

Д. Мак-Фарленд

**Поведение животных
Психобиология, этология и эволюция**

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 57
ББК 28
Д11

Д11 **Д. Мак-Фарленд**
Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция / Д. Мак-Фарленд – М.: Книга по Требованию, 2023. – 514 с.

ISBN 978-5-458-31974-4

Книга английского автора - современное, увлекательно написанное руководство по поведению животных, в котором впервые объединены и сбалансирано представлены разные аспекты поведения: зоологический, физиологический и психологический. Рассматриваются следующие вопросы: эволюция поведения, физиологические механизмы, сложные поведенческие реакции (научение, инстинкт, проявления рассудочной деятельности). Предназначена для этологов, психологов, физиологов, зоологов, студентов-биологов и всех, кто интересуется проблемами высшей нервной деятельности.

ISBN 978-5-458-31974-4

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2023
© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2023

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, клякс, 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 оригиналe, 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.

разы», «знание о том, что ты делаешь или собираешься делать», «знание себя, как чем-то отличающегося от других» и т. п., не содержат объективных критериев, позволяющих диагностировать наличие или отсутствие сознания у данного субъекта. Мы определяем сознание человека как знание, которое с помощью речи, математических символов, образов художественных произведений может быть передано другому, стать достоянием других членов сообщества.

Можно возразить, что путем подражания животные также передают свои науки другим членам группы, в том числе – молодняку. Но принципиальную разницу между человеком и животными легко продемонстрировать на таком примере. Подражая действиям взрослого, молодые шимпанзе научаются строить гнездо. Если же родители почему-либо исчезнут, оставив изготовленное ими гнездо, молождое животное не сможет воспользоваться им как эталоном для овладения навыками строительства: цепь культурного наследования окажется безнадежно разорванной.

Иными словами, каждое из животных обладает определенным запасом индивидуально приобретенных знаний об окружающем его мире, но у животных нет со-знания, обобществленного, совместного знания, объективированного в речи, памятниках культуры, образцах технологии, – всего того, что К. Поппер назвал «третьим миром», если считать первым реально существующий мир, а вторым его отражение в высшей нервной (психической) деятельности. Именно речь и произведения искусства делают возможной передачу как сведений о конкретных событиях (предметах), так и обобщенных понятий.

Обсуждая вопрос о возможности проникнуть в субъективный мир животного, равно как и в субъективный мир другого человека, Мак-Фарлэнд делает акцент на *понимании* состояния другого по внешним проявлениям этого состояния и приходит к совершенно справедливому выводу: «пытаясь судить о том, испытывают ли животные страдания, мы вынуждены делать такие предположения об их психичес-

ком состоянии, которые *не поддаются научной проверке*». Этот вывод совпадает с мнением Дж. Экклса. «Боль не может быть объективизирована. Только межличностная коммуникация подтверждает каждому из нас, что боль, которую мы чувствуем, есть реальность, а не иллюзия. Все другие люди обладают аналогичным чувством»¹. Иными словами, достижение субъективного мира другого человека достигается путем его переноса на наш собственный внутренний мир. Здесь обнаруживается познавательная функция сопереживания².

Дело в том, что помимо со-знания как обобществленного, разделяемого с другими знания мы обладаем не менее важной способностью к сопереживанию, сочувствию, состраданию – способностью своеобразного эмоционального резонанса, когда сигналы, свидетельствующие об эмоциональном состоянии другого живого существа, активируют нервные механизмы наших собственных эмоций. Феномен эмоционального резонанса обнаруживается и у животных. Л. А. Преображенская зарегистрировала у собак, наблюдающих болевое раздражение другой собаки, объективные признаки эмоционально отрицательного напряжения – учащение сердечных сокращений и нарастание суммарной мощности электрической активности гиппокампа мозга (тета-ритма). Устранение этого напряжения в случае, когда собака «зритель» специальным рычагом выключает раздражение партнера, служило подкреплением инструментальной реакции «избавления».

Таким образом, не понимание, не логический анализ, а *сопереживание*, познавательная функция которого оказалась как бы в тени достижений рационалистического познания действительности, представляет собой окно в мир субъективных переживаний другого живого существа. Иного пути нет. Ф. Энгельс писал, что мы никогда не узнаем того, какими видят муравьи

¹ Eccles J. The Human Mystery. Berlin: Springer, 1979, p. 176.

² Симонов П. В. О познавательной функции сопереживания. – Вопросы философии, 1979, № 9, с. 137–142.

химические лучи. Кого это огорчает, со свойственным ему юмором заметил Энгельс, тому ничем нельзя помочь.

Заключая наш краткий вступительный очерк, мы берем на себя смелость утверждать, что русский перевод книги МакФарлена дает хорошую и доступную широкому кругу читателей сводку современных представлений об эволюции, закономерностях и механизмах поведения животных.

Несколько слов хотелось бы сказать о

переводчиках книги: это канд. биол. наук Н. Ю. Алексеенко (гл. 11–19), канд. биол. наук Е. М. Богомолова и Ю. А. Курочкин (гл. 20–28) и канд. биол. наук В. Ф. Куликов (гл. 1–10). Чрезвычайно широкий диапазон проблем, затронутых автором книги, и своеобразие его стиля сделали задачу переводчиков достаточно сложной. Тем больше оснований с благодарностью отметить их нелегкий труд.

П. В. Симонов

Предисловие

Корни современного учения о поведении животных уходят в три различные отрасли знания – психологию, физиологию и зоологию. На основе этих традиционных отраслей науки возникли сравнительная психология и зоопсихология, эволюционный анализ поведения и этология, представляющая собой комбинацию трех перечисленных дисциплин. Тесное переплетение этих взаимосвязанных областей может поставить в тупик начинающего исследователя, и поэтому в начальных курсах обычно рассматривается лишь один подход. Студент-биолог, не знакомый с работами по сравнительной психологии, теряет так же многое, как и студент-психолог, который не изучал эволюционный подход.

Эта книга представляет системную и цельную трактовку всей области поведения животных. Она предназначена как для биологов, так и для психологов, впервые изучающих курс поведения животных, при этом учитывается разница их подготовки в области биологии и психологии. В связи с этим пришлось тщательно определять и раскрывать каждую новую концепцию без ссылок на предыдущие курсы.

Дополнения, облегчающие обучение студентов

Я попытался сделать все возможное, чтобы книга стала наилучшим помощником в процессе обучения студентов. Все концепции рассматриваются на самом высоком уровне, однако при этом все понятия объяснены досконально, а все термины при первом употреблении выделены курсивом. Раскрывая ту или иную тему, я

постарался по возможности не привлекать математический аппарат.

Каждая из трех частей книги и каждый раздел, состоящий из трех глав, начинаются вводным обзором. Затем приводится краткая биография ученого, чьи работы сыграли наиболее важную роль в развитии того вопроса, который рассматривается в этом разделе. В конце каждой главы кратко сформулированы основные положения, которые следует запомнить, и приведены списки книг, рекомендуемых для дальнейшего чтения. Ссылки на оригинальные работы приводятся в тексте, а в конце книги помещен список литературы, в котором эти ссылки расшифровываются.

Благодарности

Я признателен своим коллегам, которые предоставили возможность использовать фотографии и иллюстрации. Я также весьма обязан специалистам, которые просматривали рукопись на разных стадиях ее подготовки. Всю ответственность за ошибки я возлагаю только на себя, однако их стало гораздо меньше благодаря этой очень важной помощи. Полный список этих специалистов приведен ниже. Особую благодарность за редакторскую помощь выражают Нейвину Салливану (Navin Sullivan), Джереми Свинфену Грину (Jeremy Swinfen Green) и Полу Элиасу (Paul Elias). И наконец, я очень признателен Венди Идл (Wendy Eadle), Сью Пуси (Sue Puscy) и Одри Веш (Audrey Wesch), которые помогли в подготовке рукописи.

Оксфорд, Англия
январь, 1985

Дэвид Мак-Фарленд

Список лиц, просмотревших рукопись

R. J. Andrew	Суссекский университет	Felicity	Университет в Глазго
Edwin		Huntingford	Университет в Новой
M. Banks	Иллинойский университет	P. J. Jarman	Англии, Австралия
George	Калифорнийский уни-	Randall	Нью-Йоркский государст-
W. Barlow	верситет, Беркли	Lockwood	венный университет
C. J. Barnard	Ноттингемский универси-	Glen	Квинслендский универси-
	тет	McBride	тет, Австралия
D. W. Dickins	Ливерпульский универси-	G. A. Parker	Ливерпульский универси-
	тет		тет
Douglas	Квинслендский универси-	John Staddon	Университет Дьюка
D. Dow	тет, Австралия	William	
H. Carl	Миссурийский университет,	Timberlake	Индийский университет
Gerhardt	Колумбия		
Jeremy Hatch	Массачусетский универ-		
	ситет, Бостон		

1. Введение в изучение поведения животных

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 этой книге 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.

1.1 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, учёные 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?» (рис. 1.1 и 1.2). 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 (см. гл. 12, 6).

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.



Рис. 1.1. Гнездо серебристой чайки с типичной кладкой из трех яиц защитной окраски. (Фотография Nigel Ball.)

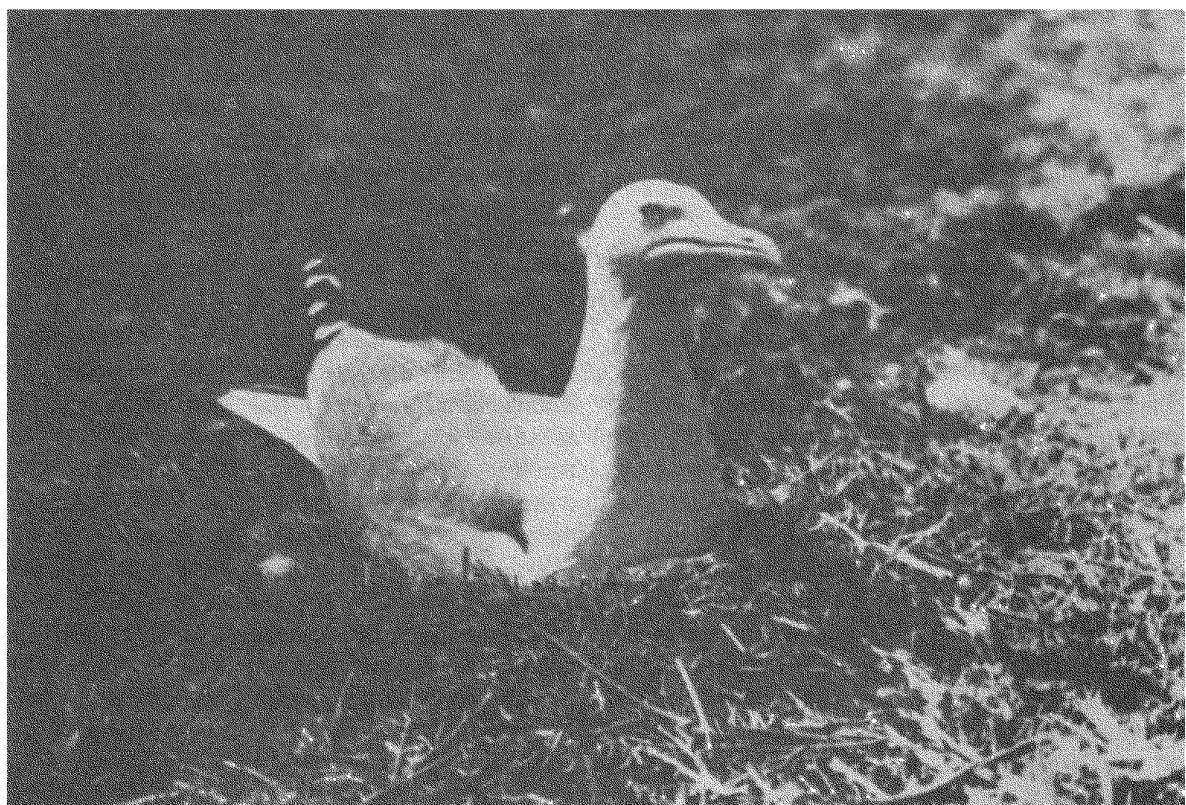


Рис. 1.2. Серебристая чайка, насиживающая яйца. (Фотография Jim Shaffery.)

Если вопросы 1 и 2 предполагают ответы, касающиеся непосредственных причин или механизмов, то вопрос 3 заключает в себе причинно-следственную зависимость другого порядка. Почему именно *птицы*, а не кошки или свиньи сидят на яйцах? Ответ состоит в том, что птицам присущее наследственное свойство откладывать яйца, в связи с чем у них развиваются поведенческие механизмы, предполагающие и соответственно 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 Чарльзом 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, зоопсихологов 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 функ-

ция, 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 этой книге мы 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 у отдельного животного и не закреплены генетически. В качестве примера генотипической адаптации можно привести защитную окраску *Leucorampha*, которую она использует, чтобы отпугивать хищников. Эта гусеница обычно держится на нижней поверхности листа или ветки спинной стороной вниз. Потревоженная, она поднимает голову и раздувает ее. Голова с ложными глазами на ней напоминает голову змеи (рис. 1.3). Такая демонстрация обычно отпугивает мелких птиц и других хищников (Edmunds, 1974). В процессе эволюции эти гусеницы приспособились спасаться от хищных птиц, используя их страх перед змеями. Здесь не имеется в виду, что отдельные гусеницы обладают особыми способностями; это просто означает, что у тех гусениц, которые наследуют способность реагировать на опасность соответствующим образом, больше шансов на выживание, чем у тех, у которых такой способности нет.

Эволюционные адаптации в механизмах насиживания можно выявить при сравнении поведения птиц, устраивающих гнезда на выступах скал, с поведением их близких родственников, гнездящихся на относительно плоской земле (см. разд. 5.4). Когда мы говорим, что обыкновенная моевка обладает различными поведенческими адаптациями, позволяющими ей гнездиться на скалах, мы подразумева-



Рис. 1.3. Гусеница южноамериканского бражника (*Leucorampha*), имитирующая змею *Bothrops schlegelii*. (Фотография Nicholas Smythe.)

ем 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 обучение, 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 научаться узнавать свои яйца по их окраске (Vae-rends, Drent, 1982). Эта форма адаптации посредством обучения, возможно, позволяет им быть готовыми к изменениям в состоянии кладки в результате деятель-

ности хищников или других нарушений. Способность отдельных особей реагировать соответствующим образом на изменяющиеся обстоятельства путем обучения или физиологических адаптаций – 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 адаптаций, типичных для определенных условий, и считал их свидетельством эволюции. Например, разные виды галапагосских выюрков значительно отклонились в процессе эволюции от общего предка. И эти отклонения несомненно адаптивны, в чем можно убедиться, сравнивая выюрков с другими птицами. Это особенно наглядно проявляется на примере их клювов (рис. 1.4), но это справедливо также в отношении множества других признаков, связанных с их поведением. Так, насекомоядные дре-

весные выорки проворно снуют среди ветвей, как синицы; дятловые выорки лазают по вертикальным стволам и обследуют щели; славковые выорки своими быстрыми порхающими движениями напоминают настоящих славок; и наконец, земляные выорки обитают на земле. Ведущие происхождение от обычных выорков, галапагосские выорки стали похожими на синиц, дятлов или славок в зависимости от их образа жизни. Образование ряда новых видов от одного предкового вида – как результат адаптации к разнообразным местообитаниям – называется *адаптивной радиацией*. Галапагосские выорки являются 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 выорки служат не только иллюстрацией к понятию адаптивная радиация, но и демонстрируют эволюционную конвергенцию с видами в других частях света. Так, мы говорим о «славковых выорках» или «дятловых выорках» 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 (рис. 1.5).

1.2. Исторический очерк

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 (см. гл. 20). 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

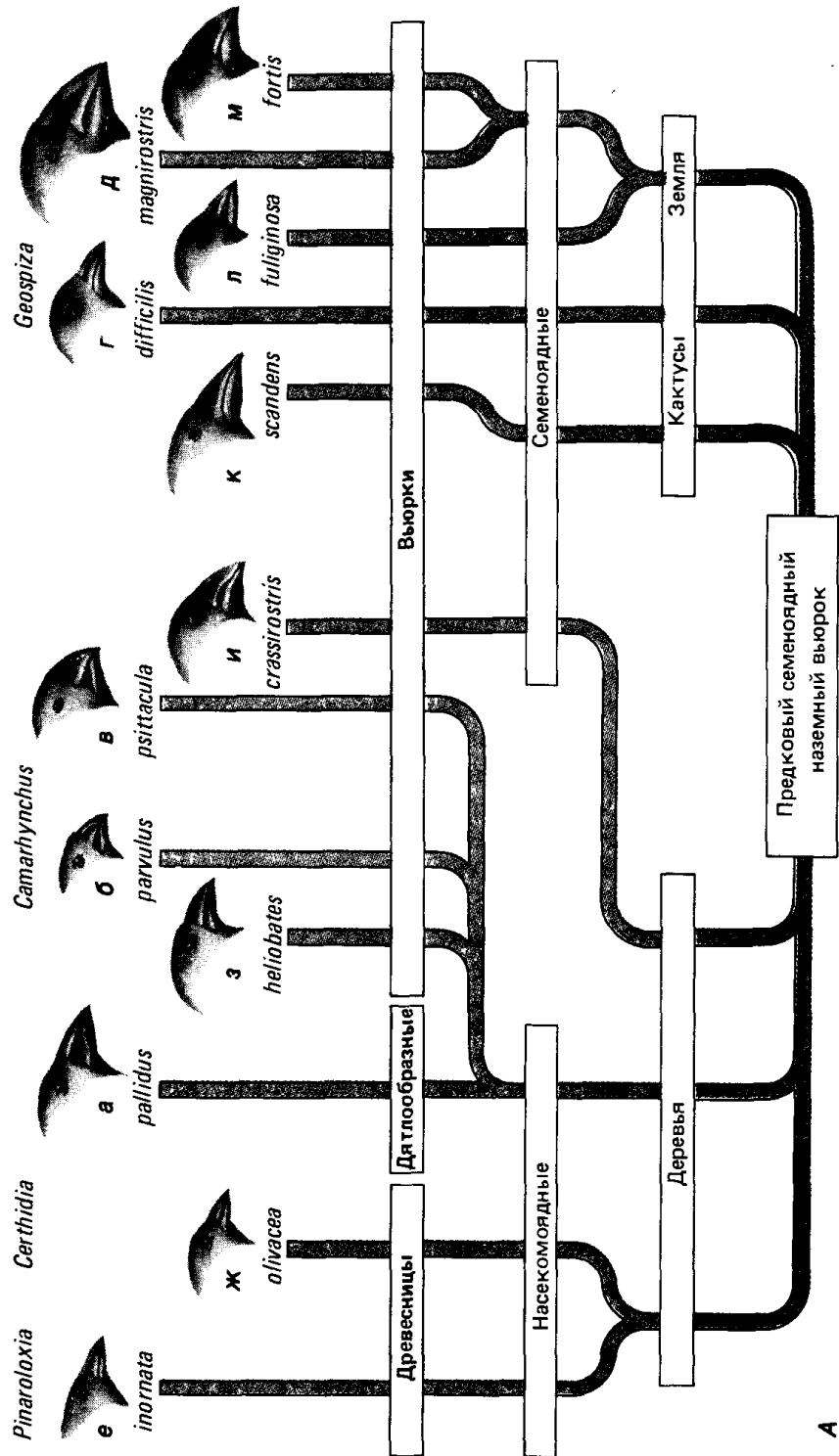


Рис. 1.4.