

Роберт Хайнд

Поведение животных

**Синтез этологии и
сравнительной психологии**

Москва
«Книга по Требованию»

УДК 57
ББК 28
Р58

P58 **Роберт Хайнд**
Поведение животных: Синтез этологии и сравнительной психологии / Роберт Хайнд – М.: Книга по Требованию, 2012. – 856 с.

ISBN 978-5-458-31971-3

Сводка о поведении животных, написанная Робертом Хайндом - одним из ведущих исследователей в области этологии, внесшим крупный вклад в разработку как экспериментальных, так и теоретических аспектов этой науки. В ней на основе сочетания данных сравнительной психологии и физиологии описаны практически все аспекты индивидуального поведения животных. В отдельных главах рассмотрены основные факторы, определяющие ведущие формы поведения, организация воспитания, его избирательность, развитие в онтогенезе, соотношение врожденного и приобретенного

ISBN 978-5-458-31971-3

© Издание на русском языке, оформление

«YOYO Media», 2012

© Издание на русском языке, оцифровка,

«Книга по Требованию», 2012

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, кляксы, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первозданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.

ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Перевод на русский язык книги крупного английского ученого Роберта Хайнда безусловно является важным событием для всех, кто интересуется поведением животных.

В последние годы поведение животных начинает привлекать все большее внимание ученых самых различных специальностей. Физиологи и психологи исследуют поведение животных и человека, применивая при этом весьма разнообразные методы и подходы. Зоологам изучение поведения животных необходимо как при работе по систематике, так и для исследований по экологии и ориентации животных. Особенности поведения играют ведущую роль при одомашнивании животных и должны непременно учитываться животноводами при содержании сельскохозяйственных животных в больших животноводческих хозяйствах промышленного характера. Результаты исследований по поведению животных используются для математического моделирования и создания сложных современных кибернетических устройств. Изучение поведения животных в значительной степени служит той базой, на которой выросла бионика. Наконец, исследования по организации сообществ у приматов дают много интересных фактов, проливающих свет на некоторые проблемы антропогенеза. Важнейшим свойством, отличающим человека от животных, является качественное различие между организацией человеческого общества и структурой сообществ у животных. Общественно-трудовые отношения, представляющие собой уникальную черту человека,— результат эволюционного изменения особенностей поведения прогоминид.

Подробно излагая результаты, полученные при исследовании поведения животных учеными разных направлений, Р. Хайнд делает попытку рассмотреть некоторые физиологические механизмы, лежащие в основе поведения. При этом он использует как классические исследования Шерингтона, так и данные современной нейрофизиологии. Два раздела книги посвящены проблемам развития поведения в онтогенезе и эволюции поведения. Существенно, что автор детально описывает различные методы экспериментального изучения поведения и приводит классификацию разных форм поведения животных.

Главное достоинство книги Р. Хайнда — удачная попытка синтеза основных представлений двух крупных научных направлений в

изучении поведения животных — этологии и сравнительной психологии.

Основоположники этологии Уитмен, Крэг, Хейнрот, Лоренц, Тинберген начинали изучение поведенческих актов, рассматривая их и как признаки, которые могут быть использованы в систематике, и как черты, отражающие адаптацию организма к среде обитания.

Основным методом исследования у этологов являлось детальное и объективное изучение особенностей поведения животных в естественных условиях их существования. Логика исследований привела этологов к рассмотрению поведенческих актов не только под углом зрения сравнительной зоопсихологии, но и в аспекте микроэволюционных процессов в популяции. Поведенческие акты рассматриваются этологами как результат определенного процесса эволюции и одновременно как фактор, влияющий на протекание микроэволюции.

Сравнительно-психологический метод изучения поведения возник еще в прошлом столетии. Крупными представителями этого направления у нас в стране являются В. Вагнер, Н. Н. Ладыгина-Котс и А. Н. Промптов. Основная задача этого направления — сравнительная оценка поведения животных разных таксономических групп.

Естественно, что возникла настоятельная необходимость объединения и систематического изложения данных, полученных исследователями, принадлежащими к этим двум направлениям. Несмотря на очевидные огромные трудности в выполнении этой задачи, монографию Р. Хайнда следует признать очень ценным вкладом на пути к этому синтезу.

Можно было бы сделать упрек автору в том, что он недостаточно осветил современные достижения физиологии, в частности огромный материал, полученный школой И. П. Павлова, мало уделил внимания проблемам генетики поведения и не попытался дать исторический очерк науки о поведении животных. Однако каждая научная монография должна быть оценена по тому, что в ней имеется, а не по тому, чего в ней нет. В книге Р. Хайнда дано очень много, и она несомненно должна стать настольной книгой всех, кто занимается вопросами поведения животных или интересуется ими.

Проф. Л. В. Крушинский

ИЗ ПРЕДИСЛОВИЯ АВТОРА КО ВТОРОМУ АНГЛИЙСКОМУ ИЗДАНИЮ

Подготовка второго издания всего лишь через три года после выхода первого кажется делом довольно несложным. Но обширный новый материал, оказавшийся в нашем распоряжении, и неизбежная необходимость переосмыслить некоторые старые представления, потребовали основательной переработки каждой главы. Многие вопросы в этом издании я рассмотрел более подробно. Кроме того, добавлены новые разделы, расширены оглавление и указатель, увеличено число иллюстраций, а некоторые из них переработаны. Однако общий план книги остался прежним, и лишь глава об интеграции поведенческих актов перенесена в третью часть.

Роберт Хайнд

ИЗ ПРЕДИСЛОВИЯ АВТОРА К ПЕРВОМУ АНГЛИЙСКОМУ ИЗДАНИЮ

Тенденция к исчезновению старых границ между биологическими науками наиболее очевидна при изучении поведения животных. Проблемы, которые возникают в этой науке, не только дают общие темы для обсуждения психологам, зоологам, физиологам, анатомам, генетикам, экологам и специалистам во многих других областях, но и требуют совместных исследований. Поэтому поведение животных как предмет исследования не удается четко определить; те, кто его изучает, вносят свой вклад в развитие традиционных биологических дисциплин и в свою очередь полностью зависят от них.

В этой книге я предпринял попытку рассмотреть область, в которой перекрываются психология, физиология и этология. Термин *этология* объединяет в основном исследования, хотя и сильно различающиеся по проблематике, уровню анализа, используемым методам и теоретическим интерпретациям (если таковые вообще имеются), но характеризующиеся определенной общей направленностью, что, возможно, является более важным объединяющим фактором, чем любая частная теоретическая концепция. Эта направленность в значительной степени обусловлена зоологической подготовкой первых этологов. Например, они понимали, что поведение нельзя по-настоящему исследовать, не зная среды, к которой вид приспособился в процессе эволюции, и что вопросы, касающиеся эволюции и биологической функции различных форм поведения, в принципе столь же ценные и важны, как и вопросы относительно непосредственных причинных факторов.

На практике не имеет смысла жестко разграничивать интересы этологов и интересы физиологов и психологов. При изучении причинных факторов этологи ищут объяснения с помощью понятий и идей физиологии, а специалистов по сравнительной психологии издавна интересуют проблемы, над которыми работают этологи.

В последнее время стало очевидным, что соединение этологического подхода с детальным анализом, применяемым психологами (особенно при рассмотрении проблем обучения), принесет взаимную пользу обеим наукам. По этой причине (хотя, разумеется, всегда часть исследователей будет работать в традициях классической сравнительной психологии, а часть — заниматься классической этологией) термин *этология* часто расширяют с тем, чтобы охватить всю область общих интересов.

Поскольку эта общая проблематика включает главным образом вопросы, касающиеся причинных факторов и индивидуального развития поведения, рассмотрение этих вопросов и было моей главной задачей. Эволюция и функции поведения, представлявшие основной интерес для первых этологов — Хейнрота, Уитмена, Крэга и Лоренца — рассмотрены менее подробно. Хотя я полагаю, что при исследовании причинности поведения следует стремиться к объяснениям на физиологическом уровне, объем этой книги и недостаток моих собственных знаний не позволил мне, за немногими исключениями, детально рассмотреть нейрофизиологические механизмы. С другой стороны, я лишь коснулся вопросов общественной организации, иерархии и других проявлений индивидуального поведения в группе. Я был вынужден ограничиться только теми аспектами исследования обучения, которые легче всего сопоставить с этологическими наблюдениями, и совершенно не рассматривал генетики поведения. Там, где это было возможно, я пытался показать, каким образом рассматриваемая мною проблема связана со смежными областями, и давал ссылки на одну-две современные ключевые работы — для тех, кто хотел бы ознакомиться с данным вопросом подробнее.

В этих пределах я и собирал материал для книги, пользуясь в основном исследованиями поведения позвоночных, в меньшей степени исследованиями членистоногих и моллюсков и очень редко — более низкоорганизованных форм. Чем шире набор рассматриваемых видов, тем более разнообразные механизмы поведения удается выявить и, следовательно, тем поверхностнее обобщения, которые мы можем сделать.

Удовлетворительная во всех отношениях классификация материала оказалась невыполнимой задачей. Такие традиционные категории, как мотивация и восприятие или созревание и обучение, могут оказаться искусственными. Поскольку книга все же должна быть разделена на главы, я вынужден был часто прибегать к перекрестным

ссылкам на страницы. Книга разбита на четыре части. В первой обсуждаются общие вопросы методологии и теории. Во второй рассмотрены непосредственные причинные факторы поведения, а в третьей — его развитие. Вопросы эволюции и функции поведения, уже более сжато, обсуждаются в четвертой части.

Роберт Хайнд

Часть I

ЦЕЛИ И МЕТОДЫ

ГЛАВА 1

ВВЕДЕНИЕ

1.1. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Приступая к изучению поведения, мы неизбежно прибегаем к абстрагированию. Это необходимо прежде всего потому, что с помощью методов, которыми мы располагаем, невозможно исследовать уникальные явления,— а при достаточно точной оценке нам пришлось бы каждое явление, связанное с поведением, признать уникальным. Следовательно, практически мы вынуждены группировать поведенческие явления в классы на основании искусственно выделенных (с большей или меньшей степенью точности, в зависимости от поставленной задачи) особенностей, характерных более чем для одного явления.

Есть и другие причины, в силу которых мы не можем обойтись без абстрагирования. Одна из них заключается в том, что, изучая какой-то один аспект поведения, например гнездостроение, мы вынуждены выделять определенные виды активности, пренебрегая другими, протекающими одновременно. При этом остается проблемой степень взаимосвязи между различными совпадающими во времени видами активности. Если мы изучаем, как строит гнездо канарейка, то нас может нисколько не интересовать ее дыхание, однако если предметом изучения будут гнезда бойцовой рыбки (*Betta splendens*), состоящие из воздушных пузырьков, то пренебречь ее дыханием мы не можем.

Далее, наши наблюдения по необходимости ограничены определенным промежутком времени. Однако любой изучаемый вид активности находится под влиянием других видов активности, непосредственно предшествующих ему во времени, например электрических или химических изменений в нервных волокнах или деятельности эндокринных желез. Эти виды активности могут быть также связаны с явлениями, протекающими одновременно с ними, но не служащими в данный момент объектом исследования. Необходимо учитывать и то, что все эти процессы и события происходят в связи с определенными структурами, имеющими свою онтогенетическую историю.

Если взглянуть на дело с точки зрения последствий тех видов активности, которые выбраны нами для изучения, то станет очевидным, что эти последствия выражаются в изменениях в организме, среде или и в том и в другом. Некоторые из них будут влиять на последующее поведение организма, другие будут для него безразличны, и в любом случае одни окажутся кратковременными, тогда как другие повлияют на шансы организма выжить и размножиться в данной среде. Эти-то важные последствия изучаемых поведенческих процессов через механизмы наследственности и естественного отбора могут оказать влияние на поведение будущих представителей вида.

Все это говорится не для того лишь, чтобы в очередной раз отметить сложность такого феномена, как поведение. Правильно сформулировать постановку проблемы мы сможем только тогда, когда уясним себе, что поведение состоит из сложного сплетения событий, протекающих во времени, и что исследование поведения включает как выбор интервала времени, так и отбор явлений в этом интервале. В свою очередь сами проблемы, на которых мы остановили выбор, предопределяют, как нам описать поведение, что отобрать для анализа, а что отбросить.

1.2. ПРОБЛЕМЫ

Исследование поведения предполагает выявление связей между поведением и различными событиями и процессами, протекающими вне и внутри организма, которые предшествуют данному поведению, сопровождают его или же следуют за ним. Для удобства можно разделить возникающие при этом проблемы на три группы, которые, хотя и являются в теоретическом отношении самостоятельными, практически тесно связаны друг с другом.

Суть проблем первой группы состоит в установлении связи между изучаемыми явлениями и теми событиями или условиями, которые непосредственно предшествовали им. Обычно такого рода анализ называется «причинным анализом». Здесь мы можем смело использовать термин «причина» в его обыденном смысле, однако не должны упускать из виду, что временные связи могут быть самыми различными.

Для причинного анализа поведения нет какой-то определенной схемы, однако он всегда проводится в несколько этапов, и далеко не все из них удается осуществить даже при исследовании простейших случаев. Важным предварительным этапом подобного анализа является идентификация и классификация поведенческих актов (см. далее, разд. 2.2). Затем должны быть определены связи между поведенческими актами и предшествующими условиями, что приведет к выявлению «причинных факторов». Это могут быть или реальные факторы реальной окружающей среды, например различные раздражители, или постулированные переменные, связывающие эти факторы с поведением, или, наконец, сами поведенческие акты по отношению друг к другу. Если мы обнаружили, что определенная демонстрационная поза большой синицы всегда сочетается с такими формами поведения, как удары клювом, наносимые другой птице, то можем отнести наблюдаемые поведенческие акты к одной группе явлений (разд. 16.3), назвав все это, скажем, «агрессивным поведением». Если такую же реакцию вызывает у птицы ее собственное отражение в зеркале, то становится ясно, что здесь важны зрительные раздражители, природу которых и следует далее изучать (гл. 4—6). Если такое поведение легче всего вызвать в определенные сезоны или в определенные часы суток, то очевидно, что в данном случае немаловажную роль играют и внутренние факторы (гл. 8—14). Такой уровень описания может быть достаточным для предвидения и контроля поведения, во всяком случае в пределах определенного диапазона условий. Однако чтобы полностью понять поведение, требуется анализ на каждом структурном уровне — анализ не только определенных типов поведения животного, но и функционирования рецепторов и эффекторов, а также связывающих их нервных механизмов. Один из путей такого анализа следующий: сначала определить особенности, которыми должны были бы обладать нервно-мышечные механизмы, чтобы возникла изучаемая форма поведения, а затем попытаться выявить механизмы с такими свойствами в системе рецептор — нервная система — эффектор. Отсюда можно перейти (следуя той же схеме) к следующим этапам — нейронному, субнейронному и физико-химическому уровням анализа.

Вторая группа проблем также связана с анализом причин, но этот анализ предполагает более глубокое проникновение в прошлое. В процессе развития организма меняется поведение, и эти онтогенетические изменения поведения необходимо проанализировать и понять. Здесь нас интересуют следующие вопросы: как изменяется поведение, в какой степени эти изменения зависят от воздействий окружающей среды, каким образом эти воздействия вызывают соответствующие изменения? Поведение, изучаемое в любой определенный промежуток времени, находится под влиянием процессов развития, которые привели к возникновению существующей функциональной структуры животного, и в свою очередь влияет на дальнейшее изменение этой структуры. Таким образом, проблемы онтогенеза тесно связаны с

проблемами «непосредственных причин». В самом деле, различия между изменениями поведения в ходе развития организма и изменениями, происходящими от момента к моменту, весьма условны, хотя нам и удобно рассматривать длительные, в той или иной степени необратимые изменения и изменения сезонные или еще более кратковременные раздельно.

Процессы, изучаемые при анализе непосредственных причин, являются следствием процессов, изучаемых при анализе развития. Однако и они имеют свои следствия. Действительно, поскольку промежуток времени, выбранный для конкретного причинного анализа, имеет определенную длительность, более ранние события в этом промежутке могут влиять на последующие, и следствия поведения сами становятся причинами. Кроме того, непосредственные следствия данной формы поведения могут через посредство изменений в самом организме и в окружающей среде влиять на вероятность повторения этой формы поведения в последующие промежутки времени. Таким образом, проблемы причин и проблемы непосредственных следствий тесно связаны. Но следствия поведенческой активности могут иметь и более отдаленный эффект; например, они могут привести к изменению шансов организма на выживание и размножение. Так различия в поведении индивидуумов открывают путь для действия естественного отбора. Следовательно, здесь перед нами третья группа взаимосвязанных проблем причинного анализа. Но в этом случае речь идет о несравненно более долговременных следствиях поведения, чем те, которые мы рассматривали до сих пор. Теперь нас интересуют такие вопросы: каковы следствия каждой конкретной формы (паттерна) поведения и какие из них служат материалом для действия естественного отбора; как возникают видовые различия в поведении; какова природа и ход развития эволюционных изменений в поведении каждого вида; как поведение влияет на формирование нового вида? Экспериментальный подход к эволюции поведения обычно невозможен, однако в разработке этой проблемы удалось добиться значительного прогресса путем сравнительного исследования поведения (см. часть IV).

1.3. ГРАНИЦЫ ОБОБЩЕНИЙ

Мы перечислили проблемы, которые будем рассматривать. Чего можем мы при этом достичь? Применяя причинный анализ, мы сейчас только начинаем постигать некоторые из множества форм поведения у немногих видов и всего лишь на одном аналитическом уровне. О поведении же подавляющего большинства видов мы вообще ничего не знаем. Было бы большой самонадеянностью полагать, что, не считая некоторых ограниченных аспектов поведения, мы в состоянии сформулировать принципы, приложимые ко всем организмам, и именно научные принципы, а не простые трюизмы. Таким образом, мы сначала должны ограничить наши цели и попытаться выяснить, какие