

УДК 591.5

СУДЬБЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ЭТОЛОГИИ

©2005 г. Е. Н. Панов

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071

e-mail: panoven@mail.ru

Поступила в редакцию 14.04.2004 г.

С историко-методологических позиций рассматриваются прошлое, настоящее и будущее сравнительной этологии. После весьма обнадеживающего старта в 30-40-х гг. XX в. это направление исследований бурно развивалось лишь в течение четверти века. Уже в 70-х гг. прошлого столетия наметился явный спад интереса зоологов к сравнительному изучению поведения. В статье рассмотрены основные причины этого кризиса. Одна из них состояла в том, что в самой парадигме ранней классической этологии не были заложены основы выработки строго научного, аналитического описания поведения. Отсутствие такого рода алгоритмов, рассчитанных на стандартизацию представления данных, воспрепятствовало в дальнейшем адекватному сопоставлению материалов, полученных разными исследователями. Среди важнейших направлений, которые позволили бы поднять значение сравнительной этологии в современной науке, перспективным представляется комплексное использование поведенческих и молекулярных данных в филогенетических реконструкциях. Этот подход одинаково важен как при анализе дивергенции крупных таксонов (уровня семейства и выше), так и при изучении процессов видообразования и микроэволюции.

Сравнительный подход в биологии служит основой реконструкций исторических преобразований органического мира. Нет нужды говорить, что его прошлое навсегда осталось бы для нас тайной, если бы не работала классическая триада: палеонтология — сравнительная анатомия — сравнительная эмбриология.

На рубеже 30-х и 40-х гг. прошлого века было предложено использовать сравнительный подход также в применении к сфере поведения. В конце 30-х гг. прошлого века вышла в свет статья Лоренца "Сравнительное изучение поведения" (Lorenz, 1939). Этот год можно считать датой рождения сравнительной этологии как дисциплины, ориентированной по замыслу ее провозвестника на изучение эволюции поведения.

Принципиально новым в пионерском подходе Лоренца было то, что он ограничил материал для сравнительного анализа лишь одной, довольно узкой категорией поведения. Это так называемые *фиксированные схемы действий*, которым приписывали жесткую генетическую детерминацию, называя их также *врожденными моторными координациями*. Они не подвержены изменчивости, зависящей от индивидуального опыта, и могут, таким образом, служить устойчивым признаком вида (а также таксонов более высоких рангов).

В этом состоит главное отличие названных поведенческих конструкций от так называемых оппортунистических форм поведения, таких, в частности, как кормодобывание и противодействие хищникам. Их адаптивная ценность - как раз в

максимальной лабильности, в способности экстренно видоизменяться в ответ на любые (в том числе - и самые непредсказуемые) изменения во внешней среде, например в доступности кормовых ресурсов. Аналогичными свойствами обладают все разновидности когнитивного поведения (способность к обучению, элементарная рассудочная деятельность и т.д.). Понятно, что названные категории поведения в силу их высокой вариабельности оказываются гораздо менее пригодными для формализованного сравнительного анализа, чем высоко врожденные моторные координации, автономные от влияний со стороны внешней среды.

В глазах основателей этологии консерватизм фиксированных схем действий позволял в практическом плане использовать их в качестве важнейшего таксономического признака. Что касается выхода в теорию, то здесь появилась возможность строить плодотворные гипотезы о путях эволюционных преобразований интересующих нас форм поведения. Это, в свою очередь, позволило судить о филогенетической преемственности таксонов, которые подлежат сравнительно-этологическому анализу.

Постоянство формы фиксированных схем действий, как полагали, позволяло применить к ним методы сравнительной морфологии. По устойчивости своей структуры такого рода паттерны аналогичны элементам костного скелета таким, скажем, как череп. Мы знаем, насколько широко используются краниологические признаки в систематике позвоночных и филогенети-

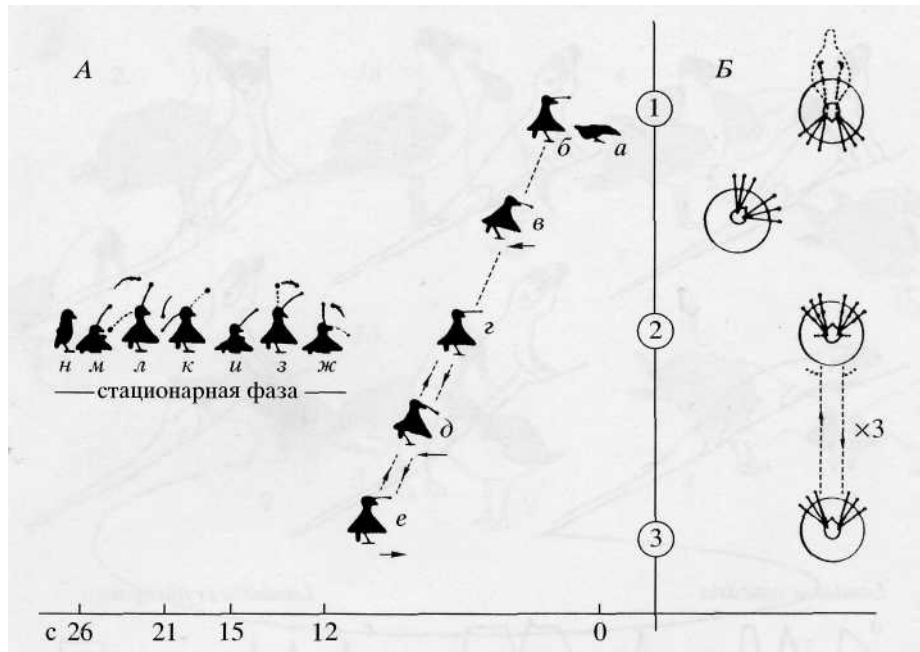


Рис. 1. Брачный танец синезатылочной райской птицы (*Parotica lavesii*): *A* - последовательность поз и движений самца, показанного силуэтом (*a-n*), *Б* - схематическое изображение его демонстративного полета (вид спереди, соответствует последовательности действий *a-e*) (из: Frith, Frith, 1981).

ке (например, строение зубной системы применительно к млекопитающим).

Помимо этого чисто методического аспекта, формы поведения, о которых идет речь, привлекали первых этологов и в эмоциональном плане. Оказалось, что животное в соответствующих ситуациях может преобразиться совершенно неожиданным образом. Его действия сплошь и рядом напоминает ритуальный танец.

Межвидовые различия в интересующих нас формах поведения 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, в какой-то степени способные заменить нам не сохранившиеся, по понятным причинам, палеоэтологические данные.

Экстравагантность подобных действий послужила причиной того, что их назвали демонстрациями. Изучение последних оказалось на редкость увлекательным занятием, ибо, наблюдая животное в повседневных ситуациях, никогда нельзя было сказать заранее, какие действия оно предпримет и как будет выглядеть, адресуя свои демонстрации сопернику либо половому партнеру (рис. 1).

Как правило, демонстрация представляет собой полимодальный коммуникативный сигнал, в

котором его оптические и акустические компоненты оказываются нерасторжимыми.

Лоренц был орнитологом, и с его легкой руки объектами сравнительной этологии первое время были птицы. Позже было неоднократно показано, что идея жесткой фиксированности демонстративных поз и их последовательностей в такой же мере применима и к прочим представителям животного мира (рис. 2).

Проблема адекватного описания стереотипов поведения в сравнительной этологии

Одной из первых задач сравнительной этологии было выработать адекватный способ фиксации первичных данных. В процессе познания мира люди изобрели как минимум два разных способа описания реальности: словесный и графический. Насколько топографическая карта эффективнее словесного описания местности, настолько же графическое изображение таких демонстраций, как воздушный танец райской птицы, информативнее самого подробного пересказа впечатлений от него.

Не удивительно поэтому, что при отсутствии в середине прошлого века видеокамер этологи выработали свой язык графического описания интересующих нас форм поведения. Это своего рода пиктографический текст. Серия рисунков позволяла отобразить сложные последовательности действий, суммировав результаты многих наблюдений и

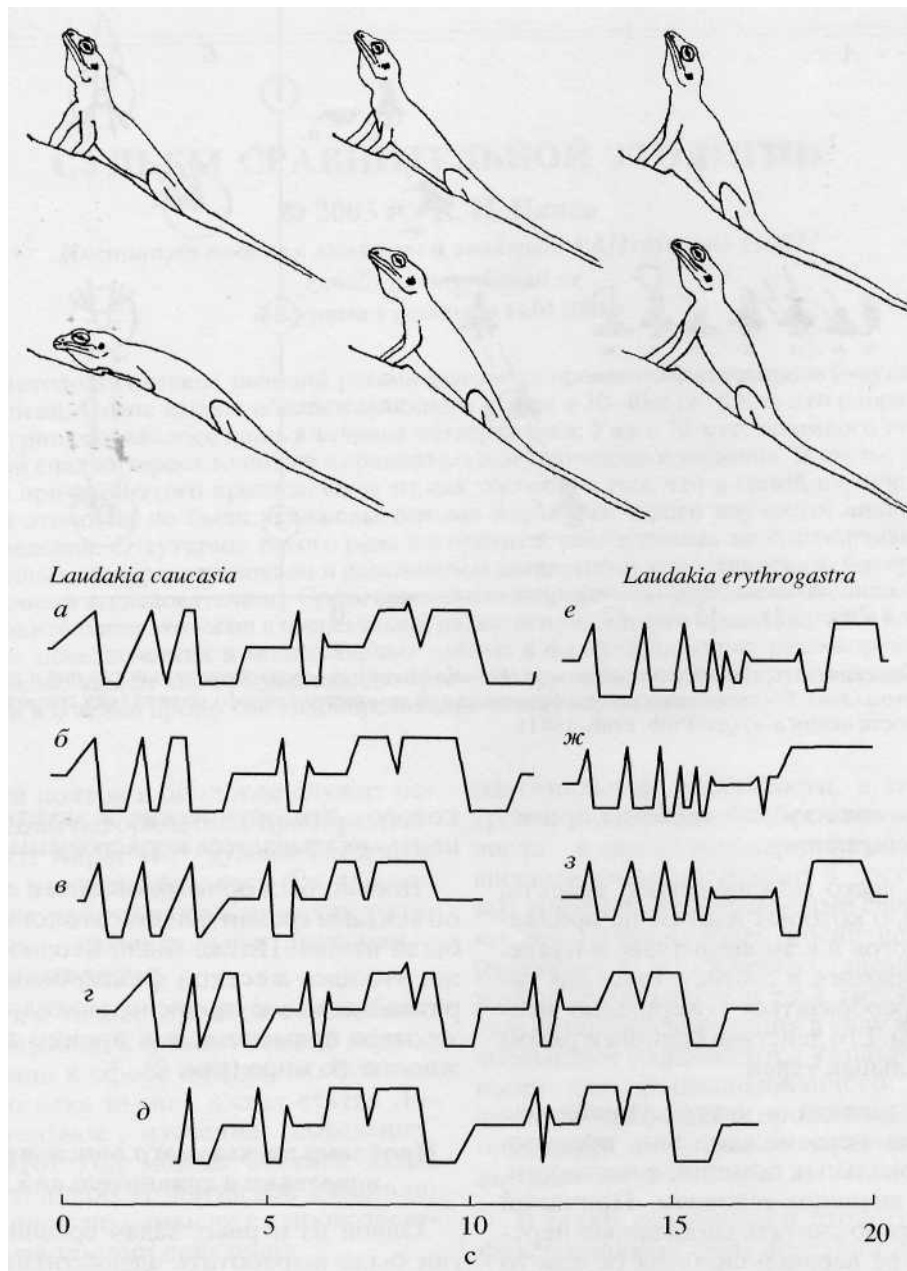


Рис. 2. Демонстрации "кивания" (push-up) у двух близких видов горных агам. Верхние 6 рисунков показывают последовательность движений при этой демонстрации у кавказской агамы (*Laudakia caucasica*): ф-д - траектории движения головы при данной демонстрации у 4 самцов того же вида; e-з - то же, у 3 самцов хорасанской агамы (*L. erythrogastra*) (из: Panov, Zykova, 1997).

синтезировав, таким образом, идеализированную картину происходящего. Часто такие рисунки делались с использованием множества фрагментов киносъемки. Это давало возможность подчеркнуть существенное, уйдя от второстепенных деталей, создающих информационный шум.

На рис. 3 приведено схематическое изображение формирования брачной пары у черноголового хохотуна (*Larus ihthyaethus*). Поскольку эти чайки гнездятся на ровных и открытых глини-

стых отмелях, ход событий позволительно отобразить на плоскости, без учета окружающей обстановки. В противоположность этому при изображении процесса формирования пары у каменки-плюсуньи (*Oenanthe isabellina*) автору пришлось учитывать такой элемент обстановки, как нора (рис. 4). Именно около нее демонстрирует самец, пытаясь привлечь самку на свою территорию.

Сложнее обстоит дело при попытке вписать поведенческий текст в трехмерное пространство,

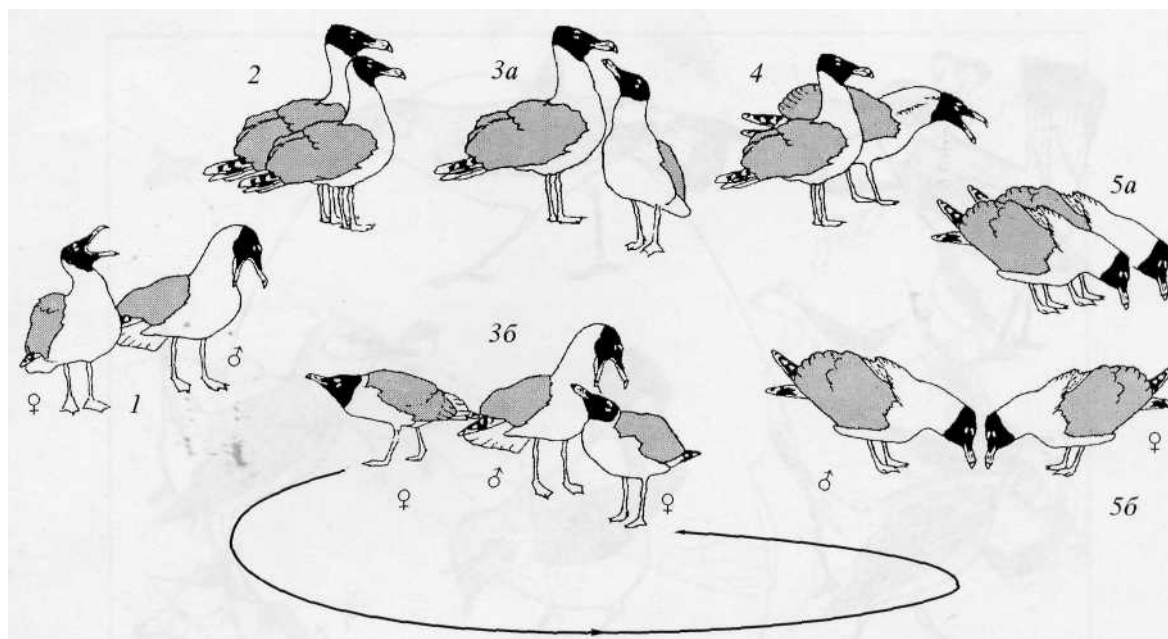


Рис. 3. Схематическое изображение формирования брачной пары у черноголового хохотуна (*Larus ihthyaethus*). Последовательностью цифр обозначена смена действий при контактах самца и самки по ходу процесса. Разными буквами в сочетании с одной и той же цифрой показаны разные варианты данного типа контактов (из: Панов, Зыкова. 2001)..

если структура последнего определяет характер взаимодействия и тем самым служит во многом его организующим началом, как это имеет место при формировании пары у черной каменки (*Oenanthe picata*) (рис. 5). Можно видеть, насколько различны сигнальные средства и способы их реализации у двух видов, традиционно относимых к одному и тому же роду. Существование подобных различий может указывать на спорность объединения видов в пределах таксона родового ранга (см. Панов, 1999).

До сих пор речь шла лишь о способах фиксации первичных данных, которые должны быть затем подвергнуты процедуре свертывания информации. Задача состоит в том, чтобы получить компактное описание, достаточно детализированное для того, чтобы сравнивать его с подобными же описаниями, полученными для других видов. В этом и состоит суть сравнительно-этологического анализа, связанного, как выясняется, с колоссальным количеством методических трудностей.

Здесь следует напомнить, что представляет собой процедура *научного описания* с точки зрения методолога. Вот что пишет по этому поводу видный отечественный философ Никитин (1970). "Описание есть переходный этап между опытом и теоретическими процедурами, в частности, объяснением. Задача описания состоит в том, чтобы отобразить данные опыта (в нашем случае - наблюдений, Е.П.) в систему знаков. Эта процедура - элементарная на первый взгляд - в гносеологическом отношении весьма сложна. Описание необхо-

димо предполагает такие познавательные действия, как мысленное расчленение (то есть *анализ*) данных опыта; отбор параметров, интересующих исследователя, и отвлечение их от других (*абстрагирование*); сопоставление отдельных элементов с соответствующими понятиями науки (*отождествление*, которое психологически выражается в *узнавании*); обозначение элементов опыта определенными терминами (*знаками*) и фиксация этих элементов с помощью знаков (*запись*)".

Всякая детализированная этограмма весьма громоздка и трудна для непосредственного восприятия, а тем более для сопоставления с другими видовыми этограммами. В первые два-три десятилетия существования сравнительной этологии этот аспект в значительной степени игнорировали. Первые публикации с попытками формализации этограмм в целях свертывания информации появились лишь на рубеже 70-х и 80-х гг. прошлого века, спустя 35 лет после пионерских работ Лоренца. Эти ростки нового подхода были отражены в пяти работах, увидевших свет почти одновременно (Golani, 1976; Панов, 1978; Schleidt, Crawley, 1980; Schleidt et al., 1984; Van Rhijn, 1981).

Простейший вариант новой методологии был предложен Шлейдтом и Кровли (Schleidt, Crawley, 1980). Они модифицировали этограмму брачного поведения кряквы (*Anas platyrhynchos*), сконструированную еще Лоренцом, отобразив ее в виде некоего двумерного графика. Для его построения автором были взяты всего лишь 2 параметра

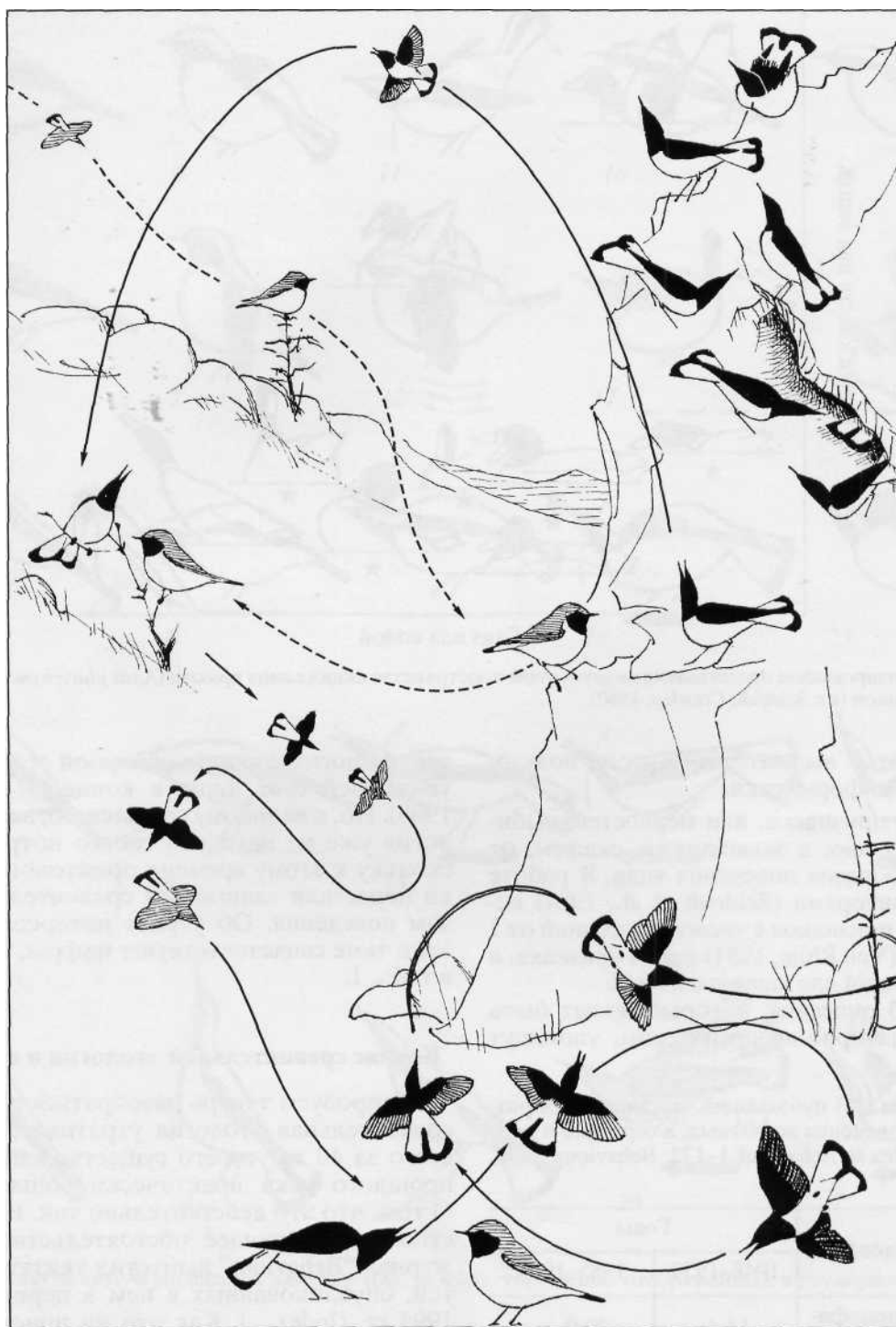


Рис. 5. Процесс формирования пары у черной каменки (*Oenanthe picata*). Самка (серое оперение верха тела) появляется на территории самца из левого верхнего угла. Самец (контрастно окрашенный) сначала демонстрирует у скальной ниши (верхний правый угол), затем сближается с самкой (в центре) и после преследования ее в воздухе совершает в воздухе брачный танец вокруг нее (справа внизу) (из: Panov, 1997).

вниз и по диагонали от верхнего левого угла к нижнему правому. Возрастание экспрессивности отражено в нумерации поз. Обозначение их номерами позволяет уйти от функциональной их ин-

терпретации, которая обычно затемняет суть дела, поскольку одна и та же поза может использоваться в самых разных контекстах и типах взаимодействий. В этом смысле сигнальный код у

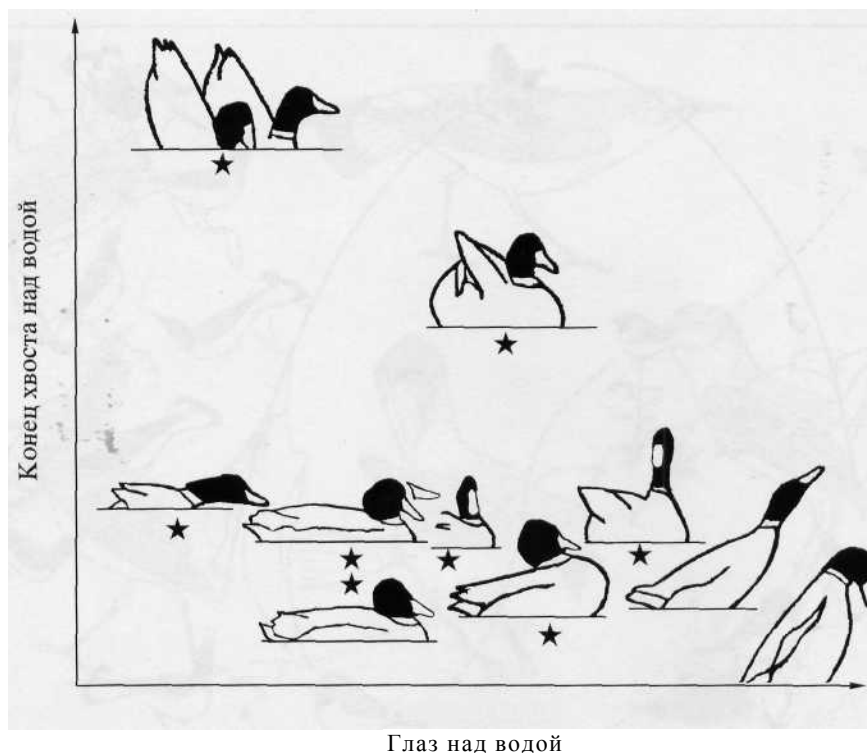


Рис. 6. Схематизированное представление в двумерном пространстве действий самца кряквы (*Anas platyrhynchos*) при ухаживании за самкой (из:Schleidt, Crawley, 1980).

птиц оказывается *вырожденным*, если пользоваться языком информатики.

Количество признаков, или мерностей, выбирается произвольно, в зависимости, скажем, от степени разнообразия поведения вида. В работе Шлейдта с соавторами (Schleidt et al., 1984) использованы 16 признаков с числом состояний от 1 до 4. Ван Рийн (Van Rhijn, 1981) взял 4 признака, и от 3 до 5 состояний для каждого из них.

Этот способ описания, который может быть назван комбинаторно-иерархическим, упомянут

среди многих прочих в обзорной статье Миллера, увидевшей свет лишь в конце 80-х гг. (Miller, 1988). Но, к великому сожалению, вся эта методология уже не находила своего потребителя, поскольку к этому времени орнитологи практически перестали заниматься сравнительным анализом поведения. Об утрате интереса зоологов к этой теме свидетельствуют цифры, приведенные в табл. 1.

Кризис сравнительной этологии и его причины

Попробуем теперь разобраться в том, почему сравнительная этология утратила свои позиции всего за 40 лет своего существования и к концу прошлого века практически сошла со сцены. О том, что это действительно так, говорит, в частности, следующее обстоятельство. В 1996 г. журнал "Behaviour" выпустил указатель всех статей, опубликованных в нем в период с 1948 по 1995 гг. (Index...). Как это ни прискорбно, но в предметном указателе к этому библиографическому справочнику вообще отсутствует понятие *сравнительный подход*.

Было бы интересно узнать, в чем причина столь быстрого угасания интересующей нас дисциплины. Этот вопрос подробно обсуждается в работе, опубликованной мною ранее (Panov, 1997). Здесь я остановлюсь на нем лишь кратко и конспективно. Из множества причин, которые привели к нынешнему положению вещей, я приведу

Таблица 1. Доля (%) публикаций, посвященных разным аспектам поведения животных, в середине и конце XX в. (по: Index to Behaviour 1-132: Behaviour, 1996. Suppl. to V. 133)

Тематика исследований	Годы	
	1948-1959	1985-1995
Описание видоспецифического поведения	14.4	20.9
Исследования сравнительного плана	19.2	5.6
Социальное поведение	6.8	20.9
Социобиология	-	9.4
Биоакустика	3.4	18.8
Прочие	56.2	24.3
Общее количество публикаций	146(100%)	573 (100%)

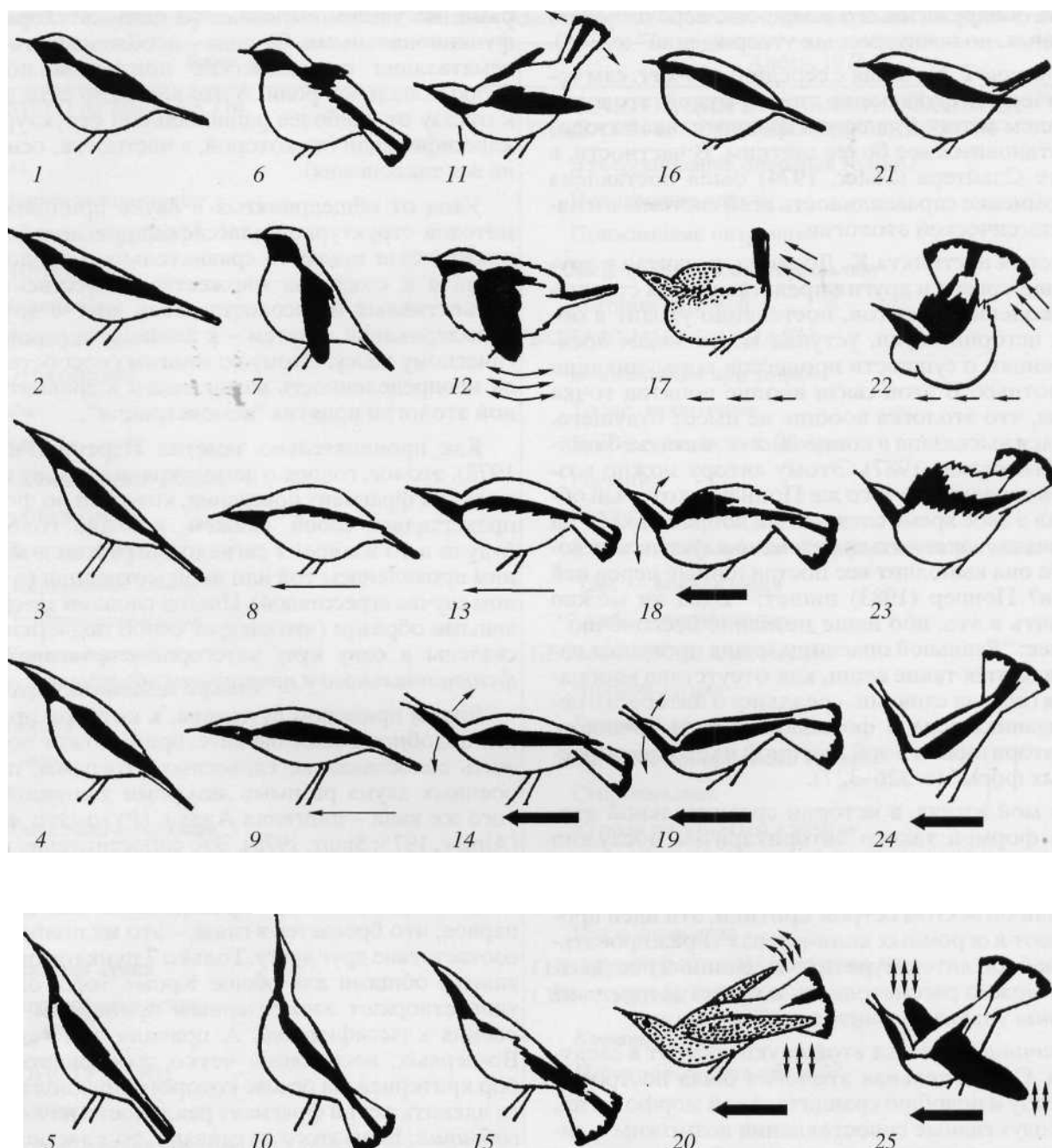


Рис. 7. Континуум поз черношейной каменки (*Oenanthe finschii*), упрощенно отображенный в двумерном пространстве (из: Панов, 1999).

лишь четыре, которые представляются мне наиболее существенными.

Причина 1. Утрата интереса к деятельности, которая не сулит впереди ничего нового. Дело в том, что первоначальный вариант сравнительно-этологической программы уже к концу 50-х гг. выродился в некий набор трюизмов. Концепция была построена таким образом, что результат деятель-

ности не предвещал ничего, кроме очередной иллюстрации всем хорошо известных положений.

Известный философ и историк науки Карл Поппер писал о такой ситуации следующее: "Мы хотим большего, чем просто истины. Мы ищем интересную истину, которую нелегко получить, (с. 347) ... негативисты (такие как я) несомненно предпочтут попытку решить интересную проблему с помощью смелого предположения, даже если

вскоре обнаружится его ложность, перечислению истинных, но неинтересных утверждений" (с. 348).

Причина 2. Начиная с середины 60-х гг. сам теоретический фундамент классической этологии (детищем которой является сравнительная этология) становится все более шатким. В частности, в работе Слейтера (Slater, 1974) была поставлена под сомнение справедливость всей системы взглядов классической этологии.

Теория инстинкта К. Лоренца, развитая в трудах Тинбергена и других представителей старшего поколения этологов, постепенно уходит в область истории науки, уступая место иным представлениям о сущности процессов коммуникации у животных. В этой связи вполне понятна точка зрения, что этология вообще не имеет будущего. Эта идея высказана в конце 80-х гг. в статье Томпсона (Thompson, 1987). Этому автору можно возразить словами все того же Поппера, который обсуждал в свое время следующий вопрос: может ли в принципе закончиться развитие науки в силу того, что она выполнит все поставленные перед ней задачи? Поппер (1983) пишет: "Едва ли можно поверить в это, ибо наше незнание бесконечно". И далее: "Реальной опасностью для прогресса науки являются такие вещи, как отсутствие воображения (иными словами - реального интереса), неоправданная вера в формализацию и точность, или авторитаризм в той или иной из его многочисленных форм" (с. 326-327).

На мой взгляд, в истории сравнительной этологии формой такого авторитаризма послужил научный авторитет Нобелевских лауреатов (Лоренца и Тинбергена). Хотя их концепции уже давно стали объектом острой критики, эти идеи продолжают в огромных количествах тиражироваться в учебной литературе по поведению животных. И это можно рассматривать в качестве *третьей причины* упадка сравнительной этологии.

Причина 4 кризиса этой науки состоит в следующем. Сравнительная этология была построена по образу и подобию сравнительной морфологии, где продуктивные сопоставления возможны в силу того, что *a priori* известен общий принцип строения систем, подлежащих структурным и эволюционным сопоставлениям. Важнейшая категория *гомологии* имеет здесь дело с общностью структур, а не функций. Крыло летучей мыши и плавник дельфина характеризуются единым планом расположения структурных элементов (костей) друг относительно друга.

В сравнительной этологии, напротив, вся система взглядов предполагала приоритет функционального подхода. Логика здесь такова: задача дисциплины - расшифровка эволюционного происхождения коммуникативных сигналов, именно демонстраций. Будучи средствами коммуникации, они по определению должны быть структу-

рами, несущими *значение*, то есть категориями функциональными. Отсюда - необходимость систематизации поведенческих признаков по их функциональной роли. А это ведет, по сути дела, к отказу от наиболее рациональной структурной классификации (на которой, в частности, основана вся таксономия).

Уход от общепринятых в науке принципов и методов структурной классификации неизбежно должен был привести сравнительную этологию сначала к созданию множества искусственных, субъективных и несопоставимых друг с другом классификаций, а затем - к полному терминологическому хаосу. Этому во многом способствовала неопределенность важнейшего в сравнительной этологии понятия "демонстрация".

Как проницательно заметил Партон (Purton, 1978), этолог, говоря о демонстрации, имеет в виду некий фрагмент поведения, который по форме представляет собой, скажем, кивание головой, будучи в то же время сигналом агрессии и внешним проявлением той или иной мотивации (в данном случае агрессивной). Иными словами здесь неявным образом (что следует особо подчеркнуть) свалены в одну кучу категории *структурного, функционального и причинного объяснений*.

Ярким примером путаницы, к которой приводит подобное смешение категорий, может послужить сопоставление словесных этограмм, построенных двумя разными авторами для одного и того же вида - пингвина Адели, (*Pygoscelis adeli*) (Ainley, 1975; Spurr, 1975). Это сопоставление приведено в табл. 2.

Если приглядеться к приведенным описаниям, первое, что бросается в глаза - это их полное несоответствие друг другу. Только 7 пунктов оказываются общими для обоих. Кроме того, они не удовлетворяют элементарным принципам построения классификаций. А правила эти таковы. Во-первых, необходимо четко оговаривать выбор критериев, на основе которого предполагается членить некий фрагмент реальности на *классы событий*. Если этого не сделано, то классификацию уже нельзя рассматривать как принадлежащую коллективному знанию. На втором этапе построения классификации из заданного набора критериев путем их комбинирования следует построить *конечное число диагнозов*. Их полный набор описывает универсальное пространство возможностей. Далее отбираем те из комбинаций, которым соответствуют реально существующие классы (те, что уже известны нам). Пустые клетки, отвечающие мыслимым (не обнаруженным) классам событий, приходится оставить без внимания. Для простоты оперирования с классификацией группируем значимые комбинации в более крупные классы и получаем комбинаторно-иерархическую классификацию. Вся описан-

Таблица 2. Описание сигнального поведения пингвина Адели (*Pygoscelis adeliae*) двумя разными исследователями

Spurr, 1975	Ainley, 1975
ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ АКТЫ	СИГНАЛИЗАЦИЯ КРЫЛЬЯМИ, ГОЛОВОЙ, ГЛАЗАМИ И СОСТОЯНИЕМ ОПЕРЕНИЯ
Отдых	Взъерошивание оперения головы
Комфортное поведение	Поднимание хохла
Чистка оперения	Прижимание оперения
Потягивание	Медленные хлопки крыльями
Зевание	Мотание головой
Почесывание	ВОКАЛЬНЫЕ СИГНАЛЫ
Отряхивание	Вокализация при ходьбе
Ходьба	То же, зачаточная
Ходьба	Возбужденная вокализация
Расслабленная ходьба	Рычание
Постройка гнезда	Вокализация при атаке
Поиски камней	Клюв к сгибу крыла ⁴ и прерывистое рычание
Поднимание камня	"Сак" - вокализация
Перенесение камня	"Аагк" - вокализация
<i>Копание ямки</i> ¹	БЕЗМОЛВНЫЕ СИГНАЛЫ
<i>Перекладывание камней</i> ²	Прямой взгляд
Копуляция	<i>Боковой взгляд</i> ⁵
Садка	<i>Взгляд с поворотами головы</i> ⁶
Коитус	Сгорбливание
Движения крыльями	Угроза раскрытым клювом
Насиживание	<i>Атака</i> ³
Уход пригнувшись	<i>Поклоны</i> ⁷
Атака ³	Наклонная поза
Простая атака	ГНЕЗДОСТРОЕНИЕ И СИГНАЛЫ, СВЯЗАННЫЕ С НИМ
Интенсивная атака	<i>Копание ямки</i> ¹
Погоня	<i>Перекладывание камней</i> ²
ДЕМОНСТРАЦИИ	
Угрожающие	
Прицеливание раскрытым клювом	
Нападение	
<i>Клюв к сгибу крыла</i> ⁴	
<i>Боковой взгляд</i> ⁵	
<i>Взгляд с поворотами головы</i> ⁶	
Половые	
Поза экстаза	
<i>Поклоны</i> ⁷	
Шумные	
Безмолвные взаимные	

Примечание: категории, общие для обоих описаний, выделены полужирным курсивом и обозначены одинаковыми индексами.

ная процедура, если она выполнена грамотно, позволяет избежать *перекрывания классов*, которое представляет собой один из наиболее опасных дефектов классификации.

Что касается интересующих нас этограмм пингуина Адели, то здесь все классы самого высокого уровня выделены на разных основаниях, с использованием разных критериев. Это ведет к широкому перекрыванию категорий, так что одни из них оказываются попросту составной частью других. Другой неустранимый дефект обоих описаний-классификаций - несопоставимость категорий, относимых к одному иерархическому уровню, по степени их структурной сложности. Например, к категории "элементарных актов" в работе Спарра (Spurr, 1975) отнесены оглядывание (действительно элементарный акт), гнездостроение (сложнейший ансамбль поведения) и копуляция (многоступенчатое взаимодействие двух особей).

Этот пример показывает, насколько логический произвол в описании поведения вредит тем задачам, которые ставит перед собой наука сравнительного характера. Хотя требование абсолютной стандартизации описаний практически невыполнимо, нет сомнений в том, что процедура продуктивного описания должна удовлетворять единым логическим законам категоризации и классификации явлений.

Роль сравнительной этологии в эволюционных исследованиях

Можно задать вопрос, а нужна ли вообще сравнительная этология нашим знаниям о мире животных и о ходе органической эволюции? Может быть, изучение сигнального поведения служит не более чем удовлетворению любопытства немногих чудаковатых натуралистов? Думаю, что нет.

Прежде всего, коль скоро явление существует в реальности, мы просто обязаны отразить его в описаниях наравне с другими сторонами биологии животных. Кроме того, поразительное разнообразие форм сигнального поведения заслуживает своего объяснения - наряду с такими явлениями, как многообразие форм и красок, которое во многом остается загадочным.

Далее, сравнительная этология имеет бесспорную практическую пользу в таксономии, важность которой едва ли кто-нибудь решится отрицать, ибо таксономия создает основу филогенетики.

Ниже будут приведены лишь три примера исследований последних лет, подтверждающих полезность сравнительной этологии для филогенетических реконструкций.

В попытке использовать этологические данные для реконструкции филогенетических связей

в семействе Macropodidae (отряд Сумчатые) Ганслоссер (Ganslosser, 1992) исходил из представлений о так называемой ритуализации. Согласно этой концепции, впервые выдвинутой Тинбергеном (Tinbergen, 1952), коммуникативные сигналы животных возникают в процессе эволюции из повседневных форм поведения. По аналогии с ритуалами в человеческом обществе была предложена идея, что в ходе процесса ритуализации материальное воздействие на партнера по коммуникации постепенно уступает место имитации такого воздействия, которая приобретает характер знака. Например, вместо удара - символическое замахивание.

На рис. 8 показаны три таких гипотетических ряда у кенгуру. Например, у одного вида самец во время полового взаимодействия кусает самку в шею; у другого - потирается щекой об ее шею; у третьего вида самец в тех же ситуациях просто касается щекой шеи самки. Аналогичным образом интерпретируются два других морфологических ряда, изображенные на том же рисунке. С использованием такого рода данных удалось модифицировать кладограмму семейства, построенную ранее на данных сравнительного молекулярного анализа белков.

Аналогичное исследование, в котором были параллельно использованы молекулярные и этологические данные, было проведено на 9 видах тритонов рода *Triturus* (Arntzen, Sparreboom, 1989). Рис. 9, взятый из этой работы, демонстрирует удивительное единообразие этограмм. В предельном случае схемы поведения практически одинаковы у трех видов (*T. vulgaris*, *T. helveticus*, *T. montandoni*). У двух других видов (*T. cristatus*, *T. marmoratus*) они различаются отсутствием лишь одного акта у *T. cristatus*.

Результаты проведенных сопоставлений обобщены в табл. 3. В качестве внешней группы были взяты виды тритонов, относящиеся к 3 другим родам. Можно видеть, что из 16 признаков только 5 унаследованы представителями всех четырех родов от некоего общего предка, причем 4 из этих пяти признаков относятся к заключительной фазе передачи сперматофора от самца к самке. По терминологии кладизма эти 5 признаков относятся к категории плезиоморфных признаков. Прочие 11 признаков представляют собой эволюционные новации - то есть апоморфии.

На основе полученных данных была построена кладограмма, во многом похожая на ту, что основывается на молекулярных исследованиях (сравни позиции *a* и *b* на рис. 10). При использовании обоих рядов первичных данных (поведенческих и молекулярных) для построения обобщенной кладограммы, мы получаем конструкцию, изображенную на рис. 11 (*a* и *b*). Важный момент состоит в том, что изменения поведенческих репертуаров видов могут касаться как появления

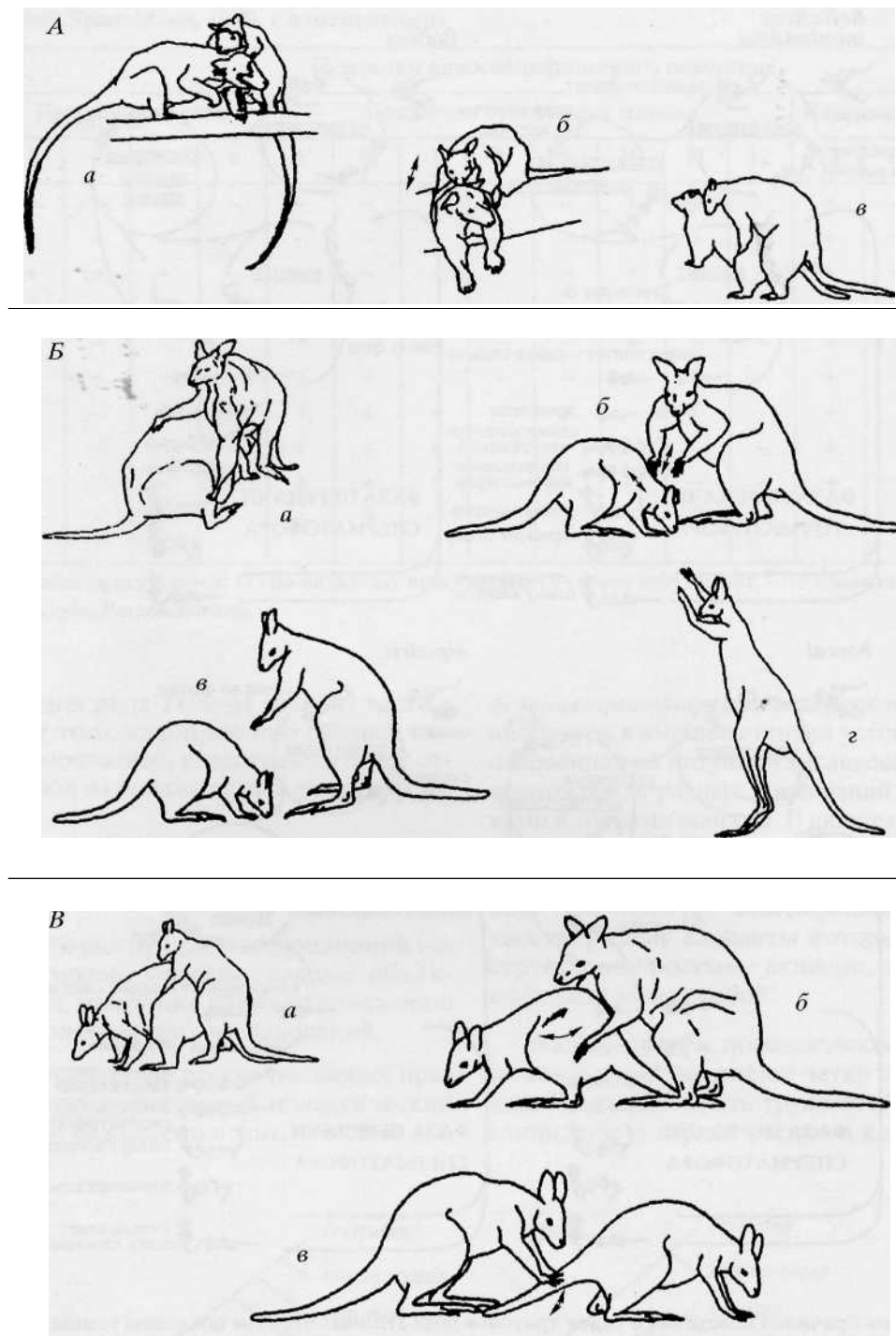


Рис. 8. Три "морфологических" ряда ритуализации повседневных форм поведения у кенгуру родов *Dendrolagus*, *Petrogale*, *Setonix*, *Macropus* и др.: *A* - кусание партнера в шею (*а*), потирание щекой о шею партнера (*б*), прикосновение щекой к шее партнера (*в*); *Б* - самец придавливает самку грудью (*а*), самец похлопывает самку передними лапами (*б*), самец наклоняется над самкой (*в*), самец в вертикальной стойке перед самкой (*г*); *В* - захват партнера сзади (*а*), похлопывание партнера по крупу (*б*), схватывание партнера за хвост (*в*) (из: Ganslosser, 1992).

новых признаков, так и исчезновения существовавших ранее. Так, плезиоморфные признаки *10* и *16* исчезают на разных стадиях дивергентной

эволюции верхней клады, а признак *11* утрачивается в ветви, ведущей к виду *T. boscai* (рис. 11а). Важно также подчеркнуть, что согласно предла-

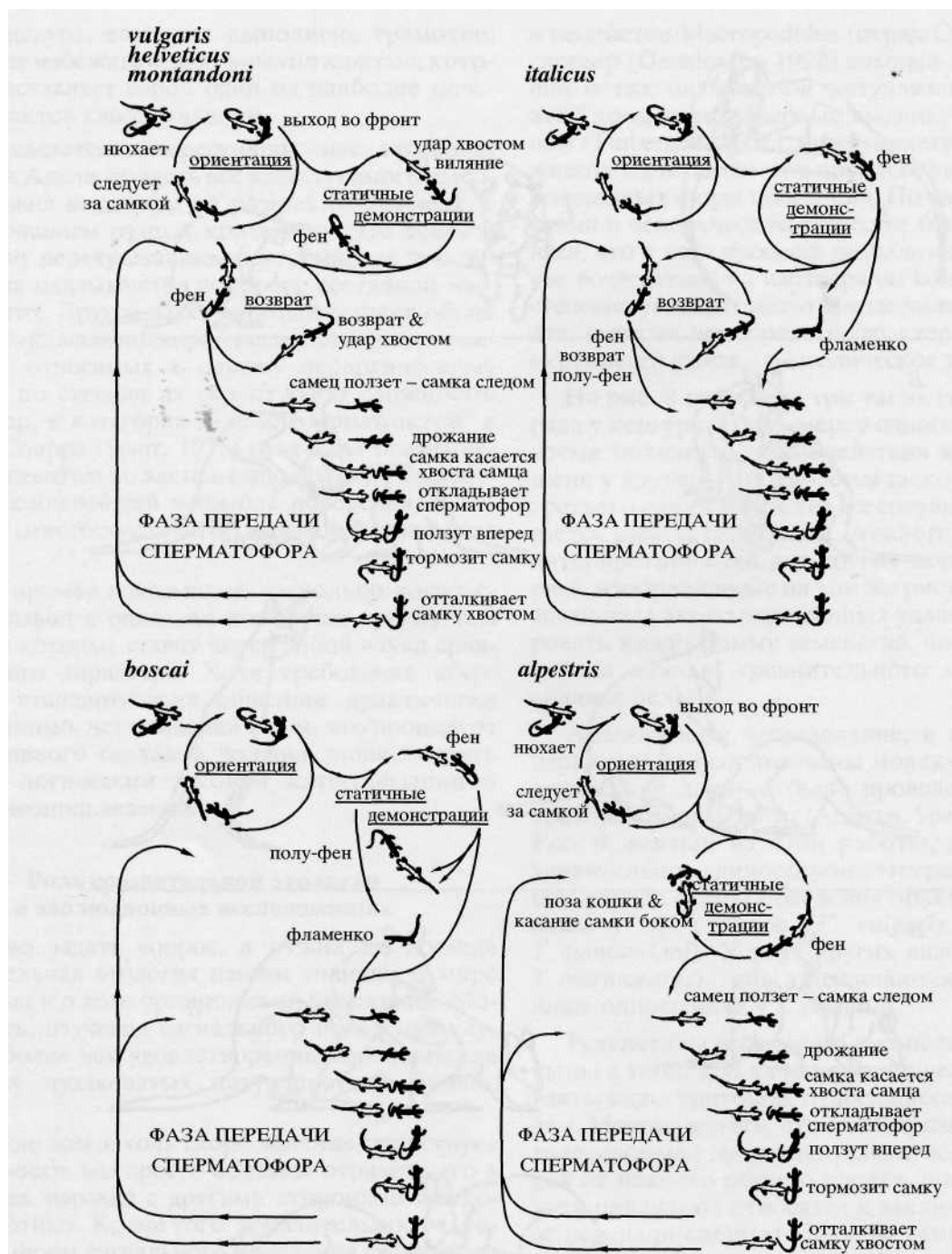


Рис. 9. Этограммы брачного поведения 6 видов тритонов рода *Triturus*. Черным показаны самцы, белым - самки (из: Antzen, Sparreboom, 1989).

гаемой реконструкции, признак 3 появляется независимо на ранних этапах дивергенции кластеров *cristatus-marmoratus-vittatus* и *helveticus-vulgaris-montandoni*.

В приведенных кладограммах авторы цитируемого исследования проводят различие между гомологией и гомоплазией. Говоря о гомологии, мы имеем в виду единство происхождения того или

иного фрагмента поведения. Термин гомоплазия означает единство формы при том условии, что единство происхождения проблематично.

Поскольку категория гомоплазии указывает на отсутствие определенности в наших суждениях, при филогенетических реконструкциях возможны альтернативы. Такое положение вещей отражено в двух других кладограммах, построен-

Таблица 3. Представленность стереотипных акций (признаки 1-16) в брачном поведении 9 видов тритонов род *Triturus* (по: Arntzen, Sparreboom, 1989, с изменениями)

Виды	Признаки видоспецифического поведения															
	Движения хвоста				Движения туловища и головы								Передача сперматофора			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>montandony</i>	+	(+)	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	+
<i>helveticus</i>	+	(+)	+	—	—	-	-	-	—	+	+		+	+	+	+
<i>italicus</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>boscai</i>	+	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	+	+	+	+	+
<i>alpestris</i>	+	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+
<i>vittatus</i>	-	—?	+	-	+	+	-	+	+	-	-	-	+	+	+	+
<i>cristatus</i>	-	—?	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>marmoratus</i>	-	—?	+	—	+	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	+
Внешняя группа*	+	-	-		-	-	-	-	—	-		-	+	+	+	-

Обозначения: + признак присутствует; (+) по-видимому присутствует; ? скорее отсутствует; - определенно отсутствует. *

Роды *Cynops*, *Neurergus*, *Paramesotriton*.

ных для пяти видов рода *Triturus* (рис. 11, в и г). В зависимости от того, какой именно признак может оказаться гомоплазией, кладограмма будет отвечать той или иной из предлагаемых альтернатив.

О некоторых методических трудностях сравнительно-этологического подхода

На примере реконструкций эволюционной истории тритонов можно уяснить главные объективные трудности, присущие всему направлению сравнительно-этологических исследований.

Прежде всего далеко не всегда очевидно, присутствует или отсутствует некий поведенческий признак у данного вида. Дело в том, что само

деление признаков в поведенческом континууме - процедура в высшей степени условная, во многом основанная на интуиции исследователя. В табл. 2 возможность разных толкований показана скобками и знаками вопроса. В данном случае (т.е. при сравнительном анализе брачного поведения разных видов тритонов) проблема чаще всего возникает при попытке классифицировать движения хвоста, разные варианты которых оказываются структурно простыми акциями, зачастую весьма сходными между собой.

Вообще говоря, поведенческие признаки (движения и позы) не имеют четко очерченных границ. Чтобы избежать трудностей в их оконтуривании, еще в период расцвета классической это-

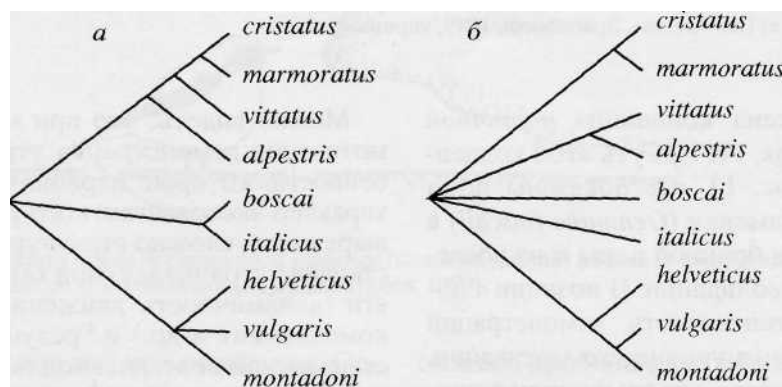


Рис. 10. Гипотетические схемы филогенетических отношений 9 видов тритонов (род *Triturus*), построенные на сравнительно-этологических данных (а) и на основе анализа электрофореза белков (б) (из: Arntzen, Sparreboom, 1989).

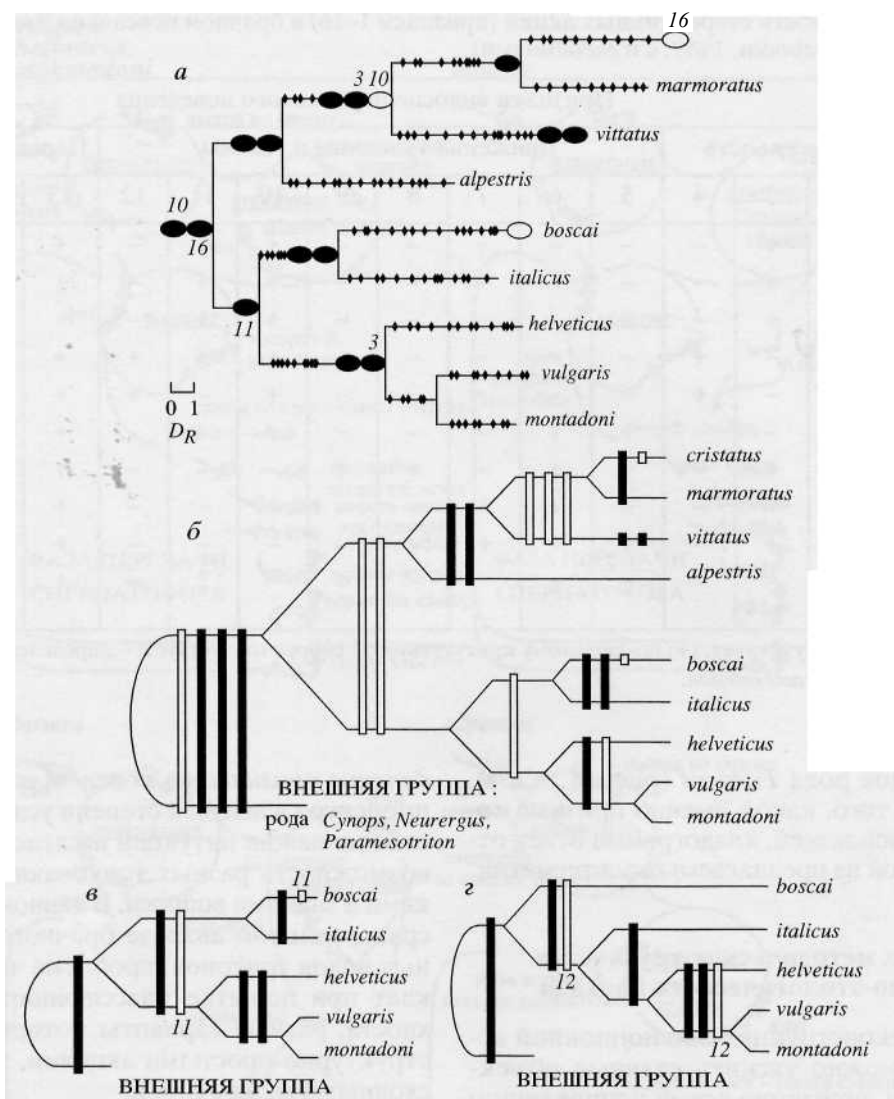


Рис. 11. Кладогаммы рода *Triturus*, при построении которых совмещены биохимические и поведенческие данные: *a* - реконструированная биохимическая эволюция (преобразования молекулярных структур, соотнесенные с генетической дистанцией D_R показаны насечками на ветвях кладогаммы) синхронизирована с изменениями в брачном поведении видов. Черные эллипсы обозначают появление той или иной акции в поведенческом репертуаре, белые эллипсы - исчезновение конкретных акций. Цифровые обозначения эллипсов соответствуют номерам поведенческих признаков в табл. 3; *б* - та же схема, где черными поперечными линиями показаны синапоморфии, а белыми - признаки, расцениваемые в качестве гомоплазий. В зависимости от того, какую именно акцию считать гомоплазией (ей могут быть поведенческие признаки 11 либо 12), меняется гипотетическая схема филогении в нижней ветви кладогаммы (позиции *в* и *г*) (из: Amtzen, Sparreboom, 1989, упрощенно).

логии была предложена концепция *типичной интенсивности* (Mogris, 1957). Суть этой концепции иллюстрирует рис. 12, где показаны позы самца черношейной каменки (*Oenanthe finschii*) в момент формирования брачной пары и на последующих этапах ее консолидации. В позиции *a* показана типичная интенсивность демонстраций самца при максимальном уровне его мотивации. В последующие дни в связи с привыканием к присутствию самки экспрессивность демонстраций самца прогрессивно снижается (позиции *б* и *в*).

Можно видеть, что при минимальном уровне мотивации демонстрация утрачивает все те особенности, которые первоначально придавали ей характер экстравагантного ритуала. Фигурально выражаясь, сложно структурированная акция постепенно утрачивает свои характерные особенности (динамичность движений, акустический аккомпанемент и др.) и "редуцируется" в итоге до стандартной повседневной позы. Когда наблюдатель изо дня в день контролирует развитие событий, у него не возникает сомнения в том, что все три варианта действия самца, изображенных на

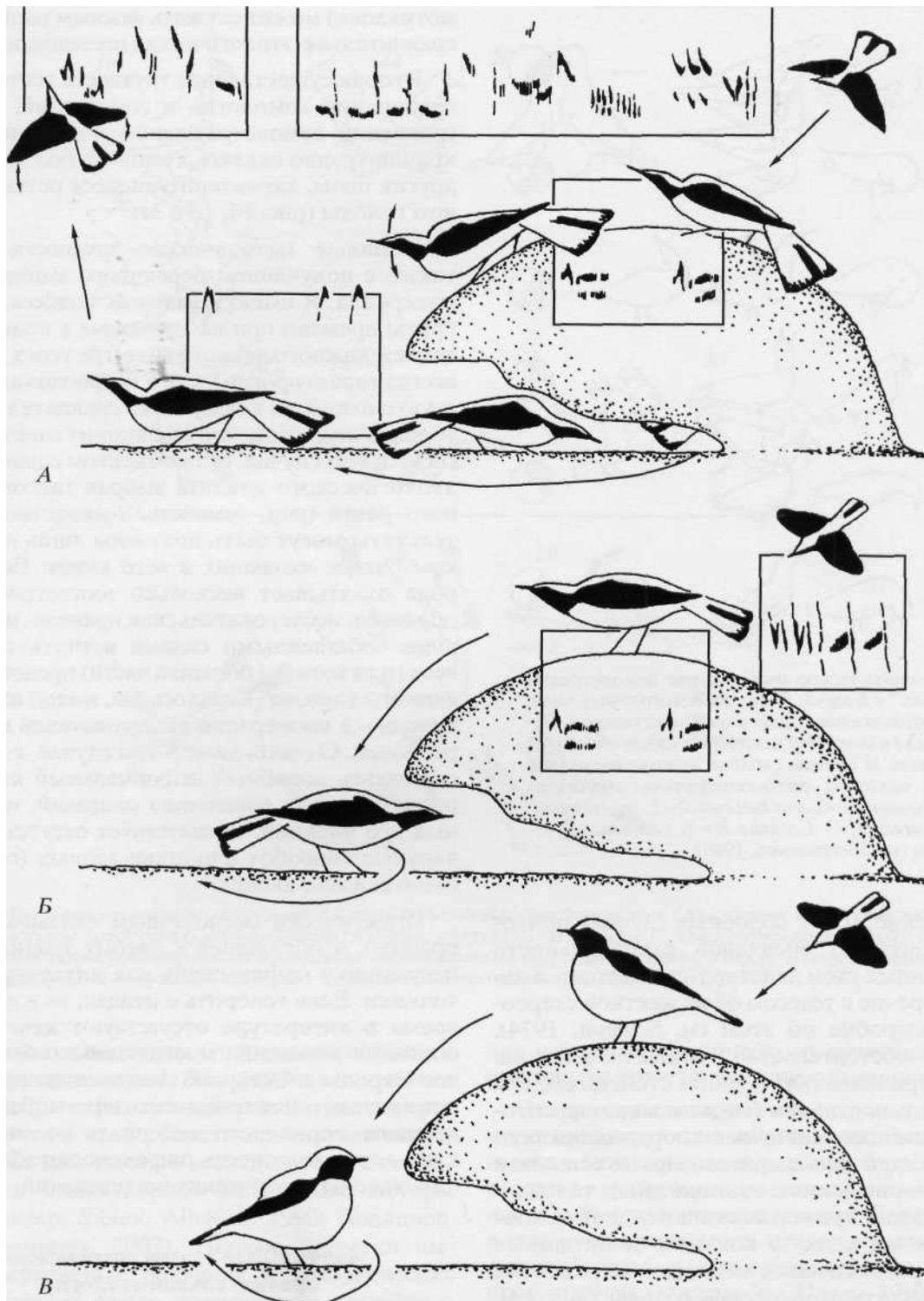


Рис. 12. Позы и вокализация самца черношейной каменки (*Oenanthe finschii*) в момент формирования брачной пары (А) и на последующих этапах ее консолидации (Б, В) (из: Панов, 1999).

рис. 12, - это "один и тот же" тип поведения. Однако при попытке создать формализованный каталог репертуара данного вида птиц возникают очевидные трудности. Все зависит от того, на-

сколько дробной классификации склонен придерживаться исследователь и, соответственно, сколько поведенческих "признаков" он усмотрит в данной этограмме.

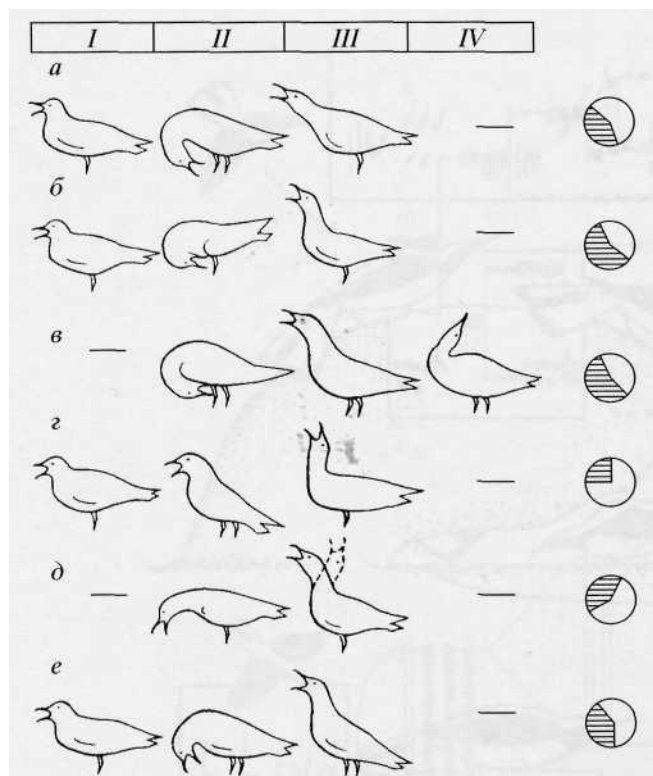


Рис. 13. Схематическое изображение демонстраций "долгий крик" у 6 видов больших белоголовых чаек. I-IV - последовательность фаз движений головы. Отсутствие фаз I и (или) IV у некоторых видов обозначено прочерком. В правом столбце заштрихованными секторами показана видоспецифичная амплитуда движения головы. а-*Larus belcheri*, б-*L. crassirostris*, в - *L. delavarensis*, г - *L. canis*, д - *L. californicus*, е - *L. argentatus* (из: Литвиненко, 1980).

Существенно, что в подобных случаях приходится говорить об очевидной вариабельности "фиксированных схем действий", что входит в явное противоречие с тезисом об их жесткой стереотипности (подробно об этом см. Schleidt, 1974). Указанное обстоятельство создает большие сложности при попытках оценить степень сходства-различий в поведении близких видов, у которых гомологичные моторные координации подчиняются общей схеме, различаясь в основном степенью интенсивности тех или иных телодвижений. Хороший пример сказанному дает демонстрация "долгий крик" у больших белоголовых чаек, у которых основные межвидовые различия касаются амплитуды движений головы (рис. 13). То, что у одного вида мы считаем демонстрацией максимальной ("типичной") интенсивности, у другого может в норме соответствовать умеренному или даже низкому уровню мотивации. Иными словами, различия здесь носят не столько качественный, сколько количественный характер. Важно заметить, что сама степень вариабельности телодвижений (в границах между типичной интен-

сивностью и "слабыми" вариантами при низкой мотивации) может служить важным параметром в сравнительно-этологических исследованиях.

Вторая существенная трудность состоит в разграничении гомологии и гомоплазий. Так, при сравнении демонстративного поведения чаек и крачек трудно сказать, гомологичны ли у тех и у других позы, характеризующиеся резким наклоном головы (рис. 14, 1б и 3а).

Немалые методические трудности связаны также с получением первичного эмпирического материала. Я имею в виду как колоссальные затраты времени при наблюдениях в поле за поведением каждого данного вида (где успех далеко не всегда гарантирован), так 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.

Актуальные задачи современной сравнительной этологии

Существование названных трудностей отнюдь не дает нам права отказаться от сравнительно-этологических исследований. Следует назвать несколько актуальных задач, к решению которых этологи еще только подходят.

Одна из них состоит, на мой взгляд, в том, чтобы реконструировать поведенческие архетипы надвидовых таксонов (ранга рода и выше). Этот

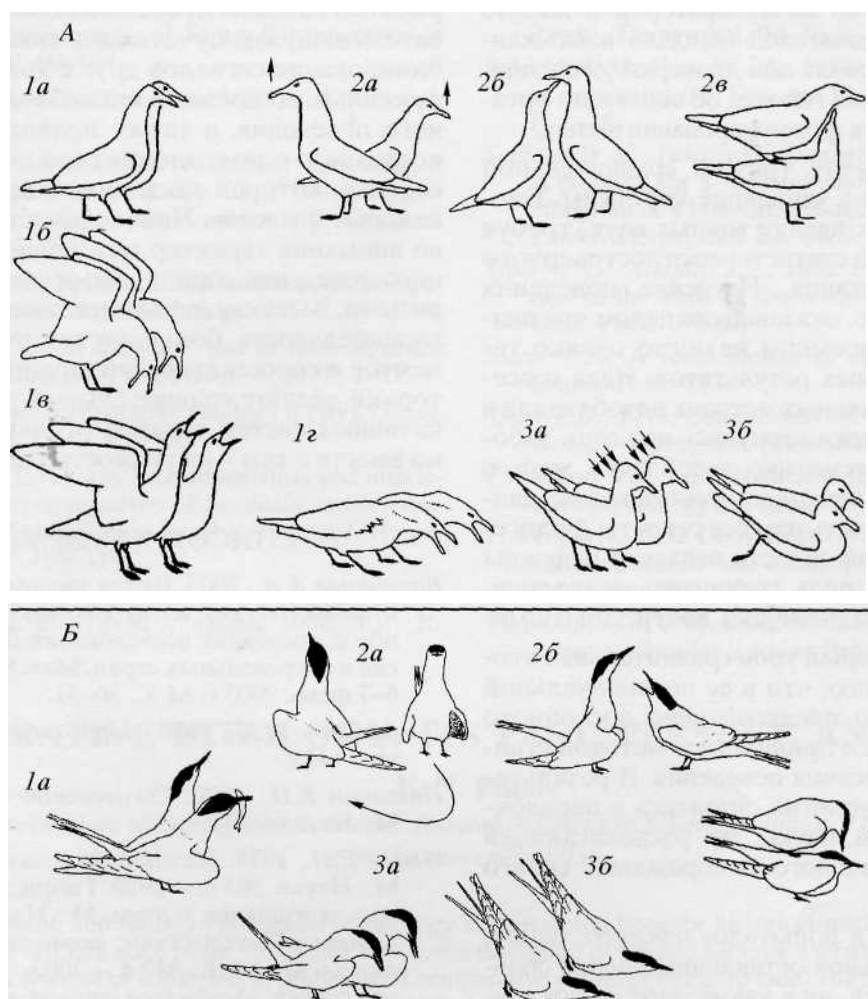


Рис. 14. Моторика сигнального поведения в близкородственных семействах чаек (А) и крачек (Б). В качестве модельных видов взяты хохотунья (*Larus cachinnans*) и речная крачка (*Sterna hirundo*). Последовательностью цифр и букв показана смена акций, доминирующих в контактах самца и самки по ходу репродуктивного цикла. В обеих позициях (А и Б) верхний ряд ведет к копуляции, нижний - к гнездостроению (из: Панов, Зыкова, 2002).

подход позволит зоологам усилить свои позиции в сфере макросистематики. Последняя в настоящее время подвергается сильнейшим потрясениям в силу того, что в этой области инициатива оказалась в руках кабинетных исследователей, опирающихся на молекулярно-генетические методы (см., например, Sibley, Alhquist, 1990; Павлинов, 2003; Банникова, 2003). Первые попытки выявить дивергентные различия в этологических характеристиках близкородственных семейств у птиц предприняты в недавних работах автора (Панов, Зыкова, 2001; Панов, 2003).

В связи с этим в систематике таксонов выше видового особенно актуальным становится использование сравнительного этологического подхода. Его ближайшая цель - эксплицитное формулирование, которое можно рассматривать как описа-

ние некоего поведенческого архетипа, характеризующего тот или иной таксон данного ранга.

Вторая важная задача - исследование этологических изолирующих механизмов. Сходство в поведении близкородственных видов предполагает, согласно существующим воззрениям, возможность гибридизации между ними. Задача состоит в том, чтобы установить пределы различий, которые необходимы и достаточны для поддержания репродуктивной изоляции (см. Панов, 1989: 324-325).

В момент появления сравнительной этологии на научной сцене ей предсказывали большое и перспективное будущее. Внутренний мир животных, формы выражения ими эмоций, экстравагантные способы их взаимодействий друг с другом - все это предстало перед зоологами в новом и неожиданном свете. Изучение поведения живот-

ных было перенесено из лабораторий в живую природу, где исследователей ожидало неслыханное богатство материала для проверки уже существовавших в то время гипотез об эволюции органического мира и для формулирования новых.

К сожалению, этот триумф сравнительной этологии оказался на удивление коротким. Биология устремилась к идеалу точных наук, требуя от своих служителей статистически достоверного количественного знания. Изучение поведения животных в природе, оказавшееся делом чрезвычайно тонким и трудоемким, не могло, однако, гарантировать подобных результатов. Идея о всемогущести экспериментальных методик возобладавала в умах, и многие этологи вернулись под сень лабораторий. В биосистематике возобладали мифы о том, что только молекулярно-генетические данные способны раскрыть нам все секреты филогении. Так что и в этой области недавние надежды на познавательную роль сравнительно-этологических исследований оказались почти забытыми.

Но наиболее сильный урон сравнительная этология понесла от того, что в ее первоначальной программе не было предусмотрено достойного места для разработки принципов и методов стандартизованного описания поведения. В результате сравнительная этология оказалась в парадоксальном положении науки, не располагающей правилами рационального отображения своего объекта.

Между тем, как я попытался показать выше, задачи, первоначально поставленные перед сравнительной этологией, ни в какой мере не потеряли своей актуальности. Наряду с ними появились и новые задачи. Остается только надеяться, что эта отрасль знания еще вернется к жизни, поскольку ее роль в понимании закономерностей эволюции трудно переоценить.

Развернутая программа реанимации сравнительной этологии изложена мной в другой работе (Panov, 1997). Успех этой программы требует отказа от первоначального атомистического подхода к сравниваемым структурам. Сопоставлению подлежат не отдельные их элементы, взятые в качестве неких самодовлеющих сущностей, изолированных друг от друга (моторные координации типа поз, полимодальные демонстрации, звуковые сигналы), а целостные системные образования, именуемые мной коммуникативными системами. Последние следует рассматривать не в статике (в виде неких перечней оптических и акустических сигналов), но в динамике их функционирования в реальном коммуникативном процессе.

При попытке оценить степень сходства и различий между коммуникативными системами (т.е. уровень их дивергенции) мы уже не можем ограничиться прежней практикой сопоставления одних лишь "типичных видовых сигналов". При

работе с каждым из сравниваемых видов исследователь вынужден учитывать также способы комбинирования сигналов друг с другом внутри протяженных во времени ансамблей коммуникативного поведения, а также правила "компоновки" последнего с теми элементами повседневного поведения, которое также выполняет важные сигнальные функции. Необходимо также принимать во внимание характер обусловленности сигнального поведения социальными отношениями внутри дема. Высокая индивидуальная и ситуационная вариабельность большинства структурных элементов и колоссальные возможности их комбинаторики делают сравнительный анализ коммуникативных систем задачей чрезвычайно трудной, но, вместе с тем, - на редкость увлекательной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банникова А.А., 2003. Вклад эволюционной геномики в филогенетику и таксономию млекопитающих: обзор последних исследований // Териофауна России и сопредельных стран. Мат. Международ. Совещ. 6-7 февр. 2003 г. М. С. 30-31.
- Литвиненко Н.М., 1980. Чернохвостая чайка. М.: Наука. 144 с.
- Никитин Е.Н., 1970. Объяснение - функция науки. М.: Наука. 278 с.
- Панов Е.Н., 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 305 с. — 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с. - 1999. Каменки Палеарктики: экология, поведение, эволюция. М.: КМК. 342 с. - 2003. Этология "вертялой славки", *Scotocerca inquieta*, и изящной принии, *Prinia gracilis*, в связи с вопросом о границах семейства славковых (Sylviidae, Passeres, Aves) // Зоол. журн. Т. 82. № 3. С. 402-412.
- Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю., 2001. Сигнальное поведение и коммуникация у черноголового хохотуна *Larus ichthyæetus* (Aves, Lari) как показатели его положения внутри подсемейства Larinae // Зоол. журн. Т. 80. № 7. С. 839-855. - 2002. Сравнительный анализ коммуникативных систем в двух крупных таксонах ржанкообразных (Aves: Charadriiformes): чайки и крачки // Зоол. журн. Т. 81. № 1. С. 91-104.
- Поннер К., 1983. Логика и рост научного знания. Избранные работы. М.: Прогресс. 605 с.
- Ainley D.G., 1975. Displays of Adelie penguins: a reinterpretation // The biology of penguins. Macmillan Press. P. 503-534.
- Arntzen J.W., Sparreboom M., 1989. A phylogeny of Old World newts, genus *Triturus*: biochemical and behavioural data // J. Zool. Lond. V. 219. P. 645-664.
- Frith C.B., Frith D.W., 1981. Displays of Lawes's parotia *Parotia lawesii* (Paradisaeidae), with reference to those of congeneric species and their evolution // Emu. V. 83. P. 227-238.
- Ganslosser U., 1992. Behavioral data support the currently proposed phylogeny of the macropodidae (Marsupialia) // Australian Mammology. V. 15. P. 89-104.

- Golani /.*, 1976. Homeostatic motor process in mammalian interactions: a choreography of display // Perspectives in ethology. V. 2. P. 69-104.
- Index to Behaviour 1-132 // Behaviour 1996. V. 133. Suppl. P. 1-258.
- Lorenz K.*, 1939. Vergleichende Verhaltens forschung // Zool. Anz. Suppl. Bd. 12. S. 69-102. - 1941. Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen // J. Ornithol. Suppl. 89. S. 194-294.
- Miller E.H.*, 1988. Description of bird behavior for comparative purposes // Current Ornithology. V. 5. P. 347-394.
- Morris D.*, 1957. "Typical intensity" and its relation to the problem of ritualization // Behaviour. V. 11. P. 1-12.
- Panov E.N.*, 1997. Bird comparative ethology // Phys. Gener. Biol. Rev. V. 12. Part 2. P. 3-66.
- Panov E.N., Zyкова L.Yu.*, 1997. Differentiation and interrelations of two representatives of *Laudakia stellio* complex (Reptilia, Agamidae) in Israel // Russian J. Herpetol. V. 4. №2. P. 100-114.
- Purton A.C.*, 1978. Ethological categories and some consequences of their conflation // Animal Behav. V. 26. P. 653-670.
- Schleidt W.M.*, 1974. How "fixed" is the fixed action pattern? // Ztschr. Tierpsychol. Bd. 36. S. 184-211.
- Schleidt W.M., Crawley J.N.*, 1980. Patterns in the behaviour of organisms // J. Soc. and Biol. Structures. V. 3. № 1. P. 1-15.
- Schleidt W.M., Yakalis G., Donnelly M., McGarry /.*, 1984. A proposal for a standard ethogram, exemplified by an ethogram of a blue-breasted quail (*Coturnix chinensis*) // Ztschr. Tierpsychol. Bd. 64. S. 193-220.
- Sibley C.G., Alhquist J.E.*, 1990. Phylogeny and classification of the birds of the world. New Haven - L.: Yale Univ. Press. 976 p.
- Slater P.J.*, A reassessment of ethology // The Biol. of Brains. P. 89-113.
- Spurr E.B.*, 1975. Communication in Adelie penguin // The biology of penguins. Macmillan Press. P. 449-502.
- Thompson N.S.*, 1987. Natural design and future of comparative psychology // J. Comp. Psychol. V. 101. P. 282-286.
- Tinbergen N.*, 1952. Derived activities: their causation, biological significance and emancipation during evolution // Quart. Rev. Biol. V. 27. P. 1-32.
- VanRhijn J.G.*, 1981. Units of behavior in black-headed gull, *Larus ridibundus* // Anim. Behav. V. 29. P. 586-597.

COMPARATIVE ETHOLOGY: ITS PAST, PRESENT, AND FUTURE

E. N. Panov

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia
e-mail: panoven@mail.ru

The past, present, and future of comparative ethology is considered from the historical-methodological viewpoint. After a brilliant start, in the 1930s and 1940s, the discipline flourished for only a quarter of a century. In the 1970s the interest of zoologists in problems of comparative ethology began to fade. The reasons of this crisis, inherent to the very paradigm of early classical ethology, are considered. Of the reasons of sociopsychological and epistemological character, one of the most important was the neglect of development of adequate methods of analytic description of behaviour. A programme of comparative ethology rehabilitation is suggested. Present-day problems of comparative ethology are analysed. Among them an important theme seems to be a combined use of behavioural and molecular data in phylogenetics reconstructions of the process of divergence on the different levels of evolution in animal world.