

Структура поведения как предмет научного исследования.

лекция для студентов 3 курса каф.зоологии позвоночных биофака МГУ (спецкурс «Введение в специальность»)

Сегодня часто можно слышать, что одна из насущных задач человечества – сохранить биоразнообразие. Задача, конечно, вполне актуальная. Понятно, однако, что если мы хотим сохранить нечто в рабочем состоянии – будь то автомобиль или, скажем, стиральная машина, мы должны иметь ясное представление о том, как эта вещь устроена. Обязанность понимать, что именно представляет собой разнообразие органического мира, лежит на как раз на нас, биологах.

Профессиональный биолог должен, по крайней мере, отдавать себе отчет в том, насколько необозримо разнообразие органического мира. А необозримо оно в разных и, порой, самых неожиданных проявлениях.

Для вас, как зоологов широкий кругозор в этой области необходим. В вашей будущей работе он предостережет от того, чтобы раз и навсегда заикнуться на каком-нибудь единственном объекте исследования. А еще того хуже – на какой-нибудь узкой, совершенно частной теме.

Я хочу начать с того, что разнообразие органического мира можно подразделить на явное и скрытое от глаз непосвященного. Явное разнообразие, у нас перед глазами буквально на каждом шагу. Ребенка, которого в сознательном возрасте привели в зоопарк, не может не поразить разнообразие форм и красок животного мира.

Однако я все же позволю себе остановиться на одном примере. Он поможет понять, какова связь между разнообразием самоочевидным и тем, которое скрыто от глаз обывателя и, таким образом, может быть познано лишь в результате специальных исследований.

Слайд. Клювы гавайских цветочниц.

Это, кстати, один из классических примеров так называемой адаптивной радиации, т.е. приспособления формы клюва к особенностям кормовых ресурсов. Явление можно назвать также пищевой специализацией. Поразительно, что все это разнообразие форм и красок реализовано в небольшой группе, включающей в себя всего лишь около 25 видов. Вероятные родственные связи между ними схематически показаны серыми линиями.

Что же касается скрытого разнообразия, то оно может быть выявлено лишь при длительных, скрупулезных наблюдениях за тем, как именно птицы каждого из этих видов добывают свое пропитание. Впрочем, опытный орнитолог еще до начала наблюдений сможет предположить, что этот вид, например, кормится в основном семенами, а этот – нектаром цветов. Так ли это, могут показать длительные, скрупулезные наблюдения за птицами в естественных условиях.

Но дело не всегда обстоит столь просто. В данном случае само строение клювов гавайских цветочниц подсказывает нам конечный результат сравнительных исследований поведения. Однако, сколь внимательно вы ни смотрели бы на аистов белого и дальневосточного, расхаживающих по своим клеткам в зоопарке, никаких существенных различий в их поведении вы не обнаружили бы, не застав момента токования самца, или, что еще лучше — брачных игр между членами пары.

Видеозапись. Демонстрации белого и дальневосточного аистов.

Орнитологи многие годы спорили о том, является ли дальневосточный аист самостоятельным видом или же подвидом обыкновенного белого аиста. Сравнение брачных демонстраций того и другого не оставляет сомнений в том, что справедлива именно первая точка зрения.

Скрупулезное изучение явного разнообразия морфологических структур имеет в биологии длительную историю. Можно сказать, что само становление биологии как науки началось с попытки привести это разнообразие в некую обозримую систему. Это сделал в начале XVIII в. шведский ученый Карл Линней в своем труде «Система природы». Он распределил все известные тогда живые организмы между царствами растений и животных и каждое царство разделил на иерархически соподчиненные категории: классы, отряды, роды и виды. Виды объединялись в роды на основе сходства их морфологических структур, роды по тому же принципу – в семейства и т.д.

Что же касается поведения животных, то само это слово (англ. behaviour) как научное понятие появилось в мировой научной литературе лишь 152 г. спустя выхода в свет «Системы природы» Линнея, в 1887 г. До этого натуралисты пользовались такими расплывчатыми понятиями как «привычки», «нравы», «умственные действия» животных. В то время науки о поведении животных еще не существовало, а понятия людей, интересовавшихся этой темой, принадлежали области натурфилософии.

Еще почти через полвека, в 1939 г. вышла в свет статья австрийского ученого Конрада Лоренца «Сравнительное изучение поведения». В ней был предложен морфологический подход к изучению поведения животных, который основывался на том, что поведение – это прежде всего движения определенного характера. Предлагалось исследовать поведение по аналогии с тем, как это делается в сравнительной морфологии. Согласно этой точке зрения поток поведения во времени можно разложить на составляющие его базовые единицы. Лоренц назвал их «наследственными координациями» или, иначе – «фиксированными схемами действий». В дальнейшем я буду называть такого рода акции «поведенческими стереотипами».

Больше всего Лоренца интересовали те стереотипные формы поведения, которые, условно говоря, составляют сигнальный код данного вида. Эти действия используются для передачи информации при общении особей друг с другом. Их можно найти у животных, находящихся на самых разных уровнях системы органического мира, от беспозвоночных до высших млекопитающих. Какими они могут быть у птиц, мы уже видели на примере аистов. Это были сигналы, в которых одновременно задействованы два канала связи (или, иначе, две модальности) оптическая и звуковая.

Видеозапись. Попытка спаривания пауков-крестовиков.

А вот здесь перед нами пример использования тактильного канала связи. Это попытка спаривания у пауков-крестовиков. Слева самец, справа самка. Поскольку у многих видов пауков самец в момент спаривания подвергается опасности быть съеденным самкой, он вынужден при встрече как-то погасить ее агрессивность. Это продельвается с помощью вот таких касаний ее передними ногами.

Теперь посмотрим, почему Лоренц назвал такого рода стереотипы «наследственными координациями». Возьмем пример, который на первый взгляд кажется избитым и тривиальным. Это хорошо, казалось бы, известная демонстрация самцом павлина его великолепного «хвоста», который на самом деле – не хвост, а гипертрофированное надхвостье.

Видеозапись. Демонстрация взрослого павлина (вид спереди).

Судя по количеству глазков на перьях надхвостья, этому самцу не менее 5 лет. Прилично выглядеть это украшение начинает только в возрасте 4 лет.

Однако молодые самцы, вообще лишенные глазчатого надхвостья, проделывают те же самые движения его показа, как и взрослые птицы.

Видеозапись. Ток молодого павлина.

Это говорит о том, что стереотипы такого рода запрограммированы генетически и уже с первого раза предстают в законченной форме. Их проявление следует автоматически – как включение мотора при повороте ключа в замке зажигания. При этом зачастую не требуется даже адекватного внешнего раздражителя – здесь павлин токует перед утками. При отсутствии какого-либо внешнего стимула вообще, реакция возникает, как говорят, вхолостую. Причина лежит в возрастании до определенного уровня внутреннего настроя, или мотивации. В данном случае это половая мотивация.

Я сказал, что демонстрация павлина всем, казалось бы, хорошо известна. До появления этологии с ее собственной терминологией, натуралист сказал бы, что самец «красуется перед самкой, пытаясь обольстить ее великолепием множества ярких глазков». В действительности, поведение самца выглядит совершенно иным. Оказывается, что это – цепь нескольких хорошо очерченных элементов, следующих друг за другом в строгой последовательности.

Видеозапись. Ток взрослого павлина.

При появлении самки павлин поворачивается головой в сторону от нее и пятится к ней, демонстрируя партнерше не глазки, а испод хвоста и подхвостья. Здесь перед нами яркий пример четко структурированного оптического сигнала, соединяющего в себе статику контрастного узора из цветных пятен и линий-лучей с динамикой движений самих этих элементов и всего комплекса в целом.

На этом я заканчиваю вводную часть лекции, задачей которой было познакомить вас с самыми общими принципами этологии. Все это в больших подробностях вы услышите в дальнейшем в курсе лекций по этой дисциплине. Для тех, кто заинтересовался вопросом уже сейчас, предлагаю следующие литературные источники по истории ее становления как науки.

Слайд. Литературные источники.

Далее речь пойдет о той ветви этологии, которая известна как этология сравнительная. Она пребывает сейчас в не лучшем состоянии, я бы сказал – в стадии упадка. Поэтому ей нужны новые кадры в лице молодых энтузиастов.

Для нас сейчас важно, что на основе подхода, предложенного Лоренцем, появилась возможность рационально, объективно сравнивать скрытые от

непосвященного интимные формы поведения разных видов. Чтобы понять, о чем идет речь, вернемся к нашему примеру с аистами и посмотрим, как их брачное поведение можно представить в графической форме, удобной для сравнительного анализа.

Слайд. Покадровый анализ движений и сонограммы демонстраций белого и дальневосточного аистов.

Здесь я хочу обратить ваше внимание на **многосоставность** такого рода стереотипов, которые при современной видео и компьютерной технике вполне доступны достаточно тонкому структурному анализу. Более того, степень различий между моторными координациями, которые подлежат сравнению, при желании может быть оценена количественно. Иными словами, перед нами интегральные структуры, которые по сложности их композиции вполне сопоставимы с жестко построенными морфоструктурами. Цифры обозначают номера кадров видеосъемки. Показаны также изображения звуков. Акустическая компонента демонстраций может также рассматриваться как форма двигательной активности.

Этологические данные позволяют разделить вид, который долгое время считали единым, на два самостоятельных вида. Другая задача состоит в том, чтобы в многообразии форм выявить так называемые естественные группы по степени сходства в их поведений.

Обширное семейство агамовых ящериц *Agamidae* насчитывает около 370 видов. 4 из них показаны на следующем слайде.

Видеозапись. Кивки четырех видов ящериц.

Всех этих ящериц долгое время относили к одному роду *Agama*. Позже этот род был разбит на два: *Trapelus*, к которому относится помещенная слева вверху степная агама, и род горные агамы *Laudakia*, включающий в себя, помимо прочих, три другие вида. Этологические данные подтверждают правильность такого подразделения. Всем видам второго рода, для которых имеются сведения по сигнальному поведению, свойственны показанные здесь ритмичные кивки. Это видно из следующего слайда.

Слайд. Графическое изображение кивков четырех видов ящериц.

Трудно было поверить в видовое постоянство ритмики этих кивков, тем не менее, это так.

К семейству агамовых ящериц, помимо двух упомянутых родов, относится также род **круглоголовки** с 37 видами. Наверное, около 10-15 видов круглоголовок хорошо изучены этологически.

Видеозапись. Движения хвоста круглоголовки и «пропеллер» ящериц сем. Lacertidae.

Для всех них, в отличие от горных агам, характерны не ритмичные поклоны, а всевозможные варианты закручивания хвоста. Это кажется удивительным, если принять во внимание глубокое сходство круглоголовок с агамами родов *Trapelus* и *Laudakia* по общему облику и сумме морфологических признаков. В частности, детеныш степной агамы, когда вы держите его в руках, почти неотличим с первого взгляда от круглоголовки. Так что в данном случае сравнительно-этологический подход обладает большей разрешающей способностью по сравнению с анализом, основанном на сравнении морфологических признаков.

И, наконец, для всех видов настоящих ящериц семейства Lacertidae, которых мне приходилось видеть, наиболее характерным поведенческим актом оказывался так называемый «пропеллер» – движения передних лап, показанное в правом видеоклипе.

Все это еще раз говорит о том, что видовые стереотипы двигательного поведения обладают уже упомянутым свойствами многосоставности, упорядоченности и могут сравниваться количественно. **Эти стереотипы – моторные координации – при всей их строгой видоспецифичности, сохраняют единообразие в пределах таксонов ранга рода, а иногда – и семейства.**

Я специально хочу подчеркнуть следующее. Особенность подобных структур сигнального поведения состоит в том, что они не связаны явным образом с какими-либо адаптациями. И в самом деле, чем кивки кавказской агамы лучше или хуже кивков хорасанской? Понятно, что их характер никак не может отразиться на жизнеспособности того или другого вида. Поэтому еще Дарвин считал, что **именно им** принадлежит важнейшая роль в попытках установления родственных связей между видами. Наш краткий обзор по моторике ящериц показывает, что такого рода стереотипам свойственна чрезвычайная устойчивость, консервативность в процессе эволюции. Сейчас принято говорить, что в них содержится четкий филогенетический сигнал, переданный по очереди поколений от предковых форм их ныне живущим потомкам.

Следующий вопрос состоит в том, что может извлечь наука из сравнительно-этологических данных для расширения и совершенствования своей теоретической базы.

Вообще говоря, все сравнительные науки, и не только биологические, заняты реконструкциями прошлого своих объектов, или, в привычных терминах, их эволюционной историей. Таковы, в частности, сравнительная анатомия, идущая в своих изысканиях вместе с палеонтологией и работающая во многом на материале последней. Лоренц также видел основную задачу сравнительной этологии в изучении эволюции поведения. Задача это оказалась более чем сложной из-за полного отсутствия какого-либо ископаемого материала.

За неимением такового основным, если не единственным способом формулирования эволюционных сценариев, оказывается составление так называемых морфологических рядов.

Слайд. Морфологический ряд костей черепа на примере рыб и амфибий.

Здесь показан простейший пример такого ряда всего из двух компонентов. На черепах кости, формирующиеся в онтогенезе особи из одних и тех же эмбриональных закладок, показаны одинаково заливкой. Такие структуры единого происхождения называются гомологичными, или просто гомологами. В данном случае колоссальный блок информации, полученный палеонтологами и сравнительными морфологами, неопровержимо свидетельствует, что направление хода эволюции было таково, как показывает синяя стрелка. Она обозначает вектор эволюционных преобразований.

Всех этих инструментов лишен этолог, так что говорить о гомологиях здесь не приходится. Никогда не может быть неопровержимо доказан тот или иной вектор внутри субъективно выстроенных рядов поведенческих форм.

Строго говоря, ход эволюции таких форм поведения, как демонстрации павлина, остается загадкой. Простые объяснения на основе здравого смысла, которых вы услышите множество, обычно создают лишь иллюзию понимания. Здесь как можно более уместны слова немецкого физика Маха, которого Ленин грубо раскритиковал в своей работе «материализм и эмпириокритицизм». Мах говорил, что «нет ничего понятного, а есть только привычное». Это попадание не в бровь а в глаз, если речь идет, скажем, о так называемом «половом отборе», примером действия которого называют пресловутый «павлиний хвост».

Вообще говоря, спектр задач, которые ставят перед собой ученые, в рамках сравнительной этологии может быть весьма широким. В грубой схеме можно выделить два главных направления, или, точнее, две стратегии исследований.

Две стратегии исследований в сравнительной этологии.

1. Попытка выяснить общие принципы исторических преобразований той или иной категории поведения в животном мире вообще или в каком-нибудь крупном таксоне,
Примеры:
Эволюция коммуникации у позвоночных.
Эволюция гнездостроительного поведения у птиц.
2. **Анализируются в сравнительном плане данные по поведению ограниченного числа близкородственных видов (относящихся, например, к одному роду).**

Наибольшее внимание я уделю далее рассказу о том, как конкретно осуществляется вторая из этих двух стратегий, которой я сам следую в своей работе. Но для полноты картины, чтобы была понятна суть первого из двух обозначенных подходов, следует сказать несколько слов и о нем. Для этого я познакомлю вас двумя конкретными исследованиями.

Первое из них по теме «Эволюция коммуникации у позвоночных», принадлежит широко известному биологу Эдварду Уилсону, автору нашумевшей в свое время книги «Социобиология: новый синтез». На мой взгляд, это не лучший продукт, вышедший из его рук. Поистине впечатляющи его фундаментальные изыскания по биологии муравьев.

Сейчас речь пойдет о работе, при написании которой Уилсон вторгся, как я полагаю, в область, где его прозорливость крупного биолога-теоретика дала явную осечку.

Слайд. Иллюстрация к работе Э. Вильсона «Коммуникация животных».

Автор сопоставил результаты наблюдений разных натуралистов по поведению 6 видов рыб, 10 видов птиц и 14 видов млекопитающих. В итоге получилось, что в эволюции позвоночных, если рассматривать ее как поступательный линейный

процесс (что само по себе неверно) происходит нарастание числа коммуникативных сигналов.

Вот яркий пример того, как вектор эволюционных преобразований выстраивается чисто априорно, на основе суждений простого здравого смысла: млекопитающие – существа, стоящие на более высокой ступени психического развития, чем рыбы. Стало быть и коммуникация должна быть у них сложнее, читай совершеннее.

Вы можете возразить мне, что цифры подтверждают справедливость такого вывода. Но цифры эти ровным счетом ничего не значат. Хотя бы уже потому, что репертуары коммуникативных сигналов континуальны: они состоят не из дискретных единиц, как слова нашего языка, но связаны множеством постепенных переходов.

Слайд. Схема вокализации речной крачки.

К примеру, здесь показана схема вокализации речной крачки. Разными штриховками показаны те или иные функциональные категории. Границы между звуками проводите, как хотите, спрашивается, сколько здесь акустических сигналов? Я лично ответить на этот вопрос не могу.

Слайд. Репертуар сигнального поведения каменки-плясуньи.

Едва ли кто-нибудь скажет, сколько оптических сигналов у этого вида каменок. Поэтому результаты статьи Уилсона – это, в лучшем случае средние температуры по трем больницам. Вообще, я посоветую вам поменьше верить цифрам в статьях по сигнальному поведению животных. Здесь точность зачастую идет в ущерб правильности, что далеко не одно и то же.

Другой пример произвольности выстраивания вектора в ряду преобразований поведения во времени показан на этом слайде.

Слайд. Гнезда ткачиков.

Речь идет об эволюции гнездостроительного поведения в семействе Ткачиковых. Это семейство содержит более 100 видов, относящихся к 10–15 родам. Здесь показаны гнезда 8 конкретных видов. Они принадлежат 7 разным родам, истинные родственные связи которых неизвестны. Подчеркиваю, что рассматриваются виды, которых нельзя отнести к категории близких. Так что картинка эта – нечто вроде нескольких кусочков мозаики, отобранных более или менее произвольно из гораздо большего числа вариантов. Вот типичный пример построения морфологического ряда в этологии.

Показано, как процесс трансформации гнезд мог бы идти так в принципе, при допущении, что поведение постепенно становилось все более изощренным, а гнездо – лучше и лучше приспособленным к своим функциям. Допущение это, строго говоря, произвольно, поскольку известно, что в ходе эволюции возможен, в принципе, не только прогресс, но и регресс. Более того, такое гнездо, как у болотного малимбуса (слева вверху), может быть вовсе не столь адаптивной структурой, как оно выглядит на первый взгляд. Затраты на его изготовление, вероятно, очень дороги для особи энергетически.

В принципе, предложенная здесь схема эволюции гнезд может быть верной, но ни доказать, ни опровергнуть это невозможно. Если она верна, можно говорить о возможности постепенного перехода из адаптивной зоны (например, закрытое гнездо с боковым входом) в инадаптивную, когда постройка приобретает черты так называемой эксцессивной структуры. Примеры таких образований хорошо известны палеонтологам. Вот один из них.

Слайд. Шипы стиракозавров.

Об этом животном один ученый сказал, что на его черепе «шипы и отростки предаются разгулу». К этой категории явлений можно отнести и надхвостье павлина, и подвески индюков.

Видеозапись. Коллективная демонстрация домашних индюков.

Перейдем теперь ко второй из двух стратегий исследований, упомянутых ранее. Это сравнительный анализ поведения **близкородственных** видов (относящихся, например, к **одному роду**).

2. Близкородственные виды.

Анализируются в сравнительном плане данные по поведению ограниченного числа близкородственных видов (относящихся, например, к одному роду).

Одновременно решаются две задачи:

- а) Восстанавливается реальный ход эволюционных преобразований.
- б) Уточняются родственные связи: насколько те или иные виды близки филогенетически, насколько далеко каждый ушел от некоего предкового вида, общего для всех.

В последнем случае анализ этологических данных служит инструментом, или реконструкций эволюционной истории данной группы видов.

Давайте посмотрим на двух примерах, что нам может дать такой подход.

Слайд. Этограмма брачного поведения тритонов.

Здесь показаны схемы последовательных действий в брачном поведении 6 видов тритонов рода *Triturus*. Эти схемы могут быть названы **этограммами**.

Фиолетовым подчеркнуты названия отдельных актов слева – по-английски, справа – в русском переводе. Всего их выделили 16. Красным, зеленым и голубым показаны одинаковые у разных видов блоки таких актов, которые можно рассматривать как поведенческие гомологии.

Можно видеть, что все последовательности весьма однотипны. У трех видов они вообще одинаковы. То есть эволюционные преобразования идут очень медленно.

Когда ученые (имена их указаны на слайде внизу) приступали к своей работе, у них в руках уже была **схема эволюции, построенная на сравнительных данных по генетической конституции всех 9 видов**, поведение которых им предстояло изучить.

Интересно было сравнить полученные этологические данные со схемой **дивергенции белков как показателем скорости эволюции**.

Слайд. Кладограммы дивергенции белков в роде *Triturus* по данным электрофореза.

На схеме справа ход преобразований поведения наложен на реконструированную биохимическую эволюцию. Темп ее, выраженный в генетических дистанциях между видами, исчисляется числом насечек на ветвях кладограммы.

Что же оказалось в результате? Во-первых, что данные по поведению в целом подтверждают правильность первоначальной генетической схемы. Во-вторых, удалось установить, **когда и как поведение отдельных видов меняется**. Это может происходить как за счет приобретения новых элементов, так и, что особенно интересно, за счет исчезновения некоторых из них из репертуаров брачного поведения. Получено и несколько других интересных выводов, которые рассмотрены в моей статье «Судьбы сравнительной этологии».

Слайд. Лебеди мира.

В качестве второго примера сравнительно-этологического изучения близких видов я выбрал мою работу (проведенную совместно с Е.Ю. Павловой) по поведению при спаривании у лебедей. Мысль об исследовании подобного рода зародилась у меня очень давно, после того, как однажды, гуляя с маленьким сыном в зоопарке, я увидел необычное поведение черных лебедей.

Видеозапись. Элементы предкопуляционного поведения черных лебедей.

Всю сложную последовательность этого поведения можно здесь разделить на три стадии: предкопуляционные демонстрации, собственно спаривание и посткопуляционное взаимодействие. Попытка выделить элементы брачного поведения, присущие всем без исключения шести видам лебедей, показывают, что число таких элементов невелико: это синхронные погружения в воду головы и шеи – удерживание самки за шею или голову во время садки – последовательные или синхронное приподнимание партнеров над водой со взмахами расправленными крыльями – посткопуляторные чистки и/или купания. Вообще говоря, эти элементы поведения характерны не только для лебедей, но и для всех без исключения представителей отряда Гусеобразных.

Слайд. Длительность взаимодействий лебедей при спаривании.

Оказалось, что интегрально межвидовые различия в этой категории поведения у лебедей выражаются в длительности взаимодействия. А оно в наибольшей степени определяется поведением партнеров на предкопуляторной стадии. Самые короткие взаимодействия свойственны так называемым северным видам, средние по длительности характерны для черных лебедей, самые продолжительные – для шипунов. У черношейного лебедя отмечается значительный разброс по этому параметру.

Рассмотрим подробнее характер взаимодействий у разных видов.

Видеозапись. Спаривание трубачей.

У кликуна, трубача и тундрового лебедя последовательность поведения при спаривании подчиняется единой схеме, наиболее простой и экономичной по сравнению с тремя другими видами. Предкопуляторные взаимодействия ограничиваются совместными ныряниями. В редких случаях шеи партнеров перекрещиваются, но это выглядит как случайное событие, обязанное попросту близкому расположению партнеров друг относительно друга. Однако такое случайное соприкосновение явно стимулирует самца к началу садки. Сделав садку,

самец начинает нащупывать клювом точку захвата шеи самки, чтобы удержать ее во время спаривания.

Слайд. Схема посткопуляционного взаимодействия северных видов лебедей.

У всех трех видов северных лебедей взаимодействие завершается «вертикальной стойкой» с поворотом партнеров «лицом» друг к другу.

Видеозапись. Спаривание черных лебедей.

Предкопуляционное взаимодействие черных лебедей также начинается с погружений в воду головы и шеи. Но, в отличие от всех прочих видов, каждый из партнеров совершает эти «нырки», перекинув шею поперек шеи другого участника взаимодействия и постоянно находясь с ним в тесном тактильном контакте. При этом роли партнеров («верхний» – «нижний») все время меняются. Важно подчеркнуть, что в данном случае нырки обеих птиц зачастую совершаются строго одновременно («верхний» партнер тяжестью своего тела как бы подает сигнал «нижнему» для очередного погружения головы и шеи). В промежутках между нырками «верхний» партнер, чья шея перекинута через шею другого, нередко демонстрирует акт «питья». С окончанием спаривания обе птицы вытягивают шею вертикально вверх. Сразу же вслед за этим партнеры принимают позу «шея согнута, клюв вниз», при этом они, как правило, ориентированы головами по направлению друг к другу.

Видеозапись. Фрагменты поведения шипунов на предкопуляционной стадии взаимодействия

Предкопуляционные взаимодействия шипунов весьма длительны. Они включают в себя (помимо элементов, общих для всех изученных видов):

1. Последовательность плавных поклонов с поворотами головы, выполняемых партнерами синхронно. При этом птицы иногда соприкасаются щеками (рис. 6B₂).

2. Периодические чистки бока, которые проделываются обеими птицами и явно нарушают синхронность их ныряний на начальных этапах взаимодействия.

Эпизодическое «перекрещивание шей» наблюдается лишь в конечной стадии совместных нырков, причем (в отличие от черного лебедя) «верхнюю позицию» занимает, как правило, только самец. В таком положении он часто проделывает акт «питья» – подобно тому, как это происходит у черных лебедей. Соприкосновение партнеров основаниями шей и служат, по-видимому, стимулом к

началу садки. Дальнейший ход взаимодействия напоминает уже продемонстрированное спаривание северных лебедей.

Видеозапись. Спаривание черношейных лебедей.

У черношейных лебедей предкопуляционные взаимодействия, как и у всех прочих изученных видов, сводятся к ныряниям партнеров, находящихся в непосредственной близости друг к другу. После нескольких циклов таких совместных ныряний самец начинает «ловить» голову самки под водой. Самец делает садку только после того, как ему удастся схватить самку за затылок (голова ее находится под водой). На протяжении всего спаривания голова самца (а не только самки) остается под водой, что также отличает этот вид от всех прочих изученных. Сразу по окончании спаривания оба партнера принимают характерную позу, при которой шея согнута дугой, так что опущенный книзу клюв касается воды. В отличие от черных лебедей, в этой позе партнеры ориентированы под углом друг другу и еще находятся в тактильном контакте, соприкасаясь хвостовыми отделами.

Межвидовые различия в брачных демонстрациях невозможно, как правило, объяснить с рациональных позиций, в частности как адаптацию к внешним условиям. Причиной их своеобразия можно считать спонтанные перестройки в структуре нервной системы (в чем-то подобные мутациям генома). Это – «законсервированные» свидетельства прошлых этапов эволюционной истории видов.

Слайд. Гипотетическая схема филогенеза лебедей.

Таким образом, можно предположить, что степень филогенетической близости между разными видами лебедей варьирует в очень широком диапазоне. Учитывая данные палеонтологии, морфологии и сравнительно-этологического анализа, на одном полюсе мы помещаем сравнительно молодые виды, дивергировавшие, вероятно, на протяжении плейстоцена. Другой полюс представлен древними видами, характер распространения и высокая степень дифференциации которых позволяет предполагать их полифилетическое происхождение (*C. melanocoryphus*, с одной стороны, и два других представителя подрода *Cygnus* – с другой).

Наши данные, в сочетании с полученными нами сведениями о моторике других форм поведения и акустическом репертуаре черношейных лебедей заставили нас предположить, что черношейный лебедь представляет собой форму,

эволюционно далекую от лебедей и лишь конвергентно сходную с ними. По особенностям поведения этот вид далек не только от лебедей, но и от гусей.

Полученные нами материалы по другим видам свидетельствуют о явном упрощении ритуала спаривания в молодой ветви таксона лебедей (которая, на наш взгляд, представлена северными видами) по сравнению с видами более древними (каковыми на наш взгляд являются черный лебедь и шипун). Этот вывод ставит под сомнение бытующее представление об имманентном усложнении сигнальных репертуаров в ходе их эволюции за счет процесса ритуализации.

x x

x

В заключение стоит сказать два слова о тех основных трудностях, которые ожидают нас в исследованиях по сравнительной этологии. Наиболее велики они при получении первичного эмпирического материала. Я имею в виду и колоссальные затраты времени при наблюдениях в поле за поведением каждого данного вида (где успех далеко не всегда гарантирован), и непреодолимые зачастую сложности в получении сравнительного материала по достаточно обширному спектру видов. Даже в том случае, если объектом сравнительно-этологического анализа выбран таксон невысокого ранга (род, семейство), плодотворные результаты могут быть получены лишь при широком охвате входящих в него видов. Если ареал рода охватывает несколько зоогеографических областей, исследователь, как правило, не в состоянии собственными силами изучить поведение всех (или хотя бы большей части) представителей данного таксона. Казалось бы, выход из этой ситуации – в кооперации исследователей из разных регионов. Однако, даже в том случае, если удастся создать подобный неформальный коллектив, продуктивному сравнению описаний, выполненных его членами, препятствует отсутствие стандартных способов фиксации данных (о чем уже было сказано выше).

Практически бесполезным оказывается, как правило, и обращение к такому традиционному поставщику информации, как литературные источники. Если говорить о птицах, то в настоящее время в литературе отсутствуют качественные описания поведения многих самых обычных видов Европы и Северной Америки, не говоря уже о представителях тропических фаун. Такого рода дефицит первичного материала во многом исключает возможность широкомасштабных сравнительно-этологических исследований.