекопитающими.

Африканские слоны (*Loxodonta africana*) и индийские слоны (*Elephas maximus*) используют орудия в разных ситуациях: они с помощью хобота бросают ветки и камни в других животных и в наблюдающих за ними людей; используют ветки и палки, чтобы почесать труднодоступные части тела; вытирают пучками травы кровь и затыкают раны травой; отгоняют ветками мух (Douglas-Hamilton I., Douglas-Hamilton O., 1975; Moss, 1982; Chevalier-Skolnikoff, Liska, 1993; Masson, 1995). Использование опавших веток в борьбе с мухами является повседневной формой активности, и примечательно, что слоны обрабатывают ветки прежде, чем пустить их в дело. Индийские слоны, сорвав большую ветку, придерживают ее на земле передней ногой и с помощью хобота отламывают или откручивают часть нужного размера (Hart et al., 2001).

Опубликовано несколько примеров использования орудий грызунами. Самка гофера (*Thomomys bottae*) использовала камешки и затвердевшие кусочки пищи для выкапывания норы. Орудие служило ей как для разрыхления, так и для отгребания почвы (Katz, 1975). Самка мыши-малютки *Micromys minutus* после безуспешных попыток выбраться из своего аквариума нашла решение, вскарабкавшись по стеблю овсяга, который находился в ее жилище. Позже она научилась прислонять стебель к стенке аквариума, так что он служил ей устойчивой лестницей (Zimmerman, 1952 – цит. по: Beck, 1980). Содержащиеся в неволе суслики *Spermophilus beecheyi* регулярно швыряли песок в приближающихся к ним змей, действуя передними лапами (Owing, Coss, 1977).

Каланы, или морские выдры (*Enhydra lutris*), демонстрируют сложные и многообразные приемы в использовании орудий. Фишер (Fisher, 1939) описала поведение калифорнийских каланов, которые подбирали камни со дна и использовали для того, чтобы отколоть от скал прикрепленных к ним моллюсков. В этой же работе было впервые указано на то, что морские выдры используют морские водоросли, обматывая их плети вокруг туловища, что позволяет им спокойно, не затрачивая усилий, удерживаться на одном месте. В последующих публикациях орудийное поведение каланов описывалось все более детально (Kenyon, 1969; Houk, Geibel, 1974; Дежкин, Мара-

ков, 1968; Смирин В., Смирин Ю., 1991). Оказалось, что если калифорнийские каланы постоянно пользуются камнями для добывания пищи, то северные прибегают к орудиям редко и открывают раковины зубами. Молодые северные каланы, не справляющиеся с открыванием раковин, а также звери с поврежденными зубами помогают себе камнем. Взрослые выдры иногда играют, стуча камнями по скалам. Калифорнийские каланы не имеют себе равных среди животных по тщательности и по количеству операций с камнями. Чтобы расколоть раковину, звери держат ее передними лапами и стучат ею о камень, находящийся на груди. Требуется до 20 ударов, которые наносятся сериями со скоростью 2 удара в 1 с. Один из самых длинных наблюдаемых “пищевых сеансов” калана занял 86 мин, в течение которых было съедено 54 моллюска, а понадобилось для этого 2237 ударов камнем (Hall, Schaller, 1964). Один и тот же камень используется до 12 раз подряд, калан плавает с ним, держа под мышкой или в складках кожи. Животные, по-видимому, учитывают потерю веса камня под водой: для ныряния с “молотком” выбирают камни весом 800–3500 г, тогда как на поверхности воды в качестве наковальни берут более легкие (400–650 г). Наковальня чаще всего нужна для раскалывания двусторонних раковин, но иногда ее используют и для того, чтобы вскрыть панцири крабов, лобстеров и оболочку крупных морских ежей.

Медведи привлекают внимание исследователей орудийного поведения тем, что эти животные ловко балансируют на двух задних ногах и могут использовать свободные передние лапы. Большинство наблюдений орудийного (например, использование палок для сбивания плодов с деревьев, растущих рядом с клеткой), а также игрового манипуляторного поведения медведей сделано в зоопарках (см.: обзор Beck, 1980). В естественных условиях зафиксировано использование камней и глыб льда белыми медведями для убийства ластоногих (Перри, 1974).

Подавляющее большинство данных об орудийной деятельности животных в естественных условиях относится к приматам. Накоплено множество наблюдений за тем, как капуцины *Cebus apella* и *C. capucinus*, макаки-крабоеды и южноафриканские бабуины используют камни для разбивания орехов, фруктов с твердой кожурой, яиц, раковин найденных на берегу моллюсков, а также пытаются разбить орехи, стуча ими один о другой (Struhsaker, Leland, 1977; Beck, 1980). Для того чтобы зафиксировать регулярное проявление сложного орудийного поведения, требуются многолетние наблюдения. Так, в одном из национальных парков Сан-Пауло в популяции *C. apella* наблюдалось регулярно повторяющееся использование обезьянами пар камней (наковальня и молот) для раскалывания орехов пальмового де-

рева (Ottoni, Mannu, 2001). Для японских макак использование камней удалось зафиксировать в локальной популяционной группировке непосредственно с первого случая и пронаблюдать в течение 20 лет (Huffman, Nishie, 2001). Более простые действия, такие, как швыряние в нарушителей личного пространства палками, камнями, орехами, песком, а также фекалиями и горстями мочи, описаны для капуцинов, макак, ревунов, паучьих обезьян, колобусов, лангуров, бабуинов и некоторых других видов. Макаки-крабоеды в ботаническом саду Сингапура регулярно используют листья для того, чтобы удалить с фруктов муравьев, грязь и грибной налет (Chiang, 1967). В одном из национальных парков Кении верветки (*Cercopithecus aethiops*) употребляют листья в качестве губок, чтобы достать воду из углублений (Hauser, 1988).

Наиболее сложные проявления орудийной деятельности описаны для человекообразных обезьян. В начале XX в. наблюдения Кёлера (Köhler, 1925) и Н.Н. Ладыгиной-Котс (1923) за шимпанзе в неволе привлекли внимание исследователей к тому, как часто обезьяны манипулируют предметами в самых различных целях. Например, животные использовали острые палочки и проволочки для доставания насекомых из щелей; шесты для того, чтобы достать высоко висящий предмет; палку как рычаг для открывания крышки люка; они почесывали тело палочками, камнями, черепками посуды; чистили острыми палочками и скрученной бумагой ногти и уши; использовали листья и куски ткани для оборачивания рук, если приходилось действовать шершавой палкой; употребляли листья, тряпки и бумагу для того, чтобы вытирать грязь и кровь со своего тела. Содержащиеся в вольере обезьяны употребляли предметы (палки, проволока, камни) и в качестве орудий воздействия на других животных. Они подманивали кур, швыряя куски хлеба, тыкали в них палкой или проволокой, бросали в кур камни, избивали палкой ящериц и с большим интересом наблюдали за реакциями объектов издевательства.

Первые систематические знания о том, как приматы используют орудия в естественной жизни, были добыты Ниссеном (Nissen, 1931). Дж. Гудолл (1992), и У. Мак-Грю (McGrew, 1992, 2004) на основании многолетних исследований создали настоящую энциклопедию орудийной деятельности антропоидов. В обобщающей статье коллектива авторов, посвященной “материальной культуре” шимпанзе (Whiten et al., 1999), перечислены способы использования орудий в естественных условиях. В списке присутствуют 39 позиций, из которых более половины связано с добыванием пищи с помощью веток (накалывание, выуживание, метание в жертву), листьев (использование как губок) и камней (метание, удары по раковине, панцирю или скорлупе).

Приматологи отмечают существенные различия в “суммах технологий” у разных видов антропоидов. В естественных условиях бонобо, гориллы и орангутаны практически не применяют орудий. Единственный пример регулярного применения орудий у орангутанов касается популяции, обитающей в национальном парке Суматры (Schaik, Dorega, 1997). Здесь в пище орангутанов видное место занимает плод с местным названием “пувин”, покрытый снаружи чем-то вроде стекловолокна, так что его нельзя раскусить, не поранив язык и губы. Обезьяны научились преодолевать эту трудность, проделывая отверстия в плодах острыми палочками и вынимая с помощью тех же палочек кусочки сердцевинки с семенами. Авторы объясняют наличие локального “очага культуры” в исследуемой популяции прежде всего ее необычно высокой плотностью, позволяющей распространение и закрепление орудийных навыков в сообществе. Нужно, однако, отметить, что в группах бонобо и горилл, даже при более высоких показателях плотности популяций, “очагов культуры” пока не выявлено. При этом не вызывает сомнений способность представителей всех трех видов манипулировать предметами и применять их по назначению в тех случаях, когда их обучают этому в неволе. Несомненно, шимпанзе гораздо более “технологичны”, чем все остальные антропоиды. Означает ли это, что они и наиболее “интеллектуальны”? Ответ скорее отрицательный. Исследования когнитивных возможностей животных с помощью языков-посредников выявили практически одинаковый потенциал у шимпанзе, горилл и орангутанов, а бонобо были признаны самыми “интеллектуальными” приматами по результатам, достигнутым в целом комплексе тестов (Waal, 1995). По крайней мере потенциальные способности к орудийной деятельности позволяют включать соответствующие задания в тесты для исследования когнитивных способностей всех видов обезьян.

Использование орудий птицами. Устоявшиеся представления об орудийной деятельности птиц, базирующейся на инстинктивных, “запаянных” программах поведения, в последние годы поколеблены веяниями когнитивной экологии. Один из самых интересных пример в этой области связан с новокаледонскими галками (*Corvus moneduloides*). Они достают насекомых из отверстий и трещин в коре деревьев с помощью преобразованных частей растений. Хант (Hunt, 1996, 2000), изучив около полутора тысяч птичьих орудий, разделил их на две группы: 1) “грабли”, изготовленные из прочных листьев *Pandanus* sp., у которых часть листовой пластинки срезана, а часть разъята на полоски; 2) “крючки”, или “лопатки”, сделанные из хвоинок, у которых конусовидно срезана часть листовой пластинки. Если орудие оказалось эффективным и сохранило свои лов-

чие качества после первого использования, птицы носят его в клюве и используют повторно в течение дня. Галки изготавливают свои орудия, следуя определенному “плану”, и стандартизация инструментов связана скорее с памятью и опытом, чем со строгой привязанностью к наследственной программе (Hunt, Gray, 2004). В то же время орудийное поведение *C. moneduloides* специализировано и тем отличается от гибкого поведения ворон, которые манипулируют предметами, нередко используя их также и в качестве орудий (Зорина и др., 1986). Наряду со специализацией разнообразие используемых материалов и строгая латерализация (галки оказались “правоклювыми”) выделяют новокаледонских галок среди животных, использующих орудия (Weir et al., 2004).

Галапагосский дятловый вьюрок (*Cactospiza pallida*) стал в последние годы излюбленным объектом исследований когнитивных этологов (Teblich, Bshary, 2004). На орудийное поведение этого вида впервые обратил внимание Гиффорд (Gifford, 1919), детальные исследования осуществили Лэк (Lack, 1947) и Эйбл-Эйбесфельдт (Eible-Eibesfeldt, 1961). Для того чтобы доставать насекомых из-под коры и из отверстий в стволах и ветках, вьюрок использует заостренную палочку. Птица не просто обламывает веточку, но и преобразует ее: укорачивает и заостряет, действуя клювом и ногами, а также обламывает мешающие отростки. Помимо веточек вьюрки используют лучинки, которые отщипывают от подходящих древесных поверхностей, а также колючки кактусов. Бауман (Bowman, 1961), сопоставив особенности диеты и морфологии разных видов вьюрков, предсказал и затем обнаружил орудийное поведение еще у двух видов галапагосских вьюрков, *C. heliobates* и *Certhidea olivacea*. Исследование межпопуляционных различий в поведении дятлового вьюрка показало, что в аридных местообитаниях, где насекомые прячутся в укрытиях, большинство вьюрков используют орудия регулярно и таким способом добывают более половины пищевых единиц. В местах с влажным климатом насекомые доступны на поверхности стволов и листьев, случаи использования орудий редки (Teblich et al., 2002).

Внимание к поведению птиц, возможно, поможет исследователям выявить орудийное поведение у широкого ряда видов. Так, поползень (*Sitta pusilla*) с помощью зажатого в клюве кусочка коры помогает себе приподнять кору сосны и достает оттуда насекомых. Птицы прибегают к такому способу питания в тех случаях, когда их обычная пища (семена сосны) становится редкой. Это наблюдалось только в локальной популяции поползня в Луизиане, США (Morse, 1968). Описано орудийное поведение белокрылой клушицы (*Corcorax melanorhamphus*), обитающей в Австралии и добывающей моллюсков *Velesunio ambiguus*. Для того чтобы вскрыть раковину, клушица подбирает ос-

колки или целые створки вскрытых раковин и колотит ими по моллюску. Производительность труда клушицы составляет 18 раковин в 1 ч (Hobbs, 1971). Наблюдения за белоголовыми орланами (*Haliaeetus leucocephalus*) показали, что они бросают камни на черепахи, тычут зажатой в клюве палочкой в панцирь черепахи, а также убивают скорпионов камнем, зажатым в когтях (Lawick-Goodall, Lawick, 1966). Вороны бросают камни и пучки травы в своих врагов, а также в сидящих на гнездах чаек, чтобы согнать их с гнезда и съесть яйца (Janes, 1976; Montevicchi, 1978). Известно, что вороны, грифы-бородачи и стервятники бросают с высоты на камни яйца, моллюсков и кости, чтобы расколоть их и достать содержимое. Певчий дрозд берет в клюв улитку и колотит ею по камню с той же целью (Morris, 1954). В этих случаях птицы используют камень как наковальню, и он не считается орудием, поскольку не является продолжением тела животного. Однако такое поведение, возможно, у некоторых видов эволюционно связано с использованием орудий. Египетские грифы (*Neophron pernopterus*) могут поднимать камень в воздух и бросать его на гнездо страуса, поднявшись в воздух, либо брать камень в клюв и бросать его на яйцо с высоты своего роста (Thouless et al., 1987). Цапли некоторых видов бросают в воду разные предметы, привлекая тем самым внимание рыб, которых затем ловят. Впервые такое поведение было описано на примере зеленой цапли (*Butorides virescens*): птица использовала куски хлеба, бросая их на поверхность воды в том месте, где ею были замечены рыбы. Она приносила хлеб к месту, удобному для охоты, прогоняла других птиц, пытающихся схватить хлеб, и заменяла приманку на другую, если кусок отплывал от удобного места или тонул (Lovell, 1958). Позднее цапля того же вида в Морском аквариуме Майамы была замечена за приманиванием рыб с помощью гранулированного рыбьего корма, который она воровала у сотрудников. Тем же занимались ее мать и брат, и птицы делали это достаточно часто; такое поведение можно рассматривать как обычное для их индивидуального репертуара (Sisson, 1974). В книге Бека (Beck, 1980) приводятся также единичные наблюдения разных авторов за другими видами (*Ardeola ralloides*, *Eurypyga helias*), которые с той же целью использовали перья, личинки мясных мух и других насекомых. Детально была исследована орудийная деятельность в популяциях *B. striatus*: цапли использовали для ловли рыбы веточки, ягоды, насекомых, фантики, оброненные людьми крекеры. Было замечено, как цапля укорачивает веточку, прежде чем бросить в воду. Особи, прибегающие к орудийной технике рыбалки, редки в популяции, и среди них молодые цапли менее успешны, в частности они используют крупные предметы, скорее пугающие, чем привлекающие, рыбу (Walsh et al., 1985). В том же ря-

ду “приманивания добычи с помощью орудий” исследователи рассматривают поведение кроличьего сыча (*Athene cunicularia*), которого, сравнивая с цаплями, они назвали “сухопутным рыболовом” (Levey et al., 2004). Сычи раскладывают вокруг своих вырытых в земле гнезд собранные ими экскременты млекопитающих и затем поедают привлеченных таким образом жуков-навозников. Опыты, в которых наблюдатели лишали хозяев гнезд их “орудий лова”, показали, что количество жуков, которые достаются сычам, уменьшается в среднем в 10 раз, если они лишены возможности использовать приманку для привлечения добычи.

Гнезда птиц не рассматриваются как “орудия для выращивания птенцов”. Однако при постройке славки-портнихи (род *Orthotomus*) используют орудия, помогающие скрепить элементы гнезда. Птички используют в качестве основы большой лист, свертывая лапками и клювом и затем закрепляя в форме кулька. Для того чтобы края листа не расходились, птица прокалывает клювом дырочки и протаскивает в них скрученные волокна паутины или стебельки трав. Пушистые кончики “нитей” сами по себе хорошо удерживаются маленькими отверстиями, но хозяйка гнезда к тому же сворачивает что-то вроде узелков; этот процесс ближе не к шиванию, а к клепанию (Фройде, 1986; Attenborough, 1998).

Использование орудий беспозвоночными. Примеров орудийной деятельности беспозвоночных животных немного, что соответствует слабой изученности их поведения. Разрозненные примеры, относящиеся к разнообразным и головоногим моллюскам, представляются весьма спорными. Это связано не столько с “неспособностью” беспозвоночных, сколько с обширными лакунами в существующих данных. Систематические сведения об использовании предметов касаются парализующих ос, принадлежащих к родам *Ammophila* и *Sphex*. Самки выкапывают норки в сыпучем грунте, приносят туда парализованных насекомых как корм будущим личинкам, откладывают непосредственно на эти “живые консервы” яйца, запечатывают норку и улетают. Для уплотнения грунта при закрытии норки осы используют камешки, кусочки коры и веточки (Armbruster, 1921; Fricsh, 1940; Evans, Eberhard, 1970).

Пристальное внимание исследователей к поведению муравьев привело к тому, что и орудийная деятельность этих насекомых была замечена и оказалась предметом дискуссий. Первый вопрос, прозвучавший после доклада автора на Европейском экологическом конгрессе (Reznikova, 1995) о способности муравьев к сложным формам коммуникации, был следующим: “Если исследуемые вами виды муравьев способны к деятельности столь высокого уровня, не употребляют ли они орудия?” В обсуждении выяснилось, что предсе-

датель заседания энтомолог М. Р. Пайва наблюдала орудийное поведение муравьев *Iridomyrmex purpureus*, аналогичное тому, что открыли Феллерсы (Fellers I., Fellers G., 1976) в своем эксперименте на нескольких видах рода *Aphaenogaster*. Цитируемый опыт выглядел следующим образом. Возле гнезд муравьев выкладывали приманку в виде желе. Муравьи, обнаружив пищу, возвращались с кусочками листьев, помещали их в желе и уходили за новыми. В течение 30–60 мин они перекладывали кусочки по кормушке, а когда листья покрывались желе, уносили их в гнездо и там слизывали или соскребали пищу. Поведение выглядело весьма гибким, так как муравьи применяли для своей цели не только листья, но и кусочки сухой грязи и щепки. Природная ситуация, которая соответствует эксперименту, заключается в том, что муравьи часто встречаются с необходимостью транспортировки в гнездо жидкой пищи. Жидкая или желеобразная белковая пища служит кормом личинкам. Это может быть, например, поврежденное насекомое, с которого муравьи слизывают гемолимфу, перенося ее в зобике. Использование предметов позволяло муравьям переносить за один рейс почти в 10 раз больше пищи, чем при обычной транспортировке. По мнению авторов, такая “рационализация труда” позволяет муравьям компенсировать давление межвидовой конкуренции. Так, *A. rudis*, которых доминирующие виды прогоняют с добычи, значительно чаще прибегают к транспортировке жидкой пищи с помощью вспомогательных средств. Полевые эксперименты были с тем же результатом продублированы в лаборатории. Еще более ранняя публикация посвящена мурвьям-жнецам *Pogonomyrmex badius* (Morill, 1972). По мнению автора, жнецы не только используют, но даже изготавливают орудия: они формируют из песчинок гранулы и помещают их в мед, а затем транспортируют к себе в гнездо. В книге Холльдоблера и Вильсона “Муравьи” (Hlldobler, Wilson, 1990) эти результаты трактуется как следствие обычного для муравьев поведения “забрасывания” мешающих насекомым объектов различными доступными им мелкими предметами (веточками, частицами почвы). В тех случаях, когда речь идет о лужицах меда или пади, закиданных щепочками и комочками почвы, муравьи иногда относят в гнездо предметы, покрывшиеся слоем сладкого вещества. Можно, однако, полагать, что экспериментальное моделирование подобных ситуаций поможет более детально представить составляющие этой интересной формы поведения.

В целом можно предполагать, что склонность к использованию орудий является частью видовой специфики животных. Те виды, которые используют орудия в естественной среде обитания, демонстрируют при этом сложные комплексы поведения, включающие элементы индивидуаль-

ного опыта, а в некоторых случаях, возможно, и социального распространения навыков. Наблюдение за использованием орудий дает исследователям дополнительное основание для интегральной оценки интеллектуальных возможностей животных и способностей к принятию решений.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КОГНИТИВНЫХ АСПЕКТОВ ОРУДИЙНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЖИВОТНЫХ

По организации последовательности поведенческих актов орудийная деятельность животных нередко выглядит проще, чем конструктивная. Комплекс действий, совершаемых иволгой, сплетающей гнездо-корзинку, или паучихой, подвешивающей на травинке сплетенный кокон, сложнее, чем действия обезьяны, колотящей камнем по ореху. Животные, сооружающие конструкции, действуют настойчиво и целенаправленно. Так, в гнезде королька насчитывается до 12 000 стебельков мха, что говорит о том, что птичка тысячи раз повторяла действия с элементами конструкции, прежде чем завершила ее. Еще более впечатляют результаты коллективной конструктивной деятельности, например величественные сооружения термитов или плотины бобров. Почему же именно орудийное, а не конструктивное поведение животных находится в центре внимания когнитивной этологии? В стремлении упростить ситуацию, можно было бы сказать, что конструирование у животных основано на инстинктивных действиях, тогда как орудийная деятельность опирается на когнитивные процессы. На самом деле такой четкой границы нет. Это отчасти видно из приведенных выше примеров, и будет показано ниже на ряде экспериментальных результатов. Орудийная деятельность дает возможность интегральной оценки интеллекта животных, так как эта форма активности часто является своеобразной “вершиной айсберга”: ей предшествует последовательность действий, связанных с оценкой обстоятельств, поиском подходящих предметов, “расчетом” возможных последствий, коммуникацией с сородичами.

“Популярная физика” для приматов. Известный американский этолог Д. Повинелли назвал одну из книг “Популярная физика для обезьян” (Povinelly, 2000), отразив в названии характер одного из направлений когнитивной этологии, связанного с исследованием пределов компетентности животных в связях и закономерностях предметного мира. По замечанию Визальберги (Visalberghi, 2002), обезьяны часто изобретательно выполняют действия, направленные на решение задач, не имеющих смысла, и столь же часто совершают попытки выполнить что-то по-настоящему полезное, действуя совершенно бессмысленно. В качестве примера исследовательница приводит случай, который наблюдала в зоопарке: капуцин пытался

расколоть земляной орех (который легко открыть зубами), колотя по нему вареной картофелиной.

Более 100 лет назад Хобхауз использовал в опытах с обезьянами экспериментальную методику, которая стала универсальной и положила начало многим модификациям (Hobhouse, 1901). Речь идет о задаче “выталкивания приманки из трубки”. В первом же опыте шимпанзе вставил палочку в небольшую трубку и пытался коснуться цели, а во втором он сумел вытолкнуть ее наружу из противоположного отверстия трубы. Йеркс (Yerkes, 1916) предлагал подобную задачу шимпанзе и горилле. Самка шимпанзе решила эту задачу после 12 дней экспериментов. Задача, по сравнению с опытом Хобхауза, осложнялась тем, что предложенная обезьяне труба не помещалась в руках животного, а лежала на земле и была очень длинной по сравнению с ростом обезьяны (170 см). Она, однако, оказалась способной сообразить, что приманку надо толкать в направлении “от себя” для того, чтобы добиться успеха. Горилла освоила этот прием, но только тогда, когда ее научил этому экспериментатор.

Г.З. Рогинский (1948) и Н.Н. Ладыгина-Котс (1959) исследовали орудийную деятельность шимпанзе, работая с шимпанзе Парисом, который жил в Московском зоопарке. Рогинский предлагал Парису классическую келлеровскую задачу: притянуть к себе с помощью палки лакомство, находящееся на столе вне его досягаемости. Освоившись с заданием, Парис обрабатывал орудия, не подходящие для достижения цели. Он расщеплял слишком толстую палку, а короткую заменял более длинной. В других опытах экспериментатор предлагал Парису лакомство в чашке, которую можно было притянуть к себе тесемкой, пропущенной через ручку чашки, соединив в руке свободные концы тесемки. Парис в первый же раз, сблизив обе тесемки в руке, достиг требуемого результата. Это произошло, по-видимому, случайно, так как впоследствии только после 30 ошибочных опытов он научился сблизить и притягивать тесемки. Все же подлинного понимания соотношения между тесемкой и чашкой у обезьяны, по-видимому, не образовалось, так как в слегка видоизмененных условиях опытов Парис снова делал ошибки. Ладыгина – Котс исследовала орудийную деятельность Париса, предлагая ему задачу выталкивания приманки из трубки. Ее опыты отличались от опытов Хобхауза и Йеркса тем, что исследовательница ставила обезьяну в ситуацию выбора необходимого орудия, пригодного по форме и величине, из группы непригодных, а также исследовала возможность обработки или изготовления орудия при разрешении проблемы. Ладыгина-Котс придумала множество модификаций задания, которые дали возможность проанализировать поведение шимпанзе в ситуациях различной сложности. Ниже приводится примерно

треть из списка предметов, которые предлагались Парису “к рассмотрению” для того, чтобы с их помощью вытолкнуть из трубки сверток с лакомством: ветвистый прутик, палка, завернутая в бумагу, палка, обмотанная веревкой, загнутый прутик, проволока с петлей на конце, с загибом, с двумя загибами, виток проволоки, одинарная и двойная петли из проволоки, проволока в виде восьмерки и к тому же скрепленная в двух местах, крест из проволоки, проволока с поперечиной, связка из пяти палочек (одна из которых нужной длины, а остальные короткие), деревянная палочка с пятью проволочными поперечинами (которые нужно вынуть, чтобы протолкнуть палочку в трубку), дощечка с расширением на конце (в другом варианте посередине), а также с двумя и тремя расширениями, трубки с втулками, подвижно скрепленные палки и т.п. Шимпанзе справился с большинством заданий, проявив недюжинную сообразительность и энергию: разгибал проволоку, вытаскивал поперечины, расширения дощечек отгрызал зубами, веревку разматывал. Он осуществлял деконструирование, деформирование, расчленение путем обработки и на разных этапах своей деятельности сравнивал размеры предметов, проверяя готовность орудия к действию. При этом, как и все шимпанзе, Парис делал неточно все, что допускало неточность: например, разгибал проволоку лишь до таких пределов, которые едва позволяли с трудом просунуть ее в отверстие.

Можно согласиться с Ладыгиной-Котс в том, что “шимпанзе – раб прошлых навыков, трудно и медленно перестраиваемых на новые пути решения”. Это иллюстрируется и результатами опытов с шимпанзе Рафаэлем, в которых исследователи также пытались подвинуть обезьяну на “открытие” некоторых законов физики (Штодин, 1947; Вацуро, 1948). Архимеда из Рафаэля не получилось, хотя он и использовал собственные случайно найденные удачные приемы для того, чтобы предотвратить вытекание воды из дырявой кружки. В одном из опытов Рафаэлю дали для закладывания отверстия кружки металлический шарик. В первый раз он случайно заткнул им отверстие благодаря тому, что, положив шарик в рот, набрал в рот воды, которую вместе с шариком выплюнул в кружку, причем шарик попал в отверстие и закрыл его. Замечательно, что зверь все же установил связь между “затычкой” и вытекающей водой. Но замечательно и то, что впоследствии Рафаэль воспроизводил это случайно удачное решение в том виде, в каком оно осуществлялось в первый раз, т.е. вопреки надобности помещал шарик, взятый рукой, в рот, а изо рта выплевывал его в кружку, в которую наливал воду. Получив целую кружку, Рафаэль опускал шарик и в нее, а когда ему дали две кружки, целую и продырявленную, он предпочел последнюю, повторяя ставшие для него ритуальными действия с шариком.

Л.А. Фирсов (1977) предложил членам колонии шимпанзе, живущих летом на острове, задачу, которую можно назвать “обратной задачей с трубкой”. Четырем обезьянам предлагалось достать приманку из выкопанной в земле узкой вертикальной ямки глубиной 80 см, что было немного больше, чем дна руки шимпанзе. Первые действия всех обезьян были примитивны: они пытались достать приманку поочередно каждой из четырех конечностей. Отдышавшись, обезьяны все это повторяли еще раз, уже с меньшим энтузиазмом, а затем начинали оглядываться по сторонам. Покинув на некоторое время соблазнительную приманку, шимпанзе подбирали палки и доводили их до рабочего состояния с помощью зубов и рук. Интересно отметить, что после первого приступа бурной деятельности с орудием все обезьяны проходили стадию “спокойного обдумывания”, усаживаясь или укладываясь рядом с ямкой и затем переходя к спокойной “осаде” приманки.

Простые варианты обычной “задачи с трубкой” использовались в лабораторных условиях и применительно к другим видам обезьян: гамадрилам, мандрилам, макакам-резусам, макакам-лапундерам, мангобейм и капуцинам (Watson, 1908; Klüver, 1933; Harlow, 1951; Ладыгина-Котс, 1959). В ранних экспериментах лишь капуцины проявили себя как перспективные кандидаты, способные претендовать на решение задачи, однако полностью она ни разу не была ими решена. Визальберги с соавт. (Visalberghi, 1990; Visalberghi et al., 1995) использовали усложненные варианты задачи с трубкой, взятые почти без изменений из книги Ладыгиной-Котс. Обезьяны должны были вытолкнуть лакомство из трубки с помощью палочки, но в первом варианте палочки были связаны вместе, так что для достижения цели их надо было разъединить, во втором в палочку были вставлены поперечные штырьки, мешающие проталкиванию ее в трубку, в третьем требовалось вставить одну палочку в другую. Капуцины справились со всеми предложенными задачами, сочтя первую из них более легкой, чем остальные. Однако они перебирали и совсем неподходящие варианты, например засовывали одну короткую палку в один конец трубки с приманкой, а другую в другой. Более того, в повторных опытах число ошибок существенно не уменьшалось. Капуцины в отличие от шимпанзе, видимо, не слишком хорошо понимают связи между элементами задачи. В этой серии опытов участвовали и человекообразные. Оказалось, что юные шимпанзе (2–4 года) мало отличаются по “успеваемости” от капуцинов, особенно при решении второй и третьей задач. Взрослые обезьяны (4 бонобо, 5 шимпанзе и 1 орангутан) показали значительно лучшие результаты, но только при решении первого варианта. Все они сразу разъединяли палочки и не делали попыток достать приманку слишком

коротким предметом. Второй и третий варианты задачи оказались для человекообразных так же трудны, как и для капуцинов, а существенной разницы в подходах к решению не наблюдалось. Те же задачи были предложены другим группам обезьян, и нашелся один капуцин, ни в чем не уступающий шимпанзе, а те в свою очередь не справились с заданием с поперечными штырьками (Anderson, 1996). Это говорит о существенном размахе индивидуальных вариаций в решении инструментальных задач в пределах каждого вида.

Остроумная модификация задачи с трубкой – “трубка с ловушкой” – оказалась сложной для всех исследованных видов обезьян (Visalberghi, Trinca, 1989). В этих опытах трубка имела отверстие, которое открывалось в прикрепленный снизу стаканчик. Если приманку толкать по направлению к стаканчику (“ловушке”), она упадет туда и не достанется обезьяне. Значит, надо толкать в противоположном направлении. Это умозаключение удалось только одному из четырех испытуемых капуцинов. Действия этой самки казались планируемыми, т.е. она строила свое поведение так, чтобы избежать “наказания” со стороны ловушки. В половине случаев она толкала приманку в неверном направлении, но, увидев, что лакомство вот-вот упадет в стакан, вытаскивала орудие и бежала в другом конце установки, меняя ошибочные действия на правильные. Однако число ошибок не уменьшалось день ото дня с ходом испытаний. Экспериментаторы “добили” животное тем, что перевернули установку так, что ловушка оказалась сверху (задача получила название “нефункциональная ловушка”). К этому времени обезьяна запомнила, что успешными являются действия, направляющие приманку в сторону, противоположную ловушке. Однако если ловушка сверху, то она уже не работает и не “отнимает” приманку, поэтому нет смысла следить за направлением движения орудия. Выучив “правильное” движение, обезьяна продолжала на нем настаивать. Исследователи объяснили это тем, что капуцины, по-видимому, не очень сильны в понимании причинных связей и им не удается планирование относительно сложных действий (Visalberghi et al., 1995). Задачу “трубка с ловушкой внизу” предложили пяти шимпанзе (Limongelli et al., 1995). В течение первых 70 опытов их действия были случайными. Два шимпанзе в течение последующих 70 опытов научились избегать “наказания” со стороны ловушки. Авторы предложили этим двум особям другие варианты положения ловушки: не в середине, как в первом варианте, а у самого конца трубки. Обезьяны успешно справились с этой задачей без всякого доучивания, что привело исследователей к предположению о том, что они неплохо понимают условие задачи. Тем не менее, когда одному шимпанзе из числа тех, что наиболее успешно решали задачу, была пред-

ложена “нефункциональная ловушка”, то, несмотря на многообещающее поведение на предварительной стадии экспериментов, этот шимпанзе действовал так же, как и капуцин, т.е. настаивал на предварительно выученной последовательности движений (Reaux et al., 1999).

Степень проникновения в предметную ситуацию у разных видов обезьян была исследована и с помощью тестов на способность к абстрагированию в ходе решения инструментальной задачи. В контексте исследований речь шла о способности животных к выделению среди свойств предметов, изменяющихся в эксперименте, таких ключевых признаков, которые имели отношение к решению задачи. Обезьянки тамарины были предварительно тренированы доставать белую чашку с лакомством с помощью голубой загнутой на конце тросточки. В последующих опытах им предлагали на выбор предметы разных цветов и разной формы, часть из которых подходила для решения задачи, а часть нет (были слишком мягкими, слишком короткими или широкими и т.п.). Варьировали и цвета чашек с кормом. Тамарины прекрасно ориентировались в физических свойствах предметов, игнорируя меняющиеся второстепенные признаки. Они не обращали внимания на изменение текстуры предметов и их цвета, но сразу реагировали на изменение функциональных признаков, т.е. формы и размеров (Hauser et al., 1999). Это тем более удивительно, что речь идет о виде, который в естественных условиях не прибегает к использованию орудий.

В целом применение орудийных методик к исследованию интеллекта обезьян показало, что представители различных семейств приматов не только успешно манипулируют предметами для достижения цели, но и имеют некоторые, хотя и ограниченные, представления о связи форм и размеров предметов с их свойствами. Индивидуальные различия, проявляющиеся при решении инструментальных задач, очень велики. Становится понятным, почему, если 50 лет назад исследователи единодушно проводили границу между ментальными возможностями “высших” и “низших” (см. Miyamoto et al., 1988) обезьян на основе их достижений при решении инструментальных задач, то сейчас к этому вопросу подходят более осторожно, стараясь сравнивать большое число особей и множество вариантов заданий. На данном этапе исследований разница в когнитивных возможностях между человекообразными обезьянами и остальными видами проявляется скорее на количественном, чем на качественном уровне (Call, 2000).

“Популярная физика” для птиц. Первые представления об интеллектуальных возможностях птиц, связанных с орудийным поведением, восходят к басне Эзопа о вороне, который поднимал уровень воды в кувшине, кидая туда камешки.

Наблюдал ли кто-нибудь такую ситуацию на самом деле, неизвестно, однако если это и вымысел, то он, несомненно, основан на реальных случаях, в которых птицы проявляли способность к улавливанию свойств вещей и к их практическому использованию. В книге Бека (Beck, 1980) собраны примеры наблюдений за ситуациями, в которых птицы манипулировали жидкостями и емкостями, используя различные их свойства (в частности, вязкость жидкостей). Так, какаду использовал половинку от скорлупы грецкого ореха, чтобы добыть остатки воды со дна поилки; серого жако наблюдали всасывающим воду через соломинку, а попугая кеа – за игрой, которая заключалась в вычерпывании воды чашкой из больших емкостей; содержащийся в неволе ворон *Corvus brachyrhynchos* регулярно набирал пластиковым стаканчиком воду из поилки, относил к кормушке, налил в еду и ждал, пока она размокнет и станет более аппетитной (Beck, 1980).

Первое детальное описание орудийной деятельности птиц, основанной на понимании ими свойств предметов, сделано на примере голубых соек *Syanocitta cristata* (Jones, Kamil, 1973). Экспериментаторы обратили внимание на то, что, проголодавшись, одна из птиц отрывала кусок газеты, подстеленной под ее клетку, уносила на жердочку, затем, прижимая бумагу ногами, сворачивала в несколько раз с помощью клюва, возвращалась к решетке, просовывала изготовленный жгут сквозь отверстия и подгребала к себе кусочки пищи, находящиеся слишком далеко, чтобы достать их без помощи орудия. Инструментальное поведение было ответом на плановые ограничения в пище, которые соответствовали требованиям контроля над здоровьем птицы. Столь изобретательную форму протеста исследователи положили в основу специального эксперимента. Сойку стали снабжать различными материалами, подходящими для изготовления орудий, оставляя при этом гранулы корма на соответствующем расстоянии от клетки. Оказалось, что сойка манипулирует предметами тем чаще, чем дольше ее продержали без пищи. Ее орудийное поведение было весьма гибким: помимо газеты в ход шли пучки соломы, стебли чертополоха, куски пластиковых лент, которые используют для упаковки. Все эти предметы ловко преобразовывались для удобства манипулирования. Другие члены лабораторной колонии также были испытаны в сходных условиях. Из восьми птиц пять демонстрировали выраженное орудийное поведение, две – только фрагменты его, и лишь одна совсем не проявила соответствующей активности. Поскольку птицы содержались вместе, авторы предполагают существенную роль подражания в формировании орудийного поведения, дополненную самообучением. Это предположение подкреплено наблюдениями за членами локальной популяции соек, использующих орудия в естественных условиях (см. ниже).

Систематические исследования интеллектуальных аспектов орудийной деятельности птиц в настоящее время проводятся в лаборатории поведенческой экологии в Кембридже с новокаледонскими галками (Chappell, Kacelnik, 2002). Для того чтобы достать лакомство, птицы используют широкий набор предметов: собственные перья, выпавшие при линьке, полоски картона, обрезки проволоки. Предметы подвергаются преобразованию: птицы счищают с перьев бороздки, картон расчленивают на полоски требуемых размеров, проволоки сгибают так, что получаются крючки. Такой творческий подход галок к манипулированию предметами подсказал исследователям идею экспериментов, в которых птицы, подобно приматам, учитывали в своей деятельности закономерности механики. Прежде всего была исследована способность птиц выбирать среди разнообразных предметов те, которые в наибольшей степени подходили к решению предложенной задачи. В первой серии опытов птицам предлагали палочки разной длины, с помощью которых они могли вытолкнуть из прозрачной трубки кормушку с лакомством. Если палочки лежали рядом с установкой, обе птицы успешно соразмеряли длину выбираемого орудия и видимое расстояние до кормушки. Во второй серии палочки и экспериментальный аппарат находились в разных помещениях, так что нужно было, выбирая орудие, “мысленно” примерять его не к видимой, а к удерживаемой в памяти цели. С этим заданием достаточно успешно справлялся только самец Абель. В следующей серии опытов проверялась способность птиц модифицировать незнакомые им предметы для достижения цели, т.е. изготовлять орудие, адекватное ситуации (Weir et al., 2004). Здесь лидировала самка Бетти. Кусочки мяса помещали в корзинку, находящуюся внутри полой трубки, а для манипуляций галкам предлагали прямые проволоки. Раньше птицы с подобным материалом не встречались. Обе они пытались достать лакомство с помощью прямых проволочек. Абель достал приманку в одном случае из 10, но не пытался модифицировать незнакомый ему материал. Бетти пыталась достать приманку прямой проволочкой, но уже спустя полминуты приступала к изготовлению крючка. Она заклинивала один конец проволоки, помещая его под прочную опору, которая находилась на расстоянии до 3 м от аппарата. Другой конец галка загибала клювом. Изготовив крючок, она направлялась к экспериментальной установке и доставала мясо. Полученные данные тем более удивительны, что в подобной ситуации шимпанзе показали гораздо худшие результаты.

Например, получая в виде заготовки согнутую трубку, они не догадывались разогнуть ее, протолкнуть в отверстие и достать яблоко (Povinelly, 2000). А ведь обезьяны в отличие от птиц имели предварительный опыт манипуляций с предлагаемыми заготовками.

Птицы участвовали также в сериях экспериментов “трубка с ловушкой” с использованием метода, опробованного на приматах. Среди новокаледонских галок и дятловых вьюрков выделялись особи, которые столь же легко, как и обезьяны, выучивали последовательность действий, ведущую к успеху (Chappell, Kacelnik, 2004; Tebbich, Bshary, 2004). Наиболее успешному вьюрку был предложен вариант задачи “нефункциональная ловушка”. Птичка действовала точно так же, как и капуцин в опытах Визальберги, настаивая на выученной последовательности действий (Tebich, Bshary, 2004).

В целом представители некоторых видов приматов и птиц при решении инструментальных задач демонстрируют значительную компетентность в закономерностях и связях физического мира. Представляет существенный интерес вопрос о том, реализуется ли столь высокий когнитивный потенциал у исследованных видов в ситуациях, не требующих использования орудий, или это узконаправленная видовая “гениальность”. Мы проводим здесь аналогию с животными, запасующими пищу и запоминающими местоположение тысяч своих кладовых, таких специалисты называют “гениями запоминания” (Shettleworth, 1990). Некоторые виды муравьев и медоносные пчелы могут быть названы “гениями коммуникации” (Резникова, Рябко, 1990). При этом (и это важно отметить) упомянутые животные демонстрируют вполне заурядные способности при решении целого ряда иных задач. Новокаледонских галок, вьюрков и шимпанзе в силу их видовой специфики можно было бы назвать “гениями орудийной деятельности”. В экспериментах животные демонстрируют накопление индивидуального опыта путем проб и ошибок, и при этом формирование оптимальных решений происходит быстро и целенаправленно. По-видимому, во всех описанных ситуациях речь идет о поведении, основанном на видотипической склонности к образованию специфических ассоциаций.

СООТНОШЕНИЕ ВРОЖДЕННЫХ И ПРИОБРЕТЕННЫХ КОМПОНЕНТ В ФОРМИРОВАНИИ ОРУДИЙНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Вопрос о соотношении различных компонент в поведении животных – один из самых волнующих разделов этологии, а исследование соответствующих аспектов орудийной деятельности – один из наиболее интересных примеров в этом разделе. Участвуют ли когнитивные процессы в онтогенетическом формировании орудийной деятельности?

Влияние раннего опыта и груза стереотипов на решение инструментальных задач. Существенное положительное значение для успеха в решении инструментальных задач имеет индивидуаль-

ный опыт животных, ранее приобретенный в играх с предметами и при добывании пищи с их помощью. Это фиксировали многие исследователи со времени ранних опытов до экспериментальных работ последних лет. В естественной ситуации детеныши человекообразных обезьян осваивают манипуляции с предметами во время игры в младенческом возрасте, во время тесной связи с матерью. Годовалые шимпанзе сгибают прутики, как бы строя гнездо, они также играют палочками, “добывая” муравьев из самых неподходящих мест, например из шерсти матери. В трехлетнем возрасте они начинают живо интересоваться камнями и манипулировать ими, хотя пройдет еще немало времени, прежде чем обезьяны перейдут к настоящей орудийной деятельности. Игры с предметами особенно характерны для подростков (Гудолл, 1992). Социальная и зрительная депривация в течение первых 2 лет жизни вызывает нарушение когнитивных функций у шимпанзе, которые уже не восполняются в более зрелом возрасте. Это было показано в эксперименте, в котором сравнивали животных, достигших 14 лет и с двухлетнего возраста содержащихся в одинаковых лабораторных условиях, а до двух лет – в разных. Те из них, которые содержались в обедненной сенсорной среде, значительно хуже справлялись со всеми задачами, включая инструментальные, чем нормально развивающиеся животные (Rumbaugh, 1974). Эти результаты подчеркивают стимулирующую роль естественного раннего опыта животных в развитии у них сложного, в том числе орудийного, поведения. Напротив, явно тормозящую роль в проявлении когнитивной стороны орудийной активности у обезьян играет довлеющий над ними груз приобретенных стереотипов. У шимпанзе они легко превращаются в ритуалы, которые в меняющихся обстоятельствах становятся бессмысленными и даже мешающими. По свидетельству многих приматологов, обезьяны всех видов склонны настаивать на повторении собственных действий, которые однажды привели их к успеху. Они с гораздо большей легкостью изобретают новые формы поведения, применительно к возникающим в их жизни задачам и ситуациям, чем переучиваются или переносят навыки из одной ситуации в другую. Примером могут служить шимпанзе из лаборатории Павлова Рафаэль и Роза, которые тушили огонь, перебираясь за водой по шесту на соседний плот и “не догадываясь” зачерпнуть ее кружкой из озера. Полевые исследователи приводят немало подобных примеров, касающихся орудийной деятельности. Например, добывая плоды в кроне дерева, шимпанзе, не имея возможности вскарабкаться по гладкому стволу фигового дерева, забирались на соседнее, отламывали с него ветки, очищали и, действуя как крючьями, притягивали к себе ветви с плодами. Эта деятельность стала ритуальной

для группы самцов. Им становилось все труднее добывать плоды, так как все подходящие ветки на доступном дереве оказались обломанными. Ни разу не было замечено, чтобы шимпанзе принес палку, взобрался на удобное дерево и использовал ее в качестве орудия, хотя, например, при добывании насекомых обезьяны поступают именно так: приносят подходящую палку со значительно-го расстояния (Sugiyama, Koman, 1979).

В новых для себя обстоятельствах обезьяны часто демонстрируют орудийную изобретательность, поражающую воображение. Примеры щедро рассыпаны по книгам, посвященным экспериментальному изучению обезьян и наблюдениям за ними. Например, в книге Л.А.Фирсова (1977), посвященной описанию жизни островной колонии шимпанзе, приводится много примеров подобной изобретательности, которой особенно отличался шимпанзе-подросток Тарас. Он заклинивал дверцу экспериментального аппарата сучком для того, чтобы без хлопот достать приманку, поднимал с помощью длинной палки затонувшую часть веревки, которой была привязана к берегу лодка, чтобы, не замочив ног, подтянуть ее к себе и полакомиться привезенными припасами. Не находясь в плену выученных стереотипов, шимпанзе могут эффективно и быстро достигать множества целей, манипулируя с предметами.

В описанных выше экспериментах с вьюрками был достигнут результат, который позволяет предположить, что в условиях, когда груз выученных стереотипов не довлеет над поведением, птицы потенциально способны к использованию представлений о действующих физических силах. Дело в том, что, когда вьюрку, настаивавшему на повторении стереотипных, но ставших бессмысленными действий при решении задачи с трубкой (вариант “нефункциональная ловушка”), предложили видоизмененную задачу, в которой стеклянную трубку заменили непрозрачной, характер деятельности птички резко изменился и число успешных решений быстро достигло 90% (Teblich, Bshary, 2004). Не исключено, что наследственная предрасположенность к оперативному формированию специфических связей препятствует проявлению инновационного поведения. Можно предположить, что, если бы вьюрки, шимпанзе и другие животные не обучались “слишком быстро”, они были бы способны к решению более широкого класса задач, требующих применения когнитивных способностей.

Развитие орудийного поведения в онтогенезе. Известно, что у разных видов животных наблюдается целая гамма проявлений сложных форм видотипического поведения – от полностью запрограммированной последовательности действий до полностью выученной. Хрестоматийным стал пример с видовыми песнями птиц (Marler,

1970). В группах близких в систематическом отношении видов можно найти разные варианты формирования песенного поведения: полностью запрограммированное и проявляющееся вне зависимости от действующих стимулов; врожденное, но зависящее от наличия образца, услышанного во время чувствительных периодов в онтогенезе; выученное на основе врожденной склонности к формированию определенной песни (“песенной болванки”); наконец, полностью сформированное подражанием образцу. Похоже, что такой же ряд можно построить и по отношению к орудийному поведению птиц. Голубые сойки *Cyanocitta cristata* обучаются использованию орудий почти исключительно социальным путем, подражая другим особям своего вида. Подобно вьюркам они используют острые предметы для извлечения насекомых из-под коры. Такое поведение известно лишь для одной популяции (Jones, Kamil, 1973). Этот пример, хотя и не столь яркий и известный, находится в одном ряду с культурным распространением навыков в популяции английских синиц (Fisher, Hinde, 1949). Противоположным примером этого ряда является поведение египетского грифа *Neophron pernopterus*, который раскалывает для еды яйца страусов и других птиц, бросая на них камни. Элкок (Alcock, 1972) предположил, что такое поведение грифов эволюционировало из стереотипа раскалывания о камни яиц, бросаемых сверху, т.е. в основе орудийного стереотипа лежало неорудийное манипуляторное поведение. Эта гипотеза получила экспериментальную поддержку (Thouless et al., 1989). Грифы, воспитанные в неволе и не знакомые ни с яйцами, ни с камнями, манипулировали камнями, раскалывая ими яйца, столь же успешно, как и их сородичи в дикой популяции. Интересно отметить, что если действия с камнями проявлялись у птицы спонтанно, то сведения о том, что яйца можно есть, добывались с помощью индивидуального опыта. Молодые грифы, как оказалось, не реагируют на них как на пищевые объекты до тех пор, пока не попробуют яйца, расколотые другими птицами или поврежденные случайно. Манипулирование камнями выглядит даже у взрослых грифов довольно неуклюже, и им удается расколотить не более половины тех яиц, к которым они подступаются с камнем (Lawick-Goodall, Lawick, 1966). Предположение Элкока о том, что предки *Neophron pernopterus* бросали яйца на камни, а не камни на яйца, подтверждается наблюдениями за выбором подходящих объектов у современных грифов. Птицы выбирают камни, похожие на яйца по форме и размеру, хотя это необязательно для удачного броска (скорее наоборот). Найдя яйца, птицы удаляются порой на 100 м, чтобы отыскать подходящий камень. Когда им предлагали предметы разной формы и разного цвета в качестве цели, оказалось, что стимулом к действиям явля-

ется округлая форма в сочетании с размером. Грифы пытались расколоть зеленые и красные круглые предметы, но проходили мимо светлого куба, хотя он и был такого же цвета, как страусиное яйцо. Грифы проявляют строгую избирательность по отношению к размеру и весу орудия: среди предложенных камней они выбирали экземпляры, вес которых в узких пределах колебался около 46 г, хотя такая точность совсем необязательна для эффективного воздействия на яйцо. Столь же строгая избирательность и сходные параметры поведения были описаны позднее для обитающего в Австралии каниюкового коршуна (*Hamirostra melanosternon*). Птицы этого вида выбирают для раскалывания яиц камни весом около 40 г (Aumann, 1990). Вероятным представляется предположение о видоспецифичных стереотипах орудийного поведения, которые носят врожденный характер.

В центре данного ряда вариантов соотношения запрограммированного и выученного поведения может быть помещено поведение дятлового вьюрка. В 60-е годы были проведены наблюдения, подчеркивающие роль приобретенного опыта (Eible-Eibesfeldt, 1961; Millikan, Bowman, 1967). Птенцы вначале действуют только клювом и лишь постепенно приходят к использованию орудий. Но каким путем они приходят к этому? Имеет ли место созревание нервных структур и соответственно проявление врожденных стереотипов, или молодые птицы подражают взрослым? Исследователи провели эксперимент, поместив в соседние вольеры дятлового вьюрка и большого кактусового земляного вьюрка (этот вид не использует орудия). Наблюдая за тем, как действуют соседи, земляные вьюрки стали использовать палочки, чтобы доставать насекомых. Это говорит о возможной роли подражания в орудийной деятельности вьюрков. Однако вьюрки других видов в подобных экспериментах не изменили свое поведение. Это означает, что подражание, если оно имеет место, базируется на наследственной предрасположенности к определенному роду деятельности.

В последние годы появилась серия экспериментов, основанных на вновь выявленных экологических особенностях фуражировочного поведения вьюрков (Tebbich et al., 2001). Выше упоминалось о том, что вьюрки, обитающие во влажных местах с обилием пищи, могут просто собирать насекомых с листьев и стволов. Среди них есть особи, изредка употребляющие орудия, но большинство птиц вообще ими не пользуется. Представители того же вида, обитающие в сухих и жарких местах, прибегают к использованию палочек и колючек. Авторы использовали природный эксперимент для ответа на следующие вопросы: могут ли вьюрки, которые ранее не использовали палочки, научиться этому путем

подражания “умелым” сородичам? как формируется орудийное поведение у вьюрков в условиях дефицита пищи: за счет подражания взрослым или путем накопления и совершенствования навыков? На первом этапе исследовались индивидуальные различия в поведении “неумелых” вьюрков, отловленных в местах с избытком пищи. 28 птичек тестировали дважды в день. Каждая особь находилась в помещении, в котором были созданы условия для добывания пищи: деревянный ствол с запрятанной в нем личинкой и палочка. В отдельных опытах птиц вынуждали доставать пищу из стеклянного “дупла”, так что можно было наблюдать и контролировать весь процесс проявления данной формы поведения. На втором этапе опытов 10 птичек, которые ни разу не употребляли орудия, помещали в одну вольеру с 10 “умелыми” демонстраторами. Спустя 2 нед после совместного пребывания с демонстраторами птичек вновь тестировали индивидуально, проверяя, научились ли они пользоваться орудиями. Наконец, в отдельных опытах исследовали выводки, взятые вместе с гнездом и родителями из тех и других местообитаний. Дятловые вьюрки строят закрытые гнезда, поэтому в природе птенцы не могли наблюдать за деятельностью родителей. Выводки заранее помещали в вольеры, а затем слетков из каждого семейства делили на две группы и воспитывали в разных условиях, так что получались следующие сочетания: птенцы умелых родителей в обществе птиц, не употребляющих и употребляющих орудия, и наоборот (всего 4 группы). Оказалось, что птенцы следят за действиями неродственных птиц даже более охотно, чем за собственными родителями. В первой серии опытов в течение 5 нед испытаний орудийное поведение проявилось у 13 птиц, остальные ни разу не взяли в клюв палочку. Во второй серии из группы взрослых отобрали “неумелых” птиц и поместили вместе с “умелыми” демонстраторами, пойманными в засушливых местообитаниях, где орудийная деятельность была для них обычной. Такие птицы применяют палочки в среднем 6 раз за получасовое испытание. Группа “неумелых” наблюдателей была не совсем однородной: в ней было 7 птиц, которые ни разу не манипулировали палочками, и 3 особи, проявляющие интерес к орудийным заготовкам и манипулирующие ими хотя бы изредка. Из этих трех один вьюрок обучился путем наблюдений за демонстраторами употреблять орудие для доставания добычи. Остальные 9 из 10 вьюрков никак не изменили своего отношения к палочкам. Что же касается птенцов, то оказалось, что социальный опыт никак не влияет на формирование у них орудийного поведения. Будучи воспитанными в течение 5 нед в условиях, когда пища периодически была недоступна без вспомогательных предметов для голодных молодых птиц, все 13 вьюрков активно манипули-

ровали палочками вне зависимости от того, могли ли они наблюдать за аналогичными действиями взрослых птиц или нет. Исследователи выделили 5 стадий в развитии игрового орудийного поведения вьюрков и при этом не выявили никаких существенных различий между группами. У всех птенцов одинаково развивалась достаточно высокая манипуляторная активность.

Итак, можно говорить о сложной форме поведения, которая формируется на наследственной основе путем индивидуального совершенствования. Значительную роль играет наличие чувствительного периода в онтогенезе птиц, т.е. возможность “оттачивать” соответствующую форму поведения в раннем возрасте. Если вьюрков лишить этой возможности, часть необходимых элементов орудийного поведения утрачивается. У птиц, обитающих в условиях избытка открытой и доступной добычи, происходит, по-видимому, утрата элементов юношеского игрового орудийного поведения, и они к этой форме манипуляторной активности уже не возвращаются. Остается еще много нерешенных вопросов. Выше цитировались опыты, в которых было показано, что взрослые кактусовые земляные вьюрки обучаются путем подражания дятловым вьюркам, однако сами дятловые вьюрки практически не подражают конспецификам. Можно предположить, что некая “заготовка” данной формы поведения присутствует у одних видов и отсутствует у других и при этом для ее реализации в онтогенезе разным видам требуются разные условия.

Роль наследственно закрепленных “заготовок” поведения оказалась значительной и для новокаледонских галок, пожалуй, самых изобретательных пользователей орудий в животном мире. Это показано в недавних экспериментах, в которых птенцы галок воспитывались в лаборатории с самого раннего возраста (Kenward et al., 2005). Четырех птенцов разделили: двух воспитывали вместе друг с другом, им регулярно давали манипулировать палочками и люди-воспитатели показывали, как с помощью орудий добывать насекомых из щелей. Два других птенца воспитывались поодиночке и никогда не видели орудий. Хотя птенцы первой группы очень внимательно наблюдали за деятельностью демонстраторов и пытались им подражать, по мере созревания птиц не было отмечено никаких различий в уровне их манипуляторной активности. Все они одинаково эффективно использовали палочки и начинали это делать примерно в одинаковом возрасте (63–79 дней). В другой серии опытов всем птицам предъявили листья растения *Pandanus*, которые в естественных условиях служат галкам источником для изготовления орудий. Только одна галка, причем именно та, что была воспитана в изоляции, с первого испытания применила эффективную последовательность действий для изготовления “грабель” и сразу до-

была личинку насекомого из щели. Впоследствии она неоднократно повторяла успешные действия, которые проявились у нее по принципу “все и сразу”. Остальные галки атаковали листья, однако им потребовалась длительная доработка врожденного стереотипа, а эффективного изготовления орудий из листьев они в ходе опытов так и не достигли.

Исследование орудийной деятельности птиц позволило пролить свет на одну из самых интересных проблем этологии, а именно, на проблему роли врожденных компонент в формировании сложных поведенческих стереотипов. Нами были получены весьма сходные результаты при исследовании охотничьего поведения муравьев – факультативных охотников на прыгающую добычу. Стереотип поимки жертвы у небольшой части семьи (менее 10%) формировался по принципу “все и сразу”, остальным особям требовалась многоэтапная доработка врожденного поведения (Фабри, 1976), включающая простейшие формы социального обучения (Резникова, Пантелеева, 2001). Это, хотя на первый взгляд далекое сравнение, как нам кажется, помогает раскрыть вопрос об относительном вкладе разных форм поведения в формировании сложных видотипических стереотипов. Как у муравьев, так и у новокаледонских галок проявление стереотипа по принципу “все и сразу” хотя бы у одной особи дает основание предполагать наличие генетически зафиксированного поведенческого стереотипа (и это говорит о строгой необходимости множественного сравнения индивидуальных онтогенетических сценариев). При этом распределение готовых фрагментов поведения среди муравьев оказалось близко к тому, что продемонстрировано в процитированном выше примере с сойками (Jones, Kamil, 1973), а не к тому, что позже наблюдалось у новокаледонских галок (Kenward et al., 2005). Характер распределения поведенческих моделей в экспериментальных группах можно объяснить тем, что как для муравьев, так и для соек выявленные сложные стереотипы поведения носят факультативный характер и в естественных условиях проявляются лишь в локальных популяциях. Как выяснилось в экспериментах (Jones, Kamil, 1973; Резникова, Пантелеева, 2003), в поведенческом репертуаре и тех и других присутствуют готовые “блоки”, которые высвобождаются при наличии соответствующих раздражителей и мотиваций. Новокаледонские галки – специализированный по отношению к орудийной деятельности вид. К настоящему времени это единственный известный среди птиц вид, у которого не часть особей в популяции (как, например, у вьюрков) и не локальные популяции (как у соек), а все члены всех популяций (которые удавалось наблюдать) используют орудия (Kacelnik et al., 2004). Можно полагать, что поэтому и наследственно обусловленные “заготовки” сложнейшего поведенческого стереотипа у них представле-

ны более полно, чем у видов, факультативно использующих орудия. Тем не менее у части особей в популяции сложный поведенческий стереотип требует многоэтапной достройки. Можно предсказать выявление в недалеком будущем существенной роли социального обучения для синхронизации данного поведения на популяционном уровне. Возможно, что обсуждаемые закономерности являются общими не только для орудийной деятельности, но и для многих сложно организованных видотипических форм поведения.

Весьма сложные вопросы, касающиеся формирования орудийной деятельности в онтогенезе, задают своим исследователям и приматы. Показательна серия опытов на тамаринах. Описанные выше эксперименты с выбором подходящих орудий, в которых от обезьян требовалось среди меняющихся свойств предметов (текстура, цвет, размер, форма) выбирать ключевые признаки, необходимые для решения задачи, были проведены не только на взрослых обезьянах, но и на детенышах, лишь недавно вышедших из-под материнской опеки (Kralik, Hauser, 2002). Как уже отмечалось, представители данного вида не употребляют орудий на воле. Оказалось, что детеныши, несмотря на свой юный возраст и полное отсутствие опыта, легко ориентировались в меняющихся свойствах предметов, выбирая признаки, необходимые для удачных манипуляций, практически не уступая в этом взрослым. Это позволило авторам предположить, что в мозгу общего предка приматов были заложены структуры, создающие предпосылки для интенсивной орудийной деятельности.

Роль импринтинга в формировании сложных форм поведения, в частности орудийной деятельности, представляется недостаточно исследованной в онтогенезе приматов. Между тем на этом пути возможны интересные открытия. Так, весьма интересно свидетельство Л.А. Фирсова (1977) о том, что в его островной колонии шимпанзе только две самки прибегали к ужению муравьев и разорению гнезд земляных ос с помощью изготовляемых на месте орудий (заостренных прутиков). Эти же обезьяны делали себе добротные гнезда на деревьях, хотя употребляемая ими для этой цели ольха, конечно же, существенно отличалась от деревьев в их родных джунглях. Остальные строили довольно жалкие подобия гнезд, а к муравьям и осам не подступались, хотя и имели возможность часто наблюдать за успешной деятельностью своих сородичей. Автор называет наблюдаемые формы поведения “джунглевые стереотипы”. Действительно, “умелые” самки попали в лабораторию из джунглей, тогда как остальные члены колонии были взяты в лабораторию в младенческом возрасте. Однако “диким” самкам было всего 2.5 и 1.5 года, а в этом возрасте шимпанзе далеко до изготовления полноценных гнезд и результативного “ужения” муравьев

(шимпанзе эффективно осуществляют эти формы поведения в возрасте около 4 лет). Можно предположить, что запечатленные в раннем детстве (после годовалого возраста) стереотипы успешно “разворачивались”, а разница в раннем опыте всего в полгода – год оказалась фатальной для развития стереотипов у остальных особей.

“Культурные” аспекты орудийной деятельности животных. Локальное распространение орудийного поведения в территориально ограниченных группировках животных дает основание предполагать значительную роль социального обучения в его формировании (обзор: Резникова, 2004). Роль подражания в формировании орудийных навыков была неоднократно продемонстрирована в лабораторных опытах. Так, Ванчатовой (Vančatová, 1984) в экспериментах с группой капуцинов впервые было показано, что обезьяны, которые первоначально отбрасывали в сторону предложенные им камни для раскалывания орехов и т-образные “грабли” для доставания лакомых кусочков, быстро перешли к орудийному поведению, подражая доминантным особям, специально обученным экспериментаторами. В естественных условиях вопрос о роли сигнальной наследственности (Лобашев, 1961) в формировании орудийного поведения животных требует для каждого случая специальных исследований, которые могут длиться годами. Ситуации, в которых животные используют орудия, нечасты, а документированных свидетельств о культурной передаче навыков совсем немного. Для ряда видов, как это следует из приведенных выше примеров, этот вопрос находится в стадии исследования и накопления пока разрозненных сведений. Например, некоторыми авторами отмечалось, что детеныши каланов перенимают у своих матерей предпочтение орудий определенной формы и манеру использовать эти орудия. Однако систематических исследований на эту тему, по-видимому, не проводилось. Большую ценность представляют редкие случаи многолетнего мониторинга “очагов культуры” животных с момента их возникновения. Так, в одной из популяций японских макаков в 1979 г. было впервые зафиксировано применение камня для раскалывания орехов молодой самкой. С тех пор распространение навыка тщательно фиксировалось. Выяснилось, что навыки распространяются от молодых особей к их матерям и товарищам по играм, а в следующем поколении – от матерей к детям. Спустя 20 лет этой техникой владело 80% популяции. Исследователи сравнили действия макаков-“неофитов” и обезьян, принадлежащих другой, географически удаленной популяции, в которой обезьяны использовали камни “с незапамятных времен”. Стереотипы поведения оказались неразличимы. Это дало основания полагать, что двигательные комплексы, лежащие в основе орудийной деятельности, обладают видо-

вой спецификой, а распространение навыка в популяции происходит на культурной основе (Huffman, Nishie, 2001).

“Культурные” аспекты орудийного поведения хорошо изучены лишь для шимпанзе. Формы орудийной деятельности шимпанзе в разных местообитаниях варьируют в широких пределах, например от малоэффективного раздавливания термитов в древесных гнездах до тщательного выбора, подготовки и умелого введения подходящего предмета внутрь термитника; от обмакивания в воду единственного листа в неизменном виде до извлечения влаги с помощью “губки” из скомканных листьев; от разбивания плода с твердой скорлупой о неподвижную поверхность (без применения орудия) до использования молота и наковальни. Предметы могут быть использованы в неизменном виде или модифицированы; подобраны в том месте, где они будут применяться, или принесены издалека, так что шимпанзе, выбирая орудие, оперирует “мысленными” представлениями о конечной цели (McGrew, 2004; Whiten et al., 1999). Различия в способах употребления орудий еще в 70-е годы пытались объяснять разнообразием культурных традиций (Goodall, 1970), однако понадобились многолетние тщательные наблюдения для того, чтобы подтвердить эту гипотезу. Действительно, лишь некоторые различия в орудийной деятельности шимпанзе можно объяснить экологическими особенностями: например, в разных местах обитания шимпанзе различные виды термитов и муравьев строят гнезда, требующие разной техники вскрытия (McGrew, 1992). Многие ситуации, однако, поддаются объяснению с привлечением разницы экологических условий. Так, шимпанзе, обитающие в национальных парках Таи и Боссу, разделенных расстоянием в 200 км, используют камни в качестве молотков и наковален. Существуют некоторые различия в технике, кроме того, шимпанзе в Боссу разбивают орехи масляной пальмы, а в Таи – нет, хотя эти орехи там имеются (Boesch, 1991). Зато шимпанзе Махале и Гомбе не используют молотков, несмотря на обилие в этих местах как камней, так и твердых орехов. Гудолл (Goodall, 1970) отметила единственный для группировки Гомбе случай использования “молотка” и предположила, что эта техника распространится в группировке. Однако в течение последующих 28 лет этого не произошло (Whiten et al., 1999). В основе культурных традиций в группах шимпанзе, по мнению Дж. Гудолл (1992), лежит поведение особей-новаторов. Однако период передачи принципиально новых для популяции навыков в естественных условиях проследить очень трудно. После того, как в сообществе утвердился какой-либо технический прием, он, по предположению приматологов, сохраняется почти неизменным на протяжении бесчисленных поколений. В гранитных наковальнях,

употребляемых шимпанзе в Таи и Боссу, обнаружены углубления, которые указывают на то, что их употребляли очень долгое время (Sugiyama, Komai, 1979). Молодые шимпанзе осваивают принятые в сообществе способы использования орудий в раннем детстве в результате подражания и собственной практики, включающей немало проб и ошибок (Whiten et al., 1999; McGrew, 2004). Можно также полагать, что существенную роль в этом процессе играет импринтинг. В пользу этого предположения свидетельствует попытка С. Брюер (1982) научить подростка шимпанзе Уильяма, с младенчества воспитывающегося в обществе людей, добывать термитов с помощью палочки. Самка, попавшая в группу адаптируемых животных в возрасте 6 лет, делала это с легкостью, и ее действия ни в чем не отличались от действий диких шимпанзе. Уильям внимательно наблюдал за ее действиями, но не подражал им. Желая преподать ему наглядный урок, С. Брюер не только медленно и многократно повторяла перед ним требуемые действия, но и съедала добываемых термитов. Это возымело краткий успех, и одного термита Уильям сумел поймать с помощью палочки, но, будучи укушен в палец, больше к этим насекомым не приближался. Огромные различия между Уильямом и старшей самкой наблюдались и в строительстве гнезд, и в разбивании твердых плодов о ветки деревьев, и эти различия напоминают таковые между шимпанзе Фирсова, также попавшими в его группу в разном возрасте. Видимо, по достижении определенного возраста шимпанзе утрачивают способность усваивать некоторые навыки, составляющие картину видотипичного поведения.

Томазелло с соавт. (Tomasello et al., 1993) обнаружили существенные различия в том, как шимпанзе и маленькие дети усваивают навыки обращения с орудиями, наблюдая за действиями демонстратора, т.е. в культурных аспектах их орудийной деятельности. Исследователи работали с двумя группами шимпанзе: “окультуренными”, которые были выращены в неволе и участвовали в экспериментах, требующих контакта с людьми и проявления интеллекта, и “наивными” животными того же возраста, не имеющими контактов с человеком. Использовали 16 разных предметов, которые давали испытуемым в руки – в одной серии опытов сразу же, а в другой – спустя 48 ч после демонстрации. Оказалось, что только при соблюдении двух условий – лабораторное прошлое и отсутствие отсрочки в опытах – орудийное подражательное поведение шимпанзе приближается к таковому у детей. Дети наблюдают за тем, как и с какой целью демонстратор использует предмет, и затем, получив доступ к этому предмету, по возможности точно копируют то, что видели. Обезьяны, воспитанные вне контакта с людьми, каждый раз “изобретают велосипед”: наблюдая за действиями демонстратора, они, получив его орудие, применя-

ют собственный способ манипуляции с ним. Если вспомнить заключение Кёлера (Köhler, 1925) о том, что шимпанзе все делают крайне небрежно, можно не удивляться тому, что культурные традиции в популяциях этих животных не достигают высокого уровня манипуляций с предметами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ранее неоднократно предпринимались попытки представить проявления орудийной деятельности разных видов животных в виде некой таблицы, в которой представители разных видов занимают определенное положение: у одних видов в основе орудийного поведения лежит сигнальная наследственность и подражательное обучение, а у других реализуются врожденные, более или менее жестко запрограммированные, стереотипы поведения. Однако теперь ясно, что пересматривать подобную таблицу пришлось бы слишком часто. Полученные в последние годы данные, касающиеся роли индивидуального опыта и имитационного обучения в шлифовке “наследственных” стереотипов орудийной деятельности животных, заставляют вновь задаваться вопросом об относительной гибкости орудийного поведения.

Вырисовывается следующая картина. Генетически предопределена некая склонность и потенциальная способность к использованию орудий. Некоторые виды обладают врожденной склонностью к манипулированию предметами определенной формы, и эта наследственная программа реализуется при наличии соответствующей мотивации. Так, птицы используют палочки и крючки для добывания пищи, но не пользуются ими, скажем, при постройке гнезд. Сравнительные исследования в этой области находятся в начальной стадии, и для многих видов роль сигнальной наследственности в формировании орудийного поведения остается пока практически неисследованной. На данном уровне накопленных знаний можно сказать, что социальное обучение играет в формировании орудийной деятельности видов превалирующую роль у одних видов (человекообразные обезьяны), существенную у других (примером могут служить голубые сойки), подчиненную у третьих (дарвиновы выюрки). Это не исключает эффективного и быстрого накопления индивидуального опыта при совершенствовании сложных стереотипов (новокаледонские галки). Вероятно, существенную роль в формировании орудийного поведения животных играет встреча с соответствующими стимулами в критические периоды онтогенеза. Во всех случаях, когда в формировании орудийной деятельности участвует в качестве составляющей накопление и совершенствование опыта, можно, по-видимому, говорить о видотипической склонности к образованию специфических ассоциаций. Можно предположить, что слишком быстрое образование специфических ассоциаций может иг-

рать тормозящую роль, превращаясь в груз приобретенных стереотипов и препятствуя инновационным решениям. Это предположение нуждается в экспериментальной проверке.

Орудийная деятельность дает возможность интегрального исследования интеллекта животных. Она связана с оценкой обстоятельств, поиском подходящих предметов, планированием действий, коммуникацией с конспецификами. Эксперименты, основанные на решении инструментальных задач, позволяют представить пределы когнитивных возможностей животных и оценить размах индивидуальной вариабельности “интеллектуальных” способностей в группировках. Вопрос о том, реализуется ли наблюдаемый в некоторых экспериментах высокий когнитивный потенциал животных в ситуациях, не требующих использования орудий, или это узконаправленная видовая “гениальность”, требует дальнейших исследований.

Работа поддержана грантами РФФИ № 05-04-48604, Совета по грантам Президента РФ (НШ-1038.2003.4) и Президиума РАН по программе “Происхождение и эволюция биосферы”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брюер С., 1982. Шимпанзе горы Ассерик. М.: Мир. 279 с.
- Вацуро Э.Г., 1948. Исследование высшей нервной деятельности антропоида (шимпанзе). М.: Изд-во АМН СССР. 180 с.
- Гудолл Дж., 1992. Шимпанзе в природе: поведение. М.: Мир. 670 с.
- Дежкин В.В., Мараков С.В., 1968. Каланы возвращаются на берег. М.: Мысль. 199 с.
- Зорина З.А., Дерягина М.А., Маркина Н.В., 1986. Структура и возрастные особенности манипуляционной активности серой вороны // Зоол. журн. Т. 65. № 10. С. 1552–1559.
- Зорина З.А., Полетаева И.И., 2001. Элементарное мышление животных: Учебное пособие по высшей нервной деятельности и зоопсихологии. М.: Аспект Пресс. 320 с.
- Ладыгина-Котс Н.Н., 1923. Исследование познавательных способностей шимпанзе. М.: Госиздат. 370 с.
- Ладыгина-Котс Н.Н., 1959. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян. М.: Изд-во АН СССР. 398 с.
- Лобаишев М.Е., 1961. Сигнальная наследственность // Исследования по генетике. Т. 1. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 3–11.
- Лавик – Гудолл Дж., 1974. В тени человека. М.: Мир. 206 с.
- Перри Р., 1974. Мир белого медведя. М.: Гидрометеоиздат. 185 с.
- Резникова Ж.И., 2000. Интеллект и язык. Животные и человек в зеркале экспериментов. М.: Наука. 280 с.
- Резникова Ж.И., 2004. Сравнительный анализ различных форм социального обучения у животных // Журн. общ. биологии. Т. 65. № 2. С. 136–152.
- Резникова Ж.И., 2005. Интеллект и язык животных и человека. Введение в когнитивную этологию. М.: Академкнига. 560 с.

- Резникова Ж.И., Рябко Б.Я., 1990. Теоретико-информационный анализ "языка" муравьев // Журн. общ. биологии. Т. 51. № 5. С. 601–609.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., 2001. Взаимодействие муравьев *Murmica rubra* и ногохвосток (*Collembola*) как охотников и массовой добычи // ДАН РАН. Т. 380. № 4. С. 567–569.
- Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., 2003. Экспериментальное исследование этологических аспектов хищничества у муравьев // Успехи соврем. биологии. Т. 3. № 3. С. 234–242.
- Рогинский Г.З., 1948. Навыки и зачатки интеллектуальных действий у антропоидов (шимпанзе). Л.: Изд-во ЛГУ. 250 с.
- Смирин В.М., Смирин Ю.М., 1991. Звери в природе. М.: Изд-во МГУ. 265 с.
- Фабри К.Э., 1976. Основы зоопсихологии. М.: Изд-во МГУ. 287 с.
- Фирсов Л.А., 1977. Поведение антропоидов в природных условиях. Л.: Наука. 160 с.
- Фройд М., 1986. Животные строят. М.: Мир. 215 с.
- Штодин М.П., 1947. Материалы к вопросу о высшей нервной деятельности человекообразных обезьян (шимпанзе) // Тр. Ин-та эволюционной физиологии и патологии ВНД им. И.П. Павлова. Т. 2. Л.: Изд-во АН СССР. С. 171–183.
- Alcock J., 1972. The evolution of the use of tools by feeding animals // *Evolution*. V. 26. P. 464–473.
- Allen C., Bekoff M., 1997. *Species of Mind: The Philosophy and Biology of Cognitive Ethology*. Cambridge, Mass.: MIT Press. 636 p.
- Armbruster L., 1921. Über Werkzeuggebrauch bei Tieren // *Naturwissenschaften*. B. 9. S. 303–305.
- Anderson J.R., 1996. Chimpanzees and capuchin monkeys: comparative cognition // *Reaching into Thought. The Minds of the Great Apes* / Eds Russon A., Bard K., Parker S. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 23–56.
- Attenborough D., 1998. *The Life of Birds*. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press. 320p.
- Aumann T., 1990. Use of stones by the Black-breasted buzzard *Hamirostra melanosternon* to gain access to egg contents for food // *Emu*. V. 90. P. 141–144.
- Bekoff M., 2002. *The Cognitive Animal*. Cambridge, Mass.: MIT Press. 420 p.
- Beck B.B., 1980. *Animal Tool Behavior: the Use and Manufacture of Tools by Animals*. N. Y.: Garland STPM Press. 340 p.
- Boesch C., 1991. Teaching among wild chimpanzees // *Animal Behaviour*. V. 41. P. 530–532.
- Bowman R., 1961. Morphological differentiation and adaptation in the Galapagos finches // *Univ. Calif. Publ. Zool*. V. 58. P. 1–326.
- Call J., 2000. Representing space and objects in monkeys and apes // *Cognitive Science*. V. 24. P. 397–422.
- Chappell J., Kacelnik A., 2002. Tool selectivity in a non-mammal, the New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*) // *Animal Cognition*. № 5. P. 71–78.
- Chappell J., Kacelnik A., 2004. Selection of tool diameter by New Caledonian crows (*Corvus moneduloides*) // *Animal Cognition*. № 7. P. 121–127.
- Chevalier-Skolnikoff S., Liska J., 1993. Tool use by wild and captive elephants // *Animal Behaviour*. V. 46. P. 209–219.
- Chiang M., 1967. Use of tools by wild macaque monkeys in Singapore // *Nature*. V. 214. P. 1258–1259.
- Darwin C.R., 1871. *The Descent of Man*. V. 1. L: Murray. 320 p.
- Douglas-Hamilton I., Douglas-Hamilton O., 1975. *Among the Elephants*. N. Y.: Viking. 340 p.
- Eible-Eibesfeldt I., 1961. Über den Werkzeuggebrauch des Spechtfinke *Camarhynchus pallidus* (Slater und Slavin) // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. H. 18. S. 343–346.
- Evans H., Eberhard M., 1970. *The Wasps*. Ann Arbor: Univ. Michigan Press. 435 p.
- Fellers J.H., Fellers G.M., 1976. Tool use in a social insect and its implications for competitive interactions // *Science*. V. 192. № 4234. P. 70–72.
- Fisher E., 1939. Habits of the southern sea otter // *J. Mammal*. V. 20. P. 21–36.
- Frisch J., 1940. Did the Peckhams witness the invention of a tool by *Ammophila urinaria*? // *Amer. Midl. Nat.* V. 24. P. 345–350.
- Fisher J., Hinde R.A., 1949. The opening of milk bottles by birds // *British Birds*. V. 42. P. 347–357.
- Gardner B.T., Gardner R.A., 1969. Teaching sign language to a chimpanzee // *Science*. V. 165. P. 664–672.
- Gifford E., 1919. Field notes on the land birds of the Galapagos Islands and of Cocos Islands, Costa Rica // *Proc. Calif. Acad. Sci.* V. 2. P. 189–258.
- Goodall J., 1970. Tool using in primates and other vertebrates // *Advances in the Study of Behavior*. V. 3 / Eds Lehman D.S., Hinde R.A., Shaw E. N. Y.: Acad. Press. P. 195–249.
- Griffin D.R., 1976. *The Question of Animal Awareness: Evolutionary Continuity of Mental Experience*. N.Y.: Rockefeller Univ. Press. 285 p.
- Griffin D. R., 1992. *Animal Minds*. Chicago: Chicago Univ. Press. 320 p.
- Hall K., Schaller G., 1964. Tool-using behavior of the California sea otter // *J. Mammal*. V. 45. P. 287–298.
- Harlow H., 1951. Primate learning // *Comparative Psychology* / Ed. Stone C. N.Y.: Prentice Hall. P. 183–238.
- Hart B.L., Hart L.A., McCoy M., Sarath C.R., 2001. Cognitive behaviour in Asian elephants: use and modification of branches for fly switching // *Animal Behaviour*. V. 62. P. 839–847.
- Hauser M.D., 1988. How infant vervet monkeys learn to recognize starling alarm calls: The role of experience // *Behaviour*. V. 105. P. 187–201.
- Hauser M.D., Kralik J., Botto-Mahan C., 1999. Problem solving and functional design features: Experiments with cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*) // *Animal Behaviour*. V. 57. P. 565–582.
- Herman L.M., 1986. Cognition and language competencies in bottlenosed dolphins // *Dolphin Cognition and Behavior. A Comparative Approach* / Eds Schusterman R.J., Thomas J., Wood F.G. Hillside N.J.: Lawrence Erlbaum Associates. P. 221–251.
- Hölldobler B., Wilson E.O., 1990. *The Ants*. Berlin : Springer-Verlag. 732 p.
- Hobbs J., 1971. Use of tools by the white-winged chough // *Emu*. V. 71. P. 84–85.
- Hobhouse L.T., 1901 (re-edit.1998). *Mind in Evolution* / Eds Wozniak R.H. Series: (T-CP) Thoemmes Press, Classics in Psychology. N.Y.: Thoemmes Press. 240 p.
- Houk J., Geibel J., 1974. Observation of underwater tool use by the sea otter, *Enhydra lutris Linnaeus* // *Calif. Fish Game*. V. 60. P. 207–208.
- Huffman M. A., Nishie H., 2001. Stone handling, a two decade old behavioural tradition in a Japanese monkey troop // *Advances in Ethology*. V. 36. Contributions to the XXVII Internat. Ethological Conference. Berlin; Vienna: Blackwell. P. 35–35.

- Hunt G.R., 1996. Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows // *Nature*. V. 379. P. 249–251.
- Hunt, G.R., 2000. Human-like, population-level specialization in the manufacture of pandanus tools by New Caledonian crows *Corvus moneduloides* // *Proc. Royal Society L. Series B*. № 267. P. 403–413.
- Hunt G.R., Gray R.D., 2004. Direct observations of pandanus-tool manufacture and use by a New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*) // *Animal Cognition*. V. 7. № 2. P. 114–120.
- Janes S., 1976. The apparent use of rocks by a raven in nest defence // *Condor*. V. 78. P. 409–409.
- Jones T., Kamil A.C., 1973. Tool-making and tool-using in the Northern blue jay // *Science*. V. 180. № 4090. P. 1076–1078.
- Kacelnik A., Chappell J., Kenward B., Weir A.A.S., 2004. Cognitive adaptations for tool-related behaviour in New Caledonian Crows // *Comparative Cognition: Experimental Explorations of Animal Intelligence* / Eds Wasserman E.A., Zentall T.R. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 200–226.
- Katz S., 1975. Tool-using behaviour of the pocket gopher (*Thomomys bottae*) // *Proc. of 55th Annual Meeting of the American Society of Mammologists*. Missoula, Montana: Montana Univ. Press. P. 240–242.
- Kenward B., Weir A.A.S., Ritz C., Kacelnik A., 2005. Tool manufacture by naive juvenile crows // *Nature*. V. 433. P. 121–121.
- Kenyon K., 1969. The Sea Otter of the Eastern Pacific Ocean. Washington D.C.: US Bureau of Sport Fisheries and Wildlife. 190 p.
- Klüver H., 1933. Behavior Mechanisms in Monkeys. Chicago: Chicago Univ. Press. 270 p.
- Köhler W., 1925. The Mentality of Apes. L.: Routledge and Kegan Paul (Reprint ed. N.Y.: Liverigh. 1976). 580 p.
- Kralik J.D., Hauser M.D., 2002. A nonhuman primate's perception of object relations: experiments on cottontop tamarins, *Saguinus oedipus* // *Animal Behaviour*. V. 63. P. 419–435.
- Lack D., 1947. Darwin's Finches. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 290 p.
- Lawick-Goodall J., van, Lawick H., van, 1966. Use of tools by the Egyptian vulture *Neophron percnopterus* // *Nature*. V. 212. P. 1468–1469.
- Levey D.J., Duncan R.S.C.F., Levins C.F., 2004. Use of dung as a tool by burrowing owls // *Nature*. V. 431. P. 39–42.
- Limongelli L., Boysen S., Visalberghi E., 1995. Comprehension of cause and effect relationships in a tool-using task by common chimpanzees (*Pan troglodytes*) // *J. Compar. Psychol.* V. 109. P. 18–26.
- Lovell H., 1958. Baiting of fish by a green heron // *Wilson Bull.* V. 70. P. 280–281.
- Marler P., 1970. A comparative approach to vocal learning: song development in white-crowned sparrows // *J. Compar. Psychol.* V. 71. № 2. P. 1–25.
- Masson J.M., 1995. When Elephants Weep: the Emotional Lives of Animals. N.Y.: Delacorte Press. 240 p.
- McGrew W.C., 1992. Chimpanzee Material Culture: Implications for Human Evolution. Cambridge M.A.: Cambridge Univ. Press. 240 p.
- McGrew W.C., 2004. The Cultured Chimpanzee: Reflections on Cultural Primatology. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 248 p.
- Millikan G., Bownam R., 1967. Observations on Galapagos tool-using finches in captivity // *Living Bird*. № 6. P. 23–41.
- Miyamoto M., Koop B.F., Slightom J.L., Goodman M., Tennant M.R., 1988. Molecular systematic of higher primates: genealogical relations and classification // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 85. P. 7627–7631.
- Montevicchi W., 1978. Corvids using objects to display gulls from nests // *Condor*. V. 80. P. 349–349.
- Morrill W., 1972. Tool using behaviour of *Pogonomyrmex badius* (Hymenoptera: Formicidae) // *Florida Entomol.* V. 55. P. 59–60.
- Morris D., 1954. The snail-eating behaviour of thrushes and black-birds // *Brit. Birds*. V. 47. P. 33–49.
- Morse D., 1968. The use of tool by brown-headed nuthatches // *Wilson Bull.* V. 80. P. 220–224.
- Moss C., 1982. Portraits in the Wild: Behavior Studies of East African mammals. Chicago: Chicago Univ. Press. 560 p.
- Nissen H.W., 1931. A field study of the chimpanzee // *Comp. Psychol. Monogr.* V. 8. P. 1–121.
- Otoni E.B., Mannu M., 2001. Semi-free-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*) spontaneously use tools to crack open nuts // *Int. J. Primatol.* V. 22. № 3. P. 347–358.
- Owing D., Coss R., 1977. Snake mobbing by California ground squirrels: Adaptive variation and ontogeny // *Behaviour*. V. 62. P. 50–69.
- Pepperberg I.M., 1987. Acquisition of the same – different concept by an African grey parrot (*Psittacus errithacus*): Learning with respect to categories of colour, shape and material // *Anim. Learn. and Behav.* V. 15. P. 423–432.
- Povinelli D.J., 2000. Folk Physics for Apes: a Chimpanzee's Theory of How the World Works. Oxford: Oxford Univ. Press. 280 p.
- Reaux, J.E., Theall L.A., Povinelli D.J., 1999. A longitudinal investigation of chimpanzees' understanding of visual perception // *Child Development*. V. 70. P. 275–290.
- Reznikova Zh.I., 1995. The role of individuals in an ant colony // *Ecological Progress: Current Status and Perspectives*. Abstracts of European Ecological Congress. Budapest. P. 87–87.
- Reznikova Zh., 2001. Interspecific and intraspecific social learning in ants // *Advances in Ethology (XXVII Int. Ethological Conference)*. № 36 / Eds Apfelbach R., Fendt M., Kramer S., Bjorn M.S. Berlin – Vienna: Blackwell. P. 108–108.
- Reznikova Zh.I., Ryabko B.Ya., 1997. Distant homing and cognition in ants // *Advances in Ethology (XXV Int. Ethological Conference)*. № 32. Eds. Taborsky M., Taborsky B. Berlin – Vienna: Blackwell. P. 192–192.
- Rumbaugh D.M., 1974. Comparative Primate Learning and its Contributions to Understanding Development, Play, Intelligence, and Language // *Perspectives in Primate Biology* / Ed. Chiarelli B., N.Y.: Plenum. P. 253–281.
- Savage-Rumbaugh E.S., 1986. Ape Language: From Conditioned Response to Symbol. N.Y.: Columbia Univ. Press. 398 p.
- Schaik C., van, Dopyera C., 1997. The Red Ape's Surprise // *Wildlife Conservation*. January / February. P. 36–43.
- Shettleworth S.J., 1990. Spatial memory in food-storing birds // *Philos. Trans. R. Soc. L. Series B*. № 329. P. 143–151.
- Shettleworth S.J., 1998. Cognition, Evolution, and Behavior. N.Y.: Oxford University Press. 460 p.
- Sisson R., 1974. Aha! It really works! // *Nat. Geogr. Mag.* V. 145. P. 142–147.
- Struhsaker T., Leland L., 1977. Palm-nut smashing by *Cebus apella* in Colombia // *Biotropica*. V. 9. P. 124–126.
- Sugiyama Y., Koman J., 1979. Tool using and making behavior in wild chimpanzees at Bossou, Guinea // *Primates*. V. 20. P. 513–524.

- Tebbich S., Bshary R., 2004. Cognitive abilities related to tool use in the woodpecker finch, *Cactospiza pallida* // Animal Behaviour. V. 57. P. 689–697.
- Tebbich S., Taborsky M., Fessl B., Blomqvist D., 2001. Do woodpecker finches acquire tools use by social learning? // Proc. Royal Soc. L. Series B. V. 268. P. 2189–2193.
- Tebbich S., Taborsky M., Fessl B., 2002. The ecology of tool use in the woodpecker finch *Cactospiza pallida* // Ecology Letters. № 5. P. 656–664.
- Thouless C.R., Fanshawe J.H., Bertram B.C.R., 1989. Egyptian vultures *Neophron pernopterus* and Ostrich *Struthio camelus* eggs – the origins of stone-throwing behavior // Ibis. V. 131. P. 9–15.
- Tomasello M., Savage-Rumbaugh S., Kruger A.C., 1993. Imitative learning of actions on objects by children, chimpanzees, and enculturated chimpanzees // Child Development. V. 64. P. 1688–1705.
- Vancatova M., 1984. The influence of imitation on tool using in capuchine monkeys (*Cebus apella*) // Anthropologie. V. 22. № 1. P. 1–2.
- Visalberghi E., 1990. Tool use in *Cebus* // Folia Primatologica. V. 54. P. 146–154.
- Visalberghi E., 2002. Insights from capuchin monkeys' studies: ingredients of, recipes for, and flaws in capuchins' success // The Cognitive Animal: Empirical and Theoretical Perspectives on Animal Cognition / Eds Bekoff M., Allen C., Burghardt G.. Cambridge: MIT Press. P. 1–11.
- Visalberghi E., Trinca L., 1989. Tool use in the capuchin monkeys: distinguishing between performing and understanding // Primates. V. 30. P. 511–521.
- Visalberghi E., Fragaszy D. M., Savage-Rumbaugh S., 1995. Comprehension of causal relations in a tool-using task by chimpanzees (*Pan troglodytes*), bonobos (*Pan paniscus*), orang utans (*Pongo pygmaeus*), and capuchins (*Cebus apella*) // J. Compar. Psychol. V. 109. P. 52–60.
- Waal F.B.M., de, 1995. Bonobo sex and society. The behavior of a close relative challenges assumptions about male supremacy in human evolution // Scientific Amer. March. P. 82–88.
- Walsh J.F., Grunewald J., Grunewald B., 1985. Green-backed heron (*Butorides striatus*) possibly using apparent bait // J. für Ornitologie. S. 126. P. 439–442.
- Watson J., 1908. Imitation in monkeys // Psychol. Bull. № 5. P. 169–178.
- Weir A.A.S., Kenward B., Chappell J., Kacelnik A., 2004. Lateralization of tool-use in New Caledonian crows *Corvus moneduloides* // Proc. Royal Soc. L. Ser.B. Biol. Letters. V. 271. P. 344 – 346.
- Whitten A., Goodall J., McGrew W.C., Nishida T., Reynolds V., Sugiyama Y., Tutin C.E., Wrangham R. W., Boesch C., 1999. Culture in chimpanzees // Nature. V. 399. P. 682–685.
- Yerkes R.M., 1916. The Mental Life of Monkeys and Apes: A Study of Ideational Behavior. Behavior Monographs. Baltimore. 430 p.

The study of tool use as the way for general estimation of cognitive abilities in animals

Z. Reznikova

Institute for Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch RAS and Novosibirsk State University

Frunze str., Novosibirsk 630091

e-mail: zhanna@reznikova.net

Investigation of tool use is an effective way to determine cognitive abilities of animals. This approach raises hypotheses, which delineate limits of animal's competence in understanding of objects properties and interrelations and the influence of individual and social experience on their behaviour. On the basis of brief review of different modes of manipulation with objects and tools manufacturing (detaching, subtracting and reshaping) by various animals (from elephants to ants) in natural conditions the experimental data concerning tool usage was considered. Tool behaviour of animals could be observed rarely and its distribution among different taxons is rather odd. Recent studies have revealed that some species (for instance, bonobos and tamarins) which didn't manipulate tools in wild life appears to be an advanced tool users and even manufactures in laboratory. Experimental studies of animals tool use include investigation of their ability to use objects physical properties, to categorize objects involved in tool activity by its functional properties, to take forces affecting objects into account, as well as their capacity of planning their actions. The crucial question is whether animals can abstract general principles of relations between objects regardless of the exact circumstances, or they develop specific associations between concrete things and situations. Effectiveness of laboratory methods is estimated in the review basing on comparative studies of tool behaviour, such as "support problem", "stick problem", "tube-and tube-trap problem", and "reserve tube problem". Levels of social learning, the role of imprinting, and species-specific predisposition to formation of specific domains are discussed. Experimental investigation of tool use allows estimation of the individual of intelligence in populations. A hypothesis suggesting that strong predisposition to formation of specific associations can serve as a driving force and at the same time as obstacle to animals' activity is discussed. In several "technically gifted" species (such as woodpecker finches, New Caledonian crows, and chimpanzees) tool use seems to be guided by a rapid process of trial and error learning. Individuals that are predisposed to learn specific connections do this too quickly and thus become enslaved by stereotypic solutions of raising problems.