

Учреждение образования «Витебский государственный университет  
им. П.М. Машерова»

# **ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ**

**для специальности:  
1-31 01 01-01 Биология (по направлениям)**

**СОСТАВИТЕЛЬ:**

**И.А. Солодовников**, доцент кафедры  
зоологии УО «ВГУ им. П.М. Машерова»,  
кандидат биологических наук, доцент

2012 г.

1. БАЗОВАЯ ПРОГРАММА.....	3
2. УЧЕБНАЯ ПРОГРАММА.....	11
3. ЛЕКЦИИ.....	20
4. ЛЕКЦИЯ 1.....	20
5. ЛЕКЦИЯ 2.....	27
6. ЛЕКЦИЯ 3.....	41
7. ЛЕКЦИЯ 4.....	52
8. ЛЕКЦИЯ 5.....	67
9. ЛЕКЦИЯ 6.....	82
10.ЛЕКЦИЯ 7.....	99
11.ВОПРОСЫ К ЗАЧЕТУ.....	115

Репозиторий ВГУ

## ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Целью учебного курса "Поведение животных" является формирование у студентов цельного представления о биологической картине мира, научного мировоззрения на основании различных поведенческих аспектов животных, т.е. их действия в разных обстановках.

В процессе изучения поведения животных студенты получают представление об этологии как единой науке, изучающей различные поведенческие аспекты животных. Знакомятся с развитием поведения в онтогенезе, роле генотипа и окружающей среды в формировании поведенческих признаков у животных и человека, полового отбора и его результате у животных и человека. Изучают механизмы поведения, свойства анализаторов. Устанавливают границы условно-рефлекторного научения, избегание врагов и болезней, научение типа инсайта, причинно – следственной связи. Сложные формы поведения, понятия об инстинкте и импринтинге. Территориальное поведение, агрессивность и конфликты у животных. Особенности сезонного поведения и миграций животных. Изучают предполагаемые механизмы и теории навигации. Обсуждают возможность социальности в группах, примеры альтруизма и родительского поведения и их значение. Социальная организация примат и проследить ее связь с организацией человеческого общества. Рассматривают примеры невербальной коммуникации у человека и животных, значение языка запахов в жизни животных. Интеллект и примеры использования орудий труда у животных. Уровни интеграции и социальность у животных.

Предусматривается также проведение лабораторного практикума. Тематика лабораторных работ соответствует теоретическому курсу. В конце программы приведен список основной и дополнительной литературы. Объем аудиторных часов - 14 лекций, 14 – лабораторных работ.

## ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН

№ п/п	Темы занятий	лекции	лаборат.
1	Введение в поведение животных	2 часа	
2	Эволюция поведения: Генетика и поведение	2 часа	
3	Естественный отбор, влияние на поведение Эволюция адаптивных стратегий	2 часа	
4	Половой отбор Стратегия полов и социальная организация	2 часа	
5	Координация и ориентация, Физиология и пове- дение в изменчивой среде	2 часа	
6	Умственные способности животных. Интеллект, использование орудий и культура.	2 часа	
7	Представление о природе сложного. Инстинкт	2 часа	
8	Половой отбор		2 часа
9	Стратегия полов и социальная организация.		2 часа
10	Координация и ориентация.		2 часа
11	Миграции животных. Воздушные миграции.		2 часа
12	Наземные миграции.		2 часа
13	Водные миграции.		2 часа
14	Умственные способности животных. Инстинкт		2 часа
	ИТОГО	14 часа	14 ча- сов

## **СОДЕРЖАНИЕ КУРСА СПЕЦИАЛИЗАЦИИ «ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ»**

### **ВВЕДЕНИЕ В ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ**

Различные подходы при изучении поведения животных. Врожденная мотивация поведения людей. Поведение - способность животных изменять свои действия, реагировать на внешние и внутренние факторы. (В последнее время ведется речь и о поведении растений). Корни современного учения о поведении животных. Таксисы, тропизмы, индивидуально приобретенные компоненты, обусловленное (инстинктивное) поведение, индивидуальное поведение, повседневное поведение.

Этология - наука об инстинктивном (врожденном, имеющем в основе генетические программы) поведении животных. Связи этологии с другими науками: зоологией, эволюционным учением, физиологией, экологией, генетикой. Возникновение этологии.

Общий план изучения предмета. Вопросы, которые возникают при изучении поведения. Эволюционные адаптации в механизмах поведения. Фенотипические адаптации в механизмах поведения. Адаптивная радиация. Конвергентная эволюция. Значение науки.

Создание и отмирание программ поведения естественным отбором. Предмет изучения поведения животных, Методы изучения: наблюдение (и описание), эксперимент и др.

Работы натуралистов XVIII в. Уайта (White, 1720-1793), Леруа (Leroy, 1723-1789), Чарлза Дарвина (1809-1882). Чарлз Дарвин - основоположник научного подхода к изучению поведения животных. Работы Романеса, Моргана. Возникновение бихевиористской школы в зоопсихологии, работы Уотсона (Watson, 1913). Критика бихевиористской школы европейскими этологами Конрадом Лоренцом и Николасом Тинбергеном. Работы Конрада Лоренца, Николаса Тинбергена, Карла фон Фриша, И.П. Павлова, А.А. Ухтомского, К.А. Тимирязева.

Особенности открытых биологических систем.

### **ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ: ГЕНЕТИКА И ПОВЕДЕНИЕ**

Фундаментальное значение генетики при исследовании поведения животных.

#### **Естественный отбор и поведение.**

Физические признаки, или фенотип особи. Характер поведения. Степени наследования фенотипических признаков и поведенческих признаков. Естественный отбор не всегда - единственный важный механизм в эволюции поведения.

#### **Законы Менделя.**

Законы наследования Менделя и их не универсальный характер. Плейотропия, комплементарность генов, эпистаз.

### **Клеточные основы наследственности.**

Работы Шванна (Schwann), установившим связь между клеточным строением и ростом растений и животных. Мейоз.

### **Генотипическая изменчивость.**

Работы Моргана (Morgan). Кроссинговер. Мутации генов.

### **Генетический материал.**

Введение термина «генетика» и «ген». Работы Эвери (Avery, 1944), Уотсона и Крика (Watson, Crick, 1953). Строение молекулы ДНК. Различные типы нарушения в молекуле ДНК под воздействием генных мутаций. Частота мутаций в отдельно взятом гене.

### **Развитие поведения.**

Влияние сложного взаимодействия внешних стимулов и состояния внутренней среды организма на формирование типов поведения животных. Онтогенез. Аспекты эмбриогенеза у видов с относительно простым поведенческим репертуаром. Гормон откладывания яиц у моллюска аплизия. Эквивинальность. Связь между врожденным и приобретенным поведением. Влияние окружающей среды на поведение. Чувствительные периоды в развитии. Импринтинг. Поведение молодых животных. Врожденное поведение.

### **Генетика поведения.**

Работы Гальтона и Фуллера и Томпсона. Единичные гены и поведение. Хромосомные мутации. Полигенное наследование поведения. Наследование поведенческих признаков. Наследуемость, дисперсия доминирования.

## **ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР, ВЛИЯНИЕ НА ПОВЕДЕНИЕ**

### **Естественный отбор, экология и поведение.**

Основные положения теории естественного отбора Чарлза Дарвина. Работы Кеттлуэлла (Kettlewell, 1956) по изучению березовой пяденицы. Эволюционная адаптация. Доказательства эволюции посредством естественного отбора. Смещение признаков. Частотное распределение фенотипов. Стабилизирующий отбор. Направленный отбор. Дизруптивный отбор. Случайный дрейф генов. Относительная приспособленность генотипа и коэффициент отбора. Экология и поведение. Перекрытие ниш. Принцип конкурентного исключения. Адаптивность поведения.

### **Стоимость выживания и приспособленность.**

Экспериментальный анализ стоимости выживания. Приспособленность. Работы Тинбергена с чайковыми. Оценка смертности. Дарвиновская приспособленность. Приспособленность самки и самца. Индивидуальная приспособленность. Совокупная приспособленность. Приспособленность в

естественных условиях обитания.

### **Эволюция адаптивных стратегий.**

Эволюционные стратегии. Бейтсовская мимикрия, мюллеровская мимикрия, автомимикрия, Эволюционно-стабильные стратегии (ЭСС). Стратегия ястреба и голубя. Стратегия хозяина. Стратегия роющей осы.

## **ПОЛОВОЙ ОТБОР**

### **Половой отбор.**

Внутриполовой отбор (соперничество самцов). Межполовой отбор (выбор самок). Половой диморфизм. Асимметричность признаков пола. Родительский вклад. Половой отбор у человека. Степень полигамии.

### **Альтруизм.**

Выгодность альтруистического поведение особи (донора) для популяции или другого индивида. Групповой отбор. Отбор родичей. Забота о потомстве. Взаимный альтруизм. Кооперация.

### **Стратегия полов и социальная организация.**

Стратегия полов. Изолирующие механизмы спаривания. «Ситуация семейного счастья» по Доукинсу (Dawkins, 1976). Конкуренция спермиев. Половая стратегия у человека. Система размножения и социальная структура. Полигиния и полиандрия. Социальная организация приматов.

## **КООРДИНАЦИЯ И ОРИЕНТАЦИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ И ПОВЕДЕНИЕ В ИЗМЕНЧИВОЙ СРЕДЕ**

### **Координация.**

Принципы рефлекторного поведения. Контроль локомоции. Кортикоспинальный тракт. Экстрапирамидная система. Позные рефлексы.

### **Пространственная ориентация.**

Кинез, ортокинез, клинокинез, клинотаксис, тропотаксис, телотаксис, менотаксис. Анемотаксические (связанных с ветром) и идеотетические ориентационные механизмы.

### **Принцип реafferентации.**

### **Навигация.**

Типы ориентации при навигации: пилотирование, компасная ориентация, истинная навигация. Стимулы используемые при навигации птицами: внешнее давление, инфразвук, запах, магнитный компас, солнечный компас, звездный компас, поляризованный свет.

### **Физиология и поведение в изменчивой среде.**

Толерантность. Ограничения среда обитания животного его толерантностью (устойчивостью). Животные – конформеры и регуляторы. Акклиматизация. Цирканнуальные ритмы. Циркадианные ритмы. Биологические часы. Репродуктивное поведение и физиология. Зимняя спячка. Эстивация, гибернация. Диапауза. Миграция. Воздушные миграции. Наземные миграции. Водные миграции. Лунные и приливно-отливные ритмы. Циркадианные ритмы и суточное распределение активности.

## **УМСТВЕННЫЕ СПОСОБНОСТИ ЖИВОТНЫХ**

### **Язык и психические представления.**

Аспекты в поведении человека, которые отличают его от животного. Невербальная коммуникация у человека. Знаковый язык. Основные мимические выражения. Мимические реакции человека. Аффекты и адаптеры. Классификации средств невербального общения, основанной на результатах поведения по Эрджайлу. Язык. Обучение высших обезьян «разговаривать». Язык и познание. Намеренность поведения.

### **Интеллект, использование орудий и культура.**

Взгляды Ч. Дарвина и Моргана на интеллект животных. Коэффициент умственного развития (intelligence quotient - IQ). Использование животными орудий. Подражательное и инструментальное научение. Культурные аспекты поведения. Импритирование.

### **Сознание и эмоции у животных.**

Эмоции. Самосознание у животных. Сознание и ощущение страдания. Перспективы эволюции.

## **ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ПРИРОДЕ СЛОЖНОГО. ИНСТИНКТ**

### **Инстинкт и научение.**

История развития концепции инстинкта. Концепция инстинкта. Врожденный пусковой механизм. Открытие импринтинга. Степень импринтирования. Чувствительные периоды для запечатлевания. Аспекты долговременного импринтинга. Половой импринтинг. Импринтинг как научение. Перцептивное и инструментальное научение.

### **Смещенная активность.**

Основа коммуникации животных - ритуализованное поведение. Причина возникновения смещенной активности. Теория растормаживания. Внимание и смещенная активность. Функциональные аспекты вмещенной активности.

### **Ритуализация и коммуникация.**

Ритуализация. Движение намерения. Конфликт: приближение-приближение, избегание-избегание, приближение-избегание. Компромиссное поведение. Коммуникация между животными различных видов. Ми-



микрия как форма обмана. Комменсализм и мутуализм. Управление поведением других животных (манипулирование).

## **ЛАБОРАТОРНЫЙ ПРАКТИКУМ**

### **ПОЛОВОЙ ОТБОР**

1. Половой отбор. Альтруизм.
2. Стратегия полов и социальная организация.

### **КООРДИНАЦИЯ И ОРИЕНТАЦИЯ**

3. Координация. Пространственная ориентация. Навигация. Физиология и поведение в изменчивой среде.

### **МИГРАЦИИ ЖИВОТНЫХ**

4. Воздушные миграции.
5. Наземные миграции.
6. Водные миграции.

### **УМСТВЕННЫЕ СПОСОБНОСТИ ЖИВОТНЫХ. ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ПРИРОДЕ СЛОЖНОГО. ИНСТИНКТ.**

7. Язык и психические представления. Интеллект, использование орудий и культура. Сознание и эмоции у животных. Инстинкт и научение. Смещенная активность. Ритуализация и коммуникация.

## **ЛИТЕРАТУРА**

### **ОСНОВНАЯ**

1. ДОЛЬНИК В.Р. Непослушное дитя биосферы, 1989.
2. Д. МАК-ФАРЛЕНД. Поведение животных, 1986.
3. Р.ХАЙНД. Поведение животных, 1975.
4. ИЛЬИЧЕВ В.Д. Управление поведением птиц, 1984.
5. ТИНБЕРГ НИКО. Поведение животных, 1978.
6. ДЖ. КЛАУДСЛИ-ТОМПСОН. Миграции животных, 1982.

### **ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ**

1. ДОГЕЛЬ В.А. Зоология беспозвоночных. М., "Высшая школа", 1981.- 606 с.
2. ИВАНОВА А.В., ПОЛЯНСКИЙ Ю.И., СТРЕЛКОВ А.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. М., "Высшая школа", 1981.
3. ШАРОВА И.Х. Зоология беспозвоночных. – М.: Владос, 1999.- 592 с.
4. ЖИЗНЬ ЖИВОТНЫХ. Под ред. Л.А.Зенкевича. М., т.1, 2,3, 1968,1969.
5. ЖИЗНЬ ЖИВОТНЫХ (Под ред. М.С.Гилярова, Ф.Н.Правдина), т.3, изд. 2-е, М., "Просвещение", 1984.
6. ЖИЗНЬ ЖИВОТНЫХ (Под ред. Ю.И.Полянского), т.1, изд.2-е, М., "Просвещение", 1987.
7. ЖИЗНЬ ЖИВОТНЫХ (Под ред. Р.К.Пастернак), т.2, изд.2-е, М., "Просвещение", 1988.
8. Ж.А.ФАБР. Нравы насекомых. Т. 1, 2., 1993.
9. ВОЛЦИТ О.В. От амёбы до кальмара. Я познаю мир, 2000.

10. ЗОРИНА З.А., ПОЛЕТАЕВА И.И. Поведение животных. Я познаю мир, 2000.
11. МОСАЛОВ А.А. Любовь у животных. Я познаю мир, 2003.
12. ТАМБИЕВ А.Х. Миграции животных. Я познаю мир, 2000.

Репозиторий ВГУ

Учреждение образования «Витебский государственный университет  
им. П.М. Машерова»  
(название высшего учебного заведения)

УТВЕРЖДАЮ  
Ректор УО «ВГУ им. П.М. Машерова»

\_\_\_\_\_ А.П.Солодков

« \_\_\_ » \_\_\_\_\_ 200\_\_ г.

Регистрационный № УД-\_\_\_\_\_/р.

**ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ  
УЧЕБНАЯ ПРОГРАММА ДЛЯ СПЕЦИАЛЬНОСТИ:**

1-31 01 01-01  
(код специальности)

Биология (по направлениям)  
(наименование специальности)

Факультет биологический

Кафедра зоологии

Курс (курсы) 5

Семестр (семестры) 9

Лекции 14  
(количество часов)

Экзамен \_\_\_\_\_  
(семестр)

Практические (семинарские)

занятия 14  
(количество часов)

Зачет \_\_\_\_\_  
(семестр)

Лабораторные  
занятия \_\_\_\_\_  
(количество часов)

Курсовой проект (работа) \_\_\_\_\_  
(семестр)

Всего аудиторных  
часов по дисциплине 28 +2 СРК  
(количество часов)

Всего часов  
по дисциплине 35  
(количество часов)

Форма получения  
высшего образования очная

2012 г.

**СОСТАВИТЕЛЬ:**

Солодовников И.А., доцент кафедры зоологии, кандидат биологических наук, доцент

Учебная программа составлена на основе учебной базовой программы “Поведение животных” для специальности 1-31 01 01-02 Биология (по направлениям), утверждена

(название типовой учебной программы (учебной программы), дата утверждения, регистрационный номер)

Рассмотрена и рекомендована к утверждению на заседании кафедры зоологии

(название кафедры)

Протокол №

(дата, номер протокола)

Заведующий кафедрой

А.А.Лешко

(И.О.Фамилия)

(подпись)

Одобрена и рекомендована к утверждению Научно-методическим советом Учреждения образования “Витебский государственный университет имени П.М. Машерова”

(дата, номер протокола)

Председатель

(подпись)

(И.О.Фамилия)

## 1. Цели и задачи дисциплины, ее место в учебном процессе.

### 1. Цель преподавания дисциплины

Формирование цельного представления о биологической картине мира, научного мировоззрения на основании различных поведенческих аспектов животных, т.е. их действия в разных обстановках.

### Задачи изучения дисциплины

Изучить развитие поведения в онтогенезе, роль генотипа и окружающей среды в формировании поведенческих признаков у животных и человека. Половой отбор и его результат у животных и человека.

Рассмотреть механизмы поведения. Свойства анализаторов, Установление границы условно-рефлекторного научения, избегание врагов и болезней, научение типа инсайта, причинно - следственная связь.

Сложные формы поведения. Введение понятие об инстинкте и импринтинге. Территориальное поведение, агрессивность и конфликты у животных. Особенности сезонного поведения и миграций животных. Изучение предполагаемых механизмов и теорий навигации.

Обсудить возможность социальности в группах, примеры альтруизма и родительского поведения и их значение. Социальная организация примат и проследить ее связь с организацией человеческого общества. Рассмотреть примеры невербальной коммуникации у человека и животных, значение языка запахов в жизни животных. Интеллект и примеры использования орудий труда у животных. Уровни интеграции и социальность у животных.

**1.3. Перечень дисциплин с указанием разделов (тем),  
усвоение которых, студентами необходимо  
для изучения данной дисциплины.**

№№	Наименование дисциплины	Раздел, тема
1.	2	3
2.	Зоология позвоночных	Строение нервной системы, органов чувств, Систематика
3.	Физиология человека и животных	Морфо-функциональные характеристики анализаторов. Свойства нервных систем.
4.	Анатомия человека и животных	Строение и функции отделов головного мозга периферической нервной системы человека и животных.
5.	Экология	Пластичность и толерантность организмов Адаптационные возможности
6.	Эволюционное учение	Микроэволюция, механизмы естественного отбора. Процесс отбора и его результат.

## II. Содержание дисциплины

### 2.1. Наименование тем, их содержание, объем в часах лекционных занятий

№№ п/п	Наименование тем	Содержание	Объем в часах
1	2	3	4
1.	Введение в поведение животных	Введение. Общий план изучения предмета. Вопросы, которые возникают при изучении поведения. Значение науки. Предмет и методы. Исторический очерк. Особенности открытых биологических систем.	2
2.	Эволюция поведения: Генетика и поведение	Естественный отбор и поведение. Законы Менделя. Клеточные основы наследственности. Генотипическая изменчивость. Генетический материал. Развитие поведения. Генетика поведения.	2
3.	Естественный отбор, влияние на поведение Эволюция адаптивных стратегий	Естественный отбор, экология и поведение. Стоимость Эволюционные стратегии. Бейтсовская мимикрия, мюллеровская мимикрия, автомикрия, Эволюционно-стабильные стратегии (ЭСС). выживания и приспособленность.	2
4.	Половой отбор Стратегия полов и социальная организация	Половой отбор. Альтруизм. Стратегия полов. Изолирующие механизмы спаривания. «Ситуация семейного счастья» по Доукинсу (Dawkins, 1976). Конкуренция спермиев. Половая стратегия у человека. Система размножения и социальная структура. Полигиния и полиандрия. Социальная организация приматов.	2
5.	Координация и ориентация, Физиология и поведение в изменчивой среде	Координация. Пространственная ориентация. Принцип реafferентации. Навигация. Физиология и поведение в изменчивой среде.	2
6.	Умственные способности животных. Интеллект, использование орудий и культура.	Язык и психические представления. Сознание и эмоции у животных.	2
7.	Представление о природе сложного. Инстинкт	Инстинкт и научение. Смещенная активность. Ритуализация и коммуникация.	2

### 2.2. Семинарские занятия, их содержание и объем в часах

№№ п/п	Практические и семинарские занятия	Содержание	Объем в часах
1.	Половой отбор	Половой отбор. Альтруизм.	2
2.	Стратегия полов и социальная организация.	Внутриполовой отбор (соперничество самцов). Межполовой отбор (выбор самок).	2
3.	Координация и ориентация.	Координация. Пространственная ориентация. Навигация. Физиология и поведение в изменчивой среде.	2
4.	Миграции животных. Воздушные миграции.	Примеры поведенческих адаптаций	2
5.	Наземные миграции.	Примеры поведенческих адаптаций	2
6.	Водные миграции	Примеры поведенческих адаптаций	2
7.	Умственные способности животных. Инстинкт	Язык и психические представления. Интеллект, использование орудий и культура. Сознание и эмоции у животных. Инстинкт и научение. Смещенная активность. Ритуализация и коммуникация.	2



### III. Учебно-методические материалы по дисциплине

#### 3.1. Основная и дополнительная литература

№№ п/п	Перечень литературы	Год издания
<b>Основная</b>		
1	Дольник В.Р. Непослушное дитя биосферы	1989
2	Д. Мак-Фарленд. Поведение животных	1986
3	Р.Хайнд. Поведение животных	1975
4	Ильичев В.Д. Управление поведением птиц	1984
5	Тинберг Нико. Поведение животных	1978
6	Дж. Клаудсли-Томпсон. Миграции животных	1982
<b>Дополнительная</b>		
7	Догель В.А. Зоология беспозвоночных	1981
8	Иванова А.В., Полянский Ю.И. и др. Большой практикум по зоологии беспозвоночных	1981
9	Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных	1999
10	Жизнь животных т.1,2,3	1968,1969, 1987, 1988
11	Ж.А.Фабр. Нравы насекомых. Т. 1, 2.	1993
12	Волцит О.В. От амебы до кальмара. Я познаю мир.	2000
13	Зорина З.А., Полетаева И.И. Поведение животных. Я познаю мир.	2000
14	Мосалов А.А. Любовь у животных. Я познаю мир.	2003
15	Тамбиев А.Х. Миграции животных. Я познаю мир.	2000

#### 3.2. а) Перечень наглядных и других пособий, методических указаний по проведению конкретных видов учебных занятий, а также методических материалов к используемым в учебном процессе техническим средствам

№№ п/п	Перечень пособий
1.	Таблицы по основным типам и классам беспозвоночных и позвоночных животных (нервная система). Анализаторы.
2	Демонстрация кинофильмов по половому поведению животных «Половой отбор» 1-3 серии.
3.	Демонстрация кинофильмов по поведению животных



**Протокол согласования учебной программы  
по изучаемой учебной дисциплине с другими дисциплинами специ-  
альности на 200\_\_ учебный год**

Название дисциплины, с которой требуется согласование	Название кафедры	Предложения об изменениях в содержании учебной программы по изучаемой учебной дисциплине	Решение, принятое кафедрой, разработавшей учебную программу (с указанием даты и номера протокола) <sup>1</sup>

**Дополнения и изменения к учебной программе по изучаемой учебной  
дисциплине  
на \_\_\_\_ / \_\_\_\_ учебный год**

№№ ПП	Дополнения и изменения	Основание

Учебная программа пересмотрена и одобрена на заседании кафедры  
(протокол № \_\_\_\_ от \_\_\_\_ 200\_ г.)

Заведующий кафедрой

\_\_\_\_\_ (степень, звание)

\_\_\_\_\_ (подпись)

\_\_\_\_\_ (И.О.Фамилия)

УТВЕРЖДАЮ  
Декан факультета

\_\_\_\_\_ (степень, звание)

\_\_\_\_\_ (подпись)

\_\_\_\_\_ (И.О.Фамилия)

\_\_\_\_\_

## ЛЕКЦИЯ 1

1. ВВЕДЕНИЕ
2. ОБЩИЙ ПЛАН ИЗУЧЕНИЯ ПРЕДМЕТА
3. ВОПРОСЫ, КОТОРЫЕ ВОЗНИКАЮТ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПОВЕДЕНИЯ
4. ЗНАЧЕНИЕ НАУКИ
5. ПРЕДМЕТ И МЕТОДЫ
6. ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

### 1. ВВЕДЕНИЕ

При изучении поведения животных можно использовать различные подходы. Поведение можно рассматривать с точки зрения его становления в эволюции, с точки зрения той выгоды, которое оно приносит животному, можно также рассматривать его психологические или физиологические механизмы. Выбор подхода определяется тем, что именно вы хотите знать о поведении животного. В цикле лекций мы остановимся на большом числе способов изучения поведения животных, а также проанализируем множество аспектов поведения от простых реакций примитивных животных до психической деятельности высших обезьян.

Предлагаемый курс был изначально задуман с целью познакомить слушателя с основами поведения животных, как существ достаточно высокоорганизованных, и во многих чертах сходных в своем поведении с человеком. Однако по мере более полного и подробного изучения существующего в этом направлении материала оказалось необходимым подчеркивать то, что в поведении человека и животных есть разница. Изучая поведение животных, можно разглядеть в каждом из нас, в самых разных группах людей и даже в устройстве государства то, над чем мы совершенно не задумываемся и не пытаемся отыскать - общине корни. Рассматривая естественно-исторические основы социальной организации, мы знакомимся с этологией не самого изученного, но зато самого интересного для нас биологического вида — человека — и находим много общего в поведении и иерархической структуре его филогенетических предков.

Человек — один из биологических видов: многие особенности его поведения, кажущиеся другим уникальными или загадочными, не выглядят такими, если знаешь целый букет сходных и родственных образцов поведения других видов. При этом оказывается, что врожденную мотивацию своего поведения человек, как правило, не чувствует (ему кажется, что он сам так решил, так хочет, так - надо), а объясняет обычно путано и неверно. Со своими объектами этолог не может поговорить об их поведении, поэтому все методы этологии ориентированы на внешние проявления поведения. Приложение этого метода к человеку (меня не интересует, что ты думаешь, меня интересует только, что ты сделал и в ответ на какой стимул) по-своему плодотворно, особенно тем, что удачно дополняет достижения гуманитариев, анализирующих в первую очередь мысли и чувства.

В нашей стране с этологией боролись, как могли. Один из результатов — не только полная неосведомленность, но и воинствующее неприятие самого этологического подхода к поведению человека. Эта реакция выработана и у людей, в остальных отношениях непредвзятых, любознательных и доброжелательных.

Для того чтобы выжить в борьбе с силами природы и многочисленными врагами, найти пищу, оставить потомство и продолжить жизнь своего вида, животное должно уметь вести себя соответственно обстановке, своим потребностям и возможностям. Одни и те же животные в зависимости от условий жизни ведут себя по-разному.

Поведение - способность животных изменять свои действия, реагировать на внешние и внутренние факторы. (В последнее время ведется речь и о поведении растений).

Корни современного учения о поведении животных уходят в три различные отрасли знаний - психологию, физиологию и зоологию, на их основе возникли сравнительная психология и зоопсихология, эволюционный анализ поведения и этология. Для формирования це-

лостного представления о науке нам необходимы знания в области зоологии, физиологии, экологии, эволюции и психологии.

П. включает процессы при помощи которых животное ощущает внешний мир и состояние своего тела и реагирует на них. Аспекты П. могут быть экологические, эволюционные, физиологические и психические. Иначе говоря, поведение животного - это его "внешняя деятельность". П. одноклеточных организмов - перемещение в сторону раздражителя или от него, "-" и "+" таксисы и тропизмы. Эти элементарные формы поведения требуют прямой и обратной связи между рецепторами клетки и ее моторными органеллами.

У многоклеточных с повышением их организации все более важное место в П. занимают индивидуально приобретенные компоненты, обусловлено различными формами обучения. При этом генетически обусловленное (инстинктивное) П., специфичное для каждого вида образует основу П. особи. Индивидуально приобретенные компоненты П. обеспечивают реализацию врожденной стратегии и создают возможность для импровизаций в случае неожиданных изменений во внешней среде. Накопление индивидуального опыта обеспечивает опережающее отражение действительности.

В индивидуальном П. условно выделяют повседневное П. (самосохранительное, пищевое, комфортное, исследовательское и др.), способствующее поддержанию жизнедеятельности и сигнальное обеспечивающее общение особи с себе подобными. Систему взаимодействий между особями в популяции принято называть социальным поведением. Если родители проявляют заботу о потомстве - родительское поведение, так же можно выделить половое, агрессивное, и др.

Различные типы поведения обусловлены и тесно переплетаются друг с другом. Реализация ансамбля П. определяется совместным влиянием на организм внутренних и внешних факторов. Например, общая схема движения конечностей насекомого задается эндогенной программой генерации нервных импульсов, а сигналы из вне, поступающие через рецепторные системы, регулируют адекватность выполнения действий в данных конкретных условиях. П. подчиняется эндогенным (биологическим) ритмам. Многие сложные формы П. осуществляются по методу цепных реакций и выпадение одного звена приводит к неадекватному П.

Этология (от греч. *ethos* - обычай, нрав, характер и ...логия) — наука об инстинктивном (врожденном, имеющем в основе генетические программы) поведении животных. Термин "Этология" ввел в биологию в 1859 И. Жоффруа Сент-Илер.

Этология изучает поведение животных в естественных условиях; уделяет преимущественно внимание анализу генетически обусловленных (наследственных, инстинктивных) компонентов поведения, а также проблемам эволюции поведения. Этологи научились распознавать эти программы и проследивать их преобразования в эволюции. Этологи узнают общую генетическую основу внешне не очень сходных форм поведения животных, подобно тому, как сравнительные анатомы находят общее между передней конечностью любого позвоночного животного — плавником рыбы, крылом птицы, рукой человека.

Этология тесно связана с зоологией, эволюц. учением, физиологией, экологией, генетикой. Обширные сведения о поведении ж-ных имелись в трудах естествоиспытателей 18-19 вв.

*Значит. влияние на изучение поведения ж-ных оказали труды Ч. Дарвина. В совр. виде Э. возникла в 30-е гг. 20 в., гл. обр. благодаря работам К. Лоренца и Н. Тинбергена.*

## 2. ОБЩИЙ ПЛАН ИЗУЧЕНИЯ ПРЕДМЕТА

Весь материал делится на три части. В первой рассматриваются эволюция поведения: развитие поведения в онтогенезе, приводятся интересные данные о роли генотипа и окружающей среды в формировании поведенческих признаков у животных и человека. Подчеркивается глубокая экологическая направленность поведения, интересные примеры

приспособленности. Примеры действия полового отбора и его результат у животных и человека.

Во второй рассматриваются механизмы поведения. Наиболее подробно свойства анализаторов, которые не рассматриваются в учебных курсах. Рассматриваются границы условно-рефлекторного научения, избегание врагов и болезней, научение типа инсайта, причинно - следственная связь.

Третья часть более объемная и посвящена сложным формам поведения. Предлагается обсудить понятие об инстинкте и импринтинге. Рассматриваются примеры территориального поведения, агрессивности и конфликтов у животных. Рассматриваются наиболее интересные факты сезонного поведения и миграций животных. Обсуждаются предполагаемые механизмы и теории навигации.

Обсуждается возможность социальности в группах, примеры альтруизма и родительского поведения и их значение. Рассматривается социальная организация примата и прослеживается ее связь с организацией человеческого общества.

Приводятся примеры невербальной коммуникации у человека и животных, значение языка запахов в жизни животных. Понятие интеллекта и примеры использования орудий труда у животных. Уровни интеграции и социальность у животных.

### 3. ВОПРОСЫ, КОТОРЫЕ ВОЗНИКАЮТ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПОВЕДЕНИЯ

Животные в своей естественной среде обитания обычно прекрасно приспособлены к конкретным условиям. Например, серебристая чайка устраивает гнездо на земле, где и яйца, и птенцов могут съесть хищники. Как мы увидим дальше, гнездо хорошо замаскировано, и насиживающие птицы охраняют его, насколько это в их силах. Самец и самка по очереди отправляются за пищей, в то время как один из них остается на гнезде или вблизи него. Изучены многие аспекты поведения серебристых чаек, в том числе их отношение к хищникам, реакции на выкатившееся из гнезда яйцо, взаимопомощь самца и самки и т. д. Помимо вопросов, касающихся механизмов поведения, например, что именно позволяет птице узнавать яйцо, ученые задаются вопросами другого рода, например, почему окраска яиц индивидуальна или почему насиживающая птица иногда участвует в церемониях гнездостроительного поведения, когда другой член насиживающей пары сменил ее на гнезде. Вопросы, связанные с адаптивностью поведения, в корне отличаются от вопросов о том, как работают конкретные механизмы, и требуют совсем другого подхода. Предположим, мы спрашиваем: «Почему птицы сидят на яйцах?». Ответ в значительной степени зависит от того, как поставить вопрос. Рассмотрим четыре возможных варианта.

1. Почему птицы сидят на *яйцах*?
2. Почему птицы *сидят* на яйцах?
3. Почему *птицы* сидят на яйцах?
4. *Почему* птицы сидят на яйцах?

Очевидно, выделяя различные части вопроса, мы получим различные ответы. В первом варианте вопрос состоит в том, почему птицы сидят именно на *яйцах*, а не на камнях или цветках. Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо показать, что характерные признаки яйца, такие, как форма или окраска, вызывают реакцию насиживания. Для того чтобы выяснить механизм узнавания птицами яиц, было проведено множество экспериментов; оказалось, что решающую роль здесь играют форма, размеры и окраска.

Во втором варианте вопроса акцент ставится на том, что птицы *делают*: они *сидят* на яйцах, а не стоят на них и не едят их. В этом случае ответ следует давать исходя из понятий мотивации животных: птицы сидят на яйцах, когда они выводят птенцов, но они могут съесть их, когда ищут пищу. Исследователь должен четко представить себе, что он вкладывает в понятие «выводят птенцов» и «ищут пищу», а эта задача требует знания физиологии животных.

Если вопросы 1 и 2 предполагают ответы касающиеся непосредственных причин или механизмов, то вопрос 3 включает в себе причинно-следственную зависимость другого по-

рядка. Почему именно птицы, а не кошки или свиньи сидят на яйцах? Ответ состоит в том, что птицам присуще наследственное свойство откладывать яйца, в связи с чем у них развиваются поведенческие механизмы, предполагающие и соответствующее с ними обращение. Для развития такого поведения в конечном счете необходимо участие генетических факторов. Способ, посредством которого такие признаки передаются от одного поколения другому, является предметом изучения генетики поведения - важного раздела науки о поведении.

Отвечая на четвертый вариант вопроса, мы можем сказать, что птицы сидят на яйцах, чтобы из них вылупились птенцы. Может быть, птицы и не предвидят последствий своего поведения, но только те птицы, которые запрограммированы на такое поведение, оставляют потомство. Эти доводы, выдвинутые впервые Чарлзом Дарвином, предполагают, что значение любого наследуемого признака для выживания определяется естественным отбором; иными словами, то, насколько успешно признак переходит от одного поколения другому в дикой популяции, определяется успехом размножения родительских особей и значением этого признака для выживания животных в неблагоприятных условиях, таких, как недостаток пищи, наличие хищников, соперничество при размножении.

Таким образом, отвечать на вопросы о поведении можно с разных позиций. В общем, зоопсихологи интересуют механизмы, которые контролируют поведение, а биологи-эволюционисты хотят понять, как сложились эти механизмы. Этологи считают, что различие между механизмами и программой поведения имеет фундаментальное значение при изучении поведения животных. Птицы сидят на яйцах, потому что делать это их вынуждают определенные механизмы. Они запрограммированы сидеть на яйцах (естественным отбором), поскольку в результате такого поведения осуществляется функция, важная для их выживания и воспроизведения. Для того чтобы полностью понять поведение животных, необходимо с одинаковой тщательностью изучать вопросы, связанные как с программой, так и с механизмами.

В цикле лекций мы будем придерживаемся точки зрения этологов, в равной степени уделяя внимание как механизмам, так и эволюции поведения. Другой путь к пониманию различий - рассматривать разнообразие способов, которыми животные адаптируются к изменениям условий окружающей среды. В этом случае мы прежде всего должны различать генотипические адаптации, при которых приспособление к условиям имеет генетическую основу и появляется в процессе эволюции в результате естественного отбора, и фенотипические адаптации, которые развиваются отдельного животного и не закреплены генетически. В качестве примера генотипической адаптации можно привести защитную окраску бабочки *Leucorapha*, которую она использует, чтобы отпугивать хищников. Эта гусеница обычно держится на нижней поверхности листа или ветки спинной стороной вниз. Потрясенная, она поднимает голову и раздувает ее. Голова с ложными глазами на ней напоминает голову змеи. Такая демонстрация обычно отпугивает мелких птиц и других животных, которые наследуют способность реагировать на опасность соответствующим образом, больше шансов на выживание, чем у тех, у которых такой способности нет.

Эволюционные адаптации в механизмах выживания можно выявить при сравнении поведения птиц, устраивающих гнезда на выступах скал, с поведением их близких родственников, гнездящихся на относительно плоской земле. Когда мы говорим, что обыкновенная моевка обладает различными поведенческими адаптациями, позволяющими ей гнездиться на скалах, мы подразумеваем под этим, что те особи, у которых проявляются элементы поведения, соответствующие условиям гнездования на скалах, оставляют больше потомков, чем особи, у которых соответствующее поведение развито в меньшей степени.

Фенотипические адаптации включают различные процессы, такие, как научение, взросление и временные физиологические приспособления. Например, чайка, насиживающая яйца, в холодный ветреный день поворачивается против ветра, сидит на яйцах плотно, и ее теплопродукция увеличивается. В жаркий солнечный день она прикрывает яйца только для того, чтобы защитить их от солнца, трепещет расправленными крыльями и проявляет другие

формы поведения, способствующего охлаждению яиц. Все это краткосрочные поведенческие и физиологические адаптации к изменению погодных условий.

Некоторые птицы способны научиться узнавать свои яйца по их окраске (Baerends, Drent, 1982). Эта форма адаптации посредством научения, возможно, позволяет им быть готовыми к изменениям в состоянии кладки в результате деятельности хищников или других нарушений. Способность отдельных особей реагировать соответствующим образом на изменяющиеся обстоятельства путем научения или физиологических адаптации - важное свойство животных, так как они живут в постоянно меняющихся условиях среды. Биологи достаточно широко используют термин *адаптация*, однако при этом у них существует, как правило, точное разделение таких понятий, как эволюционные, или генотипические, адаптации и индивидуальные, или фенотипические, адаптации.

Во время путешествия на корабле «Бигль» Дарвин отметил множество замечательных адаптации, типичных для определенных условий, и счел их свидетельством эволюции. Например, разные виды галапагосских вьюрков значительно отклонились в процессе эволюции от общего предка. И эти отклонения несомненно адаптивны, в чем можно убедиться, сравнивая вьюрков с другими птицами. Это особенно наглядно проявляется на примере их клювов, но это справедливо также в отношении множества других признаков, связанных с их поведением. Так, насекомоядные древесные вьюрки проворно снуют среди ветвей, как синицы; дятловые вьюрки лазают по вертикальным стволам и обследуют щели; славковые вьюрки своими быстрыми порхающими движениями напоминают настоящих славков; и, наконец, земляные вьюрки обитают на земле. Ведущие происхождение от обычных вьюрков, галапагосские вьюрки стали похожими на синиц, дятлов или славков в зависимости от их образа жизни.

Образование ряда новых видов от одного предкового вида как результат адаптации к разнообразным местообитаниям - называется *адаптивной радиацией*. Галапагосские вьюрки являют собой классический пример адаптивной радиации. Другой хорошо известный пример - сумчатые млекопитающие Австралии, среди которых можно встретить травоядных, насекомоядных, хищников, роющих, лазающих по деревьям и планирующих животных.

Галапагосские вьюрки служат не только иллюстрацией к понятию адаптивная радиация, но и демонстрируют эволюционную конвергенцию с видами в других частях света. Так, мы говорим о «славковых вьюрках» или «дятловых вьюрках» потому, что мы признаем сходство между ними и настоящими славками и дятлами. *Конвергентная эволюция* имеет место, когда различные виды заселяют сходные местообитания. В результате это порой приводит к удивительному сходству во внешнем облике и поведении у неродственных видов.

#### 4. ЗНАЧЕНИЕ НАУКИ

Необходимость использования животных в хозяйстве заставила человека ближе знакомиться с их повадками уже давно. На современном этапе развития вопросы поведения животных волнуют в первую очередь зоологов в целях сохранения, предсказания и целенаправленного изменения животного населения. Эти вопросы касаются и физиологов, для которых элементы поведения животных - ключ к пониманию многих особенностей, наблюдающихся в организме больного и здорового человека. Эти вопросы важны и для морфологических дисциплин: анатомии, гистологии и др., поскольку значение органа, ткани, клетки становится ясным когда понята выполняемая им функция. П. животных в широком смысле заняты представители технических и математических наук в целях моделирования живых систем.

Значение теоретических знаний в области поведения животных важно с точки зрения межпредметных связей. (Например, при изучении эволюции, психологии, методики, педагогики, медицины и др.) Познание закономерностей поведения очень важно в свете проблем управления их эволюции и эволюции организмов в целом. Поэтому знания в области поведения животных приобретают важное методологическое значение, наука приобретает философские свойства, выделяются частные направления и дисциплины.



Рассматривая естественноисторические основы социальной организации, мы познакомимся с этологией не самого изученного, но зато самого интересного для нас биологического вида — человека. Слабое место многих наук о человеке — их замкнутость на один объект, один зоологический вид, в то время как в природе обитает не один миллион видов животных, и все они разные. Одни из них (например, человекообразные обезьяны) похожи на нас в силу близкого генетического родства: 95 % текста ДНК у человека и шимпанзе совпадают! Пятипроцентное расхождение — результат независимой эволюции в течение 10 млн. лет. Другие — в силу параллельного с нами развития исходно одних и тех же генетических программ, а третьи — конвергентно, т. е. в сходных условиях и для сходных целей. У них и у нас выработались очень похожие приспособления, но их генетическая основа разная. Сверчок, привлекая самку, «пиликает на скрипке», образованной ногой и крыльями, дятел — барабанит клювом по дереву, а мы (как и все приматы) — голосом, с помощью легких, гортани и губ. Поведение животных является истоками развития поведения человека, здесь очень много общих проблем, закономерностей и связей. Полученные знания приоткрывают занавес над некоторыми аспектами поведения человека, позволяют понять смысл многих традиционных действий. Очень важна правильная экстраполяция и интерпретация получаемых знаний, за что каждый должен нести чувство глубокой ответственности.

Этологи знают, что для достижения одной и той же цели у животного имеется не одна программа, а целый набор разных вариантов, многие из которых возникли в разное время. Программы поведения создаются естественным отбором так же медленно и постепенно, как генетические программы морфологических признаков, и отмирают столь же медленно. Об этом забывают даже некоторые биологи: нам почему-то кажется, что поведение — это нечто эфемерное. Ставшие ненужными программы могут не исчезать, а храниться в качестве рудиментов и атавизмов, но при случае дают о себе знать. Каждый из нас может вызвать с задворок генетической памяти программу шевеления ушами (она не нужна миллионы лет), только одному для этого придется основательно потрудиться, а у другого уши зашевеливаются по первому требованию.

## 5. ПРЕДМЕТ И МЕТОДЫ

Трудно выделить основной предмет изучения, видимо - это проявление различных поведенческих аспектов животных, т.е. их действия в разных обстановках.

Для изучения П. пользуются самыми разнообразными методами. Издавна и сейчас основным массовым приемом считается наблюдение (и описание). Немаловажную роль играет также эксперимент.

## 6. ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Поведение животных всегда привлекало внимание человека. Многочисленные приспособления и эволюция создали мозг животных – сложнейший биологический орган, регулирующий все жизненные функции. В мозгу накапливалась полезная для вида информация в виде рефлексов, инстинктов. Люди давно обратили внимание на целесообразные действия животных во многих сложных ситуациях. Библейская легенда гласит, что мудрый царь Соломон, сын Давида, «говорил и со зверями, и с дикими птицами, и с ползающими тварями, и с рыбами».

Научный подход к изучению поведения животных ведет свое начало с работ натуралистов XVIII в., таких, как Уайт (White, 1720-1793) и Леруа (Leroy, 1723-1789), однако именно Чарлз Дарвин (1809-1882) считается основоположником научного подхода к изучению поведения животных. Дарвин повлиял на развитие этологии в трех главных направлениях.

Во-первых, его теория естественного отбора послужила основой для того, чтобы рассматривать поведение животных с эволюционной точки зрения - это ключевой аспект современной этологии.

Во-вторых, взгляды Дарвина на инстинкт могут считаться непосредственно предшествующим взглядам основателей классической этологии.

В-третьих, огромное значение имеют поведенческие наблюдения Дарвина, в особенности те, которые основаны на его убеждении в эволюционном единстве человека и других животных.

Например, в своей книге «Происхождение человека и половой подбор» (1871) Дарвин пишет: «Мы наблюдали, что рассудок и интуиция, разнообразные чувства и способности, такие, как любовь, память, внимание, любопытство, подражание, сообразительность и др., которыми гордится человек, можно обнаружить в зачаточном, а иногда даже и в хорошо развитом состоянии у низших животных». В своей книге «Выражение эмоций у человека и животных» (1872) Дарвин развивает эту мысль: Некоторые проявления чувств у человека, такие, как вздыбливание волос в состоянии сильного страха или оскаливание зубов при неистовой ярости, едва ли, можно понять, если исключить из рассмотрения мнение, что когда-то человек пребывал на более низкой стадии и был подобен животному».

Друг и последователь Дарвина Романес (Romanes) энергично продолжил работы Дарвина по поведению животных, и его трактат «Умственные способности животных» (1882) явился первым обобщением по сравнительной психологии. Однако Романес был не очень критичен в оценке имеющихся данных. Он наделял животных умственными способностями, такими, как разум, и чувствами, такими, как ревность. Это с возмущением отверг Морган (Morgan). В своем «Введении в сравнительную психологию» (1894) Морган сформулировал свое знаменитое правило: «Мы ни в коем случае не можем представлять какое-либо действие как результат проявления более высоких психических способностей, если его можно объяснить результатом проявления способностей, которые стоят ниже на психологической шкале». Такая позиция привела к значительному улучшению контроля экспериментов и оценки результатов. Этот более скептический подход к поведению животных лег в основу бихевиористской школы в зоопсихологии, родоначальником которой был Уотсон (Watson, 1913). Бихевиористы считают, что психология изучает поведение само по себе, а не проявления психической деятельности. В своей крайней форме бихевиоризм отвергает все ссылки на внутренние процессы при объяснении поведения. Эта точка зрения оказала большое влияние на развитие психологии в Америке. Она привела к значительному усовершенствованию экспериментальных методик и улучшению интерпретации полученных результатов. Однако подход бихевиористов подвергся критике, в особенности со стороны европейских этологов Конрада Лоренца и Нико Тинбергена, за его бесплодность и оторванность от реальности. Эти исследователи считали, что поведение животных необходимо изучать в естественной обстановке, а не в лаборатории. Лоренц подчеркивал важность тщательных наблюдений, а Тинберген показал, что в естественных условиях можно проводить глубокие по замыслу эксперименты.

В основе современного подхода к изучению поведения животных лежат как взгляды бихевиористов, так и взгляды ранних этологов. К тому же современная этология многое черпает из традиций физиологии с ее упором на объяснение поведения, исходя из функций нервной системы.

**ЛОРЕНЦ (Lorenz) Конрад (1903-1989)**, австрийский зоолог, один из создателей этологии. Разработал учение об инстинктивном поведении ж-ных и его развитии в онто- и филогенезе (совм. с Н. Тинбергеном); в некоторых трудах распространял биол. закономерности поведения ж-ных на человеческое об-во. Ноб. пр. (1973, совм. с Н. Тинбергеном и К. Фришем).

**ТИНБЕРГЕН (Tinbergen) Николас (1907-1988)**, нидерландский этолог и зоопсихолог. Брат Я. Тинбергена. С 1949 в Великобритании. Исследовал поведения птиц. Разработал (совм. с К. Лоренцем) учение об инстинктивном поведении ж-ных и его развитии в онто- и филогенезе. Ноб. пр. (1973, совм. с К. Лоренцем и К. Фришем).

ФРИШ (Frisch) Карл фон (1886-1982), немецкий физиолог, этнолог (ФРГ). Тр. по инстинктивному поведению ж-ных. Расшифровал механизм передачи информации пчелами ("танцы пчел"). Ноб. пр. (1973, совм. с К. Лоренцем и Н. Тинбергенем).

И.П.ПАВЛОВ – Основатель экспериментального исследования научения животных  
А.А.УХТОМСКИЙ – учение о доминанте

Этологи знают, что для достижения одной и той же цели у животного имеется не одна программа, а целый набор разных вариантов, многие из которых возникли в разное время. Программы поведения создаются естественным отбором так же медленно и постепенно, как генетические программы морфологических признаков, и отмирают столь же медленно. Об этом забывают даже некоторые биологи: нам почему-то кажется, что поведение — это нечто эфемерное. Ставшие ненужными программы могут не исчезать, а храниться в качестве рудиментов и атавизмов, но при случае дают о себе знать. Каждый из нас может вызвать с задворок генетической памяти программу шевеления ушами (она не нужна миллионы лет), только одному для этого придется основательно потрудиться, а у другого уши зашевеливаются по первому требованию.

## ЛЕКЦИЯ 2. ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ: ГЕНЕТИКА И ПОВЕДЕНИЕ

1. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР И ПОВЕДЕНИЕ
2. ЗАКОНЫ МЕНДЕЛЯ
3. КЛЕТочНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ
4. ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
5. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ
6. РАЗВИТИЕ ПОВЕДЕНИЯ
  - 6.1. Онтогенез
  - 6.2. Влияние окружающей среды на поведение
  - 6.3. Чувствительные периоды в развитии
  - 6.4. Поведение молодых животных
  - 6.5. Врожденное поведение
7. ГЕНЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ
  - 7.1. Единичные гены и поведение
  - 7.2. Хромосомные мутации
  - 7.3. Полигенное наследование поведения
  - 7.4. Наследование поведенческих признаков

После опубликования теории естественного отбора Чарлза Дарвина острый интерес ученых вызвал вопрос о том, как наследуются признаки и как поддерживается изменчивость у потомства. В 1868 г. Дарвин опубликовал свою книгу «Изменения животных и растений под влиянием одомашнивания, в которой он выдвинул идею пангенеза, гласившую, что каждая клетка тела выделяет мельчайшие «геммулы», содержащие информацию о ней. «Они размножаются и собираются вместе в почках и половых элементах». Однако до 1900 г., пока не получили признания работы Грегора Менделя, генетику нельзя было увязать с теорией эволюции путем естественного отбора и с развивающейся клеточной физиологией.

Генетика имеет фундаментальное значение при исследовании поведения животных, поскольку многое в поведении определяется генетическим своеобразием животного. Постигнув законы генетики, мы сможем понять природу такого влияния.

### 1. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР И ПОВЕДЕНИЕ

Естественный отбор оперирует с физическими признаками, или **фенотипом**, особи; в число таких признаков входит и ее поведение. У особи мыши, которая не пытается спастись от хищника, меньше шансов выжить, чем у мыши, которая делает это, а мышь, которая не

использует благоприятную возможность для получения пищи, также окажется в невыгодном положении. Таким образом, к признакам, имеющим важное значение для выживания животного, мы можем отнести не только его морфологические признаки, но и характер поведения. Более того, соотношение между различными типами поведения также может быть важным. Например, мышшь, которая уделяет слишком много внимания пище, может не заметить приближающегося хищника, а мышшь, которая слишком боится хищников, может упустить возможность для получения пищи. Такие соображения наводят на два важных вопроса о связи между естественным отбором и поведением:

- 1) как можно определить или продемонстрировать значение для выживания конкретных типов поведения?
- 2) существует ли для животного наилучший способ распределить свое время между различными видами активности, возможными при данных условиях?

Эффективность естественного отбора в изменяющихся популяциях зависит от степени, в которой наследуются фенотипические признаки. Дарвин знал, что среди потомков от любых конкретных родителей обычно наблюдается изменчивость и наличие этой изменчивости лежит в основе его теории, однако он не мог сказать, как возникает изменчивость. Лишь в 1858 г. Грегор Мендель, моравский монах, начал эксперименты по скрещиванию растений. Он описал свои результаты в 1865 г., но в относительно малоизвестном издании, и они привлекли внимание научного мира лишь в 1900 г., уже после смерти Дарвина. Мендель показал, что наследственные признаки не смешиваются, они дискретны: потомки наследуют отдельные частицы, которые мы теперь называем генами. Открытие заново работ Менделя привело к созданию Р. А. Фишером и другими исследователями в 1930 г. генетической теории естественного отбора. Согласно этой теории, в основе механизма действия естественного отбора лежит изменчивость, существующая в популяциях свободно скрещивающихся животных.

При изучении поведения животных важно знать, в какой степени наследуются конкретные поведенческие признаки. Эти знания позволяют нам оценить степень действия отбора на поведенческие признаки и, кроме того, выявляют различия между врожденным и приобретенным поведением - вопрос, вызывающий постоянные дискуссии с далеко идущими в философию и политику выводами.

Важно понимать, что эффективность влияния естественного отбора на эволюцию зависит от того, насколько поведение контролируется генетически. Эволюция поведения осложняется тем, что естественный отбор не всегда является единственным важным механизмом. У некоторых животных поведенческие признаки могут эволюционировать при участии других механизмов; у человека, в частности, посредством культурной преемственности. Особи могут научиться различным навыкам, заимствуя их друг у друга, и таким образом информация переходит от одного поколения к другому. Поведение птиц и млекопитающих есть результат сложного взаимодействия генетических факторов и приобретенного опыта. Чтобы разобраться в этом взаимодействии, этолог должен быть знаком с основами генетики.

## 2. ЗАКОНЫ МЕНДЕЛЯ

На основе своих экспериментов по скрещиванию гороха Мендель пришел к ряду заключений:

1. Наследственность дискретна, и генетический вклад каждого родителя одинаков. Генетический материал одного родителя не смешивается или не сливается с генетическим материалом другого родителя. Дискретные факторы Менделя теперь называют *генами*.

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

3. Каждый ген может существовать в двух или более альтернативных формах, называемых теперь *аллелями*. Совокупность всех генов особи называется *генотипом*. Таким образом, при двух аллелях возможны три их комбинации. У особи, содержащей два альтернативных аллеля  $A$  и  $a$ , возможны три генотипа:  $AA$ ,  $aa$  и  $Aa$ . Если особь несет два одинаковых ал-

лея, как в первых двух случаях, то говорят, что особь **гомозиготна** по данному признаку. Если особь несет по одной копии альтернативных аллелей, как в третьем случае, то говорят, что этот организм **гетерозиготен**.

4. Один аллель может доминировать над другим, и в этом случае недоминантный аллель называют **рецессивным**. **Доминантные гены** определяют фенотип в гомозиготном и гетерозиготном состояниях. **Рецессивные гены** определяют фенотип только в гомозиготном состоянии.

5. Из альтернативных генов каждого родителя потомком наследуется только один. Другую копию потомок получает от другого родителя. Таким образом, в первом дочернем поколении ( $F_1$ ) возможен только один фенотип (первое поколение, следующее за межсортным скрещиванием), но более одного во втором дочернем поколении ( $F_2$ ). Этот **закон расщепления** (иногда называемый *первым законом Менделя*) дает в результате типичное менделевское отношение фенотипов 3:1.

6. Если две или более пар генов расщепляются одновременно, то распределение какого-либо одного гена не зависит от распределения остальных. Это называется законом **независимого распределения генов** или *вторым законом Менделя*. Из этого закона следует, что признаки, проявляющиеся вместе в одном поколении, не обязательно должны проявиться у одной особи в следующем поколении.

Законы наследования Менделя справедливы для многих видов растений и животных, но они все же не носят универсальный характер. Одно из отклонений от классического менделевского расщепления является следствием вариабельности связи между наследственной структурой, или генотипом, и наблюдаемыми признаками, или фенотипом. Для большинства признаков, изученных Менделем, доминирование альтернативного аллеля было полным. Однако теперь мы знаем, что существует определенный диапазон возможных проявлений гена и что доминирование не всегда бывает полным.

Другое осложнение простой менделевской картины заключается в том, что данный ген может влиять на множество разных признаков. Это явление известно как **плейотропия**. Впервые плейотропию в поведении продемонстрировал Стёртевант (Sturtevant) в 1915 г. Работая с плодовой мушкой *Drosophila*, он обнаружил, что самцы мух предпочитают спариваться с мутантными самками, имеющими белые глаза или желтое тело. Кроме того, он обнаружил, что самки разных типов избегают спариваться с желтотелыми и белоглазыми самцами. Эти результаты связаны с проявлением плейотропии, поскольку и у белоглазых, и у желтотелых мутантов в качестве побочного эффекта наблюдается снижение общего уровня активности.

Другими словами, мутантные гены плейотропны, т. е. один ген обуславливает проявление нескольких признаков. В ситуации, где спаривание происходит случайным образом, мутантные мухи будут элиминироваться из популяции вследствие их низкой сексуальной активности.

Отклонение от простых менделевских законов может быть обусловлено также взаимодействием генов.

Другая форма взаимодействия генов - **комплементарность генов**; в этом случае гены взаимозависимы, и ни один из них не может определить фенотипический признак без другого. Иногда один ген маскирует действие другого. Это явление называют **эпистазом**. Эпистаз похож на доминирование, но доминирование включает различные аллели, а эпистаз - различные гены.

На некоторые фенотипические признаки человека, например на рост, оказывает влияние большое число генов, и поэтому такие признаки широко варьируют у разных членов популяций. Что касается, например, роста, то даже если его определяют всего лишь несколько генов, то мы можем ожидать, что одни значения роста будут преобладать в большей степени, чем другие.

### 3. КЛЕТОЧНЫЕ ОСНОВЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Представление о том, что растения и животные состоят из клеток, развивалось постепенно; впервые вполне определенно это высказал в 1839 г. Шванн (Schwann), установивший связь между клеточным строением и ростом растений и животных.

В 1842 г. фон Негели впервые зарегистрировал тот факт, что деление клетки включает деление ядра и его хромосом; однако более подробное описание процесса деления клеточного ядра еще ждало усовершенствования микроскопической техники.

Соматические клетки большинства животных *диплоидны*, т. е. в каждой клетке содержатся две копии хромосом одного типа. В соматических клетках человека содержится 46 хромосом, или 23 различные пары, а у плодовых мушек дрозофил - восемь хромосом, образующих четыре различные пары. В результате нормального клеточного деления, или митоза, образуются диплоидные клетки. При образовании половых клеток диплоидное число хромосом уменьшается до гаплоидного в результате процесса, называемого *мейозом*.

При мейозе происходят два самостоятельных клеточных деления. Во время первого деления уменьшается число хромосом, а второе деление похоже на обычный митоз, за исключением того, что дочерние клетки гаплоидны. Полный мейоз, таким образом, дает в результате деления одной диплоидной клетки четыре гаплоидные. Во время мейоза у самцов обычно образуются четыре сперматозоида одинакового размера, а у самок - одно большое яйцо и два или три нефункционирующих полярных тельца.

#### 4. ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Американский биолог Морган (Morgan) понял, что обнаруженные де Фризом мутации могут послужить средством для проведения генетических исследований. После предварительных экспериментов на мышах, голубях и крысах он остановился на плодовых мушках *Drosophila* как наиболее подходящем объекте. Плодовая мушка достигает половой зрелости через 12 сут. и быстро размножается, поэтому за 12 мес. можно получить 30 поколений, обеспечив таким образом обильный источник экспериментального материала. Морган пытался вызывать мутации, подвергая мушек воздействию экстремальных температур, высокой радиоактивности и др. Поначалу опыты его были безуспешными, но в 1910 г. он получил белоглазого самца в отличие от красноглазых у нормальных мух. Он скрестил этот единственный экземпляр с нормальной самкой и в первом поколении получил только красноглазых мух. Вскоре Морган обнаружил гораздо большее число мутаций. Он заметил, что белые глаза встречаются только у особей с желтым телом и никогда у особей с серым телом. Точно так же мутация *black* бывает только у особей с зачаточными крыльями, а мутация *ebony* - только у особей с розовыми глазами. Это можно было бы объяснить, связав каждую из перечисленных трех пар признаков с отдельной хромосомой. Поскольку у дрозофилы три пары крупных хромосом, это объяснение представляется вполне приемлемым.

Морган обнаружил, что хромосомы могут разрываться во время мейоза, а затем эти пары соединяются в другом порядке. Позднее он доказал свою правоту; в настоящее время это явление называют *кроссинговером*. Явление кроссинговера оказалось особенно полезным при экспериментальном определении того, в каких частях хромосомы обычно локализуются конкретные гены. Таким образом, определяя частоты кроссинговера, можно вычислить относительное расстояние между генами и установить их порядок в хромосоме.

Мутации могут затрагивать отдельные гены. Химический состав гена обычно очень постоянен и устойчив к изменениям, которые могут быть вызваны воздействием различных факторов окружающей среды, таких, как температура или содержание ядовитых веществ. Однако ученик Моргана Мюллер обнаружил, что скорость мутаций можно значительно повысить воздействием сильной радиоактивности, которая обычно не наблюдается в естественной обстановке.

Чаще всего мутации вредны и обычно летальны в гомозиготном состоянии. Теперь нам известны три источника генотипической изменчивости, которые Дарвин считал столь важными для своей теории эволюции путем естественного отбора:

- 1) рекомбинация;

- 2) хромосомные мутации;
- 3) генные мутации.

## 5. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ

Мендель не пользовался термином *ген*. Когда в 1900 г. работы Менделя привлекли внимание научного мира, ученые уже предполагали, что наследственный материал содержится в хромосомах. Интенсивные исследования подтвердили всеобщность закона Менделя, хотя, как отмечалось ранее, были выявлены и исключения. В 1905 г. Бэтсон дал этой области исследований название «генетика», а термином «ген» датский ботаник Йоганнсен (Johannsen) в 1909 г. назвал менделевские элементы наследственности. Йоганнсен установил также и важное различие между генотипом и фенотипом.

В работах Эвери (Avery, 1944), Уотсона и Крика (Watson, Crick, 1953) было показано, что генетический код записан на молекулах ДНК (дезоксирибо-нуклеиновой кислоты).

Молекула ДНК состоит из двух цепей, каждая из которых в свою очередь состоит из отдельных *нуклеотидов*. Эти нуклеотиды являются элементами генетического кода. ДНК выполняет две функции. Она воспроизводит себя, обеспечивая наследственную связь между поколениями, и предоставляет информацию, необходимую для создания тысяч различных *белков*. Точно так же как ДНК образована из последовательности нуклеотидов, белок образован из небольших молекул *аминокислот*. Каждая возможная комбинация трех нуклеотидов (*кодон*) из четырех нуклеотидных типов определяет один из 20 типов аминокислот (существуют также кодоны, которые детерминируют обрыв синтеза белковой цепи или несут другую информацию). Сама цепь ДНК не покидает ядра, поэтому сначала на транскрибируется в *матричную*, или *информационную*, РНК (рибонуклеиновую кислоту), которая перемещается из ядра в цитоплазму клетки, где находится запас аминокислот, из которых синтезируются функциональные белки. *Ген в данном случае просто участок ДНК, который включает всю последовательность нуклеотидов (или РНК), кодирующих один белок.*

В хромосомах любого сложного организованного животного помимо десятков тысяч генов имеются также и длинные участки ДНК, которые не кодируют синтез каких-либо известных генных продуктов. Генные мутации могут вызывать различные типы нарушения в молекуле ДНК. В частности, могут происходить утраты (делеции) или замены нуклеотидов. Если такие изменения происходят в начале гена, то наблюдается неправильное считывание триплетов вдоль всей цепи в результате чего образуется совершенно другой нефункциональный белок.

-Если вставка или утрата участка произошла в конце гена, то начало белковой цепи строится правильно, а конец ее изменен тем или иным образом.

-Если изменения не коснулись активных участков молекулы, то некоторые ее функции могут сохраниться.

-Другой тип мутаций - замена оснований, т. е. замена одного нуклеотида другим, в результате чего образуется новый триплет, кодирующий другой белок, или триплет, который разорвет активные части цепи. Мутации возможны и в генах-регуляторах, контролирурующих активность других генов.

Хромосомные мутации включают рекомбинацию генов, так что они располагаются на хромосоме в другом порядке или попадают в другие хромосомы. Этот тип мутаций не изменяет конкретного гена, но может влиять на способ образования белков, поскольку порядок расположения генов в хромосоме-важный аспект экспрессии генов.

Частота мутаций в отдельно взятом гене довольно низка. Однако число генов у особи очень велико, а число генов в генофонде популяции поистине грандиозно. Поэтому в целом по популяции мутации происходят часто, однако у какой особи возникнет мутация - определяется чистой случайностью. В подавляющее большинство мутации вредны и вызывают гибель особи на ранних стадиях развития. Лишь некоторые мутации позволяют потомству выжить. Такие мутации увеличивают генотипическую изменчивость, являющуюся объектом действия естественного отбора, но они не определяют направление эволюции.

## 6. РАЗВИТИЕ ПОВЕДЕНИЯ

Типы поведения животных складываются в результате сложного взаимодействия внешних стимулов и состояния внутренней среды организма. Однако любой тип поведения определяется тем, каким образом животное обрабатывает поступающую к нему информацию. Внутренние системы обработки информации формируются в процессе развития от оплодотворенного яйца к зародышу и взрослому животному; этот процесс называется *онтогенезом*. Изучая онтогенез, мы можем выявить способы взаимодействия генетической информации и информации, полученной из окружающей среды (или путем научения), что в конечном счете формирует соответствующий тип поведения животных.

### 6.1. ОНТОГЕНЕЗ

Почти все живые организмы построены из одних и тех же веществ, причем различия между видами определяются различиями в способах объединения этих основных веществ. Механизмы, контролирующие такое объединение, изучены слабо, однако известно, что гены контролируют развитие, детерминируя синтез белков, которые регулируют сложную организацию процессов онтогенеза.

Однако эти регуляторные белки эффективны лишь настолько, насколько развивающийся организм чувствителен к информации, которую они несут. Действие регуляторной молекулы основано не на создании некой системы, соответствующей какому-то определенному плану, напротив, эта молекула вызывает специфическую реакцию в клетках, на поверхности которых находятся рецепторы для регуляторных молекул. Таким образом, ответ развивающегося зародыша на продукт регуляторного гена зависит от внутренней организации зародыша ко времени образования этого регулятора. Кроме того, этот регулятор функционирует только при определенных условиях внутренней среды организма. В качестве примера рассмотрим сначала некоторые аспекты эмбриогенеза у видов с относительно простым поведенческим репертуаром.

*Aplysia* - лишенная раковины морская улитка, масса которой может достигать 4,5 кг. Как типичная улитка, *Aplysia* - настоящий гермафродит. Оплодотворение у нее внутреннее, и обычно образуются цепи, включающие до 10 и более копулирующих животных, причем каждая улитка оплодотворяет соседнюю, в то время как сама оплодотворяется другой. После оплодотворения *Aplysia* откладывает более миллиона яиц, соединенных в длинный шнур. Сначала шнур выталкивается из репродуктивного мешка сокращением мышц последнего. Когда шнур достигает достаточной длины, улитка захватывает его конец в складку верхней губы и, двигая головой взад и вперед, помогает высвобождению яиц из репродуктивного мешка. Специальная железа секретирует клейкое вещество, с помощью которого шнур склеивается, образуя более компактную массу в виде беспорядочного мотка. Наконец, улитка крепко прижимает головой эту массу яиц к твердому субстрату, где они и остаются до вылупления. Вся эта серия последовательных действий при откладке яиц - жестко зафиксированный поведенческий стереотип. Во время этого процесса у животного увеличивается частота сокращений сердца и частота дыхательных движений, оно полностью прекращает питаться и передвигаться.

Шеллер и Аксель (Scheller, Axel, 1981) обнаружили, что эта последовательность действий контролируется генами на разных уровнях, как во время эмбриогенеза, так и в процессе ее осуществления. Клетки, которые дают начало всей нервной системе аплии, являются потомками нескольких клеток, располагающихся в стенке тела зародыша. На ранних стадиях развития эти преднервные клетки синтезируют специфический белок, названный *гормоном откладывания яиц* (ELN-egg-laying hormone). Полагают, что все эти преднервные клетки являются потомками единственной клетки зародыша, в которой реализуется способность соответствующего гена кодировать синтез ELN. Во всех других клетках зародыша также имеется этот ген, но в них он не функционирует.



Ко времени полового созревания все эти системы улитки занимают соответствующее им местоположение. В надлежащее время начинают вырабатываться другие гормоны, которые и приводят клетки, синтезирующие ELH, в состояние полной работоспособности. На примере таких фиксированных действий отчетливо видна вся важность координации процессов эмбриогенеза, активности генов, действия нейромедиаторов, нервов и мышц, приводящей к реализации поведения, столь существенного для размножения улитки.

У аплизии гены непосредственно контролируют развитие стереотипных форм поведения. И если гены на каком-то уровне (например, в эмбриогенезе, когда происходит закладка общего плана строения) контролируют становление поведения в целом, то различные средовые факторы могут в разной степени модифицировать те или иные формы поведения, появившиеся в эмбриогенезе.

Присущие животным стабилизирующие, или регуляторные механизмы в какой-то степени исправляют отклонения и контролируют скорость и направление процессов развития. Иногда одна и та же структура или один и тот же тип поведения развиваются разными путями - явление, известное под названием *эквифинальность*. Тем не менее отклонения от обычного пути развития неизбежны. В некоторых случаях эти отклонения могут быть летальными, в других же они приводят к возникновению различий между особями, несущими один и тот же генотип.

Некоторые ранние этологи считали, что гены непосредственно детерминируют поведение. Так, Лоренц (Lorenz, 1965) полагал, что генетическое детерминирование аналогично архитектурному проекту здания. Генетический проект представляет собой некий план создания взрослого животного. Исследователи, критиковавшие эту точку зрения (например, Lehrman, 1970), считали, что если архитектурный проект изоморфен строению, которое он представляет, то этого нельзя сказать в случае генетического проекта. Представление о том, что информацию, получаемую в процессе развития от генов, можно отделить от информации, получаемой из окружающей среды, было критически воспринято Хеббом (Hebb, 1953), который считал, что спрашивать, насколько данный тип поведения зависит от генетических, а насколько от средовых факторов, - это все равно, что спрашивать, насколько площадь поля зависит от его длины, а насколько - от ширины.

Большой интерес исследователей к изучению онтогенеза поведения объяснялся их желанием продемонстрировать разнообразие путей, по которым развиваются различные типы поведения. Оказалось, что существует целый спектр процессов, различающихся по влиянию на них факторов окружающей среды, - от относительно независимых до полностью зависимых.

Генетический детерминизм ранних этологов привел к признанию того, что влияние генов и влияние окружающей среды сложным образом связано друг с другом, однако связь эта не такая, как полагал Лоренц (Lorenz, 1965), - связь проекта и построенного на его основе здания: скорее она носит эпигенетический характер, т. е. каждая стадия развития создает основу для следующей стадии, а не предопределяет ее.

Связь между врожденным и приобретенным поведением удобно изучать, сравнивая птенцов *выводковых* (у которых вылупление происходит на поздних стадиях развития) и *птенцовых* (у которых вылупление имеет место на ранних стадиях) видов птиц. Если сравнивать птенцов этих птиц на одной и той же стадии развития, например на стадии, когда появляются первые перья, то оказывается, что птенец выводковой птицы находится в это время еще в яйце, тогда как птенец птенцовой птицы уже вылупился. Ко времени вылупления выводковой птицы молодая птенцовая имела возможность уже многому научиться, тогда как выводковый птенец учиться еще и не начинал. И что особенно интересно - мы обнаружили, что выводковая птица может обладать такими врожденными навыками которые птенцовой птице приходится осваивать. Например, белоголовая воробьиная овсянка, относящаяся к птенцовым птицам, заучивает видоспецифическую песню с первых дней своей жизни в гнезде. Напротив, птицы, относящиеся к выводковым, проходят ранние стадии развития в яйце и при вылуплении уже обладают способностью к нормальной вокализации, хотя раньше никогда не слышали звуки, издаваемые родителями.

Мы склонны думать, что происходящие внутри яйца события представляют собой лишь физические процессы созревания; иными словами, мы считаем, что факторы, влияющие на этот процесс, предопределены. Однако мы не должны забывать, что нормальная среда белоголовой воробьиной овсянки также предопределена в том смысле, что в критический для научения песне период птенцы в гнезде обычно слышат песню своего вида.

Поведение, которое несомненно складывается под влиянием опыта, нельзя назвать «врожденным». Однако здесь есть небольшое принципиальное отличие от ситуации, складывающейся на ранних стадиях развития. Степень предопределенности средовых факторов зависит в основном от изменчивости окружающей среды. Внутри яйца среда обычно изменяется незначительно, поэтому мы склонны считать поведение только что вылупившегося птенца врожденным. Однако вне яйца среда также может изменяться очень незначительно, и это зависит от экологических условий, типичных для вида. Таким образом, постнатальное поведение птенцовых птиц может быть точно так же предопределено, как и постнатальное поведение выводковых. Если с эволюционной точки зрения важно, чтобы развитие давало какой-то конкретный конечный результат, как это отчетливо видно в случае с песней у воробьиных птиц, то мы можем ожидать, что влияние окружающей среды будет таким, чтобы обеспечить этот результат.

## 6.2. ВЛИЯНИЕ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА ПОВЕДЕНИЕ

Некоторые формы поведения проявляются только на определенных стадиях развития. Иногда такое поведение развивается, по-видимому, без какой бы то ни было заметной тренировки. Например, голуби в определенном возрасте начинают махать крыльями и неуверенно летать, но с практикой их летательные способности улучшаются. Однако Громан (Grohmann, 1939) в ставшем теперь классическим эксперименте выращивал группу голубей в трубах, в которых они не могли двигать крыльями. Другая группа такого же возраста развивалась без ограничений. Когда эти развивавшиеся на свободе голуби достигли стадии, на которой они могли удовлетворительно летать, были освобождены голуби из труб. Оказалось, что они также способны летать сразу же после освобождения. У мутантных цыплят, лишенных оперения, развиваются нормальные вестибулярные рефлексy, проявляющиеся в движениях крыльев, хотя эти рефлексy совершенно бесполезны (Provine, 1981). На первый взгляд кажется очевидным, что поведение не зависит от средовых факторов, но не следует считать, что способность к полету развивается независимо от онтогенетических возможностей. Вероятнее все же, способность к полету зависит от некоторых существенных условий, хотя наши знания о них фрагментарны (Нам, Veomett, 1980).

Многие типы движений развиваются при очевидном отсутствии тренировок или примера (Hinde, 1970). Однако результаты изучения некоторых форм поведения в эмбриогенезе позволили предположить, что в них фрагментарно и неполно включены движения, которые, возможно, влияют на процесс развития.

Потомство разных видов развивается разными путями. Если утята и козлята способны бегать сразу же после появления на свет, то птенцы черного дрозда и котята в этом возрасте беспомощны. Нас не удивляет утверждение о том, что на постнатальное развитие последних влияет опыт. Так должны ли мы удивляться тому, что животное, находящееся в яйце или в утробе матери и проходящее такие же стадии общего развития, подвергается воздействию определенных сигналов. По-видимому, нет принципиальной разницы между защитными приспособлениями, окружающими утенка в яйце, и защитой молодых черных дроздов в гнезде. Точно так же, по-видимому, невелики принципиальные различия между влиянием среды в том и в другом случае. Для нормального развития потомства каждого вида важны определенные типы жизненного опыта. Например, взрослая кошка не будет обладать нормальным зрением, если в течение первых месяцев жизни у нее возникают какие-либо нарушения в координации зрения двумя глазами, например, при искусственном косоглазии или при выключении каждого глаза поочередно (через день), так чтобы оба глаза не функционировали вместе (Ну-

bel, Wiesel, 1965). Опыт, который необходим для нормального развития животного, различен у разных видов.

### 6.3. ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ ПЕРИОДЫ В РАЗВИТИИ

Некоторые животные, по-видимому, запрограммированы на восприятие определенных аспектов среды в конкретные периоды своего развития, например освоение языка у человека. По сравнению с другими типами научения овладение языком «запрограммировано» в том смысле, что оно происходит без каких-либо очевидных поощрений или наказаний.

Чем сильнее у животного развивается привязанность к одному объекту, тем меньше оно интересуется другими. Этот процесс научения, посредством которого обычно развивается привязанность к матери, называется *импринтинг*. Он имеет место в течение определенного чувствительного периода развития, продолжительность которого меняется в зависимости от вида и условий среды. Импринтинг может иметь долговременное влияние не только на привязанность к истинным или приемным родителям. У многих млекопитающих такой ранний опыт играет определенную роль в последующих социальных отношениях. Показано, что у Ряда видов птиц импринтинг влияет на последующее социальное поведение. Короче говоря, **импринтинг** - это процесс научения, который имеет место на конкретных стадиях развития и который влияет на последующее поведение по отношению к родителям, братьям или половым партнерам. Если объект привязанности представляет собой картонный ящик, то у утенка устанавливаются к этому ящику такие же отношения, как к родителю. Если самцы зебровой амадины (*Taeniopygia yuttata*) выращиваются бронзовой амадиной (*Lonchura striata*), то, став взрослыми, они начинают ухаживать за самками бронзовой амадины.

Хотя на этот тип научения, возможно, оказывает влияние поощрение, оно не зависит от поощрения или от каких-либо конкретных следствий поведения. Это научение запрограммировано как часть нормального процесса развития и при любых обстоятельствах свойственно определенному времени.

Сходные механизмы функционируют при научении песне у некоторых воробьиных птиц. Первая попытка воспроизвести песню, называемую *предпесней*, обычно предпринимается молодыми птицами в первую весну или первую осень через несколько месяцев после вылупления. Предпесня напоминает взрослую песню по длине, высоте и тембру, но в ней отсутствуют некоторые элементы и украшения, типичные для взрослой песни; кроме того, предпесня обычно более изменчива и не столь точна. Если белоголовых воробьиных овсянок (*Zonotrichia leucophrys*) выращивать в изоляции, то у них развивается предпесня, но становления нормальной взрослой песни не происходит. У самцов белоголовой воробьиной овсянки, имеющих возможность слышать нормальную песню взрослого самца в возрасте от 10 до 90 сут, впоследствии (т. е. в возрасте около 8 мес) развивается нормальная взрослая песня. Однако если они слышат эту песню только до 8-дневного возраста, то не могут впоследствии воспроизвести ее.

Если белоголовых воробьиных овсянок с помощью хирургических методов лишить слуха до того, как они услышат нормальную песню во время критического периода, нормальная песня у них не развивается. Однако если их лишают слуха после прослушивания нормальной песни в критическом периоде, но до того, как они запоют, нормальная взрослая песня все равно не развивается (Konishi, 1965). Возможно, они слушают свое пение и используют слуховую память, чтобы развивать песню, соответствующую той, которую они слышали во время критического периода. Если белоголовых воробьиных овсянок лишить слуха после того, как песня отрепетирована и приобрела законченный вид, на песню это не повлияет. Следовательно, во время отработки и совершенствования песни она кодируется в другом виде памяти, возможно, как серия инструкций к пению.

### 6.4. ПОВЕДЕНИЕ МОЛОДЫХ ЖИВОТНЫХ

Животное развивается на протяжении всей своей жизни и должно быть хорошо адаптировано к окружающей его среде всю жизнь. Таким образом, развитие определенных форм поведения - это не просто задача конструирования моделей взрослого поведения. У молодых

животных часто наблюдается поведение, которое никогда более не проявится в их последующей жизни. Это поведение, как правило, предназначено для удовлетворения потребностей молодого животного. Например, состояние тревоги у птенцов серебристой чайки проявляется совершенно иначе, чем у взрослых животных. Испуганные птенцы отбегают недалеко от гнезда и затаиваются, молчащие и неподвижные, среди растительности. Взрослые же особи улетаю́т прочь от гнезда, издавая крики тревоги. Птенцов, которые мечутся в испуге, легко могут схватить вороны или другие чайки. Оставаясь неподвижными, они усиливают возможности защитной окраски и уменьшают риск, что их заметит и съест хищник.

Степень сходства поведения молодых и взрослых животных различна у разных видов. У некоторых, например, гну (*Connochaetes*), детеныши начинают следовать за стадом уже через несколько минут после рождения; в этом случае образ жизни молодых очень похож на образ жизни их родителей. У других, например бабочек и лягушек, проходящих в своем развитии личиночные стадии, образ жизни молодых особей отличается от образа жизни взрослых.

Жизненный цикл животного служит материалом для естественного отбора, поэтому для каждого вида характерна своя жизненная стратегия. И если влияние одних генов на поведение проявляется с самого начала развития, то действие других осуществляется с большой задержкой. Полагают, что такая поздняя экспрессия некоторых генов ответственна за процесс старения (Dawkins, 1976).

## 6.5. ВРОЖДЕННОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Вопрос о том, какое поведение следует считать врожденным, долго был предметом споров. Термин «врожденный» имеет множество значений, которые необходимо различать. Ранние этологи считали, что врожденное поведение предопределено наследственностью, является неотъемлемой частью природы животного и потому не зависит от индивидуального опыта. Так, Лоренц (Lorenz, 1939) считает, что поведенческие признаки наследственны, закреплены индивидуально и, следовательно, их можно анализировать с эволюционных позиций. Точно так же Тинберген (1942) говорит об инстинктивных действиях как о чрезвычайно стереотипно скоординированных движениях, нейромоторный аппарат которых полностью включается в наследственную конституцию животного.

Эти взгляды обоснованно критиковали Лерман (Lehrman, 1953) и другие исследователи, считавшие их слишком косными, включающими наивную идею генетического детерминизма и семантически запутанными. Строгое разграничение врожденного и приобретенного поведения не может удовлетворить этолога, поскольку на многие аспекты поведения влияют и генетические факторы, и индивидуальный опыт.

Представление о том, что гены определяют поведение, наивно, так как в генах не может содержаться подробной информации для конкретных видов поведения. Гены могут влиять на процессы развития разными путями, но на эти же процессы влияют средовые факторы. Как мы уже видели, гены не могут предопределять течение онтогенеза независимо от окружающей среды, в которой происходит развитие. Для исследователей, изучающих поведение, удобно использовать термин *врожденное поведение* как сокращение для обозначения «поведения, которое развивается без очевидного влияния окружающей среды».

## 7. ГЕНЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ

В 1869 г. Гальтон опубликовал книгу «Наследственная гениальность: исследование ее законов и значение». Он считал, что люди выдающихся умственных способностей чаще обнаруживаются среди родственников таких же выдающихся людей, чем среди населения вообще. Не имея какого-либо удовлетворительного метода, позволяющего оценивать умственные способности, Гальтон полагался на показатель репутации, «репутации лидера общественного мнения, изобретателя, человека, перед которым мир осознанно считает себя в большом долгу» (Gallon, 1869). Он проанализировал родословные почти 300 семей, в которых были выдающиеся судьи, государственные деятели, военачальники, писатели, ученые, поэты, музыканты, художники и т.д. Его результаты показали, что видного социального положения с

наибольшей вероятностью достигают близкие родственники, а по мере того как родство становится дальше, вероятность стать выдающимся уменьшается.

Можно сказать, что как наука генетика поведения ведет свое начало с 1960 г., когда Фуллер и Томпсон (Fuller, Thompson, 1960) опубликовали книгу «Генетика поведения». В ней представлена история исследований поведения и умственных способностей человека и рассмотрены данные, свидетельствующие о влиянии генов на поведение. Несмотря на достаточную обоснованность данных, многие социологи и психологи остались противниками идеи влияния генетических факторов на поведение, и споры продолжались (см. Hirsch, 1963, 1967). Даже сегодня некоторые теории, основанные на генетической аргументации, остаются противоречивыми. В этой главе мы рассмотрим данные, свидетельствующие о влиянии генетических факторов на поведение.

### 7.1. ЕДИНИЧНЫЕ ГЕНЫ И ПОВЕДЕНИЕ

Поведенческие признаки, контролируемые отдельными генами, могут быть предметом строгого генетического анализа поведения. Классический пример этого - работа Маргарет Басток (Margaret Bastock, 1956), изучавшей условия успешного спаривания у плодовой мушки *Drosophila melanogaster*. Эта исследовательница скрещивала особей, несущих мутацию *yellow* (желтое тело), с дикими мухами в течение семи поколений. Полученные данные свидетельствовали о том, что дикие мухи генетически сходны с носителями мутации *yellow*, за исключением участка хромосомы, где локализован ген *yellow*. Басток обнаружила, что самцы, несущие мутацию *yellow*, реже спариваются с дикими самками, чем дикие самцы. У желтоотелых самцов изменен ритуал ухаживания, и это снижает их успех при размножении. Они в меньшей степени стимулировали самок к спариванию, так как во время ухаживания слишком мало вибрировали крыльями.

Ротенбюлер (Rothenbuhler, 1964) провел тонкий генетический анализ гнездоочистительного поведения медоносной пчелы (*Apis mellifera*). Личинки этих пчел иногда погибают от болезни, именуемой американской пчелиной гнильцой. Чтобы поддерживать гигиенические условия внутри улья, нормальные рабочие пчелы вскрывают ячейки, в которых находятся больные личинки, и удаляют их. Некоторые расы пчел, называемые «негигиеническими», этого не делают. Скрещенные с нормальными гигиеническими пчелами, они дают негигиенических потомков, что свидетельствует о доминантности этого признака.

На основе полученных данных Ротенбюлер предположил, что вскрывание ячеек и удаление личинок контролируется различными генами. Гены, которые действуют как переключатели, активируя группу других генов, известны и в ряде других случаев. Например, у некоторых бабочек весьма сложный рисунок крыльев напоминает рисунок крыльев других видов, несъедобных для хищников. Развитие мимикрического рисунка контролируется множественными генами, но оказывается, что определяет появление рисунка единственный ген-переключатель (Sheppard, 1961). Единичные гены известны также и у человека.

### 7.2. ХРОМОСОМНЫЕ МУТАЦИИ

Расположение и число хромосом часто можно наблюдать непосредственно под микроскопом. Известны различные типы хромосомных мутаций и влияние некоторых из них на фенотип. Поэтому изучение связи между поведением и строением хромосом представляет собой вполне подходящий метод для исследования влияний генов на поведение.

В одном из экспериментов сравнивали три популяции дрозофил (Hirsch, Erlenmeyer-Kimling, 1962). В одной вели отбор на положительный *геотаксис*, в другой - на отрицательный геотаксис, а в третьей, контрольной, популяции проводилось неселективное скрещивание. Мух скрещивали с особой линией, в которой были различные хромосомные инверсии и гены-маркеры. У *Drosophila melanogaster* имеются четыре пары хромосом, три пары больших и одна - маленьких. Гены-маркеры использовались для идентификации трех больших хромосом. Это были доминантные гены, контролируемые признаки, отчетливо проявляющиеся в фенотипе. Специальная схема скрещивания позволила получить самок, которые были либо гомозиготны, либо гетерозиготны по хромосомам, подлежащим исследованию.

Хирш и Линда Эрленмейер-Кимлинг (Hirsch, Erlenmeyer-Kimling, 1962) обнаружили, что в популяции, где отбор не проводился, хромосомы X и II оказывают большое влияние на развитие положительного *геотаксиса*, а хромосома III-на развитие отрицательного геотаксиса. В линии, где проводился отбор на положительный геотаксис, были обнаружены небольшие изменения в хромосомах X и II, но хромосома III в этом случае оказывала влияние на развитие положительного геотаксиса. В линии, которая была отобрана на отрицательный геотаксис, отрицательное влияние хромосомы III увеличивалось, тогда как положительное действие хромосом X и II было меньше. Эффект от совместного действия всех трех хромосом был больше в случае отрицательного геотаксиса. Хромосомный анализ широко применяется при изучении различных типов поведения дрозофилы, в том числе скорости спаривания и других аспектов ухода.

### 7.3. ПОЛИГЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ

Многие поведенческие признаки контролируются большим числом генов и большим числом факторов окружающей среды. Для генетического анализа таких сложных ситуаций можно использовать разнообразные методы. Их эффективность в большой мере зависит от степени наследуемости рассматриваемого поведенческого признака. Однако некоторые аспекты поведения характеризуются высокой степенью наследуемости, с них мы и начнем обсуждение полигенного наследования.

Хорошо известно, что различные породы собак характеризуются разными поведенческими признаками. В 1965 г. Скотт и Фуллер (Scott, Fuller, 1965) опубликовали некоторые результаты своих обширных исследований по генетической основе таких различий. В одном исследовании они сравнивали поведение коккер-спаниелей, басенджи и их гибридов. Спаниели с давних пор воспитывались как спортивные собаки, послушные и преданные своему хозяину. Родиной спаниелей считается Испания, где их использовали на охоте с ловчими птицами и при ловле птиц сетями. Собаку приучали прижиматься к земле, когда она обнаружит куропатку или другую дичь. Затем брошенной сетью накрывали и птицу, и собаку. После изобретения огнестрельного оружия сеть больше не использовали и спаниелей научили останавливаться и указывать, где они обнаружили птиц. Были выведены спрингер-спаниели, которые прыгали и вспугивали птиц. Первоначальная привычка затаиваться осталась только у коккер-спаниелей.

Басенджи широко распространены в Африке; пигмеи и некоторые другие африканские племена используют их на охоте. Это многоцелевые охотничьи собаки, довольно осторожные. Басенджи молчаливы и почти никогда не лают, хотя порой они долго и протяжно воют.

Скотт и Фуллер (Scott, Fuller, 1965) осуществили обширную программу скрещивания этих двух пород включая реципрокные скрещивания и различные типы возвратного скрещивания. Щенки басенджи обычно дикие в сравнении с ручными и ласковыми щенками спаниелей. Они избегают рук и сопротивляются, если их пытаются удержать. Проверка на приручение показала, что поведение щенков  $F_1$  сходно с поведением родителей и определяется, таким образом, доминантными генами. Результаты экспериментов по возвратному скрещиванию свидетельствуют о том, что единичный доминантный ген контролирует дикость, обычно свойственную басенджи. Способность к послушанию у спаниелей контролируется единичным рецессивным геном. Возьмем другой пример. У самок басенджи течка бывает обычно раз в год, во время осеннего равноденствия. У спаниелей, как и у большинства европейских пород, это происходит каждые шесть месяцев в любое время года. Эстральный цикл у басенджи, очевидно, контролируется единичным рецессивным геном. Учитывая все это. Скотт и Фуллер пришли к выводу, что исследуемые ими поведенческие признаки контролируются одним или двумя генами. Эта ситуация оказывается промежуточной между простым менделевским наследованием и полигенным наследованием.

Может показаться удивительным, что такие сложные черты поведения контролируются таким малым числом генов. Однако эти две породы собак были изолированы в течение долгого времени и подвергались интенсивному искусственному отбору. Это, по-

видимому, сформировало генотип, который гомозиготен по отдельным признакам, так что имеется лишь небольшое расщепление внутри пород. Генетика поведения собак особенно интересна, так как способность научиться конкретному типу поведения у них часто является наследственной.

#### 7.4. НАСЛЕДОВАНИЕ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

«Вопрос о том, что важнее в формировании физических черт человека и его личности-природа или воспитание, генотип или окружающая среда, - попросту ошибочен и может ввести в заблуждение. Генотип и окружающая среда важны в равной степени, так как и то и другое необходимо... Вопрос о роли генотипа и окружающей среды в развитии человека следует поставить так: до какой степени различия, наблюдаемые между людьми, определяются различиями их генотипов и различиями условий, в которых люди рождаются, растут и воспитываются? (Dobzhansky, 1964).»

Большая часть работ Фрэнсиса Гальтона основана на представлении о том, что фенотипическое сходство между родственниками частично определяется сходством их генотипов. Однако Гальтон не был знаком с работами Менделя и считал, что наследственность носит слитный характер. Он думал, что материал наследственности непрерывен, поэтому признаки потомков промежуточны между признаками их родителей. На основе таких допущений Гальтон впервые разработал методику расчета корреляций между родственниками как средство оценки наследования тех или иных признаков.

В 1918 г. Фишер опубликовал статью, в которой было показано, что возможно предсказать корреляции, ожидаемые между родственниками на основе теории Менделя. Работы Менделя стали известны общественности в 1900 г., однако они относились только к Дискретным признакам. Фишер попытался применить менделевскую теорию для анализа непрерывных признаков, таких как рост и масса. Интересно, что его выводы были сходны с выводами Гальтона причем большая часть прогнозов в этих двух теориях была почти идентична.

**Наследуемость** впервые была определена как доля изменчивости, связанная с различиями в наследственности (Lush, 1940). Иными словами, когда мы анализируем конкретный признак в популяции животных, такой, например, как масса тела, мы определяем, какой вклад вносят в фенотипическое проявление этого признака *генотипическая* и *средовая* компоненты. Рассматривая родственные популяции в различных условиях, иногда можно оценить степень влияния на изменчивость особей факторов окружающей среды и генетических факторов.

Существуют разнообразные статистические методы оценки наследуемости поведения. Некоторые основаны на исследовании фенотипической изменчивости у генотипически однородных особей. Эта общая фенотипическая изменчивость генотипически идентичных особей сравнивается с общей фенотипической изменчивостью в природной генотипически разнообразной популяции. Такое сравнение дает соотношение, в котором противопоставляется генотипическая компонента фенотипического разнообразия средовой компоненте.

При оценке наследуемости ошибки могут проистекать из разных источников, наиболее важный из них - это взаимодействие генотипа и среды и корреляции генотипа и среды. Взаимодействие между генотипом и средой вводит изменчивость, которая не принимается во внимание при обычных расчетах наследуемости.

Корреляция генотипа и среды - другой потенциальный источник ошибок при оценке наследуемости поведенческих признаков - может возрастать, когда особи избирают какую-то особую среду или у них развиваются определенные привычки для компенсации генотипических дефектов. Однако, несмотря на эти трудности, оценка наследуемости оказалась особенно полезной для разделения эффектов природы и воспитания.

Оценки наследуемости, основанные на сходстве между родственниками, часто использовались в генетическом анализе поведения человека. Однако здесь есть ряд осложняющих факторов.

Во-первых генетическое доминирование снижает корреляцию между родственниками. При генетическом доминировании вклады родителей в проявление признака неодинаковы, т. е. вводится еще один источник изменчивости. Это называется *дисперсия доминирования*. Однако дисперсия доминирования оказывает различное действие корреляции родителей и потомков и корреляции между сибсами. Фактически разница между этими двумя коэффициентами корреляции должна точно составить одну четверть дисперсии, обусловленной доминированием (Bodmer, Cavalli-Sforza, 1976).

Во-вторых, подбор пар у человека, вероятно, не является случайным в отношении некоторых признаков. Можно допустить, что в отношении определенной части признаков, которые нельзя наблюдать непосредственно, например уровней ферментов, подбор пар происходит случайным образом, однако этого нельзя сказать в отношении таких признаков, как рост и коэффициент умственного развития. Корреляции между мужем и женой по этим признакам обычно положительны, что указывает на неслучайный или выборочный подбор, поскольку люди обычно стремятся выбирать партнеров одинакового роста и умственного развития. Эти корреляции по росту составляют примерно +0,3, а по умственному развитию - примерно +0,4. На эти корреляции могут влиять и социальные факторы, так как между социально-экономическим положением и данными признаками также существует положительная корреляция. Поэтому тенденция выбирать мужа или жену из той же социальной группы обычно приводит к положительной корреляции между мужем и женой. Ассортативные браки у человека могут влиять на увеличение частоты гомозигот.

В-третьих, при анализе наследуемости поведения человека необходимо правильно оценивать средовую дисперсию, поскольку в этом случае условия среды нельзя контролировать, как при исследованиях, проводимых на животных. Был предложен способ (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971) разделения средовой дисперсии на отдельные компоненты. Прежде всего следует различать внутрисемейную дисперсию. Она может быть обусловлена возрастными различиями, порядком рождения, различиями по полу и т. д. В семьях разных размеров эта дисперсия может также зависеть от уровня питания и наличия жилищной площади.

Далее существует дисперсия, обусловленная различиями между семьями одного социально-экономического слоя. Некоторую информацию о значении этого фактора можно почерпнуть из рассмотрения корреляции между приемными детьми и их приемными родителями, однако результаты могут быть тенденциозны из-за того, что родителей выбирают посреднические агентства.

Затем следует учитывать дисперсию между социально-экономическими слоями. Культурная преемственность может привести к корреляциям между родственниками, которые трудно отличить от корреляций, обусловленных генотипическими факторами. Культурная преемственность между родителями и детьми в значительной степени маскирует биологическую наследуемость (Cavalli-Sforza, Feldman, 1974). Это остается одной из самых интересных проблем в биологии.

Возможно, следовало бы также учитывать средовую дисперсию, сопровождающую расовые различия. Например, условия жизни черного и белого населения США сильно различаются. Это может быть обусловлено частично культурными различиями, частично социально-экономическими факторами.

И, наконец, существует дисперсия, обусловленная взаимодействием генотипа и среды. У человека такое взаимодействие может иметь место, например, между возрастом наступления половой зрелости и типом школьного обучения, доступным разным возрастным группам.

В общем, мы можем конкретизировать средовую дисперсию, добавляя компоненты, перечисленные выше.

Кавалли-Сфорца и Бодмер (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971) пришли к выводу, что оценки наследуемости не соответствуют относительному значению природы и воспитания; исключения составляют некоторые конкретные обстоятельства. Изменения в условиях среды могут свести на нет даже прямые измерения наследуемости. Например, для особенностей телосло-



жения человека характерна высокая степень наследуемости, однако в популяциях человека эти особенности будут наследоваться по-разному, что обусловлено различными факторами среды, например питанием. Если оценка наследуемости позволяет нам судить об отношении преобладающих генетических различий к преобладающим различиям среды, то эти оценки нельзя относить к другим популяциям, другой среде или другому периоду времени.

### ЛЕКЦИЯ 3. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР, ВЛИЯНИЕ НА ПОВЕДЕНИЕ

1. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР, ЭКОЛОГИЯ И ПОВЕДЕНИЕ
2. СТОИМОСТЬ ВЫЖИВАНИЯ И ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ
3. ЭВОЛЮЦИЯ АДАПТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ

В этом разделе мы обсудим элементы эволюционной теории и ее связь с поведением, чтобы дать основы для понимания некоторых ключевых концепций и показать, как они применимы к исследованию поведения. Вопрос 1 представляет собой введение в теорию естественного отбора и дает оценку некоторым имеющимся данным. В ней определены также физические и биотические давления естественного отбора, которые формируют эволюцию поведения животных. Во втором вопросе приводится описание некоторых классических экспериментов, показывающих значение поведения для выживания. Она также знакомит нас с различными концепциями приспособленности, которые так важны в эволюционной биологии. В третьем вопросе вводится понятие эволюционной стратегии, в том числе эволюционно стабильной-стратегии (ЭСС).

#### 1. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР, ЭКОЛОГИЯ И ПОВЕДЕНИЕ

Основные положения теории естественного отбора Чарлза Дарвина сводятся к следующему:

1. Особи, принадлежащие любой популяции животных одного вида, в значительной степени отличаются друг от друга.
2. Многие из этих различий наследуются.
3. В каждом поколении рождается гораздо больше особей, чем может достичь половой зрелости.

Из всего этого следует вывод, что у разных особей вероятность выживания различна. У особей, признаки которых наиболее соответствуют условиям обитания, большая вероятность выжить и передать свои полезные признаки следующему поколению. Таким образом, некоторые признаки имеют тенденцию сохраняться в популяции. Другими словами, определенные черты животных подвергаются отбору.

Важно отличать логику теории естественного отбора от данных, свидетельствующих о том, что естественный отбор эффективен в природе. Если рассуждать логически и признать, что животные дают больше потомков, чем их может выжить, и что некоторые варианты генотипа наследуются, тогда неизбежно следует сделать вывод, что генотипы, позволяющие выжить, будут более всего соответствовать условиям существования и, таким образом, отбираться.

Дарвин не располагал непосредственными примерами действия естественного отбора, но с тех пор благодаря промышленной революции в природе появился пример, который интенсивно изучали. С середины XIX в. многие виды ночных бабочек стали темнее в промышленных районах Англии. Оказалось, что как в сельских, так и в промышленных районах *птицы служили главными действующими агентами отбора*. Их способность обнаружить сидящую спокойно бабочку является основным фактором, определяющим, какая бабочка выживет в данных конкретных условиях. С точки зрения этих бабочек, птицы - главная особенность условий обитания, к которой они должны приспособиться. У тех из них, которые случайно унаследовали темную окраску, шанс выжить в промышленных районах будет

больше, а в сельских - меньше. Те, которые выжили, передают свои признаки следующему поколению, так что признаки популяции изменяются от одного поколения к другому. Здесь перед нами пример *эволюционной адаптации*, возникшей благодаря действию естественного отбора.

### 1.1. Доказательства эволюции посредством естественного отбора

Тенденция расхождения по признакам близкородственных видов, при уменьшении конкуренции между ними, называется *смещением признаков*. Дарвиновы вьюрки подсемейства *Geospizinae*, населяющие Галапагосские острова, - хорошо изученный пример этого явления.

### 1.2. Частотное распределение фенотипов

Каждая особь в данной популяции любого вида характеризуется присущим только ей комплексом признаков, и можно построить графики *частотного распределения* этих признаков.

Например, в популяции мышей величина помета может варьировать от 2 до 16 детенышей. Если мы отметим процентное соотношение каждого возможного размера помета на графике, то получим распределение частот. Если бы потомство было одинаковым и если бы у особей любого фенотипа число выживших потомков было одинаковым, тогда форма кривой частотного распределения оставалась бы неизменной из поколения в поколение. В том случае, когда изменение частотного распределения сохраняется в течение более одного поколения, можно сказать, что эволюция имеет место.

Естественный отбор может по-разному действовать на распределение частот фенотипов в популяции. В результате мутаций, рекомбинаций и дрейфа генов разнообразие признаков возрастает от одного поколения к другому. Эта тенденция обычно противостоит *стабилизирующему отбору*, который работает сравнительно более жестко на границах распределения частот.

Если давление отбора по-разному действует вдоль некоего фенотипического градиента, то имеет место *направленный отбор*. Это может привести к сдвигу среднего значения распределения частот или к асимметричному распределению без изменения среднего значения.

Иногда возможно сильное отрицательное давление отбора по отношению к признакам, типичным для данной популяции; в этом случае отбор благоприятствует животным с отклоняющимися признаками. Этот так называемый *дизруптивный отбор* редок и приводит к бимодальному распределению частот. В некоторых случаях он может привести к разделению одного вида на два разных.

Относительное число различных генов может изменяться случайным образом от поколения к поколению и без действия естественного отбора. Этот эффект, известный как *случайный дрейф генов* (Wright, 1921), сильнее всего проявляется в небольшой популяции. Изменчивость, вызванная случайными отклонениями, иногда приводит к необычному соотношению генотипов, особенно в небольших изолированных популяциях. *Например, в некоторых изолированных альпийских деревнях частота случаев альбинизма в 10 раз выше, чем обычно. Известно, что в других изолированных селениях значительно чаще встречаются цветковая слепота, некоторые типы умственной отсталости или глухонмота.*

Скорость изменения частоты генов, на которую влияет естественный отбор, зависит от относительной приспособленности различных генотипов. *Относительная приспособленность* генотипа отражает различия в приспособленности между данным генотипом и другими, представленными в той же популяции. Если приспособленность генотипа с наиболее высокой скоростью увеличения частоты принять за 1,00, то относительная приспособленность другого генотипа со скоростью увеличения частоты, скажем, 85% была бы равна 0,85. Разница 0,15 называется *коэффициентом отбора*, направленного против худшего генотипа.

Нет ни одного вида животных, который существовал бы отдельно в отсутствие других форм жизни, а процесс адаптации одного вида может изменить условия существования других видов. Это вызывает компенсаторную адаптацию у видов, подвергшихся такому влиянию. Так, если какой-либо вид птиц адаптируется к дефициту основного вида корма путем расши-

рения диеты и включения в нее новых видов насекомых, то в условия обитания популяции этих насекомых вводится новый фактор отбора. Поскольку такие взаимосвязи можно проследить в каждой экосистеме, мы всегда должны оценивать поведение животного, учитывая комплекс экологических взаимоотношений.

### 1.3. Экология и поведение

При изучении поведения животных в природных условиях важно понимать влияние последствий поведения на способность животного к выживанию. Последствия конкретного вида деятельности зависят в основном от непосредственных условий обитания животных. В условиях, к которым животное хорошо адаптировано, последствия того или иного вида деятельности могут быть полезными. Та же деятельность, осуществляемая в других условиях, может быть вредной. Чтобы представить, как в процессе эволюции сформировалось поведение животных, нам надо понять адаптацию животных к окружающей среде.

В процессе эволюции животные адаптируются к конкретным условиям окружающей среды, или *местообитанию*. Местообитания обычно характеризуют, описывая их физические и химические признаки. Тип растительных сообществ зависит от физических свойств среды, таких, как почва и климат. Растительные сообщества обеспечивают разнообразие возможных местообитаний, которые используются животными. Ассоциация растений и животных в совокупности с конкретными условиями природного местообитания образует *экосистему*.

Совокупность животных и растений, населяющих конкретное местообитание, называется *сообществом*. Виды, образующие сообщество, делятся на продуценты, консументы и редуценты. *Продуценты*-это зеленые растения, которые улавливают солнечную энергию и превращают ее в химическую. *Консументы*-это животные, которые поедают растения или травоядных животных и таким образом косвенно в энергетическом отношении зависят от растений. *Редуценты*-это обычно грибы и бактерии, разлагающие отмершие остатки животных и растений до веществ, которые снова могут использоваться растениями.

*Ниша* - это роль животного в сообществе, определяемая его взаимосвязями как с другими организмами, так и с физическим окружением. Так, травоядные животные обычно питаются растениями, а травоядных животных в свою очередь поедают хищники. Виды, занимающие данную нишу, различны в разных частях земного шара. Например, нишу мелких растительных в зонах умеренного климата в Северном полушарии занимают кролики и зайцы, в Южной Америке - агути и вискаши, в Африке-даманы и белоногие хомячки, а в Австралии-валлаби.

Если животные разных видов используют одни и те же ресурсы, характеризуются некоторыми общими предпочтениями или пределами устойчивости, то мы говорим о *перекрывании ниш*. Перекрывание ниш приводит к конкуренции, особенно когда ресурсы недостаточны. *Принцип конкурентного исключения* гласит, что два вида с одинаковыми нишами не могут существовать в одном месте в одно и то же время при ограниченных ресурсах. Из этого следует вывод, что если два вида сосуществуют, то между ними должны быть экологические различия.

В качестве примера рассмотрим взаимоотношение ниш у группы видов птиц, «обирающих листья», которые питаются на дубах гористого побережья в центральной Калифорнии (Root, 1967). Эту группу, называемую *гильдией*, составляют виды, которые используют одни и те же природные ресурсы одинаковым образом. Рут (Root, 1967) обнаружил также, что для птиц этих видов характерны три типа пицедобывательного поведения:

- 1) собирание насекомых с поверхности листьев, когда птица передвигается по твердому субстрату;
- 2) собирание насекомых с поверхности листьев парящей птицей;
- 3) ловля летающих насекомых.

Поведение каждого вида влияет на поведение других видов таким образом, что у членов этой гильдии развиваются все возможные типы пицедобывательного поведения и используются все виды жертвы.

Конкуренция часто приводит к доминированию одного вида; это выражается в том, что доминантные виды имеют преимущество в использовании таких ресурсов, как пища про-

странство и убежище. Исходя из теории следует ожидать, что вид, который становится в подчиненное положение по отношению к другому виду, должен был бы изменить использование ресурсов таким образом, чтобы уменьшить перекрытие с доминантным видом. Обычно при этом субординантный вид уменьшает использование некоторых ресурсов, уменьшая таким образом, ширину ниши. В некоторых случаях субординантный вид может расширить нишу, включив неиспользовавшиеся ранее ресурсы либо путем подчинения других видов в смежных нишах, либо путем более полного использования фундаментальной ниши.

Если субординантный вид и выживает в конкуренции с доминантным видом, значит, его основная ниша шире, чем ниша доминантного вида. Такие случаи отмечены у пчел и черных дроздов нового света (Orians, Willson, 1964). **Поскольку приоритет в использовании ресурсов принадлежит доминантным видам**, субординантные виды могут быть исключены из пространства ниши, когда ресурсы ограничены, количество их непредсказуемо, а поиски пищи требуют значительных усилий; и все это значительно снижает приспособленность субординантного вида в области перекрытия. В таких случаях можно ожидать, что субординантные виды будут подвергаться значительному давлению отбора и изменят свои фундаментальные ниши либо путем специализации, либо выработав устойчивость к более широкому диапазону физических условий среды обитания.

#### 1.4. Адаптивность поведения

Натуралисты и этологи обнаружили многочисленные примеры удивительных способов, которыми животные оказываются в совершенстве приспособленными к условиям среды обитания. Трудность в объяснении такого рода поведения животных состоит в том, что оно кажется убедительным только потому, что различные детали и наблюдения слишком хорошо увязываются друг с другом, иными словами хорошая история может показаться убедительной просто потому, что это хорошая история. Это не означает, что хорошая история не может быть правдивой. В любом правильном объяснении поведенческой адаптации разнообразные детали и наблюдения и в самом деле должны быть подогнаны друг к другу. Проблема заключается в том, что биологи, как ученые, должны оценивать данные, а хорошее описание - не всегда хорошие данные. Как и в суде, данные должны быть более чем обстоятельными и должны нести в себе некоторые элементы независимого подтверждения.

Один из способов получить данные, свидетельствующие об адаптивности поведения - сравнить родственные виды, которые занимают различные местообитания. Классический пример такого подхода - работа Эстер Каллен (Ester Cullen, 1957) по сравнению особенностей гнездования у гнездящейся на скалах моевки (*Rissa tridactyla*) и у гнездящихся на земле чаек, таких, как обыкновенная (*Larus ridibundus*) и серебристая (*Larus argentatus*). Моевка гнездится на скальных уступах, недоступных для хищников, и, по-видимому, эволюционировала от гнездящихся на земле чаек в результате давления хищников. Моевки унаследовали некоторые черты чаек, гнездящихся на земле, такие, как частично маскировочная окраска яиц. Яйца птиц, гнездящихся на земле, обычно хорошо маскируются для защиты от хищников, но у моевок окраска яиц не может выполнять такую функцию, поскольку каждое гнездо отмечено бросающимся в глаза белым пометом. Взрослые и молодые чайки, гнездящиеся на земле, аккуратны и избегают дефекации вблизи гнезда, чтобы не показывать его местонахождение. Таким образом, представляется наиболее вероятным, что маскировочная окраска яиц моевок - свидетельство того, что их предки гнездились на земле.

Каллен (Cullen, 1957) изучила размножающуюся колонию моевок на Фарнских островах недалеко от восточного побережья Соединенного Королевства, где они гнездятся на очень узких уступах скал. Она установила, что на их яйца не нападают ни наземные животные, такие, как крысы, ни птицы, такие, как серебристые чайки, которые часто хищничают на яйцах птиц, гнездящихся на земле. Моевки питаются в основном рыбой и не пожирают яйца и птенцов из соседних гнезд, как это часто делают чайки, гнездящиеся на земле. Моевки, по-видимому, уже утратили большую часть адаптации, защищающих других чаек от хищников. Например,

они не только не маскируют гнездо - они также редко издают крики тревоги и не нападают всем скопом на хищников.

Сравнение видов может пролить свет на функциональное значение того или иного типа поведения следующими способами: когда какой-либо тип поведения наблюдается у одного вида, но не наблюдается у другого, это может быть связано с различиями в способах действия естественного отбора на эти два вида. Например, серебристые чайки удаляют яичную скорлупу вблизи гнезда, для того чтобы поддерживать маскировку гнезда, поскольку внутренняя белая поверхность яичной скорлупы хорошо заметна. Данные, поддерживающие эту гипотезу, получены при наблюдениях за моевками, которые не убирают скорлупу. Как мы уже видели, на гнезда моевок хищники не нападают и их гнезда и яйца не маскируются. Если удаление яичной скорлупы служит в основном для поддержания маскировки гнезда, тогда вряд ли мы обнаружим это у моевок. Однако, если это служит другим целям, например предупреждению болезни, тогда можно ожидать, что такое поведение будет наблюдаться у моевок. Моевки обычно содержат гнездо очень чистым и сбрасывают из него любые посторонние предметы. Серебристые чайки обычно этого не делают.

Сравнительный подход оказался плодотворным методом при изучении взаимосвязи между поведением и экологией. С помощью этого метода изучались птицы (Lack, 1968), копытные (Jarman, 1974) и приматы (Crook, Gartlan, 1966; Glutton-Brock, Harvey, 1977). Некоторые авторы (Clutton-Brock, Harvey, 1977; Krebs, Davies, 1981) высказывают критические замечания в адрес сравнительного подхода, тем не менее он предоставляет удовлетворительные данные, касающиеся эволюционных аспектов поведения при условии, что приняты соответствующие меры, чтобы избежать подмены понятий и замыкающихся друг на друга доказательств.

## 2. СТОИМОСТЬ ВЫЖИВАНИЯ И ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ

### 2.1 Экспериментальный анализ стоимости выживания

Эффективность естественного отбора в изменении природы популяции зависит от степени, в которой осуществляется генотипический контроль фенотипических признаков. Иными словами, эффективность естественного отбора зависит от генотипического влияния, которое отдельная особь может оказывать на популяцию в целом. Очевидно, что особь, которая не оставит потомков, не окажет генотипического влияния, как бы велика ни была ее способность к выживанию. Эволюционные биологи различают два аспекта стоимости, или цены, выживания.

Во-первых, можно оценить стоимость выживания любой конкретной особи. Так, особи с ценными для выживания признаками говорят, что она хорошо адаптирована к условиям обитания, в которых эффективно добывает пищу, избегает хищников и и. д.

Во-вторых, значение признака для выживания внутри популяции зависит от того, насколько большой вклад вносит данный признак в успех размножения.

Термин стоимость выживания сходен с термином приспособленность. **Приспособленность** - это мера способности генетического материала сохранять себя в процессе эволюции. Это зависит не только от способности животного к выживанию, но также и от скорости размножения и жизнеспособности потомства. Термин «стоимость выживания» в применении к выживанию особи, а термин «приспособленность» - для обозначения долгосрочного успеха размножения.

Оценка значения поведенческих признаков для выживания в какой-то степени конъюнктура, поскольку мы не располагаем прямым методом измерения давления отбора в прошлом. Как мы уже видели, одной из трудностей при толковании Результатов сравнительных исследований является то, что причиной различий между видами послужили события, происходившие очень давно. Однако мы можем ставить перед собой вопросы о современном давлении отбора, и один из путей делать это - проведение экспериментов. Классическим примером такого экспериментального подхода является исследование, проведенное Тинбер-

геном и его коллегами (Tinbergen et al., 1962) по удалению яичной скорлупы обыкновенной чайкой *Larus ridibundus*. Многие птицы после вылупления птенца избавляются от пустой яичной скорлупы. Это осуществляется разнообразными способами, но обычно скорлупа либо давится и втоптывается в гнездо или поедается родителями, либо подбирается и уносится прочь (Thompson, 1942). Обыкновенная чайка подбирает скорлупу клювом, затем, пролетев некоторое расстояние, выбрасывает ее; обычно это происходит в течение нескольких часов после вылупления. Хотя удаление скорлупы занимает всего лишь несколько минут, на это время чайка оставляет гнездо незащищенным и птенцы становятся доступны хищникам. Поэтому удаление скорлупы из гнезда, очевидно, должно нести в себе значительную ценность для выживания, раз родители идут на такой риск.

Тинберген и его коллеги рассмотрели с различных сторон возможную пользу, которую могли получить чайки в результате удаления яичной скорлупы. Например, острые края скорлупы могут поранить птенцов, скорлупа может облепить непроклюнувшиеся яйца и заключить таким образом птенцов в ловушку, скорлупа может быть помехой для насиживания, внутренняя сторона скорлупы может стать субстратом для размножения болезнетворных организмов, а ее белизна может привлечь внимание хищников.

Результаты предварительной работы дали исследователям несколько ключей. Во-первых, обыкновенные чайки удаляют из гнезда не только яичную скорлупу, но и многие другие предметы такого же размера, даже те, которые не напоминают скорлупу ни в каком отношении, т. е. практически любые посторонние предметы. Во-вторых, эта тенденция имеет место не только во время вылупления птенцов, но также и на протяжении ряда недель до и после него. Следовательно, вряд ли эта реакция связана с ранением или болезнью только что вылупившихся птенцов. В-третьих, моевки, как мы уже видели, никогда не удаляют из гнезда яичную скорлупу. Все вместе эти наблюдения позволяют предположить, что основная функция удаления яичной скорлупы из гнезда обыкновенной чайки - это защита от хищников посредством сохранения маскировки гнезда. Гнезда моек недоступны для хищников, но они, по-видимому, удаляли бы яичную скорлупу, если бы она могла поранить птенцов. У обыкновенной чайки эта реакция проявляется задолго до и после вылупления птенцов, что имеет смысл для защиты от хищников, а не для поведения, непосредственно связанного со здоровьем птенцов.

Для проверки гипотезы, согласно которой удаление яичной скорлупы способствует сохранению маскировки гнезда, Тинберген и его коллеги провели серию экспериментов. Они выкладывали яйца россыпью (метрах в 20 друг от друга) на земле недалеко от колонии чаек. Это место выбрали, чтобы избежать искажения результатов, вызванного защитным поведением чаек. В некоторых экспериментах выкладываемые куриные яйца окрашивали как яйца чаек. В других случаях выкладываемые яйца чаек маскировали кусочками растений (возле некоторых клали скорлупу яиц) или окрашивали в белый цвет. После выкладывания яиц вели наблюдение из укрытия и подсчитывали число яиц, обнаруженных и унесенных типичными гнездовыми хищниками, такими, как черная ворона (*Corvus corone*) и серебристая чайка (*Larus argentatus*). Результаты показали, что нормальные куриные яйца обнаруживали гораздо чаще, чем искусственно замаскированные куриные яйца. Точно так же яйца обыкновенной чайки, окрашенные в белый цвет, оказались более уязвимыми, чем неокрашенные яйца обыкновенной чайки. Яйца с помещенной рядом яичной скорлупой также были гораздо более уязвимыми для хищников, нежели яйца, не отмеченные таким образом.

Тинберген и его коллеги обнаружили также, что черная ворона быстро приучается ассоциировать разбитую яичную скорлупу с наличием яиц. Сначала они показали, что вороны не обращают внимания на пустую яичную скорлупу, положенную отдельно. Затем они клали яичную скорлупу рядом с настоящими яйцами, и некоторые из них похищали вороны. Когда впоследствии яичную скорлупу выкладывали отдельно, вороны уделяли ей особое внимание и тщательно обследовали все поблизости. В общем, результаты экспериментов достаточно убедительно свидетельствуют о том, что наличие разбитой яичной скорлупы вблизи гнезда обыкновенной чайки делает это гнездо более уязвимым для хищников, так как в этом случае

его легко заметить с воздуха. Кроме того, если гнезда легко обнаружить по разбитой яичной скорлупе, то вороны и другие хищники вскоре научаются использовать ее как ключ для поиска яиц или птенцов. Интересно, однако, что чайки не выбрасывают скорлупу немедленно, а ожидают около часа, прежде чем сделать это. Тинберген предположил, что эта отсрочка дает птенцам время обсохнуть.

После этого они делаются более крепкими, лучше замаскированными, и хищнику их гораздо труднее проглотить.

Экспериментальный подход к анализу значения признаков для выживания можно комбинировать со сравнительным подходом, как, например, в исследовании функции игл у колюшек, проведенном Тинбергеном и его коллегами (Tinbergen et al., 1957). В пресных водах Европы обитают два вида колюшек - трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus*) и девятииглая колюшка (*Pugosteus pungitius*): их могут поедать окунь (*Perca fluviatilis*) и щука. Полагают, что иглы колюшек обеспечивают им некоторую защиту от хищников, и чтобы проверить это, Тинберген и его коллеги провели эксперименты, в которых сравнивали колюшек с рыбами таких же размеров, но без колючек, такими, как голянь, плотва, красноперка и серебряный карась.

Эксперименты, проводимые в большом аквариуме, включали наблюдения за хищным поведением окуня и щуки и реакциями жертвы. Исследователи наблюдали, что щука и окунь обычно пытаются схватить свою жертву за голову, но это им не всегда удается. Они без труда заглатывали хвостом вперед голянь, но не могли таким способом справиться с колюшкой и обычно выплевывали ее, но тотчас же опять пытались схватить. Атакованные колюшки растопыривали колючки и старались держаться головой в сторону от хищника. Некоторым колюшкам, уже схваченным, удавалось вырваться, особенно если хищник пытался манипулировать жертвой для того, чтобы заглотать ее головой вперед.

В смешанной стайке из голянь и колюшек и щука, и окунь чаще поедали голянь, что частично объяснялось более частым нападением хищников на жертвы без игл, а частично тем, что часть колюшек после поимки выплевывалась или им удавалось вырваться трехиглые колюшки выживали чаще, чем девятииглые, в основном из-за того, что их иглы гораздо больше.

В некоторых опытах окуню и щуке предлагали колюшек с обрезанными иглами. Такие рыбки выживали гораздо менее успешно, чем интактные колюшки. Это подкрепляет основной вывод, вытекающий из проведенных экспериментов, что иглы колюшек действительно обеспечивают некоторую защиту от хищников. Различия между трехиглой и девятииглой колюшками велики, и эти эксперименты показали, что трехиглые колюшки выживают больше, чем девятииглые. Как же тогда девятииглые колюшки или другие рыбы без защитных игл могут выжить в природе? Сравнение местообитаний и поведения трехиглой и девятииглой колюшек помогло частично ответить на этот вопрос. Самец трехиглой колюшки строит гнездо на субстрате, относительно свободном от водорослей, а его брачная окраска ярко-красная. Самец девятииглой колюшки строит гнездо среди густых водорослей, а его окраска во время сезона размножения черная. Таким образом, девятииглая колюшка частично компенсирует относительный недостаток защиты маскировочной окраской, условиями местообитания и поведением.

## 2.2. Оценка смертности

Сравнительное и экспериментальное исследование стоимости выживания - это непрямой способ получения данных, свидетельствующих о действии естественного отбора. Более прямой подход состоит в том, чтобы оценить смертность, причиной которой является конкретное давление отбора. Например, Круук (Kruuk, 1964) исследовал хищническое и защитное поведение обыкновенной чайки (*Larus ndibundus*)

Как уже говорилось, эти чайки гнездятся на земле большими колониями, где они могут подвергаться нападению различных хищников. Некоторые из них, такие, как другие чайки, вороны и ежи, поедают только яйца и птенцов. Другие, в том числе соколы, горностаи, лисы

и человек, опасны как для взрослых, так и для их потомства Сапсан нападает только на взрослых птиц. Круук (Kruuk, 1964) установил, что реакции чаек зависят от вида хищника. Они могут улететь от сапсана, но при появлении человека, лисицы, горностаия или сокола их поведение оказывается амбивалентным. Чайки улетали от гнезда, но начинали воздушные атаки на хищника. Они не улетали от других чаек, ежей или ворон, а сами нападали на них, если те подходили близко к гнезду.

Эти различия в реакциях на хищников в высшей степени адаптивны. Если чайка покидает гнездо, она оставляет яйца или птенцов только под защитой окраски, что не имеет значения, когда нападёт сапсан, который опасен только взрослым птицам чайки остаются на гнезде и защищают потомство от ежей и хорьков, которые опасны только для яиц и птенцов. Энергично атакуя этих хищников, чайки не только отпугивают их от колонии в данном конкретном случае, но и удерживают от посещения колонии в будущем. Круук (Kruuk, 1964) обнаружил, что вороны избегают колонии, а ежи не оставляют попыток проникнуть туда, особенно ночью. При встрече с лисицей или человеком чайки сталкиваются с такой проблемой: бросить гнездо - значит подвергнуть опасности потомство, а защищать гнездо - самим подвергаться опасности. В ситуации такого типа нужно тонкое равновесие между издержками и выгодами, и чайки, по-видимому, находят в этих случаях приемлемый компромисс.

Кроме прямой реакции на хищников чайки могут защищать себя различными непрямыми способами. Паттерсон (Patterson, 1965) показал, что выбор места для гнезда и время откладки яиц являются важными факторами, влияющими на успех размножения. Паттерсон заметил, что большая часть обыкновенных чаек на исследуемой им территории образовывала очень плотные колонии, в которых гнезда располагались примерно в метре друг от друга. Однако некоторые чайки гнездятся более чем в ста метрах от колонии. Он показал, что есть заметная разница в успехе размножения птиц, которые гнездятся внутри колонии и вне ее. Очевидно, должны быть какие-то преимущества при гнездовании внутри колонии. Чтобы исследовать их, Паттерсон проследил развитие почти 800 гнезд и обнаружил, что у чаек, гнездящихся в центре колонии, успех размножения выше, чем у чаек, гнездящихся ближе к краю, если судить об этом успехе по числу выкормленных птенцов.

У обыкновенных чаек наблюдается тенденция синхронизировать откладку яиц, но и здесь существует естественное разнообразие. Некоторые птицы откладывают их гораздо позже, чем большинство. Паттерсон обнаружил, что успех размножения тесно связан с временем откладки яиц. Наиболее успешно размножались те птицы, которые откладывали яйца одновременно с большинством, тогда как у других, отложивших яйца позже, гибель яиц и птенцов была выше. Вообще хищничество является самой обычной причиной потерь птенцов и яиц (Patterson, 1965). Более успешное размножение птиц, которые откладывают яйца одновременно объясняется, по-видимому, тем фактом, что это приводит к сверхизобилию пищи для хищников (Kruuk, 1964). *Хищникам трудно использовать внезапное увеличение потенциальной пищи на протяжении короткого времени, если их популяция приспособилась к низкому уровню ее доступности.* Таким образом, у чаек, откладывающих яйца одновременно, меньше вероятность подвергнуться нападению хищников, чем у чаек, дающих большую долю доступной пищи в результате откладки яиц в другое время.

Паттерсон (Patterson, 1965) обнаружил, что успех размножения не связан с плотностью расположения гнезд, а это означает, что птицы, гнездящиеся в колонии, размножаются более успешно не вследствие более плотного расположения гнезд, а вследствие большего числа соседей, которых беспокоит хищник. Этот вывод подкрепляется наблюдением Круука (Kruuk, 1964), что чайки часто объединяются в совместных атаках на хищников и отгоняют их от самой населенной части колонии.

Самки ящерицы *Uta stansburiana* сохраняют территорию, и в одном исследовании (Tinkle, 1969) было обнаружено, что у тех ящериц, которые владеют большей территорией, большее число потомков достигает половой зрелости, чем у тех, которые владеют меньшей территорией. В качественном отношении территории были сходны, следовательно, главной причиной этой корреляции, вероятно, было количество пищи на каждой территории.



### 2.3. Дарвиновская приспособленность

Для любой популяции животных характерно наличие изменчивости среди особей, и, следовательно, некоторые размножаются успешнее других. *Говорят, что особи, которые дают больше **разнообразных** потомков, обладают более высокой дарвиновской приспособленностью.* Приспособленность особи зависит от ее способности доживать до репродуктивного возраста, успешного спаривания, плодовитости образовавшейся пары и вероятности произведенных потомков доживать до репродуктивного возраста.

Приспособленность генотипа в дарвиновском смысле можно измерить числом рождающихся потомков, причем оценку выживаемости различных поколений следует производить на одной и той же стадии жизненного цикла. Приспособленность особи должна изменяться с возрастом из-за возможных возрастных репродуктивных изменений. В этом отношении Фишер (Fisher, 1930) впервые привлек внимание к важности понятия **возрастная репродуктивная ценность** (age-specific reproductive value); эта величина представляет собой величину вклада данной особи в увеличение числа особей следующего поколения от настоящего момента до своей смерти.

Возраст, в котором животное должно становиться в идеале половозрелым и способным к размножению, зависит от эволюционной стратегии. В непредсказуемых условиях обитания естественный отбор обычно благоприятствует раннему созреванию, а большому числу потомков остается только заботиться о самих себе. В более стабильных условиях лучшая стратегия - позднее созревание и тщательная забота о немногочисленном потомстве.

**Приспособленность самки** включает жизнеспособность и плодовитость, а **приспособленность самцов** - жизнеспособность и половую потенцию. Способность к спариванию - наиболее важный аспект половой потенции, и следовательно, этот аспект связан с половым отбором

### 2.4. Совокупная приспособленность

**Индивидуальная приспособленность** животного представляет собой меру его способности оставить жизнеспособное потомство. Естественный отбор определяет, какие признаки животного обеспечивают ему большую приспособленность. Однако эффективность естественного отбора зависит от разнообразия генотипов в популяции, т. е. относительная приспособленность любого генотипа зависит от других генотипов, имеющих в популяции, так же как и от других условий обитания.

Концепцию приспособленности можно применить к отдельным генам, рассматривая сохранение конкретных генов в генофонде от одного поколения к другому. Ген, который увеличивает успех размножения животного, несущего этот ген, тем самым увеличивает свое представительство в генофонде. Этот ген может изменять морфологию или физиологию животного так, что оно становится способным переносить неблагоприятные климатические и другие условия среды или изменять его поведение так, что животное добивается большего успеха в уходе за потомством при размножении или выращивании молодняка. Ген, который влияет на поведение родителей, способствуя проявлению родительской заботы, вероятно, будет представлен в потомстве, причем сам этот ген, вероятнее всего, появится у других особей. В самом деле, может возникнуть ситуация, при которой ген оказывает вредное действие на животное, несущее его, но увеличивает вероятность сохраниться в потомстве. Очевидный пример этого - ген, который заставляет родителей подвергать опасности собственную жизнь в попытках сохранить жизнь потомства. Как мы увидим далее, это одна из форм альтруизма.

**Совокупная приспособленность** иногда приравнивается к простой весовой сумме различных коэффициентов родства животного. Так, иногда это рассматривается как сумма индивидуальной приспособленности животного и приспособленности родственников, уменьшенная в соответствии с коэффициентом родства. В этом показателе учитываются все потомки данного животного, и хотя он может быть полезным для практических целей, он не

согласуется с первоначально предложенным показателем Гамильтона (Hamilton, 1964). Таким образом, совокупная приспособленность часто определяется неправильно (Grafen 1982).

При ее определении следует исключать тех прямых потомков животного, которые существуют благодаря помощи, полученной от других, и включать тех потомков родственника, чье существование есть результат помощи, оказываемой данным животным этому родственнику (Grafen, 1984).

## 2.5. Приспособленность в естественных условиях обитания

Существуют два альтернативных способа описания естественного отбора.

- В популяционной генетике единицей отбора считается ген, и число репликаций гена максимизировано естественным отбором. Поскольку логика этого подхода весьма привлекательна, его иногда можно использовать, чтобы осветить некоторые аспекты поведения животных (Dawkins, 1976), но в действительности он не очень подходит для исследователей поведения отдельных животных.

- Эквивалентный подход - это считать каждое отдельное животное единицей отбора, а совокупную приспособленность - количественным показателем, максимизированным естественным отбором (Dawkins, 1978). Для практических целей успех размножения отдельной особи хорошо отражает ее совокупную приспособленность (Grafen, 1982).

На практике природные условия обитания так сложны, что чрезвычайно трудно измерить изменения приспособленности, обусловленные поведением. Существуют два основных подхода к решению этой проблемы:

- это попытка тщательно определить затраты и выигрыши, связанные с поведением в природной среде.

- прямо измерить изменения в успехе размножения, которые вызваны определенными типами поведения.

При изучении приспособленности в природных условиях обычно приходится пользоваться показателем успеха спаривания или успеха размножения. Эти показатели дают лишь приближенное значение приспособленности, поскольку в них не учитывается жизнеспособность потомков.

## 3. ЭВОЛЮЦИЯ АДАПТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ

Биологи-эволюционисты пытаются объяснить, каким образом путем естественного отбора жизнь достигла той степени развития, которую мы наблюдаем сегодня. Чтобы объяснить существование конкретного генетического признака, они высказывают предположения по поводу того, что было до появления этого признака. Затем постулируют, что какой-то редкий ген появился у отдельной особи или что такой же ген был привнесен иммигрантом и что особи, несущие этот ген, стали обладателями данного признака. Затем они задаются вопросом, какие условия среды будут благоприятствовать распространению этого гена в популяции. Если естественный отбор благоприятствует этому гену, то у особей, генотип которых содержит упомянутый ген, приспособленность увеличится. Можно сказать, что этот ген вторгся в популяцию. В этой главе мы рассмотрим, как аргументы такого рода можно использовать при изучении поведения животных.

### 3. 1. Эволюционные стратегии

Чтобы сохраниться в популяции, ген не только должен выдержать конкуренцию с другими генами генофонда, но и выдержать вторжение других мутантных генов. Действительно эволюционные биологи, рассуждая о конкретной эволюционной ситуации, часто постулируют вторжение гипотетических мутантов, чтобы выяснить, устоит ли данная теория при наличии конкуренции. Перед тем как вникать в детали этой процедуры, рассмотрим несколько примеров.

Высокая степень соответствия животного его окружению может быть результатом отбора по признакам, которые позволяют животному избегать хищников или хищникам оставаться незамеченными и нападать из засады на приближающуюся жертву. Этот тип стратегии иногда принимает форму удивительного сходства между животным и растением, с которым оно обычно связано. Например, напоминающий лист кузнечик *Arantia rectifolia* может сидеть неподвижно с плотно сжатыми крыльями, имитируя лист, или, сидя на листе, может держать крылья расправленными и казаться частью листа (Edmunds, 1974). Эти маскировочные позы считаются защитой против хищников. Наоборот, богомол *Phyllocrania paradoxa* может замаскироваться точно так же, но его маскировка будет частично защитной и частично агрессивной, поскольку он сидит неподвижно, поджидая свою жертву, чтобы схватить ее.

Существуют разные формы мимикрии, из которых наиболее иллюстративна **бейтсовская мимикрия**. При этой форме мимикрии животное имитатор напоминает модель которая ядовита или неприятна на вкус для хищника. Для животного-модели такая мимикрия бесполезна, но, судя по экспериментальным данным, имитаторы в конечном счете получают преимущество, поскольку хищники не отличают имитатора от модели.

Иногда ряд ядовитых видов имеет одинаковую предупреждающую окраску. Эта форма мимикрии называется **мюллеровской мимикрией**; она дает преимущество всем видам-участникам, поскольку, когда хищник научается избегать один вид, он будет избегать и все виды-имитаторы.

В случае бейтсовской мимикрии предупреждающая окраска хищника одного вида-модели имитируется другим видом-имитатором. Это будет выгодно в случае, если хищники не в состоянии отличить имитатора от модели и если животные-имитаторы не будут встречаться слишком часто по сравнению с моделями. Если модель неприятна на вкус для хищника, то имитатор выигрывает, поскольку хищники, по-видимому, будут избегать как модели, так и имитатора. При этом животному-имитатору не нужно нести расходы на выработку отпугивающих веществ. В некоторых случаях одной модели могут подражать несколько видов, и тогда существует опасность, что хищники будут выбирать больше животных-моделей, чем могли бы.

Пытаясь проследить эволюцию такого состояния, биолог должен постараться рассчитать последствия возможных комбинаций частот различных генотипов в популяциях модели и имитатора.).

Таким образом, в естественных популяциях все же имеется некоторое число данаид, поедающих малоядовитые виды молочаев и съедобных для птиц; эта форма мимикрии называется **автоимимикрией** – наличие определенной части популяции данного вида с другими признаками (неядовитость) (Brower, 1969). В некоторых местностях отношение автоимитаторов и модели составляет 3:1, и все же хищники избегают их поедать.

Если переход к нетоксичной диете имеет генетическую основу, а не просто случаен, то такое изменение можно считать **эволюционной стратегией**. Таким образом, эволюционным биологам иногда полезно считать, что гены применяют какую-либо стратегию, чтобы увеличить свою частоту за счет других генов, даже если в действительности вся эта процедура проводится пассивно естественным отбором.

### 3.2. Эволюционно-стабильные стратегии

**Эволюционно-стабильная стратегия (ЭСС)** - это стратегия, которую нельзя улучшить какой-либо другой возможной альтернативной стратегией при условии, что достаточное число членов популяции приняло ее. Это иной способ утверждения того, что наилучшая стратегия для особи зависит от стратегий, принятых другими членами популяции. Поскольку это же самое относится и ко всем особям в популяции, настоящую ЭСС никакой мутантный ген успешно внедрить не может. Рассмотрим в качестве примера вопрос конфликтов и оценки соперников. Животные, которые используют стратегию избегания ненужных конфликтов, обычно получают эволюционное преимущество. Эту идею можно формализовать следующим

щим образом: предположим, что в популяции представлены два типа стратегий:

- стратегия ястреба, которая состоит в том, чтобы сражаться до гибели или ранения соперника, даже если есть риск получить ранение самому,
- стратегия голубя, которая заключается в угрозах и Демонстрации силы наряду с избеганием серьезных конфликтов

Эти две стратегии - крайние примеры того, что может существовать в реальной жизни.

Еще одна стратегия, возможная в данном случае - это так называемая *стратегия хозяина*, в которой каждая особь ведет себя как ястреб, являясь хозяином территории, и как голубь, вторгаясь на чужую территорию.

## ЛЕКЦИЯ 4. ПОЛОВОЙ ОТБОР

### 1. ПОЛОВОЙ ОТБОР

#### 2. АЛЬТРУИЗМ

#### 3. СТРАТЕГИЯ ПОЛОВ И СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

### 1. ПОЛОВОЙ ОТБОР

В 1871 г. Дарвин опубликовал работу «Происхождение человека», где рассматривается половой отбор, на который он ссылался в «Происхождении видов» (1859) как на форму естественного отбора. Согласно Дарвину (1871), половой отбор зависит от преимуществ, которые определенные особи получают перед другими особями того же пола и вида, причем эти преимущества касаются только размножения. Дарвин доказывает, что окончательный выбор полового партнера делают самки и что особые украшения и способы ухаживания самцов служат им «не для того, чтобы быть лучше приспособленными к выживанию в борьбе за существование, а для того, чтобы получить преимущество перед другими самцами, и эти признаки они передают потомкам исключительно мужского пола». Дарвин обнаружил, что существуют два пути, с помощью которых самец может получить преимущество перед другими самцами.

Во-первых, они могут конкурировать непосредственно друг с другом в поединках или каких-либо других формах ритуального противоборства, теперь это называется *внутриполовым отбором* (отбором внутри пола).

Во-вторых, самцы могут соперничать опосредованно, привлекая самок особыми демонстрациями и украшениями; это так называемый *межполовой отбор* (отбор между полами).

#### 1.1. Внутриполовой отбор (соперничество самцов)

Прямое соперничество можно видеть у самцов благородного оленя, аборигенного для Европы. Рога благородные олени меняют каждый год, и осенью во время гона самцы вызывают друг друга на поединок за обладание самками, у которых нет рогов и которых победившие самцы собирают в гаремы. Самки практически лишены возможности выбирать половых партнеров, поскольку самцы защищают свои гаремы от потенциальных соперников. Клаттон-Брок, и его коллеги провели тщательное исследование этого вида на острове Рам. Самцы вызывают друг друга на поединок ревом (Clutton-Brock, Albon, 1979); сначала звуки издаются нечасто, а затем частота их увеличивается. Тот, кто вызывает, обычно отступает, если владелец гарема ревет чаще. Полагают, что эти соревнования в реве позволяют самцам оценивать друг друга, так как самец должен быть в хорошей форме, чтобы хорошо реветь. Если вызывающий самец способен соревноваться в реве с владельцем гарема, они сближаются и начинают ходить друг перед другом, что позволяет соперникам лучше оценить друг друга, особенно размеры тела. Множество встреч кончается на этой стадии, но некоторые переходят в собственно поединок. Олени сцепляют рога и толкают друг друга. Эта схватка довольно опасна, и каждый самец примерно в 25% случаев бывает серьезно ранен во время поединка.

Обычно более крупный самец побеждает, однако, если один из соперников ослаблен предыдущим ранением или измотан гоним, его может вытеснить более молодой самец.

У старшего, более крупного самца обычно и рога больше, и это дает ему преимущество в поединке. Однако кроме этого преимущества рога не дают почти ничего, что способствовало бы выживанию. Поскольку у оленей рога полностью развиваются только к брачному сезону, а у олених они не отрастают совсем, представляется маловероятным, чтобы они были важны для защиты от хищников. Кроме того, для их роста оленю каждый год требуется большое количество таких веществ, как соли кальция и фосфора, поэтому отрастание рогов ложится тяжелым бременем на обмен веществ оленя. Представляется вероятным, следовательно, что по крайней мере в отношении рогов преимущества при внутривидовом отборе перевешивают давление естественного отбора.

Соперничество между двумя самцами включает как схватку, так и оценку друг друга. Схватка рискованна, поскольку животные могут ранить друг друга; к тому же она отвлекает животное от проявления других важных видов поведения. Например, пока владелец гарема сражается, другие самцы могут увести некоторых из его неохраняемых самок. Хотя победа в схватке может дать значительные преимущества, они могут быть сведены на нет риском лишиться самок или будущего боевого потенциала. Поэтому неудивительно, что естественный отбор привел к эволюции способов оценки боевого потенциала соперников. Немного смысла ввязываться в драку, в которой определено будешь бит, и животные, которые избегают ненужных драк, будут иметь эволюционное преимущество. Вопрос оценки прямо связан с половым отбором и заслуживает здесь особого обсуждения.

Один способ оценить вероятность того, что соперник выиграет схватку, - это найти непосредственные свидетельства боевых возможностей соперника - таких, как размеры тела и оружие. Это может показаться достаточно простым. Однако естественный отбор может благоприятствовать обманщикам. Если животное искусственно преувеличивает, например, размеры тела, то это может заставить соперника отказаться от схватки.

Один из способов для самца обойти возможные обманы - основывать свою оценку на тех признаках, которые хорошо коррелируют с действительными размерами тела и физическим состоянием, таким, как рев благородного оленя, упоминавшийся ранее. Точно так же два самца могут участвовать в ритуальных испытаниях силы, которые не приводят к настоящей схватке и ранениям. Такие поединки характерны для многих видов. Например, некоторые жуки ограничиваются тем, что толкают друг друга, при этом обычно побеждает более крупный из них. Буйволы (Sinclair, 1977) и снежные бараны (Geist, 1971) атакуют друг друга и с грохотом бьются лбами в ритуальном испытании силы.

Один из путей определения вероятности того, что соперник выиграет поединок - это оценка его агрессивной мотивации или стремление к атаке. Например, у многих животных изменяется поза, что отражает их мотивационное состояние. Однако такие демонстрационные позы ставят перед эволюционистом вопрос, на который трудно ответить; *почему естественный отбор не благоприятствует обману*. Казалось бы, что гусь, который принимает позу, показывающую высокий уровень агрессивности, имеет преимущество перед соперниками, даже если он и слабый боец. Такое вводящее в заблуждение поведение передавалось бы следующему поколению в большей степени, чем правдивое поведение, поэтому доля обманщиков в популяции возрастала бы. Однако в какой-то момент эти сигналы обесценились бы, поскольку они уже не несли бы в себе полезной информации, так как в популяции стало бы слишком много обманщиков.

Хотя результат внутривидового отбора в основном определяется соперничеством самцов, это соперничество не всегда определяется самками. Например, у морских слонов (*Mirounga angustirostris*) самцы соперничают весьма интенсивно и часто дерутся. Когда самец пытается спариться с самкой, она громко протестует, привлекая таким образом внимание других самцов, находящихся неподалеку, и они стараются помешать этому. Вероятно, самцу удастся успешно спариться только в том случае, если он доминирует и может отогнать соперников. Самка своими протестами усиливает конкуренцию между самцами и обеспечи-

вает себе самого сильного. Таким образом, хотя самка и не делает прямого выбора, ее поведение опосредованно приводит к такому результату. Если самка не протестует, то невелика вероятность того, что копуляция будет прервана, и в этом случае у самцов более низкого ранга будет больше шансов на успех.

### 1.2. Межполовой отбор (выбор самок)

Дарвин утверждал, что преимущество поведения, эволюционировавшего посредством полового отбора, заключается главным образом в удовлетворении выбора самок. Однако он не объяснял, почему такое предпочтение самок возрастало или поддерживалось внутри популяции.

Существует много примеров, когда украшения самцов и их поведение при ухаживании эволюционировали в результате полового отбора. Самцы, которые добивались большего успеха в привлечении самок благодаря особым признакам, по-видимому, становились отцами большего числа потомков, чем менее привлекательные самцы, и таким образом передавали свои признаки следующему поколению. Ясно, как самцы получали преимущество, приобретая привлекательные черты, но трудно сказать, почему самки должны были получать преимущество, выбирая самцов с признаками, безразличными для выживания и даже, возможно невыгодными с точки зрения естественного отбора. Например, отрастание огромного хвоста у павлина (*Pavo cristt*) требует больших затрат как питательных веществ, так и энергии. Он, вероятно, мешает спастись от хищника и иными словами, это-помеха. Почему тогда самки павлина не предпочитают спариваться с самцами, у которых наиболее крупный хвост.

Фишер (Fischer, 1930) предложил более популярное объяснение межполового отбора. Он обратил внимание на то, что самки, которые спариваются с привлекательными самцами, по-видимому, имеют и привлекательных сыновей при условии, что привлекающие признаки наследуются. Эти сыновья в свою очередь будут успешно привлекать самок размножаться. Поэтому у любой выбравшей полового партнера из сексуальной привлекательности, вероятно, будет больше внуков, чем у которой спаривается с менее привлекательным самцом.

Дарвин считал, что самка выбирает полового партнера, тогда как самцы соревнуются, стараясь привлечь ее внимание. Это обычно справедливо в отношении всего царства животных, однако имеются и исключения. Обычно самка вносит наибольший вклад в процесс размножения. Она обеспечивает развивающихся зародышей питанием и может посвящать большую часть своего времени заботе о детенышах. Можно ожидать, что перед тем, как сделать такой большой вклад, самка предпримет определенные меры предосторожности. В особенности важно, чтобы она спарилась с самцом своего вида, который способен в полной мере выполнить свои функции и обеспечить ее потомков ценными для выживания признаками.

Однако у некоторых видов значительный вклад в размножение вносят самцы. У трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus*), например, самец определяет территорию, которую защищает от других самцов. Он строит гнездо и ухаживает за каждой зрелой самкой, которая заплывает на его территорию. Если самка откладывает в гнездо икру, то самец оплодотворяет ее и затем энергично изгоняет эту самку со своей территории. Забота об икре и молоди целиком лежит на самце. Хотя между самцами и существует конкуренция за территорию и самок, они выбирают, каких самок пускать на свою территорию. Только самкам, готовым к метанию икры, разрешается приблизиться к гнезду. Таким образом, выбор полового партнера частично принадлежит самцу. Однако для самца важнее всего защита от набегов других самцов, старающихся украсть икру и разрушить гнездо (Wootton, 1976). Таким образом, любая ошибка при определении, кто вторгся на его территорию, может иметь для самца серьезные последствия. Самка колюшки также может производить выбор, и некоторыми исследователями показано, что самки предпочитают откладывать икру в гнезда самцов, где она уже есть (Ridley, Rechten, 1981).

### 1.3. Половой диморфизм

Дарвин (1871) был убежден, что различия между полами (*половой диморфизм*) -это результат полового отбора.

В случае межполового отбора нам, очевидно, следует ожидать, что представители разных полов будут различаться по морфологии и поведению. Как мы видели, соперничество самцов приводит к отбору таких признаков, как большие размеры тела, оружие и агрессивность, которые помогают их обладателям в конкуренции за самок, меньших, чем самцы, по размерам, менее агрессивных и невооруженных.

В случае межполового отбора довод Дарвина заключается в том, что у самцов развиваются особые украшения и поведение, которые привлекают самок и которые поэтому сохраняются благодаря половому отбору. Поскольку самцы конкурируют за благосклонность самок, самки могут выбирать из примерно равноценных самцов, и поэтому самки не подвергаются селективному давлению на половую привлекательность. Хотя некоторые виды дают хорошие примеры таких доводов, ряд вопросов все еще ждет ответа. Почему половой диморфизм обычен у моногамных видов, которыми является большинство птиц и у которых возможности для самок выбирать полового партнера жестко ограничены по сравнению с полигамными видами? В какой степени половой диморфизм определяется половым отбором и в какой степени -естественным отбором?

Со времени Дарвина на эти вопросы пытаются найти ответы. Однако в последнее время подход изменился. Вместо попыток объяснить различия между полами половым или естественным отбором *мы можем предположить, что признаки пола в значительной степени асимметричны, и тогда искать эволюционные последствия, вытекающие из этого основного факта.*

Основной признак полового размножения состоит в том, что оно включает в себя слияние двух гамет, которые образуют зиготу, а из нее развивается новая особь. У самцов образуется много маленьких спермиев, а самки продуцируют большие яйца в относительно малом количестве. Хотя и то и другое, возможно, требует приблизительно одинаковых энергетических затрат, разница в количестве гамет означает, что спермин должны конкурировать за возможность оплодотворить яйцо. Самец может повысить успех размножения, оплодотворяя много самок, с относительно небольшими затратами на каждую самку. Успех размножения самки при этом зависит от числа и жизнеспособности яиц, которые она производит.

- Самка может придерживаться стратегии производства большого числа яиц, вкладывая немного в каждое и откладывая их в условиях, в которых по крайней мере у некоторых есть шанс быть оплодотворенными и в конечном счете выжить.
- Другой путь - производить меньше яиц и вносить больший вклад в каждое яйцо, таким образом увеличивая шанс каждого выжить, и в этом случае можно ожидать, что самка будет очень осмотрительно выбирать себе партнера, так как она слишком много потеряет при неудовлетворительном партнерстве.

В мире животных можно обнаружить оба крайних типа этих стратегий. Однако большинство видов придерживаются какого-либо промежуточного типа, при этом наилучшая стратегия для вида определяется в основном его экологическим окружением. Трайверс (Trivers, 1972) первым связал половое соперничество с размерами затрат на воспроизведение потомства. Он использовал термин *родительский вклад*, чтобы количественно оценить необходимое время и ресурсы, затрачиваемые на выращивание каждого потомка. Трайверс говорил, что «там, где один пол вкладывает значительно больше, чем другой, представители последнего будут конкурировать между собой за возможность спариваться с представителями первого».

Острота конкуренции зависит, однако, от ряда факторов. Многое, очевидно, зависит от относительного числа самцов и самок, готовых к размножению, которое в свою очередь зависит от соотношения самцов и самок в популяции (соотношения полов) и всей системы размножения, типичной для данного вида.

Половой диморфизм может усиливаться в результате отбора способности самцов привлекать самок и конкурировать с соперниками. Однако существует ряд других путей, по которым могли эволюционировать различия между полами.

Большинство птиц моногамны, и возможностей для полового отбора у них немного. Теоретически, половой отбор должен иметь у них небольшое значение, хотя у многих таких видов половой диморфизм хорошо выражен (Selander, 1972). Считают, что эти различия определяются экологией питания. У всеядных видов, таких, как домовый воробей (*Passer domesticus*), самка и самец не различаются по величине клюва и размерам черепа, поскольку это связано с перекрыванием типов пищи, используемой обоими полами. Но что касается пищевой специализации, то конкуренция между полами может уменьшиться, если состав кормов у них будет разный. Это было бы преимуществом у размножающихся пар с ограниченной территорией.

Таким образом, морфологические различия между полами могут быть результатом различий в адаптациях, связанных с питанием. У большинства моногамных птиц самцы немного больше самок. Предполагается, что это различие должно определяться социальным доминированием, но оно может быть связано и с экологией питания.

#### 1.4. Половой отбор у человека

Дарвин (1871) признавал, что у представителей различных человеческих рас имеются значительные сходства и различия, половой отбор в эволюции различий между расами человека играют более важную роль, чем естественный отбор.

Дарвин, вероятно, недооценивал важность естественного отбора, особенно в отношении адаптации человека к разному климату. Люди, которые населяют жаркие районы с повышенной инсоляцией, обычно темнее тех, кто живет в холодных условиях, и у них обычно более длинные и тонкие конечности. У обитателей холодных областей носовые проходы уже, что помогает уменьшить потери тепла из легких. У эскимосов и индейцев Аляски, представителей монголоидной расы, обнаружено заметное увеличение притока крови к руке, когда ее опускают в холодную воду.

Оценить значение различий в пигментации кожи оказалось делом более трудным. Темная окраска кожи предполагает обитание в жарком климате, однако из этого правила есть и многочисленные исключения, например индейцы Южной Америки (Dobzhansky, 1972). Многие ученые придерживаются мнения, что генетические различия между расами у человека незначительны по сравнению с различиями между человеком и человекообразными обезьянами. Некоторые из этих различий, такие, как большие размеры мозга и вертикальное положение тела, без труда можно объяснить естественным отбором. Однако другие, такие, как отсутствие волос на теле, объяснить труднее.

Проведенный анализ (Maynard Smith, 1958) показывает, что **степень полигамии** - важный фактор в определении эффективности полового отбора в человеческом обществе. Статистические исследования городских мужчин с очевидностью показали, что при выборе супругов наблюдается активное предпочтение (ассортативный подбор пар) по физическим признакам, таким, как физическая конституция, и по психологическим признакам, таким, как умственное развитие и музыкальные способности (Parsons, 1967).

Другой способ оценить роль полового отбора в прошлой эволюции человеческого общества - сравнить человека с другими приматами. Самцы и самки приматов могут различаться по массе тела, окраске волосяного покрова, размерам скелета и вторичным половым признакам. Этот половой диморфизм больше заметен у человекообразных обезьян и человека, чем у мартышек (Crook, 1972). Некоторые различия между полами могут определяться естественным отбором и зависеть от разницы в ролях самцов и самок. Например, различия в скелетах мужчин и женщин обусловлены прежде всего более развитой мускулатурой мужчин и тем фактом, что таз женщины должен давать ей возможность рожать детей с большой головой. Среди наших отдаленных предков женщина со слишком узким родовым проходом



или мужчина, слишком слабый для тягот охоты, вскоре были бы элиминированы естественным отбором.

Современные брачные отношения в разных сообществах варьируют от строгой моногамии до разных форм полигамии. В некоторых сообществах брачные отношения подчиняются строгим правилам и запретам, выработанным в процессе их развития. В других они относительно свободны от социального контроля. Некоторые авторы придерживаются взгляда, что половой отбор был чрезвычайно важен в эволюции ранних стадий человека (Fox, 1972), однако другие авторы более осторожны (Caspari, 1972). Представляется вероятным, что люди все более приближались к моногамии в ответ на увеличивающиеся требования к заботе о детях. Среди приматов у людей период развития от рождения до половой зрелости намного дольше. Трудно представить, как человеческие младенцы могли бы успешно достичь половой зрелости без тесного сотрудничества родителей. Если наши примитивные предки были полигамными, тогда половой отбор, очевидно, был более эффективным, чем сейчас, и это может объяснить некоторые различия между человеком и другими приматами, такие, например, как отсутствие волос на теле (Crook, 1972).

## 2. АЛЬТРУИЗМ

Альтруистическое поведение какой-либо особи (донора) выгодно для других особей (реципиентов), однако донору в данном случае приходится расплачиваться снижением своей приспособленности. В эволюционной биологии альтруизм определяется по его влиянию на возможность выживания независимо от мотивации или намерению, которые лежат в основе альтруистических действий.

Строго говоря, эволюционное значение альтруизма можно рассматривать только в том случае, если подходить к нему с позиций индивидуальной приспособленности. Альтруистический акт увеличивает индивидуальную приспособленность реципиента и одновременно уменьшает индивидуальную приспособленность донора. В некоторых обстоятельствах, как мы увидим дальше, естественный отбор может благоприятствовать такому поведению.

Естественный отбор будет благоприятствовать альтруистическому поведению при двух основных условиях:

- 1) если увеличение приспособленности реципиента превышает затраты донора (снижение приспособленности) на величину, большую их коэффициента родства,
- 2) если затраты особи-донора на помощь особи-реципиенту невелики, и донор впоследствии сам рассчитывает на помощь реципиента. На этот второй аспект естественного отбора как форму альтруизма, которая могла бы развиваться между неродственными особями, впервые обратил внимание Трайверс (Trivers, 1971).

Существуют и другие объяснения альтруистического поведения. Наиболее известно объяснение с позиции *группового отбора*. В данном случае утверждается, что естественный отбор благоприятствует поведению, уменьшающему приспособленность донора, если это поведение полезно данной группе или виду в целом.

Основная проблема, возникающая при объяснении альтруизма с позиций группового отбора, - это возможность мошенничества. Представим, например, популяцию кроликов, члены которой не предупреждают друг друга о приближающейся опасности. Предположим, что в этой популяции появляется некий ген, который заставляет кролика - его носителя - стучать лапами по земле, если он почувствует опасность. Этот стук служит другим кроликам сигналом быть настороже, но он также привлекает внимание и хищника. Таким образом, оказывается, что кролик, который барабанит, подвергает себя опасности, а соседям это выгодно. Допустим, что этому «барабанщику» удастся передать свои гены потомству до того, как его съест хищник, тогда в популяции небарабанящих кроликов возникнет субпопуляция «барабанщиков». Поскольку такие сигналы выгодны группе, аргументы с точки зрения группового отбора свидетельствуют о том, что барабанящая группа будет меньше страдать от

хищников, чем небарабанящая. Хотя «барабанщики» подвергают себя опасности, привлекая внимание хищников, кролики, оказавшиеся поблизости, успевают скрыться. Таким образом, хищник поймает только одного кролика, тогда как осторожный хищник может совершить несколько нападений за одну охоту и поймать в небарабанящей популяции не одного кролика.

Однако эта ситуация эволюционно нестабильна, так как кролик в барабанящей группе, у которого нет «барабанящих» генов, не станет подвергать себя опасности, обнаружив хищника, тем не менее он будет получать пользу от предупреждающих сигналов, издаваемых другими членами группы. Этот кролик стал бы обманщиком и получил бы преимущество перед другими членами группы. Большой репродуктивный успех кроликов-обманщиков означал бы, что «барабанящие» гены постепенно элиминировались бы из барабанящей популяции. Для того чтобы обойти теоретические аргументы такого рода, были предприняты различные попытки, но ни одна из них не нашла поддержки у эволюционных биологов (см. Grafen, 1984).

### 2.1. Отбор родичей

Естественный отбор благоприятствует генам, которые обеспечивают проявление альтруистического поведения по отношению к особям, генетически родственным альтруисту. Джон Мэйнард Смит (J. Maynard Smith, 1964) ввел термин *отбор родичей*, чтобы отличать этот тип отбора от группового отбора. Некоторые авторы (например, Wilson, 1975) ошибочно определяют отбор родичей как частный случай группового отбора. На самом деле отбор родичей - это особое следствие отбора генов (Dawkins, 1976).

Степень распространения альтруистического поведения среди других особей зависит от наличия генов альтруизма у этих особей, т. е. от коэффициента родства между рассматриваемыми животными. Животные так или иначе должны направлять свое альтруистическое поведение на своих родственников, а не на посторонних животных. Этого можно достичь двумя основными способами. Первый из них - узнавание своих родственников. Второй - просто результат совместного проживания с родственниками.

Исследования общественных животных показывают, что они часто тесно взаимосвязаны (Brown, 1975). В частности, это справедливо для птиц, которые проявляют заботу не только о своих птенцах. У перелетных птиц редко наблюдается совместное выведение птенцов, и альтруистическое поведение менее развито (Brown, 1975). Объединение при выращивании потомства имеет место у общественных птиц и некоторых млекопитающих, и это, по-видимому, наиболее распространенная форма альтруизма кроме родительской заботы. (Мы обсудим совместное выращивание потомства позже в этой главе.)

Альтернативная стратегия для альтруистов - узнавать своих родственников и ограничивать альтруистическое поведение отношением к ним. Известно, что такое распознавание родственников существует у некоторых видов, и часто благодаря раннему опыту.

### 2.2. Забота о потомстве

Забота о потомстве - это одна из форм альтруизма. Затрачивая время и энергию на уход за детенышами, родитель увеличивает их приспособленность в ущерб своей собственной и оберегает теперешних молодых за счет возможного будущего потомства. Проявление родительской заботы заметно различается у разных видов и зависит от числа потомков, системы размножения и заботы о потомстве, проявляемой не родителями, а другими животными группы.

Самка обычно затрачивает больше времени и энергии на заботу о потомках, чем самец. Неравный вклад родителей в выращивание потомства можно рассматривать как проявление эволюционного противоречия, выражающегося в том, что каждый пол, заинтересованный в потомстве вообще, заинтересован и в минимизации своих затрат на необходимую родительскую заботу. Таким образом, если какой-либо ген у самца может так влиять на поведение животного, что груз родительской заботы перемещается на самку, то этот ген, ве-

роятно, станет более частым в популяции. И наоборот, если ген у самки повлияет на ее поведение без дополнительного риска для потомства так, что от самца потребуется увеличить свой вклад, тогда этот ген, очевидно, распространится в популяции.

Чтобы упростить обсуждение этого вопроса, используя негенетические термины, Трайверс (Trivers, 1971) ввел понятие *родительского вклада*, определяемое как любой вклад родителя в отдельного потомка, который увеличивает шансы этого потомка на выживание (и, следовательно, его репродуктивный успех) за счет способности родителей внести вклад в других потомков. Несомненно полезное, это определение скрывает в себе тот смысл, что прошлый вклад, внесенный родителями в воспитание потомства, может повлиять на будущее поведение.

Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1978b) пришел к выводу, что оптимальное поведение одного родителя зависит от того, что, скорее всего, будет делать другой. Поэтому мы должны искать пару стратегий: одну для самца, другую для самки, которые вместе образуют эволюционно стабильное сочетание. Например, если самка вырастила своего детеныша до стадии, когда он почти готов вести независимую жизнь, и оставляет его только для того, чтобы начать новый цикл размножения, - это плохая политика не только из-за произведенных в прошлом затрат, а из-за того, что шансы на выживание нового потомства будут ниже, чем у существующего. Однако если бы она могла возложить заботу по воспитанию молодняка на самца, тогда наилучшей стратегией для самки все же было бы начать новый цикл размножения. С точки зрения самца было бы лучше не заботиться о почти самостоятельном детеныше, заставляя, таким образом, самку делать это, поскольку в таком случае самец был бы свободен и искал бы другие возможности для размножения.

Наиболее обычная форма проявления заботы о потомстве у птиц, в которой участвуют оба родителя, - это добывание пищи для птенцов и иногда насиживание яиц. Например, у серебристой чайки обязанности по насиживанию яиц разделены поровну. Это необходимо, потому что яйца, оставленные без присмотра, могут легко стать добычей других чаек, и, следовательно, одна из птиц должна оставаться на яйцах, пока другая кормится. Вылупившиеся птенцы также легко могут стать жертвой хищников, и поэтому обычно одна из птиц их охраняет. В течение первых нескольких недель жизни птенцов родители очень заняты добыванием пищи и обычно теряют в весе.

Эволюция млекопитающих была направлена главным образом на развитие у самцов способности спариваться с возможно большим числом самок. У некоторых видов это привело к интенсивному соперничеству между самцами. Самки млекопитающих выкармливают детенышей молоком, поэтому, если бы самка оставляла детенышей, это, вероятно, не было бы ЭСС. У некоторых видов самцы добывают пищу для молодняка и защищают его от хищников. Некоторые приматы и хищники моногамны, и странно, что у этих видов в процессе эволюции не развилась способность к лактации у самцов, которые участвуют в выращивании потомства (Maynard Smith, 1977).

Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1978b) сформулировал основные положения, определяющие, будет или нет иметь место забота о потомстве и кто из родителей будет нести ее. Он перечисляет четыре меняющихся фактора:

- 1) эффективность, с которой заботу о потомстве осуществляет один из родителей, а не оба;
- 2) вероятность того, что самец, оставивший самку после оплодотворения, сможет спариваться еще;
- 3) насколько успешно самка может защитить потомство после появления его на свет;
- 4) уверенность самца в том, что данные конкретные яйца оплодотворены им.

Первый и третий факторы определяются в основном тем, насколько самка исчерпала свои ресурсы при продуцировании яиц. У некоторых видов увеличение приспособленности достигается откладыванием возможно большего числа яиц, тогда как другие откладывают гораздо меньше яиц, сохраняя тем самым некоторые ресурсы для заботы о потомстве. Второй фактор частично зависит от продолжительности сезона размножения, а частично - от на-

личия свободных самок. Четвертый фактор определяется частично способом оплодотворения, а частично способностью самца охранять самку от соперников. У самцов, которые охраняют самок непосредственно или защищая территорию, больше уверенности в их отцовстве, но меньше времени для поиска других самок.

### 2.3. Взаимный альтруизм

Альтруизм по отношению к родственникам можно рассматривать как некую форму эгоизма, определяемого соответствующими генами, поскольку копии этих генов, вероятно, имеются у родственников. Альтруизм мог бы также рассматриваться как форма эгоизма, если, совершая альтруистический акт, особь-донор будет уверена, что ей в свою очередь окажет помощь особь-реципиент. Проблема, связанная с эволюцией такой формы альтруизма, заключается в том, что особи-обманщики, которые только получают, но ничего не отдают, были бы в выигрыше.

Возможно, обману можно было бы противостоять, если бы животные проявляли альтруизм только к тем особям, которые, вероятнее всего, ответят взаимностью. Например, Пэкер (Packer, 1977) наблюдал, что, когда у самки павиана анубис (*Papio anubis*) наступает эструс, самец образует с ней супружескую пару. Он постоянно держится возле нее, ожидая возможности спариться, и охраняет ее от посягательств других самцов. Однако иногда соперник может попросить помощи третьего самца в попытках добиться доступа к этой самке. Пока самец-помощник вызывает самца-супруга на схватку, самец-соперник пользуется расположением самки. Пэкер показал, что этот альтруизм самца-помощника часто бывает вознагражден. И те самцы, которые чаще всего оказывают помощь, чаще всего и получают ее.

Такая ситуация, очевидно, дает простор для мошенничества. Особь, которая воспользовалась помощью, может отказаться помочь в свою очередь. Однако если возможности для такого взаимного (реципрокного) альтруизма предоставляются достаточно часто и если особи, участвующие в этом, знакомы друг другу, то отказывающееся от сотрудничества животное легко узнают и не помогают ему. Таким образом, чтобы естественный отбор благоприятствовал взаимному альтруизму, все особи должны иметь достаточно эффективные возможности для обмена «услугами», должны узнавать друг друга, помнить свои обязанности и иметь мотивы для взаимного альтруизма.

### 2.4. Кооперация

Кооперация, или сотрудничество, между животными обычно включает какую-то форму альтруизма. При кооперации между представителями разных видов называемой *симбиозом*, взаимоотношения строятся на взаимной основе. Например, многие виды тли обеспечивают себе защиту, кооперируясь с муравьями; муравьи в этом случае получают от тлей пищу.

Амфиприон (небольшая рыбка) прячется от хищников, плавая без всякого для себя вреда между щупальцами актиний. У этой рыбки выработалась устойчивость к стрекательным нитям актиний, и нет никакого сомнения, что актинии могли бы в процессе эволюции выработать эффективное средство против амфиприонов. Однако эти рыбы не причиняют актиниям вреда, а некоторые даже защищают своих актиний от хищников, таких, как рыбы-бабочки (*Chaetodon*), откусывающие у них кончики щупалец. Актинии также извлекают пользу из такого сожительства, питаясь остатками пищи этих рыбок. Таким образом, мы видим, что взаимоотношения между этими животными основаны на взаимной выгоде: актиния извлекает пользу, получая пищу и некоторую защиту от хищников, а амфиприон, его икра и мальки защищены от хищников и могут без помех развиваться между щупальцами актиний.

Кооперация между особями одного вида часто включает некоторые формы альтруизма. Совместная охота у гиеновых собак, львов и гиен обычно проводится родственниками. Гиеновые собаки (*Lycaon pictus*) обычно избирают в жертву животных, гораздо более крупных, чем они сами, таких, как зебра или гну. Они выбирают отдельное животное и преследуют его в течение долгого времени. Охота включает кооперацию при отборе жертвы и во время преследования ее. Во время погони лидеры могут меняться и таким образом делить

погони на длинной дистанции, бегущие сзади, иногда срезают пытаясь преградить путь жертве, делят на всех членов группы, возвращения домой взрослые час

Существуют различные способы извлечения пользы для размножающихся птиц. Они могут получить ценную помощь при уходе и выращивании потомства. Сравнение репродуктивного успеха родителей с помощниками и без них у 12 видов показало, что обычно помощники действительно помогают. Однако у пяти видов размножающиеся пары с помощниками занимали большую и лучшую территорию, чем пары без помощников. Таким образом, больший успех этих пар, возможно, вызван лучшим качеством территории. А быть может, большие группы (т.е. группы с помощниками) могут защищать большую территорию.

Помощники могут служить для страховки, т. е. они могут вырастить птенцов в случае гибели одного из родителей.

Опыт, полученный помощниками, увеличивает их шансы на успешное размножение в будущем. Если помощники состоят в близком родстве с производителями, тогда их будущее успешное размножение увеличит совокупную приспособленность этих производителей.

Привлечение или удержание помощников-важный способ увеличения размеров группы. Конкуренция между группами может означать, что большая группа лучше приспособлена к захвату и защите лучшей территории. Есть и другое преимущество большой группы, как, например, более быстрое обнаружение хищников, что увеличивает вероятность выживания всех членов группы.

Наличие помощников в группе может создавать и некоторое неудобство. Дополнительные птицы могут выбрать запасы пищи до такой степени, что вероятность успешного размножения пары уменьшится. Повышенная активность около гнезда может привлечь внимание хищников.

Неразмножающиеся птицы, становясь помощниками, могут извлекать разного рода пользу из своего положения: 1) они приобретают опыт выращивания потомства; 2) получают определенную выгоду от существования в группе; 3) увеличивают совокупную приспособленность, помогая родственникам; 4) наследуют часть территории родителей.

Если ни производители, ни помощники не получают никакой пользы, то такие взаимоотношения можно считать враждебными. Однако родители могут проявлять терпимость к помощникам, даже если их присутствие приносит вред, по причинам, обсуждавшимся в предыдущем абзаце. Помощники могут ничего не выиграть в течение короткого времени, но они в состоянии саботировать усилия размножающейся пары и в конце концов захватить эту территорию (Zahavi, 1974, 1976).

## **2. СТРАТЕГИЯ ПОЛОВ И СОЦИАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ**

Социальная организация у животных разных видов чрезвычайно различна: от простой кооперации между самцом и самкой до сложных сообществ, как у некоторых приматов. Одним из важнейших факторов, влияющих на социальную организацию вида, является система размножения данного вида. Чтобы понять разные системы размножения, нам надо оценить альтернативные эволюционные стратегии, возможные для самцов и самок.

### **3.1. Стратегия полов**

Самцы продуцируют огромное число мелких спермиев, а самки - относительно немного крупных яиц. Спермин испытывают сильную конкуренцию за возможность оплодотворить яйца, и самцы могут достичь наибольшего успеха в размножении, оплодотворяя много яиц при относительно небольших затратах на яйцо. Самка с самого начала вносит больший вклад в каждого потомка, и у большинства видов самки продолжают вкладывать больше, чем самцы, в доведение каждого детеныша до стадии, когда он способен выжить самостоятельно. Однако самка достигла бы более значительного успеха в размножении, если бы смогла заставить самца вносить больший вклад в выращивание их потомства, предоставив ей возможность отдать больше сил следующему поколению. А поскольку часто в инте-

ресах самца уменьшить свой вклад в воспитание потомства, между полами существует эволюционный конфликт.

Основная эволюционная проблема для самцов - привлечь самок при наличии конкуренции со стороны других самцов. Основная эволюционная проблема для самок - выбрать в качестве полового партнера такого самца, который обеспечит потомство наилучшими шансами на выживание и размножение. По-видимому, самка с самого начала имеет преимущество, так как она может отказаться от спаривания. Самец немногого может добиться, если самка его не принимает. Казалось бы, самец может заставить самку спариваться, однако обычно это довольно трудно, так как у большинства видов самка должна принять особую позу, чтобы копуляция стала возможна.

Самцы обычно остаются в выигрыше в каждом сексуальном взаимодействии с самкой, если спариваются с ней, тогда как самки не всегда выигрывают и могут даже заплатить снижением приспособленности (Parker, 1979). Поэтому для самок наилучшая стратегия быть скромной. Джордж Уильямс (Williams, 1966) описал ухаживание как спор между самцом, навязывающим товар, и самкой, не желающей его брать. Самке не надо было бы оставаться недоступной, если бы она прямо могла оценить приспособленность самца и его будущее поведение. Однако все, о чем самка может судить, это внешний вид самца и его поведение в настоящий момент.

Самка должна заставить самца проявить свою истинную натуру или повернуть дело так, чтобы его интересы совпали с ее интересами. Первая задача для самки - удостовериться, что ее потенциальный партнер - самец того же вида. Это важно и для самца, однако, как мы уже видели, самка в случае ошибки теряет гораздо больше. Естественный отбор благоприятствует особям с отчетливыми признаками и поведением, позволяющими идентифицировать их как представителей конкретных видов. Совокупность этих признаков и поведения *изолирующими механизмами* играет очень важную роль в ухаживании и называется, поскольку эти механизмы обеспечивают репродуктивную изоляцию между видами, снижая возможность гибридизации.

1. На арктическом побережье Канады обитают четыре близкородственных вида чаек. В некоторых местах все четыре вида сосуществуют в одной колонии, но при этом не скрещиваются друг с другом. Птицы чрезвычайно похожи и различаются только отметинами на концах крыльев и окраской окологлазничной области. Изменяя в эксперименте эти цветовые отметины, можно добиться спаривания разных видов (Smith, 1966).

2. Обширные исследования скрещивания различных пород домашних кур показали, что внешний вид птицы очень важен (Lill, 1966, 1968). Так, например, во время ухаживания петух обходит курицу вальсирующими движениями и при этом демонстрирует оперение. При согласии спариваться куры припадают к земле в типичной позе готовности. После этого петух делает садку. Поскольку куры оценивают своих партнеров в основном по внешнему виду, а не по различиям в поведении, экспериментальное изменение различных типов окраски петухов уменьшало их привлекательность для кур.

3. Известно, что самцы гуппи при ухаживании не делают различия в выборе самки, тогда как самки довольно строго выбирают партнера, основываясь на окраске самца и его поведении при ухаживании. Проводя эксперименты в аквариуме, Лили (Liley, 1966) обнаружил, что самцы видов *Poecilia picta* и *Poecilia reticulata* часто ухаживают и делают попытки спариться с самками и своего, и чужого вида. А готовые к спариванию самки принимали ухаживания самцов только своего, но не другого вида. Однако, если у самок не было выбора, в конце концов они спаривались и с самцами другого вида.

Оценка самца самкой облегчается, если самец может продемонстрировать, что он является собой достойный выбор. Некоторые исследователи полагают, что в этом отношении важную роль играет ритуальное кормление. Ритуальное кормление, во время которого самец подносит самке пищу или напоминающий пищу предмет, наблюдается у многих видов.

Как и в случае с оценкой боевых способностей, здесь трудно найти критерий качества самца, при демонстрации которых было бы невозможно смонтировать. Наилучшей страте-

гией самки в этом случае будет просто продлить или усложнить процесс ухаживания, так как это затруднит спаривание самца с другими самками, в особенности если сезон размножения короткий или мало свободных самок; иными словами, самцы, затрачивающие много сил и времени в процессе деятельности, предшествующей спариванию, такой, как ухаживание, строительство гнезда, защита территории, будут располагать *меньшими временными и энергетическими ресурсами, чтобы преследовать других самок*. Менее вероятно, что самец, уже затратив так много усилий на одну самку, оставит ее, вынуждая, таким образом, заботиться о потомстве в одиночестве. Более того, если самец утратит возможность спариваться с другими самками, он сможет увеличить свою приспособленность, только вкладывая оставшиеся ресурсы в свое потомство. Доукинс (Dawkins, 1976) назвал это «*ситуацией семейного счастья*».

У африканских страусов одни самки насиживают яйца, а другие не насиживают. Самец страуса удерживает большую территорию и строит что-то вроде гнезда на земле. Он спаривается с самкой, которая начинает откладывать в это гнездо яйца. В течение нескольких дней другие самки, которые могут спариваться, а могут и не спариваться с хозяином гнезда, начинают откладывать яйца в то же самое гнездо. Однако они не насиживают и не охраняют яйца, оставляя их на самца или его супругу. В конечном счете в гнезде может оказаться от 30 до 40 яиц, что слишком много для насиживания одной птицей. Насиживающая самка отодвигает некоторые яйца к краю гнезда, и они обычно гибнут, перегревшись на солнце, или их утаскивают хищники.

Бертран (Bertran, 1979) обнаружил, что самка страуса узнает собственные яйца и старается вытолкнуть из гнезда яйца других самок. Она обычно насиживает все собственные яйца и около половины яиц других самок. Насиживающая самка позволяет другим самкам откладывать яйца в ее гнездо, не пытаясь отогнать их. Очевидно, другие самки не связаны с ней тесным родством, так что ее терпимость нельзя объяснить отбором родичей. Самке, по-видимому, выгодно, чтобы ее кладка была окружена чужими яйцами. Хищники, совершающие набеги на гнездо (обычно шакалы и грифы), забирают лишь несколько яиц, так как каждое из них очень велико. Вероятность того, что яйца хозяйки будут похищены, снижается из-за наличия других яиц, в частности из-за того, что ее яйца собраны в середине гнезда. То же самое справедливо и в отношении самки страуса, окруженной выводком: возможно, она вынуждена заботиться о нескольких птенцах других самок, поскольку их присутствие уменьшает вероятность того, что ее собственных птенцов съедят хищники.

Альтернативная стратегия для самки страуса - сделать так, чтобы ее яйца насиживала другая самка, даже если шансы на их выживание невелики. Если откладывать большое число яиц в разные гнезда, то, возможно, такая стратегия и окупится, но она, очевидно, не является предпочитаемой стратегией, так как самки-паразиты часто остаются без самца или их потомство поедает хищники.

У некоторых видов самцы конкурируют не за доступ к самкам, а за оплодотворение. Иногда это называют *конкуренцией спермиев*. Например, самцы навозной мухи (*Scatophaga stercoraria*) конкурируют за самок, и иногда одному из них удается прогнать другого во время копуляции и занять его место. Паркер (Parker, 1978) показал, что, когда два самца спариваются с одной самкой, сперма второго самца оплодотворяет большую часть яиц. Паркер облучал самцов  $^{60}\text{Co}$ , что предотвращало развитие яиц в случае оплодотворения их спермиями этих самцов. Если облученный самец копулировал с самкой после того, как с ней спарился необлученный самец, то у самки развивалось только 20% яиц, а если до него - 80% яиц. Каким-то образом спермин второго самца вытесняют большинство спермиев первого самца.

Неудивительно, что у видов, у которых возможна конкуренция спермиев, самцы принимают определенные меры предосторожности. Многие млекопитающие совокупаются в уединении, избегая возможного вмешательства. Самец навозной мухи после копуляции сидит на спине самки и охраняет ее, пока та не отложит яйца. Некоторые насекомые после копуляции замазывают половое отверстие самки. Считают, что такие копуляционные пробки предотвращают последующее совокупление у некоторых водяных жуков, дневных и ночных

бабочек (Wilson, 1975). Эффективной копуляционной пробкой может служить продолжительное совокупление. Самец комнатной мухи остается в положении копуляции около часа, хотя большая часть спермы передается им самке в течение первых 15 мин. Некоторые ночные бабочки копулируют целый день. У мухи *Johannseniella nitida* самка съедает самца сразу после копуляции, оставляя только его гениталии, которые служат копуляционной пробкой (Wilson, 1975).

Альтернативные стратегии внутри вида могут использоваться самцами на разных стадиях развития, как в примерах, обсуждавшихся здесь. У некоторых видов отдельные самцы могут использовать обе стратегии.

У многих видов есть самцы, которые никогда не становятся доминирующими и никогда не владеют территорией. Они постоянно могут принимать альтернативные стратегии. Так, самцы турухтана, спаривающиеся на току, принимают альтернативные стратегии. Территориальные самцы терпимо относятся к светлоокрашенным самцам-сателлитам, вероятно, потому, что они привлекают самок к току. Каждый самец-сателлит затаивается вблизи конкретного участка и украдкой спаривается с самками, пока хозяин участка занят чем-нибудь другим. Тип самца в данном случае определен генетически, поэтому самцы не могут менять стратегию на другую на протяжении всей своей жизни.

### 3.2. Половая стратегия у человека

Половой отбор мог бы иметь большое эволюционное значение для человека в полигамном обществе, а при моногамии для выбора нового полового партнера имеется очень мало возможностей. Число строгих моногамов в человеческом обществе оценить трудно, при этом следует помнить, что именно рождение детей вне брака, а не сексуальная активность как таковая, имеют значение для эволюции. Антропологические оценки пропорции моногамных сообществ колеблются от 16 до почти 50%. Однако эти оценки большей частью отражают обычаи или официальные данные и могут скрывать истинное положение дел. Лишь несколько десятков видов млекопитающих моногамны, в том числе лисица, шакал, бобр, пять видов обезьян Нового Света и два вида человекообразных обезьян-гibbon и сиаманг (Passingham, 1982).

Особенности стратегии размножения человека включают значительные затраты на каждого из очень небольшого числа рождающихся потомков. Дети рождаются по одному, иногда по два, с интервалом около двух лет. Половая зрелость наступает поздно, и женщина может родить лишь несколько раз за всю жизнь.

Для того чтобы такая стратегия размножения была успешной, все родившиеся дети должны быть окружены большой заботой родителей. Матери трудно одной растить родившегося ребенка. В основном это результат беспомощности, свойственной человеческому младенцу, в сравнении с детенышами других приматов (Passingham, 1982). Мать шимпанзе, например, воспитывает детенышей в течение нескольких лет, при этом сохраняет свободу и обходится без всякой помощи. Детеныш держится за шерсть матери, поэтому она может питаться и держаться наравне с другими членами группы. Шимпанзе по-лигамны, и самцы не принимают участия в заботе о потомстве. Женщина же должна держать ребенка на руках, так как он не может держаться сам. Даже научившись ходить, ребенок не может быть на равных с другими членами группы.

Главная причина беспомощности человеческого младенца заключается в недоразвитости его мозга. Мозг человека в четыре раза больше, чем можно было бы ожидать для примата такой же величины. Сразу после рождения размеры мозга в значительной степени соответствуют размерам тела, но при этом мозг обеспечивает лишь часть функций. Ребенку требуется времени в два раза больше, чем детенышу гориллы или шимпанзе, чтобы достичь такой стадии развития, когда он может держаться на ногах. У новорожденного ребенка хватательный рефлекс развит настолько, что он может, уцепившись, даже висеть на чем-нибудь (McGraw, 1945), однако эта способность скоро исчезает. Детеныш обезьяны может висеть на матери, уцепившись за ее шерсть руками и ногами, а человеческий младенец не смог бы это-



го сделать, даже будучи достаточно сильным, так как ноги по строению не годятся для хватания и на матери слишком мало волос.

У женщины в процессе эволюции выработались другие механизмы для поддержания привязанности мужчины. *Так же как и у некоторых других приматов, но в отличие от других млекопитающих у женщины вместо эстральных циклов развился менструальный цикл.* Животные с менструальным циклом рецептивны большую часть времени в отличие от животных с астральным циклом, которые могут спариваться лишь в период овуляции. Постоянная сексуальная восприимчивость помогает поддерживать интерес мужчин. Кроме того, у женщин момент овуляции замаскирован в отличие от большинства млекопитающих, у которых он хорошо заметен. Это означает, что мужчина должен регулярно поддерживать половые сношения с одной и той же женщиной, чтобы обеспечить оплодотворение (Lovejoy, 1981). Он должен также оберегать женщину от посягательств других мужчин, если хочет быть уверенным, что именно он-отец ее детей.

Хотя мужчина обязан заботиться о благополучии своих детей, он мог бы, по-видимому, получить некоторый выигрыш от половых сношений на стороне, в особенности если велика вероятность того, что о его детях, рожденных другими женщинами, позаботятся другие люди. *Во многих странах придают большое значение установлению отцовства.* Женатый мужчина, который несет определенные родительские обязанности, теряет больше, чем его жена, если она рождает ребенка от другого мужчины. Ее генетическое родство с ребенком несомненно, так что материнской заботой она приносит пользу собственным генам. У мужчины нет такой уверенности, и он обычно оберегает свою жену от посягательства других мужчин. В некоторых странах невинность ценится очень высоко, особенно у невест. В других супружеская неверность наказывается, а проституция объявлена вне закона. В некоторых странах, где свобода половых отношений у женщин - обычное явление, собственность передается в наследство детям сестры мужа-главы семьи, а не детям жены. Дети сестры этого мужа несомненно связаны с ним генетическим родством, а некоторые из детей его жены могут быть ему неродными (Halliday, 1980).

Половые стратегии человека невозможно удовлетворительно объяснить только с эволюционной точки зрения. У людей имеются огромные возможности для нововведений, и значительная часть их закрепляется в качестве культурных традиций. В результате этого мы встречаем чрезвычайное разнообразие брачных обычаев в разных человеческих сообществах.

### 3.3. Система размножения и социальная структура

Успешная половая стратегия приводит к развитию определенной системы размножения, которая оказывает глубокое влияние на социальную организацию вида. Так, самец может максимизировать свою приспособленность, спариваясь с большим числом самок и становясь отцом большого числа потомков. Такая *полигиния-хорошая* стратегия при условии, что эти потомки доживут до половозрелости. Их выживание зависит от экологического окружения и от уровня затрат со стороны родителей, как самца, так и самки. У преуспевающего полигинного самца нет времени на заботу о своих потомках. Либо они должны родиться самостоятельными, либо самка должна быть в состоянии заботиться о них без его помощи. Полигиния обычно приводит к появлению нескольких преуспевающих самцов и большого числа самцов, не добившихся успеха. В этом случае гарем становится основным признаком социальной структуры, как у многих антилоп и оленей. Самцы соперничают за обладание самками, а молодые самцы вынуждены ждать удобного случая, чтобы спариться украдкой или вызвать доминантного самца на поединок.

Хотя полигиния необычна для пернатых, она часто наблюдается у выводковых птиц, таких, как фазаны, птенцы которых нуждаются в относительно небольшой заботе со стороны родителей. Птенцовую молодежь приходится выкармливать, и для успешного выживания птенцов обычно требуется участие обоих родителей. *Полиандрия*, при которой одна самка спаривается с двумя или более самцами, а самцы - только с одной самкой, описана у американских

якан (*Jacana spinosd*) (Jenni, Collier, 1972). Самки у них заметнее, склонны к территориальному поведению и доминированию в отличие от самцов. После спаривания самка откладывает яйца, которые насиживает исключительно самец. А самка в это время пытается найти другого самца, чтобы отложить следующую кладку.

### 3.4. Социальная организация приматов

У приматов велико разнообразие типов социальной организации, что отражает разнообразие их образа жизни и экологии. У многих видов полуобезьян, в том числе у лемуров, лори и долгопятов, источники пищи очень рассредоточены. Живут эти обезьяны на деревьях, питаются насекомыми, и активность у них большей частью ночная. Образ жизни у них одиночный, а социальные контакты осуществляются лишь во время ухаживания и спаривания.

Моногамные виды, такие, как белорукий гиббон (*Hylobates lar*), защищают территорию, как большинство моногамных птиц. Детеныши окружены большой заботой и остаются с родителями до половозрелости.

Приматы, обитающие в местах с более стабильными пищевыми ресурсами, образуют группы с несколькими самцами. Например, восточная горная горилла (*Gorilla gorilla beringei*), питающаяся листьями и стеблями лесных растений, имеет небольшие индивидуальные участки. Эти животные держатся маленькими группами, во главе каждой из которых стоит самец с серебристой полосой на спине, но в группу входят и другие самцы. Они не защищают свои участки, которые могут перекрываться с участками других групп.

Павианы, обитающие в саванне, такие, как павиан анубис (*Papio anubis*), обычно живут стадами, образованными самцами и самками. Доминантные самцы имеют преимущественное право доступа к самкам, пище и воде. Они объединяются против соперников для удержания своего социального положения и против других особей стада при защите кормящих матерей и детенышей. Доминантные самцы также объединяются при защите против хищников. Богатые местообитания обычно привлекают большое количество хищников, и объединение самцов является значительным преимуществом в таких условиях.

Сотрудничество является отличительной чертой поведения человека. Первобытные люди, очевидно, охотились вместе и делили добычу на всех (Isaac, 1978). Как и у других приматов, у человека существует разделение труда между полами. В сообществах шимпанзе охотятся самцы, тогда как самки гораздо чаще, чем самцы, собирают термитов (McGrew et al., 1979). В племенах туземцев, живущих и в наши дни охотой и собирательством, мужчины занимаются в основном охотой, тогда как женщины собирают растительную пищу (Lee, DeVore, 1968). Новорожденные у человека крайне беспомощны, так что женщины часто ограничены в своей трудоспособности. Человек не единственный вид с таким типом социальной организации. Самки гиеновой собаки (*Lycaon pictus*) некоторое время держатся в норах со щенками и целиком зависят в это время от совместной охоты самцов и от того количества мяса, которое принесено домой для дележки.

Человек уникален среди млекопитающих разделением труда внутри полов (Passingham, 1982). Различные индивидуумы играют разную роль, значительно увеличивая, таким образом, эффективность кооперации. Например, пигмеи племени мбути объединяются для охоты на слонов. Один человек останавливает слона спереди, в то время как второй сзади перерезает сухожилие на одной ноге, а затем на другой (Turnbull, 1966). Такие охотники общаются при помощи жестов, чтобы остаться незамеченными жертвой. Таким же образом первобытные люди могли достичь сложной кооперации, не пользуясь языком.

## Лекция 5. КООРДИНАЦИЯ И ОРИЕНТАЦИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ И ПОВЕДЕНИЕ В ИЗМЕНЧИВОЙ СРЕДЕ

1. КООРДИНАЦИЯ
  - 1.1. Координация
  - 1.2. Пространственная ориентация
  - 1.3. Принцип реафферентации
  - 1.4. Навигация
2. ФИЗИОЛОГИЯ И ПОВЕДЕНИЕ В ИЗМЕНЧИВОЙ СРЕДЕ
  - 2.1. Толерантность
  - 2.2. Акклиматизация
  - 2.3. Биологические часы
  - 2.4. Репродуктивное поведение и физиология
  - 2.5. Зимняя спячка
  - 2.6. Миграция
  - 2.7. Лунные и приливно-отливные ритмы
  - 2.8. Циркадианные ритмы и суточное распределение активности

### 1. Координация

Эффективная координация движения и локомоции зависят от информации, получаемой ЦНС о положении, напряжении и других состояниях мышц; эта информация поступает от внутренних органов чувств - мышечных веретен, сухожильных органов и суставных рецепторов. Кроме передачи информации об относительном положении конечностей и других органов движения эти органы чувств позволяют животным давать рефлекторные ответы на изменения, вызываемые внешними агентами или самим движением животного.

Рефлекторное поведение - самая простая форма реакции на стимулы. В норме рефлексы бывают автоматическими, произвольными и стереотипными. Внезапное изменение напряжения мышцы может вызвать автоматическую смену позы, а резкое изменение уровня освещенности - рефлекторное отстранение. Рефлексы могут быть относительно локальными, т.е. затрагивать одну конечность или какую-либо другую часть тела, но иногда в рефлекторную реакцию вовлекается все животное. Например, реакция вздрагивания у человека требует рефлекторной координации многих мышц. Точно так же рефлекс отстранения у беспозвоночных - полихет и различных моллюсков - охватывает все тело. Такие рефлексы запускаются гигантскими нервными волокнами, которые очень быстро передают сигналы всем участвующим в ответе мышцам, так что они сокращаются сразу и одновременно.

Рефлексы у позвоночных в норме автоматические, однако нередко они подвержены различным воздействиям через центральные синапсы. Так, с рефлексами позы часто взаимодействуют другие, несовместимые с ними рефлекторные механизмы. Если в двух рефлексах используются одни и те же мышцы, то эти рефлексы несовместимы, т.е. не могут протекать одновременно. Такие пары рефлексов несовместимы также неврологически в том смысле, что стимуляция одного рефлекса тормозит другой. Торможение обычно бывает **реципрокным** и составляет самую элементарную форму координации, когда одна активность полностью подавляет другую или подавляется ею. Этот тип реципрокного торможения характерен для ходьбы и других видов локомоции.

Вообще мышечная координация определяется двумя главными процессами центральной и периферической регуляциями. При *центральной регуляции* головной мозг дает точные команды, которые выполняются соответствующими мышцами. К такому типу, по-видимому, относится координация глотательных движений у млекопитающих (Doty, 1968). Центральная регуляция важна для координации многих выученных движений, требующих быстрой мышечной активности. Так, например, каракатица *Sepia* ловит мелких ракообразных двумя вытягивающимися щупальцами. Регуляция нападения делится на две фазы. Первая представляет собой направляемую зрением систему, в которой добыча приводится бинокулярно в фокус, и движения каракатицы следуют за движениями жертвы таким образом, что ошибка

«прицеливания» сводится к нулю. Когда фаза слежения завершена, щупальцы внезапно выбрасываются и схватывают жертву. Завершающая фаза такая быстрая (около 30 мс), что времени на зрительный контроль движения не остается. Это можно показать, выключив свет во время выбрасывания щупалец: все равно жертва будет поймана. Но если в это время добыча переместится, то каракатица ее не поймает; значит, это головоногое не способно корректировать свой бросок, используя зрительную обратную связь (Messenger, 1968).

Локомоторные ритмы часто генерируются центральными механизмами. Отведение электрической активности моторных и вставочных нейронов у насекомых выявило центральные регулирующие ритмы при ходьбе (например, Pearson, 1970; Burrows, Horridge, 1974), плавании (например, Kennedy, 1976) и полете (например, Wilson, 1968). Однако на точную структуру поведения часто влияют рефлексы и обратная связь с периферии. Так, устранение проприоцептивных сигналов снижает частоту взмахов крыльев у летящей саранчи, а действие ветра усиливает разряд мотонейрона (Wilson, 1968). По-видимому, периферические стимулы действуют на быструю ходьбу таракана меньше, чем на медленную ходьбу его родичей палочников (*Carausius*) (Wendler, 1966).

Периферическое управление координацией происходит посредством органов чувств, располагающихся в мышцах и других частях тела; эти органы чувств посылают информацию в мозг и тем самым влияют на его команды мышцам. Периферическая регуляция обычно осуществляется совместно с центральной. Например, при координации плавательных движений у рыб головной мозг посылает ритмические сигналы, которые волнами проходят по спинному мозгу, координируя ритмические движения плавников и хвоста. У кошачьей акулы (*Scyliorhinus*) при перерезке всех нервов, ведущих от мышц к головному мозгу, этот ритм исчезает, но если сохранить некоторые нервы, он продолжается. Следовательно, некоторая периферическая обратная связь, по-видимому, необходима для запуска центрального ритма (Gray, 1950). У хрящевых рыб (*Chondrichthyes*), в том числе у кошачьей акулы и у всех других акул и скатов, плавники производят небольшие независимые ритмические движения, но у костистых рыб (*Teleostei*) они при некоторых обстоятельствах ударяют с разной частотой. Хольст (Hoist, 1939, 1973) показал, что ритмы разных плавников могут влиять друг на друга, - это свойство он назвал «относительной координацией». Иногда ритм одного плавника подстраивается под себя ритм другого и доминирует над ним так, что движения происходят в фазу. В других случаях амплитуды движений плавников суммируются, уменьшаясь, когда плавники движутся со сдвигом по фазе и увеличиваясь при совпадении фаз.

У рыб и амфибий локомоция, по-видимому, находится под контролем главным образом эндогенных спинальных ритмов. Нет данных о специальном моторном контроле со стороны переднего мозга. Его удаление у рыб не меняет их позы или локомоции (Bernstein, 1970). У лягушек и жаб это вызывает общее снижение спонтанных движений, но электрическая стимуляция их переднего мозга не приводит к специфическим моторным эффектам. Средний мозг играет некоторую роль в моторной регуляции у рыб и амфибий. Электрическая стимуляция тенториума у жаб вызывает поворот головы, а также схватывание и проглатывание корма. У эволюционно более продвинутых позвоночных высший отдел головного мозга в большей степени способен контролировать движения, но автоматические компоненты локомоции по-прежнему регулируются прежде всего его стволом и спинным мозгом.

У млекопитающих **кортикоспинальный** тракт является самым важным проводящим путем, участвующим в произвольной регуляции движения. Он начинается в двигательной коре и проходит через средний мозг и мозговой ствол к спинному мозгу. Эта система, иногда называемая *пирамидной*, имеется у всех млекопитающих, за исключением очень примитивных однопроходных (например, утконоса и австралийской ехидны). У сумчатого кистехвостого кускуса (*Trichosaurus*) пирамидные аксоны доходят только до грудного отдела, где они иннервируют передние конечности. Задние конечности иннервируются экстрапирамидной системой.

**Экстрапирамидная система** включает все двигательные пути, не входящие в кортикоспинальную или пирамидную системы. Она считается более примитивной системой, чем

пирамидная. У животных со слабо развитой корой больших полушарий или вовсе лишенных ее базальные ганглии экстрапирамидной системы являются основными центрами моторного контроля. Они особенно хорошо развиты. У птиц, у которых практически нет коры, но стриатум крупнее, чем у млекопитающих. Таким образом, в ходе эволюции кора больших полушарий, по-видимому, стала вторым источником двигательной координации, действующим через пирамидную систему.

Другой важной для координации частью головного мозга позвоночных является мозжечок. Он участвует в **позных рефлексах** или в управлении движением косвенно, являясь контролером и координатором нервной активности при ориентации, сохранении равновесия и других тонких реакциях, связанных с регуляцией движения. Основная нейронная организация мозжечка одинакова во всех классах позвоночных - он претерпел меньше эволюционных изменений, чем любая другая часть головного мозга. Мозжечок получает информацию от органов зрения,

слуха, осязания, равновесия, о состоянии мышц и суставов. Он связан также с двигательными областями коры большого мозга. Кроме связей через таламус с двигательной корой он имеет двусторонние связи с сенсорными областями коры, которые играют важную роль в поддержании позы. Вертикальная поза не может сохраняться без зрительной, вестибулярной и проприоцептивной информации. Мозжечок сочетает зрительную и вестибулярную информацию о равновесии с информацией о сокращении соответствующих мышечных веретен и посылает необходимые команды мышцам, в особенности по эфферентным гамма-волокам. Таким образом, мозжечок осуществляет модулирующий тонкий контроль над мышечными сокращениями, связанными с поддержанием позы и со сложными координационными движениями, которые требуются для локомоции.

## 2. Пространственная ориентация

Ориентация всего тела животного в пространстве может быть основана на очень простых принципах, но иногда включает и весьма сложные механизмы. Эти простые принципы легче всего наблюдать на некоторых видах беспозвоночных. Френкель и Ганн (Fraenkel, Gunn, 1940) предложили классификацию, основанную на работе более ранних авторов и послужившую отправным пунктом для последующих обсуждений и обзоров (например, Adier, 1971; Kennedy, 1945; Hinde, 1970).

Самая простая форма пространственной ориентации - это **кинез**, при котором реакция животного пропорциональна интенсивности стимула, но не зависит от его пространственных свойств. Например, мокрицы (*Porcellio scaber*) стремятся скапливаться во влажных местах под камнями или упавшим деревом. Они активно движутся при низкой влажности и менее активно - при высокой. В результате мокрицы проводят больше времени во влажной среде, и их высокая активность в сухих местах повышает их шансы попасть во влажные условия. Сходное поведение наблюдается у пескоройки-личинки речных миног, активность плавания у которой изменяется в зависимости от интенсивности освещения (Jones, 1955).

Тип кинеза, при котором скорость локомоции связана с интенсивностью стимуляции, называется **ортокинезом**. Другой тип, наблюдаемый у плоского червя *Dend-rocoelum lacteum*, называется **клинокинезом**. При нем по мере усиления освещенности меняется скорость изменения направления (Ulliyott, 1936; Fraenkel, Gunn, 1940; Hinde, 1970).

При многих типах ориентации, обычно объединяемых в группу таксисов, животное направляется прямо к источнику стимуляции или прямо от него. Например, когда личинка комнатной мухи [*Musca domestica*] прекращает питаться, она ищет темное место для окукливания. При этом она уползает прочь от источника света, что называют «отрицательным фототаксисом». У личинки на голове имеются примитивные глаза, регистрирующие изменения освещенности, но не способные давать информацию о направлении, в котором находится источник света. Когда личинка ползет, она поворачивает голову из стороны в сторону. Если свет слева ярче, чем справа, менее вероятно, что личинка повернет голову влево. Таким образом, она скорее поползет вправо, т. е. подальше от источника света. В ответ на повышение

освещенности личинка усиливает скорость поворотов головы. Если свет над головой выключать каждый раз, когда она поворачивает голову вправо, и включать каждый раз при повороте ее влево, тогда личинка будет отворачиваться от освещаемой стороны, двигаясь по кругу вправо. Таким образом, хотя у животного нет дирекциональных рецепторов, оно способно к дирекциональной реакции. Такое же поведение наблюдается у одноклеточного эвглены с одним фоточувствительным «глазком» (Fraenkel, Gunn, 1940).

Ориентация путем последовательного сравнения интенсивности стимула требует поворотов. Обычно она называется **клинотаксисом**. У многих животных он проявляется в ответ на градиенты химических стимулов. Одновременное сравнение интенсивности стимулов, получаемых двумя или более рецепторами, дает возможность животному выровнять ее.

В результате оно переходит к **тропотаксису**, который позволяет двигаться прямо к источнику стимуляции или от него. Например, мокрица *Armadillidium vulgare*, живущая под камнями или упавшими деревьями, проявляет положительный фототаксис после периодов высыхания или голода. Благодаря двум сложным глазам на голове животное способно двигаться прямо к источнику света. Если же один глаз зачернить, оно движется по кругу. Это говорит<sup>0</sup> том, что в норме оба глаза уравнивают стимуляцию. При предъявлении двух световых источников мокрица часто начинает с того, что движется в среднем между ними направлением, а затем поворачивает к одному из них. Это происходит потому, что равная стимуляция обоих глаз достигается при движении либо точно между двумя источниками, либо прямо к одному из них. Отклонения от одного источника являются саморегулирующимися, а боковой свет игнорируется, потому что сзади и с боков глаза экранированы. В то же время отклонения от среднего " маршрута между двумя широко расставленными источниками могут привести к потере контакта с одним из них.

Животные с глазами, дающими благодаря своему строению информацию о направлении света, способны к **телотаксису** - форме дирекциональной ориентации, которая не зависит от одновременного сравнения стимуляции двух рецепторов. При двух источниках стимуляции животное движется к одному из них и никогда не избирает среднего направления; это показывает, что влияние одного из стимулов тормозится.

**Менотаксис** - это такая форма телотаксиса (Hinde, 1970), при которой ориентация происходит под углом к направлению стимуляции. Примером служит реакция на «световой компас» у возвращающихся в муравейник муравьев. Эти животные отчасти ориентируются по положению солнца. Медленно меняя его видимое положение при помощи зеркала, можно заставить муравьев соответственно изменить свой путь. Раньше полагали (Brun, 1914), что если муравьев (*Lasius niger*), возвращающихся домой, посадить на несколько часов в темный ящик, то при освобождении они сохраняют тот же угол движения по отношению к солнцу, что и до пребывания в ящике. Но затем стало очевидным (Jander, 1957), что муравьи делают поправку на перемещение солнца и по освобождении движутся в том же направлении. Такие компенсированные во времени компасные реакции продемонстрированы также у жука-навозника *Geotrupes sylvaticus*, прудовой водомерки *Velia currens* и медоносной пчелы *Apis mellifera*.

Тип ориентации, осуществляемый в этом случае, зависит как от природы внешних сигналов, так и - от сенсорного оснащения организма. Животное, воспринимающее лишь силу стимула, ограничивается ее последовательными измерениями в разных пунктах. Если внешние сигналы по своей природе имеют направленность, единственный односторонне экранированный рецептор может предоставить дирекциональную информацию.

Пространственная ориентация часто достигается сочетанием разных методов. Например, самцы некоторых бабочек привлекаются самками с помощью испускаемого самкой и распространяющегося по воздуху феромона. Этот запах разносится ветром, поэтому летящий самец должен учитывать движение воздуха. Бабочки в полете обычно пользуются зрительными ориентирами, чтобы контролировать свое продвижение относительно почвы. На маршрут животного в воздухе влияет направление ветра, что и определяет его окончательный путь. Результаты опытов с бабочками показывают, что угол полета меняется с концентраци-

ей запаха. В отсутствие запаха животное летает взад и вперед, не продвигаясь против ветра (т.е. под прямым углом к нему). Когда ветер приносит запах, угол полета увеличивается и животное движется зигзагами против ветра. Изменения направления связаны с границами запахового следа. При снижении концентрации запаха ниже определенного уровня, в частности у края его струи, животное начинает двигаться в противоположном направлении. Эти повороты не связаны с направлением ветра, а зависят от внутреннего эталона, или *идиотетической* информации. Таким образом в поисках полового партнера летящая бабочка использует сочетание зрительных, *анемотаксических* (связанных с ветром) и *идеотетических* ориентационных механизмов.

### 3. Принцип реафферентации

Высокоразвитая система ориентации должна быть способна отличать стимулы из внешнего мира от стимуляции, создаваемой самим животным. Так, например, что касается зрения, то у человека перемещение объектов во внешнем мире вызывает движение изображения по сетчатке, которое мы воспринимаем. Однако произвольное движение глаз тоже вызывает перемещение изображения на сетчатке, но оно уже не воспринимается. Каким-то способом мозг отличает перемещение изображения по сетчатке, независимое от животного, от перемещения, вызываемого движением самого глазного яблока.

Для объяснения этого явления предложены две теории-оттока и притока. Согласно теории оттока, основы которой заложил Гельмгольц (Helmholtz, 1867), команды глазным мышцам о движении глазного яблока сопровождаются параллельными сигналами, идущими к компаратору в головном мозгу. Здесь они сравниваются с приходящими зрительными сигналами. Согласно теории притока, созданной Шеррингтоном (Sherrington, 1918), рецепторы наружных глазных мышц посылают сообщения в мозговой компаратор при любых движениях глаз (рис. 14.10). В обеих теориях компаратор оценивает оба приходящих сигнала и определяет, соответствуют ли зрительные сигналы тому движению, которое следовало ожидать на основании второго сигнала. Если сигналы не соответствуют друг другу, значит, какая-то часть движения должна была быть вызвана внешними причинами.

Принцип реафферентации важен не только в отношении зрения, но также для контроля за положением конечностей, тела и т.д. Так, например, мы можем отличить движения руки, трясущей ветку дерева, от, возможно, таких же движений, возникающих, когда рука пассивно держится за ветку, раскачиваемую ветром.

### 4. Навигация

Самая сложная форма пространственной ориентации - это навигация. Она требует не только компаса, или дирекционального чувства, но и своего рода карты. Для иллюстрации рассмотрим опыт, проведенный Бейкером (Baker, 1981) для проверки того, может ли человек пользоваться магнитной информацией. Группа студентов была перевезена в небольшом автобусе от определенной начальной точки (дома) к некоторому секретному месту назначения. По приезде студенты должны были показать, в какой стороне находится их дом. Для точного ответа необходим внутренний магнитный компас, и Бейкер искал данные в пользу его наличия. Однако выполнение такой задачи требует также знания относительного положения обоих пунктов. Даже если бы студенты обладали точным магнитным компасом, они не могли бы указать, в каком направлении находится дом, без какой-нибудь карты.

При навигации важны три типа ориентации:

- 1) *пилотирование*, или прокладывание пути по знакомым ориентирам;
- 2) *компасная ориентация*, т. е. способность двигаться по определенному азимуту, не пользуясь ориентирами,
- 3) *истинная навигация*, или способность направляться к цели - дому или месту выведения потомства, - не пользуясь ни ориентирами, ни компасом.

В своих дальних миграциях птицы, вероятно, используют все три типа ориентации. Пердек (Perdeck, 1958, 1967) отлавливал молодых и взрослых скворцов, когда они пролетали через Нидерланды при своей первой осенней миграции, кольцевал их и перевозил на самолете

те в Швейцарию, т. е. на 750 км юго-восточнее их обычного миграционного пути. В норме скворцы мигрируют от своих гнездовых на Балтике к зимовьям в Бельгии, южной Англии и северной Франции. После перемещения в Швейцарию молодых скворцов ловили в Испании и южной Франции; это говорит о том, что они сохраняли нормальное юго-западное направление миграции. Но взрослых скворцов снова ловили в местах их обычных зимовок. Таким образом, взрослые скворцы внесли поправку на свое перемещение, тогда как молодые сохранили компасную ориентацию, характерную для их местной популяции. Молодые животные многих минирующих видов в первый раз достигают мест своих зимовок на основе врожденной информации о направлении на Цель и расстоянии до нее. Они не способны внести поправку на перемещение, потому что у них нет карты, необходимой для истинной навигации (Schmidt-Koenig, 1979).

Известно, что животные пользуются разного рода компасами, основанными на свойствах геофизической среды, например магнитным полем земли. Доказать, что определенное физическое свойство используется в качестве компаса, можно, продемонстрировав способность животного обнаруживать это явление и использовать его для ориентации в естественных условиях. Ввиду неуправляемой изменчивости природы проверять сенсорные способности лучше всего в лаборатории. Излюбленным методом исследователей навигации служит метод условных сердечных рефлексов. Этим и другими методами было показано, что голуби чувствительны к следующим стимулам:

**Внешнее давление.** Голубь чувствителен к изменениям атмосферного давления в пределах от 1 до 10 мм водяного столба, что соответствует изменению высоты менее 10 м (Kreithen, Keeton, 1974; Delius, Emmerton, 1978); благодаря такой сенсорной способности голубь обладает точным физиологическим альтиметром.

**Инфразвук.** Звук частотой менее 10 Гц называется инфразвуком. Человек не может слышать его, голуби же воспринимают частоты до 0,06 Гц. Инфразвук распространяется на очень большое расстояние, и такие его источники, как прибор, голуби могли бы использовать для навигации (Yodlowski et al., 1977; Kreithen, 1978).

**Запах.** Долго считалось, что у птиц слабое обоняние, но опыты с условными сердечными рефлексами (например, Hen-ton et al., 1966; Shumake et al., 1966) подтверждают результаты применения физиологических методов и показывают, что обоняние у голубей достаточно тонкое, чтобы служить при навигации. Такие же данные получены для других видов птиц (Schmidt-Koenig, 1979).

**Магнитный компас.** Ученые долго считали, что энергия геомагнитных явлений слишком мала для того, чтобы животные могли ее воспринимать. Теперь известно, что это не так, и у многих видов показаны реакции на магнитные поля. Хотя и раньше были указания на магнитную чувствительность у птиц (например, Merkel, Wiltshko, 1965), она долго вызывала сомнения, поскольку ее не удавалось показать в опытах с условными рефлексами на сердце. Но затем были получены положительные результаты не на привязанных, а на свободно передвигающихся голубях (Bookman, 1978).

Миниатюрные магниты обнаружены у бактерий, пчел и голубей. Хотя известно, что пчелы и голуби чувствительны к магнитным полям, не ясно, как магнитная информация воспринимается нервной системой. Имеются данные о том, что магнитные явления влияют на биологические часы пчел (Gould, 1980). У птиц чувство направления, по-видимому, связано со склонением магнитного поля Земли, и имеется предположение, что оно же важно для чувства карты у почтовых голубей.

**Солнечный компас.** Способность птиц использовать солнце как компас открыта Крамером (Kramer, 1951). Он приучал скворцов, находящихся в круглой клетке, искать корм в определенном азимутальном направлении. Все зрительные ориентиры были исключены, и видны были только солнце и небо. Птицы были способны находить нужный азимут в течение всего дня, что доказывает их способность делать поправку на движение солнца.

Биологические часы скворца можно искусственно «перевести» (Hoffman, 1954), поместив птицу в светонепроницаемое помещение с искусственным фотопериодом. Шмидт-



Кёниг (Schmidt-Koenig, 1958, 1960, 1961) в опытах с почтовыми голубями испытывал Действие такого перевода на 6 ч вперед и на 6 или 12 ч назад. Результаты, говорят о том, что ориентация птицы в экспериментальном аппарате была точно такой же, какую можно было ожидать, пользуясь в качестве компаса солнцем.

Показано, что солнечный компас голубей достаточно точен для навигационных целей при условии, что в течение путешествия птицы время от времени делают поправочные изменения. Однако связь азимута солнца с местным временем пригодна прежде всего для определения долготы, а с изменениями широты местонахождения наблюдателя меняется высота солнца над горизонтом. По некоторым данным опытов с инструментальными условными рефлексами, голуби могут достаточно точно определять изменения этой высоты. Имеются также данные, что они оценивают высоту солнца, измеряя скорее тени, а не само положение светила (McDonald, 1972, 1973). Действительно, размеры теней могут изменяться в шесть раз сильнее, чем высота солнца над горизонтом, но неизвестно, способны ли голуби использовать эту информацию вне помещения. Уайтен (Whiten, 1972) обучал голубей связывать высоту солнца с северным или южным направлением от дома. Его опыты показывают, что голуби способны сопоставлять эту высоту с прохождением меридиана, однако нет данных об использовании такой способности при навигации.

Некоторые исследователи (например, Matthews, 1955, 1968; Pennycuik, 1960) пробовали объяснить навигацию голубей, исходя из движения солнца. Теоретически информации достаточно для определения долготы (азимут солнца с поправкой на время) и широты (высота солнца над горизонтом в разное время), т. е. для построения эквивалента карты. Но это требует очень большой остроты зрения и точности увязывания движения солнца с временем. Большинство ученых сомневается в том, что голуби способны на такую точность (Schmidt-Koenig, 1979). Кроме того, способность летящего голубя определять высоту солнца никогда не была доказана, а между тем это весьма важно с точки зрения теорий навигации по солнцу.

**Звездный компас.** Если певчие птицы посажены в клетку в то время, когда обычно происходит их миграция, то они проявляют типичное дирекциональное миграционное беспокойство; ночью эта дирекциональность связана со звездами (Sauer, Sauer, 1955). Птицы были ориентированы под естественным звездным небом и под небом планетария. В то же время птицы следовали за смещением планетарного неба, и Эмлен (1972) обнаружил, что их ориентация была связана скорее с его вращением, чем с определенными созвездиями.

Наземному наблюдателю кажется, что звезды расположены на внутренней поверхности сферы, называемой **небесной сферой**. В каждый данный момент звезды расположены на небесной сфере определенным образом, причем образуемый ими рисунок движется так, что создает впечатление, будто эта сфера вращается. В действительности вращается Земля вокруг своей оси, проходящей через полюсы. Точка в северном небе, вокруг которой небесная сфера будто бы вращается, называется **северным полюсом** мира. Полярная звезда лежит очень близко к этому полюсу, и для практических целей ею можно пользоваться при определении направления на север от наблюдателя.

Методики условных сердечных рефлексов тоже были использованы для исследования восприятия птицами ночного неба. Получены данные, что кряквы (*Anas platyrhynchos*) научаются распознавать определенные расположения звезд (Wal-Iraff, 1969). Хотя такие картины потенциально сходны по своей информации с картой, имеющиеся пока сведения говорят о том, что звезды используются только как компас

**Поляризованный свет.** В нормальном неполяризованном свете световые волны колеблются одинаково во всех плоскостях. В поляризованном свете более сильные колебания распространяются в одной плоскости. При рассеянии неполяризованного солнечного света молекулами атмосферы происходит поляризация, максимальная для света, рассеянного под углом в  $90^\circ$  к солнечным лучам, а это значит, что поляризация распределена в небе определенным образом, причем ее распределение меняется в соответствии с положением солнца.

Было обнаружено (von Frisch, 1967), что ориентация пчел, выражаемая их танцем, зависит от положения солнца, даже когда оно скрыто тучами. Оказывается, пчелам достаточно

видеть только небольшую часть неба, причем нужная информация соответствует ультрафиолетовой части спектра. При пропускании ультрафиолетового света солнца через поляризирующий фильтр ориентация танца пчелы менялась в соответствии с углом поляризации.

## 2. ФИЗИОЛОГИЯ И ПОВЕДЕНИЕ В ИЗМЕНЧИВОЙ СРЕДЕ

### 1. Толерантность

Жизнь, весьма вероятно, возникла в море (Whitfield, 1976; Croghan, 1976). По сравнению с другими биотопами биоты морской среды сравнительно устойчивы. Флуктуации таких физических факторов, как температура и содержание кислорода, здесь невелики, поэтому внутренняя среда многих морских беспозвоночных мало подвержена нарушениям. Такие животные обычно являются конформерами в том смысле, что состояние их организма соответствует состоянию внешней среды и они не могут жить в изменчивых условиях. Так, например, соленость жидкостей тела у многих морских беспозвоночных такая же, как у морской воды (Baldwin, 1948; Barrington, 1968). У других животных, называемых *регуляторами*, функции организма сравнительно независимы от флуктуаций внешней среды. Эта способность послужила предпосылкой для заселения пресной воды и суши.

Каждый вид обладает своей характерной способностью переносить крайние значения внешних факторов, например температуры и влажности. На многих морских беспозвоночных действует изменение солености воды, потому что в жидкостях их тела в норме концентрация соли почти такая же, как в морской воде, и их ткани приспособлены хорошо функционировать именно в таких условиях. Если поместить их в менее соленую среду, вода извне будет осмотически поступать в их ткани. В более соленой среде произойдет обратное. Для животных, не способных контролировать проникновение воды в тело, условия существования соответствуют пределам переносимой солености.

**Среда обитания животного ограничена его толерантностью (устойчивостью).** Например, разные виды бокоплавов рода *Gammarus* приурочены к разным участкам эстуариев из-за своей разной солеустойчивости. *Gammarus locusta* весьма толерантен к соленой воде и встречается ближе к устью; у *Gammarus zaddachi* толерантность умеренная, и обычно он обитает в реке на участке от 13 до 20 км от моря. *Gammarus pulex* является настоящим пресноводным видом и полностью отсутствует в местах, где как-либо ощущается влияние прилива или соленой воды. В этом примере каждый вид переносит только ограниченные пределы солености и приспособлен отбором к условиям, в которых не живут другие представители этого рода.

У **конформеров** толерантность часто непосредственно связана с физиологическим состоянием животного. Например, если окружающая температура 40 °C для них смертельна, то это потому, что внутренняя температура около 41 °C вызывает биохимический распад. Но на толерантность к данному фактору влияют значения и других переменных среды. Действуя в совокупности, экологические факторы могут убить животное при интенсивностях, которые, взятые по отдельности, не были бы губительны для него. Так, например, для американского омара *Homarus americanus* температура в 32 °C смертельна при солености около 3% и содержании кислорода в воде 6,5 мг/л. Если содержание кислорода упадет до 2,9 мг/л, температурный предел выживания снизится до 29 °C.

**На** изменение пределов толерантное обычно называемое *повышением сопротивляемости*, сильно влияют длительность воздействия, степень изменения факторов среды и прошлая жизнь особи. Таким образом, очень постепенные изменения среды позволяют особи приспособиться к новым условиям.

Некоторые виды способны менять пределы своей толерантности в процессе акклиматизации. Так, например, мелкая древесная ящерица *Urosaurus ornatus* обычно выдерживает температуру до 43,1 °C. После содержания этих животных в лаборатории в течение семи-девяти дней при температуре 35 °C вместо более привычной для них температуры 22-26 °C оказалось, что средняя летальная температура повысилась до 44,5 °C.

## 2. Акклиматизация

Акклиматизация - это форма физиологической адаптации, которая позволяет животному изменить свою толерантность к факторам среды. Обычно термин *акклимация* применяют к экспериментам, в которых адаптация происходит по отношению к одному фактору, например к температуре. Термин *акклиматизация* обозначает комплекс адаптивных процессов, протекающих в естественных условиях.

Акклиматизация часто происходит в ответ на сезонные изменения климата. Так, сезонные изменения верхней летальной температуры у пресноводных рыб часто непосредственно коррелируют с изменениями температуры среды обитания. Поскольку поведенческие приспособления могут сделать акклиматизацию ненужной и наоборот, животные в природе используют самые разнообразные комбинации физиологических и поведенческих механизмов.

Феномен выбора температуры в значительной мере объясняет распределение рыб в природе; обычно они предпочитают температуру, к которой акклиматизированы (Fry, Nochachka, 1970). Такое приспособление имеет биологический смысл. Если бы медленные изменения физиологического состояния, обусловленные акклиматизацией, не сопровождалось соответствующими изменениями в поведенческих предпочтениях, то процессам акклиматизации могли бы противостоять механизмы поведения. Так, например, акклиматизации к холоду могла бы противодействовать тенденция к выбору более теплого климата. Если бы кратковременная возможность выбора теплой среды использовалась полностью, то значительная часть работы по акклиматизации к холоду пропала бы впустую. Очевидная альтернатива для животных состоит в предпочтении условий, к которым они акклиматизированы. Однако картина усложняется феноменом *предваряющего приспособления*, которым животное отвечает на некоторые свойства среды или на свои собственные биологические часы, подготавливая себя к климатическим изменениям.

Акклиматизацию, как правило, считают относительно медленным процессом по сравнению с быстрыми физиологическими приспособлениями животных в ответ на внезапные изменения внешней среды. Однако обычно существует целый спектр адаптивных процессов от быстрых физиологических реакций до медленной акклиматизации.

Учитывая сказанное выше, можно ожидать, что акклиматизация изменяет цель поведения. Некоторые данные говорят о том, что такое изменение действительно происходит. Например, золотистый хомячок (*Mesocricetus auratus*) начинает готовиться к зимней спячке, когда окружающая температура падает ниже 15°C. Такая подготовка включает ряд физиологических изменений, обеспечивающих акклиматизацию к холоду, и делает зимнюю спячку физиологически возможной при прочих благоприятных условиях, т. е. наличии материала для постройки гнезда и достаточного количества пищи для создания зимних запасов. Лабораторные опыты показывают, что у хомячков в период акклиматизации, предшествующий зимней спячке, развивается заметное предпочтение к низким температурам среды. Из трех вариантов: 8, 19 и 24°C - они выбирают первый. При пробуждении от зимней спячки возникает обратная ситуация, и хомячки активно стремятся в более теплые условия (Gumma et al., 1967). Как было показано на примере рыб, связь поведенческих, в частности температурных, предпочтений с акклиматизацией имеет биологический смысл.

Акклиматизационные изменения могут явиться прямой реакцией на изменения среды, однако они испытывают также влияние *цирканнуальных ритмов*. Так, морской полип *Campanularia flexuosa* обладает годичным циклом роста, развития и отмирания, который сохраняется и при постоянных лабораторных условиях. Известно, что у млекопитающих, в том числе и у человека, происходят сезонные изменения разных метаболических процессов (Reinberg, 1974), связанные, как полагают, с эндогенными цирканнуальными ритмами (Senturia, Johansson, 1974). Такие ритмы могли бы дать возможность животному адаптироваться физиологически еще до сезонных изменений среды.

## 3. Биологические часы

Животные обычно имеют дело с изменениями среды циклической природы - суточными, приливно-отливными, сезонными. Многие из них обладают некоторым внутренним ритмом, или часами, для "предсказания периодических изменений и подготовки к ним.

Существуют три основных способа синхронизовать физиологию и поведение с циклическими изменениями среды:

- 1) Прямой ответ на разные изменения во внешних (*экзогенных*) геофизических стимулах;
- 2) внутренний (*эндогенный*) ритм, синхронизирующий поведение животного с периодическими экзогенными изменениями-особенно с суточными или годичными;
- 3) механизмы синхронизации могут представлять собой сочетание обоих названных способов.

Животное может использовать многие свойства внешней среды для получения информации о течении времени. Движение солнца, луны и звезд, видимое наземному наблюдателю, дает сведения о времени суток, времени года и т. п. Известно, что многие животные пользуются информацией такого типа. Так, медоносные пчелы, живущие в Бразилии, используют солнце как компас при фуражировке. Их можно научить отправляться за пищей по определенному азимуту. Когда таких пчел перевозят из одной местности в другую, они продолжают искать пищу в том же направлении независимо от времени дня. Таким образом, пчелы, родившиеся в Бразилии, способны делать поправку на движение солнца против часовой стрелки. Но пчелы Северного полушария, перемещенные в Бразилию, вначале к этому не способны. Дело в том, что в Северном полушарии солнце представляется движущимся по часовой стрелке, и пчелы должны сначала приспособиться к измененным условиям Бразилии (Lindauer, 1960; Saunders, 1976).

**Циркадианными** (от лат. *circa*-около, *dies*-день) называют эндогенные ритмы, которые обычно короче суток, а **цирканнуальными** - эндогенные ритмы с периодом, как правило, менее 365 дней.

Многие животные сохраняют ритмическую активность и при изоляции в лаборатории, что говорит о наличии у них эндогенных часов. Однако при этом не исключено, что они реагируют на какой-то экзогенный фактор, еще не обнаруженный экспериментатором, и для проверки того, являются ли часы истинно эндогенными, нужны подходящие критерии. Здесь возможны разные пути. Во-первых, частота ритма может не точно совпадать с каким-либо известным периодическим фактором среды - освещением, температурой или иной геофизической переменной (Weihaupt, 1964). Во-вторых, в постоянных лабораторных условиях период эндогенного ритма обычно отклоняется от наблюдаемого в естественных условиях. В-третьих, ритм может сохраниться, когда животное перемещают из одной части света в другую. Только при соответствии такого рода критериям можно говорить об эндогенности того или иного ритма. Поскольку эндогенные ритмы имеют тенденцию постепенно отклоняться от экзогенного цикла (например, суточных изменений освещения или температуры), организм должен обладать способностью синхронизовать свой эндогенный ритм с периодическими внешними явлениями. Ашофф (Aschoff, 1960) ввел термин *Zeitgeber* («времязадатель») для агента среды, который согласует поведение организма с внешними ритмами. Так, например, когда ящериц *Lacerta sicula* выводят в инкубаторе при температурном и световом режиме, соответствующих 16- или 36-часовым «суткам», они развиваются нормально и имеют нормальные циркадианные ритмы активности при проверке в постоянных лабораторных условиях. Следовательно, циркадианный ритм этих животных эндогенный и не зависит от индивидуального опыта жизни при том или ином цикле смены дня и ночи. Температурный цикл с 24-часовым периодом и амплитудой 0,6°C-достаточно эффективный времязадатель, захватывающий ритм активности ящериц.

#### 4. Репродуктивное поведение и физиология

Сезонные климатические изменения (температуры и осадков) оказывают мощное влияние на успех размножения многих видов. У птиц наличие корма для птенцов, по-видимому, главный определяющий фактор такого успеха (Lack, 1968). В средних и северных широтах размножение птиц связано с временем года; обычно они откладывают яйца весной, что дает возможность птенцам достаточно созреть, чтобы противостоять зимним условиям или выдержать долгий миграционный перелет. Так, например, песочники, размножающиеся в арктических областях, строят гнезда и высиживают птенцов весной, когда земля еще покрыта снегом. Обычно птенцы вылупляются, когда снег тает и в изобилии появляются насекомые, которые служат для них кормом (West, Norton, 1975).

Репродуктивная физиология у сезонно размножающихся животных привязана к годовичному циклу изменений среды таким образом, что появление детенышей предваряет пик изобилия корма или неблагоприятные климатические условия. Это осуществляется двумя способами. Во-первых, изменения внешней температуры, продолжительности светового дня или других факторов среды вызывают физиологические изменения в определенное время года. Во-вторых, сезонные физиологические изменения запрограммированы посредством эндогенных цирканнуальных часов.

Самое регулярное и предсказуемое изменение среды связано с продолжительностью светового дня. У прозрачных организмов свет может прямо действовать на гонады, приводя их в репродуктивное состояние в надлежащее время (Scharrer, 1964). Некоторые другие животные имеют прозрачное «окно», которое пропускает свет в головной мозг. Нейросекреторные клетки превращают световые стимулы в химические сигналы.

Регуляция физиологии размножения состоит в сложном взаимодействии ряда гормонов. У большинства позвоночных факторы среды стимулируют выработку гонадотропных гормонов гипофизом. Эти гормоны стимулируют РОСТ и активность семенников и яичников, которые в свою очередь производят характерные половые гормоны. К концу сезона размножения активность гипофиза снижается, гонады также становятся неактивными и репродуктивное поведение затухает. Кроме сезонных циклов половой активности у многих млекопитающих имеется гораздо более короткий цикл-эструс, или «течка». У одних животных, например у рыжей лисицы (*Vulpes vulpes*), течка бывает только раз в году; у других, например у домашних собак,—два раза; у третьих—чаще. У птиц число выводков в одном сезоне может зависеть от количества корма (Lack, 1968).

На характер размножения многих видов влияют как фотопериодические факторы, так и эндогенные цирканнуальные часы. Предполагается (Follett, 1973), что эти два механизма могут взаимодействовать. На виды, обитающие в высоких широтах, обычно сильнее всего влияет фотопериодичность. В низких (экваториальных) широтах годовичных фотопериодических изменений меньше, но тем не менее годовичный репродуктивный цикл может иметь свои преимущества. Например, у животных, обитающих в безводной пустыне, начало процесса размножения может зависеть от выпадения дождя. (Marshall, 1970). Некоторые экваториальные виды обладают выраженным ритмом размножения, который, по-видимому, не связан с сезонными изменениями. Ряд морских птиц, в том числе коричневая олуша (*Sula leucogaster*), темная крачка (*Sterna fuscata*) и тонкоклювая крачка (*Anous tenuirostris*), размножаются каждые 8-10 месяцев. Постепенное расхождение между такими циклами размножения и годовичным циклом говорит о том, что в экваториальных условиях ни одно время года не является предпочтительным. Почему же в таком случае птицы не размножаются непрерывно? Возможно, это потребовало бы слишком много энергии, и оптимальным вариантом становится периодический отдых, во время которого может происходить линька.

Годичный цикл размножения сходен с акклиматизацией тем, что при нем также происходят медленные физиологические процессы, коренным образом меняющие физиологическое состояние животного. Репродуктивная деятельность, включающая в себя защиту территории, ухаживание, спаривание и заботу о потомстве, требует от животного дополнительной энергии и физиологических затрат, которые должен обслуживать весь его организм. Если в данный год эти затраты так велики, что животное не в состоянии сохранить физиологиче-

скую стабильность, оно вынуждено отказаться от размножения до более благоприятного года.

### 5. Зимняя спячка

В частях света со сменой времен года животным иногда приходится приспосабливаться к длительным периодам неблагоприятной погоды. Некоторые из них избегают таких условий путем миграции, а другие способны пережить их, впадая в продолжительный сон, который при высоких температурах называется *эстивацией* (летней спячкой), а при низких - *гибернацией* (зимней спячкой). Некоторые пустынные грызуны, например суслики (*Citellus*), летом впадают в оцепенение, при котором температура тела падает и происходит общее снижение физиологической активности. Это значит, что затраты энергии уменьшаются и животное может долго жить, не питаясь. Потери воды сокращаются вследствие меньшего потребления пищи, чему способствует уход в нору. Некоторые грызуны запасают корм в своих норах и сохраняют в них высокую влажность, закупоривая вход (Schmidt-Nielsen, 1964). Летняя спячка наиболее распространена среди обитателей пустыни, но не ограничивается ими. Так, например, многие европейские виды дождевых червей летом спят. Каждое животное вырывает небольшую нору глубоко в земле и сворачивается в ней в клубок. Наступление такой летней спячки связано с низкой влажностью, и ее можно предотвратить содержанием червей во влажной атмосфере.

В зимнюю спячку впадают многие виды в северных широтах, что позволяет им избегать зимних условий, требующих очень больших энергетических затрат. Подлинная зимняя спячка отличается от частичной спячки, в которую впадают европейский бурый (*Ursus arctos*) и американский черный (*Ursus americanus*) медведи. При частичной спячке температура тела медведя может упасть примерно от 38 до 30°C, хотя температуры тела ниже 15°C легальны. При истинной зимней спячке температура тела может упасть даже до 2°C. Истинная зимняя спячка характерна для мелких млекопитающих, хотя сходные с ней виды оцепенения бывают у енотов, барсуков и некоторых птиц. У многих видов колибри во время оцепенения температура тела снижается до температуры среды, хотя температуры ниже 8°C детальны. У птиц оцепенение длится обычно всего несколько часов, а сезонная спячка известна только в одном их семействе - у козодоев (*Caprimulgidae*).

Период спячки, называемый *дианаузой*, как реакция на неблагоприятные климатические условия бывает также у насекомых. Дианауза часто связана с определенной стадией жизненного цикла. Насекомые, избегающие замерзания с помощью переохлаждения, могут пережить сильный холод в дианаузе, при которой температура замерзания жидкостей тела намного ниже 0°C. Глубина переохлаждения может зависеть от степени акклиматизации, которая постепенно меняет химический состав жидкостей тела. Канадская оса *Vespa ceph* может снизить точку их замерзания до -46° C, повысив концентрацию глицерола в гемолимфе.

Истинная зимняя спячка наступает только у мелких млекопитающих, которые охлаждаются быстрее крупных из-за относительно большей поверхности тела. Они также быстрее согреваются благодаря своей малой теплоемкости. Зимняя спячка характеризуется сноповидным состоянием с замедленным дыханием и сердцебиением. При этом животные часто выбирают особое место и принимают позу, в которой обычно спят. При зимней спячке температура тела и затраты энергии падают ниже уровня, характерного для нормального сна. У таких животных часто откладывается специальный бурый жир. Его главная функция состоит в образовании тепла, а не энергии для обменных процессов, для которых мобилизуются резервы обыкновенного жира. Особенно важную роль бурый жир играет в период пробуждения от спячки, когда температура тела должна быстро повыситься.

Некоторые млекопитающие, в том числе золотистый суслик (*Citellus lateralis*) и североамериканский лесной сурик (*Marmota monax*), обладают выраженным цирканнуальным ритмом, лежащим в основе их сезонной зимней спячки. Названные суслики встречаются в западной части Северной Америки на высотах от 1500 до 3600 м над уровнем моря от севера Британской Колумбии до юга Калифорнии. Обычно их зимняя спячка длится три-четыре ме-

сяца, и за это время масса их тела значительно снижается. После спячки у них быстро растет потребление пищи и вес тела достигает отмечавшегося перед началом спячки в октябре. Зимняя спячка похожа на акклиматизацию тем, что представляет собой длительное изменение физиологического состояния, позволяющее животному справляться с сезонными изменениями внешних условий. Цирканнуальные изменения физиологического состояния животного могут быть представлены в физиологическом пространстве. Годичные циклы размножения и зимней спячки являются в значительной степени врожденными, хотя фактически соответствуют общим сезонным изменениям в природе.

## 6. Миграция

Миграция из одного местообитания в другое на периодической или сезонной основе происходит у многих видов животных, в том числе у дневных бабочек, саранчи, лососей, птиц, летучих мышей и антилоп. Это не единственная форма миграции, поскольку у некоторых видов миграция составляет часть обследования и колонизации новых территорий. Так, популяционный взрыв у норвежских леммингов (*Bettula lemmus*) ведет к расселительной миграции, которая может охватить тысячи особей, обычно неполовозрелых самцов. Потоки леммингов устремляются вниз по склонам гор в долины. Многие тонут, пытаясь переплыть широкие водные пространства. Лемминги-хорошие пловцы и обычно не входят в воду, если не видят противоположного берега. Но порой давление множества скопившихся на берегу особей друг на друга таково, что некоторые из них вынуждены выплывать в открытое море.

Заселение новых областей иногда достигается за счет постепенной миграции нескольких поколений, как, например, у кольчатой горлицы (*Streptopelia decaocto*). Исследовательская миграция часто встречается у молодых позвоночных животных и при благоприятных условиях может обеспечить успешное расселение.

Периодические миграции возникают у многих видов в ответ на изменения внешних условий. Так, например, саранча *Schistocerca gregaria* заселяет в определенное время года безводные области. В зависимости от степени скопления эти насекомые развиваются в одну из трех имагинальных форм. Относящиеся к стадной форме особи собираются в плотные стаи, которые переселяются по ветру в области с низким барометрическим давлением, где скорее всего может идти дождь. Они летят днем и останавливаются, попав во влажные условия. Здесь происходят половое созревание, спаривание и откладка яиц. Саранчевые стаи мигрируют по замкнутым сезонным маршрутам, но время генерации слишком коротко для того, чтобы отдельные особи могли завершить полный круг.

Некоторые сезонные миграции в отличие от периодических начинаются на основе цирканнуального ритма, а не в ответ на изменения внешней среды. У певчих птиц из родов *Phylloscopus* (Gwinner, 1971) и *Sylvia* (Berthold, 1973) наблюдали разное миграционное поведение. У таких типичных мигрантов на дальние расстояния, как садовая славка (*S. horin*), горная славка (*S. cantillans*) и пеночка-весничка (*Ph. trochilus*), происходят значительные сезонные изменения в массе тела, характере линьки, размере семенников, ночном беспокойстве и пищевых предпочтениях (рис. 16.11). Европейские популяции этих видов зимуют в Африке и мигрируют через Сахару (рис. 16.12). Если же они помещены в постоянные лабораторные условия через несколько дней после вылупления, то процессы, которые у свободноживущих птиц являются сезонными, сохраняют сезонность у особей тех же видов в неволе, хотя период колебаний этих процессов у них несколько короче календарного года.

Мигранты на средние расстояния, такие, как славка-черноголовка (*S. atricapila*) и пеночка-теньковка (*Ph. collyhila*), зимуют в Европе и Африке, причем масса тела и другие миграционные показатели у них меняются умеренно. В постоянных лабораторных условиях у этих видов тоже происходят сезонные изменения. Белоусая славка (*S. melanocephala*) и провансальская славка (*S. undata*) являются частичными мигрантами, которые зимуют в средиземноморской области гнездования, а *S. sarda bulearica* проводит весь год и эндемична на Балеарских и Питуизских островах в Средиземном море. У этих видов масса тела достаточно постоянна в течение всего года, а линька оперения на туловище продолжается долго и пере-

межается периодами ночного беспокойства. В лаборатории у них можно наблюдать некоторые проявления сезонных изменений, но с выраженными индивидуальными различиями (Berthold, 1974).

Вероятно, у видов этих двух родов происходят сезонные изменения миграционных показателей, интенсивность проявления которых коррелирует с миграционным поведением вида, а распределение во времени говорит о том, что начало миграции, возможно, частично регулируется эндогенным цирканнуальным ритмом. Подобные же сезонные ритмы установлены у некоторых видов птиц для таких физиологических процессов, как линька, отложение жира, миграционное беспокойство и размножение (Rutledge, 1974).

Получены также данные, что эндогенные факторы управляют не только началом миграционной активности, но и ее характером. У многих видов пути миграции характерны для определенных географических популяций. Так, например, белые аисты (*Ciconia ciconia*), гнездящиеся в Западной Европе, летят на места зимовок в Африку западным путем через Испанию и Гибралтар, а гнездящиеся в Восточной Европе избирают восточный путь. Неопытные молодые аисты, выращенные в неволе в Восточной Европе, но выпущенные на свободу в Западной, летят в юго-восточном направлении, характерном для птиц из Восточной Европы (Schuz, 1963). Такие же опыты с другими видами пернатых свидетельствуют о генетически обусловленном выборе направления миграции.

Чтобы достичь места зимовки, птица Должна лететь не только в правильном направлении, но и на вполне определенное расстояние. Имеются данные (Gwinner, 1972) о расстояниях, которые преодолевают при первом перелете молодые славки, не сопровождаемые взрослыми гницами. Эти данные говорят о том, что у птиц существуют эндогенные часы, указывающие, сколько времени нужно лететь на каждом этапе перелета. Наблюдается хорошая корреляция между числом часов миграционного беспокойства птиц в неволе и расстоянием, нормально пролетаемым ими во время миграции (например, Berthold, 1973). Расстояние, эквивалентное одному часу такого беспокойства, может быть определено путем сравнения поведения птиц одной и той же популяции в неволе и во время перелета (Gwinner, 1972). Зная скорость полета мигрантов, можно вычислить расстояние, которое покрыли бы сидящие в клетке птицы, если бы летели в правильном направлении. Расчеты привели к результатам, близким к полученным при наблюдении над свободно мигрирующими птицами этой же популяции. Садовые славки (*Sylvia borin*), содержащиеся в неволе во время первой осенней миграции, поворачивались на юго-запад в августе и сентябре и на юго-восток в октябре, ноябре и декабре (Gwinner, Wiltschko, 1978).

Некоторые птицы перелетают много сотен миль над океаном, где ориентирами служат лишь несколько островков. Так, например, полярные крачки (*Sterna pagadised*) размножаются в Арктике, а осенью мигрируют к антарктическим паковым льдам. Весной они совершают обратный перелет, хотя, вероятно, другим путем. Известно, что некоторые особи пролетают 9000 миль (14500 км). Подобным же образом тонкоклювый буревестник (*Puffinus tenuirostris*) размножается в юго-восточной Австралии и мигрирует на Аляску через Японию. Обратное путешествие совершается вдоль западного берега Северной Америки.

### 7. Лунные и приливно-отливные ритмы

Как видно с земли, луна движется по такому же пути, как и солнце, и с каждым днем восходит на 50 мин позднее, из-за чего иногда видна среди дня, а иногда только ночью. Известно, что лунный цикл, равный 29,5 сут, влияет на самые разные стороны поведения животного. У тихоокеанского червя палоло (*Eunice*) репродуктивная активность приурочена только к квадратурным приливам последней четверти луны в октябре и ноябре. Задний конец червя с генитальными органами отделяется от передней части и выплывает на поверхность, где в воду выбрасываются яйцеклетки и сперматозоиды (Korringa, 1947). Эти черви дают обильную пищу акулам и другим рыбам, но, синхронизируя репродуктивную активность, добиваются того, что часть гамет всегда может выжить. В лабораторных условиях



черви образуют гаметы в этот же срок, т.е. их репродуктивное поведение, вероятно, контролируется эндогенными часами.

Лунные ритмы известны и для наземных животных. Например, летучие мыши крыланы на Ямайке распределяют время своего кормления так, что в новолуние покидают дневные укрытия вечером и питаются в течение всей темной ночи. А в полнолуние они вылетают из дневных укрытий в это же время, но возвращаются туда, когда луна поднимается высоко, даже если ее заволакивают тучи. Это говорит о том, что для распределения фуражировки во времени они пользуются эндогенными лунными часами.

Приливы и отливы происходят от изменений совместного притяжения Солнца и Луны. Приливно-отливный цикл повторяется дважды в течение одного лунного месяца. У многих морских животных ритмы поведения совпадают с этим циклом и, как установлено, управляются эндогенными часами. Так, например, суточный ритм активности прибрежного краба *Caremus maenas* накладывается на ритм приливов и отливов: активность этого животного синхронизирована с высокой водой. Такой ритм сохраняется в постоянных лабораторных условиях около недели, а затем исчезает, но может быть восстановлен приблизительно 6-часовым охлаждением краба до температуры, близкой к точке замерзания. Этот холодовой шок, по-видимому, вновь запускает «приливные» часы, может быть, потому, что он сходен с воздействием прилива, случайно достигающего выброшенного на берег краба. В одном опыте таких крабов выращивали в лаборатории от яйца до взрослого состояния в режиме день-ночь без влияний приливов. У этих крабов появлялся только суточный ритм активности. Однако после одного холодowego шока возник приливно-отливный ритм. По-видимому, эндогенные «приливные» часы не действовали, пока холодовой шок не запустил их (Palmer, 1973).

Подобные явления наблюдаются и у других крабов. У манящих крабов (*Uca*) известны приливно-отливные ритмы активности, сохраняющиеся до пяти недель в постоянных лабораторных условиях. Крабы выползают из нор при отливе и активно кормятся, ухаживают и т. п. При наступлении прилива они возвращаются в свои норы. У зеленых крабов (*Curcinus*) ритм противоположный, они активизируются во время прилива. У этих и многих других видов крабов падение температуры, вызванное приливными водами, действует как времязадаватель, устанавливающий фазу ритма активности (Palmer, 1973).

Наложение друг на друга циркадианного и приливно-отливного ритмов позволяет животному приспособиться к нерегулярным изменениям воды, происходящим в некоторых частях света. Например, на побережье Калифорнии за периодом 13,8 ч соответствующим сильному отливу, следует период 10,43 ч с небольшим отливом. У литорального ракообразного *Synchelidium* плавательная активность здесь почти точно следует за этим ритмом. Такой плавательный ритм сохраняется в течение нескольких дней в постоянных лабораторных условиях.

## 8. Циркадианные ритмы и суточное распределение активности

Большинство животных сталкивается с различными условиями днем и ночью. Такие изменения действуют на них как прямо, так и косвенно. Например, под влиянием колебаний температуры, освещенности и т. п. могут меняться доступность пищи и число хищников.

Приспосабливаясь к различиям условий Днем и ночью, животное производит суточное распределение активности, представленной многими видами поведения, которые в совокупности образуют распорядок, повторяющийся с небольшими отклонениями изо дня в день. Можно заметить, что каждый вид - активности имеет тенденцию следовать типичному суточному ритму. «Режим дня» в целом у животных изучен сравнительно мало (Daan, 1981), но суточные ритмы привлекли к себе значительное внимание специалистов по циркадианным часам (Rusak, 1981).

Самые важные суточные изменения во внешней среде - это изменения освещенности и температуры. Животные, специализированные к дневному зрению, ночью могут оказаться в неблагоприятном положении, потому что легко станут жертвой хищников и не смогут эф-

фактивно добывать себе пищу. В холодном климате мелким млекопитающим может быть выгодна ночная активность при низкой температуре. Период наибольшей теплопродукции придется у них в таком случае на самую холодную часть 24-часового цикла, когда активность способствует терморегуляции. В то же время мелкие птицы холодными ночами сберегают энергию, становясь неактивными и давая температуре тела снизиться. В жарком климате мелким млекопитающим выгодно быть ночными животными, избегая дневной жары.

Неудивительно, что ритмы покоя и активности широко распространены в животном мире. Если ночная активность невыгодна, лучше всего сидеть неподвижно в надежном месте и сохранять как можно больше энергии. Было высказано предположение, что это одна из главных функций сна (Meddis, 1965). Ночные виды могут затаиваться днем, если им грозит нападение. Если же они сами являются ночными хищниками, то днем могут прятаться и бездействовать, чтобы не спугнуть добычу. Таким образом, суточные ритмы физической внешней среды делают некоторые виды активности выгодными в одно время и невыгодными в другое. Много зависит от общей экологии данного вида.

Животное, адаптированное к среде, придерживается такого суточного распада, который максимально увеличивает ценность разных видов его активности для выживания. Отчасти это означает наилучшее использование предоставляющихся возможностей. Например, распространенная в Европе пустельга, дневной хищник, нападает главным образом на мелких млекопитающих. Эта птица обнаруживает добычу с помощью зрения и успешнее всего охотится при хорошем освещении. В полевых исследованиях установлено, что пустельга хватается добычу весь день, но не всегда тут же поедает ее. Она прячет избыток пищи в случайно выбранных местах своего охотничьего участка. Это происходит в течение всего дня. Спрятанная пища обычно извлекается в сумерках, что позволяет пустельге максимально использовать для охоты светлую часть суток, не тратя слишком много времени на еду. Кроме того, если бы птица сразу съела всю добычу, она становилась бы слишком тяжелой и, вероятно, эффективность ее охоты была бы снижена.

В дополнение к типичному для вида суточному распределению активности отдельные животные могут приобретать свои собственные привычки. Так, пустельги, нашедшие пищу в определенное время и на определенном месте, стремятся повторить на следующий день тот же охотничий маршрут. Такая стратегия годится там, где виды-жертвы тоже имеют свой собственный типичный суточный распорядок. Мы вернемся к этому вопросу в гл. 24, где рассмотрим, как животным удается наилучшим образом использовать время и энергию.

## ЛЕКЦИЯ 6 УМСТВЕННЫЕ СПОСОБНОСТИ ЖИВОТНЫХ

### 1. ЯЗЫК И ПСИХИЧЕСКИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ

### 2. ИНТЕЛЛЕКТ, ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОРУДИЙ И КУЛЬТУРА

### 3. СОЗНАНИЕ И ЭМОЦИИ У ЖИВОТНЫХ

#### 1. Язык и психические представления

Способны ли животные к психической деятельности, подобной психической деятельности человека, или они просто бессмысленные автоматы? На протяжении последних ста лет этот вопрос постоянно занимал умы психологов и этологов, и господствующее мнение «металось» от одной крайности к другой. Наши знания по физиологии и поведению животных неизмеримо выросли, но чем больше мы узнавали, тем более сложной представлялась нам эта проблема.

*По-видимому, существует много аспектов в поведении человека, которые отличают его от животного.* Ранее считали, что только человек способен создавать и использовать орудия, однако теперь мы знаем, что этой способностью обладают многие виды животных. Создается впечатление, что по мере того как увеличиваются наши знания о поведении животных, различия между человеком и животными начинают сокращаться. Вместе с тем неко-

торые способности, которыми обладают люди, обнаружить у животных очень трудно. Одна из таких способностей - **язык**.

Нам кажется, что наличие языка - это уникальное свойство человека. Возможно, что это и не единственная черта, выделяющая нас из мира животных. Так это или не так, но мы не должны позволить нашим антропоморфическим чувствам затуманивать наше представление о возможности существования языка у животных. К сожалению, в течение долгого времени существовала тенденция определять язык таким образом, что создавалась уверенность, будто это исключительная привилегия людей. Самые яркие сторонники этих представлений утверждали, что для языка необходимо сознание, которым обладает только человек, или что язык зависит от речи, к которой опять-таки способен только человек. С научной точки зрения такой подход недопустим, поскольку он вносит в исследование непреодолимые предубеждения.

*К сожалению, определить понятие языка с объективной точки зрения очень нелегко, поскольку он характеризуется многими необходимыми признаками.* Например, мы можем согласиться с тем, что язык-это средство коммуникации, но что не все средства коммуникации являются языком. Человеческий язык обычно существует в форме речи, но это не всегда так, например, в случае с **азбукой Морзе**. Язык использует символы, но символичны и некоторые аспекты коммуникации у пчел. Язык осваивают в течение специфического чувствительного периода развития, но то же самое наблюдается у некоторых птиц, научающихся песне своего вида. С помощью языка можно передавать информацию не только о сиюминутных ситуациях, но и о таких, которые оказываются удаленными и во времени, и в пространстве. Но некоторые сигналы тревоги у животных обладают теми же свойствами. По-видимому, некоторые аспекты языка, например, правила грамматики, выделяют его из других видов поведения животных, но даже и этот тезис достаточно спорный. Когда мы изучаем вопрос о существовании языка в царстве животных, мы должны продвигаться очень осторожно.

### 1.1. Невербальная коммуникация у человека

Дарвин (1872) понимал, что между выражениями лица человека и мимическими реакциями животных, особенно приматов, существует много общего. В настоящее время ученые широко признают, что напрашивается прямое сравнение между невербальными аспектами человеческой коммуникации и демонстрациями у животных. Однако следует учитывать, что некоторые стороны невербальной коммуникации людей непосредственно связаны с языком. Очевидный пример - **знаковый язык**, которым пользуются глухонемые. Однако и многие простые жесты вроде поднятого большого пальца руки-жеста-знака, вероятно, берут свое начало непосредственно в языке.

*Многие демонстрации и мимические реакции животных представляют собой результат ритуализации. В процессе эволюции они, по-видимому, произошли от оборонительных реакций, движений намерения, смещенной активности животных и т. д. Имеются ли у человека какие-то эквивалентные стереотипные демонстрации?*

Одна из проблем в исследовании человеческой коммуникации заключается в том, что она может иметь различные особенности, связанные с культурными традициями народа. Например, в Греции и некоторых других странах отрицание «нет» выражается сильным и резким движением головы назад. Тем не менее при кросс-культуральном обследовании было установлено, что некоторые выражения лица являются универсальными и, по-видимому, имеют одно и то же значение у народов самых различных культур, например «взлет» бровей, когда обе брови мгновенно поднимаются вверх. Обычно этот сигнал подается как форма приветствия на расстоянии (Eibl-Eibesfeldt, 1972). *У разных народов встречаются очень небольшие различия в использовании этого сигнала. В Европе его используют для приветствия хороших друзей и родных, в Новой Гвинее - для приветствия иностранцев, в Японии эта мимическая реакция подавлена и считается неприличной.* В целом же взлет бровей использует-

ся как форма дружелюбного приветствия или одобрения, но у сдержанных и подозрительных лиц ее может и не быть (Eibl-Eibesfeldt, 1972).

Целый ряд основных мимических выражений, таких, как улыбка, смех и крик, - универсален. Они встречаются не только у представителей различных культур, но и у людей, родившихся глухими и слепыми (Eibl-Eibesfeldt, 1970); особенно выражены они у маленьких детей (Blurton-Jones, 1972). Эти мимические реакции человека можно непосредственно сравнить с мимическими реакциями других приматов. При анализе различных типов выражения лица человека было обнаружено, что существует целый ряд условий, в которых проявляются достаточно стереотипные реакции (Hoof, 1972, 1976).

- К ним относится **настороженность**, которая выражается в относительно фиксированном пристальном взгляде и некотором напряжении лицевых мышц. Такое выражение лица очень напоминает соответствующую мимическую реакцию других приматов, за исключением того, что у некоторых и уши также могут быть направлены в сторону того, что привлекло их внимание.

- Чувство **удивления** внешне проявляется в том, что человек на какое-то время поднимает брови, открывает глаза, а зачастую и рот. Это выражение лица, по-видимому, не имеет никакого аналога среди обезьян.

- Проявления **страха** сходны у многих приматов: для них характерны широко раскрытые глаза и сжатые губы.

- При чувстве **отвращения** человек морщит нос и поднимает верхнюю губу, прищуривает глаза и отворачивает лицо. Все компоненты этого поведения - производные защитных реакций, направленных на то, чтобы избежать вредных раздражителей. У человека внешнее выражение отвращения ритуализовано, но у других приматов это просто набор защитных реакций, которые в коммуникации не играют никакой особой роли.

- При **печали** брови изгибаются дугой, углы рта вытягиваются, опускаются вниз и в стороны, кривя губы. Если печаль велика, могут быть и слезы.

По-видимому, такое выражение печали у человека, а возможно, и у шимпанзе ритуализовано. Со стороны других членов группы оно вызывает реакции утешения. **Гнев** может проявляться по-разному, но обычно для него характерны прижатые к оскаленным зубам губы, пристальный взгляд и нахмуренное лицо. **Радость** выражается улыбкой и смехом, которые часто ассоциируются с юмором и поэтому считаются исключительной принадлежностью человека. Однако некоторые этологи оспаривают эту точку зрения (например, Hoof, 1972; Eibl-Eibesfeldt, 1970).

Мимические реакции человека и других млекопитающих обычно рассматривают как выражения эмоции, или **аффекта** (Ekman, 1971). Однако многие другие типы невербальной коммуникации можно классифицировать и по-другому. Помимо **аффективной мимики**, можно выделить и другие классы невербального общения (Ekman, Friesen, 1969), в том числе **адаптеры**, которые выполняют и коммуникативные, и некоммуникативные функции. Примерами могут служить присущие животным движения чистки тела и движения намерения.

- К классу **эмблем** относятся невербальные движения, у которых имеются свои вербальные аналоги. Они составляют знаковые языки, которыми пользуются глухонемые. Кроме того, к эмблемам относятся неприличные жесты и различные сигнальные движения, используемые на расстоянии, например подзывающие жесты.

- Класс **иллюстраторов** включает движения говорящего, которые иллюстрируют отдельные моменты его речи. К ним относятся жесты выразительные, указующие и пр.

- Класс **регуляторов** объединяет жесты, которые используются для регулирования речевого потока у двух разговаривающих друг с другом людей. Примерами могут служить кивание головой, движения, связанные с общением посредством глаз, а также различные изменения позы тела.

Эрджайл (Argyle, 1972) предложил что-то вроде упрощенной классификации средств невербального общения, основанной на результатах поведения. Он выделяет три основные категории:

1. **Управление ближайшей социальной обстановкой.** Сюда относятся жесты и позы, которые передают соответствующее отношение и эмоциональное состояние человека. Так, например, человек может показывать свое чувство превосходства, неприязни, полового влечения или чего-то подобного, не выражая этих чувств словами.

2. **Подкрепление речевой коммуникации.** Эта категория объединяет классы регуляторов и иллюстраторов, а также различные жесты, наличие или отсутствие которых может изменить смысл произносимых слов. Было показано, что в этом плане особую важность приобретает зрительный контакт (рис. 26.4).

3. **Замещение речевой коммуникации.** У представителей самых различных культур существуют знаковые языки; такие языки можно использовать, когда речевое общение затруднено или почему-либо невозможно. Общение между охотниками в тот момент, когда требуется тишина, по-видимому, представляет собой одну из первых ситуаций, в которой оказался полезным язык знаков. Современным эквивалентом этого можно считать систему сигналов, которой пользуются рабочие в обстановке сильного шума. Изохронная знаковая система, в основе которой лежит язык, используется для коммуникации на расстоянии (например, семафор) и при общении глухонемых (например, американский язык знаков, или амеслан, - AMERICAN SIGN LANGUAGE, or Ameslan). Письмо и азбуку Морзе, - по-видимому, следует также отнести к этой категории.

Можно выделить два основных типа невербального общения. Прежде всего это такое невербальное общение, которое помогает использованию языка или является частью языка. Второй тип коммуникации не зависит от языка; он близок тому виду общения, которым пользуются животные подавляющего большинства видов.

## 1.2. Язык

В общении животных можно обнаружить ряд особенностей, характерных для языкового общения человека. Например, сигналы, используемые в языке человека, весьма произвольны, так как по своим физическим особенностям они не похожи на те характеристики окружающего мира, которые они обозначают. Это абстрактное качество обнаружено также и в коммуникативном поведении медоносных пчел (*Apis mellifera*), исследование которого впервые предпринял Карл фон Фриш.

Танец медоносной пчелы во многих отношениях является символическим. Скорость виляющего танца указывает на расстояние источника пищи от улья, при этом точное соотношение между скоростью исполнения танца и расстоянием определяется местными «договоренностями». По-видимому, различные географические расы пчел используют различные «диалекты». Так, один и тот же элемент виляющего танца обозначает примерно 75 м у немецкой медоносной пчелы, около 25 м у итальянской пчелы и всего лишь 5 м у пчелы из Египта. Если все пчелы в колонии придерживаются данной договоренности, то не имеет никакого значения, какому именно расстоянию соответствует элемент их танца. Некоторые исследователи (например, Hinde, 1974) считают, что, поскольку используемые пчелами символы (направление и скорость танца) физически связаны с направлением на источник пищи, они не могут считаться произвольными. Однако в любой системе символов, которая представляет какой-то диапазон величин, соответствие между областью символов и областью соответствующей реальности является ограниченным.

Другая особенность языка человека состоит в том, что он представляет собой открытую систему, в которую могут включаться новые сообщения. Пчелиный танец может сообщить о новых источниках пищи, но, по-видимому, это пример достаточно ограниченной «открытости». Однако пчелы используют танец также и для того, чтобы направить соплеменницу к воде, **прополису** (особым древесным выделениям, используемым для замазывания отверстий в улье), а возможно (в период роения), и к новым местам, где можно будет обосновать гнездо (Gould, 1981).

Конечно, некоторые особенности языка человека, например его акустические свойства, отсутствуют в языке пчелы. Но некоторые из этих особенностей можно увидеть в проявлении

ниях коммуникации у других животных, например в песне птиц. Несомненно, что язык человека более сложен и изощрен, чем язык животных. Но означает ли это, что между общением людей и общением животных существует качественная разница, или здесь все дело в степени? На этот вопрос еще нет однозначного ответа.

И хотя ясно, что человекообразные обезьяны не могут говорить, все равно в отношении их коммуникации **остается** много невыясненных вопросов. Есть ли у них для общения что-то вроде языка? Способны ли они понимать звуки человеческой речи? Можно ли их научить пользоваться языком человека с применением каких-то других средств вместо речи?

Звуковой репертуар шимпанзе насчитывает около 13 звуков, но они могут издавать и звуки с какими-то промежуточными характеристиками. Обезьяны используют эти звуки как для **дистанционного** общения, так и при **близком взаимодействии**. Они различают голоса знакомых особей и постоянно используют звуки для поддержания контакта друг с другом, когда находятся в густом подлеске, или при наличии каких-то других препятствий, мешающих видеть своих соплеменников. На основе движений намерения, мимических реакций, запахов и звуков, которые производит какая-то обезьяна, другие животные группы могут ее опознать, определить, где она находится, каково ее мотивационное состояние и, вполне вероятно, чем она занимается. Однако здесь нет никаких признаков истинного языка, и поэтому нам нужно поискать данные о том, что животные могут с помощью символов обмениваться информацией о внешнем мире.

Было обнаружено, что некоторые виды животных издают сигналы тревоги, которые различаются в соответствии с видом опасности. Взрослые зеленые мартышки (*Cercopithecus aethiops*) производят различные тревожные звуки, когда увидят питона, леопарда или африканского воинственного орла. Другие обезьяны, услышав эти звуки, предпринимают действия, соответствующие характеру обнаруженной опасности. Если это змея, то они начинают смотреть вниз, а если орел, то, напротив, - вверх. Если они слышат сигнал, предупреждающий о близости леопарда, они спасаются бегством в ветвях деревьев (Sey-farth, Cheyney, Marler, 1980). Эти наблюдения свидетельствуют о том, что обезьяны способны обмениваться информацией о внешних стимулах, но мы не можем быть уверены в том, что они не сообщают друг другу всего лишь о различных эмоциональных состояниях, вызванных этими стимулами.

Мензел (Menzel, 1974; 1979) провел с обезьянами шимпанзе эксперименты, в которых выяснил, могут ли эти животные передавать друг другу информацию о местоположении пищи. На шести шимпанзе, содержащихся на определенном участке поля, он провел серию тестов. В сопровождении одной из подопытных обезьян он прятал пищу в поле, а затем выпускал всех шестерых животных, предоставляя им возможность разыскать эту пищу. Как правило, вся группа с восторгом направлялась бегом прямо к пище и очень быстро находила ее. Однако обезьяна, которая была свидетелем прятания пищи, отнюдь не всегда возглавляла эту группу. Когда Мензел вместо пищи спрятал змею, шимпанзе приближались к ней очень осторожно, с явными признаками страха. В одном из экспериментов Мензел показывал два разных тайника с пищей двум обезьянам. Когда всех обезьян выпускали, то они обычно выбирали из этих двух тайников наиболее привлекательный. Предпочтение отдавалось либо большему количеству пищи в этом тайнике по сравнению с другим, либо фруктам по сравнению с менее любимыми овощами.

### 1.3. Обучение высших обезьян «разговаривать»

Хотя и кажется очевидным, что шимпанзе обычно не сообщают друг другу об объектах, которые удалены от них во времени и в пространстве, но вполне может быть, что их можно научить этому. Если бы мы знали о том, до какой степени человекообразные обезьяны способны использовать различные особенности языка, мы, вероятно, смогли бы кое-что узнать и о наших собственных способностях.

В семье Келлогов (Kellog, Kellog, 1933) дома жила шимпанзе по имени Гуа. Они утверждали, что она научилась понимать 95 слов и фраз, когда ей было 8 мес, т. е. примерно столько же, сколько их сын Доналд, который был на три месяца старше. Для проверки способностей Гуа ей давали карточку, на которой были изображены 4 картинки. Другая шим-

панзе по имени Элли жила в доме с людьми и научилась немного понимать речь. Ее научили некоторым жестам, которые соответствовали определенным словам в языке амеслан. Она была способна, услышав произнесенное слово, делать правильный знак (Fouts et al., 1976). На основе других экспериментов, которые проводились на горилле (Patterson, 1978) и собаке (Warden, Warner, 1928), было высказано предположение, что эти животные способны сформировать связь между звуками и зрительными сигналами.

Некоторые ученые попытались изучить, до какой степени приматы могут произвольно управлять звуками, которые они издают. В одном из опытов макак-резус должен был на включение зеленого света «лаять», а на включение красного - «ворковать». Обезьяны научились правильно производить эти звуки, чтобы получать пищевое подкрепление (Sutton, 1979). Орангутан научился издавать три различных звука, чтобы получать пищу, питье или возможность контактировать с хозяином (Laidler, 1978), а шимпанзе научилась лаять, чтобы побудить человека поиграть с ней (Randolph, Brooks, 1967). В качестве контроля шимпанзе научили начинать игру с женщиной-экспериментатором двумя различными способами: прикасаясь к ней, когда она оказывалась лицом к обезьяне, и издавая воркующие звуки, когда женщина стояла к обезьяне спиной. На основе этих экспериментов пришли к заключению, что обезьяны в определенных пределах способны осуществлять произвольное управление над издаваемыми ими звуками. Если с ними не проводить специальной тренировки, то они, скорее всего, не будут подражать звукам, которые слышат, даже в том случае, когда живут вместе с людьми, в семейной обстановке (Kellog, 1968). Однако тот факт, что они с готовностью подражают действиям человека, наводит на мысль, что звуки - это не то средство, которое готовы были бы освоить человекообразные обезьяны, чтобы использовать его для общения, выходящего за пределы их обычного ограниченного репертуара (Passingham, 1982).

**Как только стало ясно, что речь не является необходимой составляющей языка и что способность издавать звуки или отвечать на них не обязательно связана с ответом на вопрос:** «Способно ли животное овладеть языком?» - сразу открылся путь для исследования языка с помощью манипулирования зрительными символами (Gardner, Gardner, 1969; Premack, 1970). Гарднеры начали работать с одной обезьяной шимпанзе по имени Уошо; они обучили ее языку амеслану, в котором слова представлены в виде жестов пальцев и руки. Уошо обучалась с 11 мес до 5 лет и за это время освоила 132 знака (Gardner, Gardner, 1975). Уошо самостоятельно научилась комбинировать эти знаки в цепочки из 2-5 слов. Первыми такими комбинациями были «открой» и «дай сладкого» (Gardner, Gardner, 1971). После этого у Гарднеров были еще две обезьяны шимпанзе. Они обучались с самого рождения и делали это гораздо быстрее, чем Уошо Фаутс (Fouts, 1975) также обучал шимпанзе. А Паттерсон (Patterson, 1978) научил одну гориллу использовать знаки, производимые кистью руки, и отвечать на голосовые команды, которые подавались на английском языке. Террейс (Terrace, 1979) со своими сотрудниками научил шимпанзе по имени Ним Чимпски пользоваться языком амеслан; в течение всего эксперимента они тщательно расшифровывали каждый знак, который делал Ним. и каждую комбинацию знаков.

Примак (Premack, 1976, 1978) научил шимпанзе по имени Сара читать и писать. Для этого он использовал цветные пластмассовые жетоны различной формы, которые символизировали слова. По своей конфигурации эти жетоны никак не напоминали те вещи, которые они символизировали. Они располагались на вертикальной магнитной доске, и Сара могла отвечать на вопросы, помещая на эту доску соответствующие фигуры. Сара освоила 120 пластмассовых символов, хотя ее никто не заставлял осваивать столь обширный словарь (Premack, 1976). Она могла выполнять команды и отвечать на вопросы, используя комбинации из нескольких символов. По этой методике Примак и его коллеги обучали и других шимпанзе.

Дьюэйн Румбо (Duane Rumbaugh, 1977) применяла другой метод обучения. Она использовала искусственную грамматику, названную «йеркиш» (Jerkish) (Glaserfeld, 1977). Шимпанзе по имени Лана научилась оперировать клавиатурой компьютера, с помощью которой на экран выводились символы слов. Компьютер был запрограммирован таким образом, чтобы распознавать, соответствует ли правилам грамматики использование этих символов

*или они употребляются неправильно; в соответствии с этим Лана получала подкрепление. Преимущество этого подхода к обучению заключалось в том, что Лана имела возможность общаться с компьютером в любое время дня, а не ожидать установленных часов эксперимента. И другие шимпанзе также научились общаться друг с другом с помощью метода, основанного на использовании компьютера Savage-Rumbaugh et al., 1978; 1980).*

Оценивая результаты этих экспериментов, необходимо иметь в виду и тот факт, что шимпанзе могут обманывать. Они способны использовать произвольные намеки, которые могут допускать экспериментаторы, или могут просто научиться последовательности трюков подобно тому, как это делают животные в цирке.

Вполне возможно, что шимпанзе учатся тому, что они должны делать при получении определенных сигналов, точно так же, как цирковые животные обучаются тому, что им следует делать в ответ на соответствующие сигналы дрессировщика. Чтобы определить, понимают ли шимпанзе смысл знаков и символов, которыми они манипулируют, необходимо провести такой эксперимент, где обезьяне пришлось бы называть предметы в ситуации, отличающейся от той, где происходило научение. В этом плане было проведено множество различных опытов (например, Gardner, Gardner, 1978; Savage-Rumbaugh et al., 1980), результаты которых показали, что шимпанзе на самом деле способны называть предъявляемые предметы. Более того, иногда обезьяны делали это спонтанно. Так, например, Ним делал знак собаки, когда видел живую собаку или ее изображение или когда слышал собачий лай (Terrace, 1979).

Существуют определенные доказательства того, что шимпанзе могут постигать смысл слов, т. е. что они на самом деле способны употреблять названия различных объектов. Однако их способности не столь очевидны, когда дело касается многих других аспектов языка человека, которые представляют интерес прежде всего при оценке когнитивных способностей шимпанзе. Особый интерес представляет вопрос о том, способны ли шимпанзе вводить в свой репертуар новые (не выученные ранее) «сообщения». Этот вопрос представляется важным и для оценки танца пчел.

Другая проблема состоит в том, что шимпанзе иногда создают новые комбинации слов, которые выглядят как не имеющие никакого смысла. Любимой пищей Нима были бананы, и он часто комбинировал это слово с другими словами, такими, как питье, щекотание и зубная щетка. Хотя и можно предположить, что "banana toothbrush" («банан» - «зубная щетка») - это требование банана и зубной щетки, чтобы почистить зубы после съедания банана, но это предположение кажется маловероятным, поскольку банан и зубная щетка никогда не оказывались в поле зрения обезьяны в одно и то же время и Ним никогда не просил тех предметов, которых он не мог видеть раньше (Ristau, Robbins, 1982). По-видимому, такие причудливые комбинации слов представляют собой пример игры словами, которая напоминает подобную игру у детей. Во всяком случае, описанные здесь эксперименты с человекообразными обезьянами определенно открыли нам такие их способности, о которых мы раньше и не подозревали, и существенно приблизили нас к пониманию когнитивных возможностей этих животных.

#### **1.4. Язык и познание**

Как мы уже видели, шимпанзе и других человекообразных обезьян можно научить разговаривать с человеком, используя язык знаков, или посредством чтения и письма с помощью пластиковых жетонов, или с помощью символов, которые обеспечивает компьютер. Эти данные заставляют предположить, что шимпанзе можно научить значению слов в том смысле, что эти обезьяны смогут использовать названия предметов. Они в состоянии создать словарь более чем на сто слов и, по-видимому, способны иногда составлять новые фразы.

Чрезвычайно интересен вопрос, имеющий множество различных аспектов и заключающийся в следующем: обнаруживаются ли в экспериментах с различными вариантами языка обезьян какие-либо когнитивные способности этих животных. Один из аспектов этого вопроса - **различие между знанием «как» и знанием «что»**. Обезьяна может знать, как вы-



просить подкрепление в том смысле, что она может научиться делать соответствующий жест. Однако это умение нельзя приравнять к знанию того, что, произведя какой-то определенный жест, можно получить за него награду. «Знать что» ("know that") подразумевает понимание взаимоотношений между явлениями, выходящими за рамки простой связи - стимула и ответа. Человеческое «знание как» ("knowing how") распространяется на очень многие примеры сложного мастерства, такие, как быстрое печатание на машинке или игра в гольф, где исполнитель может добиваться хорошего результата, не понимая или будучи не в состоянии описать связь между целью поведения и выполняемыми действиями. В других случаях, напротив, люди отчетливо понимают весь процесс, который приводит их к определенной цели, и могут его описать. В своих обзорах Ристау и Роббинс (Ristau, Robbins, 1981; 1982) обсуждают вопрос о том, можем ли мы на основе экспериментов с языком понять, каким путем из этих двух действуют человекообразные обезьяны.

В экспериментах с Сарой Примак (Premack, 1976) следующим образом обучал ее понятие «называется». Перед настоящим яблоком на некотором расстоянии клали его пластмассовый символ. От Сары требовалось, чтобы она заполнила промежуток между ними еще одним пластмассовым жетоном, который должен был обозначать «называется». Таким образом, она явно создавала предложение: «Яблоко (объект) называется яблоко». Понятие «не называется» формировалось за счет присоединения обычного символа отрицания к пластмассовому символу «называется». Когда символ яблока клали на некотором расстоянии перед бананом, от Сары требовалось, чтобы она выбрала правильный символ и заполнила им промежуток между предметами (рис. 26.8). В этом случае Сара получала награду, если выбирала символ «не называется». Она оказалась способной правильно использовать эти символы и в тестах с названиями реальных предметов, и в последовательностях с другими пластмассовыми символами.

Способность научиться тому, что абстрактные фигуры являются символами объектов реального мира, предполагает, что у шимпанзе есть какое-то понятие типа «знания что», подобное декларативной репрезентации (declarative representation). Однако трудно придумать какое-то доказательство этого, которое никак нельзя было бы связать с особенностями применяемой методики. Ведь вполне может быть, что Сара обучилась просто тому, что жетоны «называется» и «не называется» означают ответные действия, которые нужно выполнить в тех случаях, когда две вещи (например, яблоко и символизирующий его жетон) будут эквивалентны или неэквивалентны. А это разновидность «методики соответствия».

### 1.5. Намеренность поведения

О поведении человека можно сказать, что оно *намеренное* в том случае, когда оно связано с каким-то представлением о цели, которая направляет поведение. Так, если у меня есть психическое представление о желаемом расположении книг на полке и если это психическое представление направляет мое поведение при расстановке книг, то можно сказать, что я ставлю их намеренно. Если же, однако, я ставлю книги на полку в случайном порядке или просто руководствуюсь привычкой, то в этом случае процесс расстановки книг не может быть намеренным. Для того чтобы мое поведение было намеренным, совсем не обязательно, чтобы психическое представление о расположении книг было мною осознано. Хотя категории сознания и намеренности иногда бывают связанными, лучше разбирать их отдельно (Dennett, 1978).

Этологи уже давно выделяют у животных движения намерения как показатели того, что именно животное собирается делать. И человек-наблюдатель, и другие особи данного вида могут предугадать будущее поведение животного по его движениям намерения, и, вероятно, неумно полагать, что животные не в состоянии прогнозировать ближайшие шаги в своем собственном поведении (Griffin, 1976). Однако более вероятно, что движения намерения - это просто начальные стадии комплексов поведения, которые остаются незавершенными либо потому, что животное находится в состоянии мотивационного конфликта, либо потому, что его внимание переключается на другие возможные виды поведения. Действитель-

но, трудно представить себе, каким образом животное, обладающее сложным репертуаром активностей, могло бы избежать проявлений таких начальных фрагментов поведения. Хотя некоторые так называемые движения намерения и могли стать ритуализованными в процессе эволюции, это отнюдь не означает, что они являются намеренными в обычном смысле этого слова.

Другая форма поведения животных, которая производит впечатление намеренности, - это наблюдаемая у некоторых птиц отвлекающая демонстрация, демонстрация ложного повреждения организма. Если сидящую на яйцах птицу, например песочника (*Ereunetes mauri*), потревожит какой-либо наземный хищник, то она может покинуть гнездо и вести себя таким образом, будто она ранена, т. е. волочить якобы сломанное крыло, заманивая подальше от гнезда. Когда птица отведет хищника на безопасное расстояние от гнезда, она внезапно вновь возвращается к своему нормальному поведению и улетает прочь (Brown, 1963; Skutch, 1976).

## 2. ИНТЕЛЛЕКТ, ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОРУДИЙ И КУЛЬТУРА

Дарвин считал, что в развитии психических способностей животных существует эволюционная непрерывность; он выступал против широко распространенного мнения о том, что животные представляют собой просто автоматы и по сравнению с человеком находятся на гораздо более низком уровне психического развития. В своей работе «Происхождение человека» (1871) Дарвин утверждал, что «животные обладают определенной способностью к рассудочной деятельности» и что «разница между психикой человека и психикой высших животных, как бы ни была она велика, - это, конечно, разница в степени, а не в качестве». В публикациях ученика Дарвина Джорджа Романеса (Romanes) интеллект животных был даже преувеличен; его книга «Ум животных» (1882) была первой попыткой научного анализа интеллектуальной деятельности животного. Многие доводы Романеса имели анекдотический характер, и его книга была полна историй, рассказанных уважаемыми членами Викторианского общества. Романес определял интеллект как способность «подгонять» свое поведение к изменяющимся условиям жизни.

В своей книге «Введение в сравнительную психологию» (1894) Морган высказал предположение о том, что способности более высокого порядка развиваются на основе более примитивных; он предложил психологическую шкалу психических способностей.

Хотя эта идея об эволюционной шкале способностей в виде некой лестницы и оказала заметное влияние на развитие психологии животных, однако в настоящее время эта точка зрения уже неприемлема. При изучении строения мозга (например, Hodos, 1982) и способностей животных различных видов (например, Macphail, 1982) стало совершенно очевидным, что животные различных видов в различных экологических условиях проявляют огромное разнообразие типов интеллектуальной деятельности. Это очень затрудняет определение понятия интеллект, но подчеркивает важность его исследования у животных с функциональной точки зрения, так же как и изучения обеспечивающих его механизмов.

Существуют два основных пути оценки интеллекта животных.

- Один из них состоит в том, чтобы оценивать поведение,
- другой - в том, чтобы изучать мозг.

В прошлом оба этих подхода основывались на том, что существует линейная последовательность в развитии от низших, неинтеллектуальных животных, отличающихся сравнительно простым мозгом, к высшим, интеллектуальным животным, мозг которых имеет сложное строение. **Обозревая все животное царство в целом, мы, казалось бы, находим подтверждение такого впечатления, но когда мы ближе знакомимся с теми или иными особыми случаями, то обнаруживаем здесь много явных отклонений.** И это не исключения из общего правила, а следствие того факта, что эволюция шла не линейно, а давала множество разветвлений, на каждом из которых происходит адаптация к своему комплексу внешних условий. Таким образом, животные могут быть весьма сложными в каких-то одних

отношениях и достаточно простыми - в других. Вместе с тем животные различных видов могут достигать одинаковой степени сложности, находясь на различных ветвях эволюционного древа.

Многие традиционные идеи в отношении эволюции мозга позвоночных были подвергнуты сомнению. Так, например, вопреки популярным представлениям выяснилось, что в эволюционном ряду рыбы – пресмыкающиеся – птицы - млекопитающие не наблюдается прогрессивного увеличения относительных размеров мозга, а в последовательности миноги – акулы - костистые рыбы – земноводные - пресмыкающиеся – птицы - млекопитающие не наблюдается увеличения относительных размеров переднего мозга (Jerison, 1973). Действительно, относительные размеры переднего мозга у некоторых акул и млекопитающих практически одинаковы (Northcutt, 1981). В течение долгого времени полагали, что конечный мозг акул и костистых рыб прежде всего связан с чувством обоняния, однако теперь считают, что обонятельное представительство в этой области мозга у не млекопитающих животных не больше, чем у млекопитающих (Hodos, 1982). Мысль о том, что низшие позвоночные обладают недифференцированным передним мозгом, также была подвергнута сомнению (Hodos, 1982).

Теперь вернемся к вопросу о том, каким образом можно оценить интеллект животного по его поведению. С тех пор как Бине (Binet) в 1905 г. разработал тесты для определения интеллектуального уровня человека, был сделан значительный прогресс в их улучшении и усовершенствовании. Этот прогресс был обусловлен прежде всего тем, что стало возможным дать оценку различным тестам, сопоставляя результаты этих тестов с последующими успехами испытуемых в процессе учебы. Современные тесты по определению коэффициента умственного развития (intelligence quotient - IQ) значительно точнее способны предсказать, *насколько далеко продвинется данный человек в области интеллектуальных достижений*. Однако остается много трудностей, особенно при попытке сравнивать общий интеллект людей, имеющих различные уровни культуры. Оценивать интеллект животных оказывается гораздо сложнее, поскольку не существует никакого способа проверить обоснованность того или иного теста и поскольку животные различных видов сильно различаются по своим возможностям с точки зрения выполнения той или иной деятельности.

До недавнего времени оценка интеллекта животных в основном базировалась на изучении тех способностей, которые обычно считаются показателем интеллекта у человека. Современный тест для определения IQ включает в себя различные разделы, предназначенные для оценки памяти человека, его арифметических и логических возможностей, способностей к языку и формированию понятий. Как мы уже видели, голуби, по-видимому, обладают удивительной способностью к формированию таких понятий, как вода, дерево и человек. Должны ли мы считать это признаком большого интеллекта? Обсуждая языковые способности животных, мы пришли к заключению, что способности человека в этом отношении намного превосходят аналогичные способности любого животного, даже хорошо обученного.

*Для сравнения интеллектуальных способностей животных, относящихся к различным видам, трудно придумать тест, который не был бы предвзятым в том или ином смысле.* Многие из прежних тестов для определения способности животного решать какие-то проблемы были ненадежными (Warren, 1973). Порой один и тот же тест, проведенный на животных одного и того же вида, в зависимости от типа используемой аппаратуры давал совершенно различные результаты.

Предпринималось много попыток выяснить, могут ли животные справиться с задачами, которые требуют научения какому-то общему правилу принятия решения. Животных можно научить выбирать из группы предлагаемых предметов такой, который соответствует образцу. Приматы быстро научаются решать такого рода задачу, а голубям для этого требуется гораздо больше попыток.

Мнение, что такие тесты представляют собой истинную меру интеллекта, подкрепляется данными о том, что качество выполнения этих тестов коррелирует с показателем размеров мозга. Так, например, было показано, что макаки-резусы и шимпанзе в отличие от

кошек гораздо быстрее улучшают свои показатели при решении серии задач по различению объектов, если у них был предварительный опыт по решению *реверсивных* задач, т.е. задач, в которых периодически производилась смена подкрепляемого выбора предмета (Warren, 1974). Эти два типа задач решаются на основе общих принципов, которые способны использовать макаки и шимпанзе, тогда как кошки лишены такой способности. Аналогичные различия между кошками и обезьянами можно отметить и в случае экспериментов с решением задач на *несходство*, в которых животное должно из группы предметов выбрать непарный (Warren, 1965). Критики этих экспериментов утверждают, что они с неизбежностью проводятся таким образом, что животным одного вида их выполнять легко, а животным другого вида - трудно (Macphail, 1982).

Но даже если описанные различия принимать всерьез, они отражают только один аспект интеллектуальной деятельности, и неудивительно, что макаки и высшие обезьяны хорошо выполняют тесты, предназначенные для определения IQ человека, поскольку все они относятся к приматам.

## 2.2. Использование животными орудий

В течение долгого времени способность использовать орудия рассматривали как одно из проявлений интеллекта, а способность изготавливать орудия считали признаком, который отличает человека от всех других животных. Теперь, когда об использовании животными орудий мы знаем гораздо больше, этот вопрос не представляется нам столь ясным, хотя производство орудий по-прежнему рассматривается в основном как важный фактор, который оказал большое влияние на эволюцию человека.

*Использование орудий* можно определить как использование тех или иных предметов внешнего мира в качестве функционального продолжения какой-либо части тела для достижения ближайшей цели (Lawick-Goodall, 1970). Не все случаи манипуляции животных с различными предметами отвечают этому определению. Например, мы уже знаем, что вороны поднимают в воздух моллюсков и бросают их вниз на камни, чтобы разбить у них раковину. Подобное поведение наблюдается и у других птиц. Так, например, певчий дрозд (*Turdus philomelos*) берет в клюв улитку и начинает колотить ею по камню, как по наковальне, а вороны (*Corvus corax*) и некоторые грифы-бородачи (*Gypaetus barbatus*) сбрасывают вниз кости, чтобы расколоть их и съесть костный мозг. Однако в данном случае камень, используемый животным в качестве наковальни, не считается орудием, поскольку наковальня не является продолжением тела животного.

Известно, что один из грифов, стервятник обыкновенный (*Neophron percnopterus*), раскалывает яйца африканского страуса, бросая их на камни. Это нельзя считать использованием орудий. Но грифы могут также поднимать камень в воздух и бросать его на гнездо страуса или брать камень в клюв и бросать его на яйцо. Такое использование камня уже считается применением орудия, поскольку камень можно рассматривать как продолжение тела грифа.

Если животное чешется или трется о дерево, то нельзя считать, что оно использует его в качестве орудия, но если слон или лошадь подберут палку, чтобы почесаться с ее помощью, то будет считаться, что они используют палку как продолжение своего тела для достижения немедленной цели. Однако птица, которая носит веточки для постройки гнезда, использует их как материал, а не как продолжение своего тела. Обычно гнездо не рассматривают как орудие для выращивания птенцов, поскольку оно предназначено для достижения долговременной, а не ближайшей цели.

Было также обнаружено, что дикие шимпанзе используют палки для добывания меда из пчелиных гнезд и для выкапывания растений со съедобными корнями. Они используют также листья в качестве губки, чтобы добыть питьевую воду из дупла или других более мелких полостей дерева, а также для чистки отдельных частей тела. Вопрос об использовании орудий наиболее интенсивно изучался на диких шимпанзе, однако определенный материал был получен и на других диких приматах. Так, например, павианы используют камни для раздавливания скорпионов и прутики - для добывания насекомых (Kortland, Kooij, 1963).

*По всей вероятности, в естественной среде обитания способность использования орудий формируется у каждого отдельного животного в результате как подражательного, так и инструментального научения.* В этом отношении использование орудий у приматов трудно отличить от развития пицедобывательного поведения у дятлового вьюрка. Некоторые биологи хотя и допускают, что использование орудий само по себе еще не является признаком интеллекта, однако утверждают, что оно создает предпосылки для истинно разумного поведения, в том числе и для возникновения совершенно новых его форм.

Предположение о том, что новые формы поведения в добывании термитов действительно встречаются у шимпанзе, подтверждается результатами сравнения способов добывания, используемых животными, относящимися к различным популяциям. Так, например, в Гомбе (Восточная Африка) шимпанзе используют прутики, не очищая их предварительно от коры. Иногда они по очереди используют каждый конец прутика. Шимпанзе из Окоро-бико (Центральная Африка) обычно очищают прутик от коры, перед тем как добывать насекомых, и используют только один конец прутика. Шимпанзе с горы Ассирик в Сенегале (Западная Африка) вообще не пользуются прутиком, а с помощью больших палок проделывают в термитниках отверстия, через которые выбирают термитов рукой (McGrew et al., 1979). Обнаруженные различия позволяют предположить, что в пределах популяции существует определенное число вариаций поведения, которые могут привести к новым формам активности, соответствующим местным условиям. Способу «выуживания» термитов обезьяны научаются путем подражания, и он распространяется в популяции посредством «культурной преемственности».

### 2.3. Культурные аспекты поведения

Эволюция представляет собой результат естественного отбора, и наследование приобретенных свойств обычно невозможно. Как бы хорошо ни было адаптировано отдельное животное к условиям своей среды обитания - путем научения или в результате физиологических адаптации, - эти приобретенные адаптации не могут быть переданы потомству с помощью генов. Именно эта точка зрения сейчас широко принята среди биологов. Однако, как мы уже знаем, информация может передаваться от родителей к потомству путем подражания и посредством *импринтирования*. Передачу информации от одного поколения к другому негенетическим путем называют *культурной преемственностью*.

Мы уже знаем, что благоприятные для научения чувствительные периоды у многих животных проявляются на раннем этапе их жизни. Именно во время этих периодов молодяк часто перенимает навыки от своих родителей. Так, например, белоголовая воробьиная овсянка запомнит песню своих родителей только в том случае, если услышит ее во время чувствительного периода своего развития между 10 и 50 сут жизни. Если во время этого периода отдельные птенцы были лишены возможности услышать песню своего вида, то в течение всей своей дальнейшей жизни они уже никогда не могли научиться специфической песне белоголовой воробьиной овсянки. Следует сказать, что птенцы этого вида овсянок никогда не научаются песням, которые бы существенно отличались от их собственной, тогда как другие птицы, например снегирь, способны научиться петь песни совершенно других видов.

Простые формы традиционного поведения не требуют от животных каких-либо особых способностей к научению или особого их обучения. Это поведение проявляется как неизбежное следствие условий, в которых воспитываются молодые животные, и их стремление импринтировать все особенности местообитания, родителей и своих сверстников. Однако у некоторых животных поведение формируется на основе более сложного научения. Мы уже видели, что некоторые формы использования орудий у приматов могут распространяться по всей популяции - по-видимому, в результате подражательного научения.

Однако *подражание не является необходимым признаком высокого интеллекта*. Животные могут копировать друг друга в результате простого социального облегчения (facilitation) проявлений соответствующей активности. Многие животные, питаясь в группе, съедают больше, чем при питании в одиночку. Это было продемонстрировано в экспериментах на

цыплятах, щенках, рыбах и опоссумах. Если цыпленку дают возможность наесться досыта, а затем подсаживают его к другим цыплятам, которые продолжают есть, то сытая птица тоже начнет есть. Замечено также, что домашние цыплята стремятся клевать, когда это делают другие цыплята, даже если поблизости нет никакой пищи. Цыплята стараются клевать любые мелкие объекты такого типа, которые клюет их мать. На воробьях и зябликах было продемонстрировано стремление животных поедать именно ту пищу, которую потребляют другие (Davis, 1973).

Социальное облегчение определенного поведения можно обнаружить и при избегании животными вредной пищи. Предпринятые в США попытки уничтожить большие стаи обыкновенных ворон с помощью ядовитых приманок не привели к успеху, поскольку большая часть птиц начинала избегать этих приманок после отравления нескольких птиц. Подобно этому реакция всего лишь одной крысы на новую пищу может быть достаточной, чтобы определить реакции других крыс группы. Если одна крыса ест данную пищу, то другие присоединяются к ней, но если она, обнюхав пищу, отвергает ее, то другие тоже от нее отказываются. Иногда первая крыса мочится на эту приманку и таким образом предупреждает других о том, что ее следует избегать (Rozin, 1976b).

Другой интересный пример традиционного пищевого поведения наблюдал Нор-тон-Гриффитс у молодых куликов-сорок (Norton-Griffiths, 1967; 1969) - птиц, которые живут на морском берегу и питаются мидиями, т. е. моллюсками, заключенными в твердую двустворчатую раковину. Взрослые птицы пользуются одним из двух способов добычи мяса этого моллюска. Либо они очень сильно ударяют клювом, как молотком, по самому тонкому участку раковины, либо вставляют клюв в открытый сифон, когда мидии находятся под водой, и разрезают им приводящую мышцу, которая держит обе створки вместе, закрывая раковину. Взрослые птицы вскрывают раковины одним или другим способом, и никогда одна и та же птица не пользуется обоими способами вскрытия раковины. Более того, оба члена брачной пары используют один и тот же метод добычи мяса мидии. Меняя местами яйца тех и других птиц, Нортон-Гриффитс показал, что птенцы научаются способу вскрытия раковин мидий от своих родителей. В раннем возрасте у всех птенцов наблюдаются движения, которые соответствуют приемам и тех и других родителей, но птенцы, по-видимому, не практикуют их. Вполне вероятно, что оба способа добычи мяса до определенной степени врожденные.

Таким образом, мы видим, что, хотя культурная преемственность и может действовать в обход биологической наследственности и приводить к очень быстрой эволюции, продукты культурной эволюции по-прежнему остаются объектом естественного отбора. Хотя некоторые склонности к научению и являются существенными для изменения поведенческой культуры, большого интеллекта для этого не требуется, и те люди, которые следуют традиционным видам деятельности, часто оказываются не в состоянии дать рационального объяснения своему поведению.

### 3. СОЗНАНИЕ И ЭМОЦИИ У ЖИВОТНЫХ

**Эмоции** - это существенная часть человеческих переживаний. С точки зрения здравого смысла можно прийти к единому мнению о том, что именно подразумевается под эмоциями, и мы обычно единодушны в понимании атрибутов различных эмоций. Однако при изучении эмоций с научной точки зрения возникает целый ряд трудных проблем.

Эмоции могут проявляться на субъективном, физиологическом и поведенческом уровнях, которые трудно согласуются друг с другом. С точки зрения субъективных проявлений эмоции - это, в сущности, субъективные переживания. Не существует такого способа, который помог бы нам узнать, на что именно похожи эмоциональные переживания другого человека. Мы склонны предполагать, что эти переживания точно такие же, как и наши собственные, но у нас нет никакого логического пути, чтобы убедиться в этом предположении. Когда же мы подходим к проблеме эмоционального переживания животных, то здесь мы сталкиваемся с еще большими трудностями. Мы склонны предположить, что похожие на нас животные, например приматы, способны на такие же эмоциональные переживания, как и мы, а жи-

вотные, которые на нас непохожи, например насекомые, если и способны на какие-либо переживания, то, по всей вероятности, только на те, которые очень отличаются от наших. Однако это всего лишь голос здравого смысла, а не научный вывод. С точки зрения науки, мы не можем утверждать, что у животных имеются какие-то особые субъективные чувства - логически мы вправе делать такие предположения только в отношении других людей.

### 3.1. Самосознание у животных

На протяжении прошлого столетия прочно господствовало представление бихевиористов о том, что субъективные психические переживания животных не могут быть предметом научных исследований. В течение этого времени такие ученые, как Толмен (Tolman, 1932), оспаривали эту точку зрения, но они практически никак не влияли на господствующее мировоззрение. Позиция бихевиористов с логической точки зрения кажется непреступной, однако ее можно обойти различными путями. Один из аргументов заключается в том, что, хотя мы и не можем доказать, что животные обладают субъективными переживаниями, вполне возможно, что на самом деле так оно и есть. А если бы это было так, то что тогда изменилось бы? Другой подход базируется на утверждении, что с эволюционной точки зрения представляется маловероятным, чтобы между человеком и животными в этом отношении был существенный разрыв.

Гриффин (Griffin, 1976), который одним из первых начал планомерную атаку на позиции бихевиоризма, использовал оба этих аргумента. По его мнению, изучение коммуникации животных с наибольшей вероятностью должно принести нам доказательства того, что *«они обладают психическими переживаниями и сознательно общаются друг с другом»*. Однако при исследовании языковых способностей животных в последние годы это давнее обещание оказалось невыполненным. До сих пор вызывает спор поведение шимпанзе, которых обучили некоторым особенностям языка человека, и существует сомнение в том, что когда-либо эти эксперименты позволят нам многое узнать о субъективных переживаниях этих животных (Terrace, 1979; Ristau, Robbins, 1982).

Многие животные реагируют на зеркало так, как-будто они видят других особей своего вида. Однако некоторые данные свидетельствуют о том, что шимпанзе и орангутаны могут узнавать себя в зеркале. Молодые шимпанзе, рожденные на воле, пользовались зеркалом, чтобы чистить те части своего тела, которые другим путем увидеть невозможно. Гэллар (Gallup, 1977; 1979) наносил небольшие пятнышки красной краски на бровь и противоположное ухо нескольким шимпанзе, когда они находились под легкой анестезией. По утверждению экспериментатора, шимпанзе, выйдя из наркотического состояния, прикасались к этим частям своего тела не чаще, чем обычно. Тогда он дал обезьянам зеркало. Шимпанзе начали разглядывать свои отражения в зеркале и постоянно трогать окрашенные брови и уши.

Можно ли считать, что способность животного реагировать на какие-то части своего тела, которые оно видит в зеркале, свидетельствует о его самоосознании? Этот вопрос непосредственно связан с более широким вопросом. Свидетельствует ли способность животного подражать действиям других о его «знании себя»? Шимпанзе невероятно искусны в подражании друг другу и людям. Хотя истинное подражание следует очень тщательно отличать от других форм социального научения (Davis, 1973), мало кто сомневается в том, что приматы способны к подражанию. Например, шимпанзе Вики, воспитывавшейся в семье Хейесов (Hayes), было предложено скопировать серию из 70 движений. Многие из этих движений она никогда ранее не видела, но десять из них скопировала сразу, как только ей их показали. Вики научилась производить в ответ на соответствующие демонстрации 55 двигательных актов.

Она также научилась выполнять довольно сложные домашние дела, например мыть посуду или вытирать пыль (Hayes, Hayes, 1952). Многим из этих действий она подражала спонтанно, без чьих-либо наводящих посылок. Однако шимпанзе по подражательным способностям не смогла справиться с ребенком. Исследователи считали, что подражательная активность Вики соответствует способностям детей в возрасте от 12 до 21 мес. Способность к подражанию иногда считают признаком интеллекта, однако этот тезис стоит взять под со-

мнение, поскольку подражание наблюдается и у очень маленьких детей, и у самых различных немлекопитающих животных. При изучении пения птиц оказалось, что у многих видов птиц при научении пению наблюдаются некоторые формы подражания звукам, причем некоторые птицы в этом отношении особенно искусны. Попугаи и индийские скворцы майны способны необычайно точно воспроизводить звуки человеческого голоса (Nottebohm, 1976).

Чтобы иметь возможность подражать, животное должно получить внешний слуховой или зрительный пример для подражания и добиться соответствия ему с помощью определенного набора своих собственных моторных инструкций. Например, ребенок, который подражает взрослому, высывая язык, должен как-то ассоциировать вид языка со своими моторными инструкциями, необходимыми для того, чтобы самому высунуть язык. Ребенок при этом совершенно не обязан знать, что у него есть язык, - он просто должен связать данное сенсорное восприятие с определенным набором моторных команд. Каким образом это происходит, остается загадкой. Однако вопрос о том, необходимо ли самоосознание для осуществления подражательной деятельности, является спорным.

### 3.2. Сознание и ощущение страдания

Проблема сознания животных таит в себе много трудностей. Спектр научных представлений по этому поводу очень широк. Одни ученые уверены в том, что сознания у животных нет, а другие утверждают, что у большинства животных сознание есть. Существуют исследователи, считающие, что сознание не может быть предметом научного изучения, и исследователи, считающие эту тему не заслуживающей внимания. Ситуация осложняется еще и тем, что очень трудно прийти к приемлемому определению сознания.

Гриффин (Griffin, 1976) определяет сознание как способность организма создавать психические образы и использовать их для управления своим поведением. Это очень напоминает определение, которое предлагает Оксфордский толковый английский словарь. Быть в сознании - это значит «знать, что ты сейчас делаешь или собираешься делать, имея перед собой цель и намерение своих действий» (см. Griffin, 1982). Согласно Гриффину (Griffin, 1976), «намерение включает в себя психические образы будущих событий, причем намеревающийся представляет себя одним из участников этих событий и производит выбор того образа, который он попытается реализовать». Хотя Гриффин и другие исследователи (например, Thorpe, 1974) рассматривали намерение и сознание как неотъемлемую часть одного и того же явления, эта точка зрения не является общепринятой.

Могут ли животные испытывать осознанное страдание? Если стоять на позиции здравого смысла, то мы склонны предположить, что могут. Когда мы находимся в бессознательном состоянии, мы не страдаем от боли или душевных мук, поскольку какие-то области нашего мозга оказываются инактивированными. Мы не знаем, однако, отвечают ли эти области только за сознание или же за сознание плюс еще какие-то аспекты работы мозга. Таким образом, хотя в бессознательном состоянии мы не испытываем боли, мы не можем на основе этого сделать вывод о том, что сознание и страдание идут рука об руку. Вполне может быть, что все то, что лишает нас сознания, одновременно прекращает ощущение боли, но одно и другое не имеют причинной связи.

У нас нет никакой концепции в отношении того, что может включать в себя совокупность сознательного опыта животного, если таковой существует. Поэтому мы не можем сделать никакого заключения о том, существует ли какая-либо связь между сознанием животных и их чувством страдания. В своем неведении мы, должно быть, очень неправы, когда, думая о животных, полагаем, что ощущение страдания может быть лишь у тех из них, которые обладают интеллектом, языком и у которых обнаруживаются признаки осознанных переживаний.

Есть свои недостатки и свои достоинства в том, что мы используем самих себя в качестве моделей, на которых пытаемся изучить возможности ощущений у животных (Dawkins, 1980). Слишком слаба научная основа для проведения аналогии между психическими переживаниями человека и животных. Было бы некорректно с научной точки зрения приходить к



какому-то заключению о психических переживаниях животных на основе таких данных. Вместе с тем мы сами делаем заключения о психических переживаниях других людей только на основе аналогии с нашими собственными переживаниями. Когда мы видим, как другой человек страдает или кричит от боли, мы не пренебрегаем этим, хотя и не можем доказать идентичность его психических переживаний с нашими. Мы «истолковываем сомнения в пользу обвиняемого» и приходим к нему на помощь. Быть может, в отношении представителей других биологических видов мы тоже должны истолковывать наши сомнения в их пользу?

### 3.3. Перспективы эволюции

Нам кажется естественным помогать другим людям, когда они испытывают страдания. Наши симпатии, по всей вероятности, имеют врожденную основу, хотя в какой-то степени на них могут влиять различные культурные традиции. Даже если мы по отношению к кому-либо проявляем жестокость, мы вполне отдаем себе отчет, что заставляем этого человека страдать. Мы автоматически предполагаем, что его психические переживания должны быть подобны тем, которые испытывали бы мы сами в той же ситуации. Похоже на то, что естественный отбор сделал нас такими, что мы предполагаем сходство между психическими переживаниями других людей и нашими собственными. Почему?

Некоторые исследователи (например, Humphrey, 1979; Crook, 1980) утверждают, что в ходе эволюции сообществ, члены которых были тесно связаны между собой, определенные преимущества имели те сообщества, где особи оказывались способными понимать других. Под «пониманием других» мы подразумеваем определенную осведомленность о других как о существах, чувства которых подобны нашим собственным. Такое понимание могло бы помочь развитию способности особей реагировать на индивидуальные качества других особей, а быть может, и развитию языка, способного выражать эти симпатии. Гриффин (Griffin, 1981) полагает, что то же самое могло происходить с представителями других видов животных и что «животные, которые осознают свои социобиологические цели, могут достигать их более эффективно, чем было бы в противном случае». Можно с определенностью сказать, что социальная и политическая жизнь некоторых приматов<sup>1</sup> кажется достаточно сложной, чтобы обеспечить такого рода развитие. Проблема заключается в том, что для каждой обнаруженной нами или предполагаемой характерной особенности живого организма мы всегда можем выдумать кажущееся правдоподобным адаптивное преимущество.

Рассматривая вопрос о страдании у животных с эволюционной точки зрения, надо бы «использовать сомнения в пользу обвиняемых» и предположить, что животные испытывают страдания в тех ситуациях, которых они стремятся избежать. Если животные на самом деле способны страдать, то это, по всей вероятности, происходит в ответ на воздействие таких обстоятельств, которые являются для них в функциональном плане невыгодными. В общем и целом можно ожидать, что в процессе эволюции животные оказались сформированными таким образом, чтобы выбирать ситуации, приводящие к возрастанию их общей приспособленности, и избегать тех ситуаций, которые ведут к снижению приспособленности. По всей вероятности, следовательно, мы можем использовать поведение выбора у животных для того, чтобы определить, в каких условиях они лучше себя чувствуют.

В 1880 г. Герберт Спенсер (Spencer) предположил, что субъективное переживание удовольствия и боли развилось у животных для того, чтобы помочь им выбирать подходящие места обитания и условия жизни. Хотя хорошо известно, что у диких животных проявляются явные предпочтения по отношению к определенным местообитаниям (Lack, 1937; Hilden, 1965; Partridge, 1978), это еще не означает, что для выбора местообитания им необходимы субъективные ощущения. Однако если смотреть на это с точки зрения эволюции, то можно ожидать, что предпочтение животными тех или иных местообитаний обеспечивает им определенное благополучие. Что касается домашних или лабораторных линий животных, то здесь связь между условиями, которые они выбирают, и их общей приспособленностью не столь резко выражена. Тем не менее если предоставить этим животным возможность выбора,

то по их поведению можно, по-видимому, получить вполне разумную эмпирическую оценку степени их благополучия в данных условиях (Dawkins, 1980).

Ценность такого подхода можно проиллюстрировать следующим примером. Дело касается попыток уточнить требования, которым должны отвечать условия клеточного содержания кур - несушек. Правительство Соединенного Королевства создало комитет, который должен был определить, насколько хорошо содержатся домашние животные в животноводческих хозяйствах интенсивного типа. В своем отчете комитет рекомендовал не использовать в клеточных батареях полы, сделанные из тонкой шестигранной проволоки. Комитет считал, что стоять на таком полу курам неудобно (Brambell, 1965). Однако когда кур подвергли проверке в тесте на предпочтение между этим типом пола и полом, сделанным по рекомендации комитете из толстой прямоугольной металлической сетки, то исследователи обнаружили, что птицы предпочитают пол из тонкой шестигранной проволоки (Hughes, Black, 1973). Как показали фотографии, сделанные с нижней стороны пола, ячейки из тонкой проволоки дают больше опоры для ног курицы.

Тесты на предпочтение уязвимы для критики. Дело в том, что на выбор, который делают животные, влияет целый ряд различных факторов. Так, на предпочтение тех или иных условий обитания могут влиять генетические факторы, импринтинг, степень знакомства животного с предлагаемыми условиями или память о тех условиях, в которых находилось животное в последнее время. Генетически обусловленные различия можно исследовать, тестируя разные генетические линии домашних животных (Dawkins, 1980). Ранний опыт животных может оказывать долговременное влияние на предпочтение ими тех или иных условий обитания, но если исследования проводятся на домашних животных, то это влияние можно контролировать.

При проведении экспериментов, основанных на реакции выбора, необходимо убедиться, что животные знакомы с предлагаемыми им альтернативами. Многие животные избегают новых и незнакомых ситуаций. Совершенно очевидно, что они вполне могут предпочесть тот вариант условий, который им уже знаком. Фермеры иногда говорят, что их питомцам, по-видимому, нравятся условия их содержания, потому что, если выпустить их на свободу, они возвращаются обратно. Это напоминает рассуждения о том, что некоторые люди предпочитают сидеть в тюрьме, потому что после длительного заключения им трудно приспособиться к жизни на свободе. Проблема состоит в том, чтобы понять, каким образом взаимодействуют между собой степень знакомства животного с ситуацией и его жизненный опыт, полученный в самое недавнее время. В начале экспериментов выбор животного может определяться тем, в какой обстановке оно находилось в самое последнее время. Однако такое предпочтение может быть очень недолгим, как в описанном выше случае с курами, которых содержали в клеточных батареях.

Тесты на предпочтение подвергались критике еще и потому, что они не учитывали различия между предпочтением, которое проявляется в течение короткого интервала времени, и стойким, долговременным предпочтением. Дункан (Duncan, 1977; 1978) показал, что куры предпочитают войти в гнездо-ловушку, чтобы снести яйца, даже несмотря на то, что в результате им приходится несколько часов просидеть взаперти без доступа к пище. Предпочтительное отношение к гнезду настолько сильно, что такое поведение повторяется изо дня в день. Однако оценить такого рода явления можно только с учетом имеющихся у животного альтернатив. Каким образом распределило бы животное свое время, если бы могло выбирать между различными «режимами» дня? Можно ожидать, что в дикой природе животные организуют свой ежедневный распорядок жизни наилучшим возможным образом (см. гл. 16). Однако перестройка с одного распорядка дня на другой может происходить медленно. У животных имеются как кратковременный, так и долговременный механизмы приспособления к изменениям окружающей среды, и их влияние на поведение оказывается достаточно сложным. Доукинс (1980; 1982) предположила, что измерение «эластичности» поведения поможет преодолеть эти трудности. Можно утверждать, что предпочтение, проявляемое животным в условиях определенного давления среды, будет давать более надежные результаты,

чем выбор под влиянием праздного каприза. Домашние животные обычно не испытывают тех временных и энергетических ограничений, которые воздействуют на поведение диких животных. Поэтому нам следовало бы, быть может, создать такого рода «давление обстоятельств» при проведении наших тестов на предпочтение. Экономисты знают, что явное предпочтение потребителя по отношению к каким-то товарам может резко измениться при изменении цен. Мы могли бы получить более четкое представление о системе предпочтений у животного, если бы построили какой-то эквивалент функции спроса.

Будь у нас такие данные, мы могли бы, исходя из эволюционных представлений, сделать следующее утверждение: если животное готово платить определенную цену за то, чтобы устранить отклонения от своего обычного образа жизни, то это хороший показатель его благополучия. А если не на основе таких отклонений, то как еще могло возникнуть страдание?

## ЛЕКЦИЯ 7. ПРЕДСТАВЛЕНИЕ О ПРИРОДЕ СЛОЖНОГО ИНСТИНКТА

1. ИНСТИНКТ И НАУЧЕНИЕ.
2. СМЕЩЕННАЯ АКТИВНОСТЬ
3. РИТУАЛИЗАЦИЯ И КОММУНИКАЦИЯ.

### 1.ИНСТИНКТ И НАУЧЕНИЕ.

История концепции *инстинкта* сложным образом переплетается с концепцией произвольного поведения и нашей ответственностью за свои действия. Платон и большинство древнегреческих философов рассматривали поведение человека как результат рациональных и произвольных процессов, когда индивидуумы свободны в выборе любого пути действия, который диктует их разум. Этот подход, названный *рационализмом*, существует и по сей день.

Сегодня мы признаем, что нельзя считать индивидуума ответственным за свое поведение, когда он поступает по принуждению и в этих обстоятельствах он не должен быть ни поощрен, ни наказан. Фома Аквинский считал, что поведение животного строго детерминировано чувственными желаниями, хотя он, по-видимому, и допускал, что животное способно к некоторой элементарной рассудочной деятельности. *«Другие, подобно неразумным животным, действуют на основе некоего выбора, ибо овца убегает от волка, руководствуясь своего рода рассудком, позволяющим ей считать волка для себя опасным. Но этот рассудок произволен: он детерминирован природой».*

Некоторые древнегреческие философы, и в частности, Демокрит, отошли от общих позиций рационализма и полагали, что события в психическом мире совершаются точно так же, как и в физическом. Этот подход называется *материализмом*. Такое объяснение поведения существовало вплоть до Рене Декарта.

*Ассоциационисты*, подобно материалистам, отрицали любую свободу воли, но они не считали необходимым объяснять поведение с помощью физических или физиологических понятий. И Джон Локк (1700), и Дэвид Юм (1739) высказали мнение о том, что поведение человека развивается исключительно посредством опыта в соответствии с законами ассоциации. Такое представление сыграло важную роль на ранних этапах становления психологии как науки.

#### 1.1. Концепция инстинкта

Ранние исследователи рассматривали инстинкт как естественную природу биологически важных мотивов. Так, Фома Аквинский был уверен, что рассудочная деятельность животного не произвольна, а заложена природой. Декарт *полагал, что инстинкт-это источник сил, которые управляют поведением, причем по воле бога это управление осуще-*

ствляется таким образом, чтобы сделать поведение адаптивным. Ассоциационисты, по видимому, отвергали любые представления об инстинкте.

Если ассоциационисты полагали, что в основе поведения человека лежат его знания о последствиях своих действий и желание посредством этих действий достичь определенных целей, то другие, подобно Хатчесону (Hutcheson, 1728), утверждали, что инстинкт вызывает действие до того, как будет сделан какой-либо прогноз его последствий. Таким образом, первоначально инстинкт считали источником мотивационных сил, Хатчесон же рассматривал инстинкт как саму силу. Эта концепция инстинкта господствовала вплоть до новых рационалистов [например, Рейда (Reid, 1785); Гамильтона (Hamilton, 1858) и Джеймса (James, 1890)]. Итак, человеческая природа представлялась как некая комбинация слепого инстинкта и рациональной мысли.

Представление об инстинкте как первичном двигателе поведения было подхвачено такими психологами, как Фрейд (Freud, 1915) и Мак-Дугалл (McDougal, 1908). Зигмунд Фрейд разработал мотивационную теорию невроза и психоза, которая отводила решающую роль в природе человека иррациональным силам. Он представлял себе поведение как результат взаимодействия двух основных энергий: силы жизни, лежащей в основе человеческой активности, направленно; на самосохранение и продолжение жизни, и силы смерти, определяющей агрессивные и разрушительные действия человека. Фрейд рассматривал эти силы жизни и смерти как инстинкты, энергия которых требует внешнего выражения, или разрядки. Согласно Мак-Дугаллу, *инстинкты* - это иррациональные и непреодолимые начала поведения, которые направляют организм к достижению его целей. Он выделял несколько инстинктов, большая часть которых сопровождается соответствующими эмоциями. Например, *бегство и эмоция страха, отвергание и эмоция отвращения, любопытство и эмоция удивления, драчливость и эмоция гнева*.

Эти различные концепции инстинкта были порождены субъективным опытом человеческих эмоций. Такой сугубо ненаучный подход вызвал ряд трудностей, касающихся интерпретации фактов, согласования позиций психологов, детерминации ряда инстинктов, которые необходимо было выявить или существование которых надо было допустить. Дарвин (1859) был первым исследователем, который предложил определение инстинкта, основанное на объективном анализе поведения животного. Он трактовал инстинкты как сложные рефлексы, сформированные из отдельных поведенческих элементов, которые могут наследоваться и, значит, являются продуктами естественного отбора, эволюционирующими вместе с другими аспектами жизни животного. Таким образом, дарвиновская концепция инстинкта подобна концепции Декарта, где вместо бога выступает эволюция.

Идеи Дарвина послужили основой для представлений классической этологии, которые были сформулированы Лоренцом и Тинбергеном. Лоренц (Lorenz, 1937) утверждал, что многие типы поведения животных сформированы на основе ряда комплексов фиксированных действий, которые характерны для животных данного вида и в основном генетически детерминированы. Позднее (Lorenz, 1950) он утверждал, что каждый *комплекс фиксированных действий*, или инстинкт, мотивирован *энергией специфического действия*. Этот механизм сравнивался с жидкостью в сосуде: каждый инстинкт соответствует своему «сосуду», и когда появляется пусковой раздражитель, жидкость «выливается» в форме инстинктивной силы (drive), которая вызывает адекватное поведение.

Такая концепция инстинкта, принятая в классической этологии, в настоящее время удовлетворяет не всех. Это происходит по двум причинам. **Во-первых**, не все разделяют точку зрения, согласно которой инстинктивные силы, или драйвы, обеспечивают энергией определенные виды поведения. По причинам мотивация больше не рассматривается с точки зрения драйва, сверхрефлексов или инстинктивных побуждений (urges). **Во-вторых**, многие не согласны с утверждением, что определенные типы поведения являются врожденными, т. е. развиваются независимо от условий внешней среды. В настоящее время нельзя считать, что генетические влияния на поведение не зависят от средовых воздействий. Термин *«врожденный»* был введен для обозначения характерного для вида типа поведения; при этом не

*следует забывать, что и ранние средовые влияния являются также характерными для вида, т. е. что условия, в которых рождаются и развиваются различные члены вида, часто оказываются очень сходными.*

Примитивное представление об инстинктивном поведении сводилось к тому, что детальные инструкции по реализации поведения и раздражители, которые вызывают это поведение, закодированы в генах организма. Онтогенез поведения считается фиксированным в том смысле, что условия развития организма не влияют (до известной степени) на формирование поведения. Инстинктивное поведение, таким образом, является видовым признаком, и сформировано оно на основе комплексов фиксированных действий, которые запускаются специфическими сигнальными раздражителями (знаковыми стимулами). Инстинктивное поведение адаптивно, поскольку естественный отбор действует на него точно так же, как он действует на другие генетически детерминированные признаки. В ранней этологической литературе можно выявить следующую тенденцию: *допускается, что всякое поведение, имеющее явно адаптивный характер, должно быть инстинктивным, в отличие от поведения, которое приобретает путем научения и на которое не действует естественный отбор.*

## 2.2. Врожденный пусковой механизм

Ранние этологи (Uexkull, 1934; Lorenz, 1935) полагали, что животные нередко реагируют инстинктивно на специфические раздражители, порой достаточно сложные. Такие раздражители стали называть *сигнальными раздражителями (знаковыми стимулами)*. Сигнальный раздражитель представляет собой какую-то часть общей структуры стимула, и эта часть может быть относительно простой. Например, у самца трехиглой колюшки в брачный период брюшко становится ярко-красным. Это и есть сигнальный раздражитель, который вызывает агрессию со стороны другого самца, охраняющего свою территорию. Напротив, только что убитый самец колюшки, у которого брюшко не красное, уже не может вызвать атаки со стороны других самцов. Таким образом, многие другие признаки самца колюшки, по-видимому, игнорируются другими самцами. Красный цвет становится гораздо более эффективным, если им окрашена нижняя часть модели.

Основываясь на том, что такого рода стимулы вызывают совершенно определенные реакции, ранние этологи предположили наличие в организме животного какого-то внутреннего механизма узнавания сигнальных раздражителей. Этот предполагаемый механизм стали называть *врожденным пусковым механизмом (ВПМ)* (Lorenz, 1950; Tinbergen, 1950). Сформулированная концепция имеет три важных аспекта.

**Во-первых**, подразумевается, что этот механизм врожденный, а это означает, что и распознавание сигнального раздражителя, и реализация ответной реакции на него тоже врожденны и составляют видовую особенность животного. Однако, эти ранние представления этологов о врожденности несколько отличаются от тех, что приняты в настоящее время.

**Во-вторых**, имеется в виду, что ВПМ играет роль высвободителя (спускателя) ответа на сигнальный раздражитель. При этом полагают, что ВПМ сдерживает заключенную в организме специфическую (для данного действия) энергию, или побуждение, до тех пор, пока животное не опознает соответствующий сигнальный раздражитель, в ответ на который и высвободится энергия в виде соответствующего поведения. Этот аспект ВПМ был настолько существенным, что сигнальные раздражители часто называли «релизерами» (от англ. release-высвободить, спускать).

**В-третьих**, считают, что этот поведенческий ответ, высвобожденный с помощью ВПМ, стереотипен и является частью врожденного репертуара, представленного комплексами фиксированных действий. Последние, как первоначально предполагал Лоренц (Lorenz, 1932), - это определенные действия, характеризующиеся достаточно жесткой координацией, что-то вроде рефлексов. Считалось, что они врожденны и видоспецифичны.

Лоренц проводит различие между комплексами фиксированных действий и рефлексами, указывая при этом на несколько пунктов. Прежде всего комплексы фиксированных дей-

ствий могут быть высвобождены в ответ на различные раздражители, тогда как рефлексы вызываются лишь специфическими стимулами. Кроме того, для выполнения комплексов фиксированных действий животные должны испытывать мотивацию, тогда как для рефлекторных действий этого не нужно. И наконец, комплексы фиксированных действий могут проявиться и в отсутствие внешних раздражителей - тогда их называют *холостыми действиями*. Некоторые из этих пунктов сегодня представляются спорными. Например, рефлекс испуга можно вызвать различными стимулами. Помимо этого, сейчас известно, что многие комплексы фиксированных действий генерируются как вполне предсказуемые, без участия обратной связи, чем и определяется стереотипность их проявления.

Среди первых этологов были и такие, которые хорошо знали о существовании этих проблем. Так, Тинберген (1951) особо подчеркивал, что имеются существенные различия между пусковым (высвобождающим) и направляющим аспектами стимула. Он демонстрировал это различие на примере поведения самки серого гуся, которая возвращает в гнездо выкатившееся яйцо; это поведение в тридцатые годы они изучали вместе с Лоренцом.

### 1.3. Открытие импринтинга

Среди исследований Лоренца, которые существенно обогатили этологическую науку, одним из главных представляется изучение развития социальных отношений у животных, и прежде всего - явления импринтинга. На эти исследования в значительной степени его натолкнули собственные наблюдения за поведением галок, а также предшествующие работы Хейнрота (Heinroth). Хейнроту нередко приписывается честь быть первым, кто использовал термин *импринтинг* (Pragung), однако Сполдинг (Spalding) на много лет раньше провел серьезные исследования импринтинга. В период с 1872 по 1875 г. он опубликовал 6 статей, в которых были приведены результаты тщательных наблюдений за вылуплением цыплят и их поведением в первые несколько дней жизни. Эта работа предвосхитила многие более поздние работы по изучению инстинктов, которые проводили ранние этологи и содержала следующее важное наблюдение: только в возрасте двух-трех дней цыпленок следует за любым движущимся объектом, и у них развивается прочная привязанность к нему.

Лоренц (Lorenz, 1935), расширивший представления Хейнрота, утверждал, что импринтинг в отличие от обычного **научения** происходит лишь на определенной стадии развития животного и является необратимым. Лоренц подтвердил данные Хейнрота о поведении гусят, а также провел дополнительные исследования на утятах, кряквы, птенцах голубей, галок и многих других птиц. Он подтвердил положение Хейнрота о том, что птицы, импринтированные на человека, будут часто направлять на него свое специфическое половое поведение. Так, Лоренц (Lorenz, 1935) отмечал, что египетская горлица (*Streptopelia risoria*), импринтированная на человека, направляла поведение ухаживания по отношению к его руке, и если руке придавали соответствующее положение, горлица пыталась спариваться с ней. Лоренц (1935) подчеркивал, что это поведение, демонстрирующее результат импринтирования, является врожденным, тогда как узнавание объекта импринтирования не имеет врожденной основы. Он считал, что молодое животное становится импринтированным на любой движущийся объект, который оно увидит в определенный период своего развития, и будет соответствующим образом направлять на него свое сыновнее, половое и социальное поведение.

Как утверждали Хейнрот (Heinroth, 1910) и Лоренц (Lorenz, 1935), птенцы выводковых птиц и детеныши млекопитающих, которые способны передвигаться вскоре после появления на свет, проявляют совершенно одинаковую привязанность к движущимся объектам. Только что вылупившиеся гусята и утята, отделенные от матерей, будут следовать за медленно идущим человеком, грубой моделью утки или даже картонной коробкой. Ягненок будет следовать за человеком, который выпаивал его из соски, даже если он не голоден. И тогда, когда ягненок перестанет питаться молоком и присоединится к стаду, он будет приближаться к своему первому хозяину и следовать за ним. Таким образом, поскольку ягненок следует за человеком как за своим родителем и поскольку, став взрослым, он сохраняет неко-

торую привязанность к этому человеку, можно говорить, что явление импринтинга характеризуется как долговременными, так и кратковременными аспектами.

*Как правило, чем дольше животное следует за каким-либо объектом и чем больше знакомится с ним, тем меньше его привлекают другие объекты. «Реакцию следования» можно усилить путем пищевого подкрепления; кроме того, в природе подкрепляющими факторами оказывается контакт с матерью и исходящее от нее тепло.*

Некоторые исследователи (например, Hess, 1958; 1959a) утверждали, что **степень импринтирования** отчасти определяется усилиями, которые молодое животное затрачивает при следовании за объектом-родителем. Хесс (Hess, 1958) разработал экспериментальную установку, в которой утят помещали на специальную дорожку, где они могли следовать за движущимся предметом. При этом некоторым утятам приходилось преодолевать барьеры, чтобы не отставать от своего родителя, а другие могли бежать свободно.

Хесс установил, что у утят, преодолевавших препятствия, степень **импринтирования** была выше, нежели у утят, на пути которых этих препятствий не было. Точно также он утверждал, что у утят, которые следовали за «родительской» моделью вверх по наклонной плоскости, импринтинг оказывался более прочным, чем у утят, бежавших по горизонтальной плоскости. На основании этих результатов Хесс сформулировал закон усилия, который связывал силу импринтирования с энергией, которая затрачена при следовании.

Однако попытки повторить эти результаты не увенчались успехом; во многих случаях они приводили к прямо противоположным результатам (см. Sluckin, 1964). Действительно, у разных видов животных существуют выраженные различия в тенденции следования за объектами-родителями. Готтлиб (Gottlieb, 1961) сообщил, что утята пекинской утки сначала следуют за такими объектами бодрее, чем утята кряквы, однако степень импринтирования у тех и других оказывалась одинаковой. Как мы увидим позже, у многих видов животных проявляются такие формы импринтинга, при которых вообще реакции следования не наблюдаются.

#### 1.4. Чувствительные периоды для запечатлевания

Лоренц (Lorenz, 1935) считал, что импринтирование возможно только в определенный период развития организма и что это целиком определяется эндогенными факторами, сходными с факторами, вызывающими эмбриональную индукцию. Однако теперь мы знаем, что период, в течение которого может произойти импринтирование, значительно меняется под влиянием жизненного опыта животного. Утята и цыплята стараются собираться вместе даже в отсутствие родителя. Гитон (Guiton, 1959) обнаружил, что цыплята, которые содержались в группах, прекращали следовать за движущимися объектами уже через три дня после вылупления, тогда как у цыплят, выросших в изоляции, «реакция следования» проявлялась намного дольше. Он смог показать, что цыплята, воспитанные в группе, становятся импринтированными друг на друга.

*Только что вылупившиеся птенцы многих видов птиц сначала не боятся новых объектов и, напротив, стремятся приблизиться к ним и «обследовать» их.* Несколько дней спустя птенцы становятся более боязливыми и проявляют признаки страха при встрече с незнакомыми объектами. Время, когда наступает такая перемена, зависит от условий содержания новорожденных (Bateson, 1966). Для только что вылупившегося птенца не существует ничего знакомого, так же как и незнакомого, но только лишь он познакомится с некоторыми стимулами, он оказывается в состоянии отличать их от других. Бейтсон (Bateson, 1964) обнаружил, что цыплята меньше сторонятся движущихся объектов, если эти объекты окрашены в тот же цвет, что и стены помещения, где содержались цыплята. Все это свидетельствует о том, что в течение нескольких дней после вылупления цыплята научаются выделять определенные характеристики их непосредственного окружения и отличать их от новых стимулов. Они сторонятся тех объектов, которые воспринимаются ими как незнакомые. В естественной среде мать и цыплята-сисы очень скоро становятся знакомыми, а большая часть других объектов сначала будет незнакомой.

Имеющиеся данные позволяют предположить, что может существовать не один тип чувствительного периода. Первые исследователи импринтинга показали, что и сыновнее, и последующее половое поведение может быть изменено под влиянием раннего опыта. Результаты более поздних исследований (Schutz, 1965; Vidal, 1976; Gallagher, 1977) позволили предположить, что чувствительный период для полового импринтинга наступает позже, чем для сыновнего. Например, Видал (Vidal) показывал молодым петушкам движущуюся модель во время одного из трех возрастных периодов: от вылупления до 15 сут, от 16 до 30 сут или от 31 до 45 сут. Петушки впоследствии воспитывались или вместе с курицей, или без нее до 150-суточного возраста. В этот период им предъявляли ряд тестов на предпочтение.

Оказалось, что цыплята, которым показывали модель в возрасте от 31 до 45 сут, демонстрировали наиболее сильное половое предпочтение этой модели, несмотря на то, что сыновнее поведение по отношению к этой модели (во время ее экспозиции) было у них самым слабым. Чувствительный период для сыновнего импринтинга в норме продолжается от 1 до 30 сут. Известно, что критические периоды для научения имеют место и во многих других ситуациях. Так, например, недоедание приводит к остановке роста крыс, если оно происходит в раннем периоде их жизни (Dobbing, 1976; Smart, 1977). Хэндлинг оказывает влияние на последующее поведение взрослых крыс, если он проводится в то время, когда крысята еще находятся при матери (Denenberg, 1962).

Чувствительные периоды мы обнаруживаем и при научении птиц пению, а человека языку. Много других подобных примеров представлено в работе Бейтсона (Bateson, 1979).

### 1.5. Аспекты долговременного импринтинга

В результате сыновнего импринтинга между молодняком и родителем (истинным или приемным) развивается привязанность, которая утрачивает свое значение, как только молодое животное достигает зрелого возраста. Однако этот ранний опыт может оказывать отдаленное влияние на последующее социальное поведение организма. Как мы уже отмечали раньше, у птиц импринтинг может оказывать серьезное влияние на проявляющееся у взрослого животного предпочтение определенных половых партнеров. Это явление часто называют *половым импринтингом*. На курах, утках и голубях легко провести эксперименты по взаимозамене родителей-воспитателей (cross-fostering experiments). Если характерно окрашенные птенцы одной породы воспитываются с родителями другой породы, имеющими и другую окраску, то в половозрелом возрасте они обычно предпочитают спариваться с теми птицами, которые имеют окраску приемных родителей, а не своих собственных.

Половое импринтирование легче всего возникает по отношению к особям своего вида и гораздо труднее по отношению к такому неподходящему виду, как человек. Однако в отсутствие каких-либо альтернатив может произойти длительное и прочное межвидовое импринтирование. Так, прирученные человеком птицы могут стать сексуально импринтированными на человека; известно, что такое половое запечатление проявляют птицы более 25 видов (Immelmann, 1972). Основанное на импринтировании половое предпочтение продолжается зачастую несколько лет. Так, например, кряквы, выращенные утками других видов и гусями, будут постоянно ухаживать за особями вида приемного родителя, даже если вместе они были не очень долго. Иммельман (1972) поменял родителей у бронзовой амадины и зебровой амадины, а затем изолировал их от приемных родителей на несколько лет. Большинство птиц успешно спаривались с особями своего вида, но, когда в конце концов они получили возможность выбирать между птицами своего вида и вида приемного родителя, они явно предпочитали ухаживать за птицами того вида, к которому относились приемные родители, воспитавшие их несколько лет назад.

### 1.6. Импринтинг как научение

Лоренц (Lorenz, 1935) считал, что импринтинг принципиально отличается от других форм научения; однако в настоящее время эта точка зрения стала непопулярной (Bateson, 1966; Hinde, 1970). **Импринтинг** - сужение предсуществующих предпочтений (a narrowing of



pre-existing preferences) - это процесс, который имеет много общего с другими формами перцептивного научения. Вместе с тем импринтинг-это и научение организма реагировать особым образом на импринти-рованную ситуацию.

**Перцептивное научение** - понятие весьма неоднозначное, поскольку часто трудно определить, до какой степени животное научается организовывать свой перцептивный мир, а до какой степени его восприятие внешних стимулов является врожденным. В многочисленных экспериментах было показано, что животные, которые на ранних этапах своего развития были лишены перцептивного опыта, различали стимулы хуже, чем нормальные животные (см. Hinde, 1970).

По всей вероятности, импринтинг также имеет отношение и к **инструментальному научению**. Если утятам на следующий день после вылупления показать игрушечный поезд, то позже их можно научить клевать столбики, если сразу после клевания мимо них будет пробегать эта игрушка (Hoffman et al., 1966). Если утятам показывать поезд на более поздних стадиях их развития, то они уже не могут научиться выполнять этот тест. Бейтсон и Риз (Bateson, Reese, 1969) обнаружили, что утята кряквы и цыплята могут научиться нажимать на педаль, чтобы вызвать включение мелькающего света (к которому у них не было предварительного импринтирования), если такое обучение проводить в период, чувствительный к импринтированию.

Для некоторых типов научения подкрепление не всегда бывает обязательно, однако с помощью подкрепления такое научение может быть модифицировано. Более того, животные способны выполнять даже инструментальные поведенческие навыки, чтобы получить подкрепление в форме песни своего биологического вида или образа полового партнера. Роль подкрепления при импринтировании как раз и относится к этой категории, и поэтому утверждение, что импринтинг - это особая форма научения, не может получить должной поддержки. С функциональной точки зрения импринтинг можно классифицировать как вид **предпрограммированного научения**. Однако этот термин также приложим и ко многим другим аспектам научения, например научению пению, научению узнавать место и, наконец, латентному научению. Те особенности импринтинга, благодаря которым он когда-то казался отличающимся от других форм научения, при последующих исследованиях оказались совсем несущественными отчасти вследствие того, что изменились наши представления о сущности научения.

## 2. СМЕЩЕННАЯ АКТИВНОСТЬ

Смещенная активность характеризуется явным несоответствием обстановке, в которой она реализуется. Например, во время ухаживания за самкой самец трехиглой колюшки может внезапно подплыть к гнезду и совершать действия, характерные для вентилирования гнезда. При нормальном ходе событий самец своим ухаживанием заманивает самку в гнездо, где она откладывает икру. Самец оплодотворяет эту икру и изгоняет самку со своей территории. Самец сам заботится об икре и охраняет ее от хищников. В его родительские обязанности входит вентилирование гнезда для удаления из него конечных продуктов обмена и снабжения водой, богатой кислородом.

Порой самец начинает ухаживать за второй самкой, которая откладывает икру в это же гнездо. Таким образом, когда самец ухаживает за самкой, в его гнезде уже может быть икра, и поэтому вполне резонно, что он периодически навещает гнездо и вентилирует его. Однако икра бывает в гнезде далеко не всегда, и непонятно, почему самец прерывает ухаживание и вентилирует пустое гнездо. Такое поведение представляется неуместным по крайней мере с двух точек зрения. Во-первых, оно осуществляется в отсутствие нормального стимула, т.е. двуокиси углерода, выделяющейся в результате дыхания яиц. Во-вторых, это поведение не выполняет своей нормальной функции вентилирования икры, и совершенно непонятно, какой другой смысл может иметь эта деятельность рыбки.

Такая явно бессмысленная активность встречается у животных достаточно часто, и поэтому ранние этологи буквально ломали головы над разгадкой ее смысла.

И сейчас исследователи поведения продолжают мучиться над этой проблемой. И наконец, анализ смещенной активности способствовал развитию нашего понимания основ коммуникации животных - **ритуализованного поведения**, сформировавшегося в процессе эволюции.

### 2.1. Причина возникновения смещенной активности

Случаи *смещенной активности* были описаны еще ранними этологами (Huxley, 1914; Makink, 1936; Kortlandt, 1940; Tinbergen, 1940). Впервые этот термин использовали Эдвард Армстронг (Armstrong, 1947), а также Нико Тинберген и Ян ван Йерсел (Tinbergen, van Iersel, 1947). Тинберген (1952) отмечает следующие особенности смещенной активности:

*«По своему внешнему проявлению смещенная активность напоминает видоспецифические комплексы действий животного или кажется производной от них».*

*«Эти движения представляются абсолютно неуместными, поскольку они полностью выходят из контекста поведения, которое предшествует им или следует за ними».*

*«Смещенная активность, по-видимому, проявляется в том случае, когда активированный драйв (специфическая для данного действия энергия) почему-либо не может разрядиться в виде соответствующего консумматорного акта (актов)».*

Кортланд (Kortland, 1940) и Тинберген (Tinbergen, 1940) высказали предположение о природе смещенной активности, которое вытекает из представления о том, что каждый инстинкт обладает своей собственной энергией, специфической для данного инстинктивного действия ("action-specific energy"). Кортланд различает **автохтонное** поведение, которое использует свою специфическую энергию (drive), и **аллохтонное** - использующее энергию, предназначенную для других действий. С этой точки зрения смещенная активность рассматривалась как аллохтонная. Тинберген (Tinbergen, 1952) считает, что **«смещенная активность - это выходное отверстие, через которое может выразить себя в действии чем-то сдерживаемая специфическая энергия (the thwarted drive)**. Эта концепция обозначалась словом Uber-sprung - перескок, или sparking-over-перевоспламенение (переброска пламени).

Тинберген (Tinbergen, 1951) отмечал, что смещенная активность проявляется в том случае, когда «налицо избыточная мотивация, а нормальные пути для ее удовлетворения каким-то образом заблокированы». Он отождествлял причину такого блока с конфликтом двух предельно активированных антагонистических энергий или с высокой мотивацией, которая возникает в ситуации, где отсутствуют внешние стимулы, необходимые для реализации соответствующего консумматорного поведения. Конфликт между двумя источниками антагонистических энергий можно увидеть в ситуации, когда животные находятся на границе своих территориальных участков и защищают их. Так, например, самцы колюшки, встретившись на границе своих территорий, сразу принимают позы с опущенными вниз головами (рис. 21.3). Тинберген (Tinbergen, 1951) отождествляет эту позу с позой копательного поведения, которым начинается строительство гнезда:

В настоящее время достаточно убедительно показано, что смещенная активность проявляется обычно в точке равновесия между двумя различными мотивационными тенденциями. Заметим, что само по себе это не является доказательством возникновения смещенной активности при избыточной мотивационной энергии. Однако, как мы увидим дальше, существуют и другие объяснения.

При обзорном анализе полевых исследований (например, Tinbergen, 1952; Ba-stock et al, 1953) было обнаружено, что смещенная активность проявляется, как правило, в трех различных ситуациях:

- 1) при физическом сдерживании **аппетитивного (подготовительного)** поведения;
- 2) при сдерживании **консумматорного (завершающего)** поведения в результате удаления его объекта или цели
- 3) при одновременной активации несовместимых тенденций.

Эти наблюдения были подтверждены и в лабораторных исследованиях (например, McFarland, 1965). Общим для всех этих ситуаций представляется тот факт, что текущее по-

ведение не может проявиться. Оно сдерживается либо физической преградой, либо недоступностью ожидаемого результата поведения, либо несовместимой активностью.

Ранние этологи гордились тем, что они проводят объективное исследование поведения (например, Tinbergen, 1942), и конечно жаль, что они позволяли себе прегрешения субъективно спекулировать по поводу смещенной активности. Как мы увидим дальше, эта ситуация совсем не так проста, как они думали.

Первые сомнения по поводу классической интерпретации смещенной активности возникли после того, как было обнаружено, что ее нельзя считать *полностью аллохтонной*. Так, например, индюки в самом разгаре боя могут вдруг внезапно прекратить его и начать демонстрацию смещенных действий: поедать пищу или пить воду (Raber, 1948). Какая именно смещенная активность проявится, зависит от того, что доступно птицам в данный момент: пища или вода. Эндрю (Andrew, 1956b) предположил, что смещенное поведение чистки перьев у вьюрков регулируется периферическими стимулами, которые в норме вызывают адекватные действия по чистке оперения. Он показал, что чистка перьев легко подавляется другими видами активности, и это дало ему основание утверждать, что стимулы, вызывающие у птиц чистку перьев, постоянно поступают из внешней среды. Эндрю полагал, что в конфликтных ситуациях, когда полностью не может проявиться ни один из конкурирующих видов активности, давление на поведение чистки перьев ослабевает до такой степени, что появляется возможность этому поведению проявиться в виде смещенной активности.

В основу этой теории *растормаживания*, объясняющей природу смещенной активности, были положены данные, полученные главным образом при изучении поведения гнездящихся крачек (van Iersel, Bol, 1958). Когда у птиц возникал конфликт между стремлением остаться в гнезде и стремлением к бегству, они часто начинали «предаваться наслаждению» - смещенным действиям по чистке оперения. Ван Йерсел и Бол обнаружили, что такие смещенные действия продолжались более длительное время после дождя, т. е. именно тогда, когда в норме влажное оперение должно было бы служить стимулом для адекватных действий. Авторы пришли к заключению, что равновесие между двумя конфликтующими специфическими энергиями снижает их тормозящее воздействие на третий энергетический очаг, который поэтому получает возможность проявиться в форме открытого поведения. Подобным образом результаты по изучению смещенной активности - вентилирования гнезда у колюшки-показали, что эта активность проявляется именно тогда, когда оказываются в равновесии агрессивные и половые стремления (Se-venster, 1961). Смещенную активность можно было вызвать гораздо легче, если имитировали наличие в гнезде развивающихся икринок путем орошения гнезда водой, в которой была растворена двуокись углерода.

По мнению Роуэлла, для возникновения смещенной активности необходимо, чтобы выполнялись три условия:

- 1) должно возникнуть состояние равновесия между двумя конкурирующими стремлениями животного или соответственно между двумя конкурирующими очагами специфической энергии;
- 2) такое равновесие должно продолжаться достаточно долго, чтобы смещенная активность могла проявиться;
- 3) необходимо наличие адекватных внешних раздражителей, вызывающих выполнение нормальных (а не смещенных) действий.

Позднее было показано (McFarland, 1965), что наличие мотивационного конфликта не является непременным условием возникновения смещенной активности. В опытах на египетских горлицах, которым не давали воды, автор обнаружил, что в ситуациях выбора между стремлениями приблизиться к чему-либо или отступить у них проявляется смещенная активность, выражающаяся в виде клевания и чистки перьев, аналогичная той, что наблюдал Роуэлл. Вместе с тем смещенная активность проявлялась у птиц и тогда, когда на привычном пути к поилке ставилась стеклянная преграда или когда испытывающие жажду птицы, подойдя к поилке, не находили в ней воды.

## 2.2. Внимание и смещенная активность

Басток и др. (Bastock et al., 1953) высказали основную суть принципа **реафферентации**. По их предположению, в самом начале любой активности в мозговом центре этой активности возникает копия ожидаемых в норме стимулов. Отсутствие сенсорной обратной связи (т. е. подтверждения ожидаемого) приводит к аккумуляции нервной энергии, которая и может вызывать смещенную активность. Обращало на себя внимание то обстоятельство, что различные активности помимо того, что они несовместимы в отношении моторики, несовместимы и в отношении внимания. Факты показывали, что животное не может одновременно следить за двумя различными комплексами раздражителей. В ходе научения животное узнает, какого результата в данной ситуации можно ожидать, и эти ожидания в виде **эфферентной копии** сравниваются с реальным результатом поведения, достигнутым в данном случае. В условиях стабильной внешней среды ожидания животного бывают почти правильными, и сравнение с реальными результатами (при котором одно значение вычитается из другого) дает нулевое рассогласование. Но если почему-либо произойдет нарушение поведения, то возникает рассогласование, которое отражается на обратной связи от результатов поведения, и это заставляет животное отключить внимание от тех стимулов, которые в это время регулируют его поведение.

Изменение результатов поведения может возникнуть как следствие физического препятствия на пути его реализации, как следствие конфликта с другой мотивационной системой или при неподтверждении ожидаемого результата. Все эти ситуации порождают смещенную активность и создают рассогласование, которое воспринимается через обратную связь, что и вызывает переключение внимания. Текущее поведение заканчивается, и включается какая-то другая (смещенная) активность.

## 2.3. Функциональные аспекты смещенной активности

Первоначально смещенную активность рассматривали как функционально неадекватную и аллохтонную (вызванную специфической энергией, не относящейся к делу). Обычно кажется, что поведение животного приводит к достижению цели, которая имеет очевидный биологический смысл. Поведение, которое не имеет очевидной цели, может показаться функционально неадекватным.

Например, мы можем сказать, что целью пищевого поведения является поглощение пищи. Однако для смещенной пищевой активности у птиц характерно то обстоятельство, что они берут пищу в клюв, и затем роняют ее, а не проглатывают. Таким образом, смещенная пищевая активность будет казаться функционально неуместной, поскольку это пищевое поведение не выполняет своей нормальной функции. Однако может быть и так, что смещенная активность выполняет некоторые другие функции, например уменьшает мотивационное напряжение или облегчает коммуникацию с другими животными.

Смещенная активность часто наблюдается при половых или агрессивных столкновениях, где, вероятнее всего, возникают мотивационные конфликты. Поскольку смещенная активность обычно имеет место в точке равновесия конфликтной ситуации, она, возможно, несет определенную информацию для другого участника столкновения. Например, мы уже видели, что у самца трехиглой колюшки начинают проявляться приступы смещенных копательных движений, когда он сталкивается с соперником вблизи границы своей территории, где тенденции нападения и избегания выравнены. Вполне возможно, что колюшки могли бы научиться узнавать территориальные границы по смещенному копанию, которое производят их соседи. *В ситуациях, где такой тип коммуникации оказывается полезным, естественный отбор стремится сделать это поведение более эффективным и надежным в качестве источника информации. Эволюционный процесс, благодаря которому это происходит, носит название ритуализации.*

**Ритуализация** - это эволюционный процесс, благодаря которому определенные комплексы поведения модифицируются таким образом, чтобы осуществлять коммуникативную функцию. Эта концепция была намечена еще Джулианом Хаксли (Julian

Huxley, 1923), однако развитие ее до полнокровной теории связано с именем Нико Тинбергена (Tinbergen, 1952). Данные, свидетельствующие о том, что ритуализация действительно возникла в ходе эволюции, были получены в сравнительных исследованиях. Например, считается, что чистка клюва, которую выполняют самцы зебровых амадин (*Taeniopygia guttata*) во время ухаживания, представляют собой смещенные действия. Обычно птица чистит клюв после еды, но при ухаживании чистка клюва наблюдается в точке равновесия между противоборствующими тенденциями приближения и избегания. У близких видов *Lonchura punctulata* и *Lonchura striata* никакой чистки клюва во время ухаживания не наблюдается у них самец совершает поклон и в таком положении с опущенной головой остается на несколько секунд. Сходство этого движения с движением при чистке клюва и ситуация, в которой оно встречается, дают основание предположить, что этот поклон является ритуализованной формой чистки клюва.

Для ритуализованного поведения зачастую необходимо развитие особых структур, или меток, которые усиливают демонстрационную картину, делая ее более выразительной и заметной. Лоренц (Lorenz, 1941) отмечал, что чистка перьев у разных видов уток - это общая черта их ритуала ухаживания. У обыкновенной поганки (*Tadorna tadorna*) это, по-видимому, неритуализованная смещенная активность. Она очень напоминает нормальную чистку перьев и проявляется во время конфликта мотиваций. Кряква (*Anas platyrhynchos*) поднимает одно крыло и производит чистку перьев лишь в том месте, где они образуют яркоокрашенную отметину; таким образом, птица как бы выставляет на обозрение эти перья.

### 3. РИТУАЛИЗАЦИЯ И КОММУНИКАЦИЯ

#### 3.1. Ритуализация

Ранее говорили том, что в процессе эволюции может происходить ритуализация смещенных действий и они, таким образом, начинают выполнять коммуникативную функцию. Однако не только смещенные действия, но и любые действия, которые являются потенциальным источником информации для других животных, могут превратиться в ритуализованные. Дарвин (1872) отмечал, что защитные мимические реакции у млекопитающих играют определенную роль в их коммуникации.

Оборонительные рефлексy, в том числе сужение глаз, прижатие ушей и вздыбливание волос на шее, призваны защитить органы чувств в момент опасности. Такие реакции служат источником информации для других животных, которые могут интерпретировать ее как сигналы страха или гнева. Таким образом, примитивные мимические реакции дают хороший материал для отбора действенной коммуникативной системы. Эффективность этих выразительных реакций может быть повышена за счет их преувеличения, сопровождения специфической вокализацией и при помощи характерных отличительных «меток», привлекающих внимание к морде или подчеркивающих изменения мимики животных. Отсутствие волос на значительной части лица человека привлекает внимание к главным его чертам, которые используются при коммуникации.

Дарвин заметил, что противоположные по значению сигналы зачастую передаются посредством выразительных реакций или поз, которые также противоположны по своему характеру. Мимические реакции человека, испытывающего удовольствие или гнев, осуществляются с помощью антагонистических комплексов мышц, а поза рассерженной собаки во многих отношениях противоположна позе дружелюбно настроенного. Дарвин (1872) назвал это **принципом антитезы**. Считается, что оборонительные реакции и их антитезы имели особенно важное значение в эволюции выразительной мимики у приматов (Andrew, 1963). Другой аспект поведения, который, по всей вероятности, обеспечил важное начало в развитии ритуализованных демонстраций, - это **движение намерения**. Оно представляет собой незавершенный поведенческий комплекс, который несет потенциальную информацию о том, что животное собирается совершить определенные действия. Так, например, когда птица со-

бирается взлететь, она сначала приседает, поднимает хвост и вытягивает голову. Прежде чем взлететь, птица может сделать несколько приседаний или не присесть вовсе.

Сколь важную роль играют движения намерения в качестве сигналов для других животных, можно понять из работы Девиса (Davis, 1975) по изучению поведения полета у голубей. Он обнаружил, что голубь, покидающий стаю, не вызывает беспокойства у других птиц при условии, что он проделывает обычные движения, демонстрирующие намерение взлететь. Если же голубь взлетает внезапно, без каких-либо предварительных сигналов намерения, тогда и все птицы поднимаются в воздух. По-видимому, взлет, которому не предшествовали движения намерения, является своего рода сигналом тревоги.

### 3.2. Конфликт

Как правило, отправной точкой для процесса ритуализации служит конфликт мотиваций. Он наблюдается в том случае, когда в регуляции поведения начинают конкурировать за доминирование две тенденции. Поскольку конфликтующие тенденции не могут проявиться в поведении одновременно, поведение во время конфликта очень отличается от обычного гладкого проявления поведенческой активности.

Исходя из логических соображений, можно представить себе три основных типа конфликта, хотя практическое значение из них имеет только один.

1. Конфликт *приближение-приближение* возникает тогда, когда две одновременные тенденции направлены на различные цели. Хотя у животного и может наступить такое состояние, когда эти тенденции будут выравнены, оно бывает очень непродолжительным, поскольку любое отклонение от точки равновесия приведет к усилению одной из тенденций приблизиться к своей цели. Такая нестабильность объясняется существованием *градиента цели*, благодаря которому тенденция приблизиться к цели возрастает по мере сокращения расстояния до нее.

2. Конфликт *избегание-избегание* возникает в том случае, когда одновременно наблюдаются две тенденции избегания. Поскольку тенденция избежать каких-либо объектов обычно усиливается пропорционально близости к объекту, животное стремится занять такое положение, где эти тенденции избегания выравниваются, а затем оно старается выйти из этой ситуации, удаляясь под прямым углом к линии, соединяющей эти два объекта. Поэтому ситуация избегание-избегание является нестабильной.

3. Конфликт *приближение-избегание* возникает тогда, когда у животного одновременно появляются тенденции приблизиться к объекту и убежать от него. В такой ситуации градиенты приближения и избегания обычно пересекаются. Это означает, что около объекта тенденция избегания сильнее тенденции приближения, а когда животное находится вдали от объекта, наблюдается обратная ситуация. Где-то между этими позициями находится точка равновесия, в которой тенденции приближения и избегания одинаковы. Таким образом, конфликт приближение-избегание имеет четкую тенденцию к стабильности, поскольку животное будет двигаться по направлению к точке равновесия, где бы оно ни находилось изначально.

Поведение, которое состоит из отдельных компонентов конфликтующих тенденций, называется *компромиссным поведением*. Конфликт может проявиться и в том, что животное принимает амбивалентную позу, в которой смешиваются элементы этих конфликтующих тенденций (Andrew, 1956c). Так, например, когда люди в парке предлагают утке хлеб, она может приблизиться, а затем остановиться, вытягивая шею вперед, чтобы схватить хлеб, и в то же время поворачивать тело назад. Считается, что такая активность возникает в точке равновесия конфликтующих тенденций.

Мотивационное состояние животного в конфликтной ситуации обычно проявляется очень наглядно. Таким образом, это идеальный материал для ритуализации. Многие демонстрации, по-видимому, состоят из ритуализованных компонентов конфликтного поведения, и многие из них анализировались с этой точки зрения. Например, у серебристой чайки вертикальная поза угрозы содержит элементы и страха, и агрессивности (Tinbergen, 1959). С одной

стороны, прижатые перья, вытянутая вверх шея и поворот боком к противнику - это признаки страха. С другой, направленный вниз клюв и поднятые карпели крыльев - это уже признаки агрессивности.

Рассматривая демонстрации животных с точки зрения конфликта тенденций, необходимо учитывать четыре категории данных (Tinbergen, 1962; Hinde, 1966):

1. **Ситуация.** Например, вблизи границы своей территории животное, скорее всего, будет испытывать страх, и проявлять агрессивность, а в присутствии потенциального полового партнера в конфликте может участвовать и половая мотивация.

2. **Поведение животного во время демонстрации.** Это может быть явное конфликтное поведение, например попеременное приближение к сопернику и удаление от него. Но это могут быть и изменения окраски животного, коррелированные с его мотивацией. Так, например, изменения характера окраски самца гуппи указывают на выраженность его половой мотивации.

3. **Поведение, которое непосредственно предшествует демонстрации или же следует за ней.** Мойниган (Moynihan, 1955) использовал этот метод для оценки относительной силы тенденций атаки и убегания, которые проявлялись в различных демонстрациях у обыкновенной чайки. Однако при использовании этого метода возникает целый ряд трудностей. Во-первых, поведение, которое проявляется сразу после демонстрации, может оказаться реакцией на ответ другого животного на эту демонстрацию. Эту трудность можно обойти, если анализировать только то поведение, которое проявляется при неизменном поведении соперника. Можно также проверять теории, касающиеся демонстраций, используя неподвижные модели животных-соперников. Во-вторых, поведение, которое предшествует демонстрации и сразу следует за ней, может быть результатом действия целого комплекса мотивационных факторов, а не выражением одной простой тенденции. И наконец, в-третьих, поведение может быть мотивационно не связано с данной демонстрацией, как это бывает в случаях смещенной активности и при организации поведения по принципу разделения времени.

4. **Природа демонстрации.** Каждую позу можно проанализировать с точки зрения ее компонентов (угол наклона головы, конечностей и т. д.). Например, Тинберген (Tinbergen, 1959), исследуя поведение серебристой чайки, проводит различие между позой агрессивной угрозы и позой угрозы у испуганной птицы: в этом последнем случае клюв располагается более горизонтально. Эдвина Баер и я показали, что положение перьев на различных участках тела агрессивно настроенных или защищающихся горлиц были типичны именно для таких состояний и отличались от положения перьев, вызванных изменениями температуры (McFarland, Edwina Baer, 1968). Для подтверждения данных такого рода иногда может быть полезен сравнительный анализ поведения животных различных видов. Например, во время драки серебристые чайки бьют крыльями своих соперников; элементом их угрожающей вертикальной позы является приподнимание карпелей крыльев, как будто птицы готовятся к драке. Поморники, напротив, во время драк не ударяют соперников крыльями, и поэтому у их вертикальной позы угрозы нет демонстрации карпелей.

### 3.3. Коммуникация между животными различных видов

Животные, которые находятся в тесном контакте с человеком, зачастую ведут себя так, как будто люди принадлежат к их собственному виду. Тот, кто держит дома животных, неоднократно убеждается в этом. Одному владельцу черепахи понадобилось некоторое время, чтобы понять, что черепаха делала многократные попытки ухаживать за его башмаками. В зоопарках самцы кенгуру нередко ведут себя так, как будто вертикальная поза служителя является вызовом на драку. Если служитель наклонится к земле, что означает у кенгуру позу миролюбия, то конфликта можно избежать (Hediger, 1964). Точно так же многие люди относятся к животным, как к себе подобным. Они разговаривают со своими любимцами и даже могут их украшать как человека, например, полировать им когти.

Тенденция приписывать животным некоторые человеческие свойства - так называемый **антропоморфизм**, - вероятнее всего, берет начало от инстинктивного распознавания сигнальных раздражителей, играющих важную роль в социальном поведении человека. Например, форма головы ребенка-это важный фактор, вызывающий родительские чувства у взрослого человека. Неоднократно отмечалось, что люди так же реагируют на подобные особенности молодых животных. Такие привлекательные черты часто преувеличивают и акцентируют на них внимание в дружеских шаржах и рекламных плакатах.

Наряду с чисто случайным сходством между особенностями одного вида животных и сигнальными раздражителями другого существует много примеров, когда естественный отбор способствовал установлению межвидовой коммуникации. Это, в частности, проявляется в возникновении специальных приспособлений, помогающих животным спастись от хищников. Многие животные, когда их обнаруживает хищник, принимают позы, которые предназначены для того, чтобы испугать его. В некоторых случаях такая демонстрация - это чистый обман. Так, например, многие виды ночных и дневных бабочек, если потревожить их во время отдыха, внезапно обнажают похожие на глаза пятна на задних крыльях. Такие пятна-глаза также обнаружены у каракатиц, жаб и гусениц. Некоторые исследователи (например, Blest, 1957; Coppinger, 1969, 1970) экспериментально доказали, что внезапное появление яркой окраски может испугать птицу, что дает бабочке шанс спастись. Пятна-глаза, находящиеся на виду постоянно или обнажающиеся внезапно, оказывают устрашающее действие, вероятно, еще и потому, что они напоминают глаза хищников, которые нападают на птиц. Блеет (Blest, 1957) помещал мертвых мучных червей на специальную коробку и давал возможность птицам - зябликам, овсянкам и синицам-поедать их. Когда птицы освоились с обстановкой, он проверил их реакции на различные рисунки, напоминающие глаза. Как только птица садилась на коробку, включался ток и по бокам от червя начинали светиться два рисунка.

Демонстрация пятен-глаз-это форма имитации сигнальных раздражителей, используемых животными других видов.

Во многих типах демонстраций используется **мимикрия** характерных примет или поведенческих реакций других животных. Саблезубая морская собачка имитирует определенный цветовой рисунок губана-чистильщика и таким образом имеет возможность обмануть большую рыбу, которая позволяет ей приблизиться. Однако вместо того, чтобы удалять паразитов, как это делает губан-чистильщик, морская собачка откусывает кусок от большой рыбы и быстро уплывает. Некоторые змеи имитируют цветные рисунки и предупреждающие демонстрации своих ядовитых сородичей. Так, например, у безобидной *Lampropeltis elapsoides* имеются характерные полосы красного, желтого и черного цвета, свойственные ядовитому арлекиновому аспиду (*Micrurus fulvius*). У африканской ковровой гадюки (эфы; *Echis carinata*) есть угрожающая демонстрация: змея складывает тело в полукольца и производит скрежет или шипение, потирая примыкающими полукольцами друг о друга. Этой демонстрации подражают некоторые безобидные змеи рода *Dasypeltis*. Некоторые птицы-дуплогнездники шипят подобно змеям, если потревожить их, когда они находятся в гнезде. Поскольку в дупле темно, хищные млекопитающие могут испугаться такой демонстрации, несмотря на то что внешне эти птицы несколько не напоминают змей (Hinde, 1952). У гусениц некоторых бражников на голове имеется особый рисунок, и когда гусеница раздувает голову, она очень напоминает голову змеи. Если гусеницу потревожить, то она раздувает свою змееподобную голову и качает ею из стороны в сторону. Она даже может нанести удар хищнику (Wickler, 1968; Edmunds, 1974).

**Мимикрия**-это форма обмана. Демонстрация пятен-глаз или стимулов, ассоциирующихся со змеями, защищает животных в той степени, в какой могут вызывать у хищника поведение, соответствующее воздействию опасных сигналов. Если потенциальная жертва на самом деле не опасна, хищник оказывается обманутым. Другой пример обмана можно видеть у европейского удильщика (*Lophius piscatorius*); у этой рыбы на конце луча-удилища колеблется «приманка», напоминающая червя. Когда рыба-жертва приближается к



этой приманке, удильщик ее тут же хватается. С эволюционной точки зрения такой обман должен наблюдаться в тех ситуациях, где естественный отбор благоприятствует развитию таких приобретений у особей одного вида, которые вводят в заблуждение особей другого вида, вызывая у них поведение, оказывающееся для них вредным. Конечно, естественный отбор будет стремиться обострить дискриминационные способности жертвы, однако этому может противодействовать эволюция более эффективной мимикрии.

Ситуации, в которых межвидовая коммуникация оказывается взаимовыгодной, обозначают обычно понятием *симбиоз*. Одна из форм симбиоза, известная как *комменсализм*, характеризуется тем, что один вид извлекает пользу из такого рода взаимоотношений, а для другого такие взаимоотношения нейтральны. Например, флейторыл (*Aulostomus*) иногда присоединяется к косяку желтых осетров и с выгодой использует этот камуфляж, приближаясь к мелким рыбам, которые служат ему пищей. Он выскакивает из стаи осетров и хватается свою добычу. Осетры же не извлекают никакой пользы из этих взаимоотношений, и, по всей вероятности, между этими биологическими видами не существует никакой коммуникации. Подобным же образом жизнь египетской цапли (*Bubulcus ibis*) тесно связана с крупным рогатым скотом: цапля питается насекомыми, которых вспугивает скот. Эти птицы не удаляют паразитов с крупного рогатого скота, как это делают клещевые птицы. Коммуникации между крупным рогатым скотом и египетской цаплей не наблюдается, и, по-видимому, коровы не извлекают никакой пользы из таких взаимоотношений.

Что же касается истинного симбиоза, или *мутуализма*, то он выгоден обоим видам животных, и между ними обычно существует коммуникация. Например, медоед (*Mellivora capensis*) живет в симбиозе с маленькой птичкой, которая называется медоуказчиком (*Indicator indicator*). Обнаружив гнездо диких пчел, медоуказчик разыскивает медоеда и ведет его к этому гнезду с помощью особых сигналов-демонстраций. Защищенный толстой кожей медоед с помощью мощных когтей вскрывает гнездо и съедает мед из сотов. Медоуказчики поедают воск и личинок пчел, до которых они сами не смогли бы добраться без посторонней помощи. Если медоуказчик не может найти медоеда, он пытается привлечь людей. Туземцы понимают такое поведение птицы и следуют за ней к пчелиному гнезду. По неписаному закону птице позволяют съесть личинок пчел.

#### 3.4. Управление поведением других животных (манипулирование)

В последние годы исследователи пытались объяснить коммуникацию животных с точки зрения эволюционной теории. Поведение действующей особи отобрано эволюцией для того, чтобы регулировать поведение реагирующей особи. Сигналы, посылаемые действующей особью, - это средства, которые формируются естественным отбором, для того чтобы с выгодой управлять соперниками или особями другого вида. Так, например, когда бабочка демонстрирует пятна-глаза, она использует тот факт, что небольшие птицы пугаются при виде пары уставившихся на них глаз, а когда европейский удильщик использует свою похожую на червя приманку, он эксплуатирует сигнальные раздражители, на которые реагируют маленькие рыбки, когда они кормятся. В случае коммуникации между особями различных видов легко видеть, как одно животное может обмануть другое или управлять его поведением.

С эволюционной точки зрения трудно понять, какую пользу может извлечь животное из того, что будет информировать другое животное о своем истинном мотивационном состоянии или о том, что оно намерено сделать в следующий момент времени. Представляется наиболее правдоподобным, что животное будет пытаться обмануть других животных, чтобы получить для себя какое-то преимущество. Основной довод в пользу такого теоретического заключения состоит в том, что популяция «правдивых» животных открыта для вторжения «нечестных разбойников», и трудно понять, каким образом это вторжение могло бы быть остановлено. Так, например, если человек краснеет, то в этом проявляется невербальная коммуникация, по всей вероятности ритуализованная. Эта реакция обычно не поддается произвольному контролю; краснеют люди, которые смущены или слегка испуганы. Обычно крас-

неют лицо и шея, т. е. те области, на которые во время коммуникации обращено внимание. А это совершенно противоречит тому, что можно было бы ожидать с точки зрения элементарных законов физиологии. Ведь обычно легкий испуг приводит к возбуждению симпатической нервной системы, что вызывает отток крови от кожи и других периферических областей тела. Если покраснение - это **ритуализованная** активность, которая информирует других людей о том, что человек испытывает смущение, то трудно понять, каким образом она могла сформироваться в процессе эволюции. Какую пользу извлекает человек, когда сообщает эту информацию? Почему популяция «краснеющих» людей не оказалась «оккупированной» «некраснеющими» мошенниками?

Репозиторий ВГУ

## Вопросы к зачету по курсу «ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ»

1. Различные подходы при изучении поведения животных.
2. Этология - наука об инстинктивном (врожденном, имеющем в основе генетические программы) поведении животных.
3. Создание и отмирание программ поведения естественным отбором. Предмет изучения поведения животных, Методы изучения: наблюдение (и описание), эксперимент и др.
4. Фундаментальное значение генетики при исследовании поведения животных.
5. Естественный отбор и поведение.
6. Развитие поведения.
7. Связь между врожденным и приобретенным поведением.
8. Влияние окружающей среды на поведение.
9. Чувствительные периоды в развитии. Импринтинг. Поведение молодых животных. Врожденное поведение.
10. Единичные гены и поведение. Хромосомные мутации. Полигенное наследование поведения. Наследование поведенческих признаков.
11. Экология и поведение. Перекрывание ниш. Принцип конкурентного исключения. Адаптивность поведения.
12. Экспериментальный анализ стоимости выживания.
13. Приспособленность. Работы Тинбергена с чайковыми. Оценка смертности. Дарвиновская приспособленность. Приспособленность самки и самца. Индивидуальная приспособленность. Совокупная приспособленность. Приспособленность в естественных условиях обитания.
14. Эволюционные стратегии. Бейтсовская мимикрия, мюллеровская мимикрия, автомимикрия, Эволюционно-стабильные стратегии (ЭСС).
15. Стратегия ястреба и голубя. Стратегия хозяина. Стратегия роющей осы.
16. Внутриполовой отбор (соперничество самцов).
17. Межполовой отбор (выбор самок). Половой диморфизм. Асимметричность признаков пола. Родительский вклад.
18. Половой отбор у человека. Степень полигамии.
19. Выгодность альтруистического поведения особи (донора) для популяции или другого индивида. Групповой отбор. Отбор родичей.
20. Забота о потомстве. Взаимный альтруизм. Кооперация.
21. Стратегия полов. Изолирующие механизмы спаривания. «Ситуация семейного счастья» по Доукинсу. Конкуренция спермиев. Половая стратегия у человека. Система размножения и социальная структура.
22. Полигиния и полиандрия. Социальная организация приматов.
23. Пространственная ориентация.
24. Типы ориентации при навигации: пилотирование, компасная ориентация, истинная навигация. Стимулы используемые при навигации птицами: внешнее давление, инфразвук, запах, магнитный компас, солнечный компас, звездный компас, поляризованный свет.

25. Толерантность. Ограничения среда обитания животного его толерантностью (устойчивостью). Животные – конформеры и регуляторы.

26. Акклиматизация. Цирканнуальные ритмы. Циркадианные ритмы. Биологические часы. Репродуктивное поведение и физиология. Зимняя спячка. Эстивация, гибернация.

27. Миграция. Воздушные миграции. Наземные миграции. Водные миграции.

28. Лунные и приливно-отливные ритмы. Циркадианные ритмы и суточное распределение активности.

29. Аспекты в поведении человека, которые отличают его от животного. Невербальная коммуникация у человека.

30. Знаковый язык. Основные мимические выражения. Мимические реакции человека. Аффекты и адаптеры.

31. Классификации средств невербального общения, основанной на результатах поведения по Эрджайлу. Язык. Обучение высших обезьян «разговаривать».

32. Язык и познание. Намеренность поведения.

33. Использование животными орудий. Подражательное и инструментальное научение. Культурные аспекты поведения. Импринтирование.

34. Эмоции. Самосознание у животных. Сознание и ощущение страдания. Перспективы эволюции.

35. История развития концепции инстинкта. Концепция инстинкта.

36. Врожденный пусковой механизм. Открытие импринтинга. Степень импринтирования.

37. Импринтинг как научение. Перцептивное и инструментальное научение.

38. Основа коммуникации животных - ритуализованное поведение. Причина возникновения смещенной активности. Теория растормаживания.

39. Ритуализация. Движение намерения. Конфликт: приближение-приближение, избегание-избегание, приближение-избегание.

40. Компромиссное поведение. Коммуникация между животными различных видов. Мимикрия как форма обмана.

41. Комменсализм и мутуализм.

42. Управление поведением других животных (манипулирование).