

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

А. Н. ПРОМШТОВ

**ВИДОВОЙ СТЕРЕОТИП ПОВЕДЕНИЯ И ЕГО ФОРМИРОВАНИЕ
У ДИКИХ ПТИЦ**

(Представлено академиком Л. А. Орбели 1 II 1940)

1. Каждый вид птиц, помимо определенных морфологических признаков, имеет отчетливые биологические особенности—повадки передвижения (полета, беганья, прыганья, лазанья), поедания пищи или преследования добычи, характер питания, голос (позывы, пенье), большую или меньшую склонность к определенным местам обитания и размножения (экологическую специализацию), а также много и других, более мелких деталей поведения⁽⁸⁾. При наблюдениях над птицами в природе можно отчетливо видеть, насколько шаблонно, стереотипно проявляются и повторяются все эти особенности поведения у всех особей данного вида при сходных жизненных ситуациях. Этот видовой стереотип поведения и я имеет громадное значение в жизни любой птицы в природе, так как определяет ее место в биоценозе, а следовательно, и шансы в борьбе за существование. Он очень важен также и потому, что представляет собой по существу как бы некоторый итог уравнивания организма со средой⁽⁴⁾—комплекс прочно сложившихся реакций нервной системы на ежеминутно воспринимаемые внешние стимулы.

Совершенно ясно, что по своей природе видовой стереотип поведения является результатом сложнейшего взаимодействия врожденных, т. е. обусловленных анатомическим строением (видовой конституцией), реакций и приобретенных на этой основе в течение индивидуальной жизни условных рефлексов. Как же именно и в чем взаимодействуют врожденные и приобретенные формы поведения у птиц? В настоящей статье (в очень краткой, конспективной форме автореферата) сообщаются результаты наблюдений и опытов автора, проводившихся в течение 20 лет, но более специально с 1935 г., над развитием птенцовых птиц в природных и искусственных условиях и позволяющих несколько осветить поставленный выше вопрос.

2. Материал, на котором основываются излагаемые далее выводы, состоит в общей сложности из более 150 птенцов, воспитанных с раннего (некоторые даже полуслепого) возраста и относящихся к нескольким десяткам видов почти всех семейств отряда воробьиных птиц (*Passeres*). Кроме искусственного выкармливания птенцов и сравнения их поведения с поведением диких птенцов тех же видов были проведены опыты в природе по обменным перемещениям яиц и пересадкам маленьких птенцов разных, иногда довольно далеких (биологически), видов. Почти все опыты такого рода удались, и данные этой работы опубликованы⁽⁹⁾. Третьим методом

работы были детальные наблюдения над развитием птенцов некоторых видов (большой синицы, горихвостки, мухоловок-пеструшек, скворцов), гнездившихся в особых опытных скворечниках, открывающихся сзади в наблюдательское помещение⁽¹⁰⁾.

Искусственное воспитание птенцов, выключающее н о р м а л ь н о е формирование условно рефлекторных п р и р о д н ы х навыков, позволило отчетливо наблюдать проявление прироченных особенностей поведения, а также развитие у особи определенного, уже искусственно создаваемого, отношения к внешней среде.

Выводы, которые можно сделать из всей совокупности полученных данных, следующие. Врожденную сторону видового стереотипа поведения (т. е. его особенности, обусловленные непосредственно морфофизиологической конституцией) можно дифференцировать на две группы.

1) О т д е л ь н ы е п о в а д к и: все типы полета, беганья, прыганья, характерные движения хвоста (дрожание у горихвосток, вращение в стороны у жуланов, вздергивание у дроздов, зарядок, качание у трясогузок), внезапные взмахивания крыльев (у мухоловок), порывистые прыжки и «поклоны» (у зарядок), манера преследования добычи и отыскивания ее (трепетание в воздухе у мухоловок, порхание перед концами ветвей у пеночек, прицепление к ветвям, кувырканье и постукивание клювом у синиц и т. п.). Несомненно, прироченную основу имеют также все видовые, характерно проявляющиеся эмоциональные реакции (позы, движения) испуга, ссоры, отпугивания или устрашения, большей частью сопровождаемые столь же характерными звуками (писком, шипеньем). У птенцов всех видов также нормально проявлялись их видовые позы, обычно четко связанные с определенными событиями жизни. Однако этого нельзя сказать о пеньи, которое большей частью складывалось, как резко аберрантное (вследствие преимчивости).

Интересно отметить отчетливое тяготение к дуплам у синиц. Подростки птенцы охотно лазали в них (в вольере) и затем стали регулярно ночевать (воспитывались все птенцы в открытых гнездах). У нескольких видов (пеночек-трещоток, горихвосток) удалось также подметить, повидимому, врожденную реакцию настораживания или даже испуга в ответ на тревожный крик родителей (при подражании ему). Определенную прироченную склонность можно было заметить и в манере п о е д а н и я пищи. Так, например, птенцы синиц, едва покинувшие гнездо, уже делают попытки, сначала неудачные, зажимать корм, например мучного червя, гусеницу или зерно, в лапках и расщипывать или долбить его, а птенцы мухоловок, горихвосток и некоторые другие, держа живую добычу в клюве, явно н е п р о и з в о л ь н о ударяют ею о жердочку или ветку («оглушают»), прежде чем проглотить. Ничего подобного не делают птенцы, например, зяблика или различных овсянок, охотно поедающие таких же гусениц, но с совершенно иными хватками (мнут краями клюва).

2) Вторую группу прироченных особенностей видового стереотипа поведения (конечно, тесно связанную и взаимодействующую с первой) можно охарактеризовать как особенности нервной деятельности, связанные с о б щ и м т е м п е р а м е н т о м птиц и отражающиеся на всем поведении каждой особи. Этот вопрос о т и п а х нервной системы у птиц еще только начинает разрабатываться^(1,2), но видовые различия в них, близкие к установленным И. П. Павловым на собаках^(4,6), отчетливо выявляются как при наблюдениях над взрослыми птицами в природе, так и в (особенности) при групповом воспитании птенцов нескольких видов в совершенно одинаковых условиях. В качестве лишь отдельных крайних вариантов назову чрезвычайно подвижных и активных синиц («сангвиники») и столь же хорошо уравновешенных,

но медлительных снегирей («флегматики»). Примером «холериков» — с сильным раздражительным процессом и слабым тормозным — могут на наш взгляд служить горихвостки. У некоторых видов, особенно у серых мухоловок, в птенцовом возрасте, отчетливо проявляется характерная черта: внезапная сильная возбудимость (порывистые взмахивания крыльями и хвостом, всегда сопровождаемые особым криком), чередующаяся с моментами полной, иногда даже как бы гипнотической, неподвижности (слабый неуравновешенный тип по И. П. Павлову). Наблюдались и некоторые индивидуальные различия в отношении «темперамента» (даже между птенцами из одного гнезда), но в общем несомненно, что в пределах вида тип нервной деятельности выражен у диких птиц очень стойко и сложился, вероятно, в результате долгого действия естественного отбора.

Углубленное изучение силы и соотношения (уравновешивания) возбуждательных и тормозных процессов у птенцов различных видов, имеющих неодинаковые типы нервной деятельности, должны дать очень много для понимания этой конституциональной стороны видового стереотипа поведения. Чрезвычайно интересно также исследование в этом отношении близких видов птиц. Во всех этих вопросах совершенно несомненно важная роль желез внутренней секреции⁽³⁾, модифицирующих различные видовые особенности эмоциональных поведенческих реакций и всего темперамента. Все это еще ждет на диких птицах своей разработки^(1, 2, 11).

3. Приобретенные (условно рефлекторные) компоненты видового стереотипа поведения дифференцировались у птенцов довольно отчетливо, несмотря на самую примитивную методику экспериментов в этом отношении. Условные рефлексы на определенный звук (сигнал, общий для всех), на вид кормовой лопаточки, устанавливались очень быстро. В самом раннем возрасте отчетливо наблюдались и дифференцировочные процессы (на звуки). У подрастающих птенцов с каждым днем повышался «интерес» к окружающей обстановке, а по выходе из гнезда такая «любопытность» даже определяла многие поступки их (рефлекс «что такое» по И. П. Павлову). Птенцы обращают внимание на все движущиеся предметы, пытаются клевать что придется. Особенно деятельны различные синицы, живой темперамент которых уже в полной мере выявляется с первого же дня их послегнездовой жизни. У большинства птенцов отчетливо обнаруживалось также подражание (даже другому виду) в таких действиях, как купанье, чистка перьев, а также во вспышках эмоций испуга, ссоры, возбуждения («заразительность» их) и в голосе (переимчивость чужого пенья).

Явное значение многократного упражнения было хорошо заметно на повадках долбления (у птенцов синиц), хватания живой добычи в воздухе (у птенцов мухоловок) и в умении ловко присаживаться после полета на ветви или даже ровную поверхность (у всех). При совершенной автоматичности взлета и самого полета благополучное «приземление» при первых в жизни попытках птенцам никогда не удавалось, так как оно требует четкой координации движений ног, крыльев и хвоста, которая достигается лишь тренировкой.

Опуская здесь второстепенные подробности, переходим к очень существенному вопросу о том, что же именно выпадает, не развивается в поведении птенцов, воспитанных искусственно? Опыты с выпуском на волю уже вполне взрослых выкормышей разных видов дали очень сходную картину: у всех (может быть, за исключением лишь синиц) обнаруживалось явное нарушение нормального отношения птицы к окружающей природе, к пространству. Выпущенные птенцы передвигались (летали, прыгали) совершенно беспорядочно, как бы под влиянием внезапных импульсов (то отлетали далеко, то держались под самыми ногами). Велед-

ствии отсутствия естественных стимулов для поисков пищи они проявляли явное тяготение к человеку (воспитателю). Вместе с этим обнаружилась совершенно ясная задержка птенцовых реакций—на значительно дольше время, чем в естественных условиях (до трех месяцев). И начав есть самостоятельно, птенцы все еще при случае просили корма. Накормленные, выкормыши обычно засыпали на 10—15 минут где придется и лишь голодные становились активнее, более напоминая в это время диких птиц. В таких периодических затуханиях активности, при искусственных условиях жизни, отчетливо обнаруживался общий перевес процессов торможения над процессами возбуждения, чем ясно иллюстрировалось громадное значение условно рефлекторных навыков и внешних экологических стимулов для формирования нормального поведения в природе.

У выпускавшихся на волю уже подросших выкормышей совершенно отсутствовало также специфическое тяготение к характерной для вида экологической обстановке (станции). Эта важнейшая сторона видового стереотипа поведения в значительной степени определяется сложными навыками, приобретаемыми каждой птицей с первых же дней оставления гнезда.

4. На основании всех имеющихся по обсуждаемому вопросу данных можно высказать некоторые общие соображения о формировании видового стереотипа поведения птиц в естественных условиях. Специальные опыты и наблюдения ясно обнаруживают наследственную (конституциональную) обусловленность большинства видовых повадок. В манере преследования добычи, хватания ее и поедания также отчетливо выступают прирожденные склонности, подкрепляемые лишь индивидуальным упражнением. Но на определенной конституциональной основе у каждого птенца с самых ранних дней его жизни создается все более усложняющаяся условно рефлекторная «надстройка». Эта «надстройка» развивается в полном соответствии с естественными условиями существования и с совершенно автоматической закономерностью, так как большинство влияний на птенца со стороны внешней среды (кормящих его родителей, выводка, стаи, а позднее и всего окружающего биоценоза) шаблонно и одинаково повторяется много раз. Такой внешний стереотип раздражений (стимулов), экологически оформленный, с неизбежностью создает у подрастающей особи замечательно согласованный с ним внутренний стереотип поведения, как определенным образом уравновешенную систему реакций на привычные условия существования⁽⁵⁾. Этот видовой стереотип не остается, конечно, неизменным. В течение жизни на его предшествующей основе создаются все новые и новые наслоения, затормаживающие, может быть, некоторые уже изжитые (например, ювенальные) связи, но всегда формирующиеся как результат многократно повторяющихся одинаковых стимулов со стороны биоценоза. Именно таким, экологически сформированным, стереотипом условных рефлексов объясняются на наш взгляд все шаблонные видовые формы поведения птиц в природе, не сводимые на совершенно врожденные, «инстинктивные» реакции.

Из сказанного ясно, какое громадное эволюционное значение должны иметь изменения в условно рефлекторной надстройке видового стереотипа поведения, неизбежно возникающие вслед за изменениями в экологической обстановке (например, при расселении вида или при экологической сукцессии стадий в частях видового ареала). Ведь половая аверсия, обеспечивающая и углубляющая экологическую изоляцию популяций, у птиц поддерживается в значительной степени условно рефлекторными различиями в гнездовых склонностях, создающимися в результате жизни в неодинаковых биотипах⁽⁷⁾. Таким образом изменение стереотипа

поведения у части особей вида должно вести к внутривидовой дифференцировке. Но это уже эволюционный вопрос, подлежащий особому обсуждению.

Поступило
8 II 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Б. И. Баяндуров, Условные рефлексы у птиц, Томск (1937).
² Ю. А. Васильев, Биология в школе, № 3 (1937). ³ Ю. А. Васильев и А. А. Войткевич, ДАН, XXII, № 6 (1939). ⁴ И. П. Павлов, Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных (1938). ⁵ И. П. Павлов, Динамическая стереотипия высшего отдела головного мозга, Доклад на X международном псих. конгрессе в 1932 г. (1933).
⁶ И. П. Павлов, Физиологический журнал, XIX, вып. 1 (1935).
⁷ А. Н. Промптов, Экологический журнал, XIII, вып. 4 (1934). ⁸ А. Н. Промптов, Птицы в природе, Учпедгиз (1937). ⁹ А. Н. Промптов, Зоологический журнал, XVII, вып. 3 (1938). ¹⁰ А. Н. Промптов и Е. В. Лукина, Зоологический журнал, XVII, вып. 5 (1938). ¹¹ Н. С. Харченко, Физиологический журнал, XX, № 6 (1936).