

А. Н. ПРОМТОВ и Е. В. ЛУКИНА

**УСЛОВНО-РЕФЛЕКТОРНАЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА ПОЗЫВОВ У  
ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ И ЕЕ БИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

(Представлено академиком Л. А. Орбели 29 III 1944)

1. Высокое развитие голосовых средств у птиц теснейшим образом связано с их биологией и сложилось, несомненно, в результате долгого действия естественного отбора<sup>(8)</sup>. Уже способность к полету, к быстрому передвижению на больших пространствах, делает очень важной голосовую связь между особями (громкие характерные позывы). Для лесных птиц, скрывающихся в чаще и листве деревьев, такая связь особенно важна. Ночные миграции<sup>(12)</sup>, стайность, взаимоотношение полов при размножении<sup>(7)</sup> и многие другие особенности биологии птиц также неразрывно связаны с высоким развитием их голоса.

2. Каждый вид птиц имеет свои собственные позывы или характерные крики<sup>(10)</sup>, издаваемые в определенной обстановке. У некоторых видов птиц (особенно у синиц, дроздовых и др.) эти позывы достигают значительного разнообразия и представляют большой интерес с биологической и физиологической точки зрения. С физиологической стороны многие позывы являются чисто рефлексорным, внешним выражением того или иного эффекта, т. е. имеют несомненно гуморальную стимуляцию, а также бывают кинестетически коррелированы с определенными движениями птицы (например позывы налету при дугообразном полете у трясогузок, при «поклонах» и прыжках у многих дроздовых и т. п.).

Особого внимания заслуживают позывы птиц с биологической стороны. Далее мы вкратце излагаем результаты специальных наблюдений и опытов, проведенных в течение 6 лет в природе и в лабораторных условиях. Основным видом для специального изучения биологического значения и физиологической природы позывов была выбрана большая синица (*Parus major* L.), обладающая очень разнообразными позывами. Однако, кроме этого вида, изучение специфического значения позывов в природных условиях производилось и у других птиц, и все изложенное ниже в принципе относится к большинству других *Passeres*.

3. Кроме довольно сильно варьирующего по тонам и ритмике пения<sup>(10)</sup>, большие синицы имеют до 20 различных позывов или выкриков. Уже непосредственное наблюдение над этими птицами в их природных условиях позволяет заметить, что каждый позыв имеет совершенно определенное биологическое значение, т. е. издается лишь в определенной ситуации. Так, например, имеются различные позывы переклички особей на большом расстоянии и на близком; позывы, выражающие страх (например при появлении хищника), беспокойство, настороженность, угрозу; позывы, сопровождающие наход-

дение пищи, различные взаимоотношения самца и самки (особенно в пору гнездования), неожиданные встречи и даже «удивление» при включении какого-нибудь внезапного, но не особенно пугающего раздражителя. Передать все эти звуки буквами или нотами очень трудно<sup>(10, 6)</sup>, но они совершенно постоянны, хотя и имеют у отдельных особей некоторую индивидуальную окраску. Применяя искусственно определенный зрительный или звуковой раздражитель (показ хищника, подманывание, подражание различным позывам и т. п.), можно у диких птиц с полной закономерностью наблюдать характерную ответную реакцию, т. е. вызвать определенное физиологическое состояние (было проведено бесчисленное множество опытов подобного рода). При таких наблюдениях и опытах, особенно осенью и зимой (когда синицы живут стайно), отчетливо выступает следующий, биологически очень важный момент. Каждый позыв, издаваемый одной особью, воспринявшей соответствующее раздражение, является специфическим сигналом для всех других его слышащих. Состояние особи, издавшей крик, например, испуга, немедленно передается соседям. В стае синиц достаточно вызвать определенный позыв у одной особи, чтобы наблюдать специфическую реакцию на него всех остальных.

4. Такой адекватный и тонко дифференцированный ответ на определенный звуковой стимул заставляет предполагать существование условно-рефлекторных связей, создающихся индивидуально, т. е. на основе опыта. Однако допущение этого предположения осложняется на первый взгляд тем, что все позывы, связанные с сильными аффектами (например испуга, ссоры), оказываются врожденными, проявляющимися почти типично без всякого научения<sup>(1-6, 15, 16)</sup>. Опыты и наблюдения над птенцами, воспитанными без родителей и еще никогда не слышавшими криков страха своего вида, показали<sup>(11)</sup>, что с первого же раза этот крик вызывает у них отчетливую и специфическую ответную реакцию, т. е. является безусловным раздражителем. Интересно, кстати, отметить, что крик, издаваемый при сильном страхе, имеет как стимул не только видовое значение, но вызывает реакцию испуга и у многих других видов воробьиных птиц, хотя и имеет некоторую видовую специфичность в акустическом отношении. Такими же безусловно-рефлекторными являются позывы, издаваемые птицами при определенных движениях (см. выше). Здесь дело, несомненно, в глубоких кинестетических корреляциях общей мускулатуры тела и голосовых мышц.

Таким образом, безусловный характер основных позывов, связанных с сильными аффектами, несомненен. Но внимательные наблюдения над птицами в природе и особенно опыты с выкормышами-синицами в лабораторных условиях ясно показали, что предположение о существовании также и условно-рефлекторной дифференцировки позывов правильно. Дело именно в биологической дифференцировке. Оказывается, что синичата, воспитанные без родителей, при всем природном богатстве их выкриков не развивают позывов, специфически связанных с различными ситуациями и характерных для вида (кроме криков страха, ссоры или дальнего призыва) и не реагируют на слышимые позывы диких особей, как это бывает у синиц в природной обстановке. При сравнении голосового «репертуара» выкормышей и диких особей ясно выступает хаотичность позывов у первых и четкая специфическая дифференцировка позывов, приуроченных к разнообразнейшим биологическим моментам, у последних. Совершенно ясно, что эта специфическая дифференцировка создается, углубляется и укрепляется в природе на основе бесчисленного множества стереотипных повторений ситуаций, требующих столь же стереотипных двигательных и иных реакций<sup>(9, 11)</sup>. У «опо-

вестителя» тот или иной «сигнал» (позыв) может быть совершенно произвольным (безусловным), но у «слушателей» он вызывает не только безусловный «ответ», например, при крике испуга, но и специфическую условно-рефлекторную «надстройку», определяющую их дальнейшее поведение. Можно предполагать, что в формировании подобных «надстроек» имеет большое значение и принцип «актера и зрителя».

5. Биологическое значение такой дифференцировки позывов громадно. Это основное средство общения отдельных особей вида, самца и самки (7), родителей с птенцами (13). Такая дифференцировка тонко коррелирует поведение всех членов стаи и очень способствует коллективной защите от хищников и других опасностей (14). При наличии адекватных условно-рефлекторных связей между определенным звуковым стимулом (позывом) и двигательной реакцией создавшееся в силу тех или иных причин физиологическое состояние одной особи быстро передается многим другим, которые в свою очередь «транслируют» его соседям (особи и виды «оповестители» в смешанных стаях). В этой замечательной сигнальной системе стимулов и ответов, базирующейся на тончайшей работе слухового анализатора и сложнейших кинестетических корреляциях, сосредоточены важнейшие основы жизнеспособности особи и вида в дикой природе, так что дальнейшая разработка этого вопроса имеет не только физиологическое, но и эволюционное значение.

Институт эволюционной физиологии и патологии  
высшей нервной деятельности  
им. акад. И. П. Павлова

Поступило  
29 III 1944

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> H. D. Barrington, Roy. Soc. Phil. Trans., 63 (1773). <sup>2</sup> E. Conradi, Am. J. Psychol., 16, № 2 (1905). <sup>3</sup> W. Hagen, Ornith. Monatsber., 31, 3 (1923). <sup>4</sup> O. Heinroth, J. Ornith., 72 (1924). <sup>5</sup> O. u. M. Heinroth, Die Vögel Mitteleuropas, 4, Berlin, 1924—1932. <sup>6</sup> B. Hoffman, Kunst und Vogelgesang, Leipzig, 1908. <sup>7</sup> H. E. Howard, An Introduction to the Study of Bird Behaviour, Cambridge, 1928. <sup>8</sup> Ю. Гексли, Успехи соврем. биологии, 13, в. 2 (1940). <sup>9</sup> А. Н. Промптов, Зоол. журн., 17, в. 3 (1928). <sup>10</sup> А. Н. Промптов, Птицы в природе, 1937. <sup>11</sup> А. Н. Промптов, ДАН, XXVII, № 2 (1940). <sup>12</sup> А. Н. Промптов, Сезонные миграции птиц, 1941. <sup>13</sup> А. Н. Промптов и Е. В. Лукина, Зоол. журн., 17, в. 5 (1938). <sup>14</sup> А. Н. Промптов и Е. В. Лукина, Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., нов. сер., 49, в. 5—6 (1940). <sup>15</sup> W. Scott, Science, 19, No. 473, 495 (1904). <sup>16</sup> C. Wittschell, The Evolution of Bird-song, London, 1896.