

Е.Н. ПАНОВ

«Когнитивная революция» в изучении поведения животных: отказ от правила Ллойда Моргана

Ставится под сомнение распространенная идея, согласно которой ментальные возможности новокаледонской вороны *Corvus moneduloides* в изготовлении и использовании орудий приравниваются к тому, что известно в этом плане для шимпанзе *Pan troglodytes*. Показано, что у первого вида они сугубо врожденные, что составляет параллель с созреванием инстинкта фиксации трупов жертв сорокопутами. Подробно изложены результаты многолетних этологических исследований хищнического поведения этой группы птиц. Подчеркивается слабость «когнитивистского» подхода, игнорирующего опыт изучения поведения животных на основе принципов этологии.

Panov E.N. The «cognitive revolution» in studying of animal behaviour: a rejection of Lloyd Morgan's Canon. The widely accepted idea, according to which the mental capacity of the New Caledonian Crow in making and using tools is of the same nature as those in the Chimpanzee, is critically discussed. It is shown that in the former species these abilities are mainly innate, in a sharp contrast to what is known about the Chimpanzee. Development of such behaviour in the New Caledonian Crow seems to be a parallel with a maturation of instinct of a prey fixation in shrikes. The results of the longstanding ethological studies on the ontogenesis of the predatory behaviour in these birds are given in details. A negligence of the approved ethological methods of investigations by proponents of the so-called cognitivist approach in the studies of animal behaviour are stressed.

В 1996 году исследователь из отделения психологии Оклендского университета (Новая Зеландия) Гавин Хант опубликовал статью «Изготовление и использование орудий новокаледонской вороной». Ее появление совпало с началом в поведенческих науках процесса, который принято именовать сегодня «когнитивной революцией». Само открытие факта изготовления орудий птицами во многом способствовало тому обстоятельству, что изучение когнитивных способностей животных начало развиваться с необычайной быстротой. О том, насколько сегодня популярна тема необычайных способностей этих пернатых, свидетельствует следующий факт. Когда 6 февраля 2011 года (спустя 15 лет после открытия Ханта) я набрал в Google название его статьи, за 0.06 с ответом стали «примерно 800 результатов».

Каким бы значительным и необычным ни было явление, описанное Хантом, подобная лавина публикаций с очевидностью указывает на то, что наряду с серьезным научным интересом к нему сравнительно немногих специалистов по поведению животных, здесь немалую роль играют также средства массовой информации и торопливые популяризаторы. Это последнее обстоятельство ведет к тому, что факт, не получивший еще адекватного научного объяснения, оказывается в центре околонуточной шумихи.

Именно на волне подобной сенсационности рождались хорошо известные научные мифы, соответствие которых реальности рано или поздно оказывалось полностью опровергнутым. Это случилось и со знаменитой легендой К. Фриша о «языке» танцев пчел, и с вымыслами Дж. Лилли о языке дельфинов.

Но основная беда в том, что сами ученые-специалисты на волне столь мощного всеобщего энтузиазма склонны утрачивать необходимый им здоровый скептицизм, и стремятся опередить друг друга, предлагая наперебой скороспелые и малоправдоподобные гипотезы. Именно такого рода поспешность приводит к длительному господству в науке наскоро принятых неадекватных воззрений, которые с течением времени становятся все более и более резистентными к попыткам их опровергнуть.

Так, Н.Дж. Эмери из отдела зоологии Кембриджского университета озаглавил свою статью следующим образом: «Являются ли врановые птицы «оперенными человекообразными обезьянами»? (1960 ответов из Google за 0.2 с). Вопрос не только задан, но и ответ на него дан, в общем, положительный. Идея этого автора сводится к следующему. Приравнивая ментальные возможности новокаледонской вороны, к тому, что известно для шимпанзе, Эмери полагает, что общее в их поведении есть результат конвергентной эволюции. В пользу этого предположения он приводит данные, опять же гипотетические, о примерно одинаковом эволюционном возрасте антропоидов и воробьинообразных птиц (куда относятся врановые) — соответственно, около 40 и 37.5 миллионов лет¹.

Эту мысль подхватывает В. Фитч. Он в своей книге пишет: «Уверенность в несомненном первенстве шимпанзе как животного, наиболее искусного в использовании орудий², была недавно поставлена под сомнение в результате открытия способности к подобному поведению у одного из видов птиц, именно, у новокаледонской вороны». И далее: «Совершенно очевидно, что все эти способности развились у новокаледонской вороны независимо от того, что мы видим у человекообразных обезьян, по типу конвергенции»

¹ Если в этом содержится намек на сходные темпы эволюции умственных способностей млекопитающих и птиц, то ценность этого аргумента может быть поставлена под сомнение.

² Шимпанзе — единственный вид человекообразных обезьян, которому свойственно изготовление и использование орудий (см., в частности, Панов, 2008).

Вероятно, прежде чем выдвигать гипотезу конвергентного развития способностей к изготовлению орудий у шимпанзе и новокаледонской вороны, стоило бы для начала убедиться в том, что это явления одного порядка. Если не придерживаться этой стратегии, то легко будет уподобить друг другу явления, внешне сходные, но принципиально различные по своей сути. Никто ведь не считает, что возведение людьми небоскребов развилось конвергентно со строительством термитами их грандиозных жилищ. По этому поводу Л.А. Блюфф и его коллеги из Оксфордского университета пишут: «Мы придерживаемся правила Моргана³ и, разумеется, не будем утверждать, что если Бетти⁴ ведет себя подобно человеку, она делает это на той же самой концептуальной основе (аргумент по аналогии)» (Bluff et al., 2007: 20).

Коренные различия между сущностью орудийной деятельности у шимпанзе и новокаледонской вороны

Шимпанзе Pan troglodytes. Орудийная деятельность шимпанзе в естественных условиях их обитания изучена в мельчайших деталях (обзор см. Панов, 2008). Прежде чем индивид начинает пользоваться инструментами для ужения насекомых или камнями для разбивания орехов, он проходит длительный путь манипулирования с такого рода предметами и учится их употреблению у взрослых особей. По мнению В. МакГру (McGrew, 1993), всему этому юный шимпанзе научается от матери на протяжении первых 8 лет жизни.

Если говорить о процессе обучения молодняка использованию камней для разбивания орехов, то он включает в себя три категории действий со стороны матери. Это, во-первых, *стимуляция* правильных поступков детеныша. Самка может стимулировать его, оставляя либо молоток, либо найденный ею орех на «наковальне» или рядом с ней. Во-вторых, отпрыску предоставляется помощь со стороны матери (*облегчение*, по терминологии МакГру). Самка нередко снабжает детеныша молотком оптимальной формы и достаточного веса (таким считается орудие, при помощи которого можно расколоть скорлупу очень твердого ореха менее чем 10 ударами). Другая форма содействия ученику состоит в том, что мать отдает ему часть орехов, найденных ею самой. В одном из эпизодов, свидетелем которых был МакГру, 43 из 47 орехов, расколотых юным самцом шимпанзе, он получил от матери.

Эта вторая форма содействия отпрыску дополняет первую (стимуляцию) по мере того, как детеныш растет и набирается собственного жизненного опыта. Только сти-

³ Ллойд Морган (1852-1936) — один из пионеров в исследованиях поведения животных. Выдвинутое им правило (Lloyd Morgan's Canon) гласит: «Не следует интерпретировать действие животного как результат проявления высоких психических способностей, если оно может быть легко объяснено как проявление способностей, отвечающих более низкому уровню развития психики»

⁴ Имя одной из новокаледонских ворон, выращенных в лаборатории.

муляжию приходится наблюдать в парах самка-детеныш, пока он не достиг еще годовалого возраста. Но много чаще матери стимулирует трех- и четырехлетних детенышей. Прямую же помощь самки постоянно оказывают своим более старшим отпрыскам, находящимся в возрасте от 4 до 8 лет. Что касается третьей категории поощрения развитию навыков, их можно истолковать как попытки взрослого животного *на собственном примере научить* партнера правильным действиям. Такое поведение наблюдали в природе лишь считанное количество раз.

Из сказанного вполне очевидна роль культурной преемственности в становлении и развитии орудийной деятельности у шимпанзе. Тот факт, что мы имеем здесь дело с культурными традициями, которые требуют для своего поддержания приобретения соответствующих навыков молодняком каждого нового поколения, подтверждается существованием локальных особенностей использования орудий в разных популяциях шимпанзе.

Те или иные способы регулярного использования орудий зафиксированы во всех 34 хорошо изученных популяциях шимпанзе по всему ареалу вида. Однако, насколько известно сегодня, не все эти формы поведения присутствуют в каждой данной популяции. Например, разбивание орехов удалось наблюдать только в 5 популяциях, приуроченных лишь к одному региону. Это крайне западная часть Экваториальной Африки (Гвинея, Либерия, Берег Слоновой Кости и Гана), где распространен подвид *Pan troglodytes verus*.

Кроме того, оказалось, что в разных популяциях шимпанзе используют неодинаковые способы для достижения одних и тех же целей. Так, ужение термитов зоологи наблюдали в 10 разных популяциях, относящихся ко всем трем подвидам обыкновенного шимпанзе. Но лишь в отношении особей, населяющих Лес Ндоки в Конго, с полной достоверностью доказано, что они используют при охоте на этих насекомых не один инструмент, а два в определенной последовательности. Поскольку и материалы, из которых изготавливаются эти орудия, и способы их обработки совершенствовались обезьянами на протяжении жизни многих их поколений, то и сучки для протыкания стенки термитника, и сами «удочки» выглядят весьма стандартизованными (рис. 1).

Что касается традиций в навыке разбивания орехов тяжелыми предметами, то эти повадки не вполне одинаковы в разных участках западной Экваториальной Африки, где шимпанзе практикуют этот способ добывания корма. Например, в Гвинее они используют для разбивания орехов не только каменные «молотки», но и каменные «наковальни».

Поскольку в лесах Либерии и Берега Слоновой Кости камни находятся в явном дефиците, шимпанзе бесспорно дорожат такими орудиями. Обезьяна нередко транспортирует свою находку на расстояние более 100 м туда, где сконцентрированы

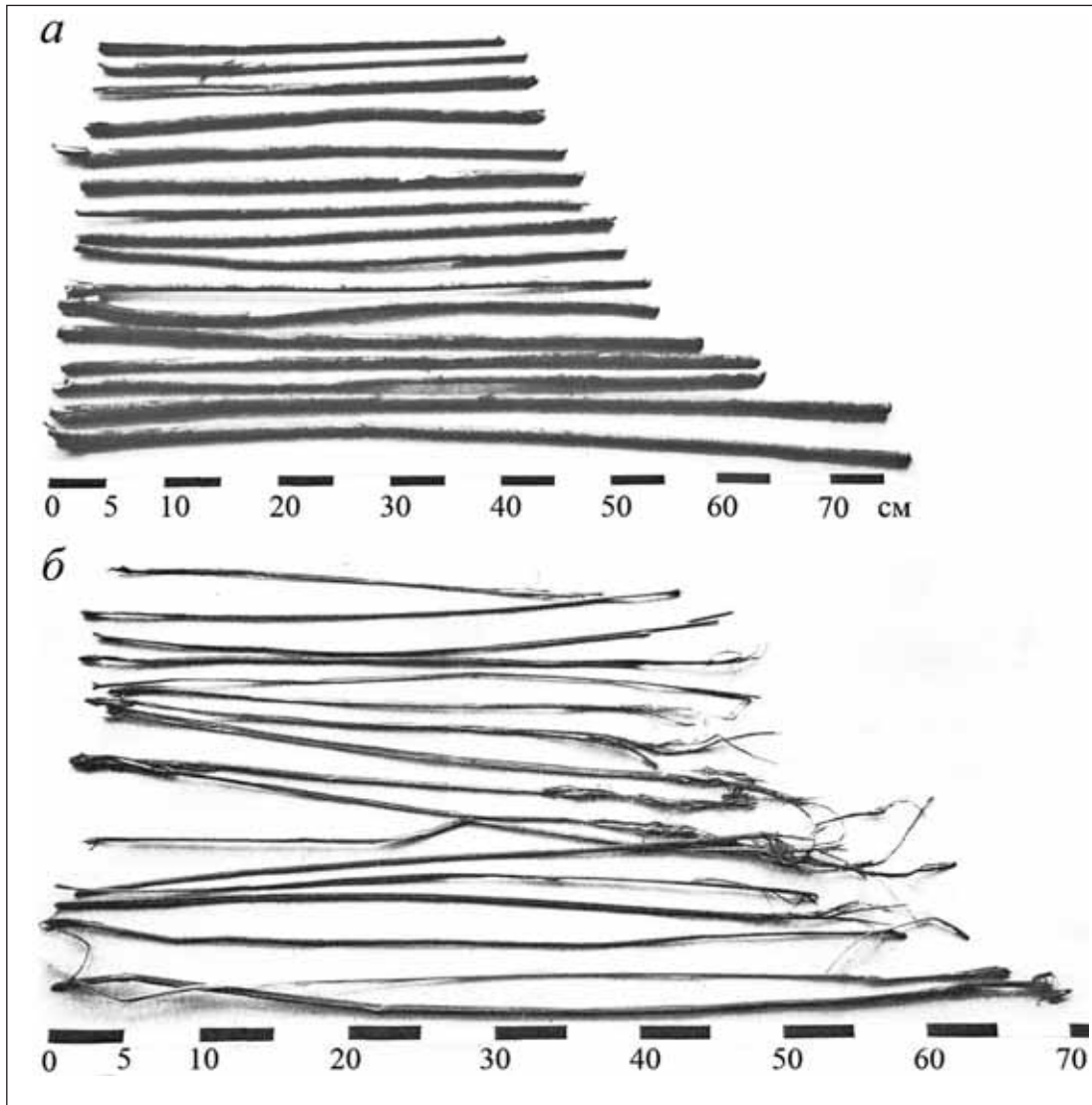


Рис. 1. Инструменты для ужения термитов, используемые шимпанзе в Лесу Ндоки (Конго). *а* — пробойники, *б* — «удочки» (из: Suzuki et al., 1995).

древесные породы, дающие много орехов. Более того, когда группа взрослых шимпанзе бродит по лесу в поисках опавших орехов, каждый старается держать свое орудие при себе, чтобы оно не было утеряно или похищено. «Молотки» используются многократно, и животное хорошо помнит до пяти мест, в которых орудия были оставлены в предыдущие разы.

Подводя итог сказанному, еще раз следует подчеркнуть ведущую роль индивидуального научения навыкам использования орудий и их совершенствования предста-

вителями каждого очередного поколения шимпанзе (Biro et al., 2003; Bluff et al., 2007). Другими словами, здесь перед нами очевидный пример того, что Л.В. Крушинский (1976) относил к категории «элементарной рассудочной деятельности», которая в данном случае уже не выглядит совершенно элементарной, но существенно приближается к способу действий человека разумного.

Новокаледонская ворона *Corvus moneduloides*. Нечто совершенно иное мы видим при анализе орудийной деятельности этих пернатых на стадии онтогенеза. Объектом исследований, которые будут рассмотрены далее, стали 4 особи, выращенные в лабораторных условиях. Три из них вылупились здесь же из искусственно инкубированных яиц, а четвертая была взята из гнезда на следующий день после вылупления.

В природе новокаледонские вороны используют две основные разновидности орудий. Это, во-первых, тонкие прутики, которые птица отламывает с веток деревьев и использует для добывания насекомых из щелей коры и пустот в толще дерева⁵. Орудия второго типа, служащие для той же цели, птицы изготавливают сами из фрагментов листьев пандануса. По форме эти инструменты напоминают аккуратные плоские и длинные щепочки, нечто вроде лучины.

В возрасте 79 дней все четыре молодые вороны, выращенные в лаборатории, без помех доставали пищевые объекты из углублений, имитирующих естественные пустоты, с помощью прутиков. Все они делали это с первого раза совершенно одинаковым образом (Kenward et al., 2005; Bluff et al., 2007). Возможность оперировать с листьями пандануса была впервые предоставлена двум юным воронам, когда им было 2 мес. Но они еще были недостаточно сильны, чтобы отрывать от них фрагменты для изготовления орудий. Поэтому только ввозрасте 34 мес. удалось тестировать способности всех четырех особей. Для этого листья были подвешены в вольере, после чего все четыре птицы немедленно начали отрывать от них кусочки. Одна из них смогла смастерить функциональное орудие в этот же день (имеется фильм, документирующий ее поведение при этом). Более того, одна ворона сразу же использовала инструмент по назначению.

Гипотезы относительно природы орудийной деятельности у новокаледонской вороны

Группа исследователей из Оксфорда, которой принадлежат эти наблюдения, выдвинула и проанализировала 4 такие гипотезы (см. Bluff et al., 2007).

⁵ Спонтанное использование орудий описано у дятлового вьюрка *Cactospiza pallida* (Tebbich et al., 2004), для которого оно столь же привычно, как и для каледонской вороны. Явление свойственно также стервятнику *Neorhynchus percnopterus*, разбивающему камнями яйца страусов (Thouless et al., 1989), и гиацинтового ара *Anodorhynchus hyacinthinus*, использующему древесные щепы в качестве клиньев для расщепления скорлупы орехов (Borsari, Ottoni, 2005).

Гипотеза 1. Орудийно-ориентированное поведение (ООП) может базироваться на комплексе генетически детерминированных механизмов, наподобие тех, что действуют в сфере «архитектуры» у животных (плетение паутины пауками, сооружение гнезд птицами и т. д.).

Гипотеза 2. ООП может развиваться у особи в силу весьма продвинутых в эволюционном плане способностей к умозаключениям, что проявляется в готовности индивида решать проблему типа «цели и средства» с помощью орудий (например, по принципу инсайта). Резкие отличия в поведении данного вида от того, что мы видим у прочих представителей семейства врановых, объясняется уникальностью его местобитаний, где весьма специфический характер размещения корма благоприятствует совершенствованию такой способности.

Гипотеза 3. Молодая птица может обладать генетически детерминированной тенденцией к манипулированию объектами. Начальные этапы такого манипулирования, не имеющего организованного характера, постепенно преобразуются в адекватное использование предметов в определенных целях. То есть, у новокаледонские вороны наследуется не умение использовать орудия, но предрасположенность к манипулированию как таковому.

Гипотеза 4. ООП может передаваться от поколения к поколению за счет подражания молодых особей поведению взрослых (как это происходит у шимпанзе). Недостатком этой гипотезы является то, что она не может дать ответа на вопрос, как же ООП возникло впервые в популяции ворон *впервые* в качестве адаптивной стратегии⁶.

Впрочем, как пишут авторы проведенного исследования, наблюдения за поведением птиц, выращенных в изоляции от прочих особей данного вида, которые владеют навыками изготовления и использования орудий, заставляет сразу же отвергнуть гипотезу 4, по крайней мере в ее сильной версии. Как указывают исследователи, описанные выше опыты и те, что были поставлены ими позже⁷, говорят об отсутствии у молодых особей необходимости в имитации действий старших. Они спонтанно отрывают от листьев пандануса фрагменты той формы, которые требуются для изготовления орудий и, таким образом, не являются продолжателями неких культурных традиций. Следует заметить, что существует также иная точка зрения на этот аспект проблемы (Holzhaidner et al. 2010). К этому вопросу я вернусь в заключительной части статьи.

⁶ Это стандартный камень преткновения теории естественного отбора. Речь идет от трудностях в объяснении прогрессивного развития сложных биологических систем, в том числе и высоко дифференцированных программ поведения. Сам Дарвин прекрасно понимал, что такого рода структуры способствуют выживанию только после того, как они достаточно полно «укомплектованы». Только после этого возможно их «улучшение» путем постепенного накопления частных изменений.

⁷ Когда молодые вороны были в возрасте 6-7 мес.

То же самое можно сказать в отношении гипотезы 2. Как пишут авторы исследования, «Несмотря на то, что действия птиц вызывают удивление, они не могут служить доказательством того, что виду свойственно понимание физической причинности. Здесь нельзя исключить объяснений, основанных на допущениях о генетической предрасположенности, ассоциативного научения и генерализации» (Bluff et al., 2007:1). Но окончательные выводы, — пишут авторы, — могут быть сделаны лишь по результатам последующих исследований. После того, как наблюдения были продолжены тем же коллективом авторов в природе, они пришли к следующему заключению: «Полученные материалы подтверждают нашу точку зрения, согласно которой адаптация к использованию орудий (у данного вида) могла идти скорее по линии эволюционных новообразований в сфере мотивационных механизмов, нежели за счет повышения общего уровня интеллекта» (Bluff et al., 2010: 1384).

В первой статье группы оксфордских исследователей (Bluff et al., 2007:1) они предлагают в качестве концептуальной модели, которая могла бы объяснить сущность ООП, некий аналог той, которая существует в отношении песен птиц. Особь обладает генетически детерминированной предрасположенностью к формированию соответствующего поведения, но дальнейшая его судьба (становление либо угасание в зачатке) определяется научением, в том числе и за счет стимулов, поступающих из социального окружения.

На мой взгляд, при выборе такой модели имеет смысл использовать более близкие аналогии между ООП новокаледонской вороны и хорошо изученными формами поведения некоторых видов птиц. Они касаются моторных навыков, подобных тем, что проявляются в ООП, но в функциональном отношении достаточно далеких от акустического поведения пернатых. Речь идет о поведении, связанном с запасанием и обработкой кормовых объектов у сорокопутов рода *Lanius*.

Онтогенез фиксации добычи у сорокопутов

Выбор этой формы поведения в качестве аналога, хотя и отдаленного, того, что мы видим у новокаледонской вороны, обусловлен двумя важными обстоятельствами. Во-первых, накалывание сорокопутами их жертв на шипы, как и заклинивание добычи в развилках ветвей, признаны в качестве некой формы орудийной деятельности в новейшей классификации этого феномена (Bentley-Condit, Smith, 2010). Во-вторых, недавние сравнительные исследования поведения врановых указывают на возможность эволюционной преемственности между запасанием ими корма, как начальной стадии, и ООП у новокаледонской вороны как производной от нее (Bluff et al., 2007: 21; 2010: 1384).

Приведенные ниже материалы я рассматриваю как напоминание о методах исследований в классической этологии и на последующих этапах ее развития и о не-

преходящей ценности полученных там результатов. Все это кажется забытым и выброшенным из процесса адекватного изучения поведения животных, о чем свидетельствует, в частности, «программная» статья Бирна и Бейтс (Burne, Bates, 2006)⁸. В этом разделе речь пойдет об относительной роли явления, именуемого «созреванием инстинкта», с одной стороны, и научения, с другой. Последнее приводит генетически детерминированные зачатки конкретной формы поведения в функциональное состояние.

Хотя среди певчих Воробьинообразных есть немало таких, которые при случае поймают и съедят миниатюрную ящерицу (таковы, в частности, многие дроздовые Turdidae), регулярное использование в пищу мелких позвоночных характерно в этом отряде птиц преимущественно для сорокопутов. Они не только ловят животных, сопоставимых по размеру с охотником, но и запасают добычу впрок в специальных «кладовых». Здесь трупы жертв закрепляются на сучках, колючках либо в развилках ветвей, где и ожидают своей очереди быть съеденными.

Анализ содержимого таких кладовых дает орнитологам богатую информацию о спектре питания того или иного вида сорокопутов (см. Cade, 1967). Помимо крупных насекомых, которых южноафриканский сорокопут-прокурор *L. collaris* накалывает на колючки алоэ *Aloe marlothii*, в его кладовых присутствуют останки небольших змей и хамелеонов, а также агам длиной до 18 см. Здесь же находили трупы около десятка разных видов птиц — преимущественно величиной с воробья, но иногда и столь крупных, как малая горлица *Streptopelia senegalensis*. Среди запасов одной из кладовых был обнаружен птенец цесарки *Numida meleagris* весом 30 г, а в другой — летучая мышь *Pipistrellus kuhl*. Не менее разнообразен спектр жертв другого африканского вида — белобрового сорокопута *L. mackinnoni*, запасаемых впрок на колючках дерева *Citrus* sp. (Farkas, 1962; Fry et al., 2000).

Онтогенез хищнического поведения сорокопутов

Способ умерщвления сорокопутами жертв, относящихся к числу позвоночных, можно считать стереотипным. Из тех 68 случаев, когда удалось зафиксировать характер ранений мелких млекопитающих в момент поимки их серым сорокопутом, у 67 жертв оказались поврежденными шейные позвонки и лишь в одном случае грудные⁹ (Cade, 1967). Этот автор проделал ряд экспериментов с ручными сорокопутами, целью

⁸ Эти авторы ломятся в открытую дверь, противопоставляя рекламируемому им «когнитивному» подходу тот, что предлагается школой американского бихевиоризма. Об этологии вообще не упоминается, и создается впечатление, что эти психологи вообще ничего не знают о ее существовании.

⁹ Еще в 44 случаях внешние повреждения отсутствовали, а в 26 их можно было приписать манипулированию сорокопутом с уже умерщвленной жертвой.

которых было показано, что особая важная роль в тактике умерщвления позвоночных принадлежит предвершинному зубцу на надклювье. Опыты со спиливанием этого зубца, однако, не подтвердили явным образом предположение, что его присутствие усиливает эффективность укуса. Было лишь показано, что при наличии зубца края отверстия раны оказываются не столь рваными, как при его отсутствии, а нервный тяж виден из-под сломанных позвонков. Хотя он ни разу не был порван, отмечено, что крыса массой 50–70 г после многочисленных укусов сорокопутом (21–71, в среднем 43) теряет контроль над локомоцией еще до момента гибели.

В исследовании Басби (Busbee, 1976) было показано, что становление стереотипа умерщвления мелких позвоночных в постнатальном онтогенезе большеголового сорокопута *L. ludovicianus* проходит две стадии. Первая обязана тому явлению, которое относится к категории созревания (maturation) инстинкта. Вторая фаза требует совершенствования навыка на основе индивидуального опыта. В этом отношении хищничество сорокопутов на позвоночных заметно отличается от использования в пищу беспозвоночных.

По данным цитированного автора, молодые сорокопуты, взятые из гнезд и выращенные в неволе, не делают попыток схватить живого или обездвиженного мучного червя (съедобность которых они четко осознают) прежде чем достигнут возраста около 25 дней (18 дней по данным Smith, 1973б, 30 дней по: Miller, 1931).

В опытах Басби одной группе юных сорокопутов (12 особей) предоставили возможность нападения на живых сверчков и лабораторных мышей с 25-дневного возраста («ранняя» группа), другим 5 особям — только с 50-дневного возраста («поздняя» группа). Навык эффективного схватывания сверчка у особей обеих групп формируется в течение трех дней. Для этого достаточно предъявления одного насекомого в каждый из этих дней.

По иному обстоит дело с охотой на мышью. В то время как особи из каждой группы схватывали сверчка при самом первом его предъявлении (хотя и со значительной потерей времени), ни один сорокопут не смог убить мышью при первой встрече с ней. Неудачи были обусловлены длительностью латентного периода (рис. 2), попытками схватить жертву лапами¹⁰, или же клювом за хвост. Птицам «ранней группы» потребовалось более двух недель для приобретения навыка эффективного умерщвления мыши. Средний возраст птиц, при котором наблюдали их первую

¹⁰ В моменты нерешительности перед нападением на жертву сорокопуты проделывали движения, характерные для сигнальных поз (распускание крыльев, трепетание ими, разворачивание рулевых вее-ром). При попытке схватить мышью за хвост хищник мог быть укушен за ногу.

удачную охоту, составил в этой группе 41 день. У птиц «поздней группы» становление навыка происходило быстрее, потребовав в среднем 3.4 предъявлений мыши, однократно в последовательные дни. Отсутствие резких различий между группами в скорости формирования навыка указывает на базовую роль созревания инстинкта, модифицируемого затем индивидуальным опытом.

Закрепление добычи на субстрате

Каждый из двух способов фиксации жертв на субстрате (накалывание и заклинивание — рис. 3) могут выполнять две разные, хотя и взаимодополнительные функции. Это, во-первых, закрепление добычи для ее более эффективного поедания и, во-вторых — запасание корма впрок.

Эти две функции тесно взаимосвязаны в жизни серого сорокопута *L. excubitor* и других крупных видов р. *Lanius*. По-иному обстоит дело у видов с небольшими размерами особей, например, у европейского жулана *L. collurio*. Позвоночные составляют, как правило, лишь незначительную часть рациона этого вида, поэтому главную роль здесь играет запасание корма впрок в так называемых кладовых. Попытки количественно оценить частоту этого явления наводят на мысль, что оно может реально повышать устойчивость кормовой базы отдельной особи либо целой семьи. У некоторых видов добычу в кладовых запасают только (или преимущественно) взрослые самцы, у других — особи обоих полов.

Онтогенез поведения, направленного на фиксацию добычи

Приверженность к тому или иному из двух названных способов фиксации добычи оказывается признаком в известной мере видоспецифичным. Это показано в опытах по выращиванию птенцов в разных экспериментальных условиях.

У всех 4 видов сорокопутов, изученных в этом плане, зачатки интересующего нас поведения проявляются у молодняка очень рано — примерно через неделю после вылета из гнезда, т. е. в возрасте немногим более 20 дней. Первым его признаком служит наклон вперед, головой к присаде, с попыткой уложить вдоль нее удерживаемый в клюве объект (укладывание объекта на субстрат — см. рис. 4). Первоначально такие объекты могут быть несъедобными — например, травинка или кусочек коры. Такое поведение дополняется в течение двух-трех дней еще одним элементом — подтягиванием объекта на себя. Эти движения могут привести к закреплению добычи лишь в том случае, если они воспроизводятся в направлении конкретной физической структуры: либо острого выступа (наклонный сучок, колючка), либо узкой развилки ветви. В первом случае результатом будет накалывание добычи, во втором — ее заклинивание.

Оказалось, что у европейского жулана и красноголового сорокопута *L. senator* как движение подтягивания, так и ориентация притягиваемого объекта по направлению

к «колючке», запрограммированы генетически. Иными словами, для успешного накалывания не требуется индивидуального опыта. Что касается заклинивания, то ему юный сорокопуд должен обучиться методом проб и ошибок. Такое обучение доступно особям каждого из рассматриваемых видов. Однако при прочих равных условиях красноголовые сорокопуды в дальнейшем пользуются методом заклинивания много охотнее, чем накалыванием. Прямо противоположным образом действуют обыкновенные жуланы, которые определенно предпочитают накалывание заклиниванию (Lorenz, von Saint Paul, 1968).

В отношении серого сорокопуда те же авторы показали, что особи этого вида имеют врожденную способность опознавать развилки, так что адекватная реакция заклинивания не требует обучения путем проб и ошибок. Но такое обучение необходимо молодняку этого вида для опознавания колючек как подходящего субстрата для фиксации добычи.

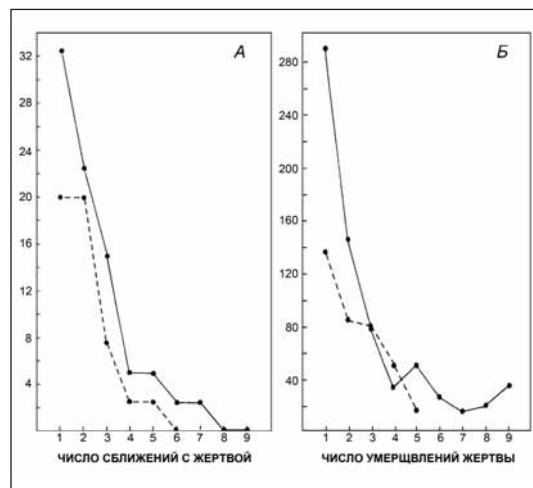


Рис. 2. Уменьшение среднего времени, затрачиваемого сорокопудом на сближение с жертвой (А) и на ее умерщвление (Б). Сплошная линия — «ранняя» группа, пунктирная — «поздняя» группа. Из: Bussbee, 1976.

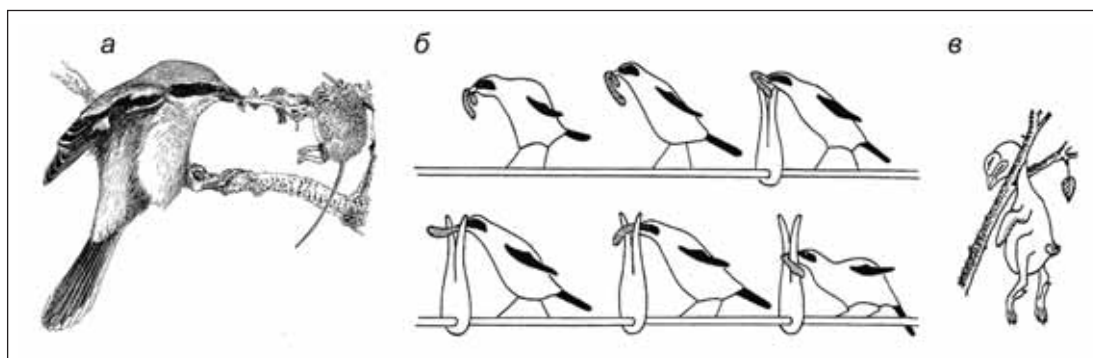


Рис. 3. Два способа фиксации трупов жертв сорокопудами. а — разделяние наколотой добычи серым сорокопудом *Lanius excubitor* (рисунок F. Weik по фотографии G. Ziesler в: Glutz von Blotzheim, Bauer, 1993); б — заклинивание добычи юным большеголовым сорокопудом *L. ludovicianus* в экспериментах Веммера (Wemmer, 1969); в — птенец овсянки, зафиксированный на субстрате сибирским жуланом *L. cristatus* (с наброска автора).

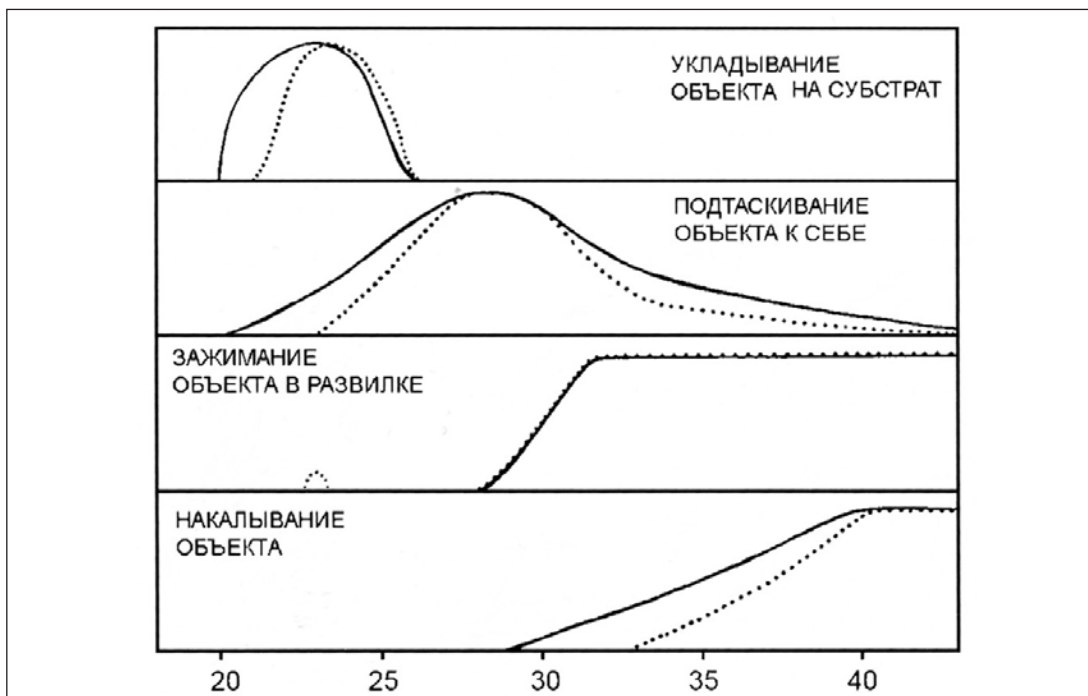


Рис. 4. Динамика становления реакции закрепления добычи у юных большеголовых сорокопудов *L. ludovicianus* в постнатальном онтогенезе. По оси абсцисс — возраст в днях. Сплошной линией показано развитие поведения в эксперименте, пунктирной — в природе. Из: Smith, 1972.

Оба способа фиксации добычи присутствуют в поведенческом репертуаре большеголового сорокопуда *L. ludovicianus*. Веммер (Wemmer, 1969) детально изучил развитие этих форм поведения в онтогенезе особей данного вида, используя для этого 7 птенцов, взятых из гнезд. Первые успешные попытки фиксации кусочка мяса наблюдали у 6 особей в возрасте 32–36 дней, а у одной — только на 80-й день. При самом первом успешном действии движение подтягивания на себя уже закрепленного кусочка мяса мало интенсивно, но сразу вслед за этим усилие становится весьма значительным. За две трети секунды птица развивает силу, позволяющую поднять груз весом 50 г на высоту 7 см (474.9 эрг или 6.4×10^{-5} лошадиных сил).

Каждому молодому сорокопуду был предоставлен лишь какой-нибудь один тип фиксирующей структуры (вертикальный гвоздь длинный или короткий; гвоздь, торчащий под очень острым углом к жердочке; деревянные развилки разной глубины). В дальнейшем каждой птице предлагали на выбор полный набор таких фиксирующих структур. Оказалось, что 6 из 7 особей отдавали предпочтение той из них, с которой

птице пришлось иметь дело в раннем возрасте. Таким образом, стремление зафиксировать добычу тем или иным способом оказывается у этого вида врожденным, тогда как правильный выбор подходящей фиксирующей структуры (колючка, развилка и т. д.) требует индивидуального опыта, приобретаемого по способу проб и ошибок. Веммер также показал экспериментально, что запастись мясом впрок сорокопуть начинают лишь в периоды увеличения чувства голода.

Прекрасное исследование Смит (Smith, 1972) во многом дополнило развитие Веммером представления об онтогенезе интересующего нас поведения у большеголового сорокопута. Ее полевые наблюдения показали, что у данного вида птенцы *определенно не научаются фиксировать добычу, перенимая опыт своих родителей*. Невозможность обучения посредством наблюдения адекватных действий других особей (observational learning) было доказано и в экспериментах. Птенцы, взятые из гнезд и выращиваемые в вольерах, где полностью отсутствовали сучковатые и вильчатые присады, оказались неспособными фиксировать добычу тем или иным способом, когда в возрасте 75 дней им был предоставлен подходящий для этого субстрат (ветки с колючками). Эта неспособность была одинаково присуща как особям, выращенным в визуальной изоляции, так и тем, которые могли видеть своих сверстников, уже научившихся фиксировать добычу.

Смит приходит к выводу, что в онтогенезе этих сорокопутов существует чувствительный период (как при импринтинге), приуроченный к возрасту от 20 до примерно 70 дн. после вылупления из яйца. Если в это время птицы не имеют возможности реализовать инстинктивное стремление к фиксации добычи из-за отсутствия подходящего для этого субстрата, то для них приобретение способности закреплять жертву проблематично. Как было показано, эта способность вообще не приобретается в дальнейшем, если кормить птиц только насекомыми (крупными сверчками). Но если рацион состоит в основном из позвоночных (живые мыши), сорокопуть, подвергшиеся эксперименту, со временем научаются фиксировать такие объекты. У одной из трех птиц, выращенных в клетках с гладкими присадами и в условиях визуальной изоляции, первую попытку наколоть мышью наблюдали в возрасте 121 дн., успешное заклинивание — на 126 день, а успешное накалывание — на 129 день. У двух других особей, выращенных в тех же условиях, возраст приобретения соответствующих навыков составил 181–220 и 240–245 дн. В природе же молодые большеголовые сорокопуть способны заклинивать добычу уже в возрасте 23–30 дней и накалывать ее на 33-й–35-й дни.

Как отмечает Басби (Busbee, 1976), у большеголового сорокопута становление навыка фиксации добычи происходит примерно в том возрасте, когда молодой становится способным охотиться на мелких позвоночных.

Межвидовые различия в способах фиксации добычи взрослыми особями

Все то, что известно сегодня по этому вопросу, указывает на неодинаковую частоту проявления данного поведения у разных видов. У некоторых из них оно проявляется крайне редко либо вообще не описано, по крайней мере в некоторых районах их распространения.

Например, у красноголового сорокопуга фиксацию добычи считают малоупотребительной, хотя, как уже было сказано, она генетически запрограммирована у этого вида (проявляется у слетков в возрасте 25–33 дней). При поедании крупной добычи взрослые особи чаще удерживают ее одной лапой (84% случаев) и лишь изредка (16%) фиксируют на субстрате. Что же касается чернолобого сорокопуга *L. minor*, то у него накальвание добычи наблюдали лишь в считанных случаях, но лишь до тех пор, пока явление не было подвергнуто многолетнему анализу в полевых экспериментах (Valera et al., 2001)¹¹.

Поведение «заклинивания» совершенно нехарактерно для европейского жулана, но, возможно, служит обычным способом фиксации добычи у жулана сибирского *L. cristatus* в Южном Приморье (Панов, 1973). Однако, у птиц этого вида, зимующих на о. Тайвань, заклинивание жертв наблюдали только в 11% случаях из 217. В то же время, длиннохвостые сорокопуги *L. schach*, живущие на острове круглый год, значительно чаще (68.6%) заклинивают свою добычу, чем накальвают ее (Severinghaus, Liang, 1995).

¹¹ Из 125 пар, находившихся под наблюдением, только одна обладала кладовой, которая регулярно использовалась на протяжении 22 дней. Еще у 4 пар в естественной обстановке наблюдали лишь по одному случаю запасаения добычи впрок. Насекомые, запасенные таким образом, утилизируются, видимо, на протяжении одного дня, поскольку кладовая неизменно оказывалась пустой после 17.00. Частота фиксации добычи существенно изменилась после того, как исследователи приступили к экспериментальному подкармливанию пар. Большую кювету, содержащую 100–200 сверчков, помещали в 10–160 м от гнезда. Теперь фиксацию добычи наблюдали у членов 5 пар (62,5%) из 8 экспериментальных. Накальвали сверчков все 5 самцов и 3 самки, но лишь на одной гнездовой территории оба партнера фиксировали жертвы регулярно. Самцы пытались зафиксировать в среднем 18,8% (3,6–53,6%) особей насекомых, взятых ими из кюветы.

В среднем только 40,8% попыток закрепить жертву оказались успешными, причем по этому показателю не было достоверных различий между самцами и самками. Выявилась тенденция к более успешному использованию в качестве субстрата колючей проволоки и шиповатых пород кустарников по сравнению с ветвями таких плодовых пород как орешник, вишня и слива. Удачным субстратом оказались прошлогодние сухие стебли травы, хотя насекомых, наколотых на них, быстро растаскивали муравьи.

Кроме того, успешность попыток накальвания жертв определенно возрастает по мере приобретения птицей индивидуального опыта (подробности см, Панов, 2008: 387–390).

Прямыми наблюдениями было показано, что частота попыток зафиксировать жертву достоверно возрастает после того, как значительная часть добычи уже потреблена (от 38,1 до 100%, в среднем $73.7 \pm 7.4\%$ сверчков, которые будут съедены до конца данного сеанса кормления).

Серый сорокопут охотно использует оба способа, причем слетки спустя 20 дней после вылета из гнезда чаще заклинивают свою добычу, чем накалывают ее на сучки (Stamp, 1993). Впрочем, Олссон (Olsson, 1985) убедительно показал, что взрослые серые сорокопуты используют вертикальные обломанные сучки в основном для фиксации жертвы с целью ее разделывания и поедания (63.2% случаев использования сучков), а развилки — для запасаения корма впрок (65.9% случаев использования развилки). У клинохвостого сорокопута *L. sphenocercus* поведение при заклинивании трупов птиц выглядит весьма изощренным.

Смит (Smith, 1973b) предполагает, что закрепление кормовых объектов на субстрате могло развиваться из свойственной многим воробьинообразным повадки протаскивания (dabbling) вдоль присады добычи перед ее поеданием. Я, со своей стороны, полагаю, что такое поведение может быть начальным элементом акции запрятывания кормовых объектов, характерной, в частности, для врановых и синиц, о которых идет речь в цитируемой работе.

«Когнитивизм» против этологии в интерпретациях поведения животных

«Когда видишь, с какой легкостью взрослая новокаледонская ворона обращается со своими инструментами, — пишут Блюфф с соавторами, — даже многоопытному исследователю поведения трудно поверить, что это поведение не основано на планировании и понимании» (Bluff et al., 2007: 6). Изучая использование орудий этими птицами в естественной обстановке, эти исследователи показали в мельчайших деталях, насколько оно целесообразно (Bluff et al., 2010).

Однако, каждому, кто читал труды А. Фабра о целесообразности поведения насекомых, совершенно очевидно, что целесообразность далеко не всегда есть следствие мыслительной деятельности, как ее понимают приверженцы «когнитивистского» подхода в изучении поведения животных. Здесь, к величайшему сожалению, постоянно приходится видеть поспешные заключения, основанные на внешней видимости, которая с готовностью принимается за нечто «самоочевидное». Именно следствием такого подхода оказываются метафоры вроде той, в которой новокаледонская ворона именуется «оперенным шимпанзе» (см. также статью В.А. Непомнящих в этом номере журнала).

Современные методы исследований, выработанные в полевой и экспериментальной этологии, позволяют проводить филигранный анализ механизмов поведения, при котором удастся с достоверностью выявить врожденные и приобретенные его компоненты и установить их соотношение (как было показано выше при анализе онтогенеза хищничества и запасаения корма у сорокопутов).

Приведу лишь один пример удивительно целесообразного поведения, практически лишённого приобретённых компонент. Самки жуков долгоносиков-листовертов откладывают яйца в древесные листья, свернутые трубочкой. Для трех видов (*Chonostropheus chuioi*, *Apoderus balteatus*, *Deporaus* sp.) было показано, каким образом самка опознает листья, пригодные для изготовления таких «гнезд». Самка несколько раз продельвает маршрут вдоль главной жилки листа к его вершине и обратно. Экспериментально доказано, что она таким образом определяет размер листа. В опытах с моделями листа было установлено, что измерение есть именно функция перемещения по субстрату, а не реакция на зрительные стимулы. При измерении больших и малых листьев насекомое использует неодинаковые тактики. Получив эту информацию, самка принимает решение, где именно следует сделать разрез листа между его краем и главной жилкой, чтоб его можно было свернуть трубочкой. Количество яиц, откладываемых самкой, положительно коррелирует с шириной, а не с длиной апикальной части листа (Sasuga, 1990).

Бесперспективность подхода, при котором нарушается правило Ллойда Моргана, уже неоднократно приводил к тому, что высказанные на его основе воззрения оказывались в конце концов полностью несостоятельными. Для их опровержения требовались подчас десятилетия, как это случилось с пресловутым «языком танцев» пчел (см. Wenner, Wells, 1990)¹². В других случаях полный конфуз обнаруживался несколько быстрее («язык дельфинов» — см. Панов, 2011, глава 8).

Нечто похожее мы видим и с интерпретацией орудийной деятельности у новокаледонской вороны. Первоначальный наивный энтузиазм относительно необычайных умственных способностей этого вида оказался сравнительно быстро охлажденным после того, как за разрешение вопроса взялись профессиональные исследователи, вооруженные всей суммой знаний, накопленных в этологии и хорошо знакомые с основами гносеологии. В своей работе 2007 г. они приводят развернутый анализ научных представлений о том, что именно можно вкладывать в понятия «мышление» и «понимание» (Bluff et al., 2007: 20). Выясняется, что на этот вопрос нельзя ответить однозначно, даже когда речь идет о людях.

Цитируя гносеолога Г. Оверскейда, специально занятого этой проблематикой, авторы статьи пишут, что «для большинства животных (как и для людей) понимание происходящего является, по-видимому, естественным состоянием» (Bluff et al., 2007: 20). С этим согласиться любой зоолог, изучающий поведение позвоночных животных в поле. Без этого ни одно животное попросту не смогло бы выжить и дня. Другое дело, что понимание это у животных имеет совершенно иные глубокие основы по сравнению с пониманием у людей. И только поразительной наивностью гуманитариев, ко-

¹² Книга выйдет в этом году в русском переводе.

которые обратились к теме поведения животных, можно объяснить их попытки интерпретировать такое «понимание» в качестве проявления высших психических способностей (см., например, Byrne, Bates, 2006).

Возвращаясь к «оперенным шимпанзе», следует признать, что их ООП и в самом деле выходит за пределы привычного для этолога (впрочем, не в меньшей степени, чем поведение долгоносиков-листовертов). Необычным здесь оказывается та стадия, когда чисто инстинктивное поведение обогащается (весьма значимым образом) такими элементами, которые позволяют особи существенно совершенствоваться в выполнении генетически детерминированных акций.

О том, что такое совершенствование должно происходить, говорит, во-первых, следующее наблюдение Блюффа с соавторами (Bluff et al., 2007: 9). Фрагменты, которые вороны, выращенные в неволе, отрывают от листьев пандануса и используют в качестве орудий, выглядят более грубыми, а сам процесс их изготовления отличается от того, который был зарегистрирован в природе Хантом и Греем у одной взрослой особи (Hunt, Gray, 2004). Во-вторых, поистине удивительны манипуляции одной из ворон, выращенных в лаборатории, с проволокой, которую ей удается сгибать и разгибать в соответствии с поставленной перед ней задачей (Bluff et al., 2007: 16-19). По этому поводу авторы статьи пишут: «У ворон, как и у людей, выполнение конкретной задачи не всегда базируется на предварительном (*a priori*) понимании того, как следует действовать. Понимание приходит по мере того, как задача выполняется раз за разом» (оперантное научение — Е.П.)¹³.

В результате эти авторы приходят к выводу, что не исключено влияние научения молодняка от взрослых особей, что ведет к совершенствованию изготовления орудий из листьев пандануса в каждом данном поколении ворон. Мнения о том, что ООП у новокаледонской вороны находится в русле культурной преемственности, придерживаются Холзайдер с соавторами, но их аргументация остается пока чисто умозрительной (Holzhaidner et al., 2010).

Можно лишь надеяться, что дальнейшее изучение этого интереснейшего явления будет продолжаться в научных традициях классической этологии, а не под влиянием экзальтации «когнитивистов», чрезмерно доверяющим своим субъективным ощущениям.

¹³ Здесь напрашивается параллель с поведением сорокопута, который на время лишился подходящего субстрата для фиксации добычи. Он вышел из положение, с силой засунув убитую им мышь в узкую щель в углу клетки (Smith, 1972).

Литература

- Крушинский Л.В. 1977. Биологические основы рассудочной деятельности. Эволюционные и физиологически-генетические основы поведения. М.: Изд. МГУ. 270 с.
- Панов Е.Н. 2008. Орудийная деятельность и коммуникация шимпанзе в природе. С. 231-260 в: Разумное поведение и язык. Коммуникативные системы животных и язык человека. Происхождение языка. М.: Языки славянских культур.
- Панов Е.Н. 2011. Знаки, символы, языки. Коммуникация в царстве животных и в мире людей. М.: URSS. 504 с.
- Bentley-Condit V.K., Smith E.O. Animal tool use: current definitions and an updated comprehensive catalog. *Behaviour* 147 (1): 185-222.
- Biro D., Inoue-Nakamura N., Tonooka R., Yamakoshi G., Sousa C., Matsuzawa T. 2003. Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: Evidence from field experiments. *Animal Cognition* 6: 213-223.
- Bluff L. A., Weir A.A.S, Rutz C., Wimpenny J. H., and Kacelnik A. 2007. Tool-related cognition in New Caledonian Crows. *Compar. Cognition Behav. Rev.* 2: 1-25.
- Bluff L. A., Troscianko J., Weir A.A.S., Kacelnik A., Rutz C. 2010. Tool use by wild New Caledonian crows *Corvus moneduloides* at natural foraging sites. *Proc. R. Soc. B* 277: 1377-1385.
- Borsari A., Ottoni E. B. 2005. Preliminary observations of tool use in captive hyacinth macaws (*Anodorhynchus hyacinthinus*). *Animal Cognition* 8: 48-52.
- Busbee E.L. 1976. The ontogeny of cricket killing and mouse killing in Loggerhead Shrike (*Lanius ludovicianus*). *Condor* 48: 357-365.
- Byrne R.W., Bates L.A. 2006. Why are animals cognitive? *Current Biology* 16: R445-R447.
- Cade T. J. 1967. Ecological and behavioral aspects of predation by the Northern Shrike. *Living Bird* 6: 43-86
- Emery N.J. 2004. Are corvids 'feathered apes'? Cognitive evolution in crows, jays, rooks and jackdaws. P. 181-213 in: *Comparative analysis of minds* (ed. S. Watanabe). Tokyo: Keio Univ. Press.
- Holzhaider J. C., Hunt G.R. and Gray R.D. 2010 Social learning in New Caledonian crows. *Learn Behav.* 38: 206-219.
- Hunt G.R. 1996. Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows. *Nature* 379: 249-251.
- Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2004). Direct observations of pandanus-tool manufacture and use by a New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*). *Animal Cognition* 7: 114-120.
- Holzhaider J.C., Hunt G.R., Gray R.D. 2010. Social learning in New Caledonian crows. *147* (5-6): 553-586
- Lorenz K., von Saint Paul U. 1968. Die Entwicklung des Spiessens und Klemmens bei den drei Würgerarten *Lanius collurio*, *L. senator* und *L. excubitor*. *J. f. Ornithologie* 109: 137-156.
- McGrew W.C. 1993. The intelligent use of tools: Twenty propositions. Pp. 151-170 in: *Tools, language and cognition in human evolution*. Cambr. Univ. Press.
- Mehlhorn J., Hunt G. R., Gray R. D., Rehkämper G., Güntürkün O. 2010. Tool-making New Caledonian Crows have large associative brain areas. *Brain Behav Evol.* 75: 63-70.

- Miller A.H. (1931). Systematic revision and natural history of the American shrikes (*Lanius*). Univ. Calif. Publ. Zool. 38: 11-243.
- Sacurai K. 1990. Leaf size recognition and evaluation by some attelabid weevils (3) *Deporaus* sp. Behaviour 115(3-4): 348-370.
- Smith, S.M. 1972. The ontogeny of impaling behavior in the Loggerhead Shrike, *Lanius ludovicianus* L. Behaviour 42: 232-247.
- Tebbich S., Taborsky M., Fessl B., Dvorak M., Winkler H. 2004. Feeding behavior of four arboreal Darwin's finches: Adaptations to spatial and seasonal variability. Condor 106: 95-105.
- Thouless C.R., Fanshawe J.H., Bertram B.C.R. 1989. Egyptian vultures *Neophron percnopterus* and ostrich *Struthio camelus* eggs: The origins of stone-throwing behavior. Ibis 131: 9-5.
- Wemmer C. (1969). Impaling behaviour of the Loggerhead Shrike, *Lanius ludovicianus* Linnaeus. Z. Tierpsychol. 26: 208-224.
- Wenner A.M., Wells.P.H. 1990. Anatomy of a controversy. The question of a «language» among bees. N.Y. — Oxford: Columbia Univ. Press. 399 p.

Панов Евгений Николаевич
Профессор, доктор биологических наук
Институт проблем экологии и эволюции РАН
panoven@mail.ru